

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO OESTE DO PARANÁ
CAMPUS DE MARECHAL CÂNDIDO RONDON
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTO SENSU EM AGRONOMIA
NÍVEL MESTRADO E DOUTORADO

JOÃO ALEXANDRE LOPES DRANSKI

TIGMOMORFOGÊNESE NA RUSTIFICAÇÃO E SOBREVIVÊNCIA EM MUDAS
DE *Pinus taeda* L.

MARECHAL CÂNDIDO RONDON

2013

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO OESTE DO PARANÁ
CAMPUS DE MARECHAL CÂNDIDO RONDON
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTO SENSU EM AGRONOMIA
NÍVEL MESTRADO E DOUTORADO

JOÃO ALEXANDRE LOPES DRANSKI

TIGMOMORFOGÊNESE NA RUSTIFICAÇÃO E SOBREVIVÊNCIA EM MUDAS
DE *Pinus taeda* L.

Tese apresentada como pré-requisito de conclusão de curso de
Doutorado da Universidade Estadual do Oeste do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Ubirajara Contro Malavasi
Co-Orientadora: Prof. Dra. Marlene de Matos Malavasi
Co-Orientador: Prof. Dr. Vandeir Francisco Guimarães

MARECHAL CÂNDIDO RONDON

2013

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
(Biblioteca da UNIOESTE – Campus de Marechal Cândido Rondon – PR., Brasil)

D764t	<p>Dranski, João Alexandre Lopes Tigmomorfogênese na rustificação e sobrevivência em mudas de <i>Pinus taeda</i> L. / João Alexandre Lopes Dranski. - Marechal Cândido Rondon, 2013. 105 p.</p> <p>Orientador: Prof. Dr. Ubirajara Contro Malavasi Coorientadora: Prof. Dra. Marlene de Matos Malavasi Coorientador: Prof. Dr. Vandeir Francisco Guimarães</p> <p>Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Campus de Marechal Cândido Rondon, 2013.</p> <p>1. <i>Pinus</i> - Respostas tigmomorfogenéticas. 2. <i>Pinus</i> - Condicionamento de mudas. 3. <i>Pinus</i> - Desempenho no campo. 4. <i>Pinus taeda</i> L. I. Universidade Estadual do Oeste do Paraná. II. Título.</p> <p>CDD 22.ed. 634.956 CIP-NBR 12899</p>
-------	---



unioeste

Universidade Estadual do Oeste do Paraná

Campus de Marechal Cândido Rondon - CNPJ 78680337/0003-46

Rua Pernambuco, 1777 - Centro - Cx. P. 91 - http://www.unioeste.br

Fone: (45) 3284-7878 - Fax: (45) 3284-7879 - CEP 85960-000

Marechal Cândido Rondon - PR.



PARANÁ

GOVERNO DO ESTADO

Ata da reunião da Comissão Julgadora da Defesa de Tese do Biólogo **JOÃO ALEXANDRE LOPES DRANSKI**. No quarto dia do mês de março de 2013, às 14 horas, sob a presidência do Prof. Dr. Ubirajara Contro Malavasi, em sessão pública reuniu-se a Comissão Julgadora da defesa da tese do Biólogo João Alexandre Lopes Dranski, discente do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Agronomia – Nível Mestrado e Doutorado com área de concentração em **"PRODUÇÃO VEGETAL"**, visando à obtenção do título de **"DOUTOR EM AGRONOMIA"**, constituída pelos membros: Prof. Dr. Claudemir Zucareli (UEL - Londrina), Prof^a. Dr^a. Marlene de Matos Malavasi (Unioeste), Prof. Dr. Vandeir Francisco Guimarães (Unioeste); Prof^a. Dr^a. Maria do Carmo Lana (Unioeste) e Prof. Dr. Ubirajara Contro Malavasi (Orientador).

Iniciados os trabalhos, o candidato apresentou seminário referente aos resultados obtidos e submeteu-se à defesa de sua tese, intitulada: **"Tigmomorfogenese na rustificação e sobrevivência em mudas de *Pinus taeda* L."**.

Terminada a defesa, procedeu-se ao julgamento dessa prova, cujo resultado foi o seguinte, observada a ordem de arguição:

Prof. Dr. Claudemir Zucareli.....Aprovado
Prof^a. Dr^a. Marlene de Matos Malavasi.....Aprovado
Prof. Dr. Vandeir Francisco Guimarães.....Aprovado
Prof^a. Dr^a. Maria do Carmo Lana.....Aprovado
Prof. Dr. Ubirajara Contro Malavasi (Orientador).....Aprovado

Apurados os resultados, verificou-se que o candidato foi habilitado, fazendo jus, portanto, ao título de **"DOUTOR EM AGRONOMIA"**, área de concentração: **"PRODUÇÃO VEGETAL"**. Do que, para constar, lavrou-se a presente ata, que vai assinada pelos senhores membros da Comissão Julgadora.

Marechal Cândido Rondon, 04 de março de 2013.

Prof. Dr. Claudemir Zucareli

Prof^a. Dr^a. Marlene de Matos Malavasi (Co-Orientadora)

Prof. Dr. Vandeir Francisco Guimarães (Co-Orientador)

Prof^a. Dr^a. Maria do Carmo Lana

Prof. Dr. Ubirajara Contro Malavasi (Orientador)

DEDICO

A Deus.

Aos meus pais Ilário Dranski e a Ana Lúcia Lopes Dranski.

A minha esposa Caroline Back.

Ao meu filho Samuel Back Dranski.

AGRADECIMENTOS

Externo meus sinceros agradecimentos ao Professor Dr. Ubirajara Contro Malavasi. Professor, obrigado por estar ao meu lado durante esta fase de minha vida. Saiba que todos os ensinamentos, conselhos e atenção contribuíram significativamente em minha formação profissional e pessoal.

A professora Dra. Marlene de Matos Malavasi e ao professor Dr. Vandeir Francisco Guimarães, pela amizade e pelo acompanhamento e revisão deste trabalho.

Aos amigos (as) e parceiros (as) do Programa de Pós-graduação: Artur Soares Pinto Júnior, Jucenei Frandoloso, Marcelo Angelo Campagnolo, Neusa Michelin Herzog, Deisinara Schulz, Cristiane Meiners, Deise Castagnara, Rubens Fey, Vanessa Leonardo Ignácio, Cristina Fernanda Schneider, Fabiane Cristina Gusatto.

A Universidade Estadual do Oeste do Paraná, em especial ao Centro de Ciências Agrárias pelo apoio durante a realização dos trabalhos.

Aos professores e colaboradores do Programa de Pós-graduação em Agronomia que contribuíram significativamente na qualificação acadêmica.

Aos Professores Dr. Claudemir Zucarelli e Dra. Maria do Carmo Lana, pela avaliação e pelas considerações ao trabalho.

A Empresa Sbaraini Agropecuária S.A. em nome do Sr. Aldo Sbaraini pela seção de material vegetal e área experimental.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão de bolsa de estudos.

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

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	07
LISTA DE FIGURAS.....	09
RESUMO.....	10
ABSTRACT.....	11
1 INTRODUÇÃO.....	12
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	15
2.1 CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE A ESPÉCIE.....	15
2.2 QUALIDADE DE MUDAS.....	16
2.3 RUSTIFICAÇÃO DE MUDAS.....	20
2.4 TIGMOMORFOGÊNESE.....	23
2.4.1 Tigmomorfogênese associada a partição da matéria seca e carbono em mudas.....	27
2.4.2 Efeito da tigmomorfogênese associado a lignificação dos tecidos e o estabelecimento de mudas.....	30
2.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	32
3 SOBREVIVÊNCIA E CRESCIMENTO INICIAL DE MUDAS DE <i>Pinus taeda</i> L. SUBMETIDAS À TIGMOMORFOGÊNESE NA FASE DE RUSTIFICAÇÃO.....	44
3.1 INTRODUÇÃO.....	45
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	46
3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	50
3.3.1 Atributos avaliados ao final da fase de viveiro.....	50
3.3.2 Desempenho pós-plantio.....	56
3.4 CONCLUSÕES.....	62
3.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
4. PARTIÇÃO DA MATÉRIA SECA E DE CARBONO EM MUDAS DE <i>Pinus taeda</i> L. SUBMETIDAS À TIGMOMORFOGÊNESE.....	68
4.1 INTRODUÇÃO.....	69
4.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	70
4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	73
4.4 CONCLUSÕES.....	81
4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	81
5 RELAÇÃO ENTRE TEOR DE LIGNINA E QUALIDADE DE MUDAS DE	

<i>Pinus taeda</i> L.....	87
5.1 INTRODUÇÃO.....	88
5.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	89
5.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	93
5.4 CONCLUSÕES.....	99
5.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	100
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	104

LISTA DE FIGURAS

Figura 3.1 Representação gráfica do equipamento construído para efetuar as flexões caulinares em mudas de <i>P. taeda</i>	47
Figura 3.2 Incremento na altura (IA), no diâmetro do coleto (ID) (A), índice de esbeltez (IE) e incremento no volume do caule (IV) (B) de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.....	51
Figura 3.3 Taxa de crescimento absoluto - (TCA), área foliar (A), incremento da massa de matéria seca de raiz (IMSR) e da parte aérea (IMSPA) (B), de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.....	53
Figura 3.4 Teor de nitrogênio e fósforo no sistema radicular (A), e teor de fósforo na parte aérea (B), de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.....	55
Figura 3.5 Precipitação pluviométrica acumulada e médias de temperatura, umidade relativa, e velocidade do vento (km h^{-1}) na área experimental em Cascavel, PR, entre agosto de 2011 a setembro de 2012.....	57
Figura 3.6 Porcentagem de sobrevivência ao final de 360 dias do plantio de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares na fase de rustificação.....	58
Figura 3.7 Incremento na altura (A), no diâmetro do coleto (B) e no volume do caule (C) após 90 dias do plantio de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares na fase de rustificação.....	60
Figura 3.8 Incremento na altura (A), no diâmetro do coleto (B) e no volume do caule (C) após 360 dias do plantio de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares na fase de rustificação.....	61
Figura 4.1. Representação gráfica do equipamento construído para efetuar as flexões caulinares em mudas de <i>P. taeda</i>	71
Figura 4.2 Atributos morfológicos quantificados em mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares diárias na fase de rustificação. (A) incremento na altura. (B) incremento no diâmetro do coleto. (C) área foliar. (D) incremento na massa de matéria seca da parte aérea. (E) incremento na massa de matéria seca de raízes.....	73

Figura 4.3 Incrementos na matéria seca nos diferentes componentes de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares na fase de rustificação. (A) acículas. (B) cerne. (C) casca. (D) raízes laterais. (E) raiz pivotante.....	75
Figura 4.4 Partição do incremento de matéria seca nos diferentes componentes de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares na fase de rustificação. (A) acículas. (B) cerne. (C) casca. (D) raízes laterais. (E) raiz pivotante.....	77
Figura 4.5 Teor de carbono nos diferentes componentes de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares na fase de rustificação. (A) acículas. (B) cerne. (C) casca. (D) raízes laterais. (E) raiz pivotante.....	78
Figura 4.6 Conteúdo de carbono nos diferentes componentes de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares na fase de rustificação. (A) acículas. (B) cerne. (C) casca. (D) raízes laterais. (E) raiz pivotante.....	80
Figura 5.1. Representação gráfica do equipamento construído para efetuar as flexões caulinares em mudas de <i>P. taeda</i>	90
Figura 5.2. Precipitação acumulada e médias de temperatura, umidade relativa, e velocidade do vento (km h^{-1}) na área experimental em Cascavel, PR, entre agosto e novembro de 2011.....	93
Figura 5.3 Sobrevivência (%) aos 90 dias do plantio de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares na fase de rustificação por 60 dias.....	94
Figura 5.4 Teor de lignina no sistema radicular (A) e na parte aérea (B), em mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.....	95
Figura 5.5 Perda de eletrólitos de raízes de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares (A) e correlação com o teor de lignina no sistema radicular (B). $n = 20$ observações.....	97
Figura 5.6 Correlação entre porcentagem de sobrevivência de mudas de <i>P. taeda</i> submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares com o teor de lignina no sistema radicular (A) e com a perda de eletrólitos de raízes (B). $n = 20$ observações....	99

LISTA DE TABELAS

Tabela 3.1 Medidas iniciais de altura (A), diâmetro do coleto (DC), volume (V), massa seca de raiz (MSR) e massa seca da parte aérea (MSPA) de mudas de <i>P. taeda</i> utilizadas no experimento, antes da imposição dos tratamentos.....	47
Tabela 3.2 Atributos químicos do solo da área de implantação do experimento.....	48
Tabela 3.3 Resumo da análise de variância para os parâmetros quantificados em mudas de <i>P. taeda</i> ao final da fase de viveiro em resposta a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.....	50
Tabela 3.4 Resumo da análise de variância para os parâmetros quantificados no campo aos noventa e trezentos e sessenta dias após o plantio.....	57
Tabela 4.1 Conteúdo de massa de matéria seca inicial de mudas de <i>P. taeda</i> ao final da fase de crescimento no viveiro antes da aplicação dos tratamentos com diferentes intensidades de flexões caulinares.....	72
Tabela 5.1. Atributos químicos do solo da área de implantação do experimento.....	91
Tabela 5.2 Resumo da análise de variância para os parâmetros quantificados em mudas de <i>P. taeda</i> ao final da fase de viveiro e para sobrevivência aos 90 dias do plantio em resposta a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.....	94

RESUMO

DRANSKI, João Alexandre Lopes. **Tigmomorfogênese na rustificação e sobrevivência em mudas de *Pinus taeda* L.**

Professor Orientador: Dr. Ubirajara Contro Malavasi

Tigmomorfogênese é o termo adotado para descrever o crescimento dos vegetais em resposta ao estímulo mecânico, desencadeado naturalmente por fatores abióticos ou artificialmente, por simulação de eventos agroclimáticos adversos. Na implantação de povoamentos florestais, tais adversidades limitam o estabelecimento das mudas, e condicioná-las ao reconhecimento do fator limitante é o papel da rustificação. Especula-se que a tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares tornam-as mais tolerantes às forças exercidas pelo vento, por meio da ativação de mecanismos que alteram o crescimento e o acúmulo de compostos orgânicos. Contudo, pouco se sabe se o emprego de perturbações mecânicas na fase de rustificação de mudas resulta em maior sucesso na implantação de povoamentos florestais. O presente trabalho objetivou avaliar as alterações morfofisiológicas em mudas de *Pinus taeda* L. resultantes da tigmomorfogênese induzida e seus reflexos sobre o estabelecimento no campo. Para tanto, três experimentos foram conduzidos com o intuito de: quantificar alterações morfofisiológicas resultantes de flexões caulinares e seus reflexos no desempenho das mudas a campo; a partição e o acúmulo de massa seca e carbono; e a correlação entre o teor de lignina com a sobrevivência no campo. Mudas de *P. taeda* foram produzidas pelo viveiro pertencente à empresa Sbaraini Agropecuária S.A., no município de Cascavel, PR. Quando atingiram altura maior que 15 cm, foram submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares durante 60 dias. Ao final, foram quantificados atributos morfofisiológicos, nutricionais, a partição de massa seca e carbono entre componentes da parte aérea (acículas, casca e cerne) e radicular (raízes laterais e pivotante), e o teor de lignina nas raízes e na parte aérea. Adicionalmente, a qualidade das mudas foi aferida pelo teste da perda eletrólitos de raízes (PER). Posteriormente, parte das mudas foi plantada em uma área comercial de monocultivo de *Pinus* em Cascavel, PR. Quantificou-se a sobrevivência, e os incrementos no crescimento aéreo aos 90 e 360 dias após o plantio. O aumento da intensidade de flexões caulinares reduziu linearmente o crescimento em altura, a área foliar, resultando em redução na taxa de crescimento absoluto e no teor de fósforo no sistema radicular e na parte aérea. Intensidades moderadas com até 20 flexões caulinares aumentou o crescimento secundário, o volume do caule e o teor de lignina tanto no sistema radicular quanto na parte aérea. A alteração no crescimento primário e secundário foi resultante da redistribuição de carbono e do acúmulo de massa seca no caule e no sistema radicular, principalmente em raízes laterais, em detrimento a redução de área foliar em termos de superfície e matéria seca. No campo, mudas estimuladas com 20 flexões caulinares externaram maior sobrevivência e velocidade de crescimento, observado aos 90 dias do plantio. Após este período, a diferença na velocidade de crescimento entre mudas estimuladas ou não reduziu, indicando aclimação das mudas não estimuladas à condição do ambiente. Houve correlação entre o teor de lignina do sistema radicular com a porcentagem de sobrevivência aos 90 dias, assim como a qualidade da muda aferida pelo teste da PER mostrou ser preditivo ao desempenho no campo. Portanto, a aplicação de 20 flexões caulinares aplicadas na fase de rustificação de mudas de *P. taeda* promoveu maior sucesso na implantação do povoamento.

Palavras-chave: *Pinus*, respostas tigmomorfogenéticas, condicionamento de mudas, desempenho no campo.

ABSTRACT

DRANSKI, João Alexandre Lopes. **Thigmomorphogenesis in the hardening and survival in *Pinus taeda* L. seedlings**

Advisor: Dr. Ubirajara Contro Malavasi

Thigmomorphogenesis is the adopted term to describe the growth response of plants to mechanical stimuli, naturally triggered by abiotic factors or artificially, by agroclimatic adverse event simulation. In the implantation of forest stands, such adversities limit of the seedlings establishment, and condition it to the recognize the limiting factor is the role in the hardening. It is speculated that the thigmomorphogenesis induced by stem bending become's more tolerant by forces exerted by the wind through the activation of mechanisms that alter the growth and accumulation of organic compounds. However, little is known if the employment of mechanical perturbations during seedlings hardening phase results in greater success in the implantation of forest stands. This present work aimed to evaluate morphophysiological alterations in *Pinus taeda* L. seedlings resulting from thigmomorphogenesis induced and its reflections about establishing in the field. For both, three experiments were conducted with the intention of quantify morphophysiological alterations resulting from stem bending and its reflections about establishing in the field; the partition and the buildup dry weight and carbon; and the correlation between lignin content with field survival. *P. taeda* seedlings were produced by the nursery belonging to the company Sbaraini Agropecuária S.A., in Cascavel, PR. When reached the target size, were submitted to different intensities of stem bending during 60 days. At the end, were quantified morphophysiological attributes, nutritionals, the dry weight and carbon partition between components, and lignin content. Additionally, the seedlings quality was measured by the root electrolyte leakage (REL). Posteriorly, part of the seedlings was planted in a commercial area of Pine monocropping in Cascavel, PR. Was quantitated by the survival, and increases of growth shoot at 90 and 360 days after planting. The increased intensity of the stem bendings reduced linearly of the stem height growth, the leaf area, resulting in the reduction in absolute growth rate and in the phosphorus content. Moderate intensities with up to 20 stem bending increased the secondary growth, the stem volume and the lignin content both in the root system how much aerial. The alteration in the primary and secondary growth was resulting of the carbon redistribution and of the dry weight accumulation in stem and in the root system, mostly in lateral roots, to the detriment of the leaf area reduction in terms of surface and dry matter. On the field, seedlings stimulated with that intensity showed higher survival and growth velocity, observed at 90 days after planting. After this period, he difference in growth velocity between seedlings stimulated or not has reduced, indicating acclimation of the seedlings unstimulated at the environment condition. There was correlation between the lignin content of the root system with the survival percentage at the 90 days, as well as the seedling quality measured by REL test proved to be predictive of field performance. Therefore, the application of 20 stem bendings applied during hardening of the *P. taeda* seedlings promoted greater success in implanting of the population in the experimental conditions analyzed.

Keywords: *Pinus*, thigmomorphogenetics responses, seedlings conditioning, outplanting performance.

1 INTRODUÇÃO

Condições ambientais adversas, como salinidade, temperatura, disponibilidade hídrica, perturbação mecânica, e estresse por toxicidade química e oxidativa causam grandes perdas na produção agroflorestal (CLOSE, 2012). As plantas não podem evadir-se das condições adversas, mas co-evoluem com o ambiente em que se encontram mediante alterações nos mecanismos de tolerância e defesa. Danos ao estrato arbóreo devido a estresses abióticos e bióticos são problemas mundiais e, portanto, o entendimento dos mecanismos desenvolvidos para tolerância torna-se uma necessidade, quando a produtividade do componente arbóreo é objeto de interesse econômico e conservacionista (OSAKABE et al., 2012).

Na implantação de povoamentos florestais, as mudas são afetadas severamente por diversas formas de estresse, principalmente nas primeiras semanas de desenvolvimento. Este é considerado um período crítico no sucesso do plantio de espécies lenhosas. As respostas visuais do crescimento vegetal relacionadas aos diferentes mecanismos ou processos fisiológicos desencadeados durante este período são denominadas de “choque pós-plantio”, pois a muda precisa criar a conexão entre raiz e solo, possibilitando sua permanência no ambiente.

São muitos os fatores que exercem influência sobre o desempenho das mudas no campo. Por exemplo: a finalidade da produção das mudas para atender fins produtivos ou ambientais; a adaptabilidade local do material genético propagado; os fatores ambientais e edáficos que limitam o plantio; a qualidade da muda produzida; a escolha da época do plantio; e técnicas adotadas no plantio, seja no preparo do solo ou na supressão de competição inter e intra-específica.

Na formação das mudas, alguns destes aspectos podem ser considerados no ato da produção, tendo em vista a escolha do material genético. Ainda uma vez determinados os fatores que limitam o sucesso do estabelecimento é possível condicionar as mudas a estas condições por meio de técnicas culturais adotadas no viveiro para a promoção da qualidade, estimulando a ativação de mecanismos fisiológicos de defesa à condição limitante.

A rustificação é o termo utilizado para descrever o conjunto de práticas silviculturais adotadas no viveiro visando à adaptação das mudas às formas de perturbações decorrentes do transporte, do armazenamento, do plantio e do pós-plantio a campo (JACOBS e LANDIS, 2009). Entre as diversas técnicas, a possibilidade do uso de perturbações mecânicas em mudas que pode resultar em maior resistência ao estresse.

A resposta do crescimento a perturbações mecânicas foi intitulado de tigmomorfogênese por Jaffe (1973) e seus efeitos fisiológicos não estão plenamente elucidados, principalmente se tratando do emprego de perturbações mecânicas sobre o condicionamento de mudas no viveiro resultar em maior sucesso na implantação de povoamentos florestais.

Muitos estudos acerca do tema vêm sendo apresentados e discutidos sobre como as perturbações mecânicas promovem alterações bioquímicas, fisiológicas e morfológicas nas mais diversas espécies de plantas, buscando relacioná-las com os efeitos observados naturalmente.

As respostas tigmomorfogenéticas geralmente estão associadas com as forças do vento, seja pela movimentação da parte aérea e fricção de seus componentes, ou pela resposta de crescimento aos métodos e técnicas aplicadas na proteção das mudas no campo, como o tutoramento e o emprego de protetores físicos que limitam a movimentação pendular da parte aérea. Os estudos em sua maioria cercam-se de condições controladas e simulam as forças do vento por meio de atrito, vibração, movimentação ou flexão caulinar.

O reconhecimento do estímulo mecânico externo resulta em uma série de alterações fisiológicas que culminam na redução do crescimento primário e no aumento do crescimento secundário, na alteração da alocação de massa seca e carbono, e na polimerização monolignóica promovendo a biossíntese de lignina em indivíduos formadores de lenho como resultado da exposição à perturbação mecânica (TELEWSKI e PRUYN, 1998; MENG et al., 2006; COLEMAN et al., 2008; RAMOS et al., 2012).

A silvicultura com *Pinus* apresenta grande potencial econômico no estado do Paraná. Cerca de 40% do cultivo nacional com espécies do gênero *Pinus* situa-se no estado do Paraná (aproximadamente 658.707 ha), tornando necessária a produção de mudas para atender os objetivos corporativos, seja para produção de celulose, na obtenção de madeira serrada ou para fins energéticos.

A região do município de Cascavel, PR se destaca como a fronteira oeste do cultivo de *Pinus* no Estado do Paraná. Nesta região, há predominância de ventos que atingem a velocidade média de 14 km h⁻¹ na época do plantio, tornando-se um fator limitante ao estabelecimento de mudas da espécie. Portanto, o condicionamento das mudas a esta adversidade pode resultar em melhores resultados na implantação de povoamentos florestais para o cultivo do *Pinus*.

Diante do exposto, o presente trabalho objetivou quantificar os efeitos da tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares aplicadas na fase de rustificação de mudas

de *Pinus taeda* L. e seus reflexos sobre o estabelecimento a campo. Determinar a partição de massa seca e carbono em mudas de *Pinus taeda* L. resultante da tigmomorfogênese por flexões caulinares ao final do ciclo de produção e correlacionar a concentração de lignina resultante de flexões caulinares na fase de rustificação de mudas de *Pinus taeda* L com a sobrevivência a campo.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE A ESPÉCIE

A espécie *Pinus taeda* L. (RNC 04705), popularmente conhecida como pinheiro é uma gimnosperma da classe Coniferopsida, ordem Coniferae, pertencente à família Pinaceae, cujo centro de diversidade encontra-se na costa Atlântica do sudeste dos Estados Unidos e na região do Golfo do México. No Brasil, o gênero *Pinus* foi introduzido a partir de 1880, para fins ornamentais nas regiões Sul e Sudeste. A partir de 1948, o *Pinus taeda* L. por intermédio do Serviço Florestal do Estado de São Paulo foi utilizado para fins silviculturais, principalmente com procedências oriundas do estado da Carolina do Sul, por serem mais promissoras quanto ao crescimento e ganho em volume, e foi amplamente disseminada na região Sul do Brasil (SHIMIZU, 2006).

O *P. taeda* é uma planta lenhosa, em geral arborescente, que pode atingir altura considerável, apresentando tronco retilíneo de crescimento monopodial característico das gimnospermas. A madeira é pesada, resistente ao dobramento, macia a moderadamente dura e razoavelmente resistente a choques. O lenho apresenta grã reta, textura média, taxa de retratibilidade moderadamente alta, porém boa estabilidade quando devidamente seco. A madeira é indicada para construções, móveis e caixotaria. Os traqueídeos são longos e adequados à fabricação de papel (OLIVEIRA et al., 2006).

As folhas são aciculadas e espiraladas, contendo três acículas por fascículo. Cada megasporófilo ou escama carpelar transporta dois óvulos e é protegido por uma folha estéril, a escama de cobertura. Esta escama não se desenvolve após a fecundação e é incorporada à base da escama carpelar que cresce e torna-se lenhosa. Os estróbilos femininos são formados por numerosos macrosporófilos pequenos e sustentados por escamas protetoras externas. As sementes são muitas vezes aladas e as alas formam-se a partir de uma porção da escama carpelar. As flores masculinas são densos estróbilos alongados, chamados de microsporófilos e transportam dois sacos polínicos, os microsporângios. A fecundação ocorre por sinfogamia (SUASSUNA, 1997).

Segundo Sturion e Antunes (2000), para produção comercial de mudas de *P. taeda* utiliza-se convencionalmente a semeadura direta em recipientes de 50 cm³ (tubetes) preenchidos com substrato comercial. A semeadura ocorre entre os meses de setembro a fevereiro. Geralmente semeiam-se duas sementes por recipiente que anteriormente foram submetidas a tratamento pré-germinativo para superar a dormência. Quando as plântulas

atingem 10 cm de altura efetua-se o raleio. A fertilização empregada varia em função do substrato utilizado, contudo, é recomendado fertilização de cobertura com 2,0 gramas por muda da formulação 11N₂ e 60P₂O₅ por litro de água. O tempo de formação varia em função da época de semeadura, cujo tempo médio varia de 7 a 8 meses quando atingem o tamanho padrão para o plantio (de 15 a 25 cm de altura e diâmetro do coleto acima de 3,5 mm).

A condução comumente adotada no cultivo do Pinus é o sistema de alto fuste, que requer desrama periódica, com remoção de até 40% da copa, bem como, desbastes de acordo com a qualidade do sítio e espaçamento adotado. Tradicionalmente, emprega-se espaçamento de 2 x 3 metros e o corte final estimado entre 25 a 30 anos, adotando até três desbastes, que são efetuados com 10, 14 e 18 anos (AHRENS, 2000).

Segundo a Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas - ABRAF, a área ocupada por plantios florestais de Eucaliptos e Pinus no Brasil em 2011 totalizou 6.515.844 ha, sendo 25,2% correspondente à área de plantios com Pinus. A área de plantios de Pinus computou 1.641.892 ha, valor 6,5% inferior ao registrado em 2010. Essa redução deve-se à substituição da espécie pelo gênero Eucaliptus que apresenta maiores valores de incremento volumétrico. A área plantada com Pinus no Brasil está concentrada principalmente na região Sul, com aproximadamente 1.361.767 ha o que representa 83,0% em relação ao cenário nacional, em detrimento às condições edafoclimáticas e à localização dos principais centros processadores desse tipo de madeira (ABRAF, 2012).

O Estado do Paraná lidera o ranking de área plantada de Pinus com 40,1% da área total (658.707 ha), seguido pelo estado de Santa Catarina, que possui 32,8% (538.254 ha) do montante nacional. O estado do Paraná capitalizou com o corte do Pinus cerca de 765 milhões de reais, referente ao volume de 10.117 metros cúbicos de madeira no ano de 2010 (IBGE, 2011).

2.2 QUALIDADE DE MUDAS

A sobrevivência, o estabelecimento, a frequência dos tratos culturais e o crescimento inicial das florestas dependem em parte, da qualidade das mudas por ocasião do plantio (CLOSE et al., 2005). O crescimento inicial de mudas recém-plantadas não depende apenas do potencial de desempenho inerente da muda, ou seja, o seu vigor, mas também das condições ambientais do local de plantio que possibilitem a expressão daquele potencial (GROSSNICKLE, 2012). O conceito de qualidade não pode ser absoluto, pois fatores como a

espécie e o local do plantio das mudas influenciam aquela característica, o que torna complexo associar a qualidade da muda ao estabelecimento a campo.

Palacios et al. (2009) relataram que o estabelecimento de mudas de *Quercus ilex* L. plantadas em condições ambientais desfavoráveis, independe da sua qualidade. Porém, quando as condições foram favorecidas, seja pela época de plantio ou preparo do solo, as mudas com melhor qualidade apresentam maior crescimento e sobrevivência. Já Landhäusser et al. (2012) relataram que a qualidade de mudas de *Populus tremuloides* Michx. exerceu influência positiva sobre a sobrevivência tão quanto foram limitantes as condições do local de plantio. Para Del Campo et al. (2010) a sobrevivência de mudas de *Q. ilex* foi associada à qualidade quando o plantio ocorreu em condições de déficit hídrico, mas quando plantadas em ambiente favorável o efeito da qualidade esteve associado a uniformidade do crescimento. Mudanças altas (30 cm) de *Pinus ponderosa* (Lawson & C. Lawson var. *ponderosa* C. Lawson) resultaram em menor mortalidade a campo sob condições de déficit hídrico e competição com *Triticum aestivum* L. quando comparado às mudas de menor altura (20 cm). Porém, quando não houve competição, não foram detectadas diferenças na sobrevivência em relação à altura das mudas, sendo consideradas às de melhor qualidade (PINTO et al., 2012).

O uso de parâmetros morfológicos de qualidade de mudas de *Fagus sylvatica* L. não possibilitou estimar com precisão a probabilidade de sobrevivência e de crescimento nas condições agroclimáticas do Noroeste da França, uma vez que a competição local resultou em diferenças de crescimento e concorrência (COLLET e MOGUEDEC, 2007). O diâmetro do coleto não exerceu efeito significativo sobre o crescimento e a sobrevivência de mudas de *P. taeda* 4 anos após o plantio em solo propenso a saturação hídrica, como reportado por Pezzutti e Caldato (2011).

Esta disparidade de resultados acima apresentados deve-se ao fato de não ser possível avaliar o efeito de qualidade da muda sobre o estabelecimento de plantações como uma variável isolada, uma vez que as relações ecológicas e agroclimáticas existentes em cada área de reflorestamento variam em função do tempo e do espaço, requerendo mudas com diferentes níveis de qualidade e especificidades.

A qualidade de mudas está relacionada com sua composição genética, pelo vigor, e pelas condições ambientais do local de plantio, sendo modificada pelo regime de crescimento, e pelas práticas empregadas no plantio (DAVIS e JACOBS, 2005). A influência do regime de crescimento no viveiro determina o nível de modificações fenotípicas das mudas, resultante dos esforços para a obtenção da máxima expressão do genótipo propagado (DEL CAMPO et

al., 2010), e estes são os mais incessantemente estudados sobre a qualidade da muda no Brasil. Muitos trabalhos vêm sendo publicados sobre os efeitos de substratos, luminosidade, recipientes, fertilização, densidade, ambientes de cultivo, irrigação e rustificação no tocante a qualidade de mudas, e em muitos casos, a qualidade é apenas determinada ao final do ciclo de produção.

Admitindo que mudas de alta qualidade sejam aquelas que resultam em maior crescimento e sobrevivência a campo independentemente da condição de plantio, a produção de mudas de alta qualidade inicia-se na obtenção do material propagativo. A adequação genética do propágulo à região de plantio possibilita maior adaptabilidade local, e desta forma a definição da área de coleta seria o marco inicial para a propagação de mudas (LANDIS et al., 1999).

A escolha das matrizes para propagação de espécies lenhosas com fins econômicos está bem estabelecida. Contudo para espécies lenhosas com fins ambientais, a literatura ainda é incipiente. Existe o conhecimento de que o potencial fisiológico das sementes altera a qualidade da muda. Sementes de baixa qualidade originam desuniformidade na germinação, resultando em heterogeneidade no crescimento das mudas (SAVVA et al., 2010). O uso de mudas propagadas por sementes de menor massa reduziu a porcentagem de sobrevivência de mudas aos cinco anos do plantio em oito espécies lenhosas tropicais, por gerar mudas com qualidade inferior como observado por Baraloto et al. (2005). Pérez-Ramos et al. (2012) reportaram que a massa da semente de mudas de *Q. canariensis*, *Q. pyrenaica* e *Q. suber* apresentam efeito direto sobre o crescimento até o segundo ano de cultivo. Logo, sementes com maiores massas e dimensões resultam em mudas de maior crescimento.

A mensuração da qualidade de mudas é determinada com base em atributos morfológicos e fisiológicos. Estes atributos são empregados como preditivos à sobrevivência e o crescimento de mudas, ou auxiliam no monitoramento da qualidade das mudas em relação aos sistemas de produção. Já a sazonalidade de avaliação da qualidade fornece informações úteis para auxiliar na tomada de decisões referente ao gerenciamento do cultivo (DAVIS e JACOBS, 2005).

Os atributos morfológicos baseiam-se em aspetos morfométricos das mudas que em muitos casos são facilmente mensuráveis e envolvem medições não destrutivas. Entre os principais parâmetros quantitativos destacam-se: altura da muda, diâmetro do coleto, volume de raízes, massa seca da parte aérea e radicular, e índices originados a partir dos respectivos parâmetros (HAASE, 2008; LANDIS et al., 2010). Adicionalmente, alguns parâmetros qualitativos são empregados na classificação da qualidade de mudas, que envolvem aspectos

visuais de coloração e da forma. A coloração das folhas é indicativa de eventos sazonais, aspectos nutricionais, e do estado sanitário. Já a observação da tortuosidade do caule, a presença de múltiplos caules, a deformação do sistema radicular, os danos mecânicos, e a perda de dominância apical são aspectos vinculados à forma e afetam negativamente o estabelecimento de mudas (HAASE, 2008).

Os atributos fisiológicos, ao contrário dos morfológicos requerem métodos mais acurados e muitas vezes procedimentos laboratoriais. Por ser tratar de eventos fisiológicos ocorridos no momento da aferição, seus valores podem sofrer drástica alteração em um curto intervalo de tempo, como por exemplo, entre turnos de rega ou mesmo entre a expedição e o plantio (LANDIS et al., 2010).

Os parâmetros fisiológicos são empregados para prever os impactos de vários estresses sobre as mudas, e a magnitude do evento sobre o desempenho a campo ou durante o regime de cultivo, além de complementar os resultados dos parâmetros morfológicos (DAVIS e JACOBS, 2005). Dentre os principais testes, destacam-se o estado nutricional, o potencial de regeneração de raízes, o teste da perda de eletrólitos de raízes, a resistência ao déficit hídrico, e mais recentemente a fluorescência da clorofila.

A resistência ao déficit hídrico indica o potencial hídrico das mudas e reflete as interações entre o suprimento, demanda e regulação de água pela muda. O teste da perda de eletrólitos estima a integridade e a seletividade de membranas do sistema radicular, uma vez que este órgão é sensível a estresses operacionais e ambientais. A fluorescência da clorofila pode fornecer informações sobre a atividade fotossintética e respostas para distúrbios vinculados à luz. O conhecimento do estado nutricional, por meio da determinação da concentração de nutrientes possibilita manter e otimizar processos fisiológicos vinculados ao crescimento (HAASE, 2008; GROSSNICKLE, 2012; LANDIS et al., 2010).

O teste do potencial de regeneração de raízes refere-se à capacidade de uma muda alongar e emitir novas raízes dentro de determinado período de tempo sob condições ótimas. Porém, o teste não é uma medida do estado fisiológico real, pois o crescimento radicular é resultado da expressão de múltiplos parâmetros fisiológicos incluindo o estado de dormência, o teor de carboidratos, o estado nutricional e a disponibilidade hídrica sob um conjunto de condições ambientais e edáficas (DAVIS e JACOBS, 2005).

Buscou-se sucintamente ressaltar que o valor requerido de parâmetros morfológicos e fisiológicos utilizados na determinação do padrão de qualidade varia em função do ambiente para uma mesma espécie, e na escolha de parâmetros preditivos ao estabelecimento da muda a campo, o que dificulta a padronização da qualidade de uma forma geral. Contudo, a

especificidade adotada na produção promoverá maior uniformização do crescimento resultando em maior tolerância das mudas às condições adversas a campo.

2.3 RUSTIFICAÇÃO DE MUDAS

Na implantação de povoamentos florestais, as mudas são afetadas severamente por diferentes intensidades e formas de estresse, principalmente nas primeiras semanas após o plantio. Nesta fase, a muda precisa criar conexão no contínuo torrão-solo-atmosfera, possibilitando sua permanência no ambiente. O termo “choque do pós-plantio” é frequentemente empregado para descrever os efeitos negativos da implantação de povoamentos florestais sobre o crescimento e a sobrevivência de mudas. Sobreviver e aclimatar as condições de campo requer dias ou semanas após o plantio (CLOSE et al., 2005).

Muitas vezes o material genético utilizado na formação de mudas não apresenta adaptabilidade local, e associado às condições de cultivo adotadas no viveiro, não refletem as condições edafo-climáticas do local do plantio. Quando as mudas não apresentam elevada capacidade de aclimação às condições do campo, uma alta mortalidade é esperada. Para não haver sub-utilização da área de cultivo, a prática do replantio torna-se necessária. Contudo, esta prática é dispendiosa por onerar em custos financeiros e tempo, bem como, se o replantio ocorrer tardiamente resultará na heterogeneidade no crescimento do talhão recém-implantado (CLOSE, 2012).

Para obtenção de sucesso de plantio, os esforços concentram-se acerca de práticas adotadas na formação da muda no viveiro, antevendo o plantio assim como tratamentos culturais após o plantio. Entre as principais práticas é possível destacar:

1. Na formação da muda: a escolha de recipientes e substratos, o material genético propagado, as estruturas físicas de cultivo, a fertilização, a qualidade da água servível e a rustificação das mudas.

2. Antecedendo ao plantio: o armazenamento das mudas, a escolha do sistema e espaçamento de plantio, a escolha de mudas com melhor qualidade, a escolha da época de plantio, o preparo do solo e das covas e a fertilização.

3. Após o plantio das mudas: o uso de protetores físicos, uso de sombreadores naturais, sintéticos, e protetores de solo (mulching) e da irrigação (LANDIS et al., 2010).

O termo rustificação sob o ponto de vista agrícola refere-se à adoção de uma série de práticas hortícolas aplicadas isoladas ou conjuntamente durante a produção das mudas no viveiro, que objetiva aumentar a resistência aos estresses decorrentes do transporte, manejo,

plantio e do pós-plantio. Sob a ótica biológica, a rustificação é um processo complexo de reconhecimento e aclimação das mudas à condição de plantio, que desencadeia alterações em mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos de defesa, para tolerar a condição limitante ao estabelecimento. Estes mecanismos auxiliam na compreensão de como as espécies são capazes de crescer em condições ambientais adversas (VILLAR-SALVADOR et al., 1999; JACOBS e LANDIS, 2009).

As práticas hortícolas compreendem a redução da densidade de mudas, a monda das mudas para áreas com diferentes regimes de luz e temperatura, a redução na frequência de regas, a redução da fertilização, ou ainda a poda da raiz ou da parte aérea com vistas a potencializar o balanço entre raízes com a parte aérea (MUNISHI e CHAMASHAMA, 1994; GUO, 1999; PELTOLA et al., 2000; BAÑON et al., 2006; ROSSI et al., 2008).

Além de condicionar as mudas para a condição de campo, a rustificação visa minimizar a velocidade de crescimento aéreo para promover equilíbrio com o sistema radicular. A produção de mudas de espécies perenifólias e arbóreas de rápido crescimento exibem uma fase de crescimento exponencial logo após a germinação, o que muitas vezes resulta em mudas com desequilíbrio entre os tecidos acima e abaixo do solo sob condições não restritivas de crescimento (LUNDQVIST e VALINGER, 1996). Nesse sentido, a rustificação para aquelas espécies resulta em alteração do crescimento exponencial para um padrão sigmóide.

Para espécies caducifólias ou que apresentam dormência da gema apical, as práticas rustificativas são focadas na promoção da redistribuição do carbono assimilado para compostos de reserva ou osmoreguladores, uma vez que o estímulo ambiental é capaz de minimizar o crescimento aéreo (LANDIS et al., 2010).

Com a redução de horas de brilho solar há a indução da biossíntese de ácido abscísico. Desta forma, não há biossíntese de giberelinas, pois ambas competem pela mesma rota bioquímica, cujo precursor é o ácido mevalônico. O ácido abscísico atua na supressão das ATPases da membrana plasmática que são ativadas e sintetizadas pela ação das auxinas. Desta forma, não ocorre a acidificação do apoplasto. A acidificação do apoplasto aumenta a atividade das enzimas hidrolíticas da parede celular resultando no afrouxamento da parede celular. Por haver reduzida extrusão de prótons para o apoplasto, ocorre um influxo de íons monovalentes e divalentes para o vacúolo, gerando a saída de compostos osmoregulativos como açúcares, ácidos orgânicos e aminoácidos para o citoplasma, para manter o potencial eletroquímico da membrana plasmática e do potencial hídrico celular (TAIZ e ZEIGER, 2009).

As alterações morfológicas induzidas nas mudas durante a fase de viveiro pode potencializar o crescimento e minimizar os danos por estresse intrínsecos ao local do plantio. Por exemplo, torna-se desejável formar mudas com maior proporção de raízes para minimizar efeitos dos períodos de estiagem que sucedem o plantio, possibilitando explorar maior área de solo em busca do recurso hídrico, ou mesmo, por intermédio da escolha de recipientes de maiores dimensões, promover maior acúmulo de água no torrão, favorecendo o crescimento de novas raízes (TSAKALDIMI et al., 2005; CHIRINO et al., 2008).

A aclimação fotossintética por meio da exposição das mudas em diferentes regimes de irradiância na fase de viveiro favorece a redução de danos ao sistema fotossintético como reportado por Malavasi e Malavasi (2001). Ainda, submeter às mudas a saturação hídrica antecedendo o plantio pode induzir a aclimação quando o ambiente de plantio é propenso a tal característica (CASEMIRO et al., 2008). Mudanças de maior tamanho são melhores competidoras com espécies adjacentes, como reportado por Pinto et al. (2012) que relataram a redução de 35% da mortalidade de mudas *Pinus ponderosa* (Laws.) competindo com plântulas de *Triticum aestivum* (L.) 120 dias após o plantio.

De modo geral, acredita-se que mudas expedidas com maior grau de rusticidade têm maiores chances de sobrevivência. Porém, quando as condições do campo não são restritivas, o grau de rusticidade da muda apresenta pouca ou nenhuma influência sobre a sobrevivência, e o crescimento é limitado pelo fator ambiental predominante na estação de crescimento como reportado por Folk e Grossnickle (1996) em mudas de *Tsuga heterophylla* [(Raf.) Sarg.] e *Picea glauca* X *Picea engelmannii* plantadas em condições ótimas e adversas. Adicionalmente, Villar-Salvador et al. (2004) não observaram efeitos significativos do manejo hídrico no viveiro sobre a maior sobrevivência e crescimento de mudas de *Quercus ilex* (L.) sob ambiente xérico mediterrâneo.

Diante do exposto, a condição ambiental em que as mudas estarão propensas após o plantio e as características ecológicas das espécies modulam quais os atributos de qualidade são preditivos ao sucesso do plantio. Tal fato abre um campo para discussões acerca da qualidade da muda aferida no viveiro, por meio de atributos mensuráveis, trazendo a tona o conceito sobre a muda-alvo, uma vez que o estabelecimento das mudas no campo é dependente do seu potencial de crescimento em condições limitantes.

2.4 TIGMOMORFOGÊNESE

Muitos são os fatores naturais que levam à perturbação mecânica em plantas, desencadeando uma cascata de respostas bioquímicas e fisiológicas que culminam na alteração do crescimento como mecanismo de defesa, e na permanência ao ambiente em que se encontram. Vento, granizo, toque, patógenos, obstrução no solo, gravidade, declive, atrito, carga sobre a planta seja pela sobreposição de galhos e/ou plantas ou pelo acúmulo de água das chuvas, e neve são as perturbações mecânicas naturais que afetam o crescimento e o desenvolvimento, limitando até mesmo a sobrevivência das plantas (LI e GONG, 2011).

O conceito de tigmomorfogênese foi introduzido por Jaffe (1973) como sendo o crescimento de plantas em resposta ao estímulo mecânico. Contudo, as primeiras informações acerca das perturbações mecânicas alterarem o crescimento das plantas foi relatado por Charles Darwin em 1880 no livro intitulado “The power of movement in plants” que descreveu sumariamente o crescimento resposta das plantas a estímulos externos.

Muitos estudos vêm sendo apresentados e discutidos sobre como as perturbações mecânicas promovem alterações genéticas, bioquímicas, fisiológicas e morfológicas nas mais diversas espécies de plantas, buscando relacioná-las com os efeitos observados naturalmente. As respostas tigmomorfogenéticas geralmente estão associadas com as forças do vento, seja pela movimentação da parte aérea e fricção de seus componentes, ou pela resposta de crescimento aos métodos e técnicas aplicadas na proteção das mudas no campo, como o tutoramento, e o emprego de protetores físicos que limitam a movimentação pendular da parte aérea. Os estudos em sua maioria cercam-se de condições controladas e simulam as forças do vento por meio de atrito, vibração, movimentação ou flexão caulinar.

Respostas tigmomorfogenéticas vêm sendo estudadas em todas as fases do desenvolvimento vegetal. Por exemplo, Uchida e Yamamoto (2002) observaram o aumento da germinação de sementes de *Arabidopsis thaliana* [(L.) Heynh.] submetidas à vibração sinusoidal. Meng et al. (2006) observaram a redução do crescimento primário de *Pinus contorta* (Dougl. Ex Loud. var. *latifolia* Engelm.) com 55 anos de idade mantidos em crescimento livre em comparação a indivíduos submetidos a ancoragem.

Diferentes respostas tigmomorfogenéticas entre e dentro das espécies e do ambiente em que se encontram são indicativas da diversidade genética regular deste fenômeno. Por exemplo, Jaouen et al. (2010) não observaram redução do crescimento em altura e diâmetro de árvores de *Tachigali melinonii* (Harms) e *Dicorynia guianensis* (Amshoff) submetidas ao tutoramento seguido de ancoragem durante dois anos, em comparação aos indivíduos com

crescimento livre. Wang et al. (2011) não observaram diferenças no crescimento primário de mudas de *Psammochloa villosa* [(Trin.) Bor] quando expostas a condições não restritivas de disponibilidade hídrica, enquanto outras espécies são afetadas significativamente.

É comum associar o termo tigmomorfogênese a movimentos tigmonásticos. Porém, o segundo descreve o crescimento resposta unidirecional, geralmente oposto ao local de contato, por meio da redistribuição lateral das auxinas. Neste contexto, as auxinas ligam-se a receptores proteicos específicos que ativam bombas de H^+ ATPases promovendo a extrusão de prótons para o apoplasto. A acidificação do apoplasto cria condições para a atuação das enzimas expansinas que são responsáveis pelo enfraquecimento das pontes de hidrogênio entre os polissacarídeos da parede celular. O enfraquecimento da parede celular reduz a pressão de turgor, promovendo o crescimento direcional oposto à barreira física (TAIZ e ZEIGER, 2009).

Como as plantas detectam o sinal externo e o amplificam para as células é o campo primário de pesquisas para o entendimento do crescimento resposta à perturbações mecânicas. Existem atualmente duas hipóteses para descrever como plantas sem células sensoriais especializadas respondem à percepção mecânica. A primeira hipótese foi descrita por Morris e Homann (2001), cujo estímulo mecânico recebido na parede celular resulta na movimentação das organelas. O estímulo promove alterações na pressão de turgor intracelular, gerada pela compressão do cito-esqueleto, gerando movimentação de organelas para regiões intracelulares mais distantes do local de contato. O oposto é observado para o núcleo, que tende a migrar para o local de contato, promovendo síntese para compostos de defesa e ajustamento osmótico.

Já a segunda hipótese, mais difundida, foi reportada por Jaffe et al. (2002) sugerindo que a mudança na tensão da superfície da membrana plasmática decorrente do estímulo mecânico resulta da perturbação das ligações entre a parede celular, membrana plasmática e cito-esqueleto, amplificando o estímulo extra-celular ao meio intracelular. Além de proteínas integrais com função iônica, existem proteínas e complexos proteicos que atuam como receptores e na ligação estrutural entre parede celular e membrana plasmática (TAIZ E ZEIGER, 2009).

Espécies pouco especializadas à percepção mecânica não possuem proteínas receptoras, e detecção do estímulo mecânico acontece através da excitação de proteínas que atuam na ancoragem da parede celular com a membrana plasmática. A membrana plasmática possui extensões especializadas denominadas de fios de Hechtian, composto por microfilamentos de actina, microtúbulos, retículo endoplasmático e peptídeos compostos de

arginina, glicina e asparagina (RGD). Estes componentes fazem parte da constituição da integrina, proteína que conecta a membrana plasmática a parede celular através do citoesqueleto sem função de transporte. Logo, a excitação da membrana plasmática via parede celular em resposta ao estímulo mecânico resulta no estiramento da integrina, amplificando o estímulo externo ao meio intracelular, desencadeando posteriormente uma cascata de respostas bioquímicas provenientes da percepção mecânica (TELEWSKI, 20006; CHEHAB et al., 2009).

De modo geral, após a amplificação do sinal de reconhecimento da perturbação mecânica ocorre o aumento na abertura de canais de cálcio, gerando influxo de Ca^{2+} presente no apoplasto para o citoplasma em alguns poucos segundos, induzindo a expressão gênica para síntese de mensageiros secundários como a cálcio-calmodulina, ou pela própria concentração interna, induz a síntese de enzimas-chave para hormônios e outros mensageiros secundários. Formas reativas de oxigênio como peróxidos de hidrogênio, oxigênio singlete, radicais hidrolíticos e óxidos nítricos também podem atuar como mensageiros secundários para síntese de proteínas (COUTAND, 2010; LI e GONG, 2011).

O estímulo mecânico está associado à ativação de bombas de extrusão de prótons, gerando um gradiente de potencial eletroquímico da membrana plasmática, favorável ao influxo de Ca^{2+} para o citoplasma. Elias et al. (2005) observaram incremento de 70% na atividade de H^+ ATPases de membrana plasmática, bem como incremento na hidrólise de ATP em frações microsossomais isoladas do caule de mudas de *Carica papaya* [L. (var. Golden)] submetidas a 20 flexões caulinares aplicadas em único dia, sugerindo o envolvimento das mesmas no processo de percepção mecânica.

Os efeitos fisiológicos mais comuns da perturbação mecânica, observados em uma ampla diversidade de espécies vegetais é redução no alongamento celular, resultando plantas com menor estatura e com maior espessura do caule (LUNDQVIST e VALINGER, 1996; KERN et al., 2005; COUTAND et al., 2010; MOREL et al., 2012). Em estudo de dose resposta por flexões caulinares, Telewski e Pruyn (1998) observaram em mudas de *Ulmus americana* (L.) submetidas a flexões caulinares, efetuadas manualmente durante três semanas, uma redução no crescimento em altura e aumento no diâmetro do coleto com a aplicação de até 40 flexões diárias. Resultado semelhante foi reportado por Pruyn et al. (2000) com mudas de dois híbridos de *Populus trichocarpa* × *Populus deltoides* submetidas a 20 flexões caulinares diárias durante 60 dias, que foram eficientes para promover a redução de 8% no incremento na altura e ganho de 34% de incremento no diâmetro do coleto.

A alteração no crescimento primário e secundário em resposta a perturbação mecânica sugere a participação do etileno. Segundo Biro e Jaffe (1984) a regulação transcrição gênica do ácido 1 – aminociclopropano 1 – carboxílico sintase (ACC sintase) é regulada por estímulos mecânicos. Esta enzima é responsável pela conversão do S – adenosil – metionina (AdoMet) resultante do ciclo de Yang em ácido 1 – aminociclopropano 1 – carboxílico. Segundo Colli e Purgatto (2008), a atividade da ACC sintase é o ponto regulatório mais importante na produção de etileno sendo os teores comumente aumentados por mudanças ambientais ou injúrias mecânicas. O etileno induz a alteração da orientação transversal para longitudinal dos microtúbulos e microfibrilas de celulose da parede celular primária e do citoplasma. Como consequência, o etileno promove pressão de turgor na direção longitudinal, resultando no crescimento radial ao invés do alongamento (BJÖRKLUND, 2007).

Sobre as propriedades físicas e mecânicas na formação da madeira, a re-orientação da parede celular aumenta a pressão sobre as células, e para suportar a carga, ocorre maior deposição de lignina na parede celular, aumentando os valores da madeira de compressão, densidade específica, reduzindo, conseqüentemente, o comprimento da célula, os valores da tensão da madeira, e de módulos de elasticidade em indivíduos formadores de lenho (TELEWSKI, 2006). Corroborando o exposto, Cordero (1999) relatou a redução de 29% e 65% nos módulos de elasticidade e na rigidez flexural respectivamente em mudas de *Cecropia schreberiana* (Miq. ex. *C. peltata* L.) tutoradas ou não expostas a ventos com velocidade média de 13,5 km h⁻¹ após 14 semanas do plantio, indicando maior resistência ao dobramento. Adicionalmente, o etileno sintetizado em resposta a perturbação atua na formação de células xilemáticas como reportado por Little e Eklund (1999) que observaram haver correlação positiva entre a formação de traqueídeos e o teor de etileno em mudas de *Abies balsamea* [(L.) Mill.].

O papel das auxinas nas respostas tigmomorfogenéticas parece estar associado à ativação da síntese de hormônios que inibem o crescimento vegetal. Por exemplo, Erner e Jaffe (1982) reportaram que após o estímulo mecânico ocorre acumulação de auxinas a ponto de induzir a síntese de ácido abscísico e de etileno em plântulas de *Phaseolus vulgaris* (L.). Saidi et al. (2011) observaram redução no teor de ácido indolacético acima e no local da aplicação da fricção caulinar durante 24 h em entre-nó de plântulas de *Solanum lycopersicum* (var. Ventura). A redução do conteúdo foi atribuída ao catabolismo das auxinas, que foi correlacionada negativamente à atividade das peroxidases e a redistribuição das auxinas no sentido basípeto abaixo do ponto de aplicação das fricções caulinares.

Perturbações mecânicas alteram a assimilação de dióxido de carbono e o aparato fotossintético. Cordero (1999) observou, após quatorze semanas do plantio de mudas de *Cecropia schreberiana* (Miq. ex. *C. peltata* L.) tutoradas ou não, expostas a ventos que atingiram uma velocidade média de $13,5 \text{ km h}^{-1}$, redução de 16%, 64% e 36% nos valores de assimilação líquida de CO_2 , área foliar, e área foliar específica respectivamente, e um aumento de 19% nos valores de respiração. Contudo não observou diferenças estatísticas para a condutância estomática, a transpiração e a eficiência no uso de água em comparação ao tratamento sem tutoramento.

Complementarmente, Jacobs e Landis (2009) relataram a possibilidade de respostas tigmomorfogenéticas estarem associada à ruptura da camada limítrofe entre a interface folha-atmosfera limitando as trocas gasosas e a difusão dos gases. Porém, Telewski (2012) relatou que as respostas tigmomorfogenéticas só serão alcançadas mediante a geração de fluxo de ar com velocidade acima de $7,9 \text{ km h}^{-1}$ ou uma pressão no protoplasma acima de 4 mN m^{-1} que é capaz de limitar o crescimento vegetal, já que fluxos de ar com velocidade inferior aquela citada promovem apenas a ruptura da camada limítrofe.

Os efeitos fisiológicos sobre o crescimento das mudas decorrentes da tigmomorfogênese não estão plenamente elucidados, principalmente se tratando de como o emprego de perturbações mecânicas sobre o condicionamento de mudas no viveiro resultam em maior sucesso na implantação de povoamentos florestais.

2.4.1 Tigmomorfogênese associada a partição da matéria seca e carbono em mudas

O carbono é o elemento mais abundante na biomassa vegetal. Estima-se que cerca de 45 a 55% da biomassa vegetal é carbono estrutural ou está presente em compostos orgânicos e, o seu teor varia em função do órgão, da idade e da sazonalidade (TEDESCO et al., 1995; LACOINTE, 2000). Cerca de 80% do carbono assimilado na fotossíntese é translocado das folhas para atender o metabolismo de células não fotossintetizantes e na manutenção da respiração (FERNANDES e SOUZA, 2008).

O mecanismo básico que governa o transporte do carbono assimilado é o fluxo de pressão, e foi descrito por Ernst Münch em 1930. Um fluxo de massa nos elementos crivados é acionado por um gradiente de pressão gerado osmoticamente entre a fonte e o dreno. Um gradiente de pressão é estabelecido como consequência da deposição de fotoassimilados nas células companheiras dos tubos crivados das células fonte, e pelo baixo teor de açúcares na célula dreno. Nos tecidos fonte, o carregamento do floema é acionado por energia que leva ao

acúmulo de açúcares nos elementos crivados, gerando um potencial osmótico negativo, causando uma redução no potencial hídrico. Em resposta ao gradiente de potencial hídrico, a água entra nos elementos crivados e causa o aumento na pressão de turgor. Na célula dreno, o descarregamento no floema leva a uma menor concentração de açúcar nos elementos crivados, gerando um potencial osmótico positivo. Como o potencial hídrico no floema aumenta em relação ao potencial hídrico do xilema, a água tende a deixar o floema em resposta ao gradiente de potencial hídrico, promovendo um decréscimo na pressão de turgor nos elementos crivados do dreno (TAIZ e ZEIGER, 2009).

O modelo acima descrito foi proposto para angiospermas e aceito com ressalvas para gimnospermas, uma vez que as células crivadas do tubo crivado são similares em muitos aspectos aos elementos do tubo crivado das angiospermas, mas as áreas crivadas das células crivadas são relativamente pouco especializadas e parecem não apresentar plasmodesmas. Ao invés, existem poros preenchidos com retículo endoplasmático liso, tornando inconsistente para descrever a hipótese de fluxo de pressão (FERNANDES e SOUZA, 2008).

O processo de carregamento e descarregamento de açúcares a longas distâncias requer energia na forma de ATP utilizada por bombas extrusoras de prótons, que acidifica o apoplasto e por um transportador de sacarose- H^+ do tipo simporte. O açúcar é então carregado para dentro do citoplasma por meio de plasmodesmas. Desta forma, a planta utiliza a fonte mais próxima ao dreno para minimizar o consumo de ATP resultante da fotossíntese para translocação de fotoassimilados (LACOINTE, 2000).

Níveis de carboidratos presentes nas células atuam na regulação gênica que fornece um mecanismo de controle da distribuição dos foto-assimilados para várias fontes e drenos. Os genes eliciados pelos carboidratos têm papéis direto e indireto no metabolismo dos açúcares. O primeiro proporcionando uma forma de ajustar a alocação ao crescimento e a segunda no crescimento em resposta ao estresse (ANDERSEN, 2003). Lavola et al. (2000) reportaram a maior alocação de carbono em metabólitos secundários de reserva, como compostos fenólicos, flavonoides, e taninos condensados em folhas de mudas de *Betula pendula* (Roth) expostas ao estresse por foto-oxidação por radiação UV-B e concentrações crescentes de CO_2 , sem contudo, alterar o crescimento.

Os efeitos fisiológicos das respostas mecânicas sobre a dinâmica do carbono nas plantas ainda não foi elucidado. Alguns estudos sobre a partição do carbono avaliando a massa de matéria seca de plantas submetidas a perturbações mecânicas resultam em menor acúmulo de massa seca na parte aérea em detrimento do crescimento radicular, uma vez que o efeito da tigmomorfogênese resulta em menor produtividade dos organismos vegetais pela

redução da área foliar (WANG et al., 2010; MOREL et al., 2012). A proporção de carbono que permanece na parte aérea é direcionado para regiões de crescimento, como na divisão de células xilemáticas e na formação da parede celular secundária (JAEGHER et al., 1985; PRUYN et al., 2000; COUTAND et al., 2008; MOURA et al., 2010). Meng et al. (2006) afirmaram que a alocação do carbono foi direcionada para o crescimento em altura em mudas de *Pinus contorta* (Dougl. Ex Loud. var. *latifolia* Engelm.) tutoradas em comparação com mudas de crescimento livre, indicando que a alocação e o acúmulo de carbono em outros órgãos é decorrente da flexão da copa exercida naturalmente pelas forças do vento.

No sistema radicular de mudas, as respostas são controversas, possivelmente vinculadas à magnitude e intensidade da perturbação mecânica. O estímulo mecânico por meio de flexões caulinares induziu a divisão do periciclo, resultando em maior número de raízes e massa seca como reportado por Tamasi et al. (2005) em mudas *Quercus robur* (L.), por Reubens et al. (2009) em mudas de *Robinia pseudoacacia* (L.), e por Coutand et al. (2008) em mudas de *Prunus avium* ('Monteil'). Contudo, Liu et al. (2007) e Wang et al. (2011) relataram redução no crescimento radicular e da parte aérea de mudas de *Potentilla reptans* (L.) e *Psammochloa villosa* [(Trin.) Bor] respectivamente, após a aplicação de flexões caulinares. Os autores alegaram que a redução na área foliar reduziu a assimilação de CO₂ e consequentemente, limitou o crescimento das mudas.

Segundo Grossnickle (2012), a capacidade de crescimento de novas raízes é mais determinante para ocorrer à conexão entre o sistema radicular e o solo, uma vez que as características físicas dos substratos como a porosidade e a densidade não evidenciam as condições do solo do local de plantio. A parede rígida dos recipientes restringe o crescimento de raízes laterais, responsáveis pela estabilidade da muda.

Para espécies que respondem ao desenvolvimento do sistema radicular pelos estímulos externos, é possível que o crescimento seja direcionado para produção de raízes secundárias com intuito de promover o ancoramento e a estabilidade da muda como estratégia de resistência às forças geradas naturalmente pelo vento ou pelo declive.

Tamasi et al. (2005) em estudo sobre alterações no sistema radicular de mudas *Quercus robur* (L.) submetidas a ar turbilhonado com velocidade de 5,5 m s⁻¹ com incidência direta por 30 s em ciclos repetidos a cada 20 min durante 7 meses observaram incremento no número de raízes secundárias e redução no comprimento da raiz principal entre a região do coleto e a inserção das primeiras raízes, indicando que perturbações mecânicas induziram a um sistema radicular mais robusto com maior capacidade de explorar áreas de solo para promover a ancoragem da planta ao solo.

Os efeitos do declive sobre o crescimento do sistema radicular foi atribuído a tigmomorfogênese. Sun et al. (2008) observaram em um plantio de *Pinus yunnanensis* (Franch.) com 15 anos sob diferentes declividades (5%, 25% e 43%) que ao aumentar a porcentagem de declive houve aumento do comprimento das raízes secundárias de primeira ordem, aumento do número de raízes secundárias de segunda ordem, resultando em maior resistência a tensão, contra o gradiente de declividade, sendo indicativo de maior grau de ancoragem da árvore com o solo. Di Iorio et al. (2005) em estudo sobre respostas no crescimento do sistema radicular de *Quercus pubescens* (Willd.) com 30 anos, plantadas em áreas de baixo declive e declive moderado (5% e 20%, respectivamente) observaram não haver aumento no número de raízes secundárias de primeira ordem, mas o comprimento das raízes foi maior e o crescimento foi direcionado ao sentido oposto do declive, indicando haver um mecanismo que estimula o crescimento radicular modulado por respostas tigmomorfogenéticas.

2.4.2 Efeito da tigmomorfogênese associado a lignificação dos tecidos e o estabelecimento de mudas

A lignina tem sido considerada como macromolécula de origem fenilpropanoídica com vital importância na sustentação, por conferir rigidez necessária à manutenção da verticalidade do caule, e assegurar a existência de vias rápidas de circulação da água e minerais a vários metros de altura, o que possibilitou a vida na terra por plantas aquáticas (MONTEIRO et al., 2004). A lignina é o segundo componente orgânico mais abundante nas plantas, correspondendo a aproximadamente 30% de todo carbono assimilável na biosfera. E no desenvolvimento celular é o último a ser incorporado, envolvendo o complexo fibrila da parede celular secundária (BOERJAN et al., 2003).

A biossíntese da lignina é um processo complexo, que envolve diversas enzimas em reações de síntese e polimerização de três fenilpropanóides: ácido cumárico, ácido coniferílico e ácido sinápico, correspondendo às formas estruturais: p – hidroxifenil (unidade H), guaiacil (unidade G) e siringilpropano (unidade S), respectivamente, a partir da fenilalanina secretada no citoplasma e oxidada na parede celular pela ação das enzimas peroxidase, lacase ou fenol-oxidase (MARJAMAA et al., 2009). Segundo Fromm et al. (2003), a deposição da lignina é restrita a certos tipos de células, tais como elementos de vaso e traqueídeos, nas fibras não xilemáticas e no esclerênquima. Nestas células, a lignina é depositada na parede celular secundária, na parede celular primária e, em menor proporção,

na lamela média. Adicionalmente, na presença de giberelinas ocorre a inibição da atividade de peroxidases da parede celular limitando a polimerização dos monolignóis na formação da lignina (TAIZ e ZEIGER, 2009).

Em gimnospermas, a composição química da lignina predomina, basicamente, da forma estrutural guaiacil e siringilpropano, em menor proporção. Em angiospermas, existe uma proporcionalidade maior de siringilpropano em relação ao guaiacil. Já gramíneas, além de estruturas guaiacílicas e siringílicas apresenta o monolignól p – hidroxifenil (BOERJAN, et al., 2003). Contudo, o estresse biótico e abiótico modula a composição química e a concentração da lignina presente nas plantas, alterando a biossíntese e partição nos organismos vegetais (MOURA et al., 2010).

Há relatos na literatura de que perturbações mecânicas estão associadas aos eventos que ativam a expressão gênica para a rota bioquímica dos fenilpropanóides que culmina na biossíntese de lignina. Ramos et al. (2012) afirmaram que a atividade da transcrição de genes para a biossíntese da fenilalanina amônia-liase foi aumentada em até duas vezes em mudas de *Pinus radiata* (D. Don) e *Pinus pinaster* (Ait.) após 24 h da aplicação de uma única flexão caulinar, sendo os maiores valores obtidos na porção caulinar abaixo do ponto de aplicação da flexão em comparação ao tratamento controle. Perturbações mecânicas por meio de 60 flexões caulinares diárias com um segmento de bambu durante dois meses, ou por meio de aplicação por ar turbilhonado, em velocidades crescentes até 3 m s⁻¹ foram eficientes para dobrar a atividade da enzima peroxidase em folhas primárias de mudas de *Phaseolus vulgaris* [L. (cv. OSU 4091-G)] em comparação ao tratamento controle (CIPOLLINI, 1998).

Jaegher et al. (1985) reportaram que o atrito nos entrenós de *Bryonia dioica* (Jacq.) promoveu o aumento do teor lignina e reduziu o teor de celulose. Os autores observaram ainda que o sistema enzimático que promove a síntese de lignina teve sua atividade aumentada, tanto para fenilalanina amônia-liase bem como para as peroxidases de parede celular responsáveis pela ligação entre monolignóis na parede celular. O aumento na biossíntese de lignina foi responsável por neutralizar o alongamento de entrenós, sugerindo um papel direto da lignificação em respostas tigmomorfogenéticas.

Saidi et al. (2011) observaram em plântulas de *Solanum lycopersicum* (var. Ventura) submetidas à fricção dos entrenós durante vinte quatro horas um aumento significativo da atividade das enzimas fenilalanina amônia-liase, catalase e peroxidase tanto acima como abaixo do ponto de aplicação dos tratamentos, bem como um aumento de 29% no teor de lignina nos entrenós abaixo do ponto de aplicação do tratamento.

O aumento no teor de lignina nas paredes celulares, principalmente das células xilemáticas confere maior rigidez do caule e fluidez do transporte de água, propiciando maior resistência ao embolismo nas plantas, que é a causa de mortalidade de indivíduos juvenis e adultos em condições severas de déficit hídrico ou por ventos capazes de elevar a tensão da água nos vasos xilemáticos por meio do aumento da taxa de transpiração (RETUERTO e WOODWARD, 1993; MARTÍNEZ-VILALTA e PIÑOL, 2003). Voelker et al. (2011) reportaram que a vulnerabilidade ao embolismo em vasos xilemáticos foi inversamente proporcional ao teor de lignina encontrado nas paredes dos vasos condutores de híbridos *Populus spp.* reduzindo a porcentagem de sobrevivência no campo em até 60%. Contudo, Alvarez-Clare e Kitajima (2007) constataram não haver correlação entre a sobrevivência de mudas de oito espécies florestais com o teor de lignina do caule, estando o aumento da sobrevivência atrelado à densidade do caule e a redução de módulos de elasticidade.

A avaliação da qualidade morfológica e funcional do sistema radicular e da parte aérea em mudas de um híbrido de *Populus alba X grandidentata* foi atrelada ao conteúdo lignina como descrito por Coleman et al. (2008) que observaram a supressão do gene que codifica a síntese para o coumaril 3 – hidroxilase, uma redução nos valores dos parâmetros morfológicos (altura, diâmetro do coleto, massa seca, área foliar das mudas), bem como no crescimento aéreo após 140 dias do plantio em condições controladas, além de produzir mudas com comprometimento na integridade do sistema vascular, resultando em maior susceptibilidade ao embolismo.

A sobrevivência e o crescimento inicial de mudas a campo são influenciados pela susceptibilidade ao embolismo. A sobrevivência nos primeiros meses após o plantio está relacionada à resistência por infecção de patógenos e ataque de pragas, resultantes do nível de lignificação dos tecidos, ao dificultar a penetração de agentes infecciosos e pela atratividade a insetos desfolhantes e mastigadores (WAINHOUSE et al., 1990; ROWELL, 2006; PELTIER et al., 2009).

2.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAF. Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas. **Anuário estatístico da ABRAF 2012 - ano base 2011**. Brasília: ABRAF, 2012. 150p.

AHRENS, S. Manejo e silvicultura de plantações de Pinus na pequena propriedade rural. In: GALVÃO, A. P. M. (Org.). **Reflorestamento de propriedades rurais para fins produtivos e ambientais**. Colombo: Embrapa Florestas, 2000. p. 219-240.

ALVAREZ-CLARE, S.; KITAJIMA, K. Physical defence traits enhance seedling survival of Neotropical tree species. **Functional Ecology**, v. 21, n. 6, p. 1044-1054, 2007.

ANDERSEN, C. P. Source–sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone. **New Phytologist**, v. 157, n. 2, p. 213-228, 2003.

BAÑON, S.; OCHOA, J.; FRANCO, J. A.; ALARCÓN, J. J.; SÁNCHEZ-BLANCO, M. J. Hardening of oleander seedlings by deficit irrigation and low air humidity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 56, n. 1, p. 36-43, 2006.

BARALOTO, C.; FORGET, P.-M.; GOLDBERG, D. E. Seed mass, seedling size and Neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 6, p. 1156-1166, 2005.

BIRO, R.; JAFFE, M. J. Thigmomorphogenesis: ethylene evolution and its role in the changes observed in mechanically perturbed bean plants. **Physiologia Plantarum**, v. 62, n. 2, p. 289-296, 1984.

BJÖRKLUND, S. Plant hormones in wood formation, novel insights into the roles of ethylene and gibberellins. 2007. 53f. **Thesis** (Doctoral in Forest Sciences) - Swedish University Swedish of Agricultural Sciences, Umeå, SWE, 2007.

BOERJAN, W.; RALPH, J.; BAUCHER, M. Lignin biosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 54, p. 519-546, 2003.

CASEMIRO, E. L. N.; MALAVASI, U. C.; MALAVASI, M. M. Efeitos da saturação hídrica, idade e volume radicular no crescimento inicial de quatro espécies florestais. **Floresta e Ambiente**, v. 15, n. 1, p. 13-19, 2008.

CHEHAB, E. W.; EICH, E.; BRAAM, J. Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 1, p. 43-56, 2009.

CHIRINO, E.; VILAGROSA, A.; HERNÁNDEZ, E. I.; MATOS, A.; VALLEJO, V. R. Effects of a deep container on morpho-functional characteristics and root colonization in *Quercus suber* L. seedlings for reforestation in Mediterranean climate. **Forest Ecology and Management**, v. 256, n. 4, p. 779-785, 2008.

CIPOLLINI, D. F. Jr. The induction of soluble peroxidase activity in bean leaves by wind-induced mechanical perturbation. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 11, p. 1586-1591, 1998.

CLOSE, D. C. A review of ecophysiological-based seedling specifications for temperate Australian eucalypt plantations. **New Forests**, v. 43, n. 5-6, p. 739-753, 2012.

CLOSE, D. C.; BEDLE, C. L.; BROWN, P. H.; The physiological basis of containerised tree seedling 'transplant shock': a review. **Australian Forestry**, v. 68, n. 2, p. 112-120, 2005.

COLEMAN, H. D.; SAMUELS, A. L.; GUY, R. D.; MANSFIELD, S. D. Perturbed lignification impacts tree growth in hybrid poplar - A function of sink strength, vascular integrity, and photosynthetic assimilation. **Plant Physiology**, v. 148, n. 3, p. 1229-1237, 2008.

COLLET, C.; MOGUEDEC, G. Individual seedling mortality as a function of size, growth and competition in naturally regenerated beech seedlings. **Forestry**, v. 80, n. 4, p. 359-370, 2007.

COLLI, S.; PURGATTO, E. Etileno. In: KERBAUY, G. B. (Ed.). **Fisiologia Vegetal**. 2 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. p. 271-295.

CORDERO, R. A. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. **Tree Physiology**, v. 19, n. 3, p. 153-163, 1999.

COUTAND, C. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. **Plant Science**, v. 179, n. 3, p. 168-182, 2010.

COUTAND, C.; CHEVOLOT, M.; LACOINTE, A.; ROWE, N.; SCOTTI, I. Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species. **Annals of Botany**, v. 105, n. 2, p. 341-347, 2010.

COUTAND, C.; DUPRAZ, C.; JAOUEN, G.; PLOQUIN, S.; ADAM, B. Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees: demonstration with young *Prunus avium* trees. **Annals of Botany**, v. 101, n. 9, p. 1421-1432, 2008.

DAVIS, A. S.; JACOBS, D. F. Quantifying root system quality of nursery seedlings and relationship to outplanting performance. **New Forests**, v. 30, n. 2-3, p. 295-311, 2005.

DEL CAMPO, A. D.; NAVARRO, R. M.; CEACERO, C. J. Seedling quality and field performance of commercial stocklots of containerized holm oak (*Quercus ilex*) in Mediterranean Spain: an approach for establishing a quality standard. **New Forests**, v. 39, n. 1, p. 19-37, 2010.

DI IORIO, A.; LASSERRE, B.; SCIPPA, G. S.; CHIATANTE, D. Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions. **Annals of Botany**, v. 95, n. 2, p. 351-361, 2005.

ELIAS, T. F.; FERREIRA, L. C. S.; FAÇANHA, A. R.; BRESSAN-SMITH, R.; CAMPOSTRINI, E.; POSSE, S. C. P. Efeito de estímulos mecânicos sobre a atividade das bombas de prótons de células vegetais. In: PAPAYA BRASIL - MERCADO E INOVAÇÕES TECNOLÓGICAS PARA O MAMÃO, 2., 2005, Vitória. **Anais...** Vitória: Incaper, 2005. p. 235-238.

ERNER, Y.; JAFFE, M.J. Thigmomorphogenesis, the involvement of auxin and abscisic acid in growth retardation due to mechanical perturbation. **Plant Cell Physiology**, v. 23, n. 6, p. 935-941, 1982.

FERNANDES, M. S.; SOUZA, S. R. Transporte no floema. In: KERBAUY, G. B. (Ed.). **Fisiologia Vegetal**. 2 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. p. 134-149.

FOLK, R. S.; GROSSNICKLE, S. T. Determining field performance potential with the use of

limiting environmental conditions. **New Forests**, v. 13, n. 1-3, p. 121-138, 1997.

FROMM, J.; ROCKEL, B.; LAUTNER, S.; WINDEISEN, E.; WANNER, G. Lignin distribution wood cell walls determined by TEM and backscattered SEM techniques. **Journal of Structural Biology**, v. 143, n. 1, p. 77-84, 2003.

GROSSNICKLE, S. C. Why seedlings survive: influence of plant attributes. **New Forests**, v. 43, n. 5-6, p. 711-738, 2012.

GUO, Y. F. Ice storm damage to a sweetgum plantation fertilized with nitrogen and phosphorus. **Southern Journal of Applied Forestry**, v. 23, n. 4, p. 224-229, 1999.

HAASE, D. L. Understanding forest seedling quality: measurements and interpretation. **Tree Planters Notes**, v. 52, n. 2, p. 24-30, 2008.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Produção da extração vegetal e da silvicultura**. v. 26, Rio de Janeiro: Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE, 2011. 55p.

JACOBS, D. F.; LANDIS, T. D. Hardening. In: DUMROESE, R. K.; LUNA, T.; LANDIS, T. D. (Eds.). **Nursery manual for native plants: Guide for tribal nurseries**. v.1. Washington: United States Department of Agriculture, Forest Service, 2009. p. 217-228.

JAEGHER, G.; BOYER, N.; GASPAR, T. Thigmomorphogenesis in *Bryonia dioica*: change in soluble and wall peroxidase, phenylalanine ammonia-lyase activity, cellulose, lignin content and monomeric constituents. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 3, n. 2, p.133–148. 1985.

JAFFE, M. J. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation with special reference to *Bryonia dioica*. **Planta**, v. 114, n. 2, p.143–156. 1973.

JAFFE, M. J.; LEOPOLD, A. C.; STAPLES, R. A. Thigmo responses in plants and fungi. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 3, p. 375-382, 2002.

JAOUEN, G.; FOURNIER, M.; ALMERAS, T. Thigmomorphogenesis versus light in biomechanical growth strategies of saplings of two tropical rain forest tree species. **Annals of Forest Science**, v. 67, n. 2, p. 211-216, 2010.

KERN, K. A.; EWERS, F. W.; TELEWSKI, F. W.; KOEHLER, L. Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. **Tree Physiology**, v. 25, n. 10, p. 1243-1251, 2005.

LACOINTE, A. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. **Annals of Forest Science**, v. 57, n. 5-6, p. 521-533, 2000.

LANDHAÜSSER, S. M.; RODRIGUEZ-ALVAREZ, J.; MARENHOLTZ, E. H.; LIEFFERS, V. F. Effect of stock type characteristics and time of planting on field performance of aspen (*Populus tremuloides* Michx.) seedlings on boreal reclamation sites. **New Forests**, v. 43, n. 5-6, p. 679-693, 2012.

LANDIS, T. D.; DUMROESE, R. K.; HAASE, D. L. **The container tree nursery manual: seedling processing, storage, and outplanting**. v. 7. Washington: Department of Agriculture Forest Service, 2010. 200 p.

LANDIS, T. D., TINUS, R. W., BARNETT, J.P. **The container tree nursery manual: seedling propagation**. v. 6. Washington: Department of Agriculture Forest Service, 1999. 167 p.

LAVOLA, A.; JULKUNEN-TIITTO, R.; de la ROSA, T. M.; LEHTO, T.; APHALO, P. J. Allocation of carbon to growth and secondary metabolites in birch seedlings under UV-B radiation and CO₂ exposure. **Physiologia Plantarum**, v. 109, n. 3, p. 260-267, 2000.

LI, Z. G.; GONG, M. Mechanical Stimulation-Induced Cross-Adaptation in Plants: An Overview. **Journal of Plant Biology**, v. 54, n. 6, p. 358-364 2011.

LITTLE, A. C. H.; EKLUND, L. Ethylene in relation to compression wood formation in *Abies balsamea* shoots. **Trees**, v. 13, n. 4, p. 173-177, 1999.

LIU, Y.; SCHIEVING, F.; STUEFER, J. F.; ANTEN, N. P. R. The Effects of Mechanical stress and spectral shading on the growth and allocation of ten genotypes of a stoloniferous plant. **Annals of Botany**, v. 99, n. 1, p. 121-130, 2007.

LUNDQVIST, L.; VALINGER, E. Stem diameter growth of scots pine trees after increased mechanical load in the crown during dormancy and (or) growth. **Annals of Botany**, v. 77, n. 1, p. 59-62, 1996.

MALAVASI, U. C.; MALAVASI, M. M. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stilbocarpa* seedlings grown in different light regimes. **Tree Physiology**, v. 21, n. 10, p. 701-703, 2001.

MARJAMAA, K.; KUKKOLA, E. M.; FAGERSTEDT, K. V. The role of xylem class III peroxidases in lignification. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 2, p. 367-376, 2009.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; PIÑOL, J. Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. **Ecosistemas**, v. 7, n. 1, p. 1-7, 2003.

MENG, S. X.; LIEFFERS, V. J.; REID, D. E. B.; RUDNICKI, M.; SILINS, U.; JIN, M. Reducing stem bending increases the height growth of tall pines. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 12, p. 3175-3182, 2006.

MONTEIRO, M. B. O.; PEREIRA, R. P. W.; ABREU, H. S. Bioquímica da lignificação de células xilemáticas. **Floresta e Ambiente**, v. 11, n. 2, p. 48-57, 2004.

MOREL, P.; CRESPEL, L., GALOPINC, G.; MOULIAD, B. Effect of mechanical stimulation on the growth and branching of garden rose. **Scientia Horticulturae**, v. 135, p. 59-64, 2012.

MORRIS, C. E.; HOMANN, U. Cell surface area regulation and membrane tension. **Journal of Membrane Biology**, v. 179, n. 2, p. 79-102, 2001.

MOURA, J. C. M. S.; BONINE, C. A. V.; VIANA, J. O. F.; DORNELAS, M. C.; MAZZAFERA, P. Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 52, n. 4, p. 360-376, 2010.

MUNISHI, P. K. T; CHAMSHAMA, S. A. O. A study of wind damage on *Pinus patula* stands in southern Tanzania. **Forest Ecology and Management**, v. 63, n. 1, p. 13-21, 1994.

OLIVEIRA, F. L.; LIMA, I. L.; GARCIA, J. N.; FLORSHEIM, S. M. B. Propriedades da madeira de *Pinus taeda* L. em função da idade e da posição radial na tora. **Revista do Instituto Florestal**, v. 18, p. 59-70, 2006.

OSAKABE, Y.; KAWAOKA, A.; NISHIKUBO, N.; OSAKABE, K. Responses to environmental stresses in woody plants: key to survive and longevity. **Journal of Plant Research**, v. 125, n. 1, p. 1-10, 2012.

PALACIOS, G.; CERRILLO, R. M. N.; DEL CAMPO, A.; TORAL, M. Site preparation, stock quality and planting date effect on early establishment of Holm oak (*Quercus ilex* L.) seedlings. **Ecological Engineering**, v. 35, n. 1, p. 38-46, 2009.

PELTIER, A. J.; HATFIELD, R. D.; GRAU, C. R. Soybean stem lignin concentration relates to resistance to *Sclerotinia sclerotiorum*. **Plant Disease**, v. 93, n. 2, p. 149-154, 2009.

PELTOLA, H.; KELLOMAÄKI, S.; HASSINEN, A.; GRANANDER, M. Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch: analysis of tree-pulling experiments in Finland. **Forest Ecology and Management**, v. 135, n. 1-3, p. 143-153, 2000.

PÉREZ-RAMOS, I. M.; GÓMEZ-APARICIO, L.; VILLAR, R.; GARCÍA, L. V.; MARAÑÓN, T. Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 3, p. 419-437, 2010.

PEZZUTTI, R. V.; CALDATO, S. L. Sobrevivência e crescimento inicial de mudas de *Pinus taeda* L. com diferentes diâmetros do colo. **Ciência Florestal**, v. 21, n. 2, p. 355-362, 2011.

PINTO, J. R.; MARSHALL, J. D.; DUMROESE, R. K.; DAVIS, A. S.; COBOS, D. R. Photosynthetic response, carbon isotopic composition, survival, and growth of three stock types under water stress enhanced by vegetative competition. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 42, n. 2, p. 333-344, 2012.

PLANELLES, R.; OLIET, J.; PEÑUELAS-RUBIRA, J. L.; JACOBS, D. F.; GONZÁLEZ, M. Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. **Tree Physiology**, v. 24, n. 10, p. 1147-1155, 2004.

PRUYN, M. L.; EWERS, B. J.; TELEWSKI, F. W. Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and mechanical properties of two *Populus* hybrids in response to mechanical perturbation. **Tree Physiology**, v. 20, n. 8, p. 535-540, 2000.

RAMOS, P.; LE PROVOST, G.; GANTZ, C.; PLOMION, C.; HERRERA, H. Transcriptional analysis of differentially expressed genes in response to stem inclination in young seedlings of pine. **Plant Biology**, v. 14, n. 6, p. 923-933, 2012.

RETUERTO, R.; WOODWARD, F. I. The influences of increased CO₂ and water supply on growth, biomass allocation and water use efficiency of *Sinapis alba* L. grown under different wind speeds. **Oecologia**, v. 94, n. 3, p. 415-427, 1993.

REUBENS, B.; PANNEMANS, B.; DANJON, F.; DE PROFT, M.; DE BAETS, S.; DE BAERDEMAEKER, J.; POESEN, J.; MUYS, M. The effect of mechanical stimulation on root and shoot development of young containerised *Quercus robur* and *Robinia pseudoacacia* trees. **Trees**, v. 23, n. 6, p. 1213-1228, 2009.

ROSSI, V. L.; AMARANTE, C. V. T.; FLEIG, F. D. Crescimento e qualidade de mudas de *Pinus taeda* L. submetidas à poda química de raízes. **Ciência Florestal**, v. 18, n. 4, p. 435-442, 2008.

ROWELL, R. M. Chemical modification of wood: a short review. **Wood Material Science and Engineering**, v. 1, n. 1, p. 29-33, 2006.

SAIDI, I.; DJEBALI, W.; NAIJA, S.; BOUZID, S.; AMMAR, S. Change in antioxidant and lignifying enzyme activities in rubbing tomato (*Solanum lycopersicum*) internodes. **African Journal of Biotechnology**, v. 26, n. 10, p. 5193-5202, 2011.

SAVVA, Y.; KOUBAA, A.; TREMBLAY, F.; BERGERON, Y. Effects of radial growth, tree age, climate, and seed origin on wood density of diverse jack pine populations. **Trees**, v. 24, n. 1, p. 53-65, 2010.

SHIMIZU, J. Y. Pinus na silvicultura brasileira. **Revista da Madeira**, v. 16, n. 99, p. 4-14, 2006.

STURION, J. A.; ANTUNES, J. B. M. Produção de mudas de espécies florestais. In: GALVÃO, A. P. M. (Org.). **Reflorestamento de propriedades rurais para fins produtivos e ambientais**. Colombo: Embrapa Florestas, 2000. p. 125-150.

SUASSUNA, J. **A cultura do Pinus: uma perspectiva e uma preocupação**. Recife: Fundação Joaquim Nabuco, 1997. 16 p. Disponível em: < [http://www.fundaj.gov.br/index.php?option=com_content & view=article&id=760](http://www.fundaj.gov.br/index.php?option=com_content&view=article&id=760)>. Acesso em 05/01/2013.

SUN, H.-L.; LI, S.-C.; XIONG, W.-L.; YANG, Z.-R.; CUI, B.-S.; YANG, T. Influence of slope on root system anchorage of *Pinus yunnanensis*. **Ecological Engineering**, v. 32, n. 1, p. 60-67, 2008.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4 ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 848 p.

TAMASI, E.; STOKES, A.; LASSERRE, B.; DANJON, F.; BERTHIER, S.; FOURCAUD, T.; CHIATANTE, D. Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. **Trees**, v. 19, n. 4, p. 374-384, 2005.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEM, H.; VOLKWEISS, S. J. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 1995. 174p. (Boletim técnico, 5)

TELEWSKI, F. W. Is windswept tree growth negative thigmotropism? **Plant Science**, v. 184, p. 20-28, 2012.

TELEWSKI, F. W. Unified hypothesis of mechanoperception in plants. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 10, p. 1466-1476, 2006.

TELEWSKI, F. W.; PRUYN, M. L. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. **Tree Physiology**, v. 18, n. 1, p. 65-68, 1998.

TSAKALDIMI, M.; ZAGAS, T.; TSITSONI, T.; GANATSAS, P. Root morphology, stem growth and field performance of seedlings of two Mediterranean evergreen oak species raised in different container types. **Plant and Soil**, v. 278, n. 1-2, p. 85-93, 2005.

UCHIDA, A.; YAMAMOTO, K. T. Effects of mechanical vibration on seed germination *Arabidopsis thaliana* (L) Heynh. **Plant cell Physiology**, v. 43, n. 6, p. 647-651, 2002.

VILLAR-SALVADOR, P.; PLANELLES, R. OLIET, J.; PEÑUELAS-RUBIRA, J. L.; JACOBS, D. F.; GONZÁLEZ, M. Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. **Tree Physiology**, v. 24, n. 10, p. 1147-1155, 2004.

VILLAR-SALVADOR, P.; OCAÑA, L.; PEÑUELAS, J.; CARRASCO, I. Effect of water stress conditioning on the water relations, root growth capacity, and nitrogen and non-structural carbohydrate concentration of *Pinus halapensis* Mill. (Aleppo pine) seedlings. **Annals of Forest Science**, v. 56, n. 6, p. 459-465, 1999.

VOELKER, S. L.; LACHENBRUCH, B.; MEINZER, F. C.; KITIN, P.; STRAUSS, S. H. Transgenic poplars with reduced lignin show impaired xylem conductivity, growth efficiency and survival. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, n. 4, p. 655-668, 2011.

WAINHOUSE, D.; CROSS, D. J.; HOWELL, R. S. The role of lignin as a defence against the *Spruce bark Beetle Dendroctonus micans*: effect on larvae and adults. **Oecologia**, v. 85, n. 2, p. 257-265, 1990.

WANG, Y. - H.; DONG, M.; YU, F. H.; JIANG, H.; YU, S.- Q.; LIN, X. -Q.; HE, W. - M. Mechanical shaking and soil water affect the growth of *Psammochloa villosa* in the Mu Us Sandland. **Journal of Arid Environments**, v. 75, n. 10, p. 974-977, 2011.

WANG, Y.-H.; YU, F.-H.; DONG, M.; LIN, X.Q.; JIANG, H.; HE, W.-M. Growth and biomass allocation of *Lolium perenne* seedlings in response to mechanical stimulation and water availability. **Annales Botanici Fennici**, v. 47, n. 5, p. 367-372, 2010.

3 SOBREVIVÊNCIA E CRESCIMENTO INICIAL DE MUDAS DE *Pinus taeda* L. SUBMETIDAS À TIGMOMORFOGÊNESE NA FASE DE RUSTIFICAÇÃO

RESUMO

O presente trabalho objetivou quantificar os efeitos da tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares na fase de rustificação de mudas de *Pinus taeda* L. sobre o estabelecimento a campo. Mudas de *P. taeda*, produzidas em tubetes, foram submetidas a cinco intensidades de flexões caulinares (0, 5, 10, 20 e 40 flexões), realizadas diariamente, com o auxílio de um aparato mecânico, por 60 dias. Ao final, quantificou-se alguns atributos morfológicos, a taxa de crescimento e o estado nutricional, no sistema radicular e da parte aérea. Posteriormente, parte das mudas foram plantadas em uma área de monocultivo de *Pinus*, para avaliação da sobrevivência e crescimento inicial, com avaliações aos 90 dias e após um ano do plantio. Os resultados foram submetidos à análise de regressão a 5% de probabilidade de erro. O aumento da intensidade de flexões caulinares resultou em mudas com menor altura e maior espessura. Os estímulos mecânicos reduziram linearmente a área foliar. Esta redução interferiu diretamente na redução da taxa de incremento de massa seca da parte aérea, e conseqüentemente, na taxa de crescimento absoluto, mesmo com o aumento na taxa de crescimento do sistema radicular. Os estímulos mecânicos alteraram os teores de nitrogênio e fósforo no sistema radicular e na parte aérea. As alterações no crescimento, em resposta ao estímulo mecânico, com 20 flexões, possibilitou elevar a qualidade das mudas, visto que esta intensidade proporcionou maior porcentagem de sobrevivência e taxa de crescimento até os noventa dias do plantio. Contudo, o ganho em crescimento é minimizado com o passar do tempo.

Palavras-chave: Estímulo mecânico, flexões caulinares, condicionamento de mudas, estabelecimento de mudas.

SURVIVAL AND INITIAL GROWTH OF THE *Pinus taeda* L. SEEDLINGS SUBMITTED TO THE THIGMOMORFOGENESIS IN THE HARDENING PHASE

ABSTRACT

The present study aimed quantify the effects of thigmomorphogenesis induced by stem bending in hardening phase of the *Pinus taeda* L. seedlings, on the field performance. Containerized *P. taeda* seedlings, were submitted to five stem bending intensities (0, 5, 10, 20 and 40 bendings) performed daily, with the aid of a mechanical device, for 60 days. At the end, was quantificated some morphometric attributes, growth rate, status nutritional, on the roots and shoots. Posteriorly, part of the seedlings was planted in a monoculture area of the *Pinus*, to evaluate the survival and initial growth, with evaluations at the 90 days and one year old after planting. The results were subjected to regression analysis, to 5% probability of error. The increase of the intensity of stem bending resulted in seedlings with lower height and greater thickness. The mechanical stimuli linearly reduced the leaf area. This reduction has directly intervened in reducing the rate of increase of dry weight of shoots, and consequently, the absolute growth rate, even with an increase in the of root growth rate. The mechanical stimuli altered the nitrogen and phosphorus content in the roots and shoots. Changes in growth, in response to mechanical stimuli, with 20 stem bending, made possible to raise the quality of seedlings, since this intensity proportioned higher survival percentage and growth rate at ninety days after planting. However, the gain in growth is minimized over time.

Keywords: Mechanical stimuli, stem bending, conditioning of the seedlings, outplanting performance.

3.1 INTRODUÇÃO

Condições ambientais adversas como salinidade, temperatura, disponibilidade hídrica, perturbação mecânica, e toxicidade química e oxidativa causam grandes perdas na produção agrícola e na produtividade de organismos vegetais (CLOSE, 2012). Plantas terrestres não podem evadir destas condições, mas co-evoluem com o ambiente em que se encontram mediante alterações nos mecanismos de tolerância e defesa. Os danos ao estrato arbóreo devido a estresses abiótico e biótico constituem-se em um problema mundial, e, portanto, o entendimento dos mecanismos desenvolvidos para tolerância torna-se uma necessidade (OSAKABE et al., 2012).

Na implantação de povoamentos florestais, as mudas são afetadas severamente por diversas formas de estresse, principalmente nas primeiras semanas de desenvolvimento, considerado período crítico no sucesso do plantio de espécies lenhosas florestais (CLOSE et al., 2005). Nesta fase, a muda precisa criar uma conexão entre o torrão e o solo possibilitando sua permanência no ambiente (GROSSNICKLE, 2012).

Muitas práticas silviculturais vêm sendo aplicadas para otimizar o sucesso do estabelecimento de povoamentos florestais. O protocolo de produção e rustificação da muda, o sistema de plantio, o preparo do solo, a proteção física das mudas, e a fertilização são exemplos de métodos aplicados para promover maior crescimento e sobrevivência de mudas florestais frente às adversidades do ambiente físico (LANDIS et al., 2010).

A rustificação é o termo adotado para descrever o conjunto de técnicas agronômicas adotadas no viveiro que resulta no aumento a sobrevivência das mudas às formas de perturbações decorrentes do transporte, armazenamento, plantio e pós-plantio (JACOBS e LANDIS, 2009). Adicionalmente, a adoção de práticas rustificativas expõem as mudas a um nível controlado de estresse que estimula a ativação de mecanismos fisiológicos de reconhecimento e defesa à condição ambiental desfavorável predominante (VILLAR-SALVADOR et al., 1999; MALAVASI e MALAVASI, 2001).

As técnicas agronômicas compreendem a redução da densidade de mudas, a monda das mudas para áreas com diferentes regimes de luz e temperatura, a redução da frequência de regas, a redução da fertilização, ou ainda a poda da raiz ou da parte aérea com vistas a potencializar o balanço entre aquelas (MUNISHI e CHAMASHAMA, 1994; GUO, 1999; PELTOLA et al., 2000; BAÑON et al., 2006; ROSSI et al., 2008).

Entre as diversas técnicas de rustificação, o uso de perturbações mecânicas por meio de flexões caulinares pode resultar em maior resistência ao estresse mecânico (TELEWSKI,

2006; JACOBS e LANDIS, 2009; OSAKABE et al., 2012). A resposta no crescimento às perturbações mecânicas foi intitulada de tigmomorfogênese por Jaffe (1973), e dentre os principais efeitos fisiológicos, resulta na redução da velocidade de crescimento primário em detrimento ao crescimento secundário (TELEWSKI e PRUYN, 1998; COUTAND et al., 2010; MOREL et al., 2012), no aumento do número de raízes e massa seca do sistema radicular (TAMASI et al., 2005; REUBENS et al., 2009), em alteração nas propriedades mecânicas da madeira (CORDERO, 1999; LITTLE e EKLUND, 1999), e no estímulo à biossíntese de lignina (ALVAREZ-CLARE e KITAJIMA, 2007; RAMOS et al., 2012).

Os efeitos da tigmomorfogênese ainda não estão plenamente elucidados, principalmente se tratando do emprego de perturbações mecânicas sobre o condicionamento de mudas no viveiro resultar em maior sucesso na implantação de povoamentos florestais.

Diante do exposto, o presente trabalho objetivou quantificar os efeitos da tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares na fase de rustificação de mudas de *Pinus taeda* L. e sobre o estabelecimento a campo.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

Mudas de *Pinus taeda* L. (RNC 04705) foram produzidas por sementes no viveiro pertencente à empresa Sbaraini Agropecuária S.A., localizado no município de Cascavel, PR. A semeadura ocorreu em outubro de 2010, em tubetes de 90 cm³ de seção quadrática, preenchidos com substrato comercial (Mecplant[®]) acomodados em bandejas plásticas planas com capacidade para 192 recipientes. A fertilização constou de 200 g de fertilizante de liberação controlada (Osmocote[®] Plus 8 meses) da formulação N₂-P₂O₅-K₂O (15-9-12) incorporado em 25 kg de substrato.

O tempo de formação das mudas foi de 8 meses após a semeadura, permanecendo os quatro primeiros meses em casa de vegetação e os quatro meses restantes expostas a pleno sol. Foi realizada a redução pela metade da ocupação dos tubetes nas bandejas plásticas e a outra metade, transferidos para bandejas plásticas adicionais. As mudas foram irrigadas diariamente, próximas à capacidade de saturação do substrato.

Ao final da fase crescimento (após seis meses), quando as mudas externaram altura média de 16,8 cm (Tabela 3.1) foram enviadas ao Centro de Controle Biológico pertencente à Universidade Estadual do Oeste do Paraná, campus de Marechal Cândido Rondon. As mudas permaneceram no viveiro, expostas a pleno sol, durante sessenta dias, que correspondeu ao período de aplicação dos tratamentos. A temperatura média durante este período foi 19,29 °C

e umidade relativa do ar de 74,38%, aferidas por meio de um datalogger de temperatura e umidade autoprogramado.

Tabela 3.1 Medidas iniciais de altura (A), diâmetro do coleto (DC), volume (V), massa seca de raiz (MSR) e massa seca da parte aérea (MSPA) de mudas de *P. taeda* utilizadas no experimento, antes da imposição dos tratamentos.

Atributos	A --- cm ---	DC --- mm ---	V --- cm ³ ---	MSR --- g por muda ---	MSPA --- g por muda ---
Média	16,8 ± 0,4*	3,40 ± 0,11*	1,23 ± 0,28*	0,681 ± 0,113*	0,980 ± 0,147*

*Desvio padrão da média.

Os tratamentos foram constituídos por cinco intensidades de flexões caulinares (0, 5, 10, 20 e 40 flexões) realizadas diariamente. Todas as mudas foram flexionadas mecanicamente por meio de um aparato mecânico desenvolvido por Volkweis (2012) correspondendo a uma adaptação de Jacobs e Landis (2009), composta por uma barra de cano de PVC com 25 mm de diâmetro, preenchida com argamassa, disposta horizontalmente e fixada em uma estrutura metálica com rolamentos, que possibilitou o deslocamento da barra sobre a bancada (Figura 3.1).

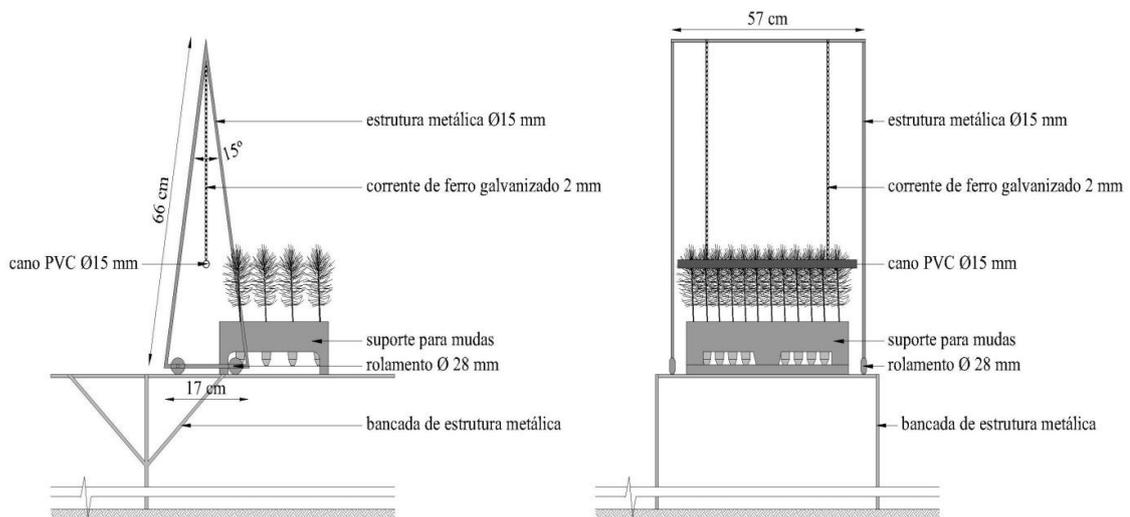


Figura 3.1 Representação gráfica do equipamento construído para efetuar as flexões caulinares em mudas de *P. taeda*.

As mudas foram flexionadas verticalmente não mais do que 45° mediante a passagem da barra no terço inferior, colidindo a 5,0 cm da gema apical das mudas, em sentido frente/trás. Cada movimento foi computado como uma única flexão. Os movimentos foram

realizados a uma velocidade de $0,10 \text{ m seg}^{-1}$ uma vez ao dia, pela manhã sempre às 09:00 h. As flexões caulinares iniciaram em junho de 2011 e encerraram em agosto de 2011, perdurando sessenta dias quando então foram expedidas para o plantio.

No campo, o experimento foi implantado em setembro de 2011 em uma área comercial de monocultivo de *Pinus* em reforma que permaneceu em pousio por dois anos pertencente à mesma empresa, localizado no município de Cascavel, PR com coordenadas geográficas de $24^{\circ} 59,811' \text{ S}$ e $53^{\circ} 13,826' \text{ W}$ e altitude de 752 m. O clima da região segundo classificação de Köppen é o Subtropical Úmido Mesotérmico com verões quentes (temperatura média superior a 22° C), tendência à concentração de chuvas, invernos com geadas pouco frequentes (temperatura média inferior a 18° C). O solo da área experimental é classificado como Latossolo Vermelho Distroférico típico, de textura argilosa, (EMBRAPA, 2006) com os atributos químicos elencados na Tabela 3.2.

Tabela 3.2 Atributos químicos do solo da área de implantação do experimento.

Profundidade cm	MO g dm^{-3}	P mg dm^{-3}	Cátions trocáveis ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)						V %	m %	pH CaCl ₂
			K ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	Al ³⁺	H+Al	CTC			
0-20	20,51	6,85	0,35	1,29	2,07	0,55	6,70	10,41	35,64	12,91	4,60
20-40	12,30	0,94	0,10	0,55	0,88	0,95	7,90	9,43	16,22	38,31	3,80

Em que: (MO) Matéria orgânica; (P) Fósforo disponível; (SB) Saturação de bases; (m) Saturação por alumínio.

O sistema de plantio foi em quadras com espaçamento de 3 m entre linhas e 2 m entre plantas. A dimensão da cova foi em média de 0,15 m de raio por 0,40 m de profundidade com fertilização da base com 100 g por cova de fertilizante de disponibilidade controlada (Basacote[®] Plus 9 meses) com formulação N₂-P₂O₅-K₂O (16-8-12). Não houve preparo prévio do solo e correção da acidez. Os tratos culturais envolveram a roçada de plantas daninhas a cada 90 dias, bem como o coroamento das mudas num raio de 0,60 m da cova.

Os parâmetros avaliados após a aplicação das flexões caulinares consistiram dos incrementos na altura, no diâmetro do coleto, no volume do caule, nos incrementos de massa de matéria seca de raízes e parte aérea, que posteriormente foram utilizadas para a obtenção da taxa de crescimento absoluto. Adicionalmente, quantificou-se a área foliar das mudas e o índice de esbeltez. Utilizou-se quatro repetições de 10 mudas.

O volume do caule foi calculado por meio da fórmula de Smalian, conforme Equação 1. A estimativa do volume consistiu no quociente da subtração entre áreas de seção circular entre o coleto e a 2,0 cm abaixo da gema terminal, pelo comprimento do caule.

$$Vol = \frac{g_{inf} - g_{sup}}{A - 2} \quad \text{Equação 1.}$$

Em que: Vol = volume do caule em cm³; g_{inf} = área basal (na região do coleto, em cm²); g_{sup} = área de seção circular mensurada 2,0 cm abaixo da gema terminal (em cm²); A = Altura da parte aérea (cm).

Para a determinação da massa de matéria seca de raízes e da parte aérea, as amostras foram acondicionadas em estufa de circulação de ar a 60 °C por 72 h até peso constante. De posse dos valores de matéria seca antes (Tabela 3.1) e após a imposição dos tratamentos, calculou-se a taxa de crescimento absoluto conforme Equação 2.

$$TCA = \frac{MST_{ar} - MST_{pr}}{\text{Tempo}} \quad \text{Equação 2.}$$

Em que: TCA = taxa de crescimento absoluto, em mg dia⁻¹; MST_{ar} = corresponde à soma das matérias secas (raiz + parte aérea) obtidas no início da rustificação, (mg por muda); MST_{pr} = corresponde à soma das matérias secas (raiz + parte aérea) obtidas após início da rustificação, (mg por muda); Tempo = período de rustificação.

A matéria seca obtida após a rustificação foi moída em moinho tipo Willye, e passada em peneira de malha 40 mesh para a determinação do teor de nitrogênio (N) e fósforo (P) nos tecidos aéreos e radiculares. Para avaliar os teores de N e P no tecido vegetal utilizou-se amostras de 0,2 g, em quatro repetições por tratamento, que foram submetidas à digestão sulfúrica e posterior destilação em aparelho semi-micro Kjeldhal, e espectrofotometria uv-vis, para determinação dos teores de N e P, respectivamente, como descrito por Tedesco et al. (1995).

A área foliar foi determinada pelo método de imagens digitalizadas com o software QUANT 1.0 (VALE et al., 2001). O número de folhas representativas para obtenção da área foliar média foi determinada pelo método de amostragem aleatória simples, com base na variância da média de 20 acículas por tratamento de diferentes posições na muda. Admitiu o limite de erro de 15% a 95% de probabilidade pelo teste t de Student para uma população que tende ao infinito como sugerido por Pellico Netto e Brena (1997). Após a determinação da área foliar média, multiplicou-se pelo número de acículas para obtenção da área foliar por muda.

O índice de esbeltez resulta da razão entre a altura da parte aérea (cm) pelo diâmetro do coleto (mm) por muda, obtidos após o período de rustificação, cujos resultados foram expressos em cm mm⁻¹.

Após o período de 90 e 360 dias do plantio foi avaliado o desempenho das mudas a campo através da porcentagem de sobrevivência e crescimento inicial pela mensuração dos

incrementos na altura, no diâmetro do coleto, e no volume do caule, conforme descritos anteriormente. No campo, cada parcela foi composta por cinco mudas.

No período de viveiro, o experimento seguiu o delineamento inteiramente ao acaso e nas condições de campo, o delineamento foi em blocos ao acaso, ambos com quatro repetições, respeitando-se a identidade dos tratamentos na composição dos blocos a campo.

Os resultados obtidos foram submetidos ao teste de Lilliefors para normalidade da distribuição dos resíduos e o teste de Cochran e Bartlett para homogeneidade das variâncias, seguido da análise de variância. Quando da existência de significância pelo teste F, os dados foram desdobrados pela análise de regressão polinomial a 5% de probabilidade com o auxílio do software Sigma Plot 12.0 (SIGMA PLOT, 2011).

3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.3.1 Atributos avaliados ao final da fase de viveiro

As flexões caulinares aplicadas na fase de rustificação de mudas de *P. taeda* influenciaram o crescimento das mesmas. Com exceção do teor de nitrogênio da parte aérea ($P > 0,05$) houve efeito significativo para os demais componentes morfométricos e fisiológicos avaliados (Tabela 3.3).

Tabela 3.3 Resumo da análise de variância para os parâmetros quantificados em mudas de *P. taeda* ao final da fase de viveiro em resposta a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.

Parâmetros	Resumo ANOVA			
	QMR	F_{calc}	P_{valor}	C.V. (%)
IA	0,2505	24,87	<0,0001	7,48
ID	0,0034	44,76	<0,0001	10,25
IE	0,0666	14,21	0,0001	4,35
V	0,0132	53,50	<0,0001	3,81
AF	0,0066	48,98	<0,0001	1,15
TCA	1,0120	40,49	<0,0001	2,18
I_{MSR}	0,00097	23,67	<0,0001	2,84
I_{MSPA}	0,00021	48,98	<0,0001	2,72
N_R	1,0991	7,90	0,0012	5,90
N_{PA}	1,6702	2,13	0,1274	6,51
P_R	0,0221	20,23	<0,0001	5,27
P_{PA}	0,1131	11,49	0,0002	8,74

Em que: (QMR) quadrado médio do resíduo; ($F_{calc.}$) valor calculado para tratamentos; (P_{valor}) significância do teste; (C.V.) coeficiente de variação; (IA) incremento na altura; (ID) incremento no diâmetro do coleto; (IS) índice de esbeltez; (IV) incremento no volume do caule; (AF) área foliar; (I_{MSR} e I_{MSPA}) incremento na matéria seca de raízes e parte aérea, respectivamente; (TCA) taxa de crescimento absoluto; (N_R e P_R) teor de nitrogênio e fósforo nas raízes, respectivamente; (N_{PA} e P_{PA}) teor de nitrogênio e fósforo na parte aérea, respectivamente.

Com o aumento do número de flexões houve redução linear da taxa de incremento na altura, sendo que a aplicação de 40 flexões resultou na redução de 39% do incremento quando comparado ao controle (Figura 3.2A). O incremento no diâmetro do coleto apresentou resposta polinomial quadrático, externando que 29 flexões diárias foram suficientes para promover um crescimento em diâmetro 2,68 vezes maior que o tratamento controle (Figura 3.1A).

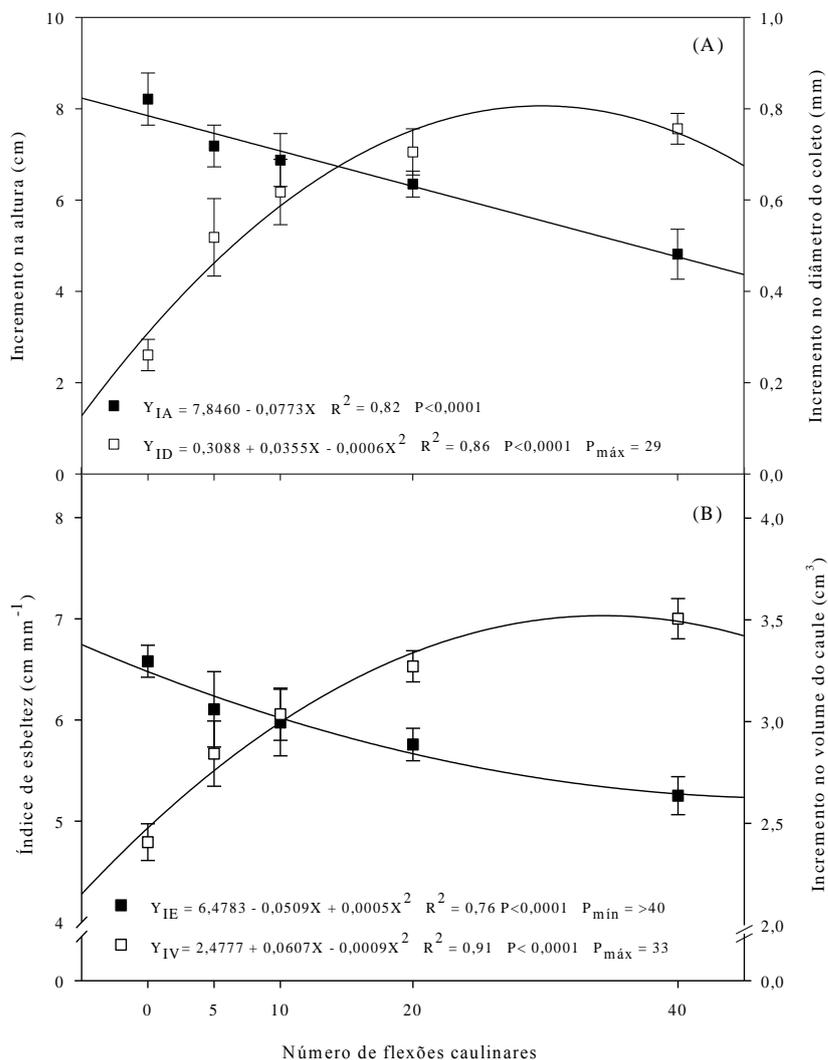


Figura 3.2 Incremento na altura (IA), no diâmetro do coleto (ID) (A), índice de esbeltez (IE) e incremento no volume do caule (IV) (B) de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.

A redução do crescimento em altura e o aumento do diâmetro do coleto observados em mudas de *Pinus taeda* após a aplicação de estímulos mecânicos reforça o exposto na literatura

sobre perturbações mecânicas atenuarem o crescimento primário e acelerarem o crescimento secundário de plantas (LUNDQVIST e VALINGER, 1996; TELEWSKI e PRUYN 1998; KERN, et al., 2005; COUTAND, et al., 2010; MOREL, et al., 2012).

A redução da velocidade de crescimento em altura e o aumento na velocidade de crescimento em diâmetro reduziram quadraticamente os valores do índice de esbeltez e aumentaram quadraticamente o incremento no volume do caule em função do número de flexões caulinares (Figura 3.2B). A aplicação de 40 flexões reduziu em 19% o índice de esbeltez, assim como 33 flexões aumentou em até 42% a velocidade de crescimento em volume quando comparadas com mudas não submetidas ao tratamento. O índice de esbeltez indica quantas vezes a altura é maior em relação ao diâmetro do coleto, sugerindo uma relação de resistência. Quanto maior o valor mais delgado o caule se torna (HAASE, 2008).

A alteração no crescimento primário foi atribuída à síntese de etileno, como descrito por Biro e Jaffe (1984). A regulação da transcrição gênica do ácido 1 - aminociclopropano - 1 - carboxílico sintase (ACC sintase) é regulado por estímulos mecânicos. O etileno em altas concentrações induz a alteração da conformidade da parede celular, alterando a orientação do sentido transversal para o longitudinal dos microtúbulos e microfibrilas de celulose da parede celular primária, além de inibir o transporte de auxinas na região do alongamento caulinar. Como consequência, ocorre pressão de turgor na direção longitudinal resultando em caules curtos e espessos (BJÖRKLUND, 2007). Complementarmente, o etileno sintetizado em resposta à perturbação atua na diferenciação de células xilemáticas como reportado por Little e Eklund, (1999) que observaram haver correlação positiva entre a formação de traqueídeos com o teor de etileno em mudas de *Abies balsamea* [(L.) Mill.], que culminou no aumento do diâmetro do caule.

A taxa de crescimento absoluto reduziu linearmente com o aumento do número de flexões, externando um decréscimo da velocidade de crescimento em torno 39% em relação a mudas não estimuladas mecanicamente (Figura 3.3A). O estímulo mecânico resultou na redução da área foliar com até 33 flexões diárias. Neste ponto, a redução foliar foi de 10,2% em relação ao tratamento controle.

A redução da área foliar corrobora ao observado por Cordero (1999) que relatou uma redução de 16%, 64% e 36% nos valores de assimilação líquida de CO₂, área foliar e área foliar específica respectivamente, e um aumento de 19% nos valores de respiração, sem, contudo, apresentar alterações para a condutância estomática, a transpiração e a eficiência no uso de água em mudas de *Cecropia schreberiana* (Miq. ex. *C. peltata* L.) tutoradas ou não, e

expostas a ventos que atingiram uma velocidade média de $13,5 \text{ km h}^{-1}$ em comparação ao tratamento sem tutoramento.

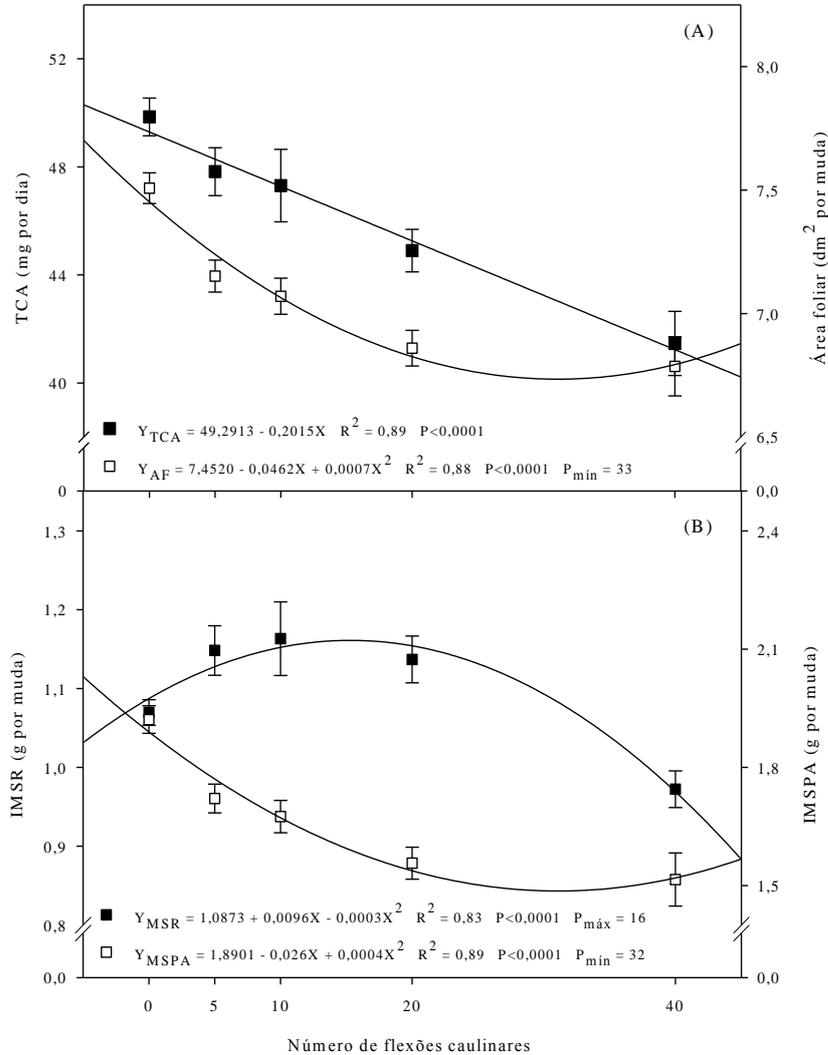


Figura 3.3 Taxa de crescimento absoluto - (TCA), área foliar (A), incremento da massa de matéria seca de raiz (IMSR) e da parte aérea (IMSPA) (B), de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.

A participação da área foliar na massa de matéria seca aérea foi determinante na redução da velocidade de crescimento, tendo em vista que a massa de matéria seca das acículas é proporcionalmente maior em relação aos outros componentes de matéria seca das mudas. Portanto, os valores da taxa de crescimento absoluto tornaram-se inferiores ao evidenciado no tratamento controle, e, associado à redução da área foliar resultou em menores valores no incremento da massa de matéria seca da parte aérea (Figura 3.3B).

O aumento do número de flexões em até 16 flexões possibilitou aumentar a velocidade de acúmulo de matéria seca radicular em até 7,1% (Figura 3.3B). Porém, com o aumento do número de flexões ocorreu uma redução de até 9% quando da aplicação de 40 flexões em comparação ao tratamento controle, indicando que o aumento do número acima de 16 flexões caulinares ao invés de possibilitar maior rusticidade induziu a maiores níveis de estresse, culminando na redução do crescimento.

O estímulo mecânico por meio de flexões caulinares induziu a divisão do periciclo, resultando em maior massa seca e número de raízes em mudas de *Robinia pseudoacacia* (L.) como reportado por Reubens et al. (2009) e em mudas de *Prunus avium* ('Monteil') por Coutand et al. (2008). Adicionalmente, o crescimento do sistema radicular, principalmente pelo crescimento de raízes situadas na zona de ramificação promove o ancoramento e a estabilidade da muda no solo, indicando ser uma estratégia de resistência às forças geradas naturalmente pelo vento ou pelo declive, como observado por Tamasi et al. (2005) em mudas de *Quercus rubur* (L.), e por Sun et al. (2008) em plantio de *Pinus yunnanensis* (Franch.) sob diferentes declividades.

O teor de nitrogênio no sistema radicular ajustou-se ao modelo polinomial quadrático enquanto o teor de fósforo foi reduzido linearmente com o aumento do número de flexões (Figura 3.4A). O máximo teor de nitrogênio foi obtido com 24 flexões caulinares, possibilitando incremento de 21,9% em comparação a mudas não estimuladas mecanicamente. Para o teor fósforo, a redução foi de 22,6% sobre o tratamento controle. Para a parte aérea (Figura 3.4B) não foram detectadas diferenças significativas ($P > 0,05$), com média de $19,84 \text{ g kg}^{-1}$.

O aumento do teor de nitrogênio no sistema radicular indica que a assimilação ocorreu primariamente neste órgão. No crescimento de raízes há um grande requerimento de carboidratos armazenados e/ou redistribuídos que subsidiarão esqueletos de carbono para síntese de ácidos nucleicos e aminoácidos, além de servirem de componente estrutural dos fosfolipídios da membrana plasmática e na formação de polissacarídeos necessários na composição da parede celular (TAIZ e ZEIGER, 2009).

As respostas tigmomorfogenéticas limitaram a absorção de fósforo, visto que o aumento do número de flexões resultou na redução linear do teor tanto nas raízes quanto na parte aérea (Figura 3.4B), e quando quantificado o conteúdo do elemento por órgão, o comportamento foi semelhante (dados não apresentados).

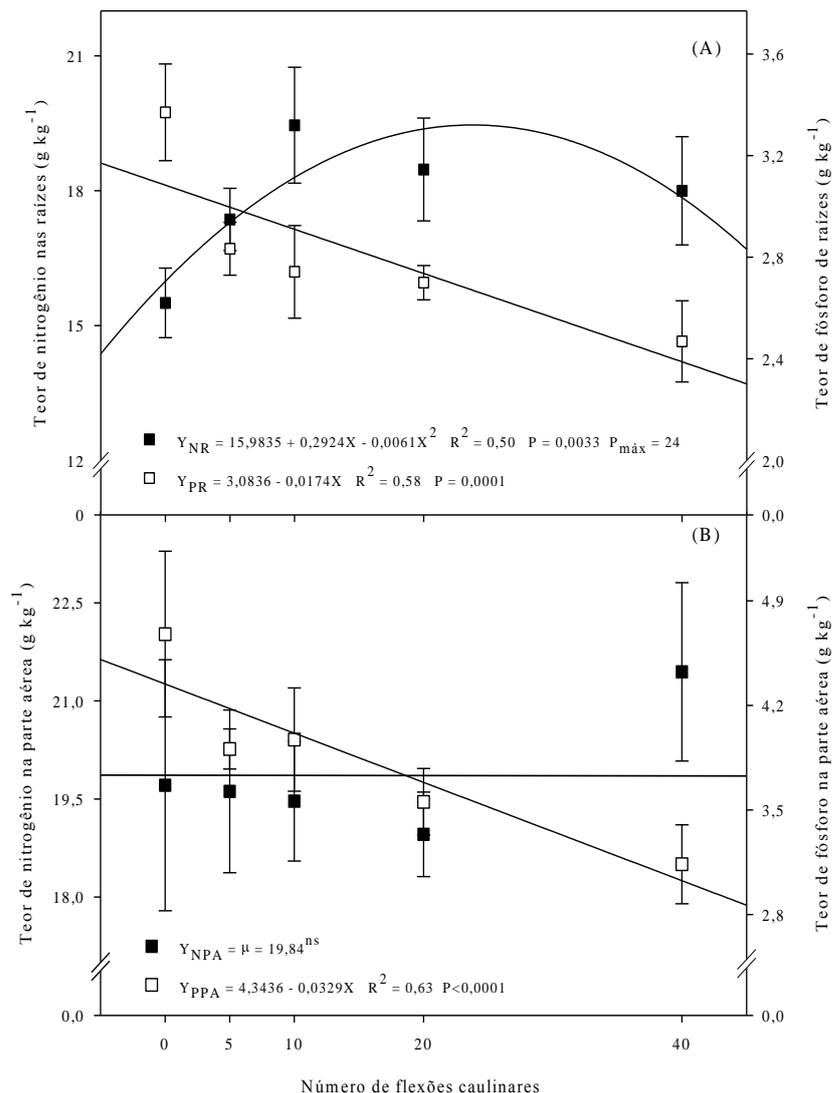


Figura 3.4 Teor de nitrogênio e fósforo no sistema radicular (A), e teor de fósforo na parte aérea (B), de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.

Na literatura, as informações são incipientes acerca dos efeitos de perturbações mecânicas na absorção de nutrientes. Segundo Araújo e Machado (2006) a alta concentração de cátions divalentes e trivalentes precipitam o fosfato no espaço livre aparente e na rizosfera limitando a absorção. Em faixa de pH baixo, o fósforo é precipitado na forma de fosfato de alumínio, e, em pH alto, fosfato de cálcio ou de magnésio. Desta forma, o efluxo de cálcio nas células do sistema radicular como mecanismo de amplificação do estímulo mecânico resultaria da formação de precipitados com cálcio, limitando a absorção, sem, contudo, limitar o crescimento, visto que os teores para a raiz e parte aérea estão de acordo com os limites considerados adequados para a fase de rustificação de mudas de *Pinus* (HIGASHI et al.,

2003). E a baixa absorção pelo sistema radicular acarretou na redução do transporte do elemento para a parte aérea, visto que a redução do teor foi maior neste componente.

Adicionalmente, na biossíntese de etileno altas concentrações de cálcio intercelular são requeridas, o que resulta em baixo teor de fósforo intercelular, como explanado anteriormente. Altos teores de fósforo suprimem a atividade da ACC oxidase. Portanto, o baixo teor de fósforo estimula a produção de etileno e/ou aumenta a sensibilidade deste fitohormônio nas raízes, cujo efeito fisiológico resulta em mudanças no desenvolvimento do sistema radicular, principalmente na formação e no alongamento de novas raízes e bem como, em pelos radiculares (LYNCH e BROWN, 1997). Corroborando com o exposto, Rossi et al. (2008) pulverizaram etefon na parte aérea de mudas de *P. taeda* e os resultados indicaram que o incremento nas doses de etefon ocasionou aumento significativo no acúmulo de massa seca de raiz primária e no número de raízes secundárias presentes nas porções mediana e inferior do sistema radicular.

Os resultados observados ao final da aplicação dos estímulos mecânicos nas mudas sustentam a hipótese da redução do crescimento aéreo estar associado à redução da fotossíntese, seja pelo estímulo a abscisão foliar ou pela redução em tamanho e número de acículas, resultante do baixo teor de fósforo na parte aérea. Logo, o carbono assimilado é redistribuído para o crescimento do caule e de raízes, e, em menor proporção para o crescimento foliar. Adicionalmente, o etileno em altas concentrações é responsável por desencadear o processo de abscisão foliar, por promover o aumento da sensibilidade na região da zona de abscisão foliar (COLLI e PURGATTO, 2008).

3.3.2 Desempenho pós-plantio

Os dados agroclimáticos durante o período de execução do experimento estão plotados na Figura 3.5. Durante o período de avaliação não foram observadas anomalias do clima. Contudo, foram registrados picos na velocidade do vento entre 48,3 a 103 km h⁻¹ (dados não apresentados), sendo a média de 15,22 km h⁻¹.

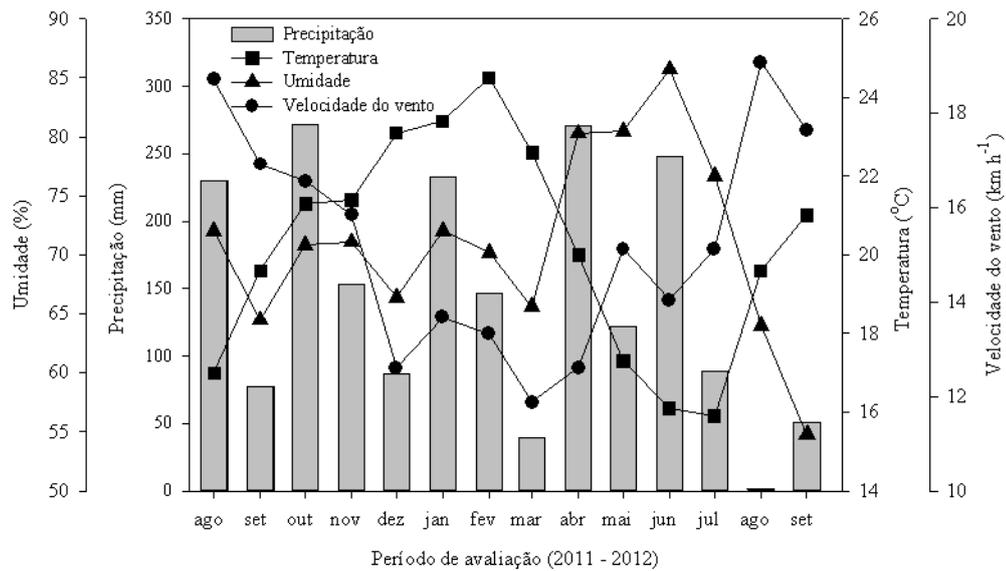


Figura 3.5 Precipitação pluviométrica acumulada e médias de temperatura, umidade relativa, e velocidade do vento (km h^{-1}) na área experimental em Cascavel, PR, entre agosto de 2011 a setembro de 2012.

A rustificação de mudas de *P. taeda* por meio de flexões caulinares interferiu na sobrevivência e no crescimento das mudas a campo. Com exceção da porcentagem de sobrevivência quantificada aos 360 dias do plantio, que manteve-se inalterada, os demais atributos morfométricos mensurados aos 90 dias e aos 360 dias do plantio apresentaram alterações significativas ao nível de 5% de probabilidade (Tabela 3.4).

Tabela 3.4 Resumo da análise de variância para os parâmetros quantificados no campo aos noventa e trezentos e sessenta dias após o plantio.

Atributos	Resumo ANOVA			
	QMR	F_{calc}	P_{valor}	C.V. (%)
S_{90} e S_{360}	56,6667	4,06	0,0262	8,18
IA_{90}	4,4327	4,56	0,0180	9,03
ID_{90}	0,2325	5,24	0,0112	9,73
IV_{90}	3,2030	17,37	<0,0001	9,98
S_{360}	56,6667	4,06	0,0262	8,18
IA_{360}	9,1854	11,18	0,0005	5,99
ID_{360}	2,5426	9,28	0,0012	6,89
IV_{360}	3588,2220	6,42	0,0053	12,84

Em que: (S) porcentagem de sobrevivência; (IA) incremento na altura; (ID) incremento no diâmetro do coleto; (IV) incremento no volume do caule; (90) mensurações referentes após 90 dias do plantio; (360) mensurações referentes após 360 dias do plantio.

A máxima porcentagem sobrevivência foi alcançada com a aplicação de 17 flexões caulinares, que resultou em 99% de sobrevivência das mudas ao final do período de avaliação (Figura 3.6). Com o aumento do número de flexões acima daquela intensidade, a porcentagem de sobrevivência reduziu para 80%, afetando negativamente o estabelecimento das mudas a campo. O tratamento controle resultou na mortalidade de 10% dos indivíduos levados a campo.

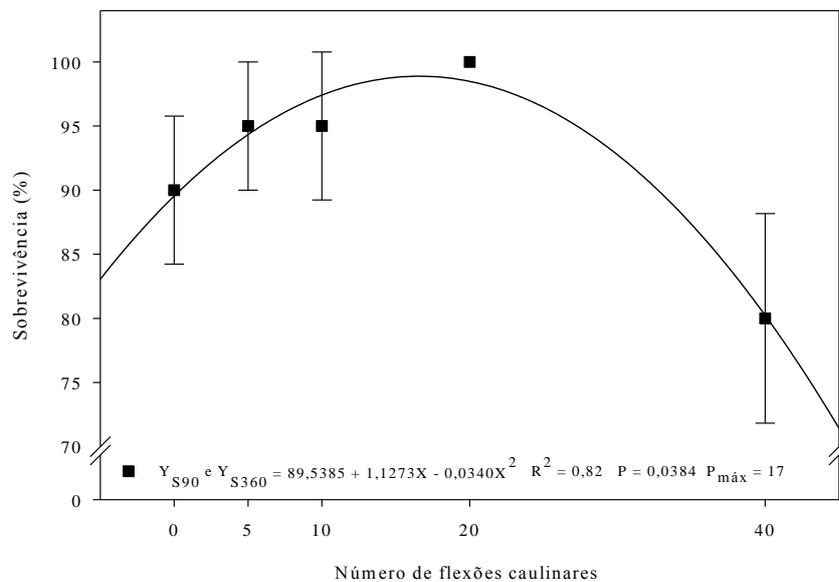


Figura 3.6 Porcentagem de sobrevivência ao final de 360 dias do plantio de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares na fase de rustificação.

Há relatos na literatura de que perturbações mecânicas estão associadas aos eventos que ativam a expressão gênica para a rota bioquímica dos fenilpropanóides, que culminam na biossíntese de lignina (SAIDI et al., 2011; RAMOS et al., 2012). O aumento no teor de lignina nas paredes celulares confere maior rigidez do caule e fluidez do transporte de água, propiciando maior resistência ao embolismo, que é a causa de mortalidade de indivíduos juvenis e adultos em condições severas de déficit hídrico ou por ventos capazes de elevar a tensão da água nos vasos xilemáticos por meio do aumento da taxa de transpiração (RETUERTO e WOODWARD, 1993; MARTÍNEZ-VILALTA e PIÑOL, 2003). Contudo, Alvarez-Clare e Kitajima (2007) constataram não haver correlação entre a sobrevivência de mudas de oito espécies florestais com o teor de lignina do caule, estando o aumento da sobrevivência atrelado à densidade do caule e a redução de módulos de elasticidade.

Os parâmetros morfométricos mensurados aos 90 dias do plantio das mudas indicaram que as alterações morfogênicas decorrentes da tigmomorfogênese resultaram em maior velocidade de crescimento no campo (Figura 3.7). O incremento na altura foi de 25%, com a aplicação de 35 flexões, em comparação a velocidade de crescimento em altura de mudas não perturbadas mecanicamente (Figura 3.7A). Os incrementos no diâmetro do coleto (Figura 3.7B) e no volume do caule (Figura 3.7C) foram de 28,2% e 72,4%, respectivamente, em comparação ao tratamento controle, quando da aplicação de 23 flexões caulinares. Nota-se que ao aumentar a frequência das flexões acima de 23 flexões, o crescimento em diâmetro diminuiu, associado ao incremento na altura, que assemelha-se ao observado com 20 flexões, resultou em menor ganho no volume do caule.

O condicionamento das mudas no viveiro por meio de flexões caulinares potencializou o crescimento no estágio inicial de desenvolvimento a campo. Na região de implantação do experimento, a normal para velocidade do vento é de $14,4 \text{ km h}^{-1}$, porém, durante o período de avaliação foi registrado média de $9,5 \text{ km h}^{-1}$, tornando um fator restritivo ao crescimento de indivíduos não tolerantes a ventos fortes. Segundo Telewski (2012), as respostas tigmomorfogênicas sobre o crescimento são alcançadas mediante a geração de fluxo de ar com velocidade acima de $7,9 \text{ km h}^{-1}$. Adicionalmente, Cordero (1999) observou redução do crescimento aéreo de mudas de *Cecropia schreberiana* (Miq. ex. *C. peltata* L.) tutoradas ou não, expostas a ventos que atingiram uma velocidade média de $13,5 \text{ km h}^{-1}$ após quatorze semanas do plantio.

Após 360 dias do plantio, os resultados externaram redução na velocidade de crescimento em comparação aos valores observados aos 90 dias do plantio, aproximando-os dos valores observados para o tratamento controle (Figura 3.8). O incremento na altura reduziu linearmente com o aumento do número de flexões, sendo observada redução de 21% com 40 flexões caulinares (Figura 3.8A). Porém, quando observado os valores para 20 flexões, a redução foi de 10,6%, igualando-se estatisticamente ao tratamento controle.

O diâmetro do coleto apresentou um acréscimo de 5,31% sobre o diâmetro do coleto com 16 flexões caulinares (Figura 3.8B), porém, 90 dias após o plantio os valores foram acima de 28%. Desta forma, com a redução para a altura e o aumento pouco expressivo em crescimento radial resultou em um ganho no volume do caule de 21,7% (Figura 3.8C), com o emprego de 19 flexões caulinares, que anteriormente foi de até 72,4% (Figura 3.7C).

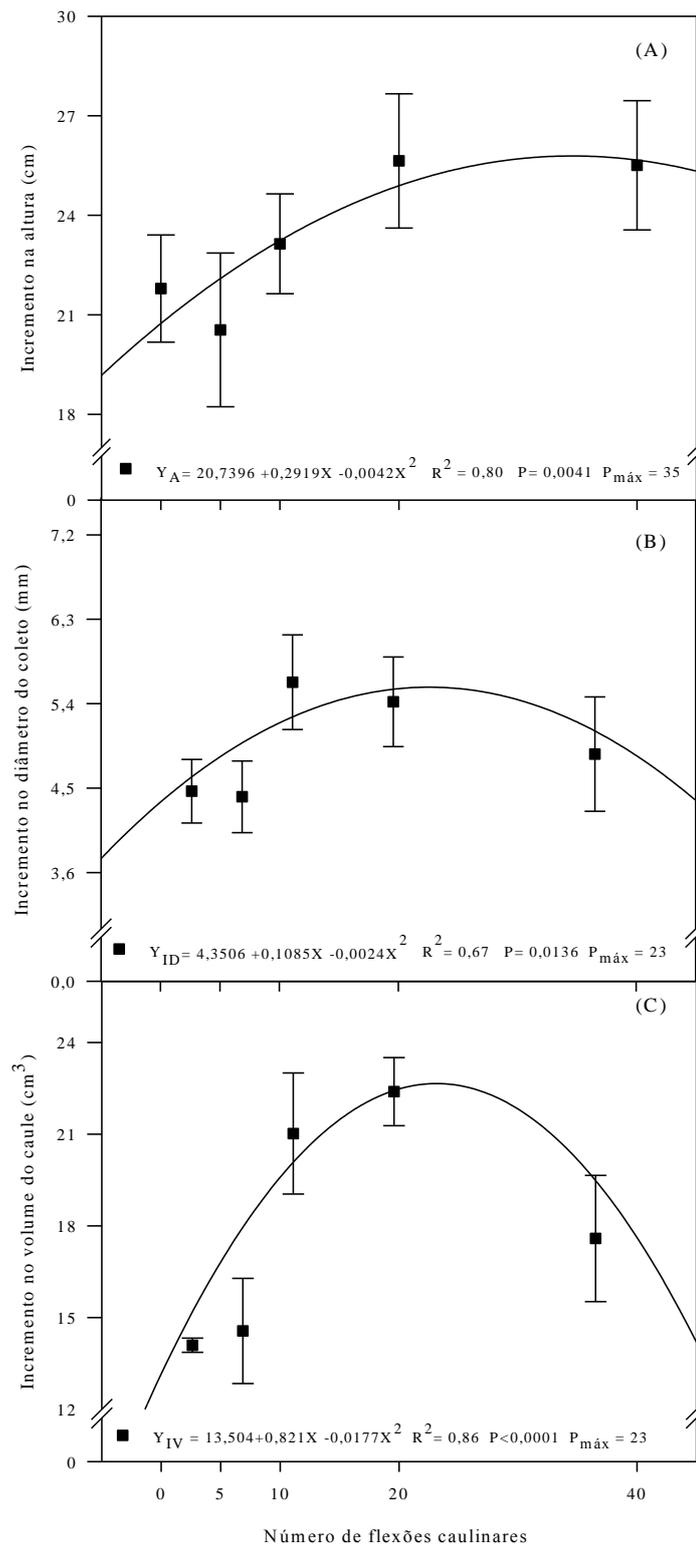


Figura 3.7 Incremento na altura (A), no diâmetro do coleto (B) e no volume do caule (C) após 90 dias do plantio de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares na fase de rustificação.

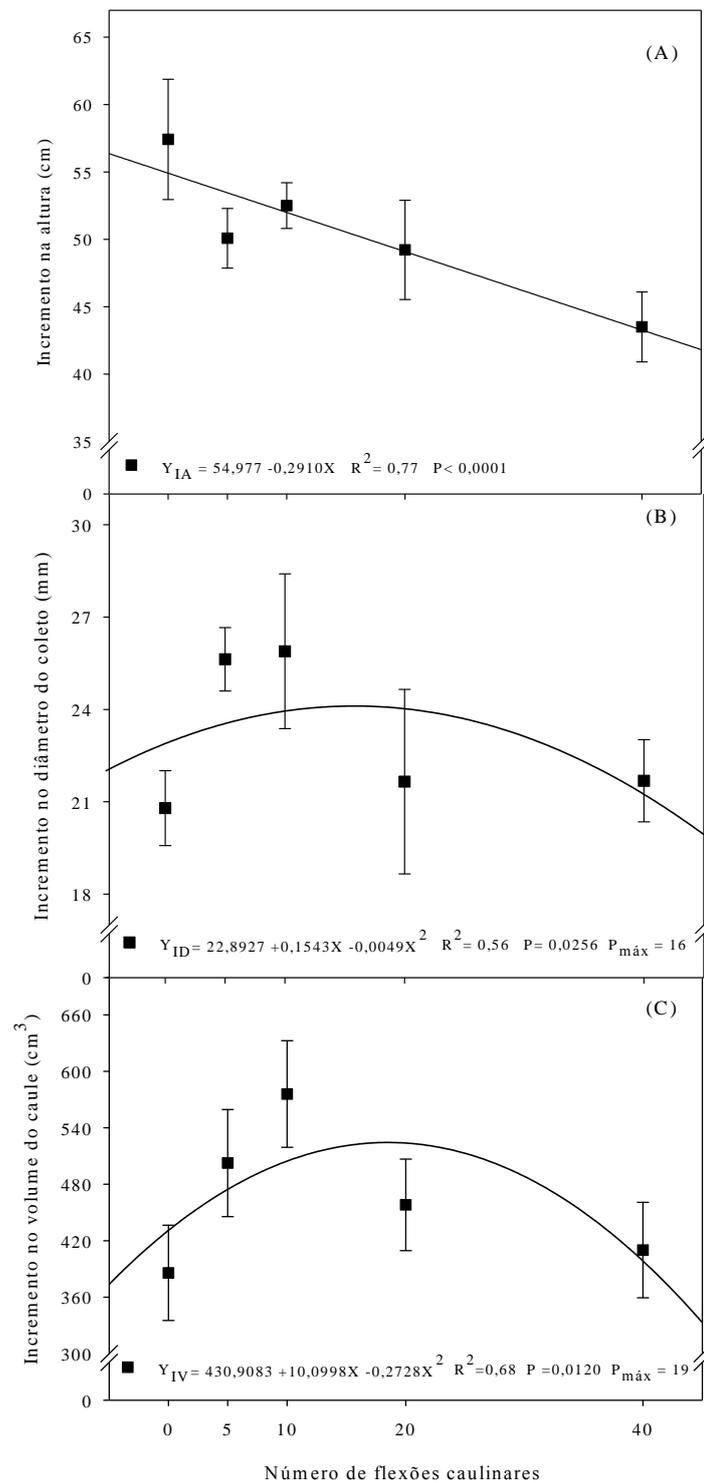


Figura 3.8 Incremento na altura (A), no diâmetro do coleto (B) e no volume do caule (C) após 360 dias do plantio de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares na fase de rustificação.

A redução na velocidade de crescimento aéreo, observado aos 360 dias após o plantio, indica que os efeitos da rustificação das mudas estão vinculados à capacidade de estabelecimento nas primeiras semanas que sucedem o plantio por mecanismos de tolerância estimulados pelo condicionamento no viveiro, e a posteriori, esses efeitos tendem a serem minimizados pela aclimação das mudas as condições de cultivo.

As perturbações mecânicas aplicadas por meio de flexões caulinares na fase terminal de produção de mudas é uma opção para promover maior rusticidade e reflete em melhoria no estabelecimento das mudas a campo. Contudo, torna-se necessário investigar a replicabilidade do método em grandes áreas de produção de mudas, além de torná-lo o método exequível para outras espécies.

3.4 CONCLUSÕES

A tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares em mudas de *P. taeda* com intensidade de 20 flexões diárias acelera o crescimento radicular e do caule, e reduz o aéreo, principalmente pela redução em área foliar e pela alteração no estado nutricional. Esta modificação resulta em mudas com maior qualidade, visto que esta intensidade proporcionou maior porcentagem de sobrevivência e velocidade de crescimento até os noventa dias do plantio. Contudo, o ganho em crescimento é minimizado com o passar do tempo.

3.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVAREZ-CLARE, S.; KITAJIMA, K. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. **Functional Ecology**, v. 21, n. 6, p. 1044-1054, 2007.

ARAÚJO, A. P.; MACHADO, C. T. T. FÓSFORO. In: FERNANDES, M. S. (Ed). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 253-280.

BAÑON, S.; OCHOA, J.; FRANCO, J. A.; ALARCÓN, J. J.; SÁNCHEZ-BLANCO, M. J. Hardening of oleander seedlings by deficit irrigation and low air humidity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 56, n. 1, p. 36-43, 2006.

BIRO, R.; JAFFE, M. J. Thigmomorphogenesis: ethylene evolution and its role in the changes observed in mechanically perturbed bean plants. **Physiologia Plantarum**, v. 62, n. 2, p. 289-296, 1984.

BJÖRKLUND, S. Plant hormones in wood formation, novel insights into the roles of ethylene and gibberellins. 2007. 53f. **Thesis** (Doctoral in Forest Sciences) - Swedish University Swedish of Agricultural Sciences, Umeå, SWE, 2007.

CLOSE, D. C. A review of ecophysiological-based seedling specifications for temperate Australian eucalypt plantations. **New Forests**, v. 43, n. 5-6, p. 739-753, 2012.

CLOSE, D. C.; BEDLE, C. L.; BROWN, P. H.; The physiological basis of containerised tree seedling ‘transplant shock’: a review. **Australian Forestry**, v. 68, n. 2, p. 112-120, 2005.

COLLI, S.; PURGATTO, E. Etileno. In: KERBAUY, G. B. (Ed.). **Fisiologia Vegetal**. 2 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. p. 271-295.

CORDERO, R. A. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. **Tree Physiology**, v. 19, n. 3, p. 153-163, 1999.

COUTAND, C.; CHEVOLOT, M.; LACOINTE, A.; ROWE, N.; SCOTTI, I. Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species. **Annals of Botany**, v. 105, n. 2, p. 341-347, 2010.

COUTAND, C.; DUPRAZ, C.; JAOUEN, G.; PLOQUIN, S.; ADAM, B. Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees: demonstration with young *Prunus avium* trees. **Annals of Botany**, v. 101, n. 9, p. 1421-1432, 2008.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 2º ed. Rio de Janeiro: EMBRAPA/SOLOS, 2006. 306 p.

GROSSNICKLE, S. C. Why seedlings survive: influence of plant attributes. **New Forests**, v. 43, n. 5-6, p. 711-738, 2012.

GUO, Y. F. Ice storm damage to a sweetgum plantation fertilized with nitrogen and phosphorus. **Southern Journal of Applied Forestry**, v. 23, n. 4, p. 224-229, 1999.

HAASE, D. L. Understanding forest seedling quality: measurements and interpretation. **Tree Planters Notes**, v. 52, n. 2, p. 24-30, 2008.

HIGASHI, E. N.; PAULA, T. A.; SILVEIRA, R. L. V. A. Absorção de macronutrientes em *Pinus caribaea* var. *hondurensis* na fase de produção de mudas. **Addubare**, v. 2, n. 8, p. 10-13, 2003.

JACOBS, D. F.; LANDIS, T. D. Hardening. In: DUMROESE, R. K.; LUNA, T.; LANDIS, T. D. (Eds.). **Nursery manual for native plants: Guide for tribal nurseries**. v.1. Washington: United States Department of Agriculture, Forest Service, 2009. p. 217-228.

JAFFE, M. J. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation with special reference to *Bryonia dioica*. **Planta**, v. 114, n. 2, p.143–156. 1973.

KERN, K. A.; EWERS, F. W.; TELEWSKI, F. W.; KOEHLER, L. Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. **Tree Physiology**, v. 25, n. 10, p. 1243-1251, 2005.

LANDIS, T. D.; DUMROESE, R. K.; HAASE, D. L. **The container tree nursery manual: seedling processing, storage, and outplanting**. v. 7. Washington: Department of Agriculture Forest Service, 2010. 200 p.

LITTLE, A. C. H.; EKLUND, L. Ethylene in relation to compression wood formation in *Abies balsamea* shoots. **Trees**, v. 13, n. 4, p. 173-177, 1999.

LUNDQVIST, L.; VALINGER, E. Stem diameter growth of scots pine trees after increased mechanical load in the crown during dormancy and (or) growth. **Annals of Botany**, v. 77, n. 1, p. 59-62, 1996.

LYNCH, J.; BROWN, K. M. Ethylene and plant responses to nutritional stress. **Physiologia Plantarum**, v. 100, n. 3, p. 613-519, 1997.

MALAVASI, U. C.; MALAVASI, M. M. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stilbocarpa* seedlings grown in different light regimes. **Tree Physiology**, v. 21, n. 10, p. 701-703, 2001.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; PIÑOL, J. Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. **Ecosistemas**, v. 7, n. 1, p. 1-7, 2003.

MOREL, P.; CRESPEL, L., GALOPINC, G.; MOULIAD, B. Effect of mechanical stimulation on the growth and branching of garden rose. **Scientia Horticulturae**, v. 135, p. 59-64, 2012.

MUNISHI, P. K. T; CHAMSHAMA, S. A. O. A study of wind damage on *Pinus patula* stands in southern Tanzania. **Forest Ecology and Management**, v. 63, n. 1, p. 13-21, 1994.

OSAKABE, Y.; KAWAOKA, A.; NISHIKUBO, N.; OSAKABE, K. Responses to environmental stresses in woody plants: key to survive and longevity. **Journal of Plant Research**, v. 125, n. 1, p. 1-10, 2012.

PELLICO NETTO, S.; BRENA, D. A. **Inventário Florestal**. Curitiba: Editorado pelos autores, 1997. 316 p.

PELTOLA, H.; KELLOMAËKI, S.; HASSINEN, A.; GRANANDER, M. Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch: analysis of tree-pulling experiments in Finland. **Forest Ecology and Management**, v. 135, n. 1-3, p. 143-153, 2000.

RAMOS, P.; LE PROVOST, G.; GANTZ, C.; PLOMION, C.; HERRERA, H. Transcriptional analysis of differentially expressed genes in response to stem inclination in young seedlings of pine. **Plant Biology**, v. 14, n. 6, p. 923-933, 2012.

RETUERTO, R.; WOODWARD, F. I. The influences of increased CO₂ and water supply on growth, biomass allocation and water use efficiency of *Sinapis alba* L. grown under different wind speeds. **Oecologia**, v. 94, n. 3, p. 415-427, 1993.

REUBENS, B.; PANNEMANS, B.; DANJON, F.; DE PROFT, M.; DE BAETS, S.; DE BAERDEMAEKER, J.; POESEN, J.; MUYS, M. The effect of mechanical stimulation on root and shoot development of young containerised *Quercus robur* and *Robinia pseudoacacia* trees. **Trees**, v. 23, n. 6, p. 1213-1228, 2009.

ROSSI, V. L.; AMARANTE, C. V. T.; FLEIG, F. D. Crescimento e qualidade de mudas de *Pinus taeda* L. submetidas à poda química de raízes. **Ciência Florestal**, v. 18, n. 4, p. 435-442, 2008.

SAIDI, I.; DJEBALI, W.; NAIJA, S.; BOUZID, S.; AMMAR, S. Change in antioxidant and lignifying enzyme activities in rubbing tomato (*Solanum lycopersicum*) internodes. **African Journal of Biotechnology**, v. 26, n. 10, p. 5193-5202, 2011.

SIGMA PLOT. **Scientific Graphing Software: Versão 12.0**. San Rafael, Jandel Corporation, 2011.

SUN, H.-L.; LI, S.-C.; XIONG, W.-L.; YANG, Z.-R.; CUI, B.-S.; YANG, T. Influence of slope on root system anchorage of *Pinus yunnanensis*. **Ecological Engineering**, v. 32, n. 1, p. 60-67, 2008.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4 ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 848 p.

TAMASI, E.; STOKES, A.; LASSERRE, B.; DANJON, F.; BERTHIER, S.; FOURCAUD, T.; CHIATANTE, D. Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. **Trees**, v. 19, n. 4, p. 374-384, 2005.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEM, H.; VOLKWEISS, S. J. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 1995. 174p. (Boletim técnico, 5).

TELEWSKI, F. W. Is windswept tree growth negative thigmotropism? **Plant Science**, v. 184, p. 20-28, 2012.

TELEWSKI, F. W. Unified hypothesis of mechanoperception in plants. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 10, p. 1466-1476, 2006.

TELEWSKI, F. W.; PRUYN, M. L. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. **Tree Physiology**, v. 18, n. 1, p. 65-68, 1998.

TOMÉ JUNIOR, J. B. **Manual para interpretação de análise de solo**. Guaíba: Agropecuária, 1997. 247 p.

VALE, F. X. R.; FERNANDES FILHO, E. I.; LIBERATO, J. R.; ZAMBOLIM, L. Quant - A software to quantify plant disease severity. In: INTERNATIONAL WORKSHOP ON PLANT DISEASE EPIDEMIOLOGY, 1., 2001, Ouro Preto. **Proceedings...**, Ouro Preto, 2001. p. 161.

VILLAR-SALVADOR, P.; OCAÑA, L.; PEÑUELAS, J.; CARRASCO, I. Effect of water stress conditioning on the water relations, root growth capacity, and nitrogen and non-structural carbohydrate concentration of *Pinus halapensis* Mill. (Aleppo pine) seedlings. **Annals of Forest Science**, v. 56, n. 6, p. 459-465, 1999.

VOLKWEIS, C. R. Estímulo mecânico na morfometria de mudas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. 2012. 44 f. **Dissertação** (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Marechal Cândido Rondon, 2012.

4 PARTIÇÃO DA MATÉRIA SECA E DE CARBONO EM MUDAS DE *Pinus taeda* L. SUBMETIDAS À TIGMOMORFOGÊNESE

RESUMO

O presente trabalho objetivou quantificar os efeitos da tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares na fase de rustificação de mudas de *Pinus taeda* L. sobre a partição da matéria seca e de carbono. Mudas de *P. taeda* com 22 cm de altura, produzidas em tubetes, foram submetidas a cinco intensidades de flexões caulinares (0, 5, 10, 20 e 40 flexões) realizadas diariamente, com o auxílio de um aparato mecânico, por 60 dias. Ao final, quantificou-se a área foliar e os incrementos na altura e no diâmetro do coleto. Posteriormente, determinou-se os incrementos na massa de matéria seca de raízes e da parte aérea, que anteriormente, foram subdivididas em cinco componentes: raiz pivotante, raízes laterais, acículas, casca e lenho. Na matéria seca resultante, foi determinado o teor e conteúdo de carbono. O experimento seguiu o delineamento inteiramente ao acaso com quatro repetições. Os resultados foram submetidos à análise de regressão a 5% de probabilidade de erro. Os resultados indicaram que a tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares resultou na redução do crescimento em altura, área foliar e matéria seca da parte aérea, mas promoveu o aumento na velocidade na taxa de crescimento em diâmetro e matéria seca do sistema radicular com até 20 flexões caulinares. A alteração constatada no crescimento primário e secundário foi resultante da redistribuição de carbono e do conteúdo de matéria seca no caule e no sistema radicular, principalmente em raízes laterais, em detrimento da redução de área foliar, em termos de superfície e matéria seca. Os resultados sugerem que o aumento em área foliar deixaria de ser o dreno preferencial de carbono, resultando no crescimento do caule e do sistema radicular, para mudas perturbadas mecanicamente.

Palavras-chave: Rustificação, flexão caulinar, morfometria, condicionamento de mudas.

DRY MATTER PARTITION AND CARBON IN *Pinus taeda* L. SEEDLINGS SUBMITTED TO THIGMOMORPHOGENESIS

ABSTRACT

The present study aimed quantify the effects of thigmomorphogenesis induced by stem bending in hardening phase of the *Pinus taeda* L. seedlings, on the dry matter and carbon partitioning. *P. taeda* seedlings with 22 cm in height, produced in containers, were submitted to five stem bending intensities (0, 5, 10, 20 and 40 bendings) performed daily, with the aid of a mechanical device, for 60 days. At the end, was quantificated of the leaf area and increasing the height and collar diameter. Posteriorly, it was determined the increments in dry weight of roots and shoots, which previously, had been subdivided into five components: taproot, lateral roots, needles, bark and wood. In the dry matter resulting, was determined the carbon content. The experiment followed a completely randomized design with four replications. The results were subjected to regression analysis, to 5% probability of error. The results indicated that thigmomorphogenesis induced by stem bending resulted in reduced growth in height, leaf area and shoot dry weight, but increased the velocity the growth rate in diameter and root dry weight with up to 20 stem bending. The alteration evidenced in the primary and secondary growth was a result of the carbon redistribution and of the dry matter content in the stem and the root system, primarily in lateral roots, to the detriment in the leaf area reduction, in terms of the surface and dry matter. The results suggest that the increase in leaf area would leave be the drain preferential the carbon, resulting in the growth stem and root system, for seedlings mechanically perturbed.

Keywords: Hardening, stem bending, morphometry, conditioning of the seedlings.

4.1 INTRODUÇÃO

O carbono é o elemento mais abundante na biomassa vegetal. Estima-se que 45% a 55% da biomassa vegetal é carbono estrutural ou está presente em compostos orgânicos. O teor de carbono varia em função do órgão, da idade e da sazonalidade (TEDESCO et al., 1995; LACOINTE, 2000). Cerca de 80% do carbono assimilado na fotossíntese é translocado das folhas para atender o metabolismo de células não fotossintetizantes para manutenção da respiração de crescimento e de processos fisiológicos (FERNANDES e SOUZA, 2008).

A dinâmica do acúmulo de matéria seca e carbono em mudas de espécies lenhosas é afetada por diferentes formas de estímulos externos (MALAVASI e MALAVASI, 2001; VILLAR-SALVADOR et al., 2004; CASEMIRO et al., 2008; COUTAND et al., 2008). As perturbações mecânicas naturais como vento, granizo, toque, obstrução no solo, gravidade, declive, atrito, carga sobre a planta, seja pela sobreposição de galhos e/ou plantas ou pelo acúmulo de água das chuvas, afetam o crescimento e o desenvolvimento limitando a sobrevivência das mudas nas condições de campo (LI e GONG, 2011).

O reconhecimento da perturbação mecânica resulta em uma série de alterações fisiológicas nos vegetais que culminam na redução do crescimento primário e aumento do crescimento secundário (TELEWSKI e PRUYN, 1998; COUTAND, et al., 2010). O crescimento resposta ao estímulo mecânico foi denominado de tigmomorfogênese por Jaffe (1983). Dentre os diversos efeitos fisiológicos sobre o crescimento como, por exemplo, na alteração nas propriedades mecânicas da madeira (CORDERO, 1999; LITTLE e EKLUND, 1999), no estímulo a biossíntese de lignina (ALVAREZ-CLARE e KITAJIMA, 2007; RAMOS et al., 2012) e sobre as propriedades biomecânicas da madeira (CORDERO, 1999), a tigmomorfogênese altera a partição da matéria seca e a alocação de carbono em plantas submetidas a perturbações mecânicas, resultando no aumento da matéria seca radicular e número de raízes (TAMASI et al., 2005; REUBENS et al., 2009).

Os efeitos de perturbações mecânicas sobre a dinâmica do carbono nas plantas ainda não foi plenamente elucidado. Estudos sobre a partição da matéria seca de plantas submetidas a perturbações mecânicas resultaram em menor acúmulo de massa seca na parte aérea em detrimento do crescimento radicular, uma vez que o efeito da tigmomorfogênese resultou em menor produtividade dos organismos vegetais, pela redução da área foliar (TELEWSKI e PRUYN, 1998; WANG et al., 2010; MOREL et al., 2012) e a proporção de carbono assimilado pelas folhas é direcionado para regiões de crescimento como na divisão de células xilemáticas, na formação da parede celular secundária e no crescimento do sistema radicular

(JAEGHER et al., 1985; PRUYN et al., 2000; KERN et al., 2005; COUTAND et al., 2008; MOURA et al., 2010). Contudo, a alocação do carbono pode ser reversível, geralmente vinculada à capacidade de aclimação das mudas às condições do campo (LACOINTE, 2000; MARTIN et al., 2010).

Diante do exposto, o conhecimento das modificações no consumo de carbono e de sua partição entre os principais componentes da planta (folhas, caule, raízes) em termos de matéria seca provocadas por estímulo mecânico, possibilita o entendimento da plasticidade do crescimento em resposta à perturbação mecânica. A determinação da intensidade de estímulos por meio de estudos de crescimento em resposta a perturbação mecânica, evidencia as alterações morfológicas nos componentes das mudas capazes de promover maior rusticidade das mesmas no viveiro, possibilitando à aclimação a condição ambiental predominante no ato do plantio.

O presente trabalho objetivou quantificar os efeitos da tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares sobre o conteúdo e partição da matéria seca e carbono em mudas de *Pinus taeda* L. na fase de rustificação.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

Mudas de *Pinus taeda* L. (RNC 04705) foram produzidas por sementes no viveiro pertencente à empresa Sbaraini Agropecuária S.A., localizado no município de Cascavel, PR. A semeadura ocorreu em janeiro de 2011, em tubetes de 90 cm³ de seção quadrática, preenchidos com substrato comercial (Mecplant[®]) e acomodados em bandejas plásticas planas com capacidade para 192 recipientes. A fertilização constou de 200 g de fertilizante de liberação controlada (Osmocote[®] Plus 8 meses) da formulação N₂-P₂O₅-K₂O (15-9-12) incorporado em 25 kg de substrato.

O tempo de formação das mudas foi de 8 meses após a semeadura, permanecendo os quatro primeiros meses em casa de vegetação e os quatro meses restantes, expostas a pleno sol. Foi realizada a redução pela metade da ocupação dos tubetes nas bandejas plásticas e a outra metade, transferidos para bandejas plásticas adicionais. As mudas foram irrigadas diariamente, próximas à capacidade de saturação do substrato.

Ao final da fase crescimento (após seis meses), quando as mudas externaram 21,4 ± 1,8 cm de altura e 3,85 ± 0,38 mm de diâmetro do coleto, foram enviadas ao Centro de Controle Biológico pertencente à Universidade Estadual do Oeste do Paraná, campus de Marechal Cândido Rondon. As mudas permaneceram no viveiro, expostas a pleno sol, durante

sessenta dias, que correspondeu ao período de aplicação dos tratamentos. A temperatura média durante este período foi 24,43 °C e umidade relativa do ar de 62,33%, aferidas por meio de um datalogger de temperatura e umidade autoprogramado.

O experimento foi instalado em delineamento inteiramente ao acaso, e os tratamentos foram constituídos por cinco intensidades de flexões caulinares (0, 5, 10, 20 e 40 flexões) realizadas diariamente. Todas as mudas foram flexionadas mecanicamente por meio de um aparato mecânico desenvolvido por Volkweis (2012) correspondendo a uma adaptação de Jacobs e Landis (2009), composta por uma barra de cano de PVC com 25 mm de diâmetro, preenchida com argamassa, disposta horizontalmente e fixada em uma estrutura metálica com rolamentos, que possibilitou o deslocamento da barra sobre a bancada (Figura 4.1).

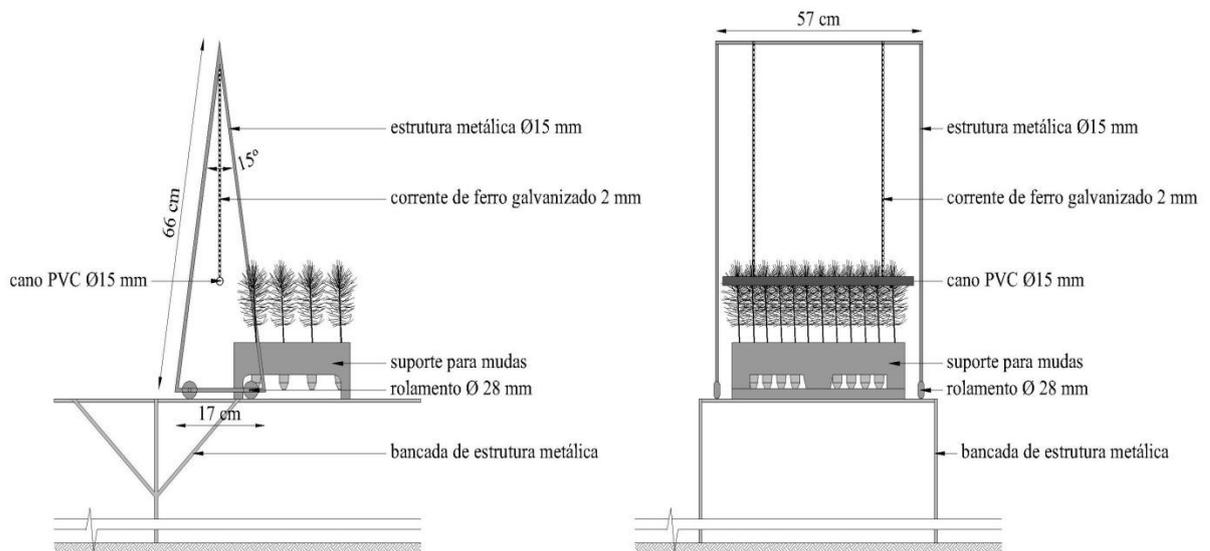


Figura 4.1 Representação gráfica do equipamento construído para efetuar as flexões caulinares em mudas de *P. taeda*.

As mudas foram flexionadas verticalmente não mais do que 45° mediante a passagem da barra no terço inferior, colidindo a 5,0 cm da gema apical das mudas, em sentido frente/trás. Cada movimento foi computado como uma única flexão. Os movimentos foram realizados a uma velocidade de 0,10 m seg⁻¹ uma vez ao dia, pela manhã sempre às 09:00 h. As flexões caulinares iniciaram em setembro de 2011 e encerraram em novembro de 2011, perdurando sessenta dias quando então foram expedidas para o plantio.

Os parâmetros avaliados após a aplicação das flexões caulinares (após 60 dias) consistiram dos incrementos na altura, no diâmetro do coleto, e na massa de matéria seca de

raízes e da parte aérea, que anteriormente, foram subdivididas em cinco componentes: raiz pivotante, raízes laterais, acículas, casca e lenho. Utilizou-se quatro repetições de 5 mudas.

Na determinação da matéria seca, as amostras foram acondicionadas sacos de papel Kraft e mantidas em estufa de circulação de ar a 60 °C por 72 h., até massa constante. Os valores do conteúdo de matéria seca nos respectivos componentes das mudas, antevendo a aplicação dos tratamentos estão expostos na Tabela 4.1.

Tabela 4.1 Conteúdo de massa de matéria seca inicial de mudas de *P. taeda* ao final da fase de crescimento no viveiro antes da aplicação dos tratamentos com diferentes intensidades de flexões caulinares.

Atributos	MSR (g por muda)		MSPA (g por muda)		
	R _{piv}	R _{lat.}	Acículas	Casca	Lenho
Média	0,173 ± 0,084*	0,502 ± 0,128	0,562 ± 0,174	0,189 ± 0,061	0,207 ± 0,058

*Desvio padrão da média. Em que: (R_{piv}) raiz pivotante; (R_{lat.}) raízes laterais. n = 10 mudas.

Após a pesagem, a matéria seca dos componentes foi moída em moinho tipo Willye, passadas em peneira de malha 40 mesh e submetidas à metodologia para determinação do teor de carbono orgânico descrita por Tedesco et al. (1995) para análises de tecidos vegetais, e os resultados expressos em g kg⁻¹.

Adicionalmente, foi determinada a área foliar pelo método de imagens digitalizadas, que foram processadas no software QUANT 1.0 (VALE et al., 2001). O número de folhas representativas para obtenção da área foliar média foi determinada pelo método de amostragem aleatória simples, com base na variância da média de 20 acículas por tratamento de diferentes posições na muda. Admitiu-se o limite de erro de 15% a 95% de probabilidade pelo teste t de Student para uma população que tende ao infinito, como sugerido por Pellico Netto e Brena (1997). Após a determinação da área foliar média, multiplicou-se pelo número de acículas para obtenção da área foliar por muda.

Os resultados obtidos foram submetidos ao teste de Lilliefors para normalidade da distribuição dos resíduos e o teste de Cochran e Bartlett para homogeneidade das variâncias, seguido da análise de variância. Quando da existência de significância pelo teste F, os dados foram desdobrados pela análise de regressão polinomial a 5% de probabilidade com o auxílio do software Sigma Plot 12.0 (SIGMA PLOT, 2011).

4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As flexões caulinares aplicadas na fase de rustificação de mudas de *P. taeda* alteraram significativamente os atributos morfométricos avaliados (Figura 4.2). O aumento do número de flexões caulinares reduziu linearmente a área foliar (Figura 4.2C) e o incremento da matéria seca aérea (Figura 4.2D), em até 41% e 21%, respectivamente, quando da aplicação de 40 flexões, em comparação as mudas não flexionadas.

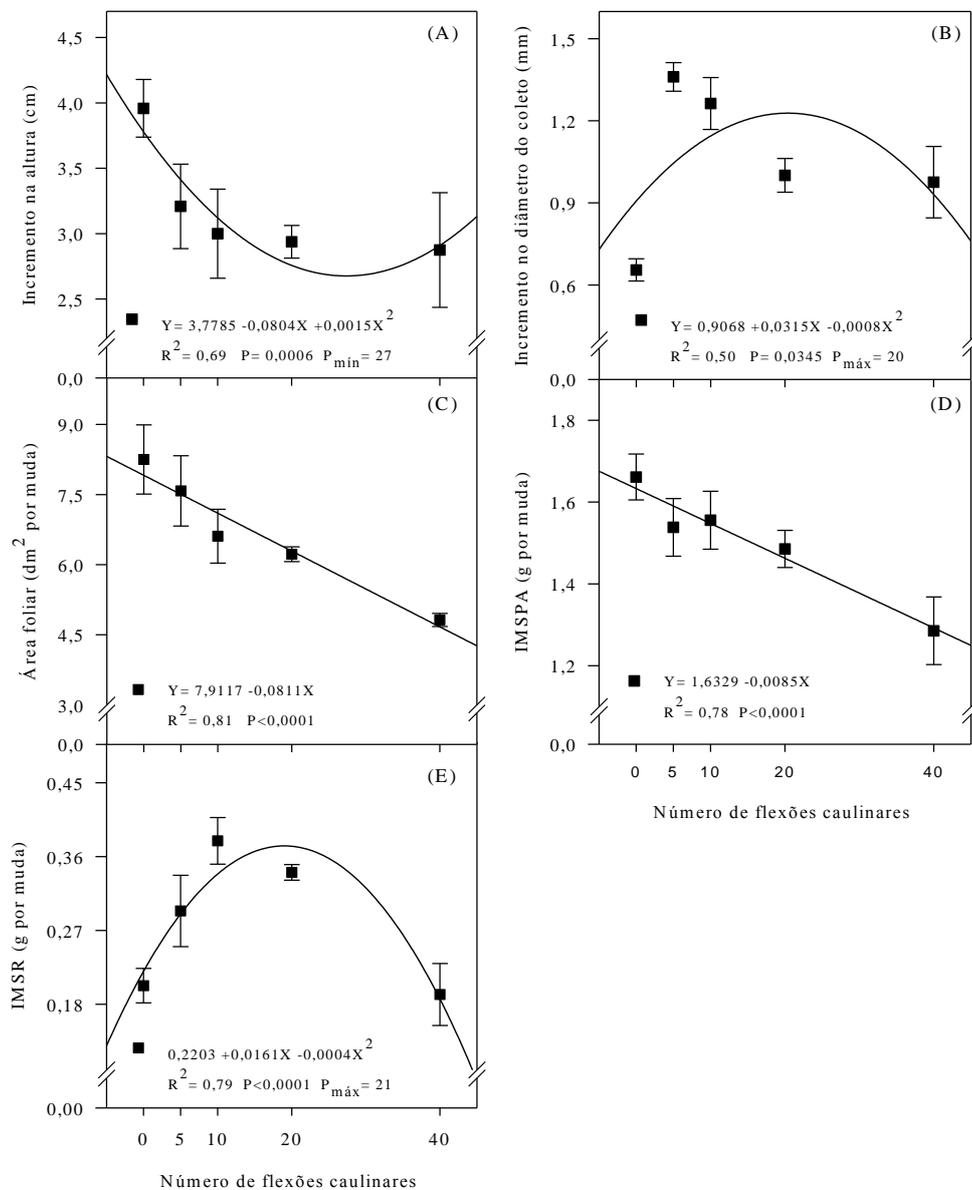


Figura 4.2 Atributos morfológicos quantificados em mudas de *P. taeda* submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares diárias na fase de rustificação. (A) incremento na altura. (B) incremento no diâmetro do coleto. (C) área foliar. (D) incremento na massa de matéria seca da parte aérea. (E) incremento na massa de matéria seca de raízes.

O incremento no diâmetro do coleto (Figura 4.2B) aumentou com até 20 flexões diárias, resultando em velocidade de crescimento 34% maior em comparação a mudas não perturbadas mecanicamente. Com esta mesma intensidade, as mudas de *P. taeda* externaram redução de 27% no incremento em altura (Figura 4.2A) e aumento de 74% para o incremento da matéria seca de raízes (Figura 4.2E), sobre o tratamento controle.

Os resultados obtidos para os incrementos na altura e no diâmetro do coleto corroboram com diversos autores que reportaram redução no crescimento primário e aumento no secundário em diferentes espécies de vegetais submetidas à tigmomorfogênese (JAEGER et al., 1985; LUNDQVIST e VALINGER, 1996; TELEWSKI e PRUYN, 1998; KERN et al., 2005; COUTAND, et al., 2010; WANG et al., 2010; MOREL et al., 2012).

A redução na velocidade de crescimento em altura em função do aumento do número de flexões caulinares pode ser explicada, também, pela redução da área foliar, e desta forma, a redistribuição do carbono assimilado pela área foliar remanescente, seria então priorizado para sustentar o crescimento em diâmetro e radicular, pois, o aumento na velocidade de crescimento nestes componentes foram significativamente alterados.

Em análise dos incrementos nos componentes das mudas de *P. taeda* (Figura 4.3), a velocidade no acúmulo de matéria seca nas acículas reduziu linearmente em função do aumento da intensidade de flexões caulinares (Figura 4.3A), resultando em redução de 33% quando aplicadas 40 flexões caulinares, em comparação ao tratamento controle. Para os demais componentes, os valores médios ajustaram-se ao modelo polinomial quadrático, sendo a aplicação de 20 flexões aumentou a velocidade no acúmulo de matéria seca em até 42%, 21%, 128% e 35% para o cerne (Figura 4.3B), para a casca (Figura 4.3C), para as raízes laterais (Figura 4.3D) e para a raiz pivotante (Figura 4.3E), respectivamente, em comparação a mudas não perturbadas mecanicamente.

Nos componentes do caule (cerne + casca), a tigmomorfogênese estimula a xilogênese em indivíduos formadores de lenho (BIRO e JAFFE, 1984; LITTLE e EKLUND, 1999) e altera a orientação de transversal para longitudinal dos microtúbulos e microfibrilas de celulose da parede celular primária e no citoplasma. Como consequência, ocorre pressão de turgor na direção longitudinal, resultando no crescimento radial e o caule torna-se mais cilíndrico (BJÖRKLUND, 2007). Logo, o aumento da velocidade no acúmulo de matéria seca no cerne e na casca seria resultante do aumento em diâmetro e, conseqüentemente, no volume do caule.

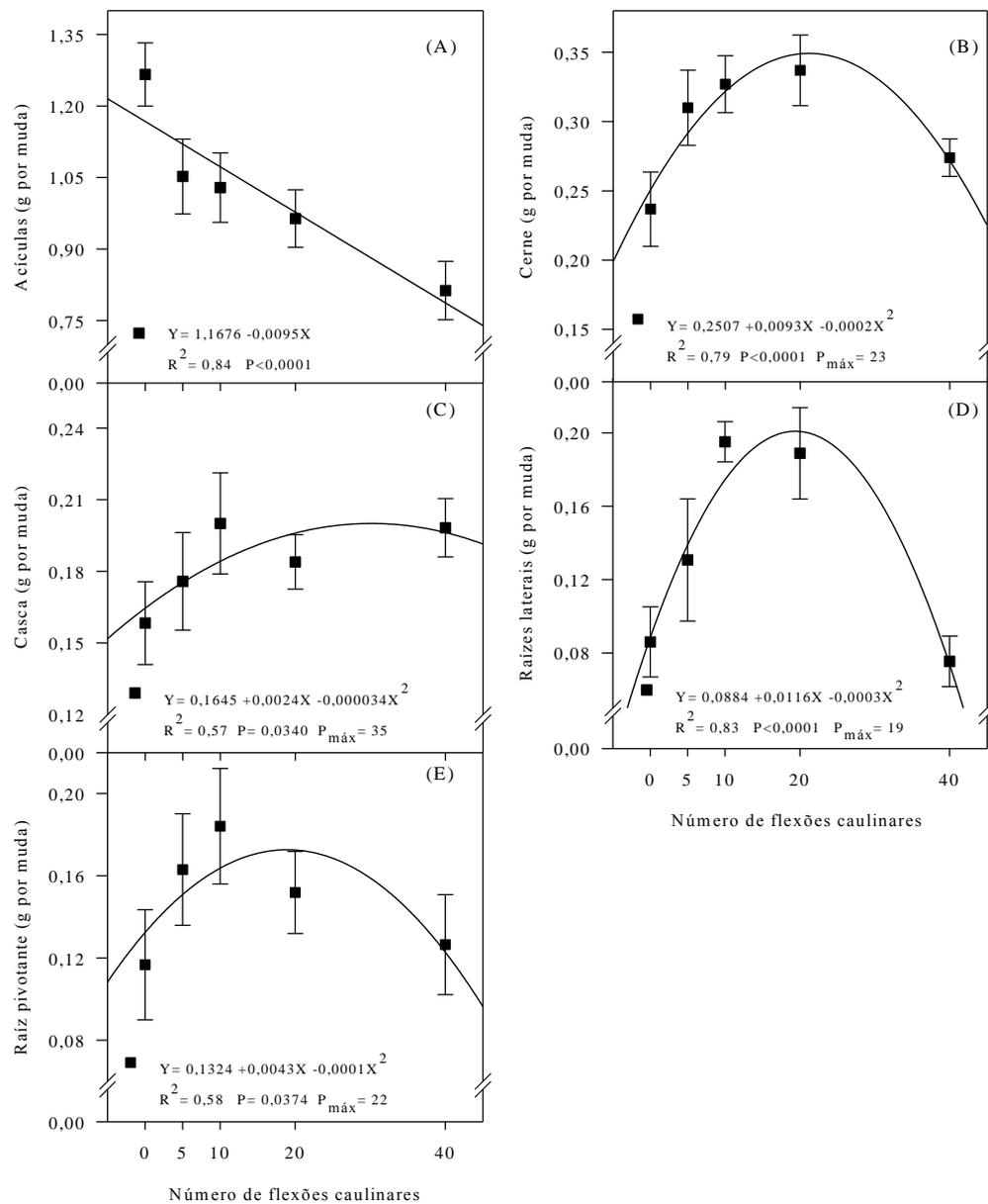


Figura 4.3 Incrementos na matéria seca nos diferentes componentes de mudas de *P. taeda* submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares na fase de rustificação. (A) acículas. (B) cerne. (C) casca. (D) raízes laterais. (E) raiz pivotante.

No sistema radicular, os resultados indicaram que a partição de matéria seca em raízes laterais em função do aumento da intensidade da perturbação mecânica é priorizada, em detrimento ao crescimento da raiz pivotante, tendo em vista que o ganho em raízes laterais foi de 1,28 vezes maior que o tratamento controle.

Como evidenciado na literatura, o estímulo mecânico por meio de flexões caulinares induz a divisão do periciclo, resultando em maior matéria seca e número de raízes em mudas de *Robinia pseudoacacia* (L.) como reportado por Reubens et al. (2009), e por Coutand et al.

(2008) em mudas de *Prunus avium* ('Monteil'). Adicionalmente, o crescimento do sistema radicular, principalmente pelo crescimento de raízes situadas na zona de ramificação promove o ancoramento e estabilidade da muda com o solo, indicando ser estratégia de indução de tolerância às forças geradas naturalmente pelo vento ou pelo declive, como observado por Tamasi et al. (2005) em mudas de *Quercus rubur* (L.), e por Sun et al. (2008) em um plantio de *Pinus yunnanensis* (Franch.) sob diferentes declividades.

Em virtude da maior área e matéria seca foliar, a partição do incremento em matéria seca de acículas para mudas não estimuladas mecanicamente correspondeu a um acúmulo de 24% maior em comparação à mudas submetidas a flexões caulinares (Figura 4.4). Mudas de *P. taeda* estimuladas mecanicamente investiram na deposição da matéria seca em outros componentes como o caule e o sistema radicular, ao invés na formação de novas acículas. Este fato é fortemente amparado quando comparado à partição do incremento na matéria seca do cerne (43%) e em raízes laterais (128%) no ponto de máxima resposta ao número de flexões caulinares, em contraste ao tratamento controle.

A maior participação do conteúdo de matéria seca no caule sustenta a hipótese da redução do alongamento celular, visto que a velocidade de crescimento em altura foi menor (Figura 4.2A) e o ganho em matéria seca aumentou em função do número de flexões aplicadas. O aumento da massa de matéria seca do caule pode estar associado ao aumento do teor e conteúdo de lignina. A lignina é um polímero de alto peso molecular e sua biossíntese é estimulada por meio de perturbações mecânicas (COLEMAN et al., 2008; MOURA et al., 2010; RAMOS et al., 2012). O aumento no teor de lignina nas paredes celulares, principalmente nas células xilemáticas confere maior rigidez do caule e fluidez no transporte de água entre o continuum solo - planta - atmosfera, resultando em maior resistência ao embolismo (KITIN et al., 2010; VOELKER et al., 2011).

No sistema radicular (Figura 4.4D e Figura 4.4E), a participação do incremento na massa seca de raízes laterais e raiz pivotante seguiu comportamento semelhante ao observado na Figura 4.3D e Figura 4.3E, indicando que o crescimento de raízes laterais é o local de maior requerimento dos carboidratos sintetizados nas acículas em resposta a perturbações mecânicas, uma vez que o crescimento da raiz pivotante foi aproximadamente 32% maior em mudas submetidas a flexões caulinares.

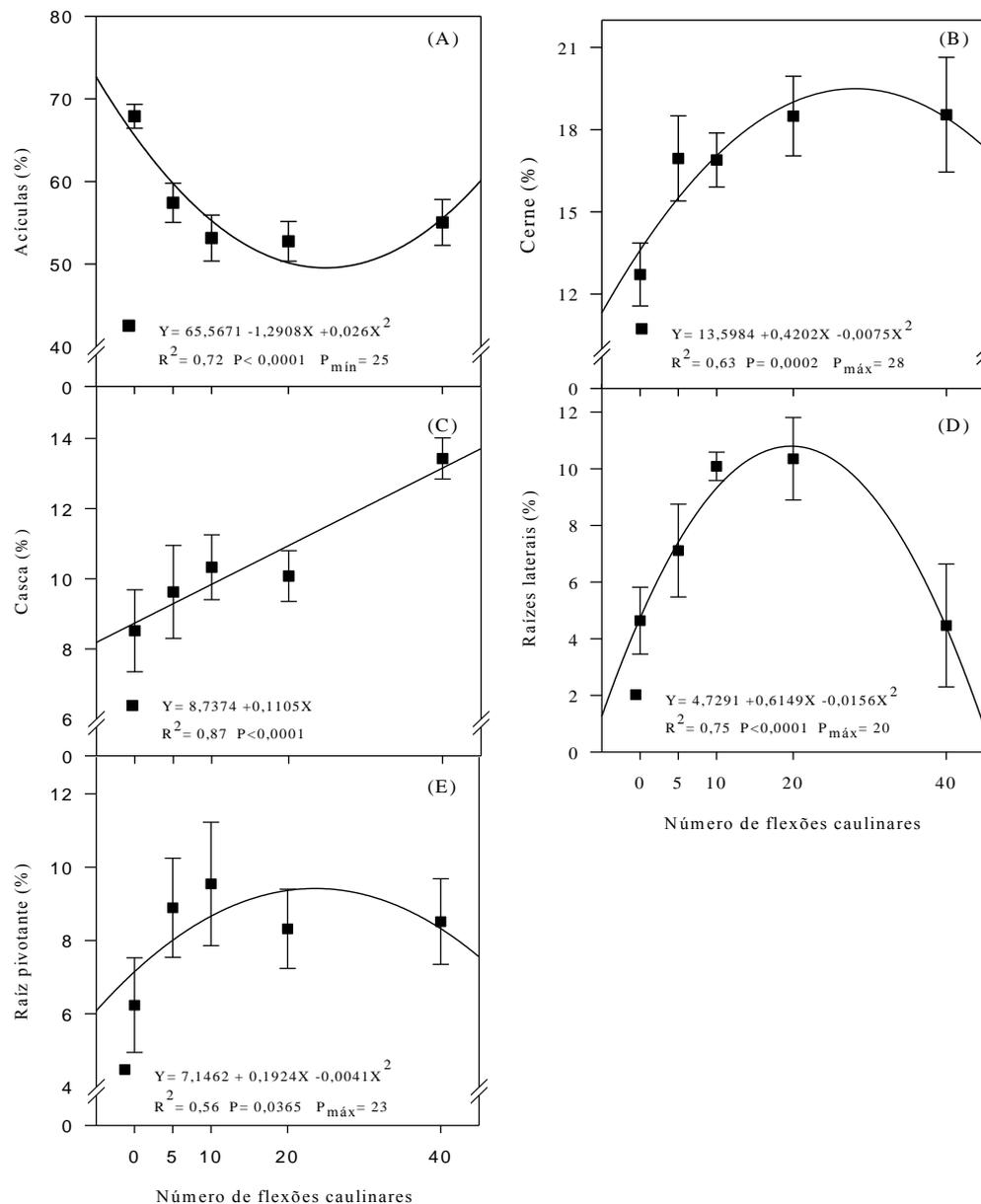


Figura 4.4 Partição do incremento de matéria seca nos diferentes componentes de mudas de *P. taeda* submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares na fase de rustificação. (A) acículas. (B) cerne. (C) casca. (D) raízes laterais. (E) raiz pivotante.

Os resultados indicaram alterações significativas nos teores de carbono em função do aumento do número de flexões caulinares ($P < 0,05$). Todos os componentes ajustaram-se ao modelo polinomial quadrático (Figura 4.5). Com exceção do teor de carbono nas acículas, os pontos de máxima inflexão ocorreram com 20 a 30 flexões caulinares.

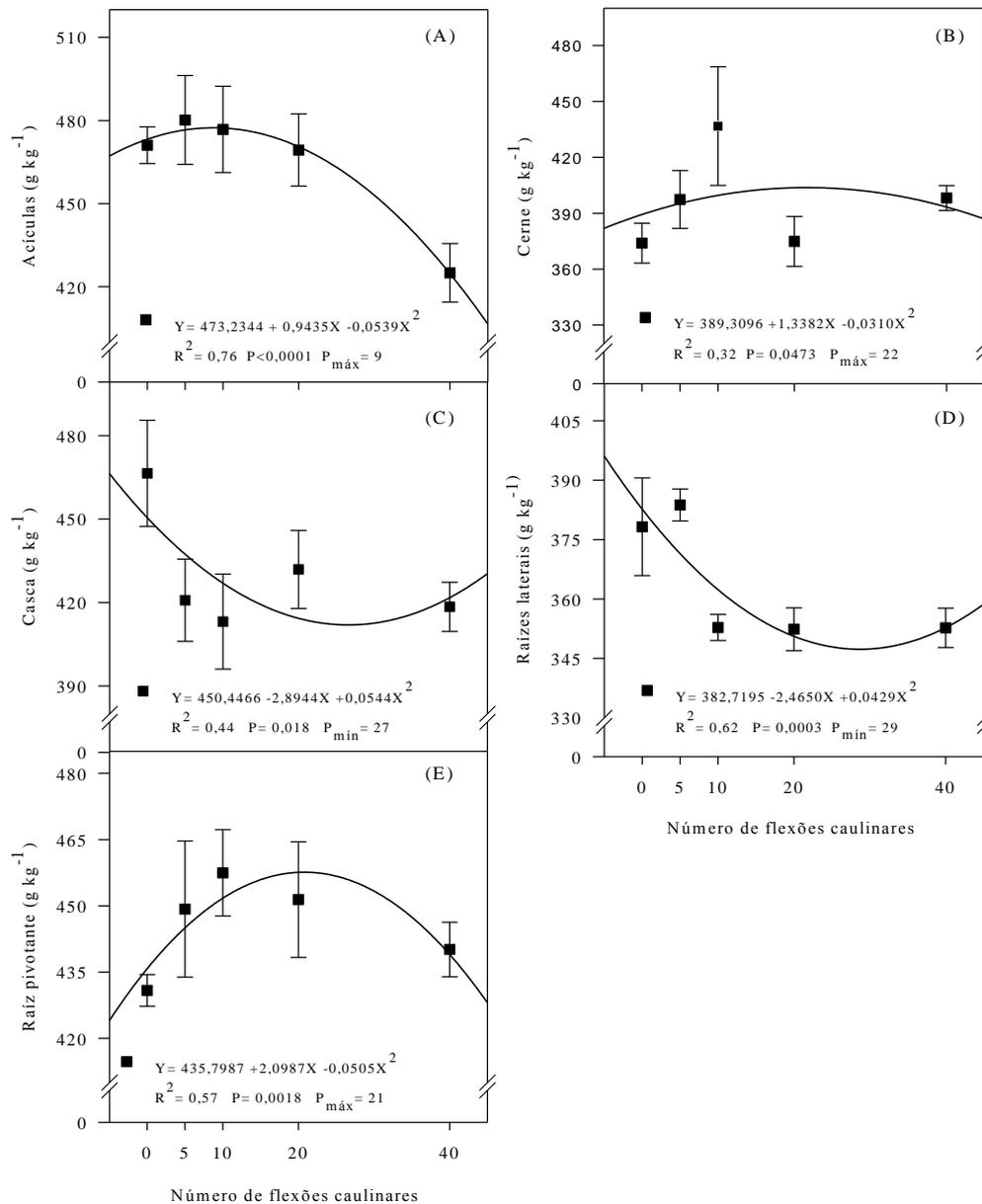


Figura 4.5 Teor de carbono nos diferentes componentes de mudas de *P. taeda* submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares na fase de rustificação. (A) acículas. (B) cerne. (C) casca. (D) raízes laterais. (E) raiz pivotante.

Nas acículas (Figura 4.5A), a aplicação de 40 flexões caulinares reduziu o teor de carbono em 10% em comparação aos demais tratamentos, tendo em vista que o desvio padrão entre as médias dos tratamentos com intensidade de até 20 flexões foi menor de 1%. Esta redução no teor de carbono, quando da aplicação de 40 flexões, deve-se ao aumento na demanda de compostos orgânicos para outros órgãos em crescimento, tornando maior do que a capacidade de assimilação pelas acículas.

O teor de carbono no cerne (Figura 4.5B) resultou no aumento de 4% sobre o tratamento controle. O baixo aumento no teor de carbono pode estar associado ao avanço da diferenciação vascular, no tocante a deposição de constituintes de parede celular secundária (BIRO e JAFFE, 1984; FUKUDA, 1996).

O aumento no número de flexões caulinares reduziu o teor de carbono na casca e nas raízes laterais. A máxima redução foi constatada com a aplicação 27 e 29 flexões, respectivamente, resultando na redução de 9,0% e 10,0% em comparação com mudas não perturbadas. Os resultados sugerem que o aumento na velocidade de crescimento nestes componentes, em mudas perturbadas mecanicamente, resultou na redução do teor carbono, sendo necessário o consumo para sustentar o crescimento, como pode ser comparado com os resultados das Figuras 4.3C e 4.3D.

Na raiz pivotante, o aumento do teor de carbono em até 5% com a aplicação de 21 flexões caulinares (Figura 4.5E), e, associado ao aumento da sua matéria seca, pode ser indicativo de acúmulo de lignina, tornando a raiz pivotante mais tolerante ao movimento pendular da parte aérea. A tigmomorfogênese induzida por flexões mecânicas na raiz pivotante de mudas *Populus nigra* (L.) resultou no aumento do conteúdo de lignina, principalmente na zona de ramificação radicular e no aumento de raízes laterais de primeira ordem, responsáveis por promover estabilidade da parte aérea como relatado por Trupiano et al. (2012).

O conteúdo de carbono nos componentes em mudas de *P. taeda* (Figura 4.6) evidencia que a aplicação de perturbações mecânicas de até 20 flexões diárias altera o movimento de assimilação do carbono. Em mudas perturbadas mecanicamente, o carbono deixa de ser direcionado para o crescimento de novas acículas para sustentar o crescimento do cerne e do sistema radicular, tendo em vista a redução linear do conteúdo nas acículas e aumento do conteúdo no caule, e no sistema radicular (raiz pivotante + raízes laterais).

Esse resultado é comumente observado em mudas submetidas a diferentes formas de perturbações mecânicas como reportado por Coutand et al. (2008) em mudas de *Prunus avium* ('Monteil') e por Awad et al. (2012) em mudas *Populus tremula* × *Populus alba*. A falta de significância ($P > 0,05$) no conteúdo de carbono na casca reflete o efeito do aumento do crescimento radial do caule, externando efeito de diluição do carbono sobre este componente.

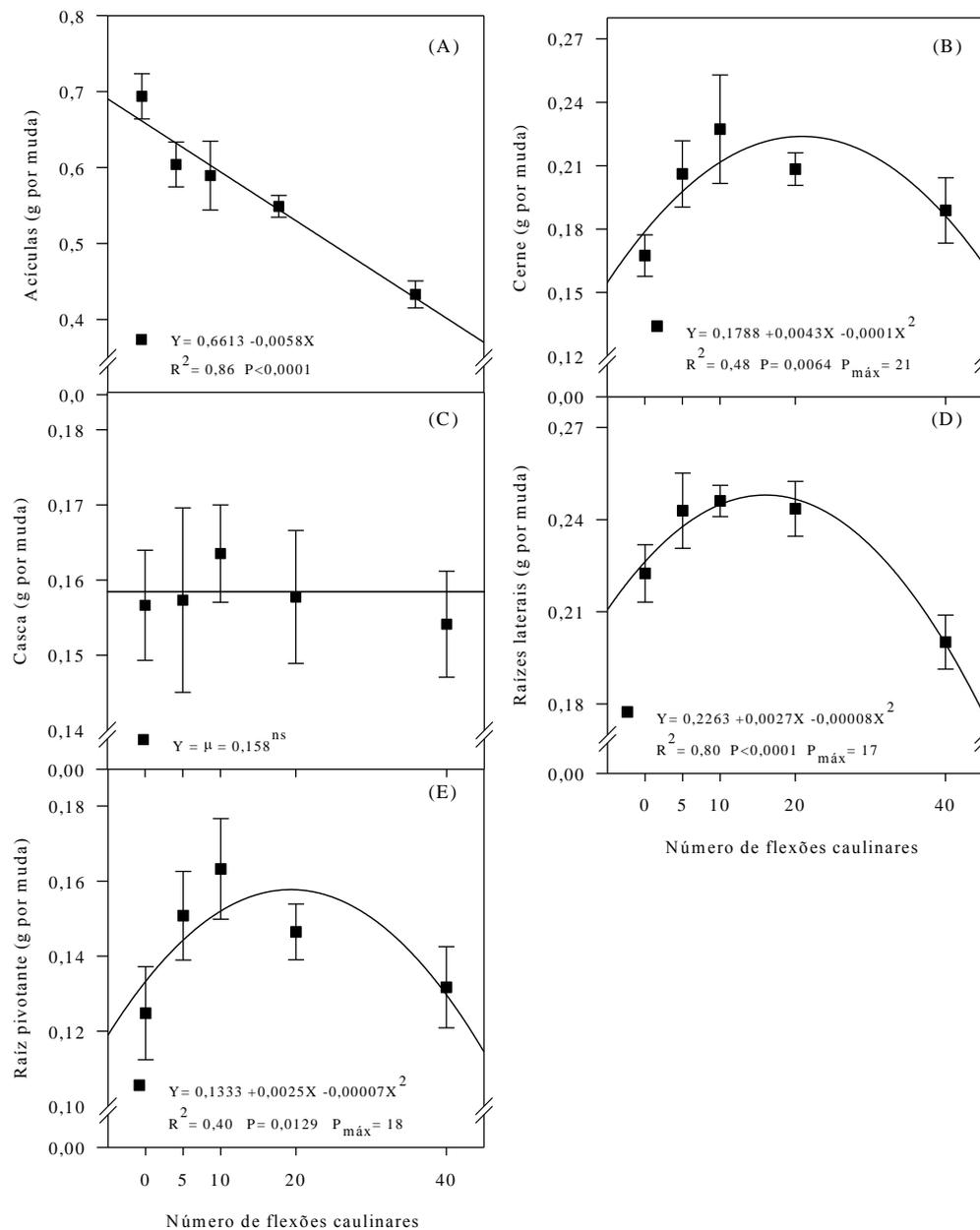


Figura 4.6 Conteúdo de carbono nos diferentes componentes de mudas de *P. taeda* submetidas a perturbações mecânicas por flexões caulinares na fase de rustificação. (A) acículas. (B) cerne. (C) casca. (D) raízes laterais. (E) raiz pivotante.

Os resultados obtidos são consistentes e sugerem que o estímulo mecânico por meio de flexões caulinares altera a partição da matéria seca e a dinâmica do carbono em mudas de *P. taeda*. A hipótese atribuída sugere que o aumento em área foliar deixaria de ser o dreno preferencial de carbono, resultando no crescimento do caule e do sistema radicular, para mudas perturbadas mecanicamente.

É notório que a aplicação de 20 flexões caulinares não representa o ponto de máxima resposta para os incrementos na matéria seca e de carbono dos componentes. Porém, a diferença média entre os pontos de máxima das equações ajustadas com valores de 20 flexões é de 1%, possibilitando a inferência desta intensidade sobre os ganhos na velocidade de crescimento.

Contudo, torna-se necessário investigar se as respostas tigmomorfogenéticas observadas no viveiro alteram qualitativa e quantitativamente a remobilização do carbono não estrutural, e como estas respostas afetam o estabelecimento das mudas no campo.

4.4 CONCLUSÕES

A tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares, com intensidade de 20 flexões diárias, aplicadas na fase de rustificação de mudas *P. taeda*, promove o aumento na velocidade do acúmulo de matéria seca do caule e no sistema radicular, além de alterar a dinâmica da alocação do carbono para sustentar o crescimento secundário e radicular.

4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVAREZ-CLARE, S.; KITAJIMA, K. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. **Functional Ecology**, v. 21, n. 6, p. 1044-1054, 2007.

AWAD, H.; HERBETTE, S.; BRUNEL, N.; TIXIER, A.; PILATE, G.; COCHARD, H.; BADEL, E. No trade-off between hydraulic and mechanical properties in several transgenic poplars modified for lignins metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, v. 77, p. 185-195, 2012.

BIRO, R.; JAFFE, M. J. Thigmomorphogenesis: ethylene evolution and its role in the changes observed in mechanically perturbed bean plants. **Physiologia Plantarum**, v. 62, n. 2, p. 289-296, 1984.

BJÖRKLUND, S. Plant hormones in wood formation, novel insights into the roles of ethylene and gibberellins. 2007. 53f. **Thesis** (Doctoral in Forest Sciences) - Swedish University Swedish of Agricultural Sciences, Umeå, SWE, 2007.

CASEMIRO, E. L. N.; MALAVASI, U. C.; MALAVASI, M. M. Efeitos da saturação hídrica, idade e volume radicular no crescimento inicial de quatro espécies florestais. **Floresta e Ambiente**, v. 15, n. 1, p. 13-19, 2008.

COLEMAN, H. D.; SAMUELS, A. L.; GUY, R. D.; MANSFIELD, S. D. Perturbed lignification impacts tree growth in hybrid poplar - A function of sink strength, vascular integrity, and photosynthetic assimilation. **Plant Physiology**, v. 148, n. 3, p. 1229-1237, 2008.

CORDERO, R. A. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. **Tree Physiology**, v. 19, n. 3, p. 153-163, 1999.

COUTAND, C.; CHEVOLOT, M.; LACOINTE, A.; ROWE, N.; SCOTTI, I. Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species. **Annals of Botany**, v. 105, n. 2, p. 341-347, 2010.

COUTAND, C.; DUPRAZ, C.; JAOUEN, G.; PLOQUIN, S.; ADAM, B. Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees: demonstration with young *Prunus avium* trees. **Annals of Botany**, v. 101, n. 9, p. 1421-1432, 2008.

FERNANDES, M. S.; SOUZA, S. R. Transporte no floema. In: KERBAUY, G. B. (Ed.). **Fisiologia Vegetal**. 2 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. p. 134-149.

FUKUDA, H. xylogenesis: initiation, progression, and cell death. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 47, p. 299-325, 1996.

GROSSNICKLE, S. C. Why seedlings survive: influence of plant attributes. **New Forests**, v. 43, n. 5-6, p. 711-738, 2012.

JACOBS, D. F.; LANDIS, T. D. Hardening. In: DUMROESE, R. K.; LUNA, T.; LANDIS, T. D. (Eds.). **Nursery manual for native plants: Guide for tribal nurseries**. v.1. Washington: United States Department of Agriculture, Forest Service, 2009. p. 217-228.

JAEGHER, G.; BOYER, N.; GASPAR, T. Thigmomorphogenesis in *Bryonia dioica*: change in soluble and wall peroxidase, phenylalanine ammonia-lyase activity, cellulose, lignin content and monomeric constituents. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 3, n. 2, p.133–148. 1985.

JAFFE, M. J. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation with special reference to *Bryonia dioica*. **Planta**, v. 114, n. 2, p.143–156. 1973.

KERN, K. A.; EWERS, F. W.; TELEWSKI, F. W.; KOEHLER, L. Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. **Tree Physiology**, v. 25, n. 10, p. 1243-1251, 2005.

KITIN, P.; VOELKER, S. L.; MEINZER, F. C.; BEECKMAN, H.; STRAUSS, S. H.; LACHENBRUCH, B. Tyloses and phenolic deposits in xylem vessels impede water transport in low-lignin transgenic poplars: a study by cryo-fluorescence microscopy. **Plant Physiology**, v. 154, n. 2, p. 887-898, 2010.

LACOINTE, A. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. **Annals of Forest Science**, v. 57, n. 5-6, p. 521-533, 2000.

LI, Z. G.; GONG, M. Mechanical Stimulation-Induced Cross-Adaptation in Plants: An Overview. **Journal of Plant Biology**, v. 54, n. 6, p. 358-364 2011.

LITTLE, A. C. H.; EKLUND, L. Ethylene in relation to compression wood formation in *Abies balsamea* shoots. **Trees**, v. 13, n. 4, p. 173-177, 1999.

LUNDQVIST, L.; VALINGER, E. Stem diameter growth of scots pine trees after increased mechanical load in the crown during dormancy and (or) growth. **Annals of Botany**, v. 77, n. 1, p. 59-62, 1996.

MALAVASI, U. C.; MALAVASI, M. M. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stilbocarpa* seedlings grown in different light regimes. **Tree Physiology**, v. 21, n. 10, p. 701-703, 2001.

MARTIN, L.; LEBLANC-FOURNIER, N.; JULIEN, J.-L.; MOULIA, B.; COUTAND, C. Acclimation kinetics of physiological and molecular responses of plants to multiple mechanical loadings. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 9, p. 2403-2412, 2010

MOREL, P.; CREPEL, L., GALOPINC, G.; MOULIAD, B. Effect of mechanical stimulation on the growth and branching of garden rose. **Scientia Horticulturae**, v. 135, p. 59-64, 2012.

MOURA, J. C. M. S.; BONINE, C. A. V.; VIANA, J. O. F.; DORNELAS, M. C.; MAZZAFERA, P. Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 52, n. 4, p. 360-376, 2010.

PELLICO NETTO, S.; BRENA, D. A. **Inventário Florestal**. Curitiba: Editorado pelos autores, 1997. 316 p.

PRUYN, M. L.; EWERS, B. J.; TELEWSKI, F. W. Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and mechanical properties of two *Populus* hybrids in response to mechanical perturbation. **Tree Physiology**, v. 20, n. 8, p. 535-540, 2000.

RAMOS, P.; LE PROVOST, G.; GANTZ, C.; PLOMION, C.; HERRERA, H. Transcriptional analysis of differentially expressed genes in response to stem inclination in young seedlings of pine. **Plant Biology**, v. 14, n. 6, p. 923-933, 2012.

REUBENS, B.; PANNEMANS, B.; DANJON, F.; DE PROFT, M.; DE BAETS, S.; DE BAERDEMAEKER, J.; POESEN, J.; MUYS, M. The effect of mechanical stimulation on root and shoot development of young containerised *Quercus robur* and *Robinia pseudoacacia* trees. **Trees**, v. 23, n. 6, p. 1213-1228, 2009.

SIGMA PLOT. **Scientific Graphing Software: Versão 12.0**. San Rafael, Jandel Corporation, 2011.

SUN, H.-L.; LI, S.-C.; XIONG, W.-L.; YANG, Z.-R.; CUI, B.-S.; YANG, T. Influence of slope on root system anchorage of *Pinus yunnanensis*. **Ecological Engineering**, v. 32, n. 1, p. 60-67, 2008.

TAMASI, E.; STOKES, A.; LASSERRE, B.; DANJON, F.; BERTHIER, S.; FOURCAUD, T.; CHIATANTE, D. Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. **Trees**, v. 19, n. 4, p. 374-384, 2005.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEM, H.; VOLKWEISS, S. J. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 1995. 174p. (Boletim técnico, 5)

TELEWSKI, F. W.; PRUYN, M. L. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. **Tree Physiology**, v. 18, n. 1, p. 65-68, 1998.

TRUPIANO, D.; DI IORIO, A.; MONTAGNOLI, A.; LASSERRE, B.; ROCCO, M.; GROSSO, A.; SCALONI, A.; MARRA, M.; CHIATANTE, D.; SCIPPA, G. S. Involvement of lignin and hormones in the response of woody poplar taproots to mechanical stress. **Physiologia Plantarum**, v. 146, n. 1, p. 39-52, 2012.

VALE, F. X. R.; FERNANDES FILHO, E. I.; LIBERATO, J. R.; ZAMBOLIM, L. Quant - A software to quantify plant disease severity. In: INTERNATIONAL WORKSHOP ON PLANT DISEASE EPIDEMIOLOGY, 1., 2001, Ouro Preto. **Proceedings...**, Ouro Preto, 2001. p. 161.

VILLAR-SALVADOR, P.; PLANELLES, R. OLIET, J.; PEÑUELAS-RUBIRA, J. L.; JACOBS, D. F.; GONZÁLEZ, M. Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. **Tree Physiology**, v. 24, n. 10, p. 1147-1155, 2004.

VOELKER, S. L.; LACHENBRUCH, B.; MEINZER, F. C.; KITIN, P.; STRAUSS, S. H. Transgenic poplars with reduced lignin show impaired xylem conductivity, growth efficiency and survival. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, n. 4, p. 655-668, 2011.

VOLKWEIS, C. R. Estímulo mecânico na morfometria de mudas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. 2012. 44 f. **Dissertação** (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Marechal Cândido Rondon, 2012.

WANG, Y.-H.; YU, F.-H.; DONG, M.; LIN, X.Q.; JIANG, H.; HE, W.-M. Growth and biomass allocation of *Lolium perenne* seedlings in response to mechanical stimulation and water availability. **Annales Botanici Fennici**, v. 47, n. 5, p. 367-372, 2010.

5 RELAÇÃO ENTRE TEOR DE LIGNINA E QUALIDADE DE MUDAS DE *Pinus taeda* L.

RESUMO

O presente trabalho objetivou relacionar o teor de lignina resultante da tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares e o teste da perda de eletrólitos de raízes com a sobrevivência no campo de mudas de *Pinus taeda* L. Mudas de *P. taeda* foram submetidas a cinco intensidades de flexões caulinares (0, 5, 10, 20 e 40 flexões) realizadas diariamente, com o auxílio de um aparato mecânico, por 60 dias. Ao final, determinou-se o teor de lignina no sistema radicular e na parte aérea, e efetuou-se o teste da perda de eletrólitos das raízes. Parte das mudas foram plantadas em uma área de monocultivo de *Pinus*, e, quantificou-se a sobrevivência após 90 dias do plantio. Na fase de rustificação, o experimento seguiu o delineamento inteiramente ao acaso, e no campo, foi o de blocos casualizados, ambos com quatro repetições. A análise dos dados constou de análise de variância e análise de regressão a 5% de probabilidade, e posteriormente, os dados foram correlacionados pelo coeficiente de correlação de Pearson. A aplicação de 20 flexões caulinares aumentou o teor de lignina no sistema radicular e parte aérea em 6,0%, 15%, respectivamente, em comparação a mudas não flexionadas, e reduziu a perda de eletrólitos de raízes em até 38%. No campo, a máxima resposta na sobrevivência foi obtida com 17 flexões caulinares. O aumento no teor de lignina do sistema radicular reduziu a perda de eletrólitos de raízes e aumentou a sobrevivência das mudas no campo. O teste da perda de eletrólitos externa correlação positiva com a sobrevivência das mudas no campo. Portanto, o aumento no teor de lignina em mudas de *P. taeda*, resultante da tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares, na fase de rustificação, aumenta a sobrevivência das mudas no campo.

Palavras-chave: Tigmomorfogênese, rustificação, flexão caulinar, estabelecimento de mudas.

RELATIONSHIP BETWEEN LIGNIN CONTENT AND QUALITY OF THE *Pinus taeda* L. SEEDLINGS

ABSTRACT

The present study aimed to relate lignin content resulting from thigmomorphogenesis induced by stem bending and root electrolyte leakage test with field survival of *Pinus taeda* L. seedlings. *P. taeda* seedlings were submitted to five stem bending intensities (0, 5, 10, 20 and 40 bendings) performed daily, with the aid of a mechanical device, for 60 days. At the end, it was determined the lignin content in roots and shoots, and effected the root electrolyte leakage test. part of the seedlings was planted in a monoculture area of the *Pinus*, and, quantified the survival after 90 days after planting. In the hardening phase, the experiment followed a completely randomized design, and in the field, was a randomized block, both with four replications. Data analysis consisted of the variance analysis and regression analysis the 5% probability, and later, the data were correlated by Pearson correlation coefficient. The application of 20 stem bending increased lignin content in roots and shoots at 6.0%, 15%, respectively, compared to plants not bent, and reduced root electrolyte leakage in up to 38%. In field, the maximum response in survival was obtained with 17 stem bending. The increase in lignin content of the root system reduced the root electrolyte leakage and increased field survival. The root electrolyte leakage external positive correlation with field survival. Therefore, the increase in lignin content in *P. taeda* seedlings, resulting from thigmomorphogenesis induced by stem bending, in the hardening phase, increase the seedling survival in field.

Keywords: Thigmomorphogenesis, hardening, stem bending, seedling establishment.

5.1 INTRODUÇÃO

A lignina é considerada uma macromolécula de origem fenilpropanoídica com vital importância na sustentação, por conferir rigidez necessária à manutenção da verticalidade do caule. Ainda por assegurar a existência de vias rápidas de circulação da água, minerais a vários metros de altura, o que possibilitou a vida na terra (MONTEIRO et al., 2004). Após a celulose, a lignina é o segundo componente orgânico mais abundante nas plantas, correspondendo a aproximadamente 30% de todo carbono assimilável na biosfera. No desenvolvimento celular é o último componente orgânico a ser incorporado, envolvendo o complexo fibrila da parede celular secundária (BOERJAN, et al., 2003).

A biossíntese de lignina é um processo complexo, que envolve diversas enzimas em reações de síntese e polimerização de três fenilpropanóides: ácido cumárico, ácido coniferílico e ácido sinápico, correspondendo às formas estruturais: p – hidroxifenil (unidade H), guaiacil (unidade G) e siringilpropano (unidade S), respectivamente, a partir da fenilalanina secretada no citoplasma e oxidada na parede celular pela ação das enzimas peroxidase, lacase ou fenol-oxidase (MARJAMAA et al., 2009).

O estudo da lignina em indivíduos lenhosos é dirigido para o melhoramento genético e biotecnológico, visando à obtenção de materiais genéticos com diferentes graus de lignificação em função do uso da madeira, seja para a produção de polpa de celulose ou para carvão vegetal (PETER et al., 2007; PEREIRA, et al., 2011; MEDEIROS NETO et al., 2012). Porém, quando o enfoque é dirigido para a qualidade das mudas, poucos estudos vêm sendo realizados, e os poucos foram conduzidos sobre aspectos ecológicos vinculados a herbívoros, no ataque de pragas e infecção por patógenos e na ciclagem de nutrientes no solo, criando uma lacuna no setor florestal, quanto a associação do grau de lignificação das mudas expeditas para o plantio com a sobrevivência e o crescimento no campo (ROWELL, 2006; PELTIER et al., 2009; PILATE et al., 2012).

Estudos sobre o grau de lignificação das mudas e sua relação com sobrevivência no campo são controversos. Por exemplo, Voelker et al. (2011) reportaram que híbridos de *Populus spp.* com baixo teor de lignina apresentaram elevada mortalidade no campo, enquanto Alvarez-Clare e Kitajima (2007) constataram não haver correlação entre o teor de lignina com a sobrevivência de mudas de oito espécies lenhosas tropicais.

A resposta de crescimento a perturbações mecânicas foi denominada de tigmomorfogênese por Jaffe (1973). Dentre os diversos efeitos fisiológicos sobre o crescimento, a tigmomorfogênese causa redução do crescimento primário (TELEWSKI e

PRUYN, 1998; COUTAND, et al., 2010). Atua sobre as propriedades biomecânicas da madeira (CORDERO, 1999) e estimula a biossíntese e a composição química da lignina em indivíduos mecanicamente perturbados (KERN et al., 2005; HAMANN et al., 2009; SAIDI et al., 2011; RAMOS et al., 2012).

Na literatura não há relatos se a aplicação de perturbações mecânicas por meio de flexões caulinares adotado como método rustificativo em mudas de espécies lenhosas possa induzir a um aumento na biossíntese de lignina. Este fato efetivamente pode contribuir com a sobrevivência das mudas pós plantio.

Diante do exposto, o presente trabalho objetivou relacionar o teor de lignina resultante da tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares e o teste da perda de eletrólitos de raízes com a sobrevivência no campo de mudas de *Pinus taeda* L.

5.2 MATERIAL E MÉTODOS

Mudas de *Pinus taeda* L. (RNC 04705) foram produzidas por sementes no viveiro pertencente à empresa Sbaraini Agropecuária S.A., localizado no município de Cascavel, PR. A semeadura ocorreu em outubro de 2010, em tubetes de 90 cm³ de seção quadrática, preenchidos com substrato comercial (Mecplant[®]) acomodados em bandejas plásticas planas com capacidade para 192 recipientes. A fertilização constou de 200 g de fertilizante de liberação controlada (Osmocote[®] Plus 8 meses) da formulação N₂-P₂O₅-K₂O (15-9-12) incorporado em 25 kg de substrato.

O tempo de formação das mudas foi de 8 meses após a semeadura, permanecendo os quatro primeiros meses em casa de vegetação e os quatro meses restantes expostas a pleno sol. Foi realizada a redução pela metade da ocupação dos tubetes nas bandejas plásticas e a outra metade, transferidos para bandejas plásticas adicionais. As mudas foram irrigadas diariamente, próximas à capacidade de saturação do substrato.

Ao final da fase crescimento (após seis meses), quando as mudas externaram $16,8 \pm 0,40$ cm de altura e diâmetro do coleto de $3,40 \pm 0,11$ mm, foram enviadas ao Centro de Controle Biológico pertencente à Universidade Estadual do Oeste do Paraná, campus de Marechal Cândido Rondon. As mudas permaneceram no viveiro, expostas a pleno sol, durante sessenta dias, que correspondeu ao período de aplicação dos tratamentos. A temperatura média durante este período foi 19,29 °C e umidade relativa do ar de 74,38%, aferidas por meio de um datalogger de temperatura e umidade autoprogramado.

Os tratamentos foram constituídos por cinco intensidades de flexões caulinares (0, 5, 10, 20 e 40 flexões) realizadas diariamente. Todas as mudas foram flexionadas mecanicamente por meio de um aparato mecânico desenvolvido por Volkweis (2012) correspondendo a uma adaptação de Jacobs e Landis (2009), composta por uma barra de cano de PVC com 25 mm de diâmetro, preenchida com argamassa, disposta horizontalmente e fixada em uma estrutura metálica com rolamentos, que possibilitou o deslocamento da barra sobre a bancada (Figura 5.1).

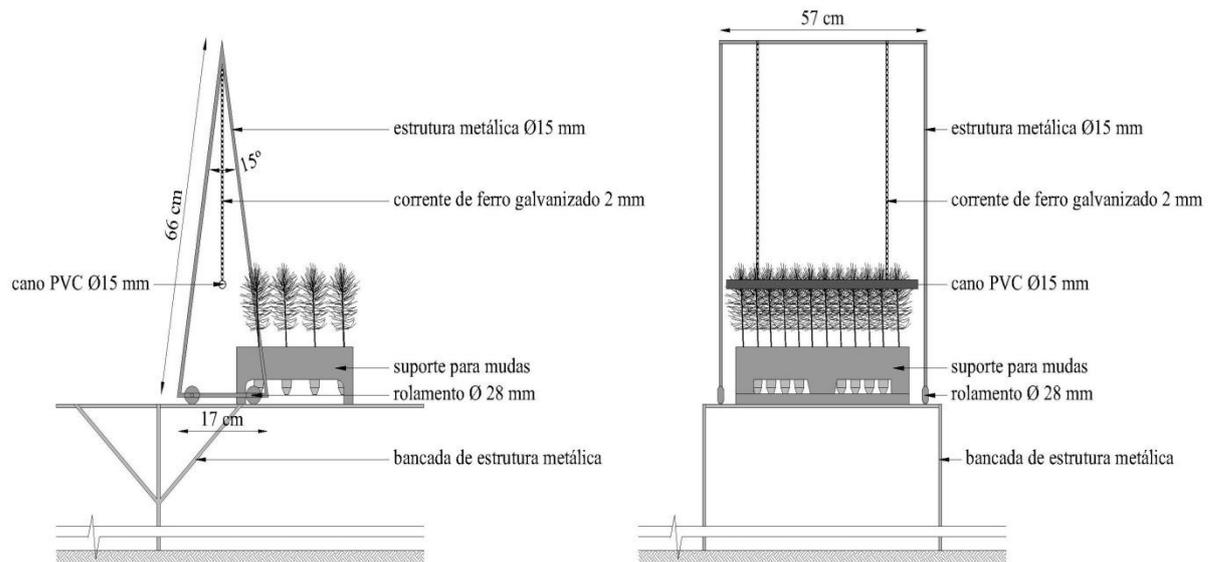


Figura 5.1 Representação gráfica do equipamento construído para efetuar as flexões caulinares em mudas de *P. taeda*.

As mudas foram flexionadas verticalmente não mais do que 45° mediante a passagem da barra no terço inferior, colidindo a 5,0 cm da gema apical das mudas, em sentido frente/trás. Cada movimento foi computado como uma única flexão. Os movimentos foram realizados a uma velocidade de 0,10 m seg⁻¹ uma vez ao dia, pela manhã sempre às 09:00 h. As flexões caulinares iniciaram em junho de 2011 e encerraram em agosto de 2011, perdurando sessenta dias quando então foram expedidas para o plantio.

No campo, o experimento foi implantado em setembro de 2011 em uma área comercial de monocultivo de *Pinus* em reforma que permaneceu em pousio por dois anos pertencente à mesma empresa, localizado no município de Cascavel, PR com coordenadas geográficas de 24° 59,811' S e 53° 13,826' W e altitude de 752 m. O clima da região segundo classificação de Köppen é o Subtropical Úmido Mesotérmico com verões quentes

(temperatura média superior a 22 °C), tendência à concentração de chuvas, invernos com geadas pouco frequentes (temperatura média inferior a 18 °C). O solo da área experimental é classificado como Latossolo Vermelho Distroférico típico, de textura argilosa, (EMBRAPA, 2006) com os atributos químicos elencados na Tabela 5.1.

Tabela 5.1 Atributos químicos do solo da área de implantação do experimento.

Profundidade cm	MO g dm ⁻³	P mg dm ⁻³	Cátions trocáveis (cmol _c dm ⁻³)						V %	m %	pH CaCl ₂
			K ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	Al ³⁺	H+Al	CTC			
0-20	20,51	6,85	0,35	1,29	2,07	0,55	6,70	10,41	35,64	12,91	4,60
20-40	12,30	0,94	0,10	0,55	0,88	0,95	7,90	9,43	16,22	38,31	3,80

Em que: (MO) Matéria orgânica; (P) Fósforo disponível; (SB) Saturação de Bases; (m) Saturação por alumínio.

O sistema de plantio foi em quadras com espaçamento de 3 m entre linhas e 2 m entre plantas. A dimensão da cova foi em média de 0,15 m de raio por 0,40 m de profundidade com fertilização da base com 100 g por cova de fertilizante de disponibilidade controlada (Basacote[®] Plus 9 meses) com formulação N₂-P₂O₅-K₂O (16-8-12). Não houve preparo prévio do solo e correção da acidez. Os tratos culturais envolveram a roçada de plantas daninhas a cada 90 dias, bem como o coroamento das mudas num raio de 0,60 m da cova.

As variáveis avaliadas ao término da rustificação consistiram na determinação da perda de eletrólitos dos tecidos radiculares, e na quantificação da concentração de lignina na parte aérea e radicular. Para tanto, foram empregadas quatro repetições por tratamento, sendo utilizadas 4 mudas por repetição para o teste da perda de eletrólitos de raízes, e de 10 mudas por repetição para a determinação da concentração de lignina. No campo, após o período de noventa dias do plantio, foi avaliado o desempenho das mudas pela porcentagem de sobrevivência, composta por quatro repetições de 5 mudas por tratamento.

O teste da perda de eletrólitos (PER) das raízes seguiu a metodologia proposta por Wilner (1955). As raízes foram lavadas com água corrente para remoção de partículas do solo, e posteriormente com água deionizada para remoção de íons das superfícies. A porção central do sistema radicular foi removida e descartada. Utilizou-se aproximadamente 0,2 g de raízes finas ($\varnothing < 2$ mm), retiradas do terço superior que foram acondicionadas em recipientes de vidro contendo 20 mL de água deionizada, e mantidas a temperatura de 20 °C por 24 h. Após este período, a condutividade elétrica da solução (C_{viva}) foi obtida com condutivímetro termo-compensado. Em seguida, as mesmas raízes foram autoclavadas a 100 °C por 10 minutos, e recolocadas em 20 ml de água deionizada nas mesmas condições anteriormente

descritas. A condutividade elétrica da solução (C_{morta}) foi quantificada da mesma maneira da C_{viva} . O valor de PER resulta da razão C_{viva}/C_{morta} multiplicada por 100.

O procedimento para extração da lignina da parte aérea e sistema radicular seguiu o método da extração de lignina por detergente ácido (LDA), proposto por Van Soest (1994). No preparo da amostra, a matéria seca de raízes e da parte aérea resultante da secagem em estufa de circulação de ar a 60 °C por 72 h foram moídas em moinho tipo Willye, e passadas em peneira de malha 40 mesh. Amostras de 0,5 g de tecido vegetal foram acondicionadas em sacos de TNT e selados em máquina seladora de TNT. Os sacos foram alocados em frascos plásticos com capacidade de 1,0 L, preenchidos com solução FDA (20 g de Brometo de cetiltrimetil amônio + 27,4 ml de H₂SO₄ concentrado, diluídos em 1,0 L) na proporção de 40 ml por saco, respeitando o volume máximo de 2/3 da capacidade do frasco plástico e acondicionadas em autoclave a 100 °C por 20 min. Em seguida, os sacos foram lavados em água corrente. Posteriormente, foram imersos por 5 min. em Acetona P.A. na proporção de 30 ml por saco. Após a lavagem em água e em acetona, o material foi exposto a secagem em estufa a 105 °C por 8 h, seguida da pesagem.

O procedimento de extração consistiu na imersão dos sacos de TNT após o preparo da amostra em H₂SO₄ a 72% por 3 h. Repetiu-se a lavagem em água corrente e secagem em estufa nas condições acima descritas. Após a pesagem, os sacos de TNT foram acondicionados em cadinhos de porcelana e submetidos à carbonização em mufla a 550 °C por 3 h. Em seguida, pesou-se o resíduo resultante da carbonização. Os resultados do teor de lignina foram obtidos por meio da Equação 1, e transformados em g kg⁻¹.

$$Lignina (\%) = \frac{[(Re\ s_{As} - Re\ s_c) * (100 / 2 * MA)]}{MA} \quad \text{Equação 1.}$$

Em que: RES_{AS} = matéria seca resultante da digestão sulfúrica; RES_C = matéria seca resultante da carbonização; MA = matéria seca inicial.

No período de viveiro, o experimento seguiu o delineamento inteiramente ao acaso e nas condições de campo, o delineamento foi em blocos ao acaso, ambos com quatro repetições, respeitando-se a identidade dos tratamentos na composição dos blocos a campo.

Os resultados obtidos foram submetidos ao teste de Lilliefors para normalidade da distribuição dos resíduos e o teste de Cochran e Bartlett para homogeneidade das variâncias, seguido da análise de variância. Quando da existência de significância pelo teste F, os dados foram desdobrados pela análise de regressão polinomial a 5% de probabilidade com o auxílio

do software Sigma Plot 12.0 (SIGMA PLOT, 2011). Posteriormente, os dados foram correlacionados entre si pelo coeficiente de correlação de Pearson.

5.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os dados agroclimáticos durante o período de execução do experimento estão plotados na Figura 5.2. Durante o período de avaliação não foram observadas anomalias do clima. Contudo, foram registrados picos na velocidade do vento entre 62,6 a 85 km h⁻¹ (dados não apresentados), sendo a média de 17,1 km h⁻¹.

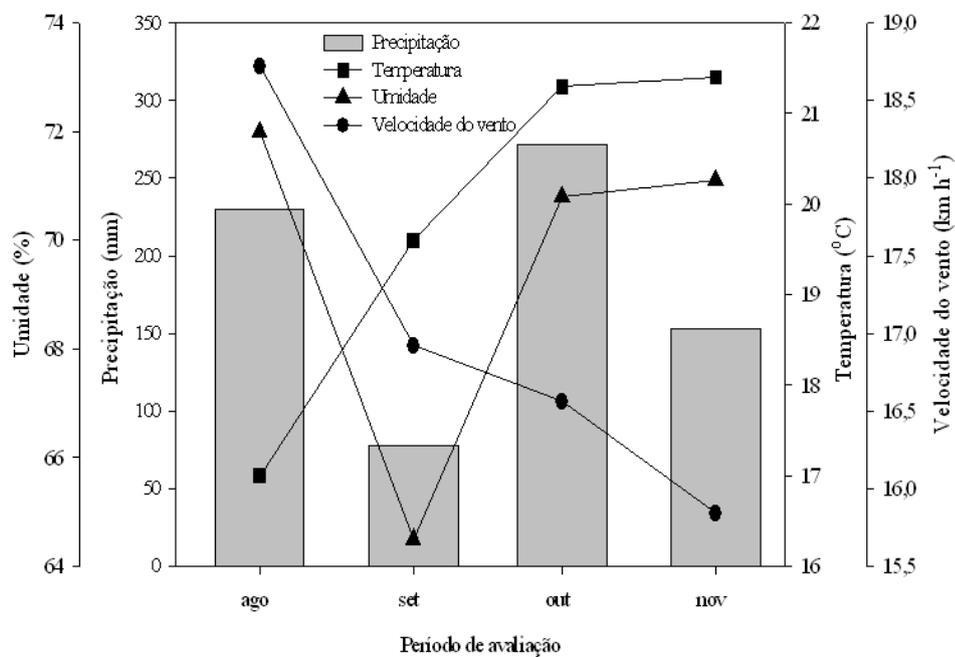


Figura 5.2 Precipitação acumulada e médias de temperatura, umidade relativa, e velocidade do vento (km h⁻¹) na área experimental em Cascavel, PR, entre agosto e novembro de 2011.

As flexões caulinares aplicadas na fase de rustificação em mudas de *P. taeda* alteraram significativamente ($P < 0,05$) o teor de lignina no sistema radicular e na parte aérea, assim como para a perda de eletrólitos de raízes e para a porcentagem de sobrevivência (Tabela 5.2).

Tabela 5.2 Resumo da análise de variância para os parâmetros quantificados em mudas de *P. taeda* ao final da fase de viveiro e para sobrevivência aos 90 dias do plantio em resposta a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.

Atributos	Resumo ANOVA			
	QMR	F_{calc}	P_{valor}	C.V. (%)
PS	56,6667	4,06	0,0262	8,18
Lig _{Raiz}	1,4341	3,36	0,0378	2,84
Lig _{PA}	0,7296	6,51	0,0031	4,33
PER	2,6522	41,21	< 0,0001	7,01

Em que: (Lig_{raiz}) Teor de lignina no sistema radicular; (Lig_{PA}) teor de lignina da parte aérea; (PER) perda de eletrólitos de raízes; (PS) sobrevivência (%) aos 90 dias do plantio.

Os resultados para a porcentagem de sobrevivência ajustaram-se ao modelo polinomial quadrático, sendo a máxima porcentagem alcançada com a aplicação de 17 flexões caulinares, que resultou em 99% de sobrevivência das mudas 90 dias após o plantio (Figura 5.3). Com o aumento do número de flexões acima desta intensidade, a porcentagem de sobrevivência reduziu para 80%, afetando negativamente o estabelecimento das mudas no campo, visto que o tratamento controle resultou na mortalidade de 10% dos indivíduos levados a campo.

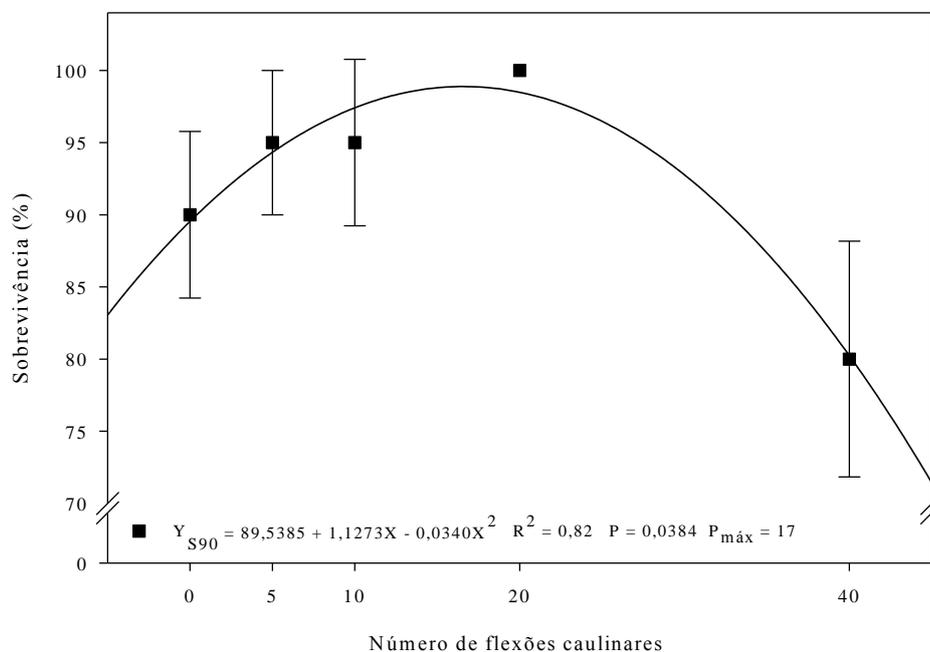


Figura 5.3 Sobrevivência (%) aos 90 dias do plantio de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares na fase de rustificação por 60 dias.

O aumento no número de flexões caulinares promoveu acréscimo no teor de lignina tanto no sistema radicular como na parte aérea de mudas de *P. taeda* (Figura 5.4). Para ambos, os melhores ajustes foram obtidos pelo modelo polinomial quadrático. O teor de lignina no sistema radicular aumentou com até 19 flexões caulinares, elevando o teor de lignina em até 32,25% da massa seca radicular (Figura 5.4A). Em comparação ao tratamento controle, o ganho foi de 6,11%. Com a aplicação acima de 19 flexões diárias, houve redução do teor de lignina, e os valores igualaram-se ao tratamento controle.

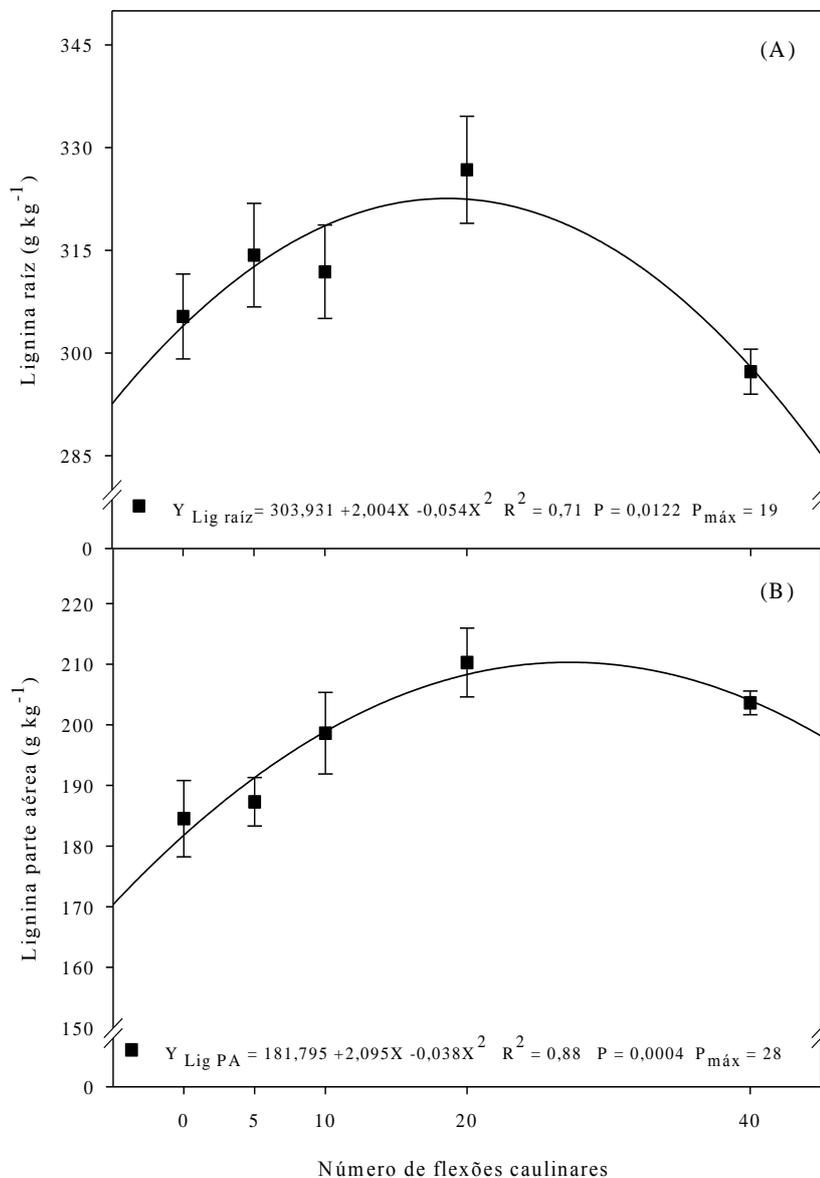


Figura 5.4 Teor de lignina no sistema radicular (A) e na parte aérea (B), em mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares por 60 dias.

Respostas tigmomorfogenéticas resultaram no aumento do teor de lignina no sistema radicular em mudas de *Populus nigra* L. submetidas a estímulos mecânicos na raiz pivotante, como reportado por Trupiano et al. (2012). Os autores observaram aumento do conteúdo de lignina principalmente nas raízes provindas da zona de ramificação do sistema radicular. Segundo Tamasi et al. (2005), raízes mais robustas e lignificadas do terço superior do sistema radicular de mudas de *Quercus robur* L. conferiram maior resistência ao movimento pendular da parte aérea e promoveram maior ancoragem da muda com o solo em resposta aos efeitos advindos da força do vento.

Na parte aérea (Figura 5.4B), o aumento foi observado com até 28 flexões caulinares, que possibilitou acréscimo de até 16% no teor de lignina sobre as mudas não perturbadas mecanicamente. Após a obtenção do máximo teor observado com 28 flexões caulinares, a redução nos valores foram menos significativas, indicando estabilidade sobre a deposição de lignina, visto que em comparação com o ponto de máxima e o tratamento com 40 flexões a redução foi de apenas 3%.

O aumento no teor de lignina na parte aérea confere maior rigidez flexural proporcionando maior resistência às forças do vento, como reportado por Cordero (1999) em mudas de *Cecropia schreberiana* (Miq. ex. *C. peltata* L.) tutoradas ou não, após 14 semanas do plantio. A qualidade morfológica e funcional da parte aérea de mudas de um híbrido de *Populus alba* X *grandidentata* foi atrelada ao conteúdo lignina como descrito por Coleman et al. (2008), que observaram supressão do gene que codifica a síntese para o coumaril 3 – hidroxilase, uma redução dos valores de altura, diâmetro do coleto, massa seca, área foliar das mudas, após 140 dias do plantio em condições controladas, além de produzir mudas com comprometimento na integridade do sistema vascular.

O teor de lignina nas paredes celulares promove maior resistência ao embolismo que foi associado a morte de indivíduos lenhosos em condições severas de déficit hídrico ou por ventos capazes de elevar a tensão da água nos vasos xilemáticos, acarretando aumento da taxa de transpiração (RETUERTO e WOODWARD, 1993; MARTÍNEZ-VILALTA e PIÑOL, 2003; KITIN et al., 2010). Por exemplo, Voelker et al. (2011) reportaram que a redução na sobrevivência de mudas de híbridos *Populus spp.* foi proporcional ao teor de lignina encontrado nas paredes celulares dos vasos condutores, reduzindo a porcentagem de sobrevivência no campo em até 60%.

Os resultados do teste da perda de eletrólitos de raízes indicaram que a aplicação de flexões caulinares reduziu a perda de eletrólitos com até 19 flexões, externando uma redução

de até 38% no extravasamento de eletrólitos do sistema radicular em comparação ao tratamento controle. A partir do ponto de mínimo extravasamento observado, os valores aproximaram-se ao quantificado no tratamento controle (Figura 5.5A). O teste da perda de eletrólitos de raízes é baseado no princípio de que o dano na membrana plasmática resulta no aumento do extravasamento de eletrólitos das células, tornando indicativo de alteração na integridade e seletividade da membrana plasmática (LANDIS, et al. 2010).

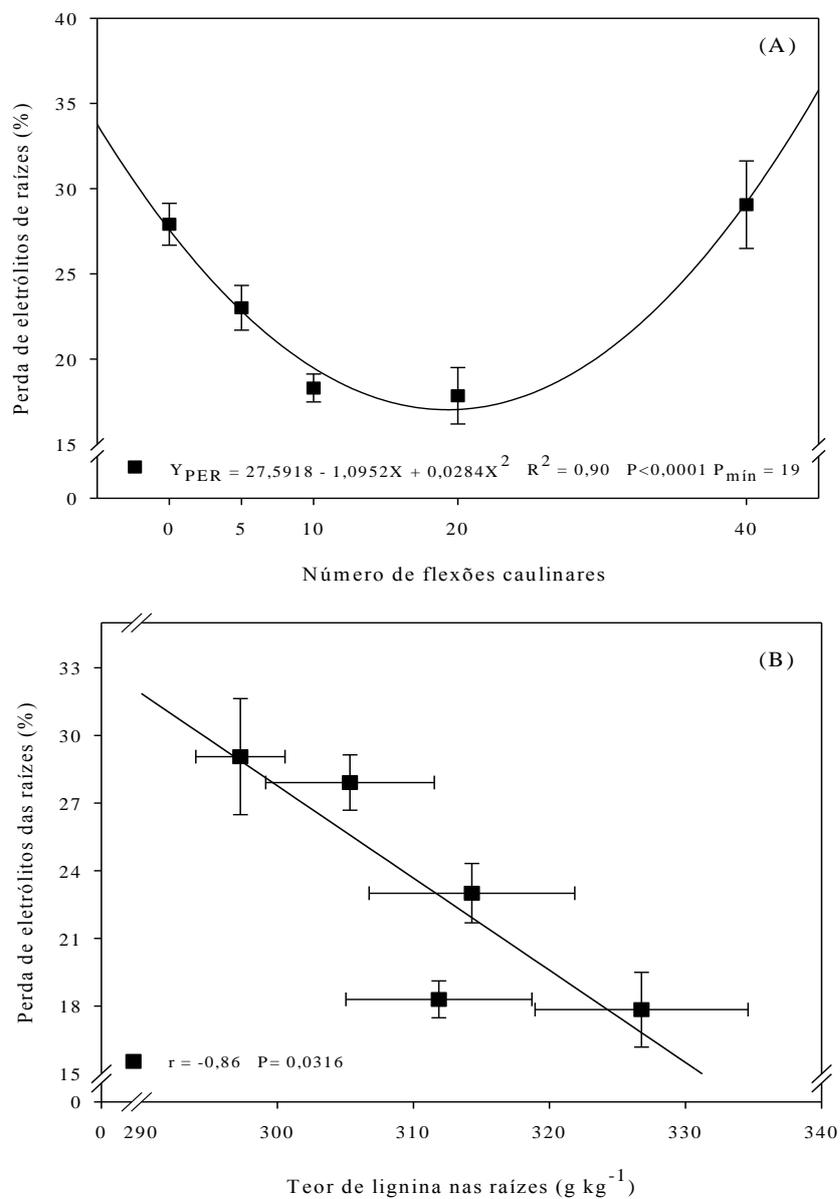


Figura 5.5 Perda de eletrólitos de raízes de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares (A) e correlação com o teor de lignina no sistema radicular (B). n = 20 observações.

Os mecanismos fisiológicos de manutenção da integridade das membranas celulares em resposta a rustificação de mudas por exposição a baixas temperaturas e ao déficit hídrico foram atribuídos à ativação de mecanismos osmorreguladores que culminaram na acumulação de açúcares solúveis e prolina no tecido radicular, minimizando o dano oxidativo na membrana plasmática, resultando em menores valores de perda de eletrólitos do sistema radicular em mudas *Picea abies* (L.) e *Fraxinus ornus* (L.) (SARVAS, 2003; CHIATANTE et al., 2006). Contudo, se tratando dos efeitos de perturbações mecânicas, as informações são incipientes, e, segundo Gaspar (2011), a capacidade de manutenção da integridade da membrana plasmática deve-se a manutenção de aquaporinas e canais iônicos, oportunizando a estabilidade da condutividade hidráulica no sistema radicular em resposta ao aumento da síntese de formas reativas de oxigênio induzidos pelo estresse mecânico.

O grau de lignificação do sistema radicular de mudas de *Pinus taeda* exerceu influência direta sobre a perda de eletrólitos das raízes, haja vista que os resultados foram fortemente correlacionados negativamente ($r = -0,86$) com o teor de lignina no sistema radicular (Figura 5.5B), sugerindo formar uma barreira física a difusão de lixiviados liberados para o meio externo.

A sobrevivência das mudas aos 90 dias do plantio aumentou linearmente com o aumento do teor de lignina no sistema radicular (Figura 5.6A), porém, para a parte aérea não foi observado efeito significativo ($P = 0,45$). Os resultados para parte aérea corroboram ao exposto por Alvarez-Clare e Kitajima (2007) que constataram não haver correlação entre a sobrevivência de mudas de oito espécies florestais com o teor de lignina do caule.

A perda de eletrólitos de raízes externou correlação negativa significativa ($P < 0,05$) com os resultados da porcentagem de sobrevivência (Figura 5.6B), indicando que a manutenção da integridade das membranas das células radiculares exerce influência direta com a capacidade de estabelecimento das mudas no campo, bem como, o teste da perda de eletrólitos das raízes revelou ser um eficiente parâmetro fisiológico para assegurar a qualidade das mudas expedidas ao plantio.

Os resultados apresentados são consistentes e sustentam a hipótese de que o grau de lignificação das mudas expedidas para o plantio potencializa a sobrevivência no campo e corroboram com o exposto na literatura sobre os efeitos do estresse mecânico resultar no aumento da lignificação dos tecidos. Desta forma, mudas com sistema radicular mais lignificado, associados aos menores valores de perda de eletrólitos do sistema radicular têm maiores chances de sobrevivência após o plantio.

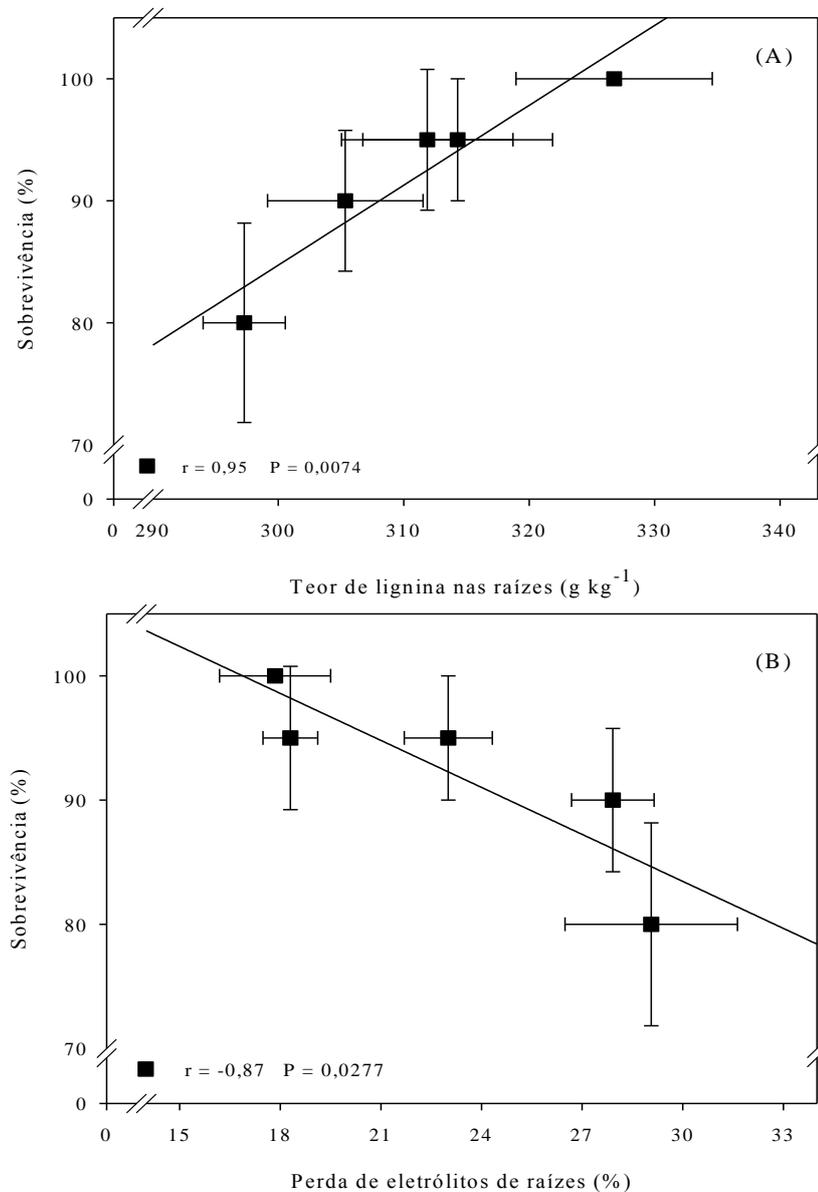


Figura 5.6 Correlação entre porcentagem de sobrevivência de mudas de *P. taeda* submetidas a diferentes intensidades de flexões caulinares com o teor de lignina no sistema radicular (A) e com a perda de eletrólitos de raízes (B). $n = 20$ observações.

5.4 CONCLUSÕES

A adoção de 20 flexões caulinares aplicadas na fase de rustificação de mudas *P. taeda* promove aumento no teor de lignina no sistema radicular e na parte aérea, estando o teor de

lignina do sistema radicular correlacionado com a sobrevivência das mudas a campo aos 90 dias do plantio.

A aferição da qualidade das mudas pelo método da perda de eletrólitos das raízes prediz a sobrevivência das mudas nas condições experimentais testadas.

5.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVAREZ-CLARE, S.; KITAJIMA, K. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. **Functional Ecology**, v. 21, n. 6, p. 1044-1054, 2007.

BOERJAN, W.; RALPH, J.; BAUCHER, M. Lignin biosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 54, p. 519-546, 2003.

CHIATANTE, D.; DI IORIO, A.; SCIANDRA, S.; SCIPPA, G.S.; MAZZOLENI, E. Effect of drought and fire on root development in *Quercus pubescens* Willd. and *Fraxinus ornus* L. seedlings. **Environmental and Experimental Botany**, v.56, n. 2, p.190-197, 2006.

COLEMAN, H. D.; SAMUELS, A. L.; GUY, R. D.; MANSFIELD, S. D. Perturbed lignification impacts tree growth in hybrid poplar - A function of sink strength, vascular integrity, and photosynthetic assimilation. **Plant Physiology**, v. 148, n. 3, p. 1229-1237, 2008.

CORDERO, R. A. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. **Tree Physiology**, v. 19, n. 3, p. 153-163, 1999.

COUTAND, C.; CHEVOLOT, M.; LACOINTE, A.; ROWE, N.; SCOTTI, I. Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species. **Annals of Botany**, v. 105, n. 2, p. 341-347, 2010.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 2º ed. Rio de Janeiro: EMBRAPA/SOLOS, 2006. 306 p.

GASPAR, M. Aquaporinas: de canais de água a transportadores multifuncionais em plantas. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 34, n. 4, p.481-491, 2011.

HAMANN, T.; BENNETT, M.; MANSFIELD, J.; SOMERVILLE, C. Identification of cell-wall stress as a hexose-dependent and osmosensitive regulator of plant responses. **The Plant Journal**, v. 57, n. 6, p. 1015-1026, 2009.

JACOBS, D. F.; LANDIS, T. D. Hardening. In: DUMROESE, R. K.; LUNA, T.; LANDIS, T. D. (Eds.). **Nursery manual for native plants: Guide for tribal nurseries**. v.1. Washington: United States Department of Agriculture, Forest Service, 2009. p. 217-228.

JAFFE, M. J. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation with special reference to *Bryonia dioica*. **Planta**, v. 114, n. 2, p.143–156. 1973.

KERN, K. A.; EWERS, F. W.; TELEWSKI, F. W.; KOEHLER, L. Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. **Tree Physiology**, v. 25, n. 10, p. 1243-1251, 2005.

KITIN, P.; VOELKER, S. L.; MEINZER, F. C.; BEECKMAN, H.; STRAUSS, S. H.; LACHENBRUCH, B. Tyloses and phenolic deposits in xylem vessels impede water transport in low-lignin transgenic poplars: a study by cryo-fluorescence microscopy. **Plant Physiology**, v. 154, n. 2, p. 887-898, 2010.

LANDIS, T. D.; DUMROESE, R. K.; HAASE, D. L. **The container tree nursery manual: seedling processing, storage, and outplanting**. v. 7. Washington: Department of Agriculture Forest Service, 2010. 200 p.

MARJAMAA, K.; KUKKOLA, E. M.; FAGERSTEDT, K. V. The role of xylem class III peroxidases in lignification. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 2, p. 367-376, 2009.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; PIÑOL, J. Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. **Ecosistemas**, v. 7, n. 1, p. 1-7, 2003.

MEDEIROS NETO, P. N.; OLIVEIRA, E.; CALEGARI, L.; ALMEIDA, A. M. C.; PIMENTA, A. S.; CARNEIRO, A. C. O. Características físico-químicas e energéticas de duas

espécies de ocorrência no semiárido brasileiro. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 3, p. 579-588, 2012.

MONTEIRO, M. B. O.; PEREIRA, R. P. W.; ABREU, H. S. Bioquímica da lignificação de células xilemáticas. **Floresta e Ambiente**, v. 11, n. 2, p. 48-57, 2004.

PELTIER, A. J.; HATFIELD, R. D.; GRAU, C. R. Soybean stem lignin concentration relates to resistance to *Sclerotinia sclerotiorum*. **Plant Disease**, v. 93, n. 2, p. 149-154, 2009.

PEREIRA, R. P. W.; ABREU, H. S.; MONTEIRO, M. B. O.; SOUZA, N. D. Variação ligno-anatômica em mudas de *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) tratadas com reguladores de crescimento. **Cerne**, v. 17, n. 3, p. 369-375, 2011.

PETER, G. F.; WHITE, D. E.; DE LA TORRE, R.; SINGH, R.; NEWMAN, D. The value of forest biotechnology: a cost modelling study with loblolly pine and kraft linerboard in the southeastern USA. **International Journal of Biotechnology**, v. 9, n. 5, p. 415-435, 2007.

PILATE, G.; DEJARDIN, A.; PEPLE, J. C. Field trials with lignin-modified transgenic trees. In: JOUANIN, L.; LAPIERRE, C. (eds.). **Lignin: biosynthesis, biodegradation and bioengineering**. v. 61. Academic Press: London, 2012. p. 2-37.

RAMOS, P.; LE PROVOST, G.; GANTZ, C.; PLOMION, C.; HERRERA, H. Transcriptional analysis of differentially expressed genes in response to stem inclination in young seedlings of pine. **Plant Biology**, v. 14, n. 6, p. 923-933, 2012.

RETUERTO, R.; WOODWARD, F. I. The influences of increased CO₂ and water supply on growth, biomass allocation and water use efficiency of *Sinapis alba* L. grown under different wind speeds. **Oecologia**, v. 94, n. 3, p. 415-427, 1993.

ROWELL, R. M. Chemical modification of wood: a short review. **Wood Material Science and Engineering**, v. 1, n. 1, p. 29-33, 2006.

SAIDI, I.; DJEBALI, W.; NAIJA, S.; BOUZID, S.; AMMAR, S. Change in antioxidant and lignifying enzyme activities in rubbing tomato (*Solanum lycopersicum*) internodes. **African Journal of Biotechnology**, v. 26, n. 10, p. 5193-5202, 2011.

SARVAS, M. Change of cold hardiness in bare-rooted norway spruce planting stock during autumn and its effect on survival. **Journal of Forest Science**, v. 49, n. 3, p. 133-139, 2003.

TAMASI, E.; STOKES, A.; LASSERRE, B.; DANJON, F.; BERTHIER, S.; FOURCAUD, T.; CHIATANTE, D. Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. **Trees**, v. 19, n. 4, p. 374-384, 2005.

TELEWSKI, F. W.; PRUYN, M. L. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. **Tree Physiology**, v. 18, n. 1, p. 65-68, 1998.

TRUPIANO, D.; DI IORIO, A.; MONTAGNOLI, A.; LASSERRE, B.; ROCCO, M.; GROSSO, A.; SCALONI, A.; MARRA, M.; CHIATANTE, D.; SCIPPA, G. S. Involvement of lignin and hormones in the response of woody poplar taproots to mechanical stress. **Physiologia Plantarum**, v. 146, n. 1, p. 39-52, 2012.

VAN SOEST, P. J. **Nutritional ecology of the ruminant**. 2 ed. Ithaca: Cornell University Press, 1994. 476p.

VOELKER, S. L.; LACHENBRUCH, B.; MEINZER, F. C.; KITIN, P.; STRAUSS, S. H. Transgenic poplars with reduced lignin show impaired xylem conductivity, growth efficiency and survival. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, n. 4, p. 655-668, 2011.

VOLKWEIS, C. R. Estímulo mecânico na morfometria de mudas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. 2012. 44 f. **Dissertação** (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Marechal Cândido Rondon, 2012.

WILNER, J. Results of laboratory testes for winter hardiness of woody plants by electrolyte methods. **Proceedings American Horticulture Science**, v.66, p.93-99, 1955.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados apresentados são consistentes e sustentam a hipótese do emprego de perturbações mecânicas por meio de flexões caulinares aplicadas na fase de rustificação de mudas de *P. taeda* resultam em maior sucesso na implantação de povoamentos florestais, visto que o estabelecimento das mudas aos noventa dias após o plantio foi fortemente influenciado pela intensidade aplicada no viveiro. Contudo, os resultados parecem ser pouco duradouros em função do tempo, indicando que o condicionamento deve refletir a adversidade do ambiente no momento do plantio, caso contrário, pouco ou nenhum efeito sobre o desempenho no campo será visualizado.

Mudas de *P. taeda* mais rustificadas foram aquelas que ao final da fase de rustificação externaram redução no incremento em altura e na taxa de crescimento absoluto, com aumento no diâmetro do coleto, no volume do caule, com maior incremento em matéria seca de raízes laterais, bem como no teor de lignina do sistema radicular. Estas alterações morfogênicas foram alcançadas quando da aplicação entre 10 a 20 flexões diárias durante 60 dias, conforme relatado anteriormente, no decorrer deste estudo. Adicionalmente, a qualidade da muda aferida pelo teste da perda de eletrólitos de raízes mostrou ser um parâmetro preditivo da sobrevivência no campo, o que possibilita assegurar a qualidade da muda produzida.

Ressalta-se que a redução na taxa de crescimento absoluto das mudas pode ser explicada pela redução da área foliar de mudas de *P. taeda*, visto que este componente representa cerca de 57% da massa seca das mudas, e, diminuiu com o aumento da intensidade de perturbações mecânicas, conforme observado nos capítulos 3 e 4.

Mudas submetidas a 40 flexões caulinares externaram maior redução em área foliar, diminuindo a assimilação de dióxido de carbono pela muda, fato este amparado quando observado o teor e o conteúdo de carbono neste componente, ocasionando redução na velocidade de crescimento em comparação aos demais tratamentos, ao final da rustificação. Quando transplantadas, o crescimento aéreo foi potencializado, possivelmente para aumentar a área fotossinteticamente ativa afetada anteriormente. Desta forma, o carbono assimilado seria direcionado para a formação de novas acículas em detrimento do crescimento de outros componentes, como o sistema radicular.

A tigmomorfogênese induzida por flexões caulinares estimulou a biossíntese de lignina tanto no sistema radicular quanto na parte aérea. Porém, apenas o aumento do teor no sistema radicular exerceu influência direta sobre a sobrevivência no campo, assim como, os valores da perda de eletrólitos das raízes foram correlacionados ao teor de lignina naquele

órgão. Desta forma, é possível inferir que a integridade funcional do sistema radicular parece ser determinante no estabelecimento das mudas, sob as condições experimentais testadas.

Contudo, alguns aspectos vinculados à tigmomorfogênese induzida não estão plenamente elucidados e requerem mais estudos acerca dos mecanismos envolvidos no reconhecimento do estímulo mecânico na parte aérea e a sua amplificação para o sistema radicular, principalmente vinculado à partição de Ca^{2+} , assim como, os efeitos da sazonalidade sobre a determinação da intensidade a ser aplicada ou pela associação com outros métodos rustificativos.

Sugere-se ainda, estudos morfo-anatômicos em mudas submetidas a flexões caulinares por meio de cortes histológicos e técnicas de coloração da lignina, a fim de determinar em quais tecidos há alteração na concentração e na composição em plantas submetidas a perturbações mecânicas.

Sob a ótica tecnicista, torna-se necessário investigar a viabilidade de aplicação e repetibilidade do método em grandes áreas de produção de mudas, assim como em diferentes espécies e ecotipos, a fim de promover a difusão e aplicação do método rustificativo em viveiros florestais.