

RELAÇÕES HÍDRICAS EM GEMAS DE VIDEIRAS NOS ESTÁDIOS INICIAIS DE
CRESCIMENTO

BRUNA CORRÊA DA SILVA DE DEUS

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY
RIBEIRO

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

MARÇO DE 2018

RELAÇÕES HÍDRICAS EM GEMAS DE VIDEIRAS NOS ESTÁDIOS
INICIAIS DE CRESCIMENTO

BRUNA CORRÊA DA SILVA DE DEUS

Tese apresentada ao Centro de Ciências e
Tecnologias Agropecuárias da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,
como parte das exigências para obtenção do
título de Doutor em Produção Vegetal.

Orientador: Ricardo Enrique Bressan-Smith

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

MARÇO DE 2018

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do CCH / UENF

076/2018

D486 Deus, Bruna Corrêa da Silva de.

Relações hídricas em gemas de videiras nos estádios iniciais de crescimento / Bruna Corrêa da Silva de Deus. – Campos dos Goytacazes, RJ, 2018.

65 f.

Bibliografia: 45 – 55.

Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2018.

Orientador: Ricardo Enrique Bressan-Smith.

1. Xilema. 2. Eficiência do Uso da Água. 3. Uva - Brotação. 4. Capacidade Fotossintética. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD – 634.8

RELAÇÕES HÍDRICAS EM GEMAS DE VIDEIRAS NOS ESTÁDIOS
INICIAIS DE CRESCIMENTO

BRUNA CORRÊA DA SILVA DE DEUS

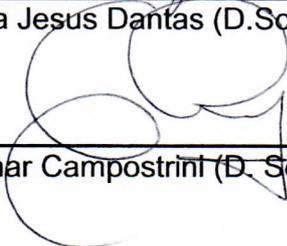
Tese apresentada ao Centro de Ciências e
Tecnologias Agropecuárias da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,
como parte das exigências para obtenção do
título de Doutorado em Produção Vegetal

Aprovada em 29 de março de 2018

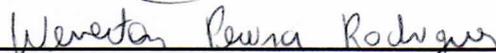
Comissão Examinadora



Prof^ª. Debora Jesus Dantas (D.Sc., Fisiologia Vegetal) – UFERSA



Prof. Eliemar Campostrini (D. Sc., Fisiologia Vegetal) – UENF



Weverton Pereira Rodrigues (D. Sc., Fisiologia Vegetal) – UENF



Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith (D.Sc., Fisiologia Vegetal) - UENF
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

A Deus;

Aos meus pais Joel e Luci, por todo amor e por estarem sempre presentes em todos os momentos da minha vida me incentivando sempre;

À minha irmã Nathalia pela companhia, pela amizade e pelo amor;

Aos amigos do Setor de Fisiologia Vegetal pelo apoio e companheirismo;

À Dr^a Débora Jesus Dantas por fazer parte da banca e por todo apoio imprescindível;

Ao Dr. Weverton Pereira Rodrigues por participar da banca e pelo apoio na realização deste trabalho;

Ao Prof. Eliemar Campostrini pela participação na banca de defesa e por toda colaboração;

Ao meu orientador Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith pelos ensinamentos e pela orientação para realização deste trabalho;

A Faperj pelo apoio financeiro fundamental para a realização da pesquisa;

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro pela oportunidade de realizar esse objetivo;

E a todos que fizeram parte dessa etapa da minha vida, mas que não foram mencionados aqui.

SUMÁRIO

	V
RESUMO	
ABSTRACT	VII
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1. Dormência de gemas laterais de videira.....	4
2.2. Morfologia da gema e brotação.....	6
2.3. Água e desenvolvimento do xilema.....	7
2.4. Efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética.....	9
3. OBJETIVOS.....	13
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	14
4.1. Estratégia experimental.....	14
4.2. Análises do processo de diferenciação do xilema e transporte de água.....	15
4.2.1 Material vegetal.....	15
4.2.2. Microscopia ótica (MO).....	15
4.2.3. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV).....	16
4.2.4. Observação da movimentação da água via xilema em estacas contendo uma gema.....	17
4.2.5. Medidas da transpiração das gemas axilares e brotos em estaca contendo uma gema.....	17

4.3. Efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética de videiras <i>Vitis vinifera</i> e <i>Vitis labrusca</i> L. nos estádios iniciais de crescimento e desenvolvimento.....	18
4.3.1 Material vegetal e condições de cultivo.....	18
4.3.2 Área foliar durante o desenvolvimento das brotações.....	20
4.3.3 Taxa fotossintética líquida (A_N), taxa transpiratória (E) e condutância estomática (g_s).....	21
4.3.4. Eficiência do Uso da Água (EUA, A/E) e a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA, A/g_s)	22
4.3.5 Rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m)	22
4.3.6 Intensidade de Verde.....	22
4.4. Análise estatística.....	23
5. RESULTADOS.....	24
5.1. Análises do processo de diferenciação do xilema e transporte de água.....	24
5.2. Efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética de videiras <i>Vitis vinifera</i> e <i>Vitis labrusca</i> L. nos estádios iniciais de crescimento e desenvolvimento.....	30
6. DISCUSSÃO.....	38
6.1. Análises do processo de diferenciação do xilema e transporte de água.....	38
6.2. Efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética de videiras <i>Vitis vinifera</i> e <i>Vitis labrusca</i> L. nos estádios iniciais de crescimento e desenvolvimento.....	40
7. CONCLUSÕES.....	43
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	44

RESUMO

DEUS, Bruna Corrêa da Silva; D.Sc.. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Março de 2018. Relações hídricas em gemas de videiras nos estádios iniciais de crescimento. Orientador: Prof. D. Sc. Ricardo Enrique Bressan-Smith.

A água participa de vários processos de crescimento e da manutenção do status hídrico da planta. Neste trabalho, foi avaliada a formação das conexões xilemáticas entre a gema lateral e planta mãe em videiras *Vitis labrusca* L. e sua relação com a brotação. Também foram avaliados os efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética das videiras *Vitis vinifera* e *Vitis labrusca* L. nos estádios iniciais de crescimento e desenvolvimento. A primeira etapa experimental consistiu na observação do desenvolvimento xilemático entre a gema e a planta mãe em diferentes estádios de brotação da gema (gema dormente até formação de folhas). Para tanto, foram obtidas imagens de Microscopia Ótica, Lupa e Microscopia Eletrônica de Varredura das gemas, como também a taxa transpiratória das gemas em diferentes estádios de desenvolvimento. Na segunda etapa experimental, foi avaliada a capacidade fotossintética das videiras submetidas a duas lâminas de irrigação (100% da evapotranspiração da cultura e 50% da evapotranspiração da cultura). As avaliações tiveram início aos 18 dias após a poda para o comprimento da nervura central, fluorescência da clorofila *a* e intensidade de verde, e aos 22 dias após a poda para as trocas gasosas (taxa fotossintética líquida, condutância estomática e taxa transpiratória). Por meio dos resultados obtidos no primeiro

experimento, pôde-se observar que, enquanto dormente, não é possível visualizar células xilemáticas na conexão planta-mãe e gema. À medida que as gemas vão alcançando os estádios seguintes de brotação, é possível verificar a diferenciação xilemática da planta mãe à gema, sendo a ligação xilemática funcional estabelecida no estágio E7 (primeira folha separada). Com os resultados obtidos no segundo experimento, foi possível verificar que a taxa fotossintética líquida, condutância estomática, taxa transpiratória, eficiência do uso da água e eficiência intrínseca do uso da água só diferiram entre os tratamentos para variedade Chardonnay, no último dia de avaliação após o estresse hídrico severo, enquanto que as avaliações da fluorescência da clorofila *a* e a intensidade de verde não diferiram entre os tratamentos nas duas cultivares. Dessa maneira, foi possível observar que a conexão xilemática entre a planta mãe e a gema-brotação encontra-se completamente estabelecida no estágio E7, e que o déficit de irrigação regulado não comprometeu o aparelho fotossintético da videira.

Palavras-chave: Xilema, água, brotação, eficiência do uso da água, capacidade fotossintética.

ABSTRACT

DE DEUS, Bruna Corrêa da Silva; D.Sc.. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. 2018 March. Water relations in lateral buds of grapevine during the bud break and development. Relações hídricas em gemas de videiras nos estádios iniciais de crescimento. Adviser: Prof. D. Sc. Ricardo Enrique Bressan-Smith.

Water is required for several processes of growth and maintenance of plant water status. In this work, we evaluated the dynamic development of the xylem connections between the dormant bud and the mother plant in *Vitis labrusca* L. vines and their relationship with bud break. We also evaluated the effects of water restriction on the photosynthetic capacity of *Vitis vinifera* and *Vitis labrusca* L. in the early stages of growth and development. The first experimental step comprised the observation of the xylem development between the dormant bud and the mother plant at different stages of bud break (until leaf formation). Images of optical microscopy and scanning electron microscopy during the dormancy and bud break showed no xylem differentiation between the mother plant and the bud. Functional xylematic connection was observed in the E7 stage (first separated leaf). We also evaluated the transpiratory rate of the buds at different stages of development. As the buds reached the following stages of development, it was possible to verify the xylem differentiation, with functional xylematic connections established in the E7 stage (first separated leaf). In the second experimental step, the photosynthetic capacity of vines submitted to two irrigation slides (100% and 50% of

evapotranspiration) was evaluated. We started 18 days after pruning for central vein length, chlorophyll *a* fluorescence and green intensity, and 22 days after pruning for gas exchange (net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiratory rate). We verified that the net photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, water use efficiency and intrinsic water use efficiency differed only among treatments for the Chardonnay variety, only when water stress was severe. The chlorophyll *a* fluorescence and green intensity did not differ between the treatments between the two cultivars. We concluded that the hydraulic connection between the mother plant and the bud is completely established in the E7 stage, but water transport occurs even without the connections. We also assume that the regulated irrigation deficit did not compromise the photosynthetic apparatus of the grapevine.

Keywords: Xylem, Water, bud break, water use efficiency, photosynthetic capacity,

1. INTRODUÇÃO

As gemas das videiras podem ser de dois tipos: gema lateral ou gema complexa (Winkler et al., 1997). A gema lateral se desenvolve na axila das folhas, no mesmo ciclo, dando origem ao que se chama de neto. A gema complexa possui três pontos de crescimento em seu interior, a gema primária, gema secundária e gema terciária (Naito et al. 1986). Se a gema primária sofrer algum dano, a gema secundária e a terciária brotam. Normalmente a gema complexa brotará somente no ciclo seguinte à sua formação (Hellmann et al., 2006).

Durante a dormência o metabolismo das gemas se encontra paralisado e a gema se encontra hidraulicamente isolada da planta mãe. Após a quebra da dormência o crescimento é retomado e as conexões vasculares entre a gema e a planta mãe são estabelecidas. Alguns trabalhos realizados em árvores sugerem que o xilema do caule se conecta diretamente com o xilema do ramo, entretanto, outros trabalhos sugerem que as conexões vasculares entre o ramo e o caule diferem entre as espécies (Maton e Gartner, 2005).

Esse fato é importante porque ainda não se sabe qual o papel da água no processo de quebra de dormência. Dessa forma, saber em que momento as gemas se reconectam via xilema à planta mãe é uma das formas de saber em que momento a água chega até as gemas. Todavia, existem outras vias para o transporte de água - o transporte célula-célula e o fluxo hídrico por meio de canais proteicos transmembrana (aquaporinas).

Em clima tropical de latitude abaixo de 15°S, a videira pode apresentar até dois ciclos vegetativos por ano. Para isso é necessário o uso de técnicas, como a restrição hídrica em determinadas fases do crescimento (Camargo et al., 2011; Murakami, 2002). As videiras são conhecidas por resistir à escassez de água devido à sua capacidade de enraizamento e de controlar a perda de água, dentre muitas outras estratégias fisiológicas (Deluc et al., 2009; Lovisolo et al., 2002). O uso de técnicas de manejo de irrigação vem sendo empregado com o objetivo de melhorar o crescimento das plantas, o rendimento e a qualidade dos frutos com uso de menor quantidade de água (Sadras e Moran, 2012; Chaves et al., 2010; Tomás et al., 2014; Martorell et al., 2015).

Por meio das técnicas de irrigação empregadas, como Déficit de Irrigação Regulado (DIR) e Irrigação Parcial do Sistema Radicular (IPSR), ocorre a maior Eficiência de Uso da Água (EUA) e Eficiência Intrínseca de Uso da Água (EIUA) pelas videiras. Isso ocorre devido à redução da disponibilidade hídrica provocada pelo estresse hídrico (Silva et al., 2018; Chaves et al., 2010). Já se sabe que em muitas regiões onde há cultivo da videira, o DIR é uma prática de campo comum, pois se sabe que a limitação hídrica melhora a qualidade da fruta e do vinho final.

A videira é sensível ao déficit hídrico nos estádios iniciais de crescimento. Os efeitos da deficiência hídrica incluem redução do crescimento e desenvolvimento de folhas e raiz, menor número de gemas nos entrenós e menor média de diâmetro dos vasos do xilema (Lovisolo et al., 2010). No desenvolvimento das gemas, após a brotação, a água é um fator determinante já que esta é responsável por possibilitar o alongamento e a diferenciação celular nos tecidos em crescimento (Zeuthen, 2001). Em especial atenção, vasos xilemáticos também podem transportar açúcares e fitormônios quando a planta se encontra em estado dormente, para tolerar o congelamento de tecidos, e até mesmo o reparo de embolismo (Ameglio et al., 2004).

Apesar de toda a importância que a água tem para o crescimento de gemas e ramos novos, assim como para o crescimento e desenvolvimento da videira, ainda não se sabe como e quando se estabelece o fluxo hídrico xilemático da planta mãe à gema em brotação, visto que enquanto dormente, o metabolismo da gema se encontra em repouso e não há atividade celular expressiva nessa região. Além disso, é necessário avaliar os efeitos fisiológicos da redução da disponibilidade

hídrica nos estádios iniciais de desenvolvimento com a finalidade de se obter práticas que permitam a menor utilização da água com maior eficiência.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Dormência de gemas laterais de videira

A dormência consiste na temporária cessação do crescimento inclusive das gemas. Ela é dividida em três estágios: paradormência – a influência de outro órgão do vegetal (como folhas e frutos) inibe o crescimento; endodormência - os fatores fisiológicos da gema induzem a paralisação do crescimento; ecodormência - os fatores ambientais induzem a paralisação do crescimento (Lang et al, 1987). Segundo Sakai e Larcher (1987), sinais externos como a luz e sinais internos como os hormônios e açúcares atuam como reguladores da para-, endo- e ecodormência.

A videira é uma planta lenhosa que, portanto, apresenta ciclos geralmente anuais de crescimento e dormência, os quais estão relacionados a mudanças climáticas. Em regiões de clima temperado a dormência ocorre de forma espontânea devido às baixas temperaturas. Nessas condições climáticas, durante a endodormência o xilema das gemas axilares é desacoplado do xilema do ramo da planta mãe, tornando-se hidraulicamente isolado da parte aérea. Tal mecanismo permite que o meristema seja protegido de danos provocados pelo congelamento e ao mesmo tempo mantém o metabolismo baixo, impedindo o crescimento e desenvolvimento durante o inverno. Entretanto, segundo Maia (2003), em regiões tropicais onde as temperaturas mínimas chegam a apenas 10°C as videiras não entram em dormência. Esta é conseguida por meio de indução. Nas regiões onde isso ocorre é possível obter até mesmo dois ciclos de produção por ano. Nesses

casos, utiliza-se a cianamida hidrogenada a 5% para quebrar a dormência e tornar as brotações mais uniformes.

Acredita-se que a dormência permite a planta sobreviver sob condições desfavoráveis durante o inverno. Segundo Grant et al (2013), o fato de algumas uvas serem mais tolerantes ao frio do que outras pode ser explicado pelo diferente desenvolvimento da dormência, pela paralisação do crescimento, por mudanças na aclimação ao frio e por mudanças bioquímicas.

Assim que as condições se tornam favoráveis ao crescimento é necessário que ocorra a quebra de dormência. Para tanto, é necessário o frio (Dokoozlian et al., 1995). Em regiões onde não há frio suficiente é necessário aplicar um regulador de crescimento após a poda, quando as gemas ainda estão dormentes. O regulador de crescimento mais utilizado atualmente é o Dormex (cianamida hidrogenada - H_2CN_2). Após a aplicação, o Dormex promoverá a quebra da dormência permitindo que as gemas brotem com maior uniformidade. Atualmente novas pesquisas têm sido realizadas na tentativa de se obter um produto natural que seja capaz de promover a quebra de dormência.

Porém, ainda não se sabe como a cianamida hidrogenada atua na quebra de dormência. Um dos processos que ela desencadeia é a redução da atividade da catalase, favorecendo o aumento de peróxido de hidrogênio, o que provoca estresse oxidativo nos tecidos da gema. O desenvolvimento do estresse oxidativo respiratório na gema como parte da saída da dormência pode sugerir que a mitocôndria tem uma sensibilidade potencial para estimular a saída da dormência (Pérez et al. 2009).

Segundo Faust et al (1997), é difícil saber quais alterações fisiológicas e bioquímicas estão ocorrendo na gema desde a brotação. Mas, sabe-se que a disponibilidade hídrica é um fator importante para o desenvolvimento das gemas, visto que é o principal componente dos tecidos das plantas (Zeuthen, 2001).

Em estudo realizado por Schmitz et al. (2015) em maçã (Granny Smith, Royal Gala, Starkrimson) os autores observaram que as gemas se encontravam hidraulicamente isoladas do ramo. Essa observação pôde ser feita por meio da medição do potencial hídrico nas variedades.

2.2 Morfologia da gema e brotação

Após a saída da dormência a gema brota e o ramo em desenvolvimento inicia a formação do complexo de gemas. As gemas das videiras podem ser de dois tipos: lateral ou pronta e gema latente ou composta (Winkler et al., 1997). A gema lateral é o que se chama de neto, é infértil e se desenvolve na axila da folha. Já a gema latente é fértil apenas na presença de primórdios de inflorescências e é formada junto à gema lateral. Ela é composta por três gemas em seu interior: a primária central e duas secundárias (Leão e Mashima, 2000).

Para que ocorra a quebra de dormência, ou seja, para que os primórdios de inflorescências se desenvolvam são necessários metabólitos vindos principalmente das raízes (Zapata et al, 2004). Sabe-se que os carboidratos são importantes nessa fase porque funcionam como sinalizadores no processo de quebra de dormência (Koster e Lynch, 1992). Em noqueira, a disponibilidade de açúcares solúveis tem um papel significativo na quebra de dormência. Na primavera a gema absorve hexoses da seiva do xilema um mês antes da quebra de dormência (Bonhomme et al. 2009). Além disso, a conversão da reserva de amido estocado em açúcar e uma pequena quantidade de lipídios no câmbio podem ser usados como fonte de energia para atividade cambial e a iniciação da formação do lenho (Begum et al., 2013).

E, assim como os carboidratos, a água também é importante nesse processo devido à sua função no turgor das células (Zeuthen, 2001). Contudo, segundo Aloni et al (1991), no inverno o floema deixa de ser funcional, fazendo com que o transporte de carboidratos ocorra possivelmente por meio do xilema (Ameglio et al., 2000), o qual também é responsável pelo transporte da água e de nutrientes durante os estágios de desenvolvimento das brotações (Bonhomme et al., 2005).

Segundo Aloni (2013), o transporte polar de auxina produzido nas gemas, nas brotações e nas folhas sinaliza para a diferenciação celular no câmbio consequentemente formando o xilema e reestabelecendo as conexões vasculares com a planta mãe. Segundo Fukuda (2004), fatores endógenos como, hormônios e açúcares, e fatores exógenos como, fotoperíodo, temperatura, disponibilidade hídrica e nutrientes regulam a formação do xilema. Em árvores (*Abies balsamea* (L.) Mill e *Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), Huang et al. (2014) encontraram que

antes da quebra de dormência já foi possível detectar diferenciação celular no câmbio e o início da formação do xilema.

Foram avaliados o conteúdo relativo de água e o potencial hídrico durante o processo de saída da dormência em macieiras. Por meio dos resultados obtidos foi verificado que na junção entre a gema e o ramo não houve aumento. Além disso, os autores puderam observar que o potencial hídrico apresentou baixos valores antes da quebra de dormência sem variar durante a ecodormência. Tal fato sugere que a gema estava isolada hidraulicamente da planta mãe (Schmitz et al., 2015). Entretanto, em outros trabalhos, foram encontradas conexões vasculares funcionais em gemas grandes, dormentes, sem crescimento ativo (Ali and Fletcher, 1970; Peterson and Fletcher, 1973). Segundo Sachs e Thimann (1964), o xilema de uma gema axilar não era conectado com o ramo principal até ser permitida a dominância apical. Com o estabelecimento do fluxo hídrico nas gemas, acredita-se que possa ocorrer o transporte de água, nutrientes e carboidratos, sendo os açúcares conhecidos por atuar como moléculas sinalizadoras regulando a expressão gênica (Ho et al. 2001).

No caso das bagas, tem-se observado que, após o verasion, o xilema se torna fisicamente interrompido, o que não permite o seu funcionamento. Tal fato isola o fruto da planta-mãe (Lang and Ryan, 1994). Experimentos realizados com bagas, sem o pedicelo, imersas em corante mostraram que depois do verasion o transporte do corante é limitado a base do sistema vascular da baga (Rogiers et al., 2001). Em trabalhos feitos com micrografias os vasos do xilema parecem esticados e rompidos, levando a deduzir que os elementos de vaso lignificados observados no verasion foram fisicamente destruídos pelo crescimento da baga pós-verasion. No entanto, em trabalhos experimentais com videiras Chardonnay (Chatelet et al., 2008b) foi possível verificar que o xilema da baga não perde totalmente sua funcionalidade depois do verasion.

2.3 Água e desenvolvimento do xilema

A água é fundamental na existência das plantas. Dentre suas funções nos vegetais destaca-se a manutenção da pressão de turgescência nas células, crescimento e divisão celular, e transporte de nutrientes.

Sua maior rota de transporte é por meio do xilema, o qual é formado por dois tipos de elementos traqueais: as traqueídes e os elementos de vaso. Ele contém também células parenquimáticas, que armazenam várias substâncias, e fibras, que além de armazenar substâncias dão sustentação ao vegetal.

No início do desenvolvimento da gema, normalmente na axila das folhas, os traços vasculares são formados por células procambiais alongadas, as quais formam um anel de feixes vasculares (Esau, 1965). Para que as células procambiais se diferenciem em xilema, células mortas com paredes lignificadas formando um conduto vazio formam o que se chama de elementos vasculares (Faust et al., 1995). Os sistemas vasculares das videiras são então conectados com aquele do caule principal pelos traços de ramos. Assim, a cada nó tanto os traços foliares (vasos xilemáticos do caule que seguem para o interior das folhas) quanto os traços de ramos (em geral, dois por gema) divergem para fora do caule principal. Os feixes vasculares atravessam o córtex e entram na folha ou folhas conectadas àquele nó. As interrupções existentes nos feixes xilemáticos, após o ponto onde os traços foliares divergem em direção às folhas são denominadas lacunas do traço foliar. Essas regiões são preenchidas por tecido fundamental (Raven, 2001).

Durante a dormência, em regiões temperadas, o câmbio vascular paralisa seu crescimento no inverno e se reativa na primavera. Os vasos xilemáticos ficam sem água fazendo com que nenhum fluxo hídrico ocorra na planta, no mesmo instante em que as gemas se encontram isoladas do ramo e não há conexão xilemática entre eles. Essa característica permite a gema sobreviver ao frio intenso (Gu, 2003).

Com a reativação do crescimento das gemas, as células cambiais absorvem água, aumentam radialmente e começam a se dividir periclinamente. Durante o crescimento, as paredes radiais das células cambiais e suas derivadas ficam mais finas resultando na casca (todos os tecidos situados externamente ao câmbio), a qual pode ser facilmente removida do caule. Novas camadas de crescimento de xilema e floema secundários são depositadas durante o crescimento. A reativação do câmbio vascular ocorre devido à presença de auxina produzida pelas gemas em desenvolvimento. A auxina se move em direção à basípeta nos caules e estimula a retomada da atividade cambial (Raven et al., 2001).

Ashworth (1982), realizou estudos na anatomia do desenvolvimento do xilema em gemas florais dormentes de pêsego. Nesse estudo ele pôde observar que no primórdio não havia elementos de vaso do xilema, entretanto foi possível constatar a presença de células procambiais. A diferenciação do procambio e o desenvolvimento da continuidade do xilema ocorreu na primavera durante o desenvolvimento da floração. Outros estudos realizados por este mesmo autor (Asworth, 1982b), relacionou o desenvolvimento do xilema com o intenso resfriamento.

2.4 Efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética

Os efeitos da deficiência hídrica em videiras são muito estudados porque essas espécies são bem adaptadas às condições áridas e semiáridas. Sabe-se que elas possuem mecanismos de tolerância a condições de seca, sendo classificadas como isohídricas ou anisohídricas em resposta ao déficit de pressão de vapor do ar e ou disponibilidade hídrica. As variedades classificadas como isohídricas, devido ao acúmulo de ABA nas folhas, fecham os estômatos inicialmente em resposta ao déficit hídrico no solo ou ao aumento do DPV_{ar} , mas, o potencial hídrico não é reduzido ou reduz pouco. Já as anisohídricas apresentam tolerância à redução da disponibilidade hídrica e não modificam a abertura estomática significativamente quando exposta à deficiência hídrica (Lavoie-Lamoureux et al., 2017). Porém, essa classificação as vezes é difícil devido às diferentes condições experimentais e técnicas adotadas em diferentes estudos (Chaves et al., 2010), pois ambos comportamentos são influenciados pelas condições de crescimento específicas do ambiente, tais como resistência hidráulica no sistema solo-planta, idade da planta e clima (Chaves et al., 2010; Hochberg et al., 2013).

O fechamento dos estômatos é uma resposta inicial ao estresse hídrico. Por meio dele ocorre a diminuição da concentração de CO_2 nas cavidades subestomáticas e a diminuição da condutância de CO_2 dentro do mesófilo. Ambas as reduções das condutâncias estomáticas e mesofílicas diminuem a concentração de CO_2 nos cloroplastos levando, conseqüentemente, à redução da fotossíntese observada em videiras sob escassez hídrica. Quando o estresse hídrico se torna mais severo, a fotoquímica e a bioquímica da fotossíntese podem ser afetadas,

reduzindo a capacidade fotossintética da videira (Salazar -Parra et al., 2012; Wang et al., 2015).

Variações na taxa transpiratória em sua maior parte, também são determinadas pela condutância estomática, a qual é afetada por fatores internos e externos. Os fatores internos se tratam da sinalização hormonal, e são decorrentes de fatores externos, como umidade do solo e déficit de pressão de vapor do ar, os quais reduzem a condutância estomática (Chaves et al., 2007).

A relação entre a quantidade de carbono obtido por meio da fotossíntese e a quantidade de água perdida por meio da transpiração é expressa pela eficiência do uso da água (EUA). Fisiologicamente o carbono e a água estão intrinsecamente ligados nas plantas. Quando os estômatos se abrem, ocorre a perda de vapor de água pelas folhas permitindo a absorção de CO₂ da atmosfera. A relação entre a taxa fotossintética líquida e a condutância estomática compõe o que se chama de eficiência intrínseca do uso da água. Assim, quando a taxa fotossintética líquida é mantida constante qualquer redução na condutância estomática resulta em um aumento na eficiência intrínseca do uso da água.

Atualmente, devido à necessidade de reduzir o uso da água pela irrigação, se faz necessário aumentar a eficiência do uso da água, sendo esta a maior prioridade na agricultura. Isto inclui melhorias nas práticas de manejo agrônomo - desenvolvimento de sistemas de déficit de irrigação regulada (Costa et al., 2007), os quais são frequentemente testados por ferramentas fisiológicas de monitoramento, tais como a avaliação das trocas gasosas e da fluorescência da clorofila - ou a introdução de técnicas fisiológicas no cultivo a fim de melhorar a EUA (Chaves et al., 2007).

Uma técnica para melhorar o uso sustentável de água em vinhedos irrigados é a redução da quantidade de água aplicada durante o crescimento (Feres e Soriano, 2007). Há práticas que consistem em reduzir a irrigação das culturas tais como, o déficit de irrigação regulado, onde menos do que 100% da ETc é aplicada, e a irrigação parcial do sistema radicular, que consiste em um sistema de gotejamento que irriga um lado de cada vez da videira. A irrigação parcial do sistema radicular induz à síntese de ABA na raiz do lado seco tão bem quanto nas folhas (McAdam et al., 2016) e bagas (Antolín et al., 2006). O ABA induz então o fechamento estomático parcial sem reduzir o status hídrico foliar além de resultar em aumento na eficiência do uso da água (Chaves et al., 2007). Além do

ABA, pode encontrar variações na g_s devido à mudança de pH do xilema em casos de deficiência hídrica (Rodrigues et al., 2008). Alguns trabalhos têm mostrado que o molhamento foliar pode alterar o pH do xilema e conseqüentemente a condutância estomática (Wilkinson e Davies, 2008). A perda de condutividade hidráulica dos vasos do xilema em casos de déficit hídrico induz à redução da g_s em videiras (Rodrigues et al., 2008), mas especialmente durante recuperação depois do estresse (Pou et al., 2008). Outro fator que atua diretamente na g_s é a pressão de turgor. Quando há restrição hídrica no solo a pressão de turgor é reduzida nas células guarda ao redor dos poros estomáticos causando a redução da abertura estomática (Peak and Mott, 2011).

O Uso do déficit de irrigação regulado durante o crescimento dos frutos, por exemplo, é menos prejudicial para o rendimento (Tarara e Penã, 2015). Ele inclusive otimiza o número de frutos, tamanho e qualidade por equilibrar o crescimento vegetativo e o potencial para produção (Poni et al., 2009; Chaves et al., 2010).

A taxa fotossintética líquida é a assimilação líquida de carbono, isto é, a diferença entre o ganho de carbono na fotossíntese e a perda de carbono pela respiração. Por sua vez, o aumento da fotossíntese a qualquer dado g_s pode ser potencialmente alcançado por cada aumento da área foliar total ou aumento da capacidade fotossintética foliar (Long et al., 2006). Porém, em videiras, há um limite para a capacidade de melhora na fotossíntese em decorrência do aumento na área foliar total, e isto pode afetar a eficiência do uso da água. Isso ocorre, por exemplo, quando as folhas na parte interior do dossel representam grande quantidade da área foliar total. Por não estarem expostas à luz elas possuem menor contribuição no ganho de carbono líquido do dossel. Nesse caso, a poda seletiva dessas folhas resultaria em aumento na eficiência do uso da água (Escalona et al., 1999a, 2003).

O processo de fotossíntese está intrinsecamente relacionado a temperaturas, densidade de fluxo de fótons fotossintéticos e concentrações de CO_2 (interno e ambiente) predominante (Caballé et al., 2011). A condutância estomática, além de ser afetada pela disponibilidade hídrica do solo, é também afetada pela umidade relativa do ar, pelo fluxo de fótons fotossintéticos, temperatura do ar e déficit de pressão de vapor do ar (Op de Beeck et al., 2010b; Noe e Giersch 2004).

As respostas fisiológicas de plantas ao déficit hídrico são bem conhecidas. As plantas reagem ao déficit hídrico por vários mecanismos que permitem

adaptação à lenta ou rápida escassez de água, dando especial atenção ao ganho de CO₂. Em casos de diminuição da absorção de CO₂ devido ao estresse hídrico, a energia luminosa absorvida excede a demanda fotossintética e não pode ser usada para o processo fotossintético (fotoquímica), assim ocorre a dissipação dessa energia para evitar dano aos tecidos (Rossini et al., 2013). As plantas dissipam esse excesso de energia através da reemissão de fótons como fluorescência (dissipação radiativa), e por conversão da energia da luz em calor nos pigmentos (dissipação térmica). Dessa forma, ocorre o aumento do quenching não-fotoquímico da fluorescência (Demming Adams et al., 1996). Por esta razão, a técnica de fluorescência da clorofila é uma ferramenta importante para medir o nível da tolerância da planta ao estresse (Borawska-Jarmulowicz et al., 2014), ou seja, essa técnica provê uma informação útil sobre a absorção de energia, utilização, dissipação e transporte de elétrons no fotossistema II (PSII) (Kalaji et al., 2014).

Wang et al. (2015) mostraram que culturas sob estresse hídrico têm a transpiração reduzida, e manifestam outros sintomas como murcha foliar, crescimento atrofiado, e redução da área foliar. O estresse hídrico também afeta o desenvolvimento nutricional e fisiológico das culturas, levando a redução da biomassa, rendimento e qualidade das culturas (Zhang et al., 2017a e b), parada no crescimento da brotação (Williams e Matthews, 1990), redução no tamanho da folha (Matthews et al., 1987) e alta senescência foliar (Kliwer e Weaver, 1971).

O status hídrico da planta mede a resposta da mesma aos efeitos combinados de disponibilidade hídrica do solo, demanda evaporativa, resistência hidráulica interna, e capacidade de captação da água pela raiz e disponibilização para planta (Jones, 2010). Um aumento na demanda evaporativa devido ao alto déficit de pressão de vapor do ar induz à redução da condutância estomática, mesmo quando as plantas estão bem irrigadas (Zarco-Tejada et al., 2012). Fatores tais como radiação solar, velocidade do vento, temperatura do ar, e humidade do ar têm efeitos importantes na temperatura foliar (Jones, 1992), o que irá interferir na taxa transpiratória das plantas e conseqüentemente na condutância estomática.

3. OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo analisar a formação das conexões xilemáticas entre a gema e a planta mãe, bem como os efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética de videiras *Vitis vinifera* e *Vitis labrusca* L. nos estádios iniciais de crescimento.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Estratégia experimental

Os ramos foram coletados, no momento da poda, e em seguida foram levados ao laboratório e cortados em estacas contendo uma gema. Parte das estacas foi colocada em bandejas com o corante Fucsina ácida e parte em bandejas com água para posteriormente serem feitas imagens com o auxílio do microscópio óptico, microscópio eletrônico de varredura e lupa. Foi avaliada a *E* das gemas em diferentes estádios de brotação a fim de saber se há perda de água pelas gemas.

Para a segunda parte dos experimentos foram feitas avaliações de trocas gasosas, fluorescência da clorofila e intensidade de verde durante o crescimento das videiras em casa de vegetação. Para tanto, após a poda, foi selecionada uma folha jovem (terceira folha a partir do meristema apical das plantas) em cada planta, para ser acompanhado seu crescimento e o desenvolvimento do aparelho fotossintético em condições de restrição hídrica.

4.2. Análises do processo de diferenciação do xilema e transporte de água

4.2.1. *Material vegetal*

Foram utilizadas gemas da videira Niagara Rosada (*Vitis labrusca* L.). A Niagara é proveniente de uma mutação somática natural da cultivar Niagara Branca.

Foram utilizados ramos do ano contendo uma gema das videiras enxertadas em porta-enxerto IAC766, em Janeiro de 2010. As plantas foram conduzidas em sistema latada, com espaçamento de 2,0 m entre plantas e de 2,7m entre linhas, no vinhedo comercial localizado em São Fidélis, RJ, Brasil (21° 30' 58" S e 41° 42' 49,6" W). O clima na região é tropical úmido, com verão chuvoso e inverno seco (Köppen). O solo é classificado como argissolo vermelho amarelo. A irrigação foi realizada a cada dois dias durante duas horas, por meio de dois gotejadores por planta, cada um deles com vazão de 4L/hora. No momento da poda (entre 9-12h), ramos com aproximadamente 4 gemas axilares dormentes foram recolhidos para posteriormente serem realizadas as avaliações.

Para as avaliações de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) gemas de Niagara Rosada foram obtidas na Fazenda Experimental Rafael Fernandes da Universidade Federal Rural do Semiárido - UFRSA, localizada no distrito de Alagoinha, distante 20 km da sede do município de Mossoró, RN a 5° 11'S e 37° 20' W de latitude e 18 m de altitude, com clima classificado segundo Köppen como BSwH, caracterizado como, seco e muito quente, com duas estações climáticas: uma seca que vai geralmente de junho a janeiro, e uma chuvosa, de fevereiro a maio (Carmo Filho e Oliveira, 1989).

4.2.2 *Microscopia ótica (MO)*

Para microscopia, os ramos foram cortados em estacas de aproximadamente 80 mm, contendo uma gema axilar dormente, e mantidos suspensos em isopor em bandejas contendo uma solução de corante Fucsina ácida 0,1% para realização da microscopia ótica e para observação na lupa. Logo após as gemas foram cortadas dos ramos, com o auxílio de um estilete, em diferentes

estágios de crescimento, sendo obtidas 5 gemas em cada estágio de crescimento. Foram realizados cortes longitudinais e transversais, com um Micrótomo.

Os cortes realizados foram fixados em solução de glutaraldeído em 2% e formaldeído em 4% em um tampão de cacodilato com pH de 7.2 (Klein *et al.* 2004) por duas horas. Em seguida as amostras foram lavadas três vezes em tampão por trinta minutos e fixadas por duas horas à temperatura ambiente com 1% de tetróxido de ósmio em tampão cacodilato com pH de 7.2. Em seguida foi feita a desidratação em álcool e então embebidas em resina de metacrilato glicol (Leica Histoiresin). As amostras foram coradas com azul de toluidina (O'Brien *et al.* 1965) e seladas com Entelan para serem observadas no microscópio óptico Axionplan ZEISS. As imagens foram feitas utilizando uma câmera Canon Powershot A640 ligada ao microscópio óptico (MO).

Os cortes foram corados com azul de toluidina 0,05% (O'Brien *et al.* 1965) e selados com resina sintética "Entellan" para serem observados no microscópio óptico Axionplan ZEISS. As imagens foram capturadas utilizando uma câmera Canon Powershot A640 ligada ao microscópio óptico (MO).

4.2.3 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

As gemas foram destacadas dos ramos dias após a aplicação da cianamida hidrogenada nos seguintes estádios: Gema dormente - E1 (1 dia após a poda – DAP), Gema inchada - E2 7 (DAP) e Gema algodão - E3 (9 DAP), com o auxílio de um estilete. Em seguida, foram imediatamente fixadas em ácido formalina-acético-álcool (RUZIN, 1999). Foram preparados segmentos longitudinais com 10 mm (comprimento). Após a fase de fixação as amostras seguiram para a preparação para MEV, realizadas no Laboratório de Microscopia Eletrônica/CPVSA na UFERSA. Para a MEV, após a fixação em FAA, a água nas amostras foi gradualmente removida por desidratação através de uma série alcoólica de 50%, 60%, 70%, 80%, 90%, 95% e 100% (duas vezes) com 30 minutos em cada passo. Em seguida foram revestidas com ouro / paládio. As amostras revestidas foram examinadas com Microscópio Eletrônico de Varredura (Vega3 Tescan, República Tcheca) em 10 ou 20 kV.

4.2.4. Observação da movimentação da água via xilema em estacas contendo uma gema

As observações da movimentação da água através dos vasos xilemáticos foram feitas com o auxílio de uma lupa binocular estereoscópica. Parte das estacas contendo apenas uma gema e mantidas em bandeja com o corante Fucsina ácida 0,1%, teve as gemas retiradas, próximo ao ramo, com auxílio de um estilete em diferentes estádios de desenvolvimento, sendo eles Gema dormente - E1 (1dia após a poda - DAP), Gema inchada - E2 (7 DAP), Gema algodão - E3 (9 DAP), Ponta verde - E5 (11 DAP) e Primeira folha separada - E7 (15 DAP) (Eichorn e Lorenz, 1977). Para visualização na lupa foram realizados cortes longitudinais. O aumento utilizado foi de 1,0x.

4.2.5. Medidas da transpiração das gemas axilares e brotos em estaca contendo uma gema

A taxa transpiratória (E) foi medida nas gemas em diferentes estádios de desenvolvimento, por meio do equipamento portátil para medição de trocas gasosas, IRGA LI-6400 (LI-COR, Lincoln, NE, USA). No momento das avaliações a concentração de CO_2 no interior da câmara se manteve em torno de $300 \mu\text{mol mol}^{-1}$, a temperatura do ar em $25,0 \pm 0,6^\circ\text{C}$ e a umidade relativa do ar em $45,0 \pm 2,0\%$. Os estádios avaliados foram: Dormente (E1), Inchada (E2), Algodão (E3), Ponta verde (E4), Roseta (E5), Primeira folha separada (E7), 2-3 folhas separadas (E9) (Eichorn e Lorenz, 1977). Para tanto, as leituras foram feitas nas estacas com apenas uma gema. As estacas foram envoltas em parafilme deixando somente a gema descoberta (Figura 1A). No controle as leituras foram repetidas nas mesmas estacas, porém com a gema também coberta com parafilme (Figura 1B). Para obter o valor da E foi feita a subtração de ambas avaliações a fim de eliminar qualquer erro do equipamento. A E foi quantificada em relação à massa (mg) das gemas e as leituras foram realizadas na câmara do IRGA adaptada para Arabidopsis. Para tanto, as gemas foram colocadas em um recipiente de 50ml acoplado à câmara do IRGA. Durante as leituras a concentração de CO_2 foi de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e foi utilizada a luz da câmara onde as bandejas se encontravam ($80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). No momento das avaliações a temperatura se encontrava em torno de $25,4^\circ\text{C}$.

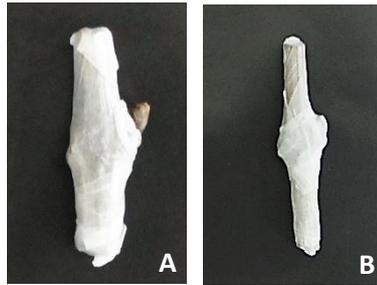


Figura 1 – Estacas de videira Niagara Rosada envoltas em parafilme para avaliação da taxa transpiratória (E) com o IRGA Li-6400. (A) A gema permanece descoberta, (B) a gema e a estaca são cobertas.

4.3 Efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética de videiras *Vitis vinifera* e *Vitis labrusca* L. nos estádios iniciais de crescimento e desenvolvimento

4.3.1 Material vegetal e condições de cultivo

A segunda etapa das avaliações foi realizada em videiras *Vitis labrusca* L. (Niagara Rosada) e *Vitis vinifera* (Chardonnay) cultivadas em casa de vegetação (coberta com plástico e aluminet, e cercada por tela nas laterais) na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) (21°45'39,44" S, 41°17'20,67" W), na cidade de Campos dos Goytacazes, RJ.

As plantas foram enxertadas no porta-enxerto IAC-572, em vasos de 25 L, os quais possuíam substrato composto pela mistura de solo, areia e esterco na proporção de 1:1:1. O espaçamento entre as plantas foi de 0,92 m entre linhas e de 0,38 m entre plantas em uma área total de 60 m². O sistema de condução utilizado foi do tipo espaldeira, com dois ramos por planta. Após a poda de produção foi aplicada uma solução de cianamida hidrogenada (Dormex) em 5% nas gemas dormentes para que essas brotassem.

Para adubação foi utilizada a ureia como fonte de nitrogênio, superfosfato simples como fonte de fósforo, cloreto de potássio como fonte de potássio, e micronutrientes (boro, cobre, manganês e zinco).

A irrigação foi feita por meio de um gotejador por planta, com vazão de 4 L h⁻¹. A lâmina utilizada foi obtida com base na estimativa da evapotranspiração da cultura (ET_c), a qual foi calculada por meio do produto entre a evapotranspiração de referência (Hargreaves e Samani, 1895) e o coeficiente da cultura. O cálculo foi feito para os diferentes estádios fenológicos da videira.

Os tratamentos consistiram na aplicação de 100% da Etc (100% irrigação) e 50% da Etc (50% irrigação) em videiras da variedade Chardonnay e Niagara Rosada, sendo que 2 dias antes da última avaliação as plantas que estavam submetidas a 50% da irrigação tiveram a irrigação suspensa. Assim, pôde-se comparar os efeitos do estresse severo com o déficit de irrigação (50% da irrigação).

O clima na região é tropical úmido, com verão chuvoso e inverno seco (Köppem). Os dados meteorológicos como temperatura (Figura 2A), umidade relativa do ar (Figura 2B), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (Figura 2C) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}) (Figura 2D) foram monitorados por meio de uma estação WacthDog (Spectrum Technologies, Illinois, USA).

A partir dos dados de temperatura do ar e umidade relativa do ar, o DPV_{ar} foi obtido por meio da seguinte equação proposta por Jones (1992):

$$DPV_{ar} = 0,61137 * \exp((17,502 * T^{\circ}) / (240,97 + T^{\circ})) * (1 - (UR\% / 100)),$$

Em que:

DPV: déficit de pressão de vapor;

exp: exponencial;

T°: temperatura em grau Celsius;

UR: umidade relativa em %.

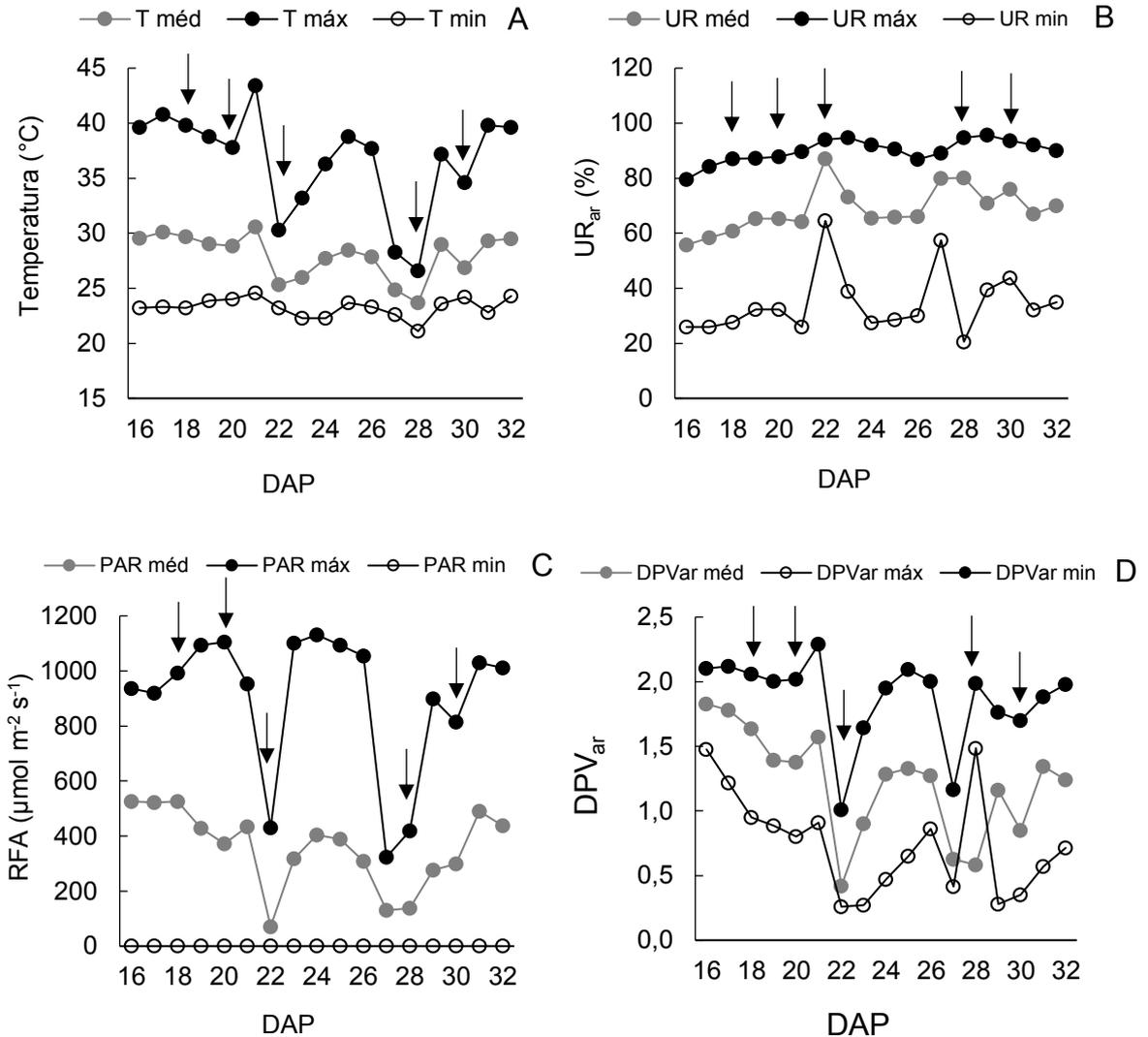


Figura 2 – Temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$) (A), Umidade relativa do ar (UR_{ar} %) (B), Radiação fotossinteticamente ativa ($\text{RFA } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (C) e Déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar} KPa) (D) durante o período experimental em casa de vegetação. As setas pretas indicam os dias das avaliações de trocas gasosas.

4.3.2 Área foliar durante o desenvolvimento das brotações

Para obtenção dos valores de área foliar, a cada dois dias foram tomadas medidas de comprimento da nervura central (CNC) e largura de folhas jovens (terceira folha a partir do meristema apical) das videiras. Os valores encontrados foram usados nas seguintes equações para Chardonnay (Gutierrez e Lavín, 2000) e Niagara Rosada (Permanhani et al., 2014), respectivamente:

Chardonnay

$$AF = CNC * LF$$

Da qual:

AF: área foliar;

CNC: comprimento da nervura central;

LF: largura da folha.

Niagara Rosada:

$$AF = 0,82 * AC + 16,12$$

(modelo regressão)

$$AC = 3,1416 * (LF/2)^2$$

Da qual:

AF: área foliar;

LF: largura da folha;

AC: Área do círculo.

4.3.3 Taxa fotossintética líquida (A_N), taxa transpiratória (E) e condutância estomática (g_s)

No primeiro dia de avaliação foram escolhidas folhas jovens (terceira folha a partir do meristema apical) de videiras Niagara Rosada e Chardonnay. Nessas folhas foram realizadas as avaliações de trocas gasosas (taxa fotossintética líquida (A_N), taxa transpiratória (E) e condutância estomática (g_s)) por meio do analisador de gás infravermelho IRGA LI6400 (LI-COR, Lincoln, NE, USA), entre 8 e 10h), com o auxílio de luz artificial (LEDs) com fluxo de fótons fotossintéticos ajustado para $800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. No momento das avaliações a concentração de CO_2 no interior da câmara se manteve em torno de $300 \mu\text{mol mol}^{-1}$, a temperatura do ar em $34,0 \pm 0,23^\circ\text{C}$ e a umidade relativa do ar em $36,0 \pm 2,0\%$. As medidas foram feitas a cada dois dias tendo início aos 18 dias após a poda (DAP) e se mantiveram até que a folha estabilizasse seu crescimento.

4.3.4. Eficiência do Uso da Água ($EUA, A_N/E$) e a eficiência intrínseca do uso da água ($EIUA, A_N/g_s$)

A EUA e a EIUA foram estimadas por meio dos dados de trocas gasosas obtidos às 8h, a cada dois dias. Para tanto, foi feita uma relação entre os valores da taxa fotossintética líquida (A_N) e da transpiração (E) e da taxa fotossintética líquida (A_N) e da condutância estomática (g_s), respectivamente. Estas duas variáveis foram calculadas por meio da divisão entre A_N e E e entre A_N e g_s .

4.3.5 Rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m)

As avaliações da fluorescência inicial (F_0), da fluorescência variável (F_v), da fluorescência máxima (F_m) e do rendimento quântico do fotossistema II (FSII) (F_v/F_m) foram obtidas por meio do fluorímetro Opti science (OS1p, ADC, USA). Para realizar tais avaliações, as folhas foram adaptadas ao escuro por 30 minutos com o auxílio de pinças, as quais acompanham o equipamento. Segundo Strasser et al., (2000b), nessas condições os centros de reação estão completamente abertos com perda mínima de calor. Passados os 30 minutos, um pulso forte de luz ($3500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foi aplicado por três diodos emissores de luz (650 nm). Tal avaliação foi realizada a cada 2 dias, entre 10h e 12h nas mesmas folhas onde foram realizadas as avaliações de trocas gasosas.

4.3.6 Intensidade de Verde

Os valores de intensidade de verde foram obtidos por meio do Medidor Portátil de Clorofila, modelo SPAD-502 "Soil Plant Analyser Development" (Minolta, Japão). As avaliações foram realizadas a cada dois dias às 9:00 nas mesmas folhas em que foram feitas as avaliações de trocas gasosas e rendimento máximo do fotossistema II.

4.4 Análise estatística

O delineamento experimental utilizado para avaliação da E nas gemas foi o Inteiramente casualizado (DIC), com 7 tratamentos e 3 repetições. Os dados foram avaliados por meio da análise de regressão (regressão quadrática).

Para avaliação da capacidade fotossintética foi utilizado o DIC, com 2 tratamentos e 5 repetições em duas cultivares (Chardonnay e Niagara Rosada). Os dados foram analisados por meio do teste de Tuckey em 5% de probabilidade. Todas as análises foram realizadas no programa Assistat, versão 7.7.

5. Resultados

5.1 Análises do processo de diferenciação do xilema e transporte de água

Foram avaliadas gemas dormentes (E1) e brotações em diferentes estádios de desenvolvimento, segundo Eichorn e Lorenz (1977): Gema inchada (E2), Algodão (E3), Ponta verde (E4), Roseta (E5), Primeira folha separada (E7) e 2-3 folhas separadas (E9) (Figura 3A, B, C, D, E, F, G).

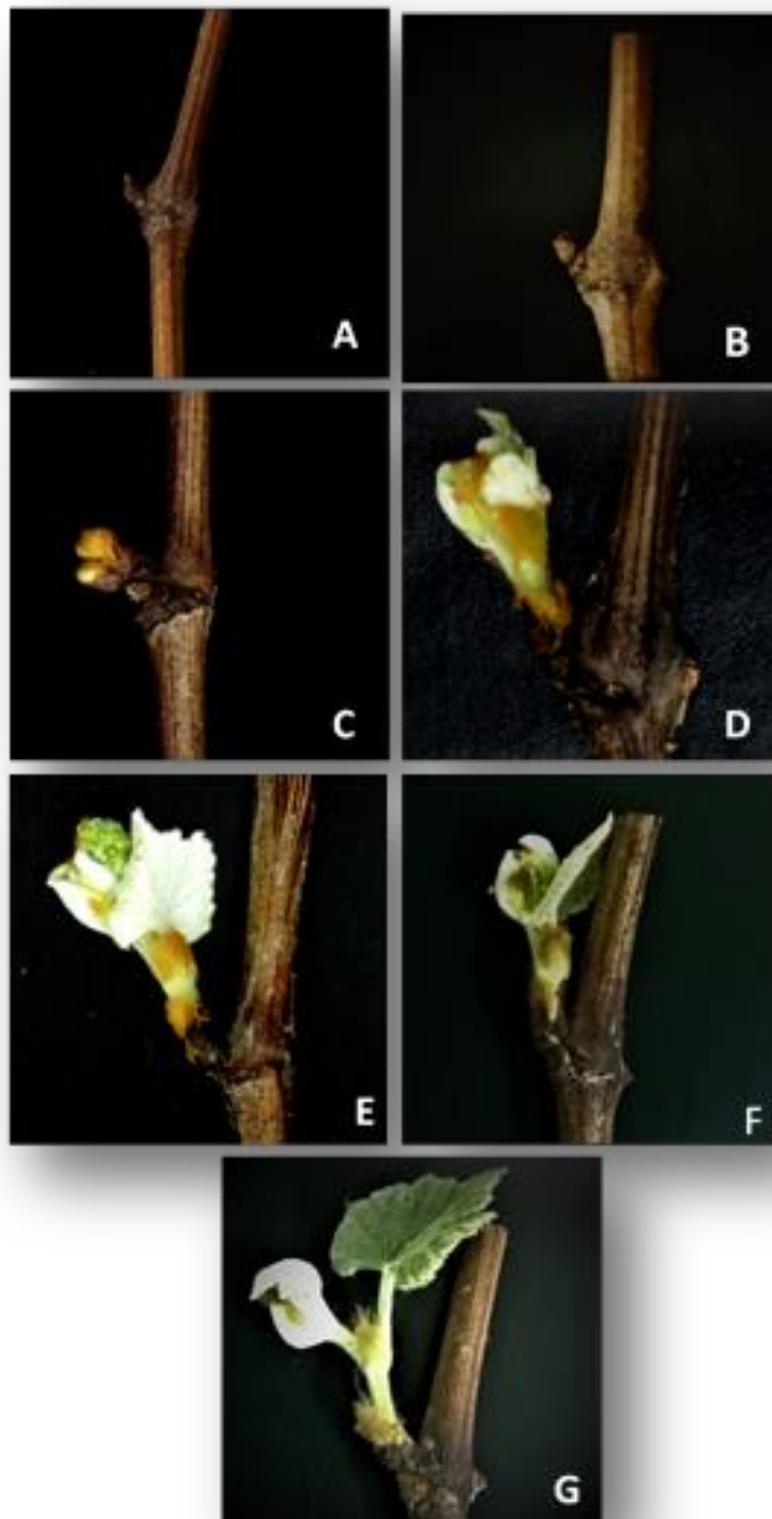


Figura 3 - Brotações de gemas laterais da videira Niagara Rosada (*Vitis labrusca* L.). Gema adormecida – E1 (0 dia após a poda - DAP) (A), Gema inchada – E2 (7 DAP) (B), Gema algodão – E3 (9 DAP) (C), Ponta verde – E4 (11DAP) (D), Roseta – E5 (13 DAP) (E), Primeira folha separada – E7 (15 DAP) (F) e 2-3 folhas separadas – E9 (18 DAP) (G).

O corante Fucsina ácida, ao ser absorvido pelas estacas, marca o xilema funcional. Por meio da observação dos cortes transversais da gema dormente e dos brotos, com o auxílio da lupa, foi possível verificar que na gema dormente não há presença do corante (Figura 4A). Já nos primeiros estádios de brotação (E2, E3 e E5) o corante é encontrado próximo ao broto, porém não no broto, mostrando que nesses estádios não há fluxo hídrico por meio do xilema proveniente da planta mãe (Figura 4B, C e D). Apenas a partir do E7 é possível verificar a conexão vascular xilemática (Figura 4E). Tal resultado mostra que somente após o crescimento das folhas o xilema se encontra completamente desenvolvido e funcional nas brotações de videira.

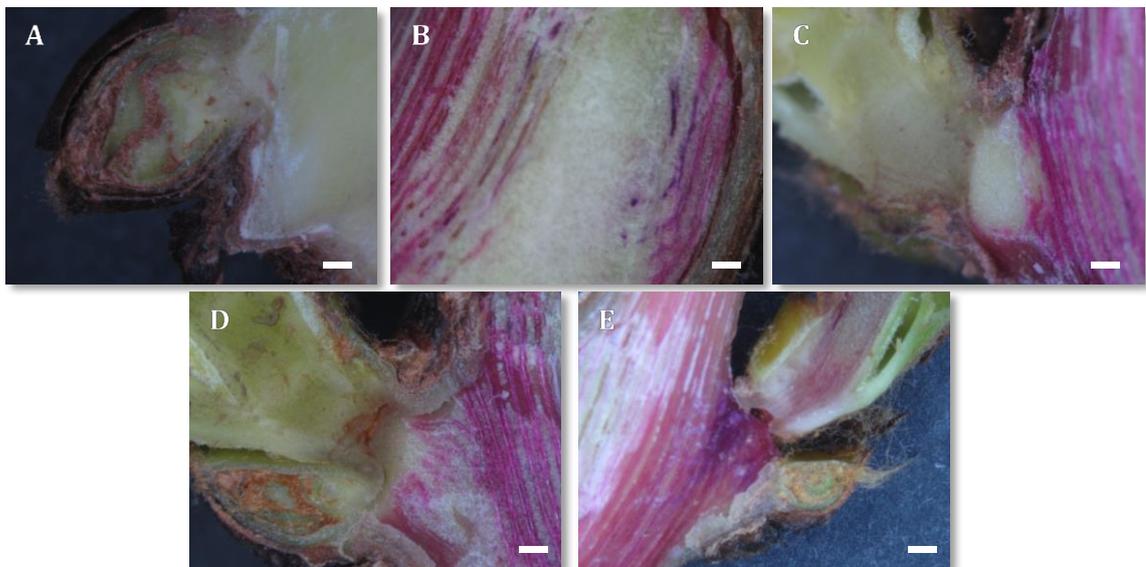


Figura 4 – Gemas de videira Niagara Rosada (*Vitis labrusca* L.) em diferentes estádios de desenvolvimento mostrando o xilema corado com Fucsina ácida 0,1%. Micrografias tiradas com lupa. (A) Gema dormente - E1, (B) Inchamento da gema - E2, (C) Algodão - E3, (D) Roseta E5, (E) Primeira folha separada - E7. Aumento 1,0x. Escala 0,5mm.

Nos estádios em que não foi possível verificar a presença do corante, o xilema se encontra imaturo e, por isso ainda não funcional (Figura 4A, B, C e D). Nas imagens obtidas com o microscópio óptico é vista a formação de células do xilema primário nas estacas (Figura 5A, B e C). Essas células em formação se direcionam para o broto formando um encaminhamento que se dá, ainda nas gemas dormentes, da planta mãe para a brotação e não o contrário. Entretanto, essas células ainda se encontram vivas, já que por meio das imagens obtidas com

a lupa não foi possível verificar a presença do corante nesse estágio de desenvolvimento (Figura 4A). No detalhe da imagem mostrado na figura 5C, verifica-se os elementos traqueais do xilema primário que no processo de amadurecimento formam os anéis a partir da deposição de pequenas quantidades de material de parede secundária. Nesse caso os anéis formados são espiralados.

Ao observar cortes transversais da gema no estágio E3 foi possível visualizar a presença do corante Fucsina ácida marcando poucos feixes xilemáticos funcionais (Figura 6A e B). O direcionamento do corante se deu da estaca para a base da gema, indicando que nesse estágio o xilema secundário começa a ser formado da estaca para a gema, mas, ele ainda não se encontra completamente formado até o ápice da gema até o estágio E3.

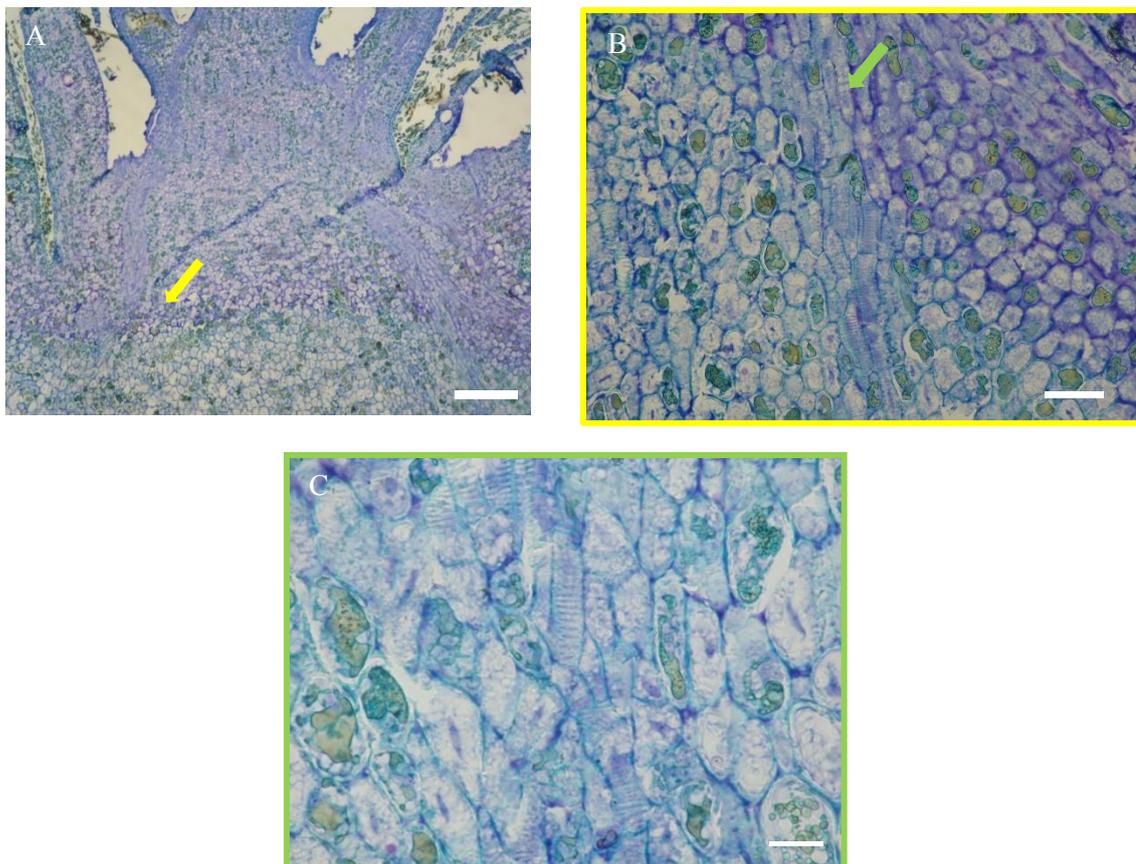


Figura 5 – Microscopia ótica de gema de videira Niagara Rosada (*Vitis labrusca* L.) no estágio de desenvolvimento Dormente (E1). Os cortes foram corados com corante azul de toluidina 0,05%. (A) Corte longitudinal, (B) Detalhe da imagem indicado pela seta amarela em A mostra a diferenciação das células xilemáticas e (C) Detalhe da imagem indicado pela seta verde em B mostra os elementos traqueais do xilema primário. (A) 200 μm e (B) 20 μm .

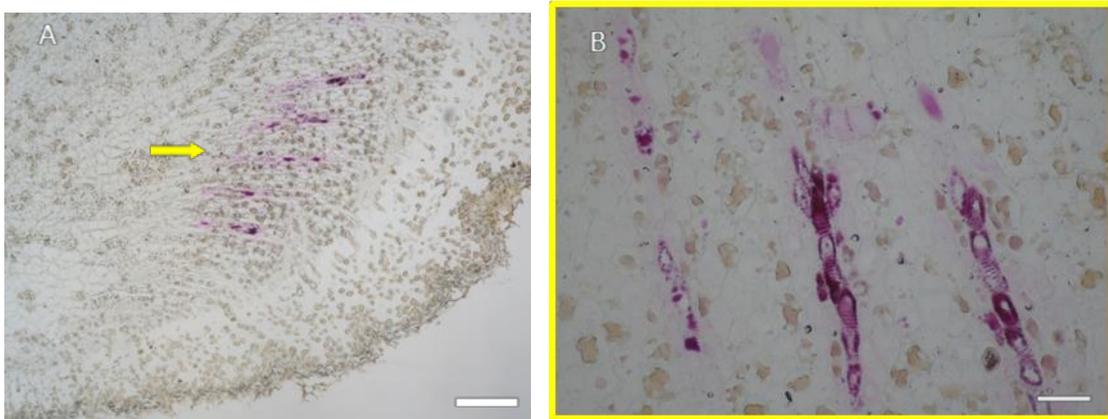


Figura 6 - Microscopia ótica de gema de videira Niagara Rosada (*Vitis labrusca* L.) no estágio de desenvolvimento Algodão (E3). As estacas com as gemas permaneceram em bandeja com o corante Fucsina ácida até que alcançassem o estágio E3 (10 DAP). Corte transversal 3 μ m. (A) A seta indica a presença de xilema corado com Fucsina ácida (200 μ m), (B) Detalhe da imagem indicado pela seta em A (20 μ m).

As imagens obtidas por meio da Microscopia Eletrônica de Transmissão (MET) de gema axilar E1 de videira Niagara Rosada mostram que não há presença de formação de xilema primário na proximidade das gemas em direção à planta mãe (Figuras 7A, B e C), o mesmo ocorre ainda no estágio fenológico E3 (Figuras 8A, B, C e D).

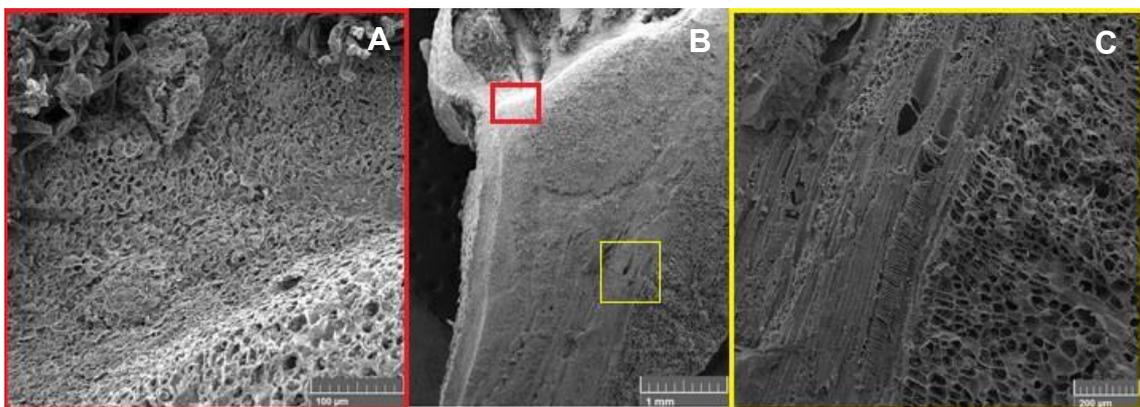


Figura 7 - Microscopia Eletrônica de Transmissão de gema de videira Niagara Rosada (*Vitis labrusca* L.) no estágio de desenvolvimento dormente (E1). (A) Detalhe da imagem indicado pelo quadrado vermelho em B, mostrando a região de conexão entre a gema e a planta mãe, com aumento de 481x e escala 100 μ m. (B) Corte longitudinal com aumento 40x, escala 1 mm. (C) Detalhe dos vasos xilemáticos secundários no ramo indicados pelo quadrado amarelo em B, com aumento de 166x e escala de 200 μ m.

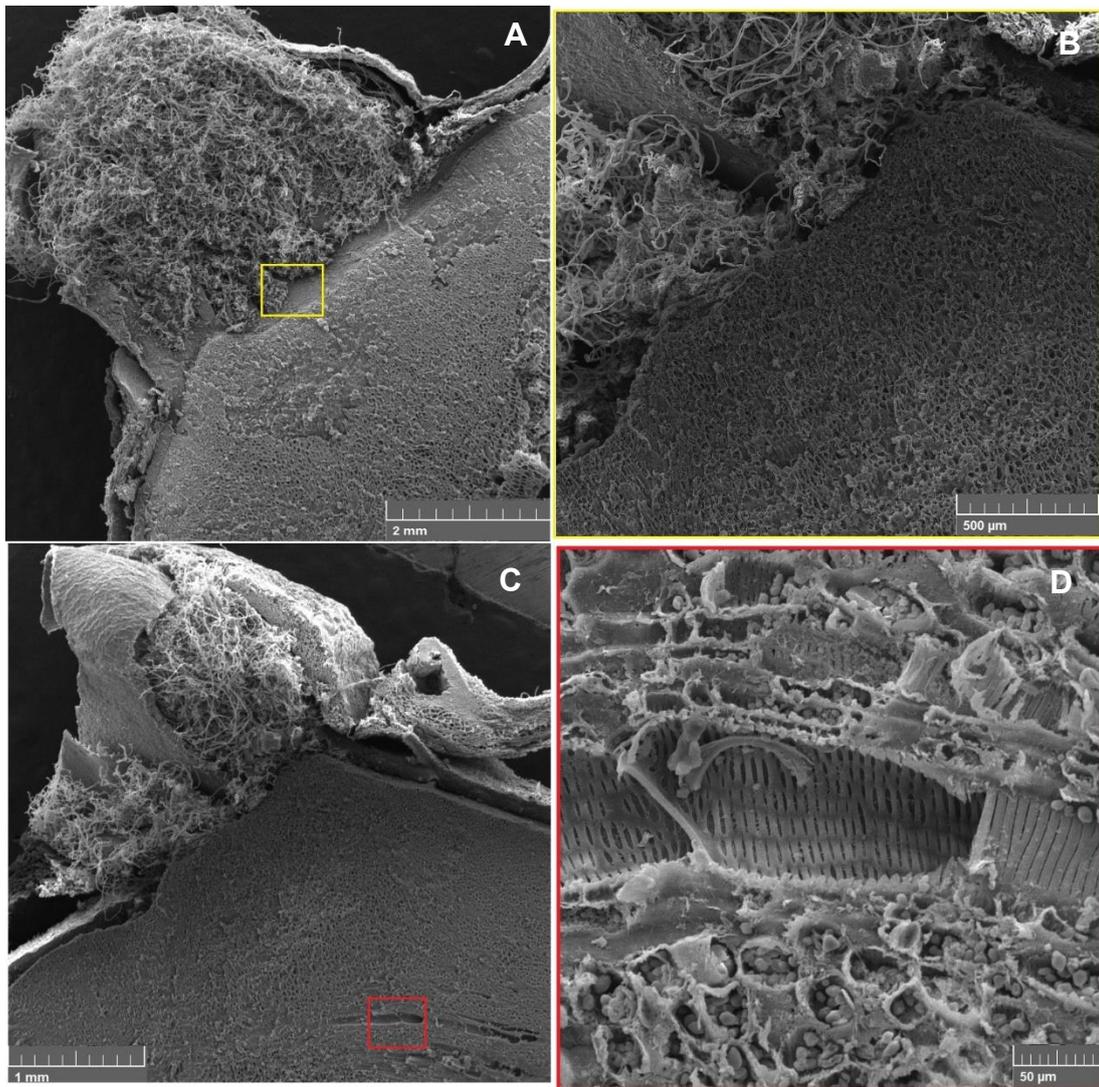


Figura 8 - Microscopia Eletrônica de Transmissão de gema de videira Niagara Rosada (*Vitis labrusca* L.) no estágio de desenvolvimento algodão (E3). (A) Corte longitudinal com aumento 32x, escala 2 mm. (B) Detalhe da imagem indicado pelo quadrado amarelo em A, mostrando a região de conexão entre a gema e a planta mãe, com aumento de 108x e escala 500 μm . (C) Corte longitudinal com aumento 52x, escala 1 mm. (D) Detalhe dos vasos xilêmicos secundários no ramo indicado pelo quadrado vermelho em C, com aumento de 675x e escala de 50 μm .

Para avaliação da *E*, os seguintes estádios foram avaliados: Gema dormente (A), Gema inchada (B), Gema algodão (C), Ponta verde (D), Roseta (E), Primeira folha separada (E7) e 2 a 3 folhas separadas (E9). Por meio da figura 9 foi possível verificar que apesar dos baixos valores, a *E* aumentou até o estágio E4. Nos estádios seguintes ela se manteve constante.

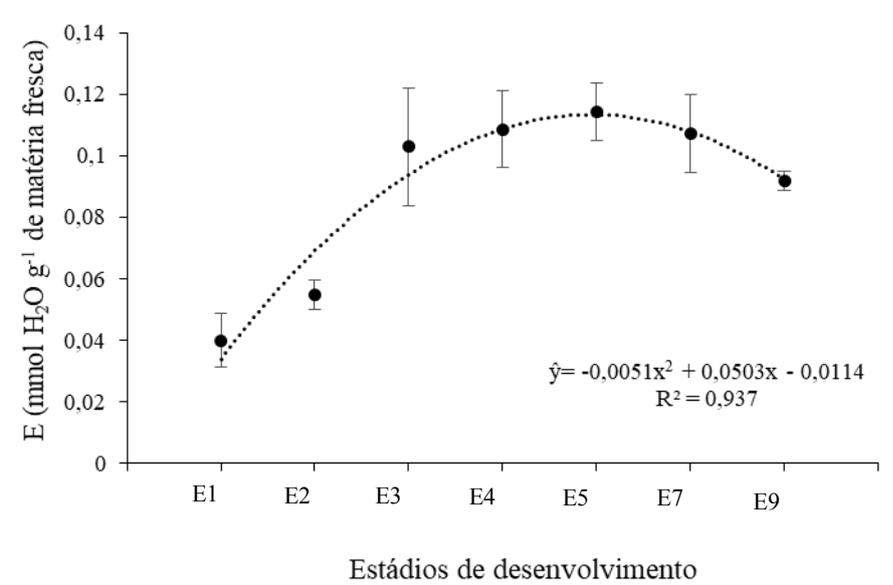


Figura 9 – Regressão quadrática da taxa transpiratória (E) em gemas de videira de Niagara Rosada (*Vitis labrusca* L.) em diferentes estádios de desenvolvimento: Gema dormente – E1 (0 DAP), Gema inchada - E2 (7 DAP), Gema algodão - E3 (9 DAP), Ponta verde – E4 (11 DAP), Roseta – E5 (13 DAP) Primeira folha separada - E7 (15 DAP) e 2-3 folhas separadas – E9 (18 DAP). Modelo de regressão significativo em 1% de probabilidade pelo teste F.

5.2 Efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética de videiras *Vitis vinifera* e *Vitis labrusca* L. nos estádios iniciais de crescimento e desenvolvimento

Ao observar a área foliar das videiras pode-se observar que ela aumenta ao longo do período experimental (Figura 10A e B). Entretanto, para a variedade Chardonnay, esse aumento não foi afetado pela redução na disponibilidade hídrica (Figura 10A). Já para a variedade Niagara Rosada, apesar do aumento da área foliar ser progressivo nos tratamentos 100% irrigação e 50% irrigação, é possível ver que a partir dos 29 DAP ocorre uma redução no crescimento das folhas do tratamento 50% irrigação (Figura 10B).

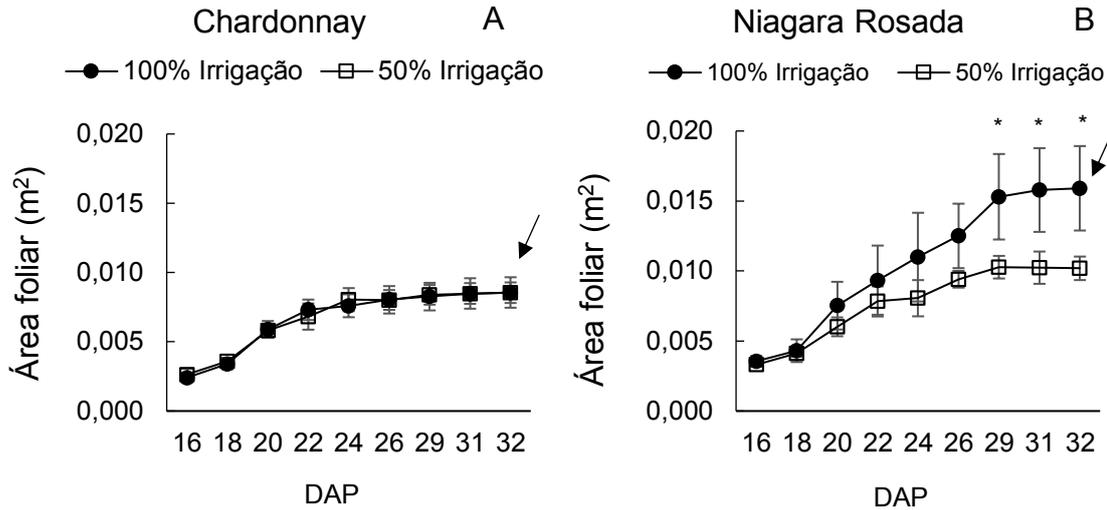


Figura 10 – Área foliar em plantas de videiras Chardonnay (A) e Niagara Rosada (B), com e sem restrição hídrica, durante 32 dias após a poda (DAP). As setas pretas indicam a avaliação realizada após o estresse severo. O * indica diferença significativa ($P < 0,05$), pelo teste de Tuckey, entre os tratamentos no mesmo dia de avaliação; $n=5$.

Por meio das figuras 11A e B é possível ver que nas avaliações da A_N em ambas as variedades, Chardonnay e Niagara Rosada, a assimilação de CO_2 aumentou à medida que as folhas atingiam estádios mais avançados de desenvolvimento. Tal comportamento pôde ser observado em ambos os tratamentos (100% irrigação e 50% irrigação) não diferindo entre si. O resultado observado indica que até que a folha se torne madura o aparelho fotossintético da videira se encontra em desenvolvimento.

Uma redução na A_N ($6,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) das plantas da variedade Chardonnay com 50% da irrigação pôde ser encontrada ao comparar com as plantas com 100% da irrigação no último dia de avaliação, quando a irrigação foi suspensa (Figura 11A).

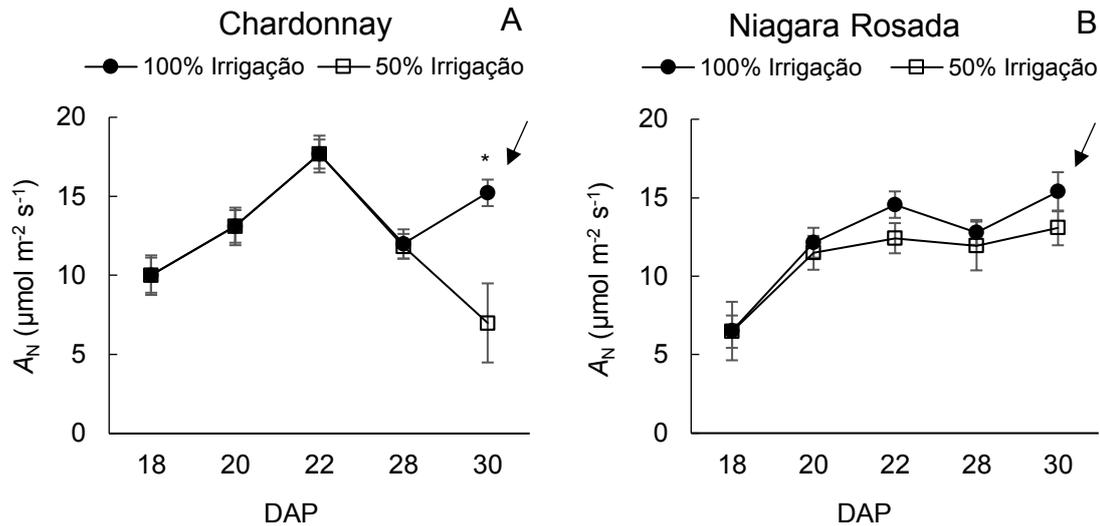


Figura 11 – Taxa fotossintética líquida (A) em videiras Chardonnay (A) e Niagara Rosada (B), com e sem restrição hídrica, durante 32 dias após a poda (DAP). As setas pretas indicam a avaliação realizada após o estresse severo. O * indica diferença significativa ($P < 0,05$), pelo teste de Tuckey, entre os tratamentos no mesmo dia de avaliação; $n=5$.

Com relação a g_s , as videiras da cultivar Chardonnay atingiram maiores valores no terceiro dia de avaliação (em ambos os tratamentos) e no último dia de avaliação (no tratamento 100% irrigação) ($0,6 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 12A e B). Após o estresse hídrico severo, as plantas da variedade Chardonnay, submetidas ao tratamento 50% irrigação apresentaram os menores valores de g_s ($0,14 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 12A).

Nas plantas da variedade Niagara Rosada é possível ver que para ambos os tratamentos, 100% irrigação e 50% irrigação, houve um aumento constante na g_s (Figura 12B). Os maiores valores ($0,5 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foram encontrados no último dia de avaliação, após o estresse hídrico severo. Diferente do que aconteceu com as videiras da cultivar Chardonnay (Figura 12A), o estresse hídrico severo não ocasionou o fechamento estomático (Figura 12B).

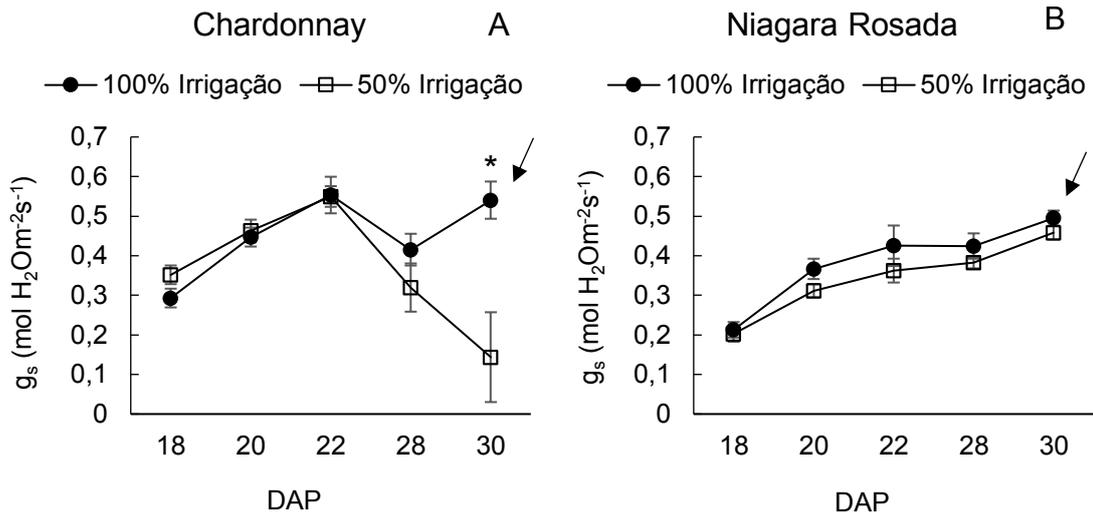


Figura 12 – Condutância estomática (g_s) em videiras Chardonnay (A) e Niagara Rosada (B), com e sem restrição hídrica, durante 32 dias após a poda (DAP). As setas pretas indicam a avaliação realizada após o estresse severo. O * indica diferença significativa ($P < 0,05$), pelo teste de Tuckey, entre os tratamentos no mesmo dia de avaliação; $n=5$.

Por meio da Figura 13A e B, pode-se verificar que em ambas as variedades, a E variou ao longo das avaliações. Entretanto, as plantas da variedade Chardonnay obtiveram menores E ($1,7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) no tratamento 50%, aos 30 DAP, no último dia de avaliação, após a aplicação do estresse severo (Figura 13A).

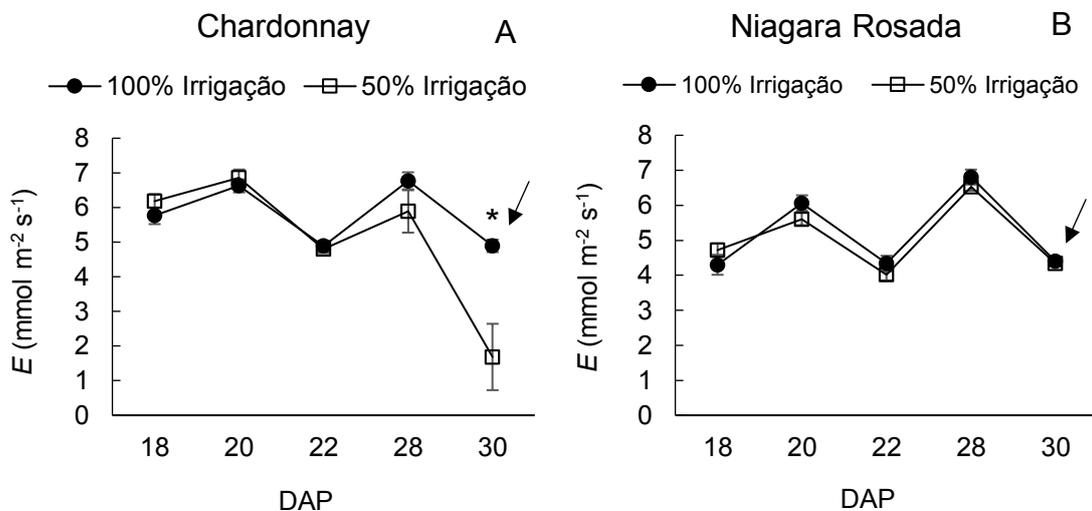


Figura 13 – Taxa transpiratória (E) em videiras Chardonnay (A) e Niagara Rosada (B), com e sem restrição hídrica, durante 32 dias após a poda (DAP). As setas pretas indicam a avaliação realizada após o estresse severo. O * indica diferença significativa ($P < 0,05$), pelo teste de Tuckey, entre os tratamentos no mesmo dia de avaliação; $n=5$.

A EUA foi maior (5,3) para o tratamento 50% irrigação na variedade Chardonnay, aos 30 DAP, no último dia de avaliação, após o estresse severo (Figura 14A). Em ambas as cultivares a EUA aumentou até os 22 DAP, período em que as plantas apresentaram maior crescimento. Após esse período a EUA é reduzida. (Figura 14A e B).

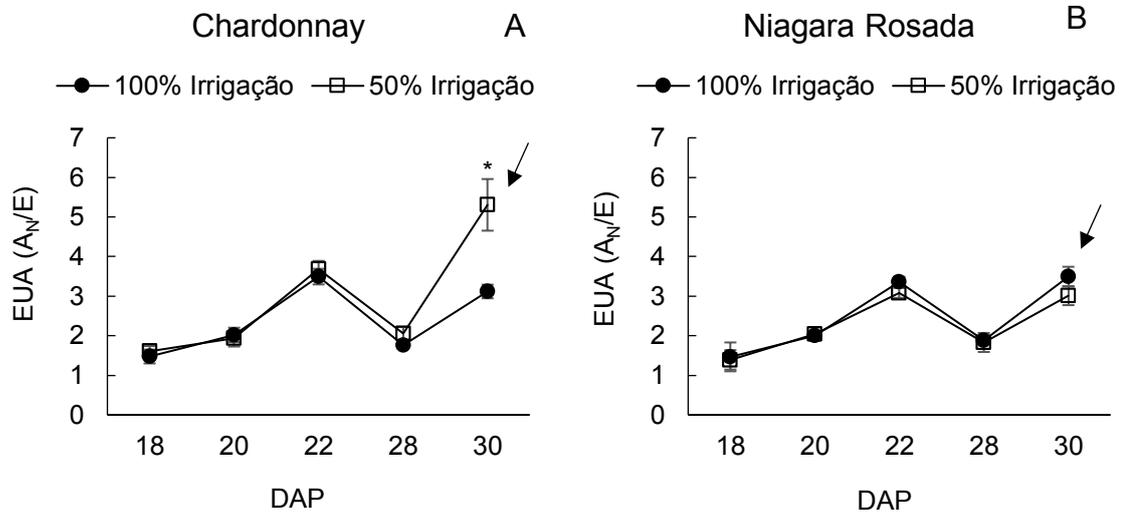


Figura 14 – Eficiência do Uso da Água (EUA - A_N/E) em videiras Chardonnay (A) e Niagara Rosada (B), com e sem restrição hídrica, durante 32 dias após a poda (DAP). As setas pretas indicam a avaliação realizada após o estresse severo. O * indica diferença significativa ($P < 0,05$), pelo teste de Tuckey, entre os tratamentos no mesmo dia de avaliação; $n=5$.

A EIUA se manteve constante tanto nas plantas Chardonnay quanto nas plantas Niagara Rosada (Figura 15A e B). Isso mostra que durante todo o período experimental a A_N e a g_s apresentaram respostas similares aos tratamentos impostos a ambas variedades. Somente aos 30 DAP houve diferença significativa entre os tratamentos 100% irrigado e 50% irrigado para variedade Chardonnay (Figura 15A). Nesse caso as plantas apresentaram alta EIUA (99) nas plantas com 50% da irrigação, mostrando que apesar da redução da g_s e da A_N a proporção entre estômatos abertos e a A_N realizada pelas plantas foi maior.

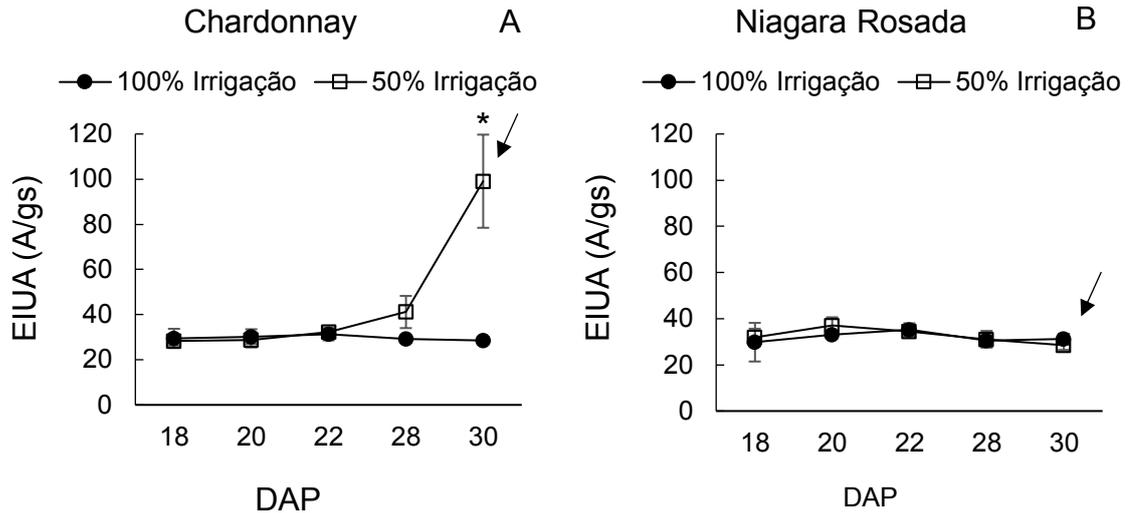


Figura 15 – Eficiência Intrínseca do Uso da água (EIUA – A/g_s) em videiras Chardonnay (A) e Niagara Rosada (B), com e sem restrição hídrica, durante 32 dias após a poda (DAP). As setas pretas indicam a avaliação realizada após o estresse severo. O * indica diferença significativa ($P < 0,05$), pelo teste de Tuckey, entre os tratamentos no mesmo dia de avaliação; $n=5$.

O rendimento quântico máximo do fotossistema II (PSII) representado por meio da relação F_v/F_m , na primeira e segunda avaliação, apresentou valores baixos, 0,65 e 0,70, para Chardonnay e Niagara Rosada, respectivamente (Figura 16A e B). Isso indica que o aparelho fotoquímico das folhas não estava completamente desenvolvido, visto que em condições ideais de crescimento a relação F_v/F_m deve apresentar valores entre 0,75 e 0,85. À medida que as folhas atingiam estádios mais avançados de crescimento, a relação F_v/F_m apresentava maiores valores (0,80 em média), em ambos os tratamentos para ambas as variedades. Os valores de F_v/F_m se mantiveram acima de 0,75, em ambos os tratamentos, para ambas as variedades, a partir do momento em que as videiras estabilizaram o crescimento não variando em decorrência da diminuição da disponibilidade hídrica.

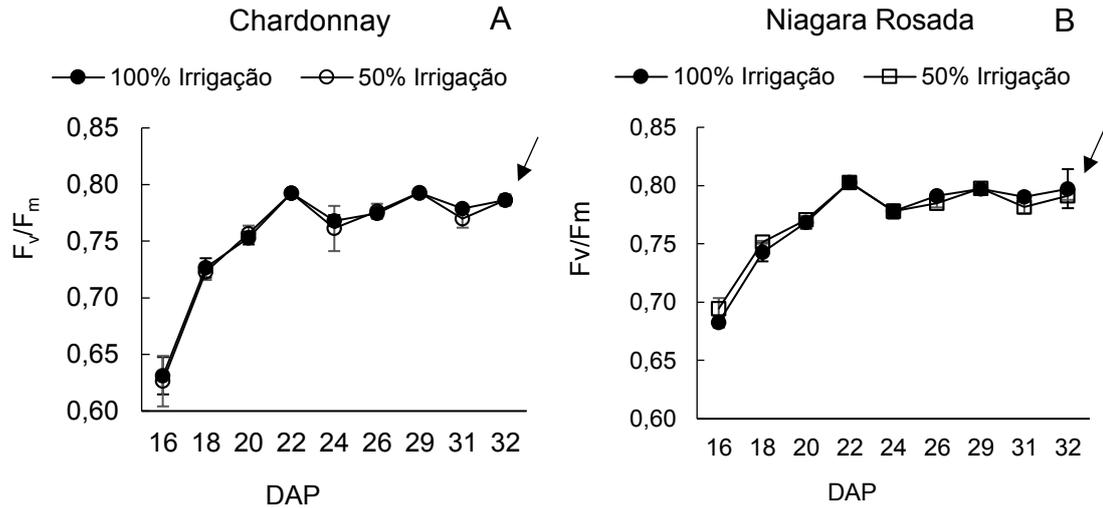


Figura 16 - Relação F_v/F_m em videiras Chardonnay (A) e Niagara Rosada (B), com e sem restrição hídrica, durante 32 dias após a poda (DAP). As setas pretas indicam a avaliação realizada após o estresse severo. A análise estatística foi realizada, entre os tratamentos no mesmo dia de avaliação, por meio do teste de Tuckey em 5% de probabilidade; $n=5$.

Os valores de intensidade de verde foram crescentes em ambas as variedades para ambos os tratamentos (Figura 17A e B). Os valores máximos encontrados foram 37,6 para as videiras da variedade Chardonnay (Figura 17A) e 43,7 para as videiras da variedade Niagara Rosada (Figura 17B). Isso mostra que durante o crescimento da planta ocorreu o aumento na produção de moléculas de clorofila por meio da absorção de nitrogênio. A restrição hídrica não foi suficiente para afetar a absorção de nitrogênio e a produção de clorofila pelas plantas. (Figura 17A e B).

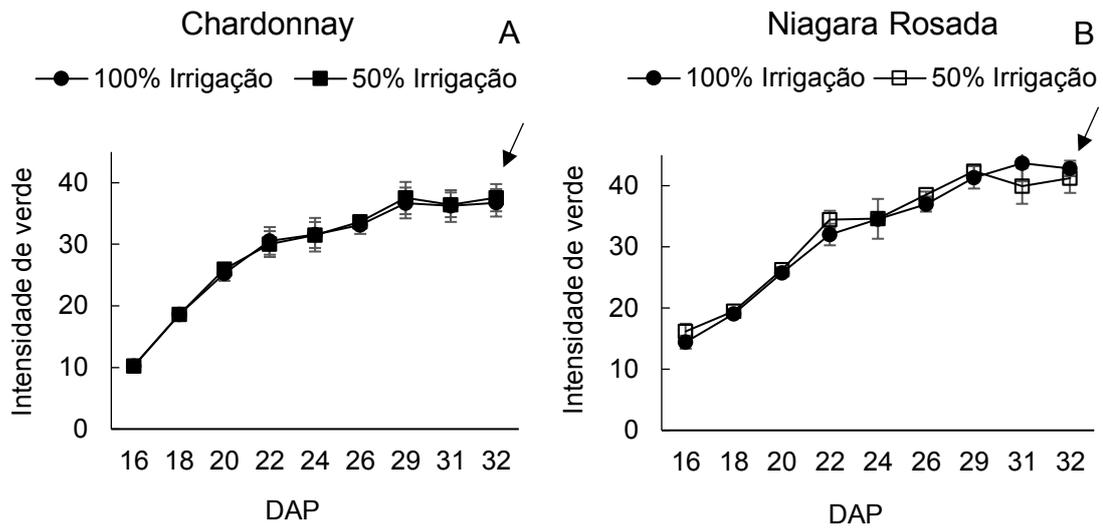


Figura 17 – Intensidade de verde em videiras Chardonnay (A) e Niagara Rosada (B), com e sem restrição hídrica, durante 32 dias após a poda (DAP). As setas pretas indicam a avaliação realizada após o estresse severo. A análise estatística foi realizada, entre os tratamentos no mesmo dia de avaliação, por meio do teste de Tuckey em 5% de probabilidade; n=5.

6. Discussão

6.1 Análises do processo de diferenciação do xilema e transporte de água

Os sistemas vasculares das videiras se conectam com o xilema do caule principal por meio dos traços de ramos. Dessa forma, a cada nó os traços foliares (os quais são compostos por vasos xilemáticos que saem do caule para o interior das folhas) e os traços de ramos divergem para fora do caule principal (Raven, 2001). Alguns trabalhos realizados em árvores sugerem que o xilema do caule se conecta diretamente com o xilema do ramo, entretanto, outros trabalhos sugerem que as conexões vasculares entre o ramo e o caule diferem entre as espécies (Maton e Gartner, 2005). Essa conexão é feita por meio da divisão e multiplicação dos tecidos embrionários denominados meristemas vasculares. Nos casos em que é necessária a reconexão do sistema vascular, como durante a formação de raízes laterais e contorno de lesões, pode ocorrer a rediferenciação das células parenquimáticas para formação dos elementos vasculares (Aloni, 1987).

Neste trabalho, ao observar o desenvolvimento do xilema nas gemas, foi visto que, o xilema só se apresenta funcional a partir do E7. Entretanto, nos estádios anteriores de desenvolvimento da brotação houve perda de água por meio da transpiração. Esse aumento na taxa transpiratória se deve provavelmente ao aumento no número de folíolos e o crescimento de partes adjacentes, como, por exemplo, o pecíolo, que ocorre durante o desenvolvimento da brotação. Durante essa fase, a perda de água observada pode não ocorrer por meio dos poros

estomáticos, pois eles ainda não se encontram funcionais. Durante as fases iniciais de crescimento e desenvolvimento da brotação a perda de água se dá provavelmente por meio da evaporação da água obtida pelo transporte célula-célula.

Em trabalhos feitos com videiras *Vitis vinifera* var. Chardonnay foi possível observar por meio da movimentação do corante que os vasos xilemáticos se encontram completamente formados até o interior dos primórdios foliares a partir do estágio IV (gema algodão) (Xie et al., 2018). No presente trabalho, ao avaliar a formação do xilema em *Vitis labrusca* L. var. Niagara Rosada, foi verificado que o xilema se encontrou formado e funcional no estágio E7 (Primeira folha separada). Essa diferença parece ser varietal, pois foram obtidos resultados diferentes entre as espécies estudadas. Acredita-se que essa variação no estágio de formação do xilema possa ser decorrente da diferença de necessidade hídrica de cada variedade.

A presença de água e nutrientes na gema pode estar envolvida no processo de quebra de dormência (Bonhomme et al., 2010). Nos estádios iniciais de brotação, onde o xilema não se encontra formado e funcional, a água e os nutrientes chegam à brotação provavelmente pela rota simplástica. Após a quebra de dormência, à medida que o xilema começa a ser formado na base da gema, água e nutrientes são fornecidos ao novo tecido permitindo o crescimento e a diferenciação celular do ramo à brotação. Esse processo é contínuo durante o crescimento da brotação (Charrier et al. 2015).

Os nutrientes, transportados com a água, inicialmente pela rota simplástica e após a quebra de dormência por meio dos vasos xilemáticos, podem ser tão importantes no processo de quebra de dormência quanto o uso dos tecidos de reservas das gemas. Isso só é permitido devido ao transporte de enzimas, as quais irão quebrar e disponibilizar o açúcar dos tecidos de reserva. Outro fator importante é a presença do hormônio auxina na base das gemas. Ela permite o início da divisão celular (Aloni, 2013).

Apesar de não ser visualizado por meio da lupa devido à presença de poucos vasos, o xilema funcional na ligação do ramo com a gema inchada, mostra que embora as células xilemáticas não se encontrem completamente diferenciadas e funcionais, o mesmo começa a amadurecer com o início da brotação (Bartolini e Giorginelli, 1994). Com a presença da água as células do meristema apical da gema

podem se alongar permitindo a divisão. Neste trabalho é possível ver a diferenciação de células xilemáticas do ramo ao broto, entretanto, não foi possível observar a diferenciação celular meristemática do broto. Segundo Kühn et al (2009) e Grant et al (2013), em *Vitis vinifera* L., tanto a brotação do ápice quanto a gema latente possuem meristema, entretanto, esses apresentam comportamento diferente.

Em decorrência do fluxo hídrico nos vegetais e do DPV_{ar} ocorre a perda de água para atmosfera. Essa perda de água é medida por meio da E . Como o xilema ainda não está completamente formado e funcional nos estádios iniciais de brotação, acredita-se que a perda de água observada nesse trabalho por meio da transpiração seja oriunda da via simplástica, por meio de canais transportadores de membrana (aquaporinas) (Katsuhara et al, 2008) ou por meio do transporte célula-célula.

6.2 Efeitos da restrição hídrica na capacidade fotossintética de videiras *Vitis vinifera* e *Vitis labrusca* L. nos estádios iniciais de crescimento e desenvolvimento

Sabe-se que as videiras são muito sensíveis ao estresse causado pela disponibilidade hídrica, temperatura e CO_2 (Salazar-Parra et al., 2012; Wang et al., 2015). A EUA indica a relação entre a quantidade de CO_2 absorvido e a quantidade de água perdida por meio da transpiração, enquanto a EIUA indica a relação entre a quantidade de CO_2 absorvido e a condutância estomática. Neste trabalho, o estresse hídrico severo aumentou a EUA e a EIUA nas videiras Chardonnay e Niagara Rosada. Entretanto, a redução da disponibilidade hídrica em 50% da ETC não comprometeu a capacidade fotossintética das videiras.

Para ambas as variedades a EUA variou de acordo com A_N e E . Diferença significativa somente foi encontrada para a variedade Chardonnay, no último dia de avaliação, quando as plantas experimentavam estresse mais severo. Nesse dia as plantas submetidas a 50% da irrigação apresentaram maior EUA ao comparar com as plantas submetidas a 100% da irrigação. Pode-se observar também que ao comparar com todo o período experimental, em ambas as variedades, a EUA foi maior durante o estresse severo mostrando que a redução da disponibilidade hídrica nos estádios iniciais de crescimento pode ser uma boa alternativa à economia hídrica. Para a cultivar Niagara Rosada não foi observada diferença na

EUA entre os tratamentos, mostrando que a cultivar Niagara Rosada é menos sensível à restrição hídrica no solo.

A EIUA será maior quando a A_N for alta mesmo nos casos em que a g_s é reduzida. Isso pôde ser observado nas plantas Chardonnay. Nessas plantas pode-se verificar uma alta EIUA nas plantas submetidas ao tratamento 50% Irrigação. Assim como na EUA, a EIUA mostra que as videiras Chardonnay apresentam maior sensibilidade à restrição hídrica do que as videiras Niagara Rosada. Em situações onde o DPV_{ar} se mantém constante, a redução da disponibilidade hídrica do solo leva à redução da E , conseqüentemente aumentando a EIUA (Poni et al., 2009). Assim como a E , a regulação estomática também é influenciada pelo DPV_{ar} (Schultz e Stoll, 2010), conseqüentemente influenciando a EUA. É possível encontrar que em videiras, há uma relação não-linear entre a A_N e a g_s , inferindo que a EUA está na maioria das vezes relacionada a g_s (Medrano et al., 2012).

A restrição hídrica reduziu a área foliar somente das plantas Niagara Rosada submetidas a 50% da irrigação. Entretanto, a A_N dessas plantas se manteve igual a A_N das plantas submetidas a 100% da irrigação (Silva et al., 2018). A redução do crescimento foliar nesse caso pode ter ocorrido devido à alocação de parte dos fotoassimilados para tecidos de reserva, visto que não foram investidos em sua totalidade no crescimento das folhas. Ou ainda, a redução do crescimento das videiras Niagara Rosada pode ter ocorrido devido à redução do potencial de pressão (Ψ_p) nas células, pois uma das conseqüências da restrição hídrica é a redução do potencial hídrico e da pressão de turgor nas células das plantas. A redução da pressão de turgor nas células guarda ao redor dos poros estomáticos leva à redução da abertura estomática (Peak and Mott, 2011). Associados à redução do Ψ_p , a síntese de ABA nas raízes (Borel et al., 2001) ou nas folhas (Mc Adam et al., 2016) influencia as células guarda a fechar os estômatos (Joshi-Saha et al., 2011).

Para ambas as cultivares, as plantas submetidas a 50% da irrigação não apresentaram diferença significativa na g_s em relação ao tratamento 100% da irrigação (Silva et al., 2018). Entretanto, diferentemente da Niagara Rosada, no último dia de avaliação, dois dias após o estresse severo, as videiras Chardonnay apresentaram menor g_s . A redução na g_s , verificada nas plantas Chardonnay, diminuiu a absorção de CO_2 , assim como a perda de água resultando na redução da A_N e da E , respectivamente. Uma das respostas iniciais das plantas ao déficit

hídrico é a redução da g_s na tentativa de reduzir a perda de água por meio da E e, conseqüentemente, da A_N (Jaleel et al., 2007).

Já para as plantas Niagara Rosada, E variou ao longo do experimento provavelmente devido à variação do DPV_{ar} . Em consequência disso, ocorre maior absorção de água pelas raízes na tentativa de suprir a demanda hídrica da planta. A água transpirada pelas folhas diminui a temperatura e é perdida para atmosfera na forma de vapor de água. Quando o DPV_{ar} está baixo a folha transpira menos e conseqüentemente perde menos água para atmosfera. Isso faz com que a planta tenha a necessidade de menor quantidade de água para suprir suas necessidades (Pou et al., 2008).

O Rendimento quântico máximo do fotossistema II (PSII) é uma variável que avalia o aparelho fotoquímico das plantas, sendo a relação F_v/F_m um indicador de dano fotoinibitório nas plantas. Quando o PSII se encontra funcionando adequadamente a relação F_v/F_m permanece entre 0,75 e 0,85, mostrando que a luz absorvida está sendo utilizada para a fotossíntese (Ripullone et al., 2011) e que seu excesso está sendo desviado para outros processos, protegendo as folhas do dano fotoinibitório (Maxwell et al., 2000). Um baixo valor de F_v/F_m foi observado em ambas as variedades no primeiro dia de avaliação. Nesse caso, a redução dos valores encontrados para a relação F_v/F_m não indica dano fotoinibitório. Isso ocorreu porque as folhas ainda eram muito jovens e não apresentavam seu aparelho fotoquímico completamente desenvolvido. Porém, à medida que as folhas se desenvolvem a relação F_v/F_m aumenta, atingindo valores ideais para o funcionamento do aparelho fotoquímico da planta. Esse resultado mostra que a redução na disponibilidade hídrica não foi suficiente para causar danos fotoquímicos nas videiras.

Esse resultado pode ser confirmado por meio da avaliação da intensidade de verde. Um dos efeitos do estresse hídrico é a diminuição da síntese de clorofila a, clorofila b e clorofila total em diferentes culturas (Mafakheri et al., 2010; Gholamin e Khatnezhad, 2011). Por meio dos resultados obtidos pode-se observar que a intensidade de verde aumenta, em ambas as variedades em ambos os tratamentos, à medida que as folhas avançam seu desenvolvimento. Isso mostra que a restrição hídrica não reduziu a absorção de nitrogênio pelas raízes conseqüentemente não reduzindo a síntese da molécula de clorofila, o que permitiu que a luz continuasse sendo absorvida pelas plantas.

7. Conclusões

Apesar de haver perda de água por meio da transpiração, a conexão xilemática entre a gema e planta mãe foi completamente estabelecida a partir do estágio E7.

A redução da disponibilidade hídrica em 50% não afetou a capacidade fotossintética das videiras *Vitis vinifera* e *Vitis Labrusca* L. sob restrição hídrica nos estádios iniciais de crescimento e desenvolvimento, mas, o estresse hídrico severo aumentou a EUA e a EIUA nas videiras Chardonnay.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ali, A. A., e Fletcher, R. A. (1970) Can. J. Bot. 48, 1139-40.
- Aloni, R. (1987). Differentiation of vascular tissues. Ann. Rev. Plant Physiol. 38: 179-204.
- Aloni, R. (2013). Role of hormones in controlling vascular differentiation and the mechanism of lateral root initiation. Planta 238: 819–830.
- Aloni, R., Raviv, A., Peterson, C.A. (1991) The role of auxin in the removal of dormancy callose and resumption of phloem activity in *Vitis vinifera*. Canadian Journal of Botany, 69:1825-1832.
- Ameglio, T., Decourteix, M., Alves, G., Valentin, V., Sakr, S., Julien, J.L., Petel, G., Guilliot, A., Lacoïnte, A. (2004) Temperature effects on xylem sap osmolarity in walnut trees: evidence for a vitalistic model of winter embolism repair. Tree Physiology 24, 785–793.
- Ameglio, T., Guilliot, A., Lacoïnte, A., Julien, J.L., Alves, G., Valentin, V., Petel, G. (2000). Water relations in winter: effect on budbreak of walnut tree. In: Viemont, J.D., Crabbe, J. (Ed.). Dormancy in plants, from whole plant behaviour to cellular control. Oxon (UK): CABI, 2000. p. 109-120.
- Antolín, M.C., Ayari, M., Sánchez-Díaz, M. (2006). Effects of partial rootzone drying on yield, ripening and berry ABA in potted Tempranillo grapevines with split roots. Aust. J. Grape Wine Res. 12, 13–20.

- Ashworth, E.N. (1982). Properties of peach flower buds which facilitate supercooling. *Plant Physiol* 70: 1475-1479.
- Ashworth, E.N., Rowse, D.J. (1982). Vascular development in dormant *Prunus* flower buds and its relationship to supercooling. *HortScience* 17: 790-791.
- Bartolini, S., Giorgelli, F. (1994) Observations on development of vascular connections in two apricot cultivars. *Adv. Hort. Sci.* 8, 97–100.
- Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., Funada R. (2013) Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum* 147: 46–54.
- Bonhomme, M., Peuch, M., Ameglio, T., Rageau, R., Guilliot, A., Decourteix, M., Alves, G., Sakr, S., Lacoïnte, A., (2010). Carbohydrate uptake from xylem vessels and its distribution among stem tissues and buds in walnut (*Juglans regia* L.). *Tree Physiol.* 30, 89–102.
- Bonhomme, M., Peuch, M., Ameglio, T., Rageau, R., Guilliot, A., Decourteix, M., Alves, G., Sakr, S., Lacoïnte, A. (2009) Carbohydrate uptake from xylem vessels and its distribution among stem tissues and buds in walnut (*Juglans regia* L.). *Tree Physiol* 30:89–102.
- Bonhomme, M., Regeau, R., Lacoïnte, A., Gendraud, M. (2005) Influences of cold deprivation during dormancy on carbohydrate contents of vegetative and floral primordia and nearby structures of peach buds. *Scientia Horticulturae*, v. 105, n. 2, p. 223-240.
- Borawska-Jarmułowicz, B., Mastalerczuk, G., Pietkiewicz, S., Kalaji, M.H. (2014). Low temperature and hardening effects on photosynthetic apparatus efficiency and survival of forage grass varieties. *Plant Soil Environ.* 60: 177–183.
- Borel C, Frey A, Marion-Poll A, Tardieu F, Simonneau T (2001). Does engineering abscisic acid biosynthesis in *Nicotiana plumbaginifolia* modify stomatal response to drought? *Plant Cell Environ* 24: 477–489.
- Caballe´ G, Ferna´ndez ME, Gyenge J, Aparicio A, Schlichter T. (2011). Modeling leaf maximum net photosynthetic rate of *Festuca pallescens*, the dominant

perennial grass of Patagonian pine-based silvopastoral systems. *Agroforestry Systems* 83: 13–24.

Camargo, U.A., Tonietto, J., Hoffmann, A. (2011). Progressos na viticultura brasileira. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 33:144-149.

Carmo Filho, F. do; Oliveira, O.F. de. Mossoró: um município do semiárido: caracterização climática e aspecto florístico. (1989). Mossoró: UFERSA, 62 p. (Coleção Mossoroense, 672, série B).

Charrier, G., Ngao, J., Saudreau, M., Ameglio, T., (2015). Effects of environmental factors and management practices on microclimate, winter physiology, and frost resistance in trees. *Front. Plant Sci.* 6, 1–18.

Chatelet, D.S., Rost, T.L., Shackel, K.A., Matthews, M.A. (2008) The peripheral xylem of grapevine (*Vitis vinifera*). 1. Structural integrity in postveraison berries. *J Exp Bot* 59: 1987–1996.

Chaves, M.M., Santos, T.P., Souza, C.R., Ortuño, M.F., Rodrigues, M.L., Lopes, C.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S. (2007). Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality. *Annals of Applied Biology* 150 (2), 237–252.

Chaves, M.M., Zarrouk, O., Francisco, R., Costa, J.M., Santos, T., Regalado, A.P., Rodrigues, M.L., Lopes, C.M. (2010). Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Ann. Bot.* 105, 661–676.

Costa, J.M., Ortuno, M.F., Chaves, M.M. (2007). Deficit irrigation as a strategy to savewater: physiology and potential application to horticulture. *J. Integr. Plant Biol.* 49, 1421–1434.

Deluc, L., Quilici, D., Decendit, A., Grimplet, J., Wheatley, M., Schlauch, K., Merillon, J.M., Cushman, J., Cramer, G. (2009). Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomics* 10, 212.

Deluc, L.G., Quilici, D.R., Decendit, A., Grimplet, J., Wheatley, M.D., Schlauch, K.A., Merillon, J.M., Cushman, J.C., Cramer, G.R. (2009). Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits

- in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomics* 10, 212–245.
- Demmig-Adams, B., W. W. Adams III, D. H. Barker, B. A. Logan, A. S. Verhoeven, D. R. Bowling (1996): Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol. Plant.* 98, 253–264
- Dokoozlian, N. K.; Williams, L. E.; Neja, R. A.; (1995): Chilling exposure and hydrogen cyanamide interact in breaking dormancy of grape buds. *HortScience* 30, 1244-1247.
- Eichorn, K.W., Lorenz, H. (1977) Phaenologische Entwicklungsstadien der rebe. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes, Stuttgart*, v. 29, p. 119 – 120.
- Esau, K. (1965) *Vascular differentiation in plant*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Escalona, J.M., Flexas, J. & Medrano, H., (1999). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field grown grapevines. *Aust. J. Plant Physiol.* 26, 421-433.
- Escalona, J.M., Flexas, J., Bota, J., Medrano, H. (2003). From leaf photosynthesis to grape yield: influence of soil water availability. *Vitis* 42 (2), 57–64.
- Faust, M., Erez, A., Rowland, I.J., Wang, S.Y., Norman, H.A. (1997) Bud dormancy in perennial fruit trees: physiological basis for dormancy induction, maintenance and release. *Hortscience* 32: 623-629.
- Faust, M., Liu, D., Line, M.J., Stutte, G.W. (1995) Conversion of bond to free water in endodormant buds of apple is an incremental process. *Acta Horti* 395: 113-118.
- Fereres, E., Soriano, M.A. (2007). Deficit irrigation for reducing agricultural water use. *J. Exp. Bot.* 58, 147–159.
- Fukuda, H. (2004) Signals that control plant vascular cell differentiation. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 5: 379–391.

- Gholamin, R., Khayatnezhad, M. (2011). The effect of end season drought stress on the chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters and yield in maize cultivars. *Sci. Res. Essay* 6, 5351-5357.
- Grant, T.N.L., Gargrave, J., Dami, I.E. (2013) Morphological, physiological, and biochemical changes in *Vitis* genotypes in response to photoperiod regimes. *Am. J. Enol. Vitic.* 64, 466–475.
- Gu, S. (2003). Rootstock and mounding effect on growth and cold hardiness of ‘Gewürztraminer’ (*Vitis vinifera*) and bud dormancy of ‘Lacrosse’ and ‘Chambourcin’ (*Vitis* Spp.). Univ. Nebraska, Lincoln, PhD Diss.
- Gutierrez A., Lavin A. (2000). Mediciones lineales en la hoja para la estimación no destructiva del área foliar en vides cv. Chardonnay. *Agricultura Técnica*, 60 (1), 69-73.
- Hargreaves, G. H., Samani, Z. A. (1985). Reference crop evapotranspiration from temperature. *Applied Engineering in Agriculture*, v. 01, n. 02, p. 96-99.
- Hellman, E., Shelby, S., Lowey, C. (2006). Exogenously applied abscisic acid did not consistently delay budburst of deacclimating grapevines. *J. Am. Pomol. Soc.* 60, 178–186.
- Ho, S.H., Chao, Y.C., Tong, W.F., Yu, S.M. (2001) Sugar coordinately and differentially regulates growth- and stress-related gene expression via a complex signal transduction network and multiple control mechanisms. *Plant Physiology* 125, 877–890.
- Hochberg, U., Degu, A., Fait, A., Rachmilevitch, S. (2013). Near isohydric grapevine cultivar displays higher photosynthetic efficiency and photorespiration rates under drought stress as compared with near anisohydric grapevine cultivar. *Physiol. Plantarum.* 147, 443–452.
- Huang, J.G., Deslauriers, A., Rossi, S. (2014) Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity *New Phytologist* (2014) 203: 831–841
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam, R. (2007). Induction of drought stress tolerance by ketoconazole in *Catharanthus roseus* is mediated by enhanced

antioxidant potentials and secondary metabolite accumulation. *Colloids Surf. B: Biointerfaces* 60: 201–206.

Jones, H. G. (1992). *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. 2 ed. New York: Cambridge University Press. 428p.

Jones, H.G.; Vaughan, R.A. *Remote Sensing of Vegetation: Principles, Techniques, and Applications*; Oxford University Press: Oxford, UK, 2010; ISBN 9780199207794.

Joshi-Saha, A., Valon, C., Leung, J. (2011) Abscisic acid signal off the STARTing block. *Mol Plant* 4: 562–580.

Kalaji, H.M., Schansker, G., Ladle, R.J., Goltsev, V., Bosa, K., Allakhverdiev, S.I., Brestic, M., Bussotti, F., Calatayud, A., Dąbrowski, P., Elsheery, N. I., Ferroni, L., Guidi, L., Hogewoning, S. W., Jajoo, A., Misra, A. N., Nebauer, S. G., Pancaldi, S., Penella, C., Poli, D., Pollastrini, M., Romanowska-Duda, Z. B., Rutkowska, B., Serôdio, J., Suresh, K., Szulc, W., Tambussi, E., Yannicari, M., Zivcak, M. (2014). Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynth Res.* 122(2):121-58.

Katsuhara, M., Hanba, Y.T., Shiratake, K., Maeshima, M. (2008) Expanding roles of plant aquaporins in plasma membrane and organelles. *Funct Plant Biol* 35: 1-14.

Klein, D.E., Gomes, V.M., Silva-Neto, S.J., Da Cunha, M. (2004). The structure of colleters in several species of *Simira* (Rubiaceae). *Annals of Botany* 94: 733-740.

Kliewer, W.M., Weaver, R.J., (1971). Effect of crop level and leaf area on growth, composition, and coloration of 'Tokay' grapes. *Am. J. Enol. Vitic.* 22, 172 – 177.

Koster, K.L., Lynch, D.V. (1992) Solute accumulation and compartmentation during the cold acclimation of Puma Rye. *Plant Physiol.* 98, 108-113.

- Kühn, N., Ormeño, J., Jaque-Zamora, G., Pérez, F.J. (2009) Photoperiod modifies the diurnal expression profile of VvPHYA and VvPHYB transcript in field-grown grapevines. *J. Plant Physiol.* 166:1172–1180.
- Lang, A., Ryan, K.G. (1994) Vascular development and sap flow in apple pedicels. *Ann Bot (Lond)* 74: 381–388.
- Lang, G.A., Early, J.D., Martin, G.C., Darnell, R.L (1987). Endo-, para-, and eco-dormancy: Physiological terminology and classification for dormancy research. *Hortic. Sci.* 22:371-377.
- Lavoie-Lamoureux, A., Sacco, D., Risse, P.A., Lovisolo, C. (2017). Factors influencing stomatal conductance in response to water availability in grapevine: a meta analysis. *Physiol. Plantarum.* 159, 468–482.
- Leão, P.C.S., Mashima, C.H. (2000) Análise de fertilidade de gemas em videira. Petrolina: Embrapa Semi-Árido, 3p. (Instruções Técnicas da Embrapa SemiÁrido, 28).
- Long, S.P., Zhu, X.G., Naidu, S.L., Ort, D.R. (2006). Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant Cell Environ.* 29, 315–330.
- Lovisolo, C., Hartung, W., Schubert, A. (2002). Whole-plant hydraulic conductance and root-to-shoot flow of abscisic acid are independently affected by water stress in grapevines. *Funct. Plant Biol.* 29, 1349 e 1356.
- Lovisolo, C., Perrone, I., Carra, A., Ferrandino, A., Flexas, J., Medrano, H., Schubert, A. (2010). Drought induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole plant level: a physiological and molecular update. *Funct. Plant Biol.* 37, 98–116.
- Mafakheri, A.B., Siosemardeh, P.C., Bahramnejad, Y., Struik, T. & Sohrabi, S., (2010). Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Aust. J. Crop Sci.* 4, 580-585.
- Maia, J.D.G. (2003) Poda e quebra de dormência. *Sistema de Produção*, 5. Embrapa. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/>>. Acesso em: março de 2018;

- Martorell, S., Diaz-Espejo, A., Tomàs, M., Pou, A., El Aou-ouad, H., Escalona, J.M., Vadell, J., Ribas-Carbó, M., Flexas, J., Medrano, H. (2015) Differences in water-use-efficiency between two *Vitis vinifera* cultivars (Grenache and Tempranillo) explained by the combined response of stomata to hydraulic and chemical signals during water stress. *Agricultural Water Management* 156 (2015) 1–9.
- Maton, C., Gartner, B.L. (2005). Do gymnosperm needles pull water through the xylem produced in the same year as the needle? *Am. J. Bot.* 92, 123–131.
- Maton, C., Gartner (2005). Do gymnosperm needles pull water through the xylem produced in the same year as the needle? *American Journal of Botany* 92(1): 123–131.
- Matthews, M.A., Anderson, M.M., Scultz, H.R. (1987). Phenologic and growth responses to early and late season water deficits in Cabernet franc. *Vitis* 26, 147–160.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51, 659–668.
- McAdam, SAM; Brodribb, T.J.; Ross, J.J. (2016) Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant Cell Environ* 39: 652–659.
- Medrano, H., Pou, A., Tomas, M., Martorell, S., Gulias, J., Flexas, J., Escalona, J.M. (2012). Average daily light interception determines leaf water use efficiency among different canopy locations in grapevine. *Agric. Water Manage.* 114,4–10.
- Murakami, K.R.N. (2002) Caracterização fenológica da videira cv. Itália (*Vitis vinifera* L.) sob diferentes épocas de poda na região Norte do Estado do Rio de Janeiro. Tese (Mestrado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, 56p.
- Naito, R., Yamamura, H., Yoshino, K. (1986). Effects of shoot vigor and foliar application of GA and SADH on the occurrence of bud necrosis in 'Kyoho' grape. *J. Jpn. Soc. Hortic. Sci.* 55, 130–137.

- Noe SM, Giersch C. (2004). A simple dynamic model of photosynthesis in oak leaves: coupling leaf conductance and photosynthetic carbon fixation by a variable intracellular CO₂ pool. *Functional Plant Biology* 31: 1195–1204.
- O'Brien, T.P., Feder, N. e McCully, M. E. (1965). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, vol. 59, p. 368-373.
- Op de Beeck M, Lo'w M, Deckmyn G, Ceulemans R. (2010). A comparison of photosynthesis-dependent stomatal models using twig cuvette field data for adult beech (*Fagus sylvatica* L.). *Agricultural and Forest Meteorology* 150: 531–540.
- Peak, D., Mott, K. A. (2011) A new, vapour-phase mechanism for stomatal responses to humidity and temperature. *Plant Cell Environ* 34: 162–178
- Pérez, F.J., Vergara, R., Or, E. (2009) On the mechanism of dormancy release in grapevine buds: a comparative study between hydrogen cyanamide and sodium azide *Plant Growth Regul* 59:145–152.
- Permanhani, M., Vasconcellos, A. A. da S., Souza, R. T. de; Martelleto, L. A. P. (2014). Estimativa de área foliar da videira 'Niagara Rosada' conduzida em sistema de latada, região norte Fluminense. *Revista Brasileira de Fruticultura*, Jaboticabal, v.36, n.4, p.1034-1040. Disponível em: <<http://www.scielo.br/pdf/rbf/v36n4/a32v36n4.pdf>>
- Peterson C. A., Fletcher RA (1973) Apical dominance is not due to a lack of functional xylem and phloem in inhibited buds. *J Exp Bot* 24: 97–103.
- Poni, S., Bernizzoni, F., Civardi, S., Gatti, M., Porro, D., Camin, F. (2009). Performance and water-use efficiency (single-leaf vs. whole-canopy) of well-watered and half-stressed split-root Lambrusco grapevines grown in Po Valley (Italy). *Agric. Eco. Environ.* 129, 97–106.
- Pou, A., Flexas, J., Alsina, M.D.M., Bota, J., Carambula, C., De Herralde, F., Jeroni Galmés, J., Lovisoló, C., Jiménez, M., Ribas-Carbó, M., Rusjane, D., Secchi, F., Tomàs, M., Zsófi, Z., Medrano, H. (2008). Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*). *Physiol. Plant* 134, 313–323.

- Raven, Peter H., Evert, Ray F., Eichhorn, Susan E. (2001) *Biologia vegetal*. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 906 p., il. ISBN 85-277-0641-5.
- Ripullone, F., Rivelli, A.R., Baraldi, R., Guarini, R., Guerrieri, R., Magnani, F., Peñuelas, J., Raddi, S., Borghetti, M. (2011) Effectiveness of the photochemical reflectance index to track photosynthetic activity over a range of forest tree species and plant water status. *Funct. Plant Biol.*, 38, 177–186.
- Rodrigues, M.L., Santos, T.P., Rodrigues, A.P., Souza, C.R., Lopes, C.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (2008). Hydraulic and chemical signalling in the regulation of stomatal conductance and plant water use in field grapevines growing under deficit irrigation. *Funct. Plant Biol.* 35, 565–579.
- Rogiers, S.Y., Smith, J.A., White, R., Keller, M., Holzappel, B.P., Virgona, J.M. (2001) Vascular function in berries of *Vitis vinifera* (L) cv. Shiraz. *Aust J Grape Wine Res* 7: 47–51.
- Rossini, M., Fava, F., Cogliati, S., Meroni, M., Marchesi, A., Panigada, C., Giardino, C., Busetto, L., Migliavacca, M., Amaducci, S., Colombo, R. (2013). Assessing canopy PRI from airborne imagery to map water stress in maize. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 86, 168–177.
- Ruzin, S.E. (1999). *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press, New York.
- Sachs, T., & Thimann, K. V. (1964). Release of Lateral Buds from Apical Dominance. *Nature*, 201, 939-940.
- Sadras, V.O., Moran, M.A. (2012). Elevated temperature decouples anthocyanins and sugars in berries of Shiraz and Cabernet Franc. *Aust. J. Grape Wine Res.* 18, 115–122.
- Sakai, A., Larcher, W. (1987) *Frost Survival of Plants: Responses and Adaptations to Freezing Stress*. *Ecol. Studies* 62. Springer- Verlag, Berlin.
- Salazar-Parra, C., Aguirreolea, J., Sánchez-Díaz, M., Irigoyen, J.J., Morales, F. (2012). Photosynthetic response of Tempranillo grapevine to climate change scenarios. *Ann. Appl. Biol.* 161: 277–292.

- Schmitz, J.D., Bonhomme, M., Cochard, H., Herter, F.G., Leite, G. B., Regnard, J.L., Lauri, P.E. (2015) Are the effects of winter temperatures on spring budburst mediated by the bud water status or related to a whole-shoot effect? Insights in the apple tree *Trees* 29:675–682.
- Schultz, H.R. and Stoll, M. (2010) Some critical issues in environmental physiology of grapevines: future challenges and limitations, *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16, 4–24.
- Silva, J. R., Rodrigues, W. P., Ferreira, L. S., Bernado, W. P., Paixão, J. S., Patterson, A. E., Ruas, K. F., Viana, L. H., Sousa, E. F., Bressan-Smith, R. E., Poni, S., Griffin, K. L., Campostrini, E. (2018). Deficit irrigation and transparent plastic covers can save water and improve grapevine cultivation in the tropics. *Agricultural Water Management* 202 (2018) 66–80.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M. (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P. (Eds.), *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis, London, ENG, pp. 445–483.
- Tarara, J.M., Peña, J.E.P. (2015). Moderate water stress from regulated deficit irrigation decreases transpiration similarly to net carbon exchange in grapevine canopies. *J Am. Soc. Hortic. Sci.* 140, 413–426.
- Tomás, M., Medrano, H., Escalona, J.M., Martorell, S., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Flexas, J. (2014). Variability of water use efficiency in grapevines. *Environ. Exp. Bot.* 103, 148–157.
- Wang, Z.Z., Zheng, P., Meng, J.F., Xi, Z.M. (2015) Effect of exogenous 24-epibrassinolide on chlorophyll fluorescence, leaf surface morphology and cellular ultrastructure of grape seedlings (*Vitis vinifera* L.) under water stress. *Acta Physiol. Plant.* 37: 1729–1740.
- Wilkinson, S., Davies, W. J. (2008) In : *Journal of Experimental Botany.* 59, 3, p. 619-631 13 p.
- Williams, L.E., Matthews, M.A. (1990). Grapevine. In: Stewart, B.A., Nielson, D.R. (Eds.), *Irrigation of Agricultural Crops*. American Society of Agronomy, Monograph No. 30, Madison, WI, USA, pp. 1019–1055.

- Winkler, A.J., Cook, J.A., Kliwer, W.M., Lider, L.A. (1997) *General Viticulture*. Ed. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp. 710.
- Xie, Z, Forney, C. F., Bondada, B. (2018). Renewal of vascular connections between grapevine buds and canes during bud break. *Scientia Horticulturae* 233, 331–338.
- Zapata, C., Deléens, E., Chaillou, S., Magné, C. (2004) Partitioning and mobilization of starch and N reserves in grapevine (*Vitis vinifera* L.) *Journal of Plant Physiology* 161:1031–1040.
- Zarco-Tejada, P.J., Gonzalez-Dugo, V. Berni, J.A.J. (2012) Fluorescence, temperature and narrow-band indices acquired from a UAV platform for water stress detection using a micro-hyperspectral imager and a thermal camera. *Remote Sens. Environ.*, 117, 322–337.
- Zeuthen, T. (2001) How water molecules pass through aquaporins. *Trends Biochem. Sci* 26: 77-79.
- Zhang, H., Han, M., Chavez, J.L., Lan, Y. (2017a). Improvement in estimation of soil water deficit by integrating airborne imagery data into a soil water balance model. *Int. J. Agric. Biol. Eng.* 10 (3), 37–46.
- Zhang, H., Xiong, Y., Huang, G., Xu, X., Huang, Q. (2017b). Effects of water stress on processing tomatoes yield, quality and water use efficiency with plastic mulched drip irrigation in sandy soil of the Hetao irrigation district. *Agric. Water Manage.* 179, 205–214.