

BALANÇO DE CARBONO FOLIAR E EFEITOS INTERATIVOS DE  
TEMPERATURA E FOTOPERÍODO NO CRESCIMENTO DE *VITIS*  
*LABRUSCANA* E *VITIS VINIFERA* EM REGIÃO TROPICAL DE  
BAIXA LATITUDE

**IVANICE BORGES LEMOS**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE

DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

Março – 2018

BALANÇO DE CARBONO FOLIAR E EFEITOS INTERATIVOS DE  
TEMPERATURA E FOTOPERÍODO NO CRESCIMENTO DE *VITIS*  
*LABRUSCANA* E *VITIS VINIFERA* EM REGIÃO TROPICAL DE  
BAIXA LATITUDE

**IVANICE BORGES LEMOS**

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: Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

Março – 2018

## FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do **CCH / UENF**

079/2018

L557 Lemos, Ivanice Borges.

Balanço de carbono foliar e efeitos interativos de temperatura e fotoperíodo no crescimento de *Vitis labruscana* e *Vitis vinifera* em região tropical de baixa latitude / Ivanice Borges Lemos. – Campos dos Goytacazes, RJ, 2018.

62 f. : il

Bibliografia: f. 55 – 62.

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. Endodormência. 2. Videira. 3. Meristema. 4. Fotossíntese. 5. Respiração das Plantas. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD – 634.8

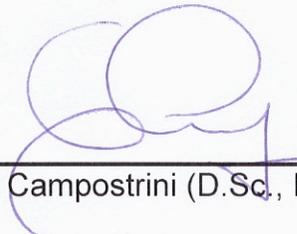
BALANÇO DE CARBONO FOLIAR E EFEITOS INTERATIVOS DE  
TEMPERATURA E FOTOPERÍODO NO CRESCIMENTO DE *VITIS*  
*LABRUSCANA* E *VITIS VINIFERA* EM REGIÃO TROPICAL DE  
BAIXA LATITUDE

**IVANICE BORGES LEMOS**

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

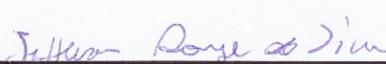
Aprovada em 29 de março de 2018

Comissão Examinadora



---

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



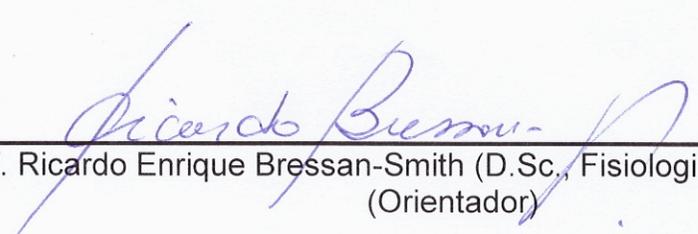
---

Jefferson Rangel da Silva (D.Sc., Fisiologia Vegetal) – UENF



---

Profª Debora Jesus Dantas (D.Sc., Fisiologia Vegetal) - UFERSA



---

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

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus e toda espiritualidade maior que estiveram ao meu lado em todos os momentos ao longo desses quatro anos me auxiliando e sempre induzindo ao melhor caminho;

Agradeço ao Instituto Federal de Alagoas por ter me concedido o afastamento necessário para concretização do meu doutorado. Assim como a Capes pelo período de auxílio prestado durante parte do desenvolvimento do projeto;

À minha mãe, meu amor maior, parceira e grande companheira que como toda grande mãe, abdica de todos os seus projetos em prol dos seus filhos. Sem o seu apoio tudo isso teria sido bem mais difícil!

Aos meus familiares, que apesar da distância sempre procuraram se fazer presentes, pela presença, orações e por vibrarem por cada conquista;

Ao meu orientador, Ricardo Bressan Smith por ter me recebido como sua orientanda e ter me acolhido em seu grupo de pesquisa;

Gostaria de agradecer a colaboração do professor Eliemar Campostrini e toda a sua equipe principalmente Jefferson Rangel e Weverton Rodrigues;

Minha lista de agradecimentos seria interminável, ao longo desses quatro anos fui agraciada com amigos que surgiram como anjos em minha vida, aos quais levarei em meu coração, pensamentos e lembranças;

Muitas mãos ajudaram a construir este documento, desde o meu orientador, ao pós-graduando mais antigo, os amigos de dentro e fora do laboratório, todos que em maior ou menor grau me acompanham, foram parceiros de todas as horas e contribuíram para que eu não me desviasse do caminho ao longo de todo processo;

Esse doutorado me deu alguns dos presentes mais valiosos, o valor da amizade verdadeira, além de uma grande virtude não tão observada nos dias de hoje, a solidariedade, respeito e amor ao próximo. Quanto eu vivi, descobri e aprendi convivendo com pessoas que hoje tenho o grande prazer em chamá-los de amigos, amigos que o doutorado trouxe para minha vida, meu muito obrigada!!!

## SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1 Origem, distribuição, classificação botânica.....	4
2.2 Morfologia e anatomia da videira.....	5
2.3 Dormência em gemas.....	6
2.4 Percepção de fotoperíodo e temperatura e indução de dormência em gemas de videiras.....	8
2.5 Viticultura na região do Norte Fluminense.....	9
2.7 Fotossíntese em videira.....	10
2.8 Respiração em videira.....	12
2.9 Balanço de carbono foliar.....	13
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	15
3.1 Experimento 1: Mudanças morfológicas em cultivares de <i>Vitis</i> em resposta ao fotoperíodo natural e temperatura em região tropical de baixa latitude.....	15
3.1.1 Caracterização da área experimental e material vegetal.....	15
3.1.2 Medidas do comprimento dos ramos.....	17
3.1.3 Número de nós.....	17

3.1.4 Emissão de netos.....	17
3.1.5 Acompanhamento da formação da periderme do ramo.....	17
3.1.6 Acompanhamento da abscisão da gema apical.....	17
3.1.7 Dados climáticos.....	18
3.1.8 Delineamento experimental e análise estatística.....	20
3.2 Experimento 2: Balanço de carbono foliar em videiras: <i>Vitis labruscana</i> e <i>Vitis vinifera</i> em região tropical de baixa latitude.....	21
3.2.1 Caracterização da área experimental e material vegetal.....	21
3.2.2 Resposta da taxa fotossintética líquida (A).....	21
3.2.3 Respiração na luz e no escuro.....	22
3.2.4 Balanço de carbono.....	24
3.2.5 Delineamento experimental e análise estatística.....	24
4. RESULTADOS.....	25
4.1 Experimento 1 - Mudanças morfológicas em cultivares de <i>Vitis</i> em resposta ao fotoperíodo natural e temperatura em região tropical de baixa latitude.....	25
4.1.1 Comprimento do ramo.....	25
4.1.2 Número de nós.....	27
4.1.3 Número de netos.....	28
4.1.4 Formação de periderme.....	29
4.1.5 Abscisão do meristema apical.....	31
4.1.6 Correlação linear entre as variáveis morfológicas e climáticas..	32
4.1.7 Análises multivariadas das variáveis morfológicas e climáticas	34
4.2 Experimento 2: Balanço de carbono foliar em videiras: <i>Vitis labruscana</i> e <i>Vitis vinifera</i> em região tropical de baixa latitude.....	40
4.2.1 Trocas gasosas foliares.....	40
5. DISCUSSÃO	45
5.1. Mudanças morfológicas em cultivares de <i>Vitis</i> em resposta ao fotoperíodo natural e temperatura em região tropical de baixa latitude....	45
5.2. Balanço de carbono foliar em videiras: <i>Vitis labruscana</i> e <i>Vitis vinifera</i> em região tropical de baixa latitude.....	52
6. CONCLUSÕES.....	54
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	55

## RESUMO

LEMOS, Ivanice Borges; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Março de 2018. Balanço de carbono foliar e efeitos interativos de temperatura e fotoperíodo no crescimento de *Vitis labruscana* e *Vitis vinifera* em região tropical de baixa latitude; Orientador: Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith.

O trabalho teve como objetivo verificar a influência do fotoperíodo e da temperatura na indução de dormência em gemas de videira, relacionando às mudanças morfológicas que ocorrem durante o desenvolvimento da endodormência. Além de averiguar, como o balanço de carbono foliar afeta o crescimento de duas espécies de *Vitis* cultivadas em região tropical de baixa latitude. Foram utilizadas plantas de 'Niágara Rosada' (*Vitis labruscana*) e 'Chardonnay' (*Vitis vinifera* L.). Durante o período experimental foi avaliado o crescimento, por meio da medição de comprimento do ramo, número de nós, emissão de netos, formação de periderme do ramo e abscisão do ápice caulinar em dois ciclos com fotoperíodos distintos (FD - decrescente e FC - crescente). Para determinação das trocas gasosas foram avaliadas taxa fotossintética, respiração na luz (RL) e no escuro (RE), a relação entre RL:RE, balanço de carbono foliar, velocidade de carboxilação ( $V_c$ ) e oxigenação ( $V_o$ ) da rubisco e concentração interna de carbono ( $C_i$ ). Em relação aos estudos morfológicos, mesmo que não tenha ocorrido exposição a baixas temperaturas, como ocorre em regiões de climas temperados, foi possível observar mudanças em resposta à redução do fotoperíodo

nas cultivares estudadas. Dentro deste estudo, o fotoperíodo foi capaz de promover mudanças morfológicas que estão relacionadas à indução de endodormência das gemas axilares de *Vitis*, e estas respostas podem ser dependentes das cultivares. As duas cultivares foram induzidas à cessação de crescimento, formação de periderme e abscisão do meristema apical da parte aérea em condições de FD. Em 'Niágara Rosada' essas modificações também ocorreram no ciclo FC, porém mais tardiamente em relação ao ciclo FD, enquanto a 'Chardonnay' continuou com taxa de crescimento constante até o final da avaliação, aos 169 DAP, apresentando apenas a formação de periderme. Com relação às trocas gasosas, os resultados do presente estudo indicaram que a 'Chardonnay' apresentou melhor BFC do que a 'Niágara Rosada' sob condições tropicais de baixa latitude em condições de casa de vegetação. No entanto, estudos considerando estádios fenológicos, ciclos de poda, balanço hormonal e estudos moleculares serão necessários para elucidação dos mecanismos envolvidos na partição de fotoassimilados para as cultivares estudadas, assim como para o desenvolvimento da endodormência em gemas.

Palavras-chave: endodormência, videira, meristema, fotossíntese, respiração.

## ABSTRACT

LEMOS, Ivanice Borges; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. March, 2018. Foliar carbon balance and interactive effects of temperature and photoperiod on the growth of *Vitis labruscana* and *Vitis vinifera* in a low latitude tropical region; Advisor: Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith.

The objective of this work was to verify the influence of the photoperiod and the temperature induction of endodormancy in grapevine buds, connect with morphological changes that occurred during the development of endodormancy. In addition, as leaf carbon balance, the growth of two species of *Vitis* cultivated in tropical low latitude region. The 'Niágara Rosada' (*Vitis labruscana*) and 'Chardonnay' (*Vitis vinifera* L.). Were evaluated during the experimental period the growth of branch, number of nodes, emission of summer lateral, periderm formation and abscission of the apex stem in two cycles with different photoperiods (FD – decreasing photoperiod) and (FC – increasing photoperiod). The concentrations in the gaseous exchanges were evaluated photosynthetic rate, light (RL) and dark (RE) respiration, a relationship between RL: RE, leaf carbon balance, carboxylation rate ( $V_c$ ) and oxygenation ( $V_o$ ) of rubisco and concentration internal carbon ( $C_i$ ). In relation to morphological studies, even if there was no exposure to low temperatures, as occurs in temperate climates, it was possible to observe changes in response to the reduction of the photoperiod in the studied cultivars. Within this study, the photoperiod was able to promote morphological changes that are related to the induction of endodormancy of the axillary buds of *Vitis*, and these responses

may be dependent on the cultivars. The two cultivars were induced to growth cessation, periderm formation and abscission of the shoot apical meristem under FD conditions. In 'Niágara Rosada' these changes also occur in the FC cycle, but later in relation to the FD cycle, while 'Chardonnay' continued with constant growth rate until the end of the evaluation, at 169 DAP, presenting only the formation of periderm. Regarding the gas exchange, our results indicated that the 'Chardonnay' presented better BFC than the 'Niágara Rosada' under low latitude tropical conditions under greenhouse conditions. However, studies considering phenological stages, pruning cycles, hormonal balance and molecular studies will be necessary to elucidate the mechanisms involved in the partitioning of photoassimilates for the cultivars studied, as well as for the development of endodormancy in buds.

Keywords: endodormancy, vine, meristem, photosynthesis, respiration.

## 1. INTRODUÇÃO

A videira é originária de regiões de clima temperado, que usualmente apresentam inverno rigoroso. Nesse tipo de ambiente, a videira desenvolveu o mecanismo de dormência que confere condições de sobrevivência durante o período com fotoperíodo reduzido e baixas temperaturas (Fennell et al., 2015). No entanto, a videira também é cultivada em condições tropicais, onde as temperaturas mínimas raramente baixam a valores inferiores a 10°C, nestas condições as videiras não hibernam e a dominância apical é favorecida, promovendo um contínuo e vigoroso desenvolvimento vegetativo (Albuquerque e Albuquerque, 1982; Maia, 2003).

A dormência é um mecanismo de adaptação das plantas que possibilita sua sobrevivência nas baixas temperaturas do inverno. Este processo complexo é caracterizado pela paralisação da atividade meristemática em resposta a sinais ambientais sazonais (Allona et al., 2008). No caso da videira, o encurtamento do fotoperíodo induz à paralisação do crescimento (Allona et al., 2008; Rohde e Bhalereao, 2007) e à entrada da dormência das gemas axilares. Uma vez dormentes, as gemas ficarão protegidas das baixas temperaturas e voltarão à atividade meristemática quando as condições ambientais forem adequadas (Horvath et al, 2003; Horvath et al, 2009).

Apesar de diversos estudos associarem a ocorrência da dormência em gemas de videiras às condições de clima temperado (Fennell e Hoover, 1991; Rohde e Bhalereao, 2007; Fennell, 2004; Fennell e Mathiason, 2005), há poucas

evidências de como ela ocorre em climas tropicais de baixa latitude. De acordo com Rubio et al. (2016), a redução do fotoperíodo leva a diversos sinais da entrada de dormência, como a redução de atividade meristemática, espessamento de parede celular em tecidos da gema, e redução do lumen celular, mesmo em videiras cultivadas em regiões de temperaturas elevadas.

Sobre os mecanismos fisiológicos envolvidos neste processo, sabe-se que a planta se adapta a diferentes latitudes, no que se refere à entrada em dormência. No caso específico de regiões de baixa latitude (Entre 0° a 30° N e S), não há consenso entre viticultores e estudiosos sobre a ocorrência de dormência em gemas axilares. Em um dos poucos estudos disponíveis em videiras, plantas da variedade Itália Melhorada crescendo em (5°12'16"S), com temperatura média de 31 °C, submetidas a fotoperíodo curto (10h), foi observado que a redução do fotoperíodo levou a uma série de eventos morfológicos, fisiológicos e moleculares que ativaram a dormência de gemas, que se mostraram independentes da temperatura (Dantas, 2014).

A região Norte Fluminense (latitude 21°45' S) vem apresentando desenvolvimento favorável à cultura da videira porque apresenta condições climáticas que atendem aos requisitos para o seu cultivo (Murakami, 2002; Guimarães et al., 2006; Hespanhol, 2009; Stofel, 2012; Souza, 2013). Entretanto, essas condições não estão disponíveis o ano inteiro. Nos meses que antecedem o inverno, o fotoperíodo encurta 2,7 horas, passando de 13,5 horas no solstício de verão para 10,8 horas no solstício de inverno. Estudos relacionados à fisiologia desta planta, notadamente quanto ao desenvolvimento de dormência e sua quebra nas condições climáticas da região, ainda são escassos.

Estudos relacionados ao balanço de carbono em espécies de *Vitis* nessa região podem contribuir em uma melhor caracterização e como estas espécies se desenvolvem nessas condições. Por muitas razões, a assimilação de carbono para a planta é necessária para seu desenvolvimento, assim como, o processo de respiração metabólico, sendo um mecanismo vital para as plantas. Neste processo são produzidos compostos intermediários de esqueleto de carbono fundamentais para a maioria dos processos do crescimento e manutenção (Keller, 2015).

Desta forma, se faz necessário compreender os componentes morfológicos e fisiológicos relacionados ao processo de crescimento e entrada de endodormência em regiões de baixas latitudes. Entender como a luz e a

temperatura podem estar envolvidos no controle da dormência, além de avaliar as possíveis diferenças que possam existir no balanço de carbono foliar entre duas espécies de *Vitis*, bem como, esse balanço poderia afetar o crescimento das videiras em região tropical de baixa latitude.

Com base nas informações, teve como objetivo avaliar características morfológicas e fisiológicas em *Vitis labruscana* e *Vitis vinifera*, em condição natural de fotoperíodo da latitude 21°S, para caracterizar a evolução de possível dormência em gemas axilares e verificar possíveis diferenças na assimilação de carbono de videiras cultivadas em regiões de baixa latitude.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 Origem, distribuição, classificação botânica

Os primeiros sinais da existência da videira datam da era pré-histórica, onde sementes da planta foram encontradas junto aos vestígios dos homens pré-históricos (Sousa, 1996). O provável centro de origem paleontológico, foi a Groenlândia, onde há 300 mil anos atrás, na era Cenozoica, surgiu a primeira espécie de videira. A rota de dispersão da videira se deu em dois sentidos distintos: um américo-asiático e outro euro-asiático. A viticultura teve o seu início na Ásia Ocidental, entre a Armênia e a Pérsia (Giovannini, 2008).

A videira pertence ao grupo Cormófitas (plantas com raiz, talo, folha e autotróficas), divisão Spermatophyta (planta com flor e semente), subdivisão Angiospermae (planta com semente dentro do fruto), classe Dicotyledoneae (plantas com dois cotilédones, que originam as primeiras folhas), ordem 28 Rhamnales (plantas lenhosas com um ciclo de estames situados dentro das 29 pétalas), família Vitaceae (Alvarenga et al., 1998).

A família Vitaceae pode ser dividida em dois gêneros: *Vitis* de grande importância econômica, principalmente devido à produção de vinho e frutas e *Cissus* com algumas espécies de interesse medicinal e ornamental (Sousa, 1996). O gênero *Vitis* pode, ainda, ser dividido em dois subgêneros: *Muscadínea*, nativo do Sudeste dos Estados Unidos e México, possuindo três espécies conhecidas, *Vitis rotundifolia* Michaux, *Vitis munsoniana* Simpson e *Vitis popenoi* (Galet, 1993),

destacando-se a primeira como a mais importante, e o subgênero *Euvitis* (compreendendo mais de 50 espécies).

Dentro do subgênero *Euvitis*, se encontram duas espécies de grande importância para a agricultura (*Vitis labruscana* e *Vitis vinifera*), seja para a produção de vinho, seja para o consumo *in natura* das frutas. A primeira é uma espécie de origem americana e apresenta características mais rústicas quanto à suscetibilidade a doenças; a segunda é uma espécie de origem europeia, responsável por mais de 90 % dos vinhos fabricados no mundo (Giovannini, 2008).

## 2.2 Morfologia e anatomia da videira

A videira é uma planta perene arbustiva, composta das seguintes partes: raízes, tronco, ramos, gemas, folhas, flores, gavinhas, frutos e sementes. As raízes, quando originadas de estacas, são fasciculadas e podem ser encontradas, na maior parte, dentro dos primeiros 0,60 a 1,50 m de profundidade. Ao final do ciclo, com a queda das folhas, as raízes são responsáveis pelo armazenamento de carboidratos, os quais servirão para o desenvolvimento inicial da planta no próximo ciclo (Winkler et al, 1997).

A parte aérea é composta pelo tronco e ramos, sendo estes responsáveis pela sustentação dos frutos. Os frutos da videira, assim como as folhas, podem apresentar diferentes formas e tamanhos (Sousa, 1996).

O ápice caulinar (gema apical), além de contribuir para o crescimento em comprimento (altura) do caule, origina os primórdios foliares e as gemas axilares, que aparecem na axila de cada folha. As gemas axilares, são estruturalmente idênticas ao ápice caulinar. A videira (*Vitis spp*) possui um complexo de gemas axilares, que contém uma gema lateral e uma gema composta (Gerrath, 1992).

A gema lateral também conhecida como “gema pronta”, inicia-se na axila da folha e desenvolve-se em brotação lateral ou neto durante o mesmo ciclo de sua formação (Srinivasan e Mullins, 1981), não entrando em dormência, e quando não se desenvolvem brotações, estas são algumas vezes abortadas (Gerrath, 1992).

As gemas são compostas por três unidades: a gema principal fértil e duas gemas secundárias (Figura 1). Cada componente da gema composta pode apresentar primórdios foliares e primórdios de inflorescência ou de gavinha (Morrison, 1991).

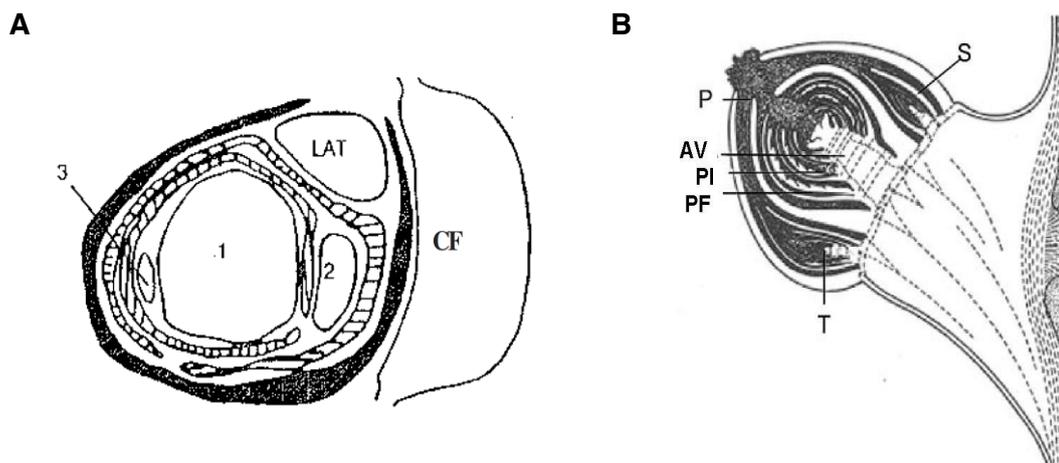


Figura 1. Detalhes de seções transversal (A) e longitudinal (B) de gema composta de videira. 1: gema primária; 2: gema secundária; 3: gema terciária; LAT: gema lateral, que origina o neto; AV: ápice vegetativo; PI: primórdio de inflorescência; PF: primórdio foliar. P: gema primária, S: secundária, T: terciária. (Adaptado de Sartorius, 1937).

Dependendo da cultivar de videira, a gema latente primária produz de 6 a 10 primórdios foliares, e até três primórdios de inflorescência, antes de tornar-se dormente no inverno. Gemas latentes secundárias apresentam crescimento limitado e produzem principalmente primórdios foliares (Srinivasan e Mullins, 1981).

### 2.3 Dormência em gemas

A dormência das gemas é um estado característico de plantas que lhes permite lidar com condições desfavoráveis do inverno (Fennell, 2004; Friend, et al. 2011; Rios et al. 2014).

Em clima temperado a dormência de plantas pode ser dividida em três estádios fisiológicos: paradormência, endodormência (ED) e ecodormência, os quais podem ser controlados geneticamente e ambientalmente. Terminada a diferenciação de cada gema se inicia a etapa denominada de paradormência, em que grande parte das gemas (em especial as basais) permanece em repouso, devido principalmente à dominância exercida pela gema apical e daquelas em crescimento (Lang, 1987).

No decorrer da estação, a capacidade de brotar vai se perdendo aos poucos, caracterizado pela desintegração da clorofila das células da epiderme,

mudando sua coloração para castanho claro a escuro, devido ao acúmulo de lignina e outros compostos fenólicos nas paredes celulares, quando se inicia a endodormência, a qual é estimulada pelo encurtamento do fotoperíodo e a diminuição das temperaturas (Pérez e Lira, 2005). Durante a endodormência apesar da planta não apresentar crescimento visível, as atividades metabólicas essenciais continuam a ocorrer com intensidade reduzida (Petri et al., 1996).

Uma característica constitutiva da endodormência é que, enquanto uma planta está nesse estado, a reativação do crescimento torna-se insensível a sinais promotores de crescimento. Como resultado, uma vez a endodormência estabelecida, o crescimento não será iniciado sob condições favoráveis a menos que esta seja terminada pela exposição a sinais de quebra de dormência que, em muitas árvores boreais e temperadas, incluem exposição prolongada a baixas temperaturas (Saure, 1985; Hannerz et al., 2003; Brunner et al., 2014). Uma vez que a endodormência seja quebrada, haverá a transição para a ecodormência, em que temperaturas relativamente quentes induzirão reativação do crescimento (Lang, 1987, Fu et al., 2015). Assim, em plantas como a videira, o fotoperíodo e temperatura são os dois principais sinais que controlam as principais transições no ciclo de atividade-dormência (Fennell e Hoover et al., 1991; Fennell e Mathiason, 2005; Fennell et al., 2015).

A indução e a saída da dormência são ambientalmente e geneticamente controladas sendo induzidas tanto pelo fotoperíodo quanto pela temperatura. A temperatura está ligada à mobilização dos açúcares solúveis, sendo que as baixas temperaturas são responsáveis pela indução da degradação do amido, convertendo-o em açúcares solúveis, os quais serão utilizados durante a retomada do crescimento, ou seja, na brotação das gemas (Bennett, 2002; Rubio et al, 2014).

A necessidade de temperaturas abaixo de 7°C situa-se entre 50 e 400 horas, variando de acordo com a cultivar. As variações de temperatura influenciam nos processos fisiológicos internos envolvidos na entrada e saída da endodormência que podem estar relacionados com fatores diversos ligados à anatomia, à fisiologia ou ao metabolismo da planta (Sousa, 1996; Bonhomme et al., 2000).

Em regiões com baixa ocorrência de frio, a endodormência é considerada um entrave para a produção econômica de fruteiras temperadas (Erez et al. 2000).

Assim, se faz necessário o uso da cianamida hidrogenada para indução da libertação de dormência (Pérez et al., 2008).

A ausência de período frio ou as flutuações de temperatura durante o inverno, que é característico em regiões tropicais, pode ocasionar brotações desuniformes para videira, requerendo a aplicação da cianamida hidrogenada para compensar artificialmente a falta de frio necessário e superar a dormência das gemas (Erez, 1987; Pérez et al., 2008; Pérez et al., 2009). Sendo assim, a liberação da dormência pode começar com a percepção de um sinal através da planta após a sua exposição ao frio ou a aplicação de substâncias para a quebra de dormência.

#### **2.4 Percepção de fotoperíodo e temperatura e indução de dormência em gemas de videiras**

O fotoperíodo, o comprimento do período de luz, que muda de acordo com a latitude geográfica de uma forma exatamente prevista durante a sucessão das estações, tornando-o uma fonte confiável de informação para o sincronismo de eventos de desenvolvimento nos organismos vivos. A época da floração é um dos processos mais importantes regulados pelo fotoperíodo, no entanto, uma grande variedade de outros processos como, o desenvolvimento da dormência de gemas, crescimento da folha, também estão sob regulação fotoperiódica (Kobayashi, 2008).

O fotoperíodo, juntamente ao fator temperatura, é visto como determinante para a entrada em dormência das frutíferas de clima temperado. A dormência na maioria das frutíferas temperadas é induzida por fotoperíodo curto e baixas temperaturas, pois a parada de crescimento em algumas espécies já se inicia no final do verão, antes de entrarem em endodormência no outono, e está possivelmente associada ao declínio do fotoperíodo nesta época (Fennell e Mathiason, 2005).

O primeiro sinal determinante da época de indução da endodormência é a redução do fotoperíodo (Fennell et al., 2004), sendo este fato responsável por importantes modificações, de ordem fisiológica e bioquímica na planta, relacionadas à aclimação ao frio e à obtenção de tolerância ao congelamento durante a dormência (Li et al., 2002, Arora et al., 2003). Essa é uma característica

importante de espécies perenes de clima temperado, pois a aclimação lhes permite sobreviver em condições climáticas desfavoráveis (Horvath et al., 2009).

Estudos relatam que a ED pode ser induzida exclusivamente por um fotoperíodo curto em certos genótipos *de Vitis* (Wake e Fennell, 2000; Kühn et al., 2009). Desse modo, foram caracterizados alguns sinais de mediação à indução de endodormência, embora os mecanismos através dos quais esses sinais são mediados ainda não tenham sido elucidados. Entretanto, foi observado que fotoperíodo é percebido nas folhas e que um sinal produzido é transmitido para o ápice (Turck et al., 2008).

Em *Vitis*, a entrada de gemas em ED não está associada à parada do crescimento vegetativo com formação de gema apical definida (*bud set*), como no modelo de planta perene lenhosa álamo (Jansson e Douglas, 2007). As gemas latentes, crescem na axila foliar e entram em ED depois de perceberem o sinal de fotoperíodo curto, enquanto a gema apical continua crescendo até chegarem as temperaturas mais baixas, quando posteriormente sofre abscisão (Morrison, 1991).

Embora importantes contribuições relacionadas ao fenômeno de dormência tenham sido alvo de pesquisa em diversos trabalhos, existem algumas lacunas não elucidadas (Wake e Fennell, 2000; Fennell et al., 2004; Allona et al., 2008; Dantas, 2014; Fennell et al., 2015; Rubio et al. (2016). Para isso, se faz necessário uma maior compreensão de todo o processo de sinalização, sua biologia celular, para esclarecer como de fato ocorre o processo de regulação da dormência. Este mecanismo de indução de dormência pode ser alcançado através de abordagens multidisciplinares (Arora et al., 2003).

## **2.5 Viticultura na região do Norte Fluminense**

Nos últimos anos, a possibilidade da produção de uvas em regiões conhecidas como não propícias ao desenvolvimento da viticultura tem revelado novas oportunidades de expansão da cultura. Essas oportunidades mostram desafios para a pesquisa com algumas cultivares de videiras em regiões até então, conhecidas como não produtoras.

Nas regiões vitícolas do mundo, o clima é fator determinante do potencial regional para a adaptação de variedades, essa nova situação da viticultura brasileira, marcada pela sua adaptabilidade aos mais diversos climas tem permitido

uma redistribuição geográfica da viticultura no Brasil, em especial com o incremento de novos estados e produtores. No estado do Rio de Janeiro, pesquisas mostraram viabilidade da viticultura na região, principalmente no norte do estado Fluminense (Murakami, 2002; Guimarães et al., 2006; Hespanhol, 2009; Stofel, 2012; Souza, 2013). A expansão do cultivo vem crescendo em alguns municípios desse estado, tais como: São Fidelis, Cardoso Moreira, Bom Jesus de Itabapoana, São José de Ubá, Cambuci, Varre Sai, Rio das Ostras, Carapebus e Campos dos Goytacazes.

Souza (2013) verificou em São Fidelis (RJ), que as variações climáticas intra-anuais, principalmente de temperatura e luminosidade ocorrentes durante os ciclos fenológicos de primavera e primavera/verão favorecem a melhor diferenciação das gemas, o que resulta no maior número de gemas férteis, com potencial para desenvolver inflorescências mais ramificadas e com maior número de flores, que poderá refletir na produtividade.

## **2.7 Fotossíntese em videira**

A fotossíntese é um dos processos mais importantes para a manutenção da vida no planeta. É uma etapa complexa na qual os vegetais produzem compostos orgânicos mediante matéria-prima inorgânica na presença de luz solar. A energia solar é utilizada durante a fotossíntese para oxidar a água, liberando oxigênio e reduzindo o gás carbônico para produção de compostos, principalmente açúcares para o crescimento e desenvolvimento das plantas (Havaux e Niyogi, 1999).

Em videiras, a fotossíntese máxima é alcançada quando as folhas atingem o tamanho máximo, que ocorre 30 a 40 dias após o seu desenvolvimento do ápice. Na maioria das vezes, esse processo permanece por duas a três semanas, diminuindo até o período de senescência da folha (Murakami, 2002; Bertamini e Nedunchezian, 2003).

Nas videiras, a atividade fotossintética total determina, muitas vezes, a sua produtividade, portanto há interesse em conhecer como os fatores ambientais, principalmente o clima, podem interferir nesta atividade. Há fatores externos como luz, temperatura, umidade do solo, estresse hídrico e fatores internos, tais como idade e número de folhas que afetam diretamente o processo fotossintético da

videira e, conseqüentemente a produção e a qualidade dos frutos (Assis et al., 1996).

A curva de resposta ótima para fotossíntese em folhas da videira ocorre em temperaturas entre 25 a 30 °C. Esta temperatura nem sempre é a ideal para desenvolvimento de todas as partes da planta, uma vez que a transmissão de carboidratos e o posterior metabolismo das raízes, pontos de crescimento e frutos, podem se dar melhor em temperaturas diferenciadas. Sabe-se que, a síntese de pigmentos vermelhos (antociânicos) na película das uvas acontece de forma mais acentuada em temperaturas que variam entre 15 e 20 °C (Assis et al., 1996).

O mecanismo de fixação de carbono no processo de fotossíntese ocorre pela carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato (RuBP, açúcar de 5 carbonos) pela enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase, a rubisco. A rubisco de forma competitiva também catalisa a oxigenação da RuBP, etapa inicial da fotorrespiração. Apesar da rubisco ter maior afinidade pelo CO<sub>2</sub> do que pelo O<sub>2</sub>, este último acontece em concentração cerca de 550 vezes maior que o primeiro, tornando a competição entre os dois substratos pela enzima um dos fatores determinantes da eficiência da fotossíntese (Griffin e Seemann, 1996). Acrescido a isso, nas temperaturas elevadas de regiões tropicais as perdas pela fotorrespiração podem ser bem maiores. O aumento na temperatura diminui a solubilidade dos gases, sendo que a temperatura afeta mais a solubilidade do CO<sub>2</sub> do que a do O<sub>2</sub>, o que favorece a fotorrespiração (Taiz et al., 2017).

A fotorrespiração recupera aproximadamente 75% do carbono perdido como fosfoglicerato que retorna para o ciclo de Calvin. Conseqüentemente, a fotorrespiração reduz a eficiência da fotossíntese, e aproximadamente uma em cada quatro moléculas de CO<sub>2</sub> que entra no cloroplasto é liberada de volta para a atmosfera (Düring, 1988, Bauwe et al., 2010). A função biológica da fotorrespiração ainda não é compreendida. Uma função possível poderia ser o uso de elétrons quando o suprimento de energia excede a demanda, como excesso de luz, quando os pigmentos fotossintéticos capturam mais fótons do que o ciclo de Calvin pode usar para fixar CO<sub>2</sub> ou durante as condições de seca (Apel e Hirt, 2004; Foyer et al., 2009; Lawlor e Cornic, 2002). A dissipação de elétrons excedentes substancialmente reduz uma potencial sobrecarga de energia que de outra forma danificaria a maquinaria fotossintética e levaria à fotoinibição (Takahashi e Badger, 2011).

O processo de fotoinibição das plantas é uma forma de estresse oxidativo, pois ocorre a produção de Espécies Reativas de Oxigênio (EROs). A concentração elevada de EROs é prejudicial à integridade e função das membranas celulares, uma vez que esses compostos podem reagir com ácidos graxos insaturados provocando o fenômeno de peroxidação dos lipídios e, assim, tornar a membrana celular mais fluída. Essas espécies reativas podem, ainda, inativar enzimas e degradar proteínas (Wise e Naylor, 1987), danificando o aparato fotossintético. Os mecanismos fotoprotetores envolvem o ciclo das xantofilas e das enzimas antioxidantes (Jiang et al., 2005).

## **2.8 Respiração em videira**

Como a fotossíntese, a respiração é também um processo fisiológico importante (Griffin e Seemann, 1996; Flexas et al., 2006; Crous et al., 2012). Nas plantas, a atividade respiratória é considerada o processo inverso da fotossíntese, em que a energia armazenada em compostos orgânicos (glicose, lipídios, proteínas) é liberada na forma de ATP (adenosina trifosfato). Vale ressaltar que, a importância da respiração está na obtenção de ATP para a célula, ou seja, é considerada como uma fonte de energia para a célula (Pes e Arenhardt, 2015).

É importante frisar que a respiração ocorre em todos os órgãos da planta (raiz, caule, folha, flor, fruto e semente). Em relação à fotossíntese, o diferencial é que ela ocorre somente nos tecidos que apresentam clorofila, enquanto a respiração acontece nos tecidos não clorofilados e também nos clorofilados, quando esses permanecem na ausência de luz (Pes e Arenhardt, 2015).

Existem fatores que influenciam no processo de respiração da planta como temperatura e oxigênio, sendo a temperatura um dos principais fatores que afetam a respiração. Sempre que há elevação de temperatura, a respiração também é aumentada (Floss, 2006). Porém, este fato ocorre em temperaturas de até 50°C aproximadamente. Nessas condições, começa a ocorrer danos às enzimas respiratórias, inibindo o processo e diminuindo a produtividade. Portanto, é importante saber que, a máxima respiração geralmente é atingida em temperaturas entre 35°C e 45°C (Pes e Arenhardt, 2015).

O crescimento não é possível sem a respiração, porém ela consome parte do carbono que poderia ser usado para “construir” o corpo da planta. Então, a

quantidade líquida de carbono acumulado na biomassa de uma videira durante uma estação de crescimento é igual a quantidade total de carbono fixado na fotossíntese menos o que é "perdido na respiração". A respiração pode consumir uma porção significativa (30-80%) do carbono fotossinteticamente fixado a cada dia, além das perdas devido à fotorrespiração, e libera grandes quantidades de CO<sub>2</sub> de volta para a atmosfera (Amthor, 2000; Atkin e Tjoelker, 2003; Atkin et al., 2005).

A videira mantém a respiração a uma taxa de aproximadamente 5 a 10% da taxa de fotossíntese. Contudo, todos os tecidos vegetais, sejam eles fotossintéticos ou não, respiram e fazem isso 24 horas por dia. Pelo menos os ramos verdes e, em um grau muito menor, os órgãos maduros mais antigos (especialmente aqueles com a casca interna relativamente rica em clorofila) são capazes de refixar pela fotossíntese parte do CO<sub>2</sub> perdido, contribuindo assim para o seu próprio custo de construção e manutenção (Kriedemann e Buttrose, 1971; Pfanz, 2008; Palliotti et al., 2010).

Outra questão relacionada à taxa de respiração é que espécies vigorosas, ao invés de terem maiores taxas fotossintéticas, frequentemente respiram em proporção menor, do que espécies de crescimento lento; isto é a relação respiração/fotossíntese é menor em espécies vigorosas (Loveys et al., 2002).

As taxas de respiração variam também com a idade da planta e diferem de um órgão para outro, dependendo da disponibilidade de substratos de carbono, estágio de desenvolvimento e temperatura. Por exemplo, um aumento temporário de 10 °C na temperatura conduz normalmente a, pelo menos, o dobro da taxa respiratória e esse fator é particularmente importante em regiões tropicais, em que se observam altas temperaturas ao longo do ano. Videiras perdem aproximadamente um terço de seu fotossintato diário para a respiração, e essa perda aumenta em plantas mais velhas, porque a quantidade de tecido não fotossintético (por exemplo, tronco e raízes) aumenta (Keller, 2015).

## **2.9 Balanço de carbono foliar**

O principal e mais eficiente mecanismo de sequestro de carbono é a fotossíntese (Buckeridge e Aidar, 2002). Ainda que a eficiência de transformação da energia solar em biomassa seja de cerca de 6% (Miyamoto, 1997), a fotossíntese constitui um dos mecanismos mais eficazes de produção de energia

no planeta. Neste contexto, a construção de estudos sobre a fotossíntese e a formação e degradação de carboidratos servem como elementos fundamentais para o desenvolvimento de sistemas de sequestro de carbono mais eficientes.

Em relação às videiras, a *Vitis vinifera* L. é uma planta perene que se torna madura em 4 ou 5 anos e mantém-se economicamente produtiva por mais de 50 anos. Os carboidratos produzidos nas folhas são translocados pela planta aos tecidos em crescimento que precisam desta fonte de energia. A maior parte desses carboidratos é utilizada na respiração da planta e na produção dos frutos (Coelho, 2013).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### **3.1 Experimento 1: Mudanças morfológicas em cultivares de *Vitis* em resposta ao fotoperíodo natural e temperatura em região tropical de baixa latitude**

##### **3.1.1 Caracterização da área experimental e material vegetal**

O experimento foi conduzido em casa de vegetação (21°45' 39,44" S, 41°17' 20,67" W) na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), na cidade de Campos dos Goytacazes, RJ, localizada a uma altitude de 11 m do nível do mar, no período de janeiro a junho de 2017. Segundo a classificação de Köppen-Geiger (1936), o clima da região é tropical úmido (Aw), verão chuvoso, com estação seca no inverno e temperatura do mês mais frio superior a 18° C.

As cultivares utilizadas foram da espécie *Vitis labruscana* (Niágara Rosada) e *Vitis vinifera* (Chardonnay), enxertadas sob o porta-enxerto IAC-572, sendo conduzido um ramo por planta, em vasos com capacidade de 25 L, composto por uma mistura de solo, areia e esterco na proporção de 1:1:1, com espaçamento entre linhas (0,92 m) e entre plantas (0,38 m), conduzido no sistema espaldeira, em uma área de 60 m<sup>2</sup> (Figura 2).



Figura 2. Visão geral do experimento instalado em casa de vegetação na unidade de apoio à pesquisa (UAP) da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF).

A poda foi realizada em 16 de janeiro de 2017 para avaliação das plantas sob fotoperíodo decrescente (FD) e 30 de junho de 2017 para o período de avaliação das plantas sob fotoperíodo crescente (FC). Em seguida, para uniformizar as brotações, logo após cada poda, foi aplicada nas gemas uma solução de cianamida hidrogenada (DORMEX®) em 5%.

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, com dois tratamentos (Cultivares) e 7 repetições, cada planta foi considerada como uma unidade experimental.

A adubação de manutenção foi realizada de acordo com a análise de solo e foram feitos controles preventivos de pragas e doenças.

O sistema de irrigação utilizado foi do tipo gotejamento, utilizando um gotejador PCJ (tipo botão) por vaso, com vazão de  $4 \text{ L h}^{-1}$ . O manejo da irrigação realizado foi baseado na estimativa da evapotranspiração da cultura (ETc). Os

dados climáticos foram obtidos em uma estação meteorológica portátil WatchDog® (Spectrum Technologies, USA) instalada dentro da casa de vegetação, programada para coletar a cada 15 min.

### **3.1.2 Medidas do comprimento dos ramos**

O comprimento foi acompanhado por meio de medições com fita métrica, em um ramo por planta sendo os dados coletados semanalmente.

### **3.1.3 Número de nós**

A quantificação foi realizada contando o número de nós do ramo a partir da base, sendo os dados coletados semanalmente.

### **3.1.4 Emissão de netos**

Foram contados no decorrer do experimento a emissão de netos (ramos laterais) nas axilas foliares do ramo. Foram considerados na contagem apenas netos que continham pelo menos uma folha expandida.

### **3.1.5 Acompanhamento da formação da periderme do ramo**

O desenvolvimento da periderme foi determinado como descrito por Fennell e Hoover (1991), visualizando a progressão do escurecimento externo do ramo, e quantificando o número de entrenós marrons a partir da base do ramo. Os valores foram expressos em porcentagem de entrenós com formação de periderme, sendo a quantificação realizada apenas quando o entrenó estava completamente marrom.

### **3.1.6 Acompanhamento da abscisão da gema apical**

O acompanhamento foi feito ao longo do ciclo, monitorando a ocorrência da abscisão da gema apical nos ramos.

### 3.1.7 Dados climáticos

Os dados de temperatura e umidade relativa do ar referentes ao primeiro (FD- janeiro a junho de 2017) e segundo ciclo (FC- junho a dezembro de 2017) se encontram na Figura 3 e 4, respectivamente.

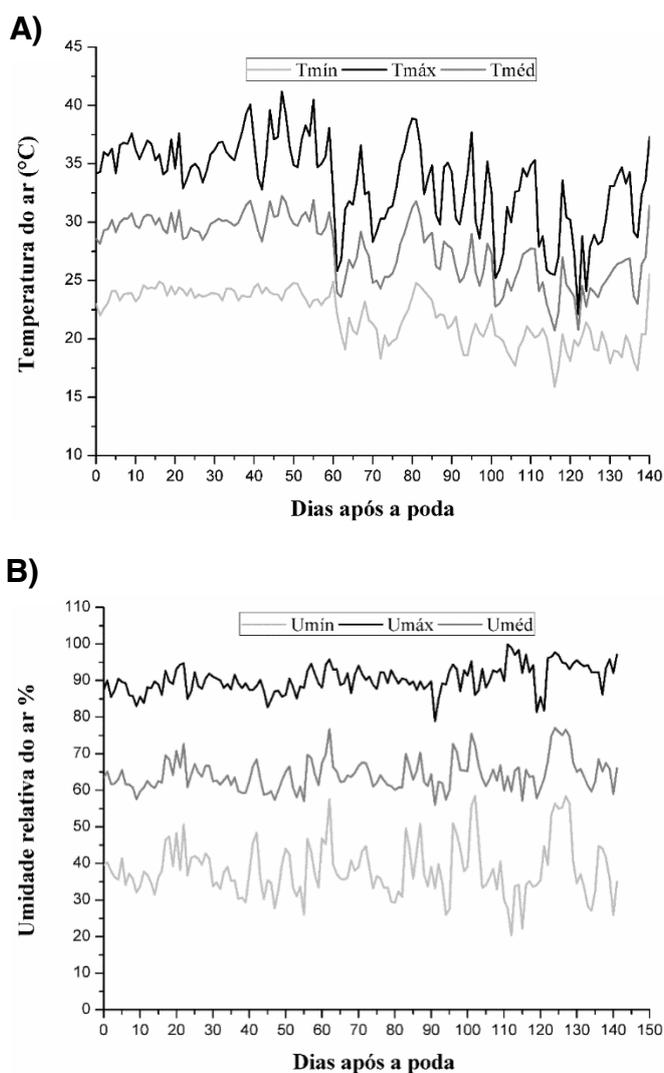


Figura 3. Temperatura do ar (A) ( $T_{ar}$ , °C), umidade relativa do ar (B) ( $U_{ar}$ , %) no interior da casa de vegetação durante o ciclo da videira com fotoperíodo decrescente (FD) (janeiro a junho de 2017).

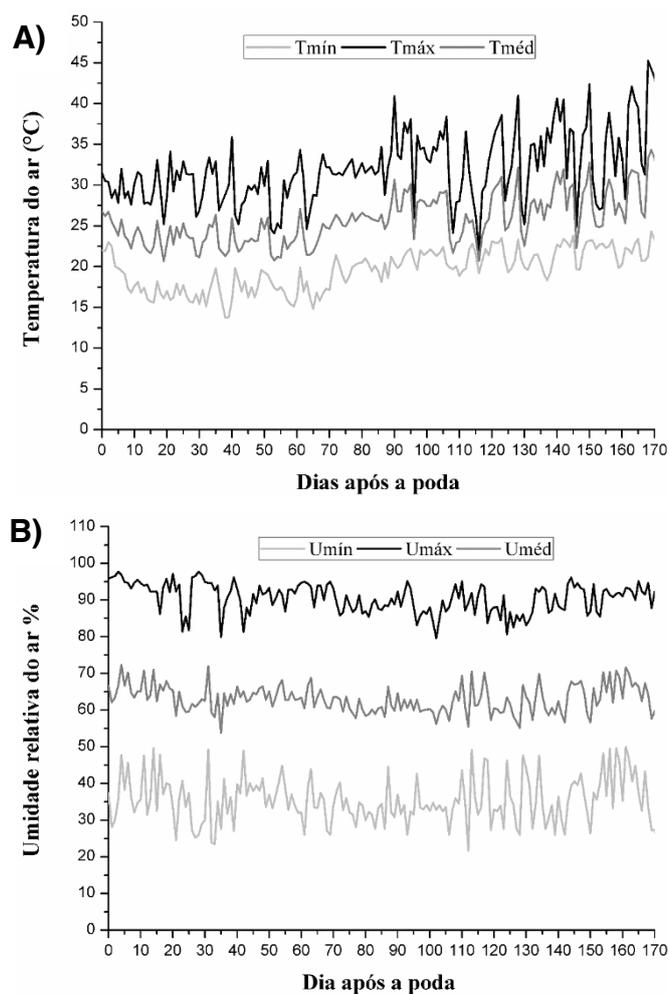


Figura 4. Temperatura do ar (A) ( $T_{ar}$ , °C), umidade relativa do ar (B) ( $U_{ar}$ , %) no interior da casa de vegetação durante o ciclo da videira com fotoperíodo crescente (FC) (junho a dezembro de 2017).

Os dados de fotoperíodo em relação aos dias após a poda (DAP) para cada ciclo avaliado estão expostos nas figuras 5A, (FD) janeiro a junho e 5B, (FC) julho a dezembro.

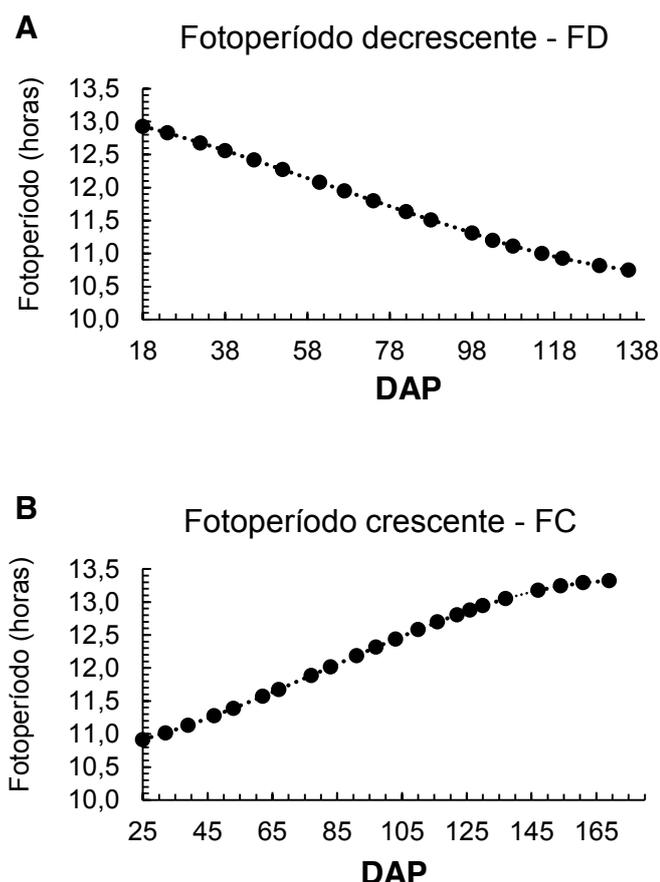


Figura 5. Valores de fotoperíodo em relação aos dias após a poda em A) Ciclo de fotoperíodo decrescente - FD (janeiro a junho de 2017) e B) Ciclo de fotoperíodo crescente – FC (julho a dezembro de 2017); DAP: Dias Após a poda.

### 3.1.8 Delineamento experimental e análise estatística

O estudo foi conduzido seguindo o delineamento experimental inteiramente casualizado, com sete repetições, sendo cada planta considerada uma unidade experimental. Foram avaliados dois ciclos consecutivos, porém, em razão das diferenças entre as datas de coletas nos dois ciclos, decorrentes da fenologia da planta em condições climáticas específicas de cada período, os dados foram submetidos a análises estatísticas separadamente. No estudo, os tratamentos corresponderam ao número de dias após a poda, das duas cultivares de videiras (Niágara Rosada e Chardonnay), em cada ciclo. Os dados foram submetidos às análises de variância e, as diferenças estatisticamente significativas foram interpretadas por meio de regressão, utilizando o programa computacional

ASSISTAT 7.0 BETA.

Foram calculados os incrementos de cada variável estudada (comprimento do ramo, número de nós, emissão de netos) e as médias dos incrementos de cada variável foram submetidas ao teste de Tuckey com 5% de probabilidade.

Os dados foram também submetidos a análises por técnicas de estatística multivariada utilizando-se as análises: Componentes Principais (ACP) e fatorial (AF). A AF foi realizada utilizando-se a análise de componentes principais (ACP) como método de extração. Os eixos foram rotacionados pelo método Varimax e estabeleceu-se para este estudo o valor de 0,70 para cargas fatoriais significativas.

As análises estatísticas dos dados por técnicas multivariadas foram realizadas com o auxílio do software estatístico STATISTICA 5.0 (Statsoft, 1995).

### **3.2 Experimento 2: Balanço de carbono foliar em videiras: *Vitis labruscana* e *Vitis vinifera* em região tropical de baixa latitude**

#### **3.2.1 Caracterização da área experimental e material vegetal**

O experimento foi conduzido na mesma casa de vegetação e com as mesmas cultivares descritas no experimento 1. A poda foi realizada em 8 de janeiro de 2018. Em seguida, para uniformizar as brotações, logo após a poda, foi aplicada nas gemas uma solução de cianamida hidrogenada (DORMEX®) em 5%. O início das avaliações ocorreu em 8 de fevereiro de 2018. Os detalhes de cada avaliação serão descritos a seguir.

#### **3.2.2 Resposta da taxa fotossintética líquida (A)**

Foram utilizadas duas cultivares de videira anteriormente descritas, 'Niágara Rosada' e 'Chardonnay'. Aos 12 (DAP), foi escolhida uma folha jovem de cada cultivar, e nesta folha foram realizadas as medições das trocas gasosas, quando foi observada a estabilização do seu crescimento aos (45 DAP). Foi realizada uma única medida para as duas cultivares analisadas, entre 8:00h e 11:30h da manhã.

A determinação das curvas de resposta à luz da taxa fotossintética líquida atual ( $A_{net}$ ), foi realizada utilizando o analisador de gás infravermelho-IRGA 6400

LI-COR (LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA), como descrito em Shapiro et al. (2004), levando em consideração as precauções relatadas por Pons e Welschen (2002). Um controlador de injeção de CO<sub>2</sub> foi utilizado para manter uma concentração constante de CO<sub>2</sub> ([CO<sub>2</sub>]) de 400ppm na câmara do IRGA, o qual tem uma área de análise de 6 cm<sup>2</sup> e é equipado com uma fonte de luz vermelho-azul (6400-02B) emitida por meio de diodos emissores de luz (LED's).

### 3.2.3 Respiração na luz e no escuro

A taxa de respiração no escuro foi determinada com o valor de  $A_{net}$  a 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de PPFD (*Photosynthetic Photon Flux Density*). A taxa de respiração à luz foi estimada utilizando o método originalmente descrito por Kok (1948), como o intercepto do eixo y de uma regressão linear de primeira ordem ajustada para relações  $A_{net}$  versus PPFD para as mensurações feitas entre 25-65  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de PPFD.

Todos os dados de trocas gasosas foram corrigidos em função do aumento das concentrações de CO<sub>2</sub> intercelular ( $C_i$ ) com a diminuição da irradiância, que pode resultar em taxas reduzidas de fotorrespiração e aumento das taxas de carboxilação (Villar et al., 1994). A correção foi aplicada ajustando a respiração na luz por meio da interação e assim minimizando o intercepto do transporte de elétrons fotossintéticos ( $J$ ) como uma função da irradiância (Kirschbaum e Farquhar, 1987). O parâmetro ( $J$ ) foi calculado de acordo com Farquhar e Von Caemmerer (1982):

$$J = \frac{[(4(A_{net} + R_{luz}))](C_i + 2\Gamma^*)}{(C_i - \Gamma^*)} \quad (\text{Eq. 1})$$

Em que  $\Gamma^*$  representa o ponto de compensação de CO<sub>2</sub>, na ausência da respiração na luz (Von Caemmerer e Farquhar, 1981). As taxas de oxigenação e carboxilação pela Rubisco ( $V_o$  e  $V_c$ , respectivamente) foram calculadas de acordo com Farquhar e von Caemmerer (1982):

$$V_c = \frac{1}{3} \left[ \left( \frac{J}{4} \right) + 2(A_{net} + R_{luz}) \right] \quad \text{e} \quad (\text{Eq. 2})$$

$$V_o = \frac{2}{3} \left[ \left( \frac{J}{4} \right) - (A_{net} + R_{luz}) \right] \quad (Eq. 3)$$

Os efeitos da variação atmosférica [O<sub>2</sub>] ou [CO<sub>2</sub>] sobre a oxigenação (V<sub>o</sub>) e carboxilação (V<sub>c</sub>) em luz saturante foram calculados igualmente de acordo com Farquhar e von Caemmerer (1982):

$$V_c = \frac{[CO_2]V_{cmax}}{[CO_2] + K_c \left( 1 + \frac{[O_2]}{K_o} \right)} \quad e \quad (Eq. 4)$$

$$V_o = \frac{[O_2]V_{omax}}{[O_2] + K_o \left( 1 + \frac{[CO_2]}{K_c} \right)} \quad (Eq. 5)$$

Nas equações 2 e 3 foram utilizadas as constantes cinéticas da Rubisco (K<sub>c</sub>, k<sub>o</sub> e V<sub>omax</sub> / V<sub>cmax</sub>) previamente determinadas por Bernacchi et al. (2002), e calculadas como V<sub>cmax</sub>:

$$V_{cmax} = \frac{A_{net} - R_{luz}}{\frac{[CO_2] - \Gamma^*}{[CO_2] + K_c \left( 1 + \frac{[O_2]}{K_c} \right)}} \quad (Eq. 6)$$

Γ\* (o ponto de compensação de CO<sub>2</sub>, na ausência de respiração na luz), depende do fator de especificidade da Rubisco, e a pressão parcial de O<sub>2</sub> foi calculada de acordo com Von Caemmerer e Farquhar (1981):

$$\Gamma^* = \frac{0.5V_{omax}K_c[O_2]}{V_{cmax}K_o} \quad (Eq. 7)$$

Para os cálculos descritos acima, foi utilizado o valor para especificidade da Rubisco descrito por Cousins et al. (2010), a uma concentração de O<sub>2</sub> ambiente e a função de resposta para temperatura descrita por Brooks e Farquhar (1985) para calcular o Γ\*.

Foram utilizados os valores V<sub>o</sub>, V<sub>c</sub>, A<sub>net</sub> e C<sub>i</sub> a 1500 de luz. A intensidade de inibição da respiração pela luz foi determinada pela razão R<sub>luz</sub>/R<sub>escuro</sub> (R<sub>L</sub>/R<sub>E</sub>). Durante as avaliações das trocas gasosas, as variáveis microclimáticas no interior da câmara do IRGA foram 30°C para a temperatura do bloco; 300 mols s<sup>-2</sup> para o fluxo; 30% para a umidade relativa e 400 µL L<sup>-1</sup> para a concentração de CO<sub>2</sub>.

### 3.2.4 Balanço de carbono

O balanço de carbono foliar (BCF) foi estimado por meio da equação:

$$BCF = \frac{A_{net}}{(R_{escuro} + R_{Luz})} \quad (eq. 8)$$

### 3.2.5 Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental utilizado no experimento foi em DIC (Delineamento Inteiramente Casualizado), sendo duas cultivares de videiras (Niágara e Chardonnay). Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias submetidas ao teste Tukey com 5% de probabilidade. A análise estatística foi feita com o software ASSISTAT 7.0 BETA.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Experimento 1 - Mudanças morfológicas em cultivares de *Vitis* em resposta ao fotoperíodo natural e temperatura em região tropical de baixa latitude

#### 5.1.1 Comprimento do ramo

Em relação ao comprimento do ramo, tanto as plantas de 'Niágara Rosada' como as de 'Chardonnay' apresentaram respostas distintas nos dois períodos avaliados, ciclo com fotoperíodo decrescente (FD) e fotoperíodo crescente (FC). Em ambas as cultivares, no ciclo FD o início de crescimento deu-se aos 18 dias após a poda (DAP) e estabilizou aos 103 DAP em 'Niágara Rosada' (Figura 6A) e aos 88 DAP em 'Chardonnay' (Figura 6B).

Durante o ciclo FC, ambas as cultivares apresentaram resposta tardia no início do seu desenvolvimento, exibindo brotações desuniformes. Neste ciclo, a cultivar Niágara Rosada iniciou o seu desenvolvimento apenas aos 32 DAP (Figura 6A) e a 'Chardonnay' aos 25 DAP (Figura 6B). A partir dos 77 DAP em 'Niágara Rosada' o crescimento foi linear até a sua estabilização, que ocorreu aos 154 DAP (Figura 6A), enquanto em 'Chardonnay' o crescimento foi progressivo e até o final do período de avaliação, aos 169 DAP, não houve estabilização do crescimento (Figura 6B).

O comprimento dos ramos de 'Niágara Rosada' cultivadas sob fotoperíodo natural teve crescimento mais acentuado durante a fase inicial de desenvolvimento

e estabilização mais precoce durante o decréscimo do fotoperíodo, quando comparado sua resposta ao ciclo FC (Figura 6A).

As plantas de 'Niágara Rosada', apesar de apresentarem respostas diferenciadas nos ciclos FC e FD, não foi observada diferença significativa entre os dois ciclos em relação ao incremento (I) no comprimento do ramo (Figura 6A). Já em 'Chardonnay', houve maior incremento (I) no comprimento do ramo em plantas crescendo sob FC quando comparado ao ciclo FD (Figura 6B).

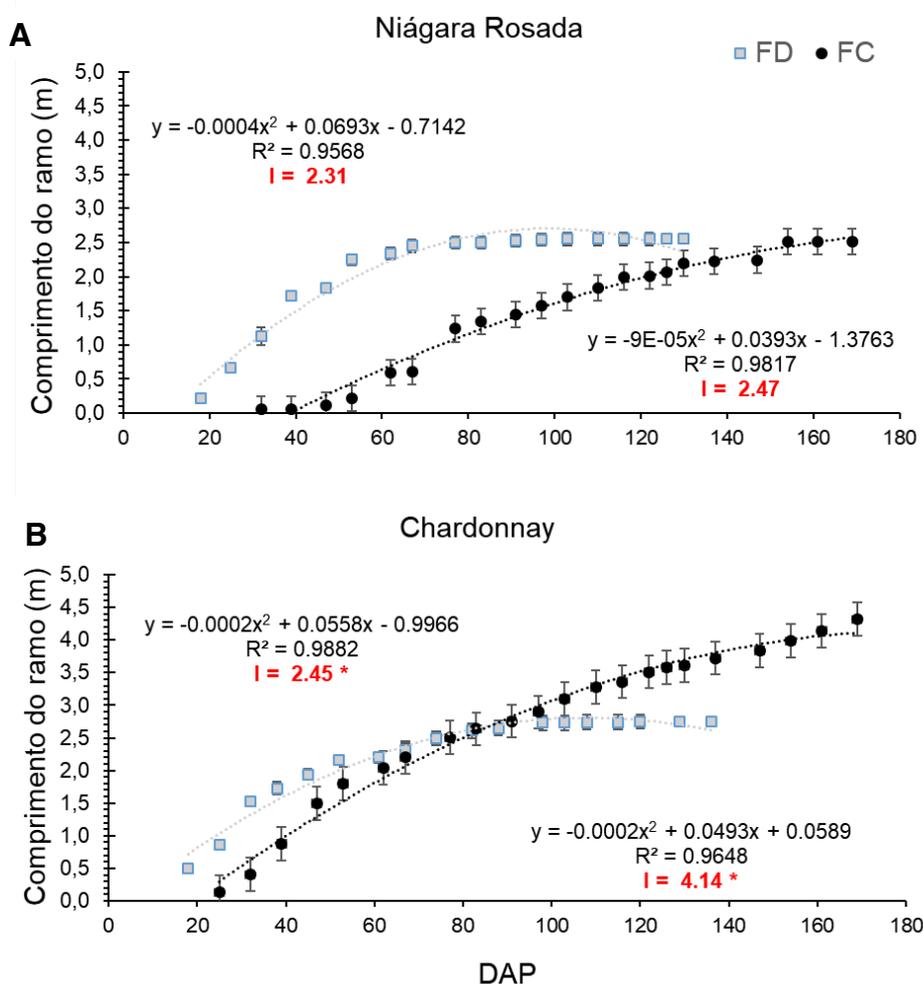


Figura 6. Comprimento do ramo (m) e dias após a poda (DAP) durante o ciclo fenológico de janeiro a junho de 2017 (FD- fotoperíodo decrescente) e de julho a dezembro de 2017 (FC- fotoperíodo crescente) das cultivares A) 'Niágara Rosada' e B) 'Chardonnay'. Foi utilizada equação de regressão polinomial para apresentar o comportamento das cultivares ao longo dos ciclos e feita a diferença do crescimento por incremento (I). \*médias significativamente diferentes pelo teste de Tuckey com 5% de probabilidade.

### 5.1.2 Número de nós

A emissão de nós apresentou um padrão similar ao comprimento dos ramos, tanto em ciclo FD como em FC, para ambas as cultivares. No ciclo FD a emissão ocorreu após 18 (DAP) para ambas as cultivares e a emissão foi mais acentuada no início do ciclo e sua estabilização foi observada aos 103 DAP em 'Niágara Rosada' (Figura 7A) e aos 108 DAP em 'Chardonnay' (Figura 7B). No ciclo FC, esta só foi observada após 32 DAP em 'Niágara Rosada' e aos 25 DAP em 'Chardonnay' e a estabilização na emissão de nós ocorreu aos 147 DAP em 'Niágara Rosada', enquanto em 'Chardonnay' até os 169 DAP não houve estabilização na emissão de novos nós (Figuras 7A e 7B).

No ciclo FC apesar de ambas cultivares terem apresentado inicialmente emissões de nós mais tardias e desuniformes, em 'Niágara Rosada' não foi observada nenhuma diferença significativa nos incrementos de nós entre os dois períodos analisados (Figura 7A), no entanto em 'Chardonnay' sob FC houve maior incremento de nós (Figura 7B).

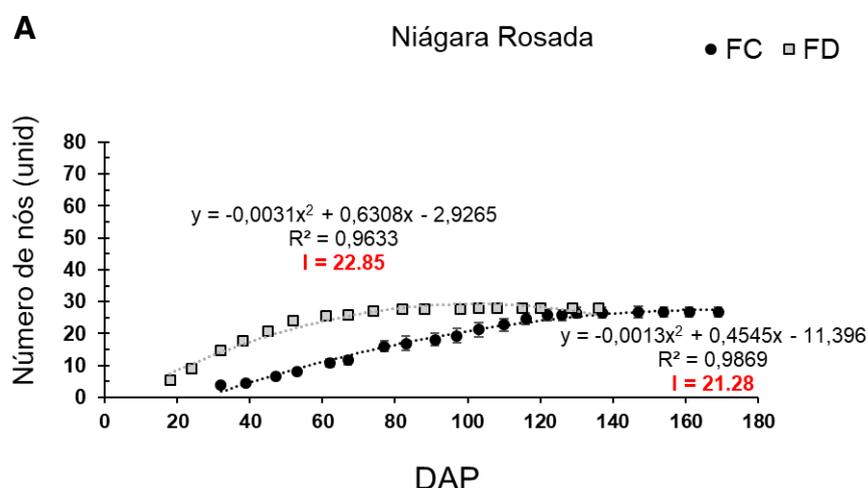


Figura 7. Número de nós e dias após a poda (DAP) durante o ciclo fenológico de janeiro a junho de 2017 (FD- fotoperíodo decrescente) e de julho a dezembro de 2017 (FC- fotoperíodo crescente) das cultivares A) 'Niágara Rosada' e B) 'Chardonnay'. Foi utilizada equação de regressão polinomial para apresentar o comportamento das cultivares ao longo dos ciclos e feita a diferença do crescimento por incremento (I) \* médias significativamente diferentes pelo teste de Tuckey com 5% de probabilidade.

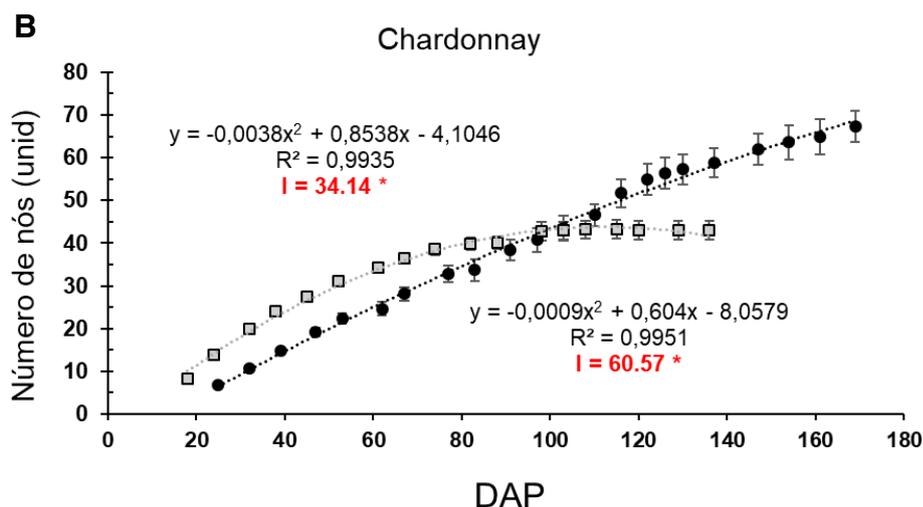


Figura 7, cont.

### 5.1.3 Número de netos

A emissão de netos para o ciclo FD nas duas cultivares ocorreu após 18 DAP. As emissões ocorreram de forma mais acentuada no início do ciclo e a estabilização na emissão de netos foi observada aos 103 DAP em 'Niágara Rosada' (Figura 8A) e em 'Chardonnay' ocorreu aos 108 DAP (Figura 8B).

Durante o ciclo FC a emissão de netos iniciou-se apenas aos 39 DAP em 'Niágara Rosada' e a estabilização da emissão de netos foi observada aos 154 DAP (Figura 8A). Enquanto em Chardonnay as emissões iniciaram aos 25 DAP, não ocorrendo estabilização até os 169 DAP (Figura 8B).

Não foi observada diferença significativa no incremento da emissão de netos para os dois ciclos avaliados em 'Niágara Rosada' (Figura 8A), porém em 'Chardonnay' houve maior incremento no ciclo FC (Figura 8B).

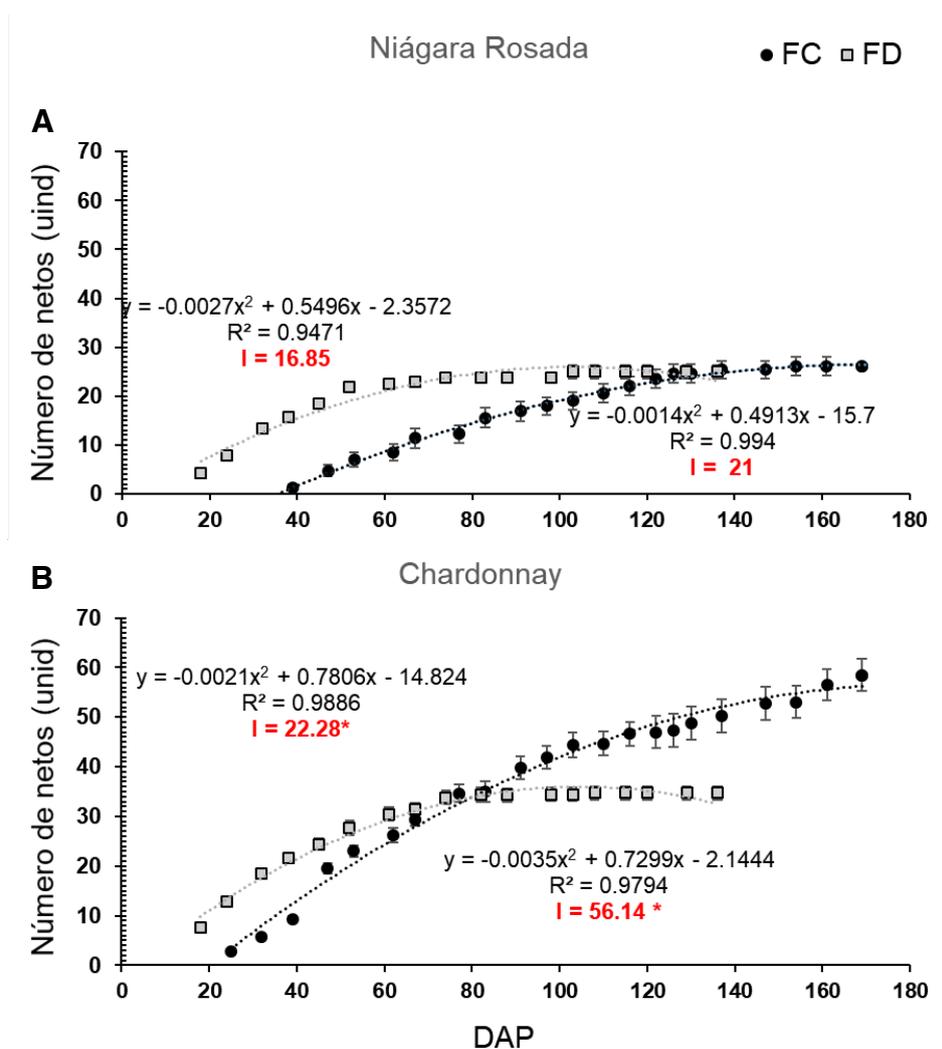


Figura 8. Número de netos e dias após a poda (DAP) durante o ciclo fenológico de janeiro a junho de 2017 (FD- fotoperíodo decrescente) e de julho a dezembro de 2017 (FC- fotoperíodo crescente). Foi utilizada equação de regressão polinomial para apresentar o comportamento das cultivares A) 'Niágara Rosada' e B) 'Chardonnay'. Foi utilizada equação de regressão polinomial para apresentar o comportamento das cultivares ao longo dos ciclos e feita a diferença do crescimento por incremento (**I**) \* médias significativamente diferentes pelo teste de Tuckey com 5% de probabilidade.

#### 5.1.4 Formação de periderme

O início da formação da periderme nos ramos de 'Niágara Rosada' foi observado no ciclo FD a partir dos 67 DAP, enquanto no ciclo FC o início da formação foi mais tardio, aos 91 DAP. No ciclo FC a formação de periderme ocorreu

de forma mais lenta, desuniforme e em menor percentual (63%), ao fim do ciclo, do que o observado no ciclo FD, com cerca de 79% da periderme formada (Figura 9A).

Em Chardonnay o início da formação da periderme nos ramos no ciclo FD foi observado a partir dos 61 DAP e em FC o início da formação ocorreu aos 77 DAP. A progressão da periderme dessa cultivar durante o ciclo FC ocorreu de forma mais lenta, mantendo a uniformidade e com percentual 86,8% ao final da avaliação, aos 169 DAP e, quando observado o ciclo FD, a progressão foi mais rápida atingindo 87,6% de periderme formada ao final da avaliação, aos 136 DAP (Figura 9B).

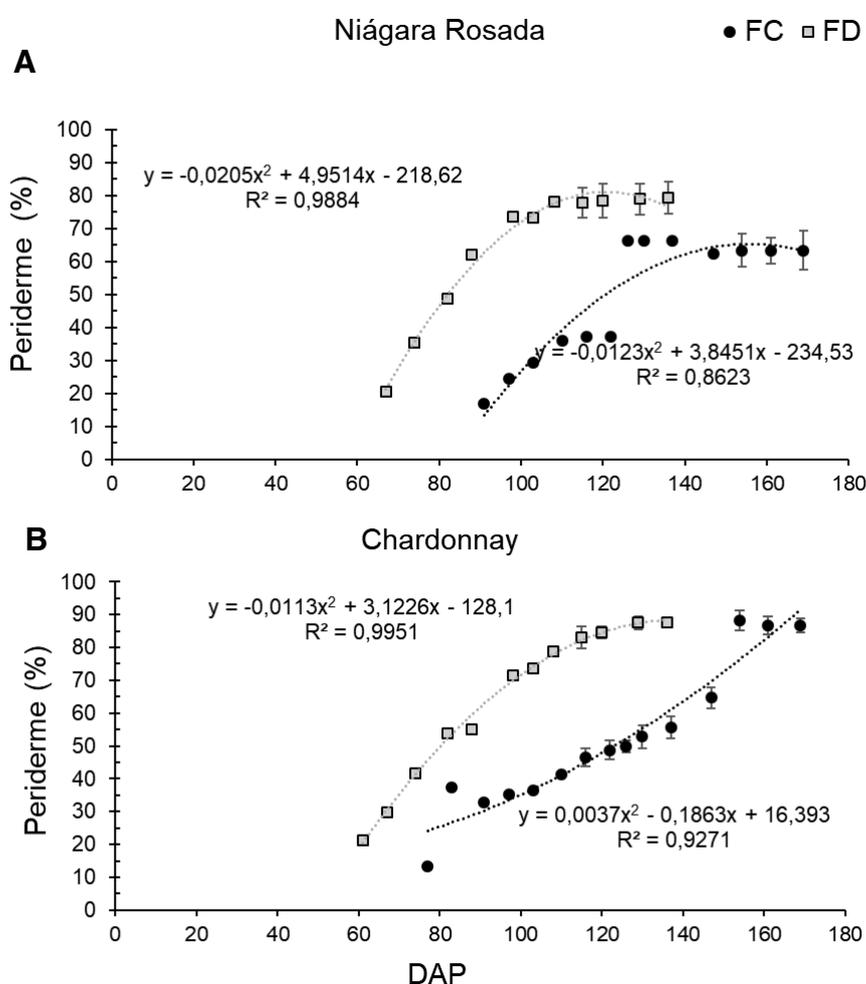


Figura 9. Porcentagem de periderme e dias após a poda (DAP) durante o ciclo fenológico de janeiro a junho de 2017 (FD- fotoperíodo decrescente) e de julho a dezembro de 2017 (FC- fotoperíodo crescente) das cultivares A) 'Niágara Rosada' e B) 'Chardonnay'. Foi utilizada equação de regressão polinomial para apresentar o comportamento das cultivares ao longo dos ciclos.

### 5.1.5 Abscisão do meristema apical

Em ‘Niágara Rosada’ as primeiras abscisões no ciclo FD foram observadas aos 98 DAP, chegando aos 100% dos meristemas abscindidos aos 136 DAP. Para o ciclo FC, as primeiras abscisões foram observadas inicialmente aos 103 DAP. Neste período, até o final da avaliação, aos 169 DAP, as abscisões dos meristemas apicais chegaram a 75% (Figura 10A).

Em ‘Chardonnay’, durante o ciclo FD a abscisão dos meristemas apicais ocorreu aos 82 DAP e chegou a 100% ao final das avaliações, aos 136 DAP. No entanto, essa cultivar não apresentou queda dos meristemas apicais durante o ciclo FC (Figura 10B).

Uma observação curiosa que deve ser destacada, foi que em ambas as cultivares não ocorreu senescência foliar concomitante à abscisão do meristema apical, como é comum acontecer em regiões de clima temperado. Observou-se que durante a “queda das ponteiros” (abscisão do meristema apical da parte aérea) as folhas dos ramos ainda exibiam coloração verde (Figuras 11A e 11B).

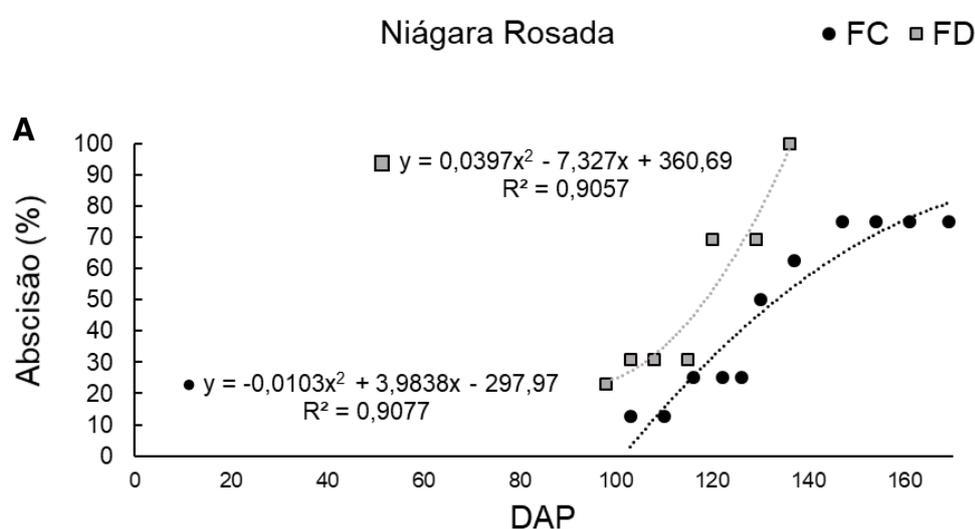


Figura 10. Abscisão do meristema apical em dias após a poda (DAP) durante o ciclo vegetativo de janeiro a junho de 2017 (fotoperíodo decrescente) e de julho a dezembro de 2017 (fotoperíodo crescente) das cultivares A) ‘Niágara Rosada’ e B) ‘Chardonnay’. Foi utilizada equação de regressão polinomial para apresentar o comportamento das cultivares ao longo dos ciclos.

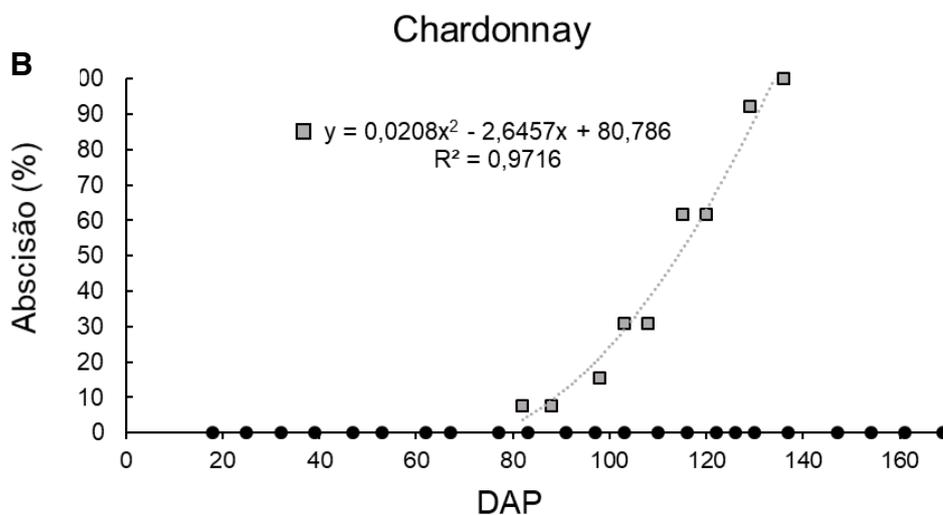


Figura 10, Cont.

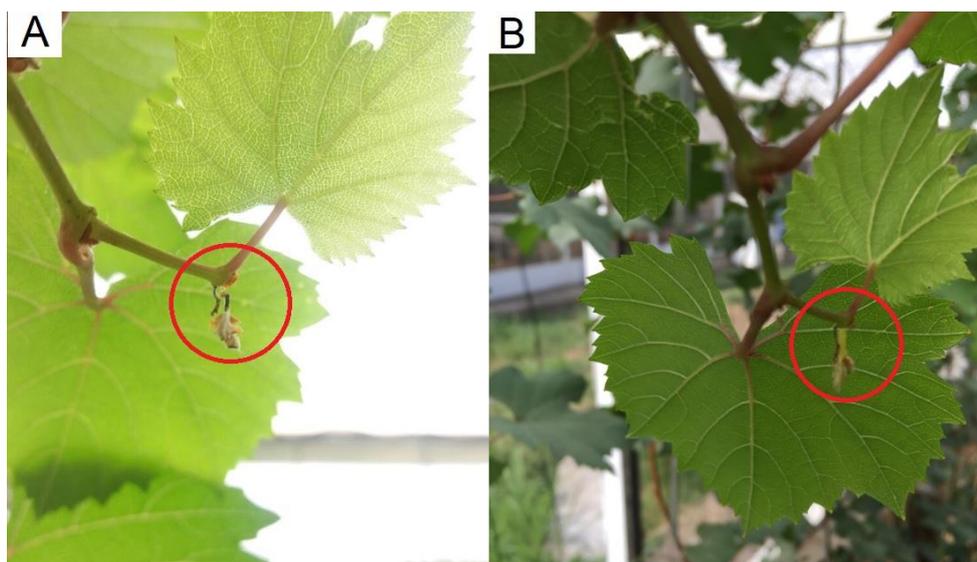


Figura 11. Abscisão do meristema apical. A) 'Niágara Rosada' e B) 'Chardonnay'.

### 5.1.6 Correlação linear entre as variáveis morfológicas e climáticas

Os valores dos coeficientes de correlação entre as variáveis morfológicas e as variáveis climáticas nos dois ciclos fenológicos de 'Niágara Rosada' e 'Chardonnay' estão apresentados na Tabela 1.

Observam-se correlações negativas significativas entre as variáveis morfológicas comprimento do ramo, número de nós, netos e periderme, das duas cultivares e as variáveis climáticas fotoperíodo e temperaturas máxima e mínima, durante o ciclo FD. Dentre essas o fotoperíodo foi a variável que apresentou maiores correlações com as variáveis morfológicas, enquanto a amplitude térmica não apresentou correlações significativas (Tabela 1).

Já no ciclo FC ocorreu o oposto do observado em FD, houve correlações positivas significativas entre as variáveis morfológicas comprimento do ramo, número de nós, netos e periderme das duas cultivares e as variáveis climáticas fotoperíodo e temperaturas máxima e mínima, sendo as maiores correlações observadas entre as variáveis morfológicas e a temperatura mínima. Neste ciclo também não houve correlações significativas entre as variáveis morfológicas e a amplitude térmica (Tabela 1).

Tabela 1. Coeficiente de Correlação de Pearson entre as variáveis morfológicas e variáveis climáticas em dois ciclos fenológicos de 'Niágara Rosada' e 'Chardonnay'

		Variáveis morfológicas	Variáveis climáticas			
			FOT	Tmáx	Tmín	Amp
<b>'Niágara Rosada'</b>	Ciclo FD	Comprimento (cm)	-0,83	-0,50	-0,64	0,12
		Número de nós (unid.)	-0,85	-0,52	-0,67	0,12
		Número de netos (unid.)	-0,85	-0,53	-0,67	0,13
		Periderme (unid.)*	-0,95	-0,76	-0,87	0,30
	Ciclo FC	Comprimento (cm)	0,76	0,76	0,92	0,05
		Número de nós (unid.)	0,75	0,73	0,91	0,01
		Número de netos (unid.)	0,75	0,73	0,90	0,02
		Periderme (unid.)*	0,56	0,71	0,80	0,12
<b>'Chardonnay'</b>	Ciclo FD	Comprimento (cm)	-0,89	-0,57	-0,71	0,16
		Número de nós (unid.)	-0,93	-0,62	-0,77	0,19
		Número de netos (unid.)	-0,87	-0,56	-0,70	0,15
		Periderme (unid.)*	-0,97	-0,77	-0,89	0,30
	Ciclo FC	Comprimento (cm)	0,73	0,73	0,87	0,07
		Número de nós (unid.)	0,74	0,76	0,89	0,07
		Número de netos (unid.)	0,76	0,76	0,89	0,08
		Periderme (unid.)*	0,74	0,81	0,93	0,12

Coeficientes marcados em vermelho são significativos pelo teste "t" de Student a  $P < 0,05$ . FOT (fotoperíodo), Tmáx (temperatura máxima), Tmín (temperatura mínima), Amp (Amplitude térmica).\*Devido ao excesso de zeros os dados foram transformados  $x_i = \sqrt{x} + \frac{1}{2}$ .

### 5.1.7 Análises multivariadas das variáveis morfológicas e climáticas

Para explicar em que grau as variáveis climáticas afetaram o padrão de desenvolvimento nas duas cultivares de videira ‘Niágara Rosada’ e ‘Chardonnay’, duas técnicas de análise multivariada, análise de componentes principais (ACP) e análise fatorial (AF), que tem como objetivo principal o estudo de conjuntos de variáveis correlacionadas, foram empregadas com base na forte correlação entre as variáveis morfológicas dessas cultivares e as variáveis climáticas ocorridas nos distintos ciclos apresentados na tabela 1.

O gráfico ilustrado na Figura 12 representa o comportamento das variáveis morfológicas e climáticas observadas durante dois ciclos fenológicos das videiras ‘Niágara Rosada’ e ‘Chardonnay’. A distribuição das variáveis é representada por vetores e quanto menor o ângulo entre os vetores, maior a correlação entre eles. Neste caso, observa-se uma elevada correlação entre o número de nós, de netos e comprimento de ramo em ambos os ciclos e em ambas as cultivares sob o ciclo FD (Figura 12A e 12C) e FC (Figura 12B e 12D), sendo mais pronunciado em ‘Niágara Rosada’ em FD (Figura 12A). No entanto, essas mesmas variáveis morfológicas, acrescidas da formação de periderme, tanto em ‘Niágara Rosada’ como em ‘Chardonnay’, apresentam comportamentos distintos nos dois ciclos, em que correlações negativas com fotoperíodo, temperaturas máxima e mínima e amplitude térmica, são observadas no ciclo FD (Figura 12A e 12C), enquanto no ciclo FC observam-se correlações positivas (Figura 12B e 12D).

Em ‘Niágara Rosada’ no ciclo FD os dois primeiros componentes principais foram responsáveis por cerca de 90,2% da informação contida no conjunto das oito variáveis originais, com contribuições individuais de 72,18% e 18,02% para o primeiro (CP1) e segundo (CP2) componentes, respectivamente (Figura 12A). Para “Chardonnay” os dois componentes principais explicaram 92,5 %, com contribuições individuais de 75,77% para CP1 e 16,72% para CP2 (Figura 12C). Esse fato indica que a técnica de componentes principais foi eficiente em reter as informações de oito variáveis e concentrá-las, sem perder muita informação, em um espaço bidimensional. Nota-se, no eixo horizontal, referente ao componente CP1 (à direita e à esquerda do gráfico e distantes da origem do mesmo) em ambas as cultivares, que o fotoperíodo e a formação de periderme, respectivamente, foram os que mais contribuíram para os valores (escores) de CP1 e, portanto, os que

melhor explicaram o comportamento das duas espécies sobre as variáveis avaliadas nesse ciclo, enquanto a amplitude térmica foi a que menos contribuiu para os valores da CP1 (Figura 12A e 12C).

Em 'Niágara Rosada' sob ciclo FC os dois primeiros componentes principais foram responsáveis por cerca de 90,1% da informação contida no conjunto das oito variáveis originais, com contribuições individuais de 73,99% e 16,11% para o CP1 e CP2, respectivamente. Enquanto em 'Chardonnay' os dois primeiros componentes explicaram 91,5%, com contribuições de 75,95% para CP1 e 15,61% para CP2 (Figura 12B e 12D), neste ciclo o comprimento do ramo, número de nós e netos, juntamente com a temperatura mínima, foram os que mais contribuíram para os escores da CP1 e, assim como ocorreu no ciclo FD, a amplitude térmica foi a que menos contribuiu para CP1.

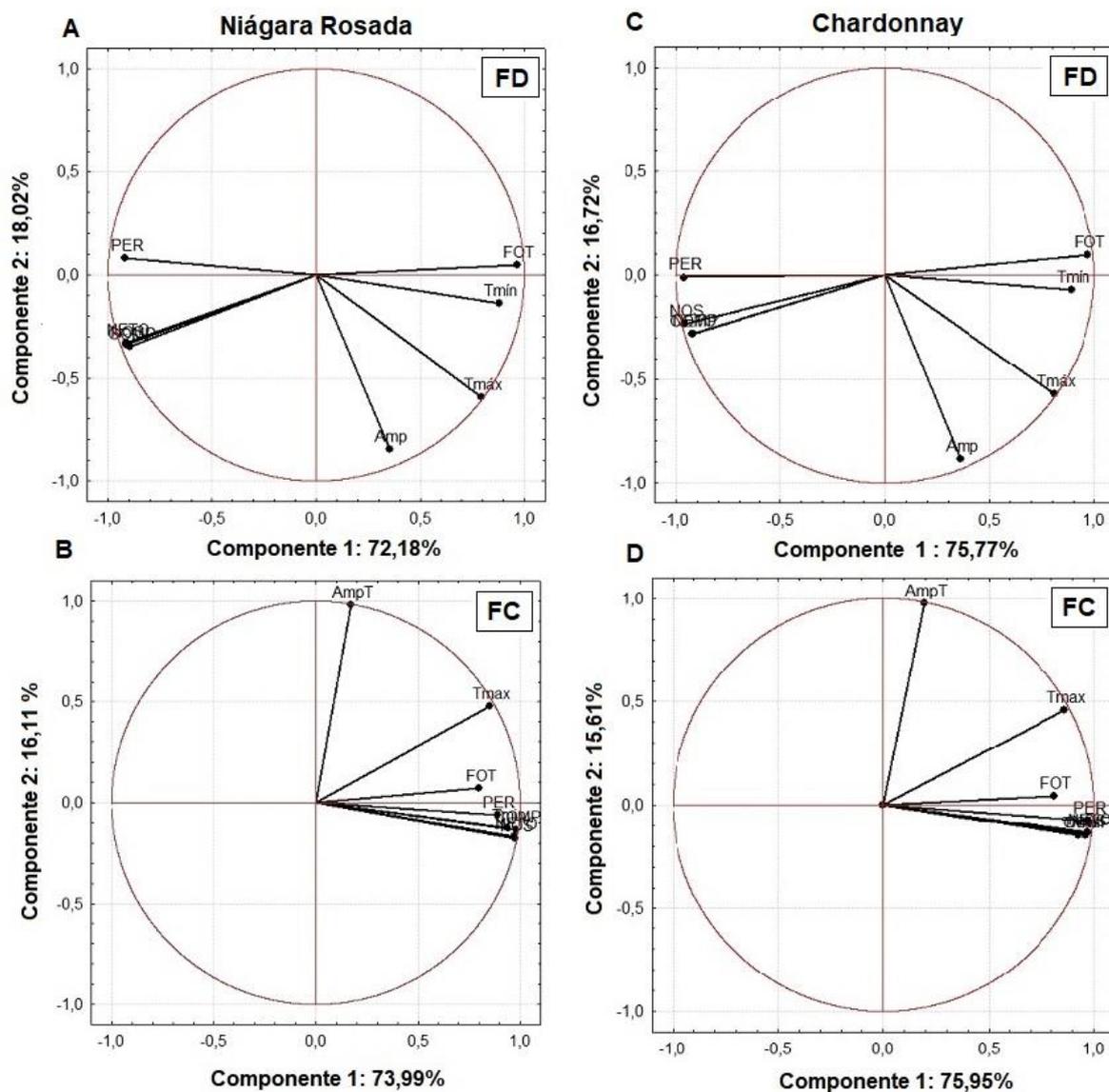


Figura 12. Análise de componentes principais (ACP) das variáveis morfológicas e variáveis climáticas em dois ciclos fenológicos de 'Niágara Rosada'. A) Ciclo FD (Fotoperíodo decrescente) e B) Ciclo FC (Fotoperíodo crescente) e 'Chardonnay' C) Ciclo FD (Fotoperíodo decrescente) e D) Ciclo FC (Fotoperíodo crescente). FOT (Fotoperíodo), Tmáx (temperatura máxima), Tmín (temperatura mínima), Amp (Amplitude térmica), COMP (comprimento), NÓS (número de nós, NETOS (número de netos) e PER (periderme).

A fim de determinar quais variáveis morfológicas e climáticas pertencem a quais fatores, e o quanto cada variável explica cada fator, o método de análise fatorial (AF) foi empregado a partir dos dados extraídos da ACP.

A matriz das cargas fatoriais rotacionadas das variáveis morfológicas e climáticas, observadas durante os ciclos FD das videiras ‘Niágara Rosada’ e ‘Chardonnay’ está apresentada nas Tabela 2 e 3, respectivamente. A primeira coluna das tabelas refere-se às cargas fatoriais para cada variável em cada fator. Cargas fatoriais significativas e com sinais opostos indicam variação conjunta, porém em direção oposta. A última coluna fornece o valor das comunalidades, sendo estas a medida de quanto da variância, de uma variável, é explicada pelos fatores derivados pela AF. Ela avalia a contribuição da variável ao modelo construído pela AF, ou seja, o quanto cada variável participa na formação da outra.

A partir do exposto, verifica-se que no ciclo FD, tanto em ‘Niágara Rosada’ quanto em ‘Chardonnay’, dentre as variáveis morfológicas, que foram significativas no fator 1, o número de nós possui forte relação com os fatores retidos, pois tem elevada comunalidade, a maior entre todas. Nas variáveis climáticas, o fotoperíodo, significativo no fator 1, foi o que apresentou a maior comunalidade (Tabelas 2 e 3).

Tabela 2. Matriz de cargas fatoriais extraídas das componentes principais após rotação ortogonal pelo Método Varimax normalizada para as variáveis morfológicas e variáveis climáticas durante o ciclo FD (Fotoperíodo decrescente) de ‘Niágara Rosada’

	Cargas fatoriais		Comunalidade
	Fator 1	Fator 2	
<b>COMP</b>	0,960023	-0,066198	0,921645
<b>NOS</b>	0,968823	-0,083182	0,938618
<b>NETO</b>	0,965992	-0,091985	0,933141
<b>PER*</b>	0,795745	-0,464672	0,633210
<b>FOT</b>	-0,893171	0,370692	0,797755
<b>Tmáx</b>	-0,466491	0,876544	0,985944
<b>Tmín</b>	-0,735920	0,500581	0,541579
<b>Amp</b>	0,042795	0,915699	0,840336
<b>Autovalor</b>	5,774229	1,441674	
<b>Variância total (%)</b>	72,17786	18,02093	

Cargas fatoriais marcadas em vermelho são significativas  $> 0,70$ . FOT (fotoperíodo), Tmáx (temperatura máxima), Tmín (temperatura mínima), Amp (Amplitude térmica), COMP (comprimento), NÓS (número de nós), NETOS (número de netos) e PER (periderme). \*Devido ao excesso de zeros os dados foram transformados  $x_i = \sqrt{x} + \frac{1}{2}$ .

Os autovalores indicam a importância relativa de cada fator na explicação da variância associada ao conjunto das variáveis analisadas, extraindo os fatores na ordem de sua importância. Ainda em relação ao ciclo FD, observa-se que o fator 1, com autovalores iguais a 5,77 e 6,06, para ‘Niágara Rosada’ e ‘Chardonnay’, respectivamente, que explica a maior parcela de variância total dos dados, foi composto pelas variáveis comprimento do ramo, número de nós, de netos e periderme, variando juntas e em direção oposta ao fotoperíodo e temperatura mínima. O fator 2, com autovalores iguais a 1,44 e 1,33, para ‘Niágara Rosada’ e ‘Chardonnay’, respectivamente, foi composto pela temperatura máxima e amplitude térmica, indicando que essas variáveis climáticas têm menor relevância na explicação das variáveis morfológicas das duas cultivares de videira durante o ciclo FD (Tabelas 2 e 3).

Tabela 3. Matriz de cargas fatoriais extraídas das componentes principais após rotação ortogonal pelo Método Varimax normalizada para as variáveis morfológicas e variáveis climáticas durante o ciclo FD (fotoperíodo decrescente) de “Chardonnay”

	Cargas fatoriais		Comunalidade
	Fator 1	Fator 2	
<b>COMP</b>	<b>0,961035</b>	-0,083445	0,923588
<b>NOS</b>	<b>0,975242</b>	-0,137943	0,951097
<b>NETO</b>	<b>0,959335</b>	-0,079279	0,920323
<b>PER*</b>	<b>0,898411</b>	-0,347626	0,807142
<b>FOT</b>	<b>-0,935330</b>	0,274426	0,874842
<b>Tmáx</b>	-0,538132	<b>0,831997</b>	0,981806
<b>Tmín</b>	<b>-0,799835</b>	0,398950	0,639736
<b>Amp</b>	-0,006076	<b>0,955189</b>	0,912423
<b>Autovalor</b>	6,061223	1,337325	
<b>Variância total (%)</b>	75,76528	16,71656	

Cargas fatoriais marcadas em vermelho são > 0,70 e consideradas significativas. FOT (fotoperíodo), Tmáx (temperatura máxima), Tmín (temperatura mínima), Amp (Amplitude térmica), COMP (comprimento), NÓS (número de nós, NETOS (número de netos) e PER (periderme). \*Devido ao excesso de zeros os dados foram transformados  $x_i = \sqrt{x} + \frac{1}{2}$ .

A matriz das cargas fatoriais rotacionadas das variáveis morfológicas e climáticas, observadas durante os ciclos FC das videiras ‘Niágara Rosada’ e

‘Chardonnay’ está apresentada nas Tabelas 4 e 5, respectivamente. Durante esse ciclo, o fator 1, com autovalores iguais a 5,92 e 6,08, para ‘Niágara Rosada’ e ‘Chardonnay’, respectivamente, explicou a maior parte da variância total dos dados e foi composto pelas variáveis comprimento do ramo, número de nós, de netos e periderme, variando juntas e na mesma direção ao fotoperíodo e temperaturas máxima e mínima. O fator 2, com autovalores iguais a 1,29 para ‘Niágara Rosada’ e 1,25 para ‘Chardonnay’, foi composto pela amplitude térmica, indicando que essa variável climática tem menor relevância na explicação das variáveis morfológicas das duas cultivares de videira no ciclo FC (Tabelas 4 e 5).

Tabela 4. Matriz de cargas fatoriais extraídas das componentes principais após rotação ortogonal pelo Método Varimax normalizada para as variáveis morfológicas e variáveis climáticas durante o ciclo FC (fotoperíodo crescente) de ‘Niágara Rosada’

	<b>Cargas fatoriais</b>		
	Fator 1	Fator 2	Comunalidade
<b>COMP</b>	<b>0,987103</b>	0,068340	0,974373
<b>NOS</b>	<b>0,990699</b>	0,027030	0,981485
<b>NETO</b>	<b>0,986587</b>	0,035854	0,973354
<b>PER*</b>	<b>0,882256</b>	0,121005	0,778376
<b>FOT</b>	<b>0,768773</b>	0,234576	0,591012
<b>Tmáx</b>	<b>0,735604</b>	0,643212	0,541113
<b>Tmín</b>	<b>0,941968</b>	0,068216	0,887303
<b>Amp</b>	-0,032369	<b>0,992707</b>	0,986514
<b>Autovalor</b>	5,919544	1,288717	
<b>Variância total (%)</b>	73,99431	16,10896	

Cargas fatoriais marcadas em vermelho são  $> 0,70$ . FOT (fotoperíodo), Tmáx (temperatura máxima), Tmín (temperatura mínima), Amp (Amplitude térmica), COMP (comprimento), NÓS (número de nós), NETOS (número de netos) e PER (periderme). \*Devido ao excesso de zeros os dados foram transformados  $x_i = \sqrt{x} + \frac{1}{2}$ .

No ciclo FC, tanto em ‘Niágara Rosada’ como em ‘Chardonnay’, dentre as variáveis morfológicas, que foram significativas no fator 1, o número de nós apresentou maior comunalidade e, portanto, uma forte relação com os fatores retidos. Já para as variáveis climáticas a temperatura mínima, significativa no fator 1, foi a que apresentou a maior comunalidade, indicando que essa variável climática

tem maior relevância na explicação das variáveis morfológicas das duas cultivares de videira durante o ciclo FC (Tabela 4 e 5).

Tabela 5. Matriz de cargas fatoriais extraídas das componentes principais após rotação ortogonal pelo Método Varimax normalizada para as variáveis morfológicas e variáveis climáticas durante o ciclo 2 (fotoperíodo crescente) de “Chardonnay”.

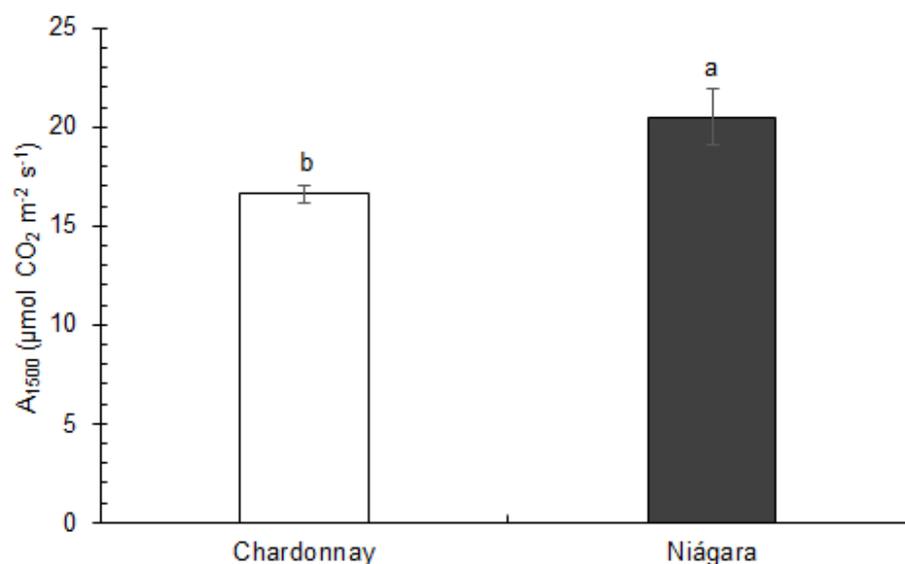
	Cargas fatoriais		Comunalidade
	Fator 1	Fator 2	
<b>COMP</b>	<b>0,973447</b>	0,056961	0,947600
<b>NOS</b>	<b>0,980866</b>	0,067397	0,962097
<b>NETO</b>	<b>0,978975</b>	0,073588	0,958392
<b>PER*</b>	<b>0,969148</b>	0,131342	0,939247
<b>FOT</b>	<b>0,785153</b>	0,213955	0,616466
<b>Tmáx</b>	<b>0,745314</b>	0,050582	0,555493
<b>Tmín</b>	<b>0,939861</b>	0,629632	0,883339
<b>Amp</b>	-0,013137	<b>0,993633</b>	0,987478
<b>Autovalor</b>	6,076365	1,248972	
<b>Variância total (%)</b>	75,95456	15,61214	

Cargas fatoriais marcadas em vermelho são  $> 0,70$ . FOT (fotoperíodo), Tmáx (temperatura máxima), Tmín (temperatura mínima), Amp (Amplitude térmica), COMP (comprimento), NOS (número de nós, NETOS (número de netos) e PER (periderme). \*Devido ao excesso de zeros os dados foram transformados  $x_i = \sqrt{x} + \frac{1}{2}$ .

## 5.2 Experimento 2: Balanço de carbono foliar em videiras: *Vitis labruscana* e *Vitis vinifera* em região tropical de baixa latitude

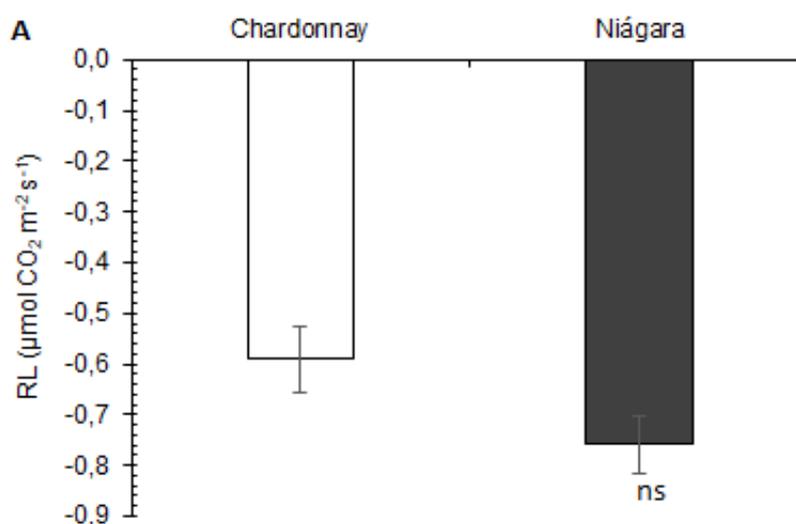
### 5.2.1 Trocas gasosas foliares

A partir dos valores da taxa fotossintética a uma intensidade de luz de 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , foi possível observar que a cultivar Niágara Rosada teve maior taxa fotossintética (cerca de 18,76%) chegando em 20,47  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  quando comparada a Chardonnay, que obteve 16,63  $\text{CO}_2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 13).



**Figura 13.** Taxa fotossintética líquida ( $A_{1500}$ ) em duas cultivares de videira Chardonnay (*Vitis vinifera*) e Niágara Rosada (*Vitis labrusca*) cultivadas em casa de vegetação.

Com relação à respiração na luz (RL), não foram observadas diferenças significativas entre Chardonnay e Niágara Rosada (Figura 14A). Já na respiração no escuro (RE), a Chardonnay apresentou uma redução de 29% em relação a Niágara Rosada (Figura 14B).



**Figura 14.** A) Respiração na Luz (RL) e B) Respiração no Escuro (RE) em duas cultivares de videira Chardonnay (*Vitis vinifera*) e Niágara Rosada (*Vitis labrusca*) cultivadas em casa de vegetação.

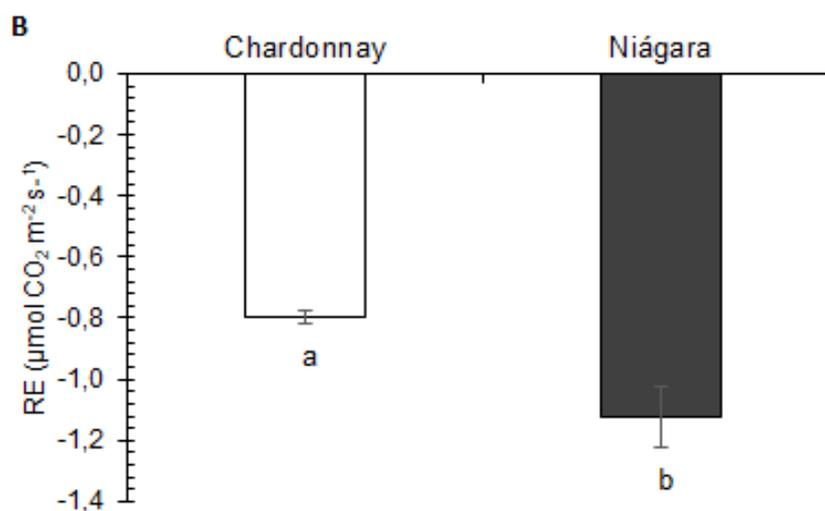


Figura 14, Cont.

Para a relação entre RL e a RE (RL/RE) e para o balanço de carbono foliar (BCF) não foram observadas diferenças significativas entre as cultivares analisadas (Figura 15A e 15B), embora como uma tendência não significativa para maiores valores em Chardonnay (10,53% e 11,22%, para RL/RE e BCF, respectivamente).

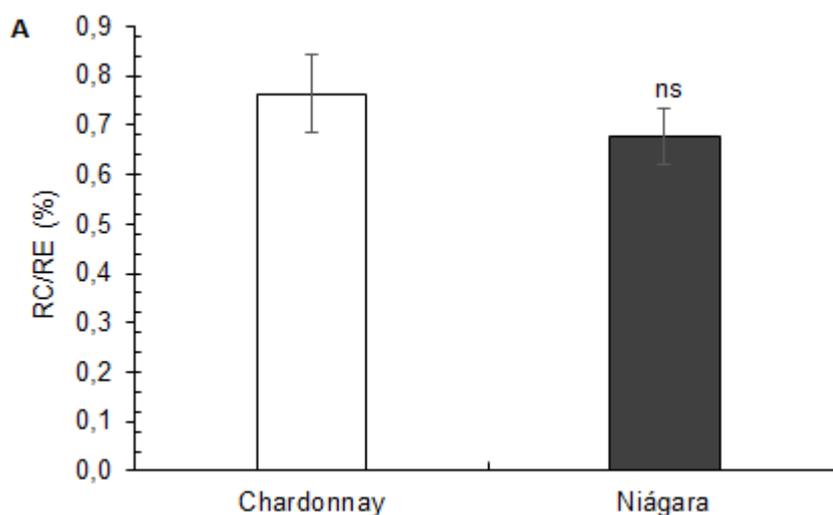


Figura 15. A) Relação entre respiração na luz (RL) e no escuro (RE) e B) Balanço de Carbono Foliar (BCF) em folhas de duas cultivares de videira Chardonnay (*Vitis vinífera*) e Niágara Rosada (*Vitis labrusca*) cultivadas em casa de vegetação.

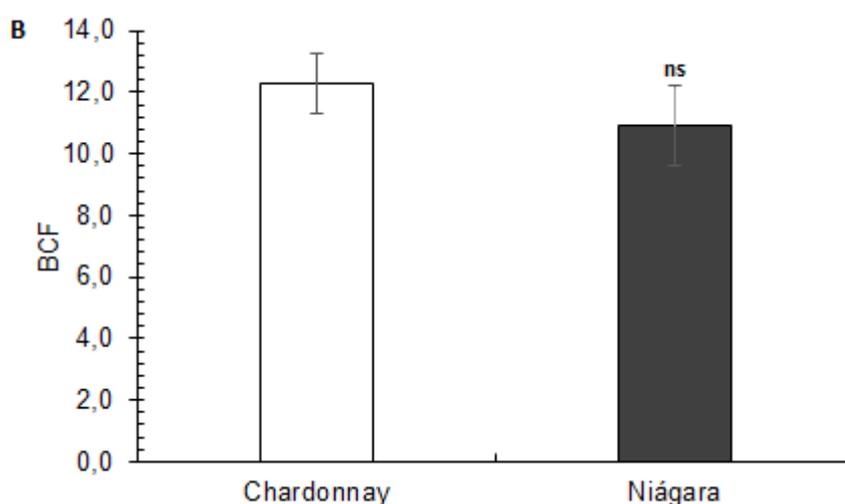


Figura 15, Cont.

A velocidade de carboxilação da Rubisco ( $V_c$ ) diferiu estatisticamente entre cultivares analisadas, com a Niágara Rosada apresentando maiores valores (20,92 %) (Figura 16A). Resultado semelhante foi observado para a velocidade de oxigenação da Rubisco ( $V_o$ ), com a cultivar Niágara Rosada apresentando um aumento de 27,87% (Figura 16B).

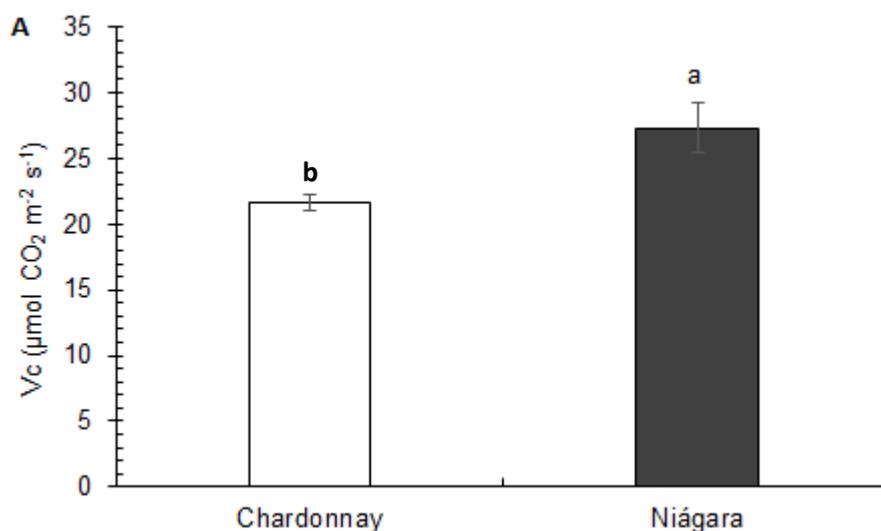


Figura 16. A) Velocidade de carboxilação da Rubisco ( $V_c$ ) e B) Velocidade de oxigenação da Rubisco ( $V_o$ ) em duas cultivares de videira Chardonnay (*Vitis vinifera*) e Niágara Rosada (*Vitis labrusca*) cultivadas em casa de vegetação.

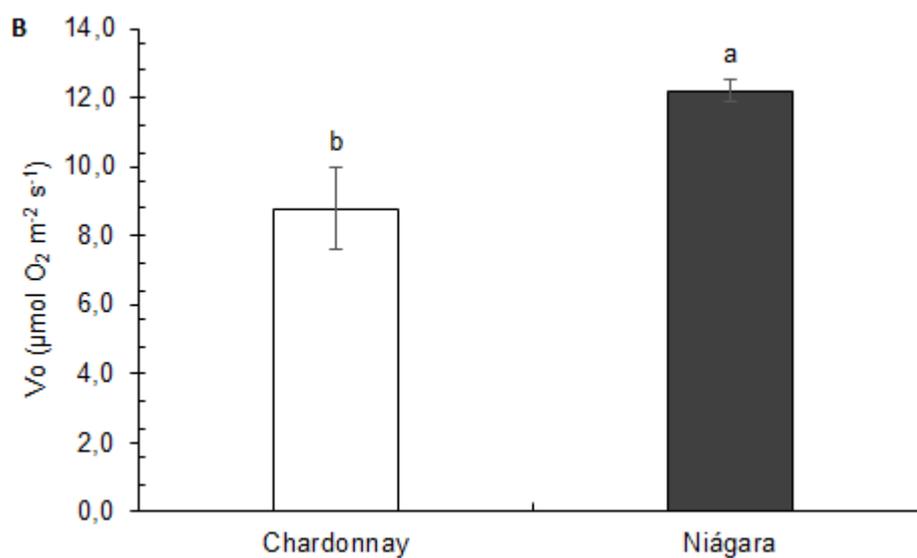


Figura 16, Cont.

Para a concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), Chardonnay apresentou os maiores valores (cerca de 290 ppm) comparada a Niágara Rosada (cerca de 267 ppm) (Figura 17).

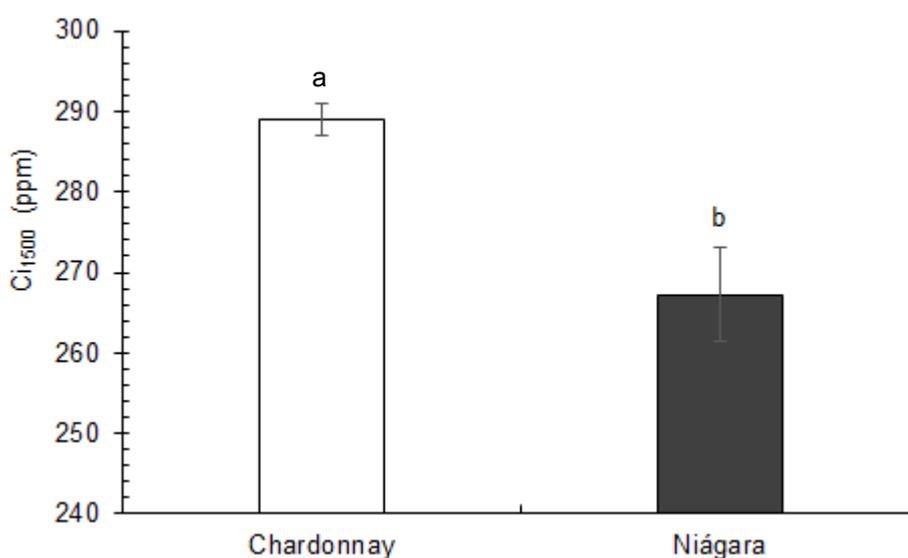


Figura 17. Concentração interna de ( $C_{i1500}$  ppm) em duas cultivares de videira Chardonnay (*Vitis vinifera*) e Niágara Rosada (*Vitis labrusca*) cultivadas em casa de vegetação.

## 6. DISCUSSÃO

### **6.1. Mudanças morfológicas em cultivares de *Vitis* em resposta ao fotoperíodo natural e temperatura em região tropical de baixa latitude**

A dinâmica de entrada das gemas em endodormência já é bem descrita em espécies de *Vitis* cultivadas em climas temperados, nos quais o ciclo da cultura segue segundo as condições climáticas bem definidas, condicionado às estações durante o ano. Nesta situação, as videiras produzem apenas uma vez ao ano e ficam endodormentes durante todo o inverno (Keller, 2015). Mas, o que acontece com a dinâmica de desenvolvimento da planta relacionada à indução da dormência em situações como as simuladas neste trabalho, com dois ciclos de produção durante o ano, um ciclo em que o fotoperíodo e temperatura caem e um outro em que fotoperíodo e temperaturas aumentam?

Uma característica marcante na entrada em endodormência das gemas axilares é que os ramos que as contêm cessam o seu crescimento, tanto apical, quanto lateral e isso pode ser quantificado por meio da medição do comprimento do ramo, pela emissão de novos nós pelo meristema apical e pela emissão dos netos (brotações laterais) (Fennell e Hoover, 1991, Fennell e Mathiason, 2005).

No presente estudo, durante o ciclo FD, nas duas cultivares, 'Niágara Rosada' e 'Chardonnay', foram observadas correlações negativas significativas entre as variáveis morfológicas periderme, comprimento do ramo, número de nós e netos, com as variáveis climáticas fotoperíodo e temperaturas máxima e mínima,

ou seja, à medida que o fotoperíodo e temperaturas máxima e mínima decaem, as médias das variáveis morfológicas aumentam. Dentre as variáveis climáticas avaliadas, o fotoperíodo foi a que apresentou maiores correlações com as variáveis morfológicas durante o ciclo FD (Tabela 1).

Embora tenha havido aumento das médias das variáveis comprimento do ramo, números de nós e netos ao longo do ciclo, foi observada uma tendência de paralisação no crescimento dos ramos, inicialmente no crescimento lateral e posteriormente no crescimento apical, nas duas cultivares sob FD (Figuras 6A e 6B). Sendo que, na cultivar Niágara Rosada esse processo comparado a 'Chardonnay' foi mais antecipado, aos 108 DAP para cessação do comprimento do ramo e aos 103 DAP para emissão de novos nós e netos, enquanto em 'Chardonnay' a estabilização só ocorreu aos 120 DAP para o comprimento do ramo e emissão de nós e 108 DAP para emissão dos netos (Figura 6A e 6B, 7A e 7B, 8A e 8B). Essa estabilização de crescimento é considerada um passo inicial no processo de desenvolvimento de endodormência e foi amplamente documentada em *Vitis* (Fennell e Hoover, 1991; Fennell e Mathiason, 2005; Grant et al., 2013). Em espécies de *Vitis*, alguns genótipos podem entrar em endodormência em resposta à diminuição do fotoperíodo, enquanto outros podem requerer baixas temperaturas, ou ambas sinalizações ambientais podem ser capazes de induzir a endodormência em videiras. Essas induções podem variar dependendo das mudanças ambientais (Fennell e Hoover, 1991).

É importante frisar que o início da paralisação do crescimento nas duas cultivares ocorreu no final do verão, assim como se dá em climas temperados de latitudes mais altas (Keller, 2015). Nesta ocasião o fotoperíodo caiu abaixo de 11,2 horas em 'Niágara' e 10,9 horas em 'Chardonnay' (Figuras 5A), e a paralisação ocorreu mesmo não sendo observado decréscimo significativo de temperaturas nesse período para indução de endodormência, como é requerido para algumas espécies de videira (Dokoozlian, 1999). As temperaturas mínimas registradas não ficaram abaixo de 18 °C (Figura 3). Em estudos realizados em casa de vegetação com fotoperíodo curto, foi observado que algumas espécies de *Vitis* responderam à diminuição do fotoperíodo, interrompendo crescimento e entrando em endodormência, independente de estarem submetidas a temperaturas baixas (Grant et al, 2013; Fennell e Mathiason, 2005; Fennell e Hoover, 1991).

Os resultados observados em FD também estão de acordo com os apresentados por Dantas (2014) para variedade Itália Melhorada cultivada em clima tropical de baixa latitude (5°12'16"S e temperatura entre 31/29°C) utilizando tratamentos de fotoperíodo, onde foi observado que as plantas sob tratamento de fotoperíodo curto (10 horas), responderam à redução do fotoperíodo, diminuindo a emissão de novos nós.

Embora não se tenha feito uma análise molecular, os dados analisados pela ACP e AF durante o ciclo FD confirmam o que é descrito em vários estudos sobre indução de cessação de crescimento, mediados por fotoperíodo que utilizam essa abordagem (Dantas, 2014; Horvath et al., 2009). Um desses estudos, propõe um modelo de regulação da dormência para árvores perenes no qual os genes FT, CENL1 (*CENTRORADIALISLIKE 1*) e DAM (*DORMANCY ASSOCIATED MADSBOX*) desempenham papel central. Este modelo demonstra que o fotoperíodo curto e/ou baixas temperaturas induziria a expressão dos genes DAM, os quais atuariam como repressores do gene FT. A redução da expressão de FT seria responsável pela paralisação do crescimento vegetativo e a indução da dormência (Horvath et al., 2009). De fato, a ACP e AF demonstraram que a variável ambiental fotoperíodo foi a que melhor explicou o desenvolvimento do ramo durante o ciclo FD nas duas cultivares, com a temperatura mínima exercendo menor peso (Figuras 12A e 12C e Tabelas 2 e 3).

Além disso, a ACP demonstrou haver uma forte correlação entre comprimento do ramo, número de nós e netos e uma menor correlação destas com a formação de periderme (Figuras 12A e 12C). Isso porque, embora a formação da periderme tenha sido evidenciada, junto com fotoperíodo, como os que mais contribuíram para os valores (escores) de CP1, e que melhor explicaram o comportamento das cultivares sobre as variáveis avaliadas no ciclo FD, em uma análise mais restritiva utilizando a AF (Tabelas 2 e 3) verifica-se que o número de nós, por possuir forte relação com os fatores retidos, seria o mais indicado para explicar o comportamento morfológico nas duas cultivares durante o ciclo. Essa observação é consistente, já que a periderme é originada da atividade do câmbio secundário e irá se formar, em algum momento, independente do ciclo e das cultivares avaliadas, entretanto pode ser observado que sua formação foi antecipada em FD em ambas as cultivares (Figuras 9A e 9B). Segundo Mwange et al. (2005), a cessação do crescimento e formação da periderme dos ramos são

provocados por um rápido declínio na auxina derivada do ápice na região cambial e aumento concomitante do ABA radicular no xilema e no floema, onde permanece alto durante o subsequente período endodormente.

A periderme desenvolve-se na planta como tecido de proteção, sendo caracterizado como o tecido de revestimento externo que tem por função proteger a planta contra temperaturas extremas, provocadas, por aquecimento, geada e radiação solar, constituindo-se em uma espécie de isolante térmico (Apezzato da Gloria e Guerreiro, 2012). Wake e Fennell (2000) tiveram observações semelhantes às encontradas em nosso estudo e propuseram que a formação da periderme está mais relacionada com o desenvolvimento do tecido e que mesmo sendo reforçada pelo fotoperíodo curto, não poderia ser utilizada como um indicador de dormência.

Como foi mencionado anteriormente, o ciclo FC apresentou temperaturas e fotoperíodo crescentes, com médias de temperatura mínimas entre 16,6 e 22,3 °C e as médias máximas entre 27,9 e 37,4 °C e o fotoperíodo variando de 10,3 a 13,3 horas (Figuras 4 e 5B). Nestas condições, o período compreendido entre os 25 DAP (início das brotações) a 83 DAP, corresponde ao inverno e fazendo um paralelo com as condições de climas temperados com latitudes mais altas, as brotações seriam limitadas pelas temperaturas baixas (menores que 10 °C), o que não ocorre nas condições experimentais deste trabalho. Porém, foi possível observar que à medida que as temperaturas mínimas foram aumentando (Figura 3), assim como o fotoperíodo (Figura 5B), as duas cultivares responderam melhor ao desenvolvimento (Figuras 6A e 6B, 7A e 7B, 8A e 8B). Na videira, assim como na maioria das plantas lenhosas decíduas, o crescimento da estação atual consiste no crescimento de gemas latentes produzidas durante o ciclo anterior (Huglin, 1998) e ao final do período de descanso, a intensidade de crescimento dos ramos está relacionada à temperatura. Para *Vitis vinifera* L., a temperatura base de 10 °C é amplamente aceita, abaixo da qual o crescimento vegetativo é inibido (Oliveira, 1998).

As correlações entre as variáveis morfológicas das duas cultivares e as variáveis climáticas durante o ciclo FC tiveram comportamentos opostos às que ocorreram durante o ciclo FD. Neste ciclo foram verificadas correlações positivas entre elas, sendo as maiores correlações observadas entre as variáveis morfológicas e a temperatura mínima e não mais o fotoperíodo, como ocorreu em FD (Tabelas 1). Neste sentido, esses resultados podem dar um indicativo de que o

fator limitante para o crescimento das plantas durante o ciclo FC foi a temperatura mínima. Essa relação também se confirma na análise dos dados utilizando ACP, em que o comprimento do ramo, número de nós e netos, juntamente com a temperatura mínima, compuseram a CP1 e foram responsáveis por 73,99% e 75,95% da informação contida no conjunto das oito variáveis originais, em 'Niágara Rosada' e 'Chardonnay', respectivamente (Figuras 12B e 12C). Assim como, utilizando a AF é destacado a temperatura mínima e número de nós como os que apresentaram as maiores comunalidades, e, portanto, os fatores que melhor explicaram o comportamento das duas cultivares (Tabelas 4 e 5).

Ainda sobre o desenvolvimento das brotações durante o ciclo FC, foi possível observar que as duas cultivares responderam de forma distintas às condições ambientais, todavia em ambas ocorreu uma resposta tardia em relação ao início das brotações, apresentando desuniformidade e desenvolvimento inicial mais lento (Figuras 6A e 6B; 7A e 7B)

As brotações de videiras são frequentemente irregulares em regiões tropicais, o que necessita frequentemente da aplicação de cianamida hidrogenada ( $H_2CN_2$ ) para quebrar a dormência e promover a uniformização das brotações (Dokoozlian et al., 1995; Lavee e May, 1997). A possível explicação para as irregularidades na brotação, observadas em nossas condições experimentais, pode ser atribuída a uma aclimatação ao frio (*Cold Hardiness-CH*) incompleta devido à falta de refrigeração durante o inverno (lembrando que as gemas latentes desse ciclo foram formadas no ciclo anterior sob FD), o que geraria um suprimento energético deficitário para o desenvolvimento das brotações. Segundo Rúbio et al. (2016), sobreposição de curvas BR50 e LTE (*Letal temperature*) de *Vitis vinifera* mostrou que a CH começa a se desenvolver no final de abril, quando as temperaturas médias diárias começaram a cair abaixo de 14 °C, nesta ocasião houve aumento da hidrólise de amido e acúmulo de açúcares solúveis, necessários para suprir as gemas no momento da brotação. Condição de temperatura essa inexistente em nossas condições no ciclo FD, o que pode ter gerado um déficit no suprimento de açúcares solúveis.

Outra questão inerente ao problema da desuniformidade nas brotações, pode ser atribuída ao fato de que as temperaturas mais altas observadas durante o inverno, podem levar a taxas respiratórias mais altas, e isso pode estar associado a um aumento no estresse oxidativo (por exemplo, liberação de peróxido de

hidrogênio pelas mitocôndrias) que, sob condições extremas, poderia resultar em danos às brotações, devido à necrose das gemas (Pérez et al., 2007).

Para a cultivar Chardonnay, cultivada sob FC, foram observados maiores incrementos de comprimento do ramo, número de nós e netos e não houve estabilização de crescimento até fim do período de avaliação, aos 169 DAP (Figuras 6B, 7B e 8B). Dados semelhantes foram observados por (Dantas, 2014) em estudos realizados com uma espécie de *Vitis vinífera* var. Itália Melhorada, no qual após oito semanas de exposição ao fotoperíodo longo (14 horas) ocorreu um aumento no número de nós quando comparado ao tratamento com fotoperíodo curto (10 horas).

Esperava-se que a cultivar Niágara Rosada tivesse um comportamento semelhante ao da 'Chardonnay' durante o ciclo FC, mas, assim como ocorreu durante o ciclo FD, houve cessação do crescimento nesta cultivar, porém esta estabilização ocorreu mais tardiamente quando comparada ao ciclo FD, aos 147 DAP para a emissão de nós e netos e 161 DAP para o comprimento do ramo (Figuras 6A, 7A e 8A).

A cessação de crescimento em Niágara Rosada durante o ciclo FC foi um fato inusitado, já que não estaria relacionado nem à redução do fotoperíodo, nem ao decréscimo da temperatura, ou seja, analisando o fotoperíodo crítico (11,2 horas) para a cessação de crescimento observado no ciclo FD, não haveria sinalização fotoperiódica para estabilização de crescimento em FC. Além disso, a cultivar não apresentou nenhuma diferença significativa nos incrementos do crescimento do ramo, na emissão de nós e netos com relação ao ciclo FD (Figuras 6A, 7A e 8A). Um fator relevante que pode ser abordado para explicar esse resultado, é a diferença de desenvolvimento inerente a cada cultivar. Os resultados de fotossíntese demonstraram que a cultivar Chardonnay obteve uma tendência para maiores valores BFC comparado a Niágara Rosada e este fato pode estar relacionado ao maior vigor apresentado por essa cultivar, principalmente durante o ciclo FC, onde todas as variáveis de crescimento tiveram incrementos. Neste caso, levando em conta que a estabilização de crescimento faz parte da programação de desenvolvimento das plantas, sendo condicionado às sinalizações ambientais (Taiz et al., 2017), e como a 'Chardonnay' demonstrou ser mais vigorosa seria necessário mais tempo de avaliação para verificar uma estabilização de crescimento ao final do ciclo.

Uma outra evidência de que as plantas respondem às sinalizações ambientais para a paralisação de crescimento é expressa na queda do meristema apical. Em 'Niágara Rosada' a abscisão do meristema apical foi observada em ambos os ciclos, chegando a 100% e 75% dos meristemas apicais abscindidos em FD e FC (Figura 10A), respectivamente. Enquanto na cultivar Chardonnay sob o ciclo FC, não foi registrado até o final do experimento abscisão do meristema apical, sendo observada apenas em FD, chegando a 100% (Figura 10B). Estudos realizados em regiões temperadas revelam que a diminuição da duração do dia, em sinergia com o declínio das temperaturas, pouco antes das uvas começarem a amadurecer, parece ser o gatilho que interrompe a divisão celular no meristema apical, no câmbio e gemas prontas (netos), evitando assim a emergência de mais brotações laterais e induzindo dormência (Fracheboud et al., 2009; Garris et al., 2009; Rohde e Bhalerao, 2007). No entanto, nas condições experimentais as duas cultivares tiveram comportamentos distintos, em 'Niágara Rosada' a queda dos meristemas ocorreu independente da ocorrência de temperaturas baixas e fotoperíodo nos dois ciclos, embora este evento pareça ter sido favorecido pelo decréscimo no fotoperíodo durante o ciclo FD, enquanto em 'Chardonnay' a abscisão foi dependente do fotoperíodo, ocorrendo apenas durante o ciclo FD.

Outra questão curiosa acerca dos resultados apresentados é que a abscisão do meristema apical das duas cultivares em nossas condições ambientais não foi acompanhada de senescência foliar, (Figura 11A e 11B) como é comum ocorrer em regiões de clima temperado, onde há decréscimo concomitante de fotoperíodo e temperatura à medida que se aproxima o inverno (Keller, 2015). Acredita-se que a diminuição da duração do dia desencadeie a senescência foliar e a temperatura, em contraste, não teria efeito sobre o início da senescência, embora a temperatura mais baixa possa acelerar a taxa de senescência uma vez iniciada (Fracheboud et al., 2009). Ainda, segundo Thomas e Stoddart (1980), para uma determinada cultivar, cultivada em uma determinada latitude, a senescência foliar deve começar aproximadamente no mesmo dia a cada ano, mas progredir mais lentamente em anos quentes do que em anos frios ou em locais quentes do que em locais frios. Talvez seja necessário um fotoperíodo crítico menor para que ocorra senescência foliar nas duas cultivares analisadas, o que é conseguido apenas quando cultivadas em latitudes mais altas.

## 6.2. Balanço de carbono foliar em videiras: *Vitis labruscana* e *Vitis vinifera* em região tropical de baixa latitude

Analisar todos os mecanismos fisiológicos envolvidos no metabolismo de Carbono pode ser complicado (Morales et al., 2016). Entretanto, tanto a fotossíntese quanto a respiração são componentes básicos e importantes para a produtividade da planta, fato pelo qual devem ser considerados em conjunto para melhor elucidação nos processos de estudos ecofisiológicos das videiras (Schultz e Stoll, 2010).

A respiração foliar (R) é componente chave para o equilíbrio do carbono da folha. Para uma melhor compreensão sobre o balanço de carbono foliar se faz necessário que estudos com taxa de respiração tanto no escuro (RE) quanto na luz (RL) sejam quantificados. Porém, no presente trabalho, não foram observadas diferenças significativas nos valores da relação entre (RL):(RE) para as cultivares estudadas (Figura 15A). Da mesma forma, resultados semelhantes foram encontrados por Silva et al., (2018) ao estudar a cultivar Niágara Rosada em região tropical de baixa latitude, onde não foi possível observar nenhuma diferença significativa para esta relação.

As maiores taxas de assimilação fotossintética do carbono foram observadas na cultivar Niágara Rosada, a qual pode estar associada com as maiores taxas de carboxilação (Figura 16A). Da mesma forma, foram observados maiores valores nas taxas de  $V_c$  e  $V_o$  na cultivar Niágara Rosada diferindo estatisticamente da cultivar Chardonnay (Figura 16A e 16B). Esta resposta pode estar associada a duas situações: maior presença da enzima rubisco, e/ou que esta possua uma maior atividade desta enzima na cultivar Niágara Rosada. É importante ressaltar que, embora a fotorrespiração esteja associada à diminuição da atividade fotossintética das plantas, ela também fornece um mecanismo de proteção contra a fotoinibição, aumentando os valores de  $V_c$  e  $V_o$  (Salazar-Parra et al., 2015).

Além disso, os dados observados para cultivar Niágara Rosada sobre os valores de  $V_c$  e  $V_o$  podem estar relacionados ao menor valor encontrado para  $C_i$  (Figura 17), uma vez que, o carbono que é incorporado nas células do mesófilo pode ser rapidamente utilizado pela rubisco. Já para a cultivar Chardonnay, o carbono se acumula mais rápido, uma vez que, apresentou menores valores de  $V_c$

e  $V_o$  e maior  $C_i$ , ou seja, a utilização do carbono na folha dessa cultivar pode ocorrer de forma mais lenta.

Desta forma, estudos sobre o controle fisiológico do balanço de carbono da folha entre fotossíntese e respiração são importantes, uma vez que as taxas de respiração mais elevadas podem representar menos carbono disponível para o crescimento e rendimento das plantas (Flexas et al., 2006, Ayub et al., 2014). Embora diferenças significativas não tenham sido observadas, existe uma tendência para maiores valores em BCF na cultivar Chardonnay, apesar de que tem menor taxa de  $A_{1500}$  (Figura 13). Esta resposta está associada com as menores taxas de respiração, principalmente RE (Figura 14B). As taxas de respiração também exercem influência no crescimento, não apenas fotossíntese. De fato, a cultivar Chardonnay apresentou maior incremento no seu crescimento (primeiro experimento), em condições tropicais. Confirmando os resultados encontrado por Loveys et al. (2002) em 16 espécies de plantas contrastantes, que mostraram que as espécies vigorosas, ao invés de terem maiores taxas fotossintéticas, frequentemente respiram em proporção menor, do que espécies de crescimento lento; tendo uma relação respiração/fotossíntese menor.

## 7. CONCLUSÕES

Os fatos observados durante o período de experimentação podem indicar que a entrada em dormência pode ser induzida em condições de fotoperíodo decrescente e que os genótipos de *Vitis* apresentam resposta diferenciada em relação ao mesmo, mas ainda se faz necessário verificar a interação desse fator com a temperatura e compreender alguns componentes moleculares e fisiológicos responsáveis por regular as redes de sinalização no processo de dormência nas condições observadas.

Em relação à troca gasosa a cultivar Niágara Rosada apresentou maiores valores de  $V_c$  e  $V_o$  e estes resultados podem estar relacionados ao menor valor encontrado para  $C_i$ . Com isso, a cultivar Niágara Rosada pode apresentar vantagem em relação à cultivar Chardonnay, visto que, ela consegue combinar tanto uma maior taxa de  $V_c$  quanto de  $V_o$ , associada a uma menor taxa de  $C_i$ .

Nossos resultados indicaram que a cultivar Chardonnay apresentou melhor BFC do que a cultivar Niágara Rosada sob condições de casa de vegetação e que este fato pode estar relacionado ao maior desenvolvimento desta cultivar nos períodos avaliados.

No entanto, estudos considerando estádios fenológicos, ciclos de poda, balanço hormonal e estudos moleculares serão necessários para elucidação dos mecanismos envolvidos na fixação, acumulação e partição de fotoassimilados, assim como na dinâmica de indução de endodormência das gemas para as cultivares estudadas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque, T.C.S. de, Albuquerque, J.A.S. de. (1982) *Comportamento de dez cultivares de videira na região do Submédio São Francisco*. Petrolina: EMBRAPA-CPATSA. Documentos, 12, 20 p.
- Allona I., Ramos A., Ibáñez C., Contreras A., Casado R., Aragoncillo C. (2008). Review. Molecular control of winter dormancy establishment in trees. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 201-210.
- Alvarenga, A. A.; Abrahão, E; Regina, M. A Antunes, L. E. C.; Pereira, A. F. (1998) *Origem e classificação botânica da videira*. Informe Agropecuário, v. 19, n. 194, p.
- Amthor, J.S., (2000). The McCree - de Wit - Penning de Vries - Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Ann. Bot.* 86, 1-20.
- Apel, K., Hirt, H., (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55, 373-399.
- Appezato-da-Glória, B., Carmello-Guerreiro, S. M. (2012) *Anatomia Vegetal*. 3ª ed. Viçosa: v. 01. 404p.
- Arora R., Rowland L.J., Tanino K. (2003) Induction and release of bud dormancy in woody perennials: A science comes of age. *HortScience* 38: 911–921.
- Assis, J.S.; Lima Filho, J.M.P.; Lima, M.A.C. Fisiologia da videira. (1996). Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/157816/1/OPB705.pdf>. Acesso em: 03 mar. 2018.
- Atkin, O.K., Bruhn, D., Hurry, V.M., Tjoelker, M.G., (2005). The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. *Funct. Plant Biol.* 32, 87-105.
- Atkin, O.K., Tjoelker, M.G., (2003). Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends Plant Sci.* 8, 343-351.

- Ayub, G., Zaragoza-Castells, J., Griffin, K. L., Atkin, O. K. (2014). Leaf respiration in darkness and in the light under pre-industrial, current and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Scienc*, 226:120-130.
- Bauwe, H., Hagemann, M., Fernie, A.R., (2010). Photorespiration: players, partners and origin. *Trends Plant Sci.* 15, 330-336.
- Bennett, J.S. (2002) *Relationships between Carbohydrate Supply and Reserves and the Reproductive Growth of Grapevines (Vitis vinifera L.)*. Ph.D. Thesis, Lincoln University, Canterbury, New Zealand. p. 204.
- Bernacchi, C.J., Portis, A.R., Nakano, H., Caemmerer, S. Von., Long, S.P. (2002) Temperature Response of Mesophyll Conductance. Implications for the Determination of Rubisco Enzyme Kinetics and for Limitations to Photosynthesis in Vivo. *Plant Physiology*, 130: 1992-1998.
- Bertamini, M., Nedunchezian, N. (2003) Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (*Vitis vinifera L.*). *Plant Science*, 164:635-644.
- Bonhomme, M., Rageau, R., Gendraud, M. (2000) ATP, ADP and NTP contents in vegetative and floral peach buds during winter: are they useful for characterizing the type of dormancy? In: VIÉMONT, J.-D.; CRABBÉ, J. (Ed.) *Dormancy in plants: from whole plant behaviour to cellular control*. Cambridge: University Press, p.245-257.
- Brooks, A., Farquhar, G.D. (1985) Effect of temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase/ oxygenase and the rate of respiration in the light. Estimates from gas exchange measurements on spinach. *Planta*. 165: 397-406.
- Brunner AM, Evans LM, Hsu CY, Sheng X. (2014). Vernalization and the chilling requirement to exit bud dormancy: shared or separate regulation? *Frontiers in Plant Science* 5: 732.
- Buckeridge, M.S., Aidar, M.P.M. (2002) Carbon sequestration in the rain forest: alternatives using environmentally friendly biotechnology. *Biota Neotropica* 2(1). (<http://www.biotaneotropica.org.br>).
- Coelho, J.T.P. (2013) *Dinâmica do carbono na videira*. Faculdade de Ciências da Universidade do Porto. Portugal, 45p.
- Cousins, A.B., Ghannoum, O., von Caemmerer S., Badger M.R. (2010) Simultaneous determination of Rubisco carboxylase and oxygenase kinetic parameters in *Triticum aestivum* and *Zea mays* using membrane inlet mass spectrometry. *Plant Cell and Environment*, 33: 444-452.
- Crous, K.Y., Zaragoza-Castells, J., Ellsworth, D.S., Duursma, R.A., Tissue, M.D.T., Atkin, O.K. (2012) Light inhibition of leaf respiration in field-grown Eucalyptus saligna in whole-tree chambers under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and summer drought. *Plant Cell Environ*, 35:966–981.
- Dantas, D.J. (2014) *Sinalização fotoperiódica: dormência de gemas e aclimação em Vitis vinifera L. cultivada em região tropical de baixa latitude*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 85p.

- Dokoozlian, N.K., (1999). Chilling temperature and duration interact on the budbreak of Perlette grapevines cuttings. *HortScience* 34, 1–3.
- 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.
- Düring, H., (1988). CO<sub>2</sub> assimilation and photorespiration of grapevine leaves: responses to light and drought. *Vitis* 27, 199-208.
- Erez, A. (1987) Chemical control of bud break. *Hort Science*, 22: 1240–1243.
- Erez, A. (2000). Bud dormancy; phenomenon, problems and solutions in the tropics and subtropics. In: EREZ, A. *Temperate Fruit Crops in Warm Climates*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers,. p 17- 48.
- Farquhar, G.D., Von Caemmerer, S. (1982) Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H. (Eds), *Encyclopedia of plant physiology. Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation*. Vol. 12B, *Springer*, Berlin, Germany, p.551-587.
- Fennell A. (2004) Freezing Tolerance and Injury in grapevine. *Journal of Crop Improvement*, 10:1-2, 201-235.
- Fennell A., Mathiason K., Luby, J. (2005) "Genetic Segregation for Indicators of Photoperiod Control of Dormancy Induction in *Vitis* Species." *VII International Symposium on Grapevine Physiology and Biotechnology*, 689.
- Fennell A., Schlauch K., Gouthu S., Deluc L., Khadka V., Sreekantan L., Grimplet J., Cramer G., Mathison K. (2015) Short day transcriptomic programming during induction of dormancy in grapevine. *Frontiers in Plant Science*, v.6, 834.
- Fennell, A., Hoover, E. (1991) Photoperiod influences growth, bud dormancy and cold acclimation of *Vitis labruscana* and *V. riparia*. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, 116:270-273.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbo, M. (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Plantarum*. 127:343–352.
- Floss, E. L. (2006) *Fisiologia das plantas cultivadas: o estudo do que está por trás do que se vê*. Passo Fundo: Ed. Universidade de Passo Fundo, 3 ed., 751 p.
- Foyer, C.H., Bloom, A.J., Queval, G., Noctor, G., (2009). Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60, 455-484.
- Fracheboud, Y., Luquez, V., Bjořrk'en, L., Sjořdin, A., Tuominen, H., Jansson, S., (2009). The control of autumn senescence in European aspen. *Plant Physiol.* 149, 1982-1991.
- Friend, A.P., Trought, M.C.T., Stushnoff, C., Wells, G.H., (2011). Effect of delaying budburst on shoot development and yield of *Vitis vinifera* L. Chardonnay 'Mendoza' after a spring freeze event. *Australian Journal Grape Wine Research*. 17, 378-382.

- Fu Y.H, Piao S, Vitasse Y, Zhao H, Boeck H.J.D., Liu Q, Yang, H., Weber, U., Hanninen, H., Janssens, I.A., (2015). Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980–2012: effects of chilling, precipitation and insolation. *Global Change Biology*, 21: 2687–2697.
- Galet, P. (1993) The vines of Cyprus. In: *Vines and Wines of Cyprus. 4000 Years of Tradition. Vine Products Commission, Cyprus.* 61-73.
- Garris, A., Clark, L., Owens, C., McKay, S., Luby, J., Mathiason, K., e Fennell, A. (2009) Mapping of photoperiod-induced growth cessation in the wild grape *Vitis riparia*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 134(2), 261-272.
- Gerrath, J.M. (1992) Developmental morphology and anatomy of grape flowers. *Horticultural Reviews, New York*, v.13, p.315-337.
- Giovannini, E. (2008) *Produção de uvas para vinho, suco e mesa*. 3.ed. Porto Alegre: Renascença. 362p.
- Grant, T.N.L., Gargrave, J., Dami, I.E., (2013) Morphological, physiological, and biochemical changes in *Vitis* genotypes in response to photoperiod regimes. *American Journal of Enology and Viticulture*, 64, 466–475.
- Griffin, K. L., Seemann, J. R. (1996) Plants, CO<sub>2</sub> and photosynthesis in the 21st.st. *Chemical Biological*, 3 (4):245-254.
- Guimarães, J.C.; Moreno, D.; Hespanhol-Viana, L.; Ribeiro, L.S., Bressan-Smith, R. (2006) Qualidade de uvas de mesa produzidas no Norte do Estado do Rio de Janeiro. In: Carvalho, A.J.C. de, Vasconcellos, M.A. da S., Marinho, C.S., Campostrini, E. (Editores) *Frutas do Brasil: Saúde para o mundo. Palestras e resumos. Congresso Brasileiro de Fruticultura*, 19. Cabo Frio-RJ:SBF/UENF/UFRuralRJ. p. 343 e 345.
- Hannerz M, Ekberg I, Norell L. (2003). Variation in chilling requirements for completing bud rest between provenances of Norway spruce. *Silvae Genetica* 52: 161–168.
- Havaux, M., Niyogi, K.K. (1999) The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 96:8762–8767.
- Hespanhol, L.V. (2009) *Fenologia e quebra de dormência da videira Niagara Rosada cultivada na região Norte Fluminense em diferentes épocas de poda*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 74p.
- Horvath, D.P. (2009) Common mechanisms regulate flowering and dormancy. *Plant Sci.* 177:523-531.
- Horvath, D.P., Anderson, J.V., Wun, S. C., Foley, M.E. (2003) Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends Plant Science* 8, 534-540.
- Huglin, P., Schneider, C., (1998). *Biologie et Ecologie de la Vigne*, second ed. Lavoisier, Paris.
- Jansson S, Douglas C.J. (2007) *Populus*: a model system for plant biology. *Annual Review Plant Biology*, 58:435–58.

- Jiang, C-D., Li, P-M., Gao, H-Y., Zou, Q., Jiang, G-M., Li, L-H. (2005) Enhanced photoprotection at the early stages of leaf expansion in field-grown soybean plants. *Plant Science*, 168:911–919.
- Keller, M. (2015). *The Science of Grapevines Anatomy and Physiology: Anatomy and Physiology*. 2 ed, Oxford, UK: Academic Press, Elsevier Inc: 522 p.
- Kirschbaum, M.U.F., Farquhar G.D. (1987) Investigation of the CO<sub>2</sub> dependence of quantum yield and respiration in *Eucalyptus pauciflora*. *Plant Physiology*, 83: 1032-1036.
- Kobayashi, Y., Weigel, D. (2008) Move on up, it's time for change, mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. *Genes e Development*, 21:237-84.
- Kok, B. (1948) A critical consideration of the quantum yield of *Chlorella*-photosynthesis. *Enzymologia*, 13: 1-56.
- Köppen, W., Geiger, R.O.R.W. (1936) *Das Geographische system der klimatologie*. Berlin: Borntrager, 44 p.
- Kriedemann, P.E., Buttrose, M.S., (1971). Chlorophyll content and photosynthetic activity within woody shoots of *Vitis vinifera* (L.). *Photosynthetica* 5, 22-27.
- Kühn, N., Ormeño-Nuñez, J., Jaque-Zamora, G., Pérez, F.J. (2009) Photoperiod modifies the diurnal expression profile of VvPHYA and VvPHYB transcripts in field-grown grapevines. *Journal Plant Physiology*, 166:1172–1180.
- Lang, G. A. (1987) Dormancy a new universal terminology. *Horticulture Science*, 22:817-20.
- Lavee, S., May, P., (1997). Dormancy of grapevine buds—facts and speculation. *Aust. J. Grape Wine Res.* 3, 31-46.
- Lawlor, D.W., Cornic, G., (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* 25, 275-294.
- Li C. Y., Puhakainen T., Welling A., Vihera-Aarnio A., Ernstsén A., Junntila O., et al. (2002). Cold acclimation in silver birch (*Betula pendula*). Development of freezing tolerance in different tissues and climatic ecotypes. *Physiol. Plant.* 116 478–488
- Loveys, B.R., Scheurwater, I., Pons, T.L., Fitter, A.H., Atkin, O.K., (2002). Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species. *Plant Cell Environ.* 25, 975-987.
- 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 2017.
- Miyamoto, K. (1997) Renewable biological systems for alternative sustainable energy production (FAO Agricultural Services Bulletin - 128). Disponível em: [http://www.fao.org/docrep/w7241e/w7241e00.htm# Contents](http://www.fao.org/docrep/w7241e/w7241e00.htm#Contents). Acesso em: janeiro de 2018

- Morales, F., Antolín, M.C., Aranjuelo, I., Goicoechea, N., Pascual, I. (2016). De vinhas a ambientes controlados na pesquisa da videira: investigando respostas a cenários de mudanças climáticas usando estacas frutíferas, *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 28(2) (pp.171–191).
- Morrison, J.C. (1991) Bud development in *Vitis vinifera* L. *Botanical Gazette*, Chicago, v.153, n.3, p.304-315.
- Murakami, K.R.N., Carvalho, A.J.C., Cereja, B.S., Barros, J.C.S.M., Marinho, C.S. (2002) Caracterização fenológica da videira cv. Itália (*Vitis vinifera* L.) sob diferentes épocas de poda na região Norte do Estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 24 (3):615-617.
- Mwange, K.N.K., Hou, H.W., Wang, Y.Q., He, X.Q., Cui, K.M., (2005). Opposite patterns in the annual distribution and time-course of endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid in relation to the periodicity of cambial activity in *Eucommia ulmoides* Oliv. *J. Exp. Bot.* 56, 1017-1028.
- Oliveira M (1998) Calculation of budbreak and flowering base temperatures for *Vitis vinifera* cv. Touriga Francesa in the Douro region of Portugal. *Am J Enol Vitic* 49:74–78
- Palliotti, A., Silvestroni, O., Petoumenou, D., (2010). Seasonal patterns of growth rate and morphophysiological features in green organs of Cabernet Sauvignon grapevines. *Am. J. Enol. Vitic.* 61, 74-82.
- Pérez, F.J., Kuhn, N., Ormeno-Núñez, J., Rubio, S. (2009) The expression of *VvPHYA* and *VvPHYB* transcripts is differently regulated by photoperiod in leaves and buds of grapevines. *Plant Signal Behav*, 4: 614-616.
- Pérez, F.J., Lira, W. (2005) Possible role of catalase in post-dormancy bud break of grapevines. *Journal of Plant Physiology*, 162:301-308.
- Pérez, F.J., Rubio, S., Ormeño-Núñez, J., (2007). Is erratic bud-break in grapevines grown in warm winter áreas related to disturbances in mitochondrial respiratory capacity and oxidative metabolism? *Funct. Plant Biol.* 34, 624-632.
- Pérez, F.J., Vergara, R., Rubio, S., (2008) H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> is involved in the dormancy breaking effect of hydrogen cyanamide in grapevine buds. *Plant Growth Regulation*, 55, 149–155.
- Pes, L.Z., Arenhardt, M.H. (2015) *Fisiologia vegetal*. Universidade Federal de Santa Maria. Colégio Politécnico. Rede e-Tec Brasil. Santa Maria, RS, 81 p.
- Petri, J. L., Palladini, L. A., Schuck, E., Ducroquet, J. H. J., Matos, C. S., Pola, A. C. (1996) *Dormência e indução da brotação de fruteiras de clima temperado*. Florianópolis, Epagri, 110p.
- Pfanz, H. (2008). Bark photosynthesis. *Trees* 22, 137-138.
- Pons, T.L., Welschen, R.A.M. (2002) Overestimation of respiration rates in commercially available clamp-on leaf chambers. Complications with measurement of net photosynthesis. *Plant Cell and Environment*, 25: 1367-1372.

- Rios, G., Leida, C., Conejero, A., and Badenes, M. L. (2014). Epigenetic regulation of bud dormancy events in perennial plants. *Journal. Frontiers in Plant Science*. 5, 247.
- Rohde, A. Bhalerao, R.P. (2007) Plant dormancy in the perennial context. *Trends in Plant Science*, 12(5): 217–223.
- Rubio, S., Dantas, D.J., Bressan-Smith, R., Pérez, F.J. (2016) Relationship between endodormancy and cold hardiness in grapevine buds. *J Plant Growth Regul* 35(1):266–275.
- Rubio, S., Donoso, A., Perez, F.J. (2014) The dormancy-breaking stimuli “chilling, hypoxia and cyanamide exposure” up-regulate the expression of  $\alpha$ -amylase genes in grapevine buds. *J Plant Physiol* 171:373–381
- Salazar-Parra, C., Aranjuelo, I., Pascual, I., Erice, G., Sanz-Sáez, A., Aguirreolea, J., Sánchez-Díaz, M., Irigoyen, J.J., Araus, J.L., Morales, F. (2015) Carbon balance, partitioning and photosynthetic acclimation in fruit-bearing grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) grown under simulated climate change (elevated CO<sub>2</sub>, elevated temperature and moderate drought) scenarios in temperature gradient greenhouses. *Journal Plant Physiology*, 174:97–109.
- Sartorius, O. (1937). *Die Entwicklung des Blattes von V. vinifera und einige Gesetzmässigkeiten in seinen Aufbau. Gartenbauwissenschaft* 10:541-557. In M. Carmo Vasconcelos, Marc Greven, Chris S. Winefield, Mike C.T. The Flowering Process of *Vitis vinifera*: A Review. *American Journal Enology and Viticulture*. Dezembro 2009 . Davis, EUA. 60, p 411-434.
- Saure, M.C., (1985). Dormancy release in deciduous fruit trees. *Hortic. Rev.* 7, 239– 299.
- Schultz, H.R., Stoll, M. (2010). Algumas questões críticas na fisiologia ambiental das videiras: desafios futuros e limitações atuais, *Aust.J. Grape Wine Res.*,16, pp.4–24.
- Shapiro, J.B., Griffin, K.L., Lewis, J.D., Tissue D.T. (2004) Response of *Xanthium strumarium* leaf respiration in the light to elevated CO<sub>2</sub> concentration, nitrogen availability and temperature. *New Phytologist*, 162: 377-386.
- Silva, J.R. (2018). *Interactive effects of deficit irrigation techniques and both elevated CO<sub>2</sub> concentration under controlled conditions and transparent plastic cover in the field on physiological aspects of grapevines (Vitis labrusca)* Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 145p.
- Sousa, J.S.I. (1996) *Uvas para o Brasil*. 2 ed. Piracicaba: FEALQ, 791p.
- Souza, G.M. (2013) *Desenvolvimento e morfologia de inflorescências em videira ‘Niagara Rosada’ (Vitis labrusca L.)*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 93p.
- Srinivasan, C.; Mullins, M.G. (1981) Physiology of flowering in the grapevine - A review. *American Journal of Enology and Viticulture*, Davis, v.32, n.1, p.47-63.
- Statsoft. (1995) *Statistica for Windows – computer program manual*. Tulsa, UK: StatSoft.

- Stofel, C.B. (2012) *Padrões sazonais de florescimento e desenvolvimento de frutos em videira 'Niagara Rosada' (Vitis labrusca L.)*. Dissertação (Mestrado) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 57p.
- Taiz, L., Zeiger, E, Møller, I. M., Murphy, A. (2017) *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. 6.ed. Porto Alegre: Artmed, 888 p.
- Takahashi, S., Badger, M.R. (2011). Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends Plant Sci.* 16, 53-60.
- Thomas, H., Stoddart, J.L., (1980). Leaf senescence. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31, 83-111.
- Turck, F., Fornara, F., Coupland, G. (2008) Regulation and identity of florigen: Flowering locus T moves center stage. *Annual Revision Plant Biology*, 59:573–94.
- Villar, R., Alejandro Held, A., Merino, J. (1994) Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species. *Plant Physiology*, 107: 421-427.
- Von Caemmerer, S., Farquhar, G.D. (1981). Some relationships between biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376–387.
- Wake, C.M.F., A. Fennell. (2000). Morphological, physiological, and dormancy responses of three *Vitis* genotypes to short photoperiod. *Physiology Plantarum*, 109:203-210.
- Winkler, A.J., Cook, J.A., Kliwer, W.M., Lider, L.A. (1997) *General Viticulture*. Ed. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, p. 710.
- Wise, R.R., Naylor, A.W. (1987) Chilling-enhanced photooxidation. Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants. *Plant Physiology*. 83:278-282.