

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas de
laranjeira ‘Valência’**

Rafael Vasconcelos Ribeiro

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor
em Agronomia. Área de concentração: Física do
Ambiente Agrícola

**Piracicaba
2006**

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Rafael Vasconcelos Ribeiro
Engenheiro Agrônomo

Varição sazonal da fotossíntese e relações hídricas de laranjeira 'Valência'

Orientador:
Dr. **Eduardo Caruso Machado**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor
em Agronomia. Área de concentração: Física do
Ambiente Agrícola

**Piracicaba
2006**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Ribeiro, Rafael Vasconcelos

Variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas de laranja 'Valência'. Rafael Vasconcelos Ribeiro - - Piracicaba, 2006.
157 p.il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2006.

1. Carboidratos 2. Fluorescência 3. Fruta cítrica 4. Relação solo-planta-atmosfera I.
Título

CDD 634.3

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Agradecimentos

A Deus, aos meus antepassados e aos meus pais Cláudio e Marilena pela vida.

Aos meus familiares, minhas irmãs Mônica, Simone, Renata, tia Cláudia e avós Darci e Dinarecy por estarem sempre presentes em minhas conquistas, mesmo que distantes fisicamente.

À minha amada esposa Ilana por compartilhar a sua vida comigo e me proporcionar toda a tranquilidade necessária para o desenvolvimento desse estudo.

Ao amigo Eduardo C. Machado (IAC) pelo constante incentivo e orientação durante minha formação acadêmica, exemplo de profissionalismo e caráter.

Ao professor Ricardo F. Oliveira (Esalq, USP) pela amizade, ensinamentos, criticismo e toda infra-estrutura disponibilizada durante minha breve passagem por Piracicaba.

Ao professor Luiz R. Angelocci (Esalq, USP) pelas sugestões, ensinamentos e apoio durante o doutorado.

A todos os mestres, que ao longo desses anos me proporcionaram bons exemplos e ensinamentos preciosos para a vida profissional e pessoal, em especial àqueles que ajudaram na formação do meu caráter e senso crítico (Jardim de Infância Los Tres Pastorcitos, Assunção; Escolas Classe 302 e 314 Sul, Grupo de Escoteiros do Mar Almirante Adalberto Nunes; Colégio Militar de Brasília, Brasília; Universidade Federal de Lavras, Lavras; e Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba).

Aos amigos do plano espiritual por sempre me guiarem pelo caminho do bem.

Aos amigos Mauro G. Santos (UFPE), Lúcio Flavo L. Vasconcelos (Embrapa) e José Zanetti Junior, cuja valiosa ajuda durante o período experimental foi essencial para a qualidade desse estudo.

A todos os colegas e amigos que compartilharam essa etapa da minha vida e que contribuíram com suas idéias e atos para o meu desenvolvimento pessoal. Sucesso para todos vocês.

Ao Programa de Pós-graduação em Física do Ambiente Agrícola da Universidade de São Paulo pela oportunidade de realizar meus estudos de pós-graduação, em especial aos mestres dos Departamentos de Ciências Biológicas e Ciências Exatas da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”.

Ao Centro Avançado de Pesquisa Tecnológica do Agronegócio de Citros “Sylvio Moreira” e ao Centro de Pesquisa e Desenvolvimento de Ecofisiologia e Biofísica do Instituto Agronômico (IAC), pela infra-estrutura disponibilizada e facilidades de pesquisa.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp) pelo apoio financeiro e pela bolsa de estudos.

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
LISTA DE FIGURAS	9
LISTA DE TABELAS	14
LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS	15
1 INTRODUÇÃO	18
2 DESENVOLVIMENTO	21
2.1 Considerações gerais	21
2.1.1 Habitat de origem, características e fenologia dos citros	21
2.1.2 Clima e cultivo dos citros no Estado de São Paulo	28
2.1.3 Influência do ambiente na fotossíntese e relações hídricas de citros	30
2.1.4 Alguns aspectos fisiológicos relacionados à fotossíntese e ao crescimento de citros.....	41
2.1.5 As variedades cultivadas de laranjeira: importância da ‘Valência’	44
2.1.6 Panorama atual da citricultura no Estado de São Paulo	47
2.2 Material e métodos.....	50
2.2.1 Área experimental	50
2.2.2 Medidas de trocas gasosas.....	52
2.2.3 Medidas de potencial de água no ramo	53
2.2.4 Medidas de fluorescência da clorofila <i>a</i>	53
2.2.5 Quantificação de carboidratos.....	55
2.2.6 Avaliação da produção de frutos e biometria das plantas	59
2.2.7 Análise dos dados.....	59

2.3 Resultados e discussão	60
2.3.1 Avaliação das condições ambientais durante o período experimental.....	60
2.3.2 Variação sazonal do potencial de água no ramo	65
2.3.3 Variação diurna das trocas gasosas	70
2.3.4 Variação diurna da atividade fotoquímica.....	93
2.3.5 Variação sazonal da fotossíntese e transpiração	113
2.3.6 Variação sazonal do conteúdo foliar de carboidratos.....	123
2.3.7 Produção de frutos e biometria	128
3 CONCLUSÕES	137
REFERÊNCIAS	138

RESUMO

Variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas de laranja 'Valência'

Esse estudo tem como hipótese que a variação sazonal da fotossíntese de laranja 'Valência' está relacionada a fatores ambientais e endógenos. A menor atividade fotossintética durante os meses frios e secos está possivelmente associada à baixa temperatura e ao acúmulo de reservas, podendo ocorrer mesmo em condições de boa disponibilidade hídrica. A alta atividade fotossintética durante os meses quentes e chuvosos é possivelmente induzida pela maior disponibilidade de recursos naturais (água, energia solar e temperatura) e maior demanda por carboidratos, haja vista que nessa ocasião ocorre fluxo vegetativo intenso. O objetivo foi testar a hipótese acima, avaliando a variação anual de algumas características fisiológicas relacionadas à fotossíntese (trocas gasosas, fluorescência da clorofila, potencial de água no ramo e conteúdo foliar de carboidratos) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, em Cordeirópolis (SP). A influência da baixa disponibilidade hídrica sazonal foi verificada comparando-se plantas em condições naturais com plantas sob irrigação. A produção e algumas características biométricas foram avaliadas. A maior atividade fotossintética de laranjeiras 'Valência' ocorre durante a primavera, sendo induzida pelo aumento da temperatura e disponibilidade hídrica, enquanto que a menor fotossíntese ocorre durante o inverno, quando há baixa temperatura e deficiência hídrica. Durante o inverno, a menor fotossíntese não é associada ao conteúdo total de reservas foliares. Os valores máximos de assimilação de CO₂ são observados na primavera, quando as condições ambientais são intermediárias entre o verão e o inverno e há fluxos vegetativo e reprodutivo nas laranjeiras. A alta demanda de carboidratos por esses drenos causa decréscimos no conteúdo de reservas foliares entre outubro e novembro, possivelmente estimulando a fotossíntese na primavera. Embora a fotossíntese das plantas no verão seja maior que no inverno, a atividade fotossintética não alcança valores próximos aos da primavera por limitações de origem bioquímica e estomática. A menor atividade bioquímica é induzida pela maior temperatura do ar em relação à primavera, em especial durante o período vespertino, enquanto que a limitação de origem estomática é causada pela alta demanda evaporativa do ar no verão. Durante o período quente e chuvoso, a atividade fotoquímica se ajusta às condições ambientais e não limita a fixação de carbono. A menor atividade fotossintética durante o inverno é ocasionada pela menor condutância estomática, devida à baixa temperatura do ar e solo. A ocorrência de deficiência hídrica no inverno causa redução do potencial de água nos ramos, diminuindo ainda mais a condutância estomática. No inverno, há limitação bioquímica da fotossíntese devida à baixa temperatura do ar, indicada pela redução da eficiência instantânea de carboxilação. Em relação ao metabolismo fotoquímico, não há indícios de limitação da fotossíntese.

Palavras chave: citros, fluorescência, sazonalidade, trocas gasosas.

ABSTRACT

Seasonal variation of photosynthesis and water relations of 'Valencia' sweet orange plant

This study has as hypothesis that the seasonal variation of photosynthesis in 'Valencia' sweet orange plant is related to environmental and endogenous factors. The lower photosynthetic activity during cold and dry months is possibly associated to low temperature and accumulation of leaf reserves, occurring even in well-watered plants. The higher photosynthetic activity during warm and rainy months is probably induced by higher availability of natural resources (water, sunlight and temperature) and by carbohydrate demand, since there is intense vegetative flush during this period. The objective was to test the above hypothesis, evaluating the annual variation of some physiological characteristics related to photosynthesis (gas exchange, chlorophyll fluorescence, stem water potential and leaf carbohydrate content) of 'Valencia' sweet orange plants under field conditions, in Cordeirópolis (SP). The influence of low seasonal water availability was verified by comparing plants under natural with irrigated plants. Fruit production and some biometric characteristics were evaluated. The highest photosynthetic activity in 'Valencia' sweet orange plants occurred in spring, being induced by increase of temperature and water availability, while the lowest photosynthesis occurred in winter, when there is low temperature and water deficiency. During the winter, the lowest photosynthesis is not associated to the total reserve content in leaves. The maximum CO₂ assimilation values are observed in spring, when environmental conditions are intermediate between summer and winter and there are vegetative and reproductive flushes in sweet orange plants. The high demand for carbohydrates in those sinks causes reduction in leaf reserve contents between October and November, probably stimulating the photosynthesis in spring. Although the photosynthesis in summer is higher than in winter, the photosynthetic activity does not reach values close to ones observed in spring due to biochemical and stomatal limitations. The low biochemical activity is induced by higher air temperature when compared to spring, mainly during afternoon, while the stomatal limitation is caused by the high air evaporative demand in summer. During the warm and wet period, the photochemical activity adjusts itself to environmental conditions and does not limit the carbon fixation. The low photosynthetic activity during winter is caused by low stomatal conductance as a consequence of low air and soil temperature. The occurrence of water deficiency in winter causes reduction of stem water potential, which is an additional factor leading to reduced stomatal conductance. In winter, there is biochemical limitation of photosynthesis due to low air temperature, as indicated by reduced instantaneous carboxylation efficiency. Regarding the photochemical metabolism, there are not signs of limitation to photosynthesis.

Keywords: citrus, fluorescence, gas exchange, seasonality.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Exemplo de reta-padrão para quantificação de açúcares solúveis (*AS*) pelo método da Antrona. Referente à quantificação de açúcares foliares de julho/2005..... 57
- Figura 2 - Temperatura do ar (A) e do solo (B) e precipitação (C) durante 2004 e 2005 em Cordeirópolis (SP). Os símbolos representam o valor médio decendial (A e B) e as barras representam o somatório decendial (C). O período experimental é indicado pela área hachurada (setembro/2004 a agosto/2005). Dados obtidos em estação meteorológica convencional (CIIAGRO/IAC) localizada a 500 m do campo experimental 62
- Figura 3 - Extrato do balanço hídrico climatológico durante 2004 e 2005 em Cordeirópolis (SP), calculado segundo Thornthwaite e Mather (1955), utilizando planilha eletrônica desenvolvida por Rolim; Sentelhas e Barbieri (1998). São apresentados os balanços hídricos para o tratamento controle (A) e irrigado (B). A irrigação das plantas iniciou-se em setembro/2004. Valores positivos indicam excedente hídrico (incluindo a reposição de água) e negativos a deficiência hídrica (incluindo a retirada de água). Capacidade de água disponível (*CAD*) de 100 mm. O período experimental é indicado pela área hachurada (setembro/2004 a agosto/2005). Os cálculos foram realizados a partir dos dados obtidos em estação meteorológica convencional (CIIAGRO/IAC) localizada a 500 m do campo experimental..... 64
- Figura 4 - Variação do potencial de água em ramos (Ψ) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram efetuadas antes do amanhecer (Ψ_A , em A e B) e às 14:30 h (Ψ_{14} , em C e D) em ramos amostrados na fase leste (A e C) e oeste (B e D) da copa. Barras indicam o valor médio ($n=4$) \pm erro padrão. As medidas foram realizadas em 16/09, 22/10, 19/11 e 14/12 de 2004, 17/02, 29/03, 29/04, 02/06, 21/07 e 19/08 de 2005, sendo os meses das avaliações apresentados no eixo-X..... 67
- Figura 5 - Variação diurna da condutância estomática (g_s) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado), e da diferença de pressão de vapor entre folha e ar (*DPV_{folha-ar}*). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 73
- Figura 6 - Variação diurna da assimilação de CO₂ (*A*) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado), e da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*DFFF*). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho

- (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 76
- Figura 7 - Variação diurna da transpiração (E) e da temperatura foliar (T_F) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 79
- Figura 8 - Variação diurna da concentração intercelular de CO_2 (C_i) e da eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 83
- Figura 9 - Variação diurna das eficiências do uso de água (A/E e A/g_s) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 87
- Figura 10 - Resposta da assimilação de CO_2 (A , em A-E), condutância estomática (g_s , em F-J) e eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i , em K-O) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado) em função da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$). As medidas foram realizadas em setembro (A,F,K) e novembro/04 (B,G,L) e fevereiro (C,H,M), junho (D,I,N) e agosto/05 (E,J,O) em ambas as faces da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão 91
- Figura 11 - Variação diurna das eficiências quânticas potencial (F_v/F_m) e efetiva ($\Delta F/F_m$) do fotossistema II de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 94
- Figura 12 - Variação diurna do transporte aparente de elétrons (ETR) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 99

- Figura 13 - Resposta da eficiência quântica efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$, em A) e do transporte aparente de elétrons (ETR , em B) ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Dados referentes a todas as avaliações apresentadas nas Figuras 11 e 12. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão. Área delimitada indica as medidas de agosto/05..... 101
- Figura 14 - Resposta do excesso relativo de energia (EXC) ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Dados de EXC baseiam-se nos resultados apresentados na Figura 11. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão 103
- Figura 15 - Variação diurna do coeficiente de extinção fotoquímica (q_P) e não fotoquímica (NPQ) da fluorescência de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 105
- Figura 16 - Resposta do coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ) ao aumento do excesso relativo de energia (EXC) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Dados de EXC baseiam-se nos resultados apresentados na Figura 11 e os dados de NPQ são os mesmos apresentados na Figura 15. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão. Área delimitada indica as medidas de junho e agosto/05..... 109
- Figura 17 - Esquema simplificado mostrando as possíveis estratégias fotoquímicas e metabólicas envolvidas na dissipação do excesso de energia (EXC) no aparato fotoquímico de citros. EXC pode ser induzido pela alta densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) ou por redução da assimilação de CO_2 (A). EXC induz o aumento do gradiente de pH transtilacoidal (ΔpH), que está envolvido na ativação da dissipação não radiativa de energia (aumento de NPQ), da conversão de violaxantina em zeaxantina no ciclo das xantofilas (C.X.) e no acúmulo de quinonas (Q_A) em estado reduzido (decréscimo de q_P). A fotoinibição dinâmica (decréscimo transiente de F_v/F_m) está associada ao NPQ , que assim como o aumento da atividade de C.X., representa uma das estratégias de fotoproteção (indicadas pelas linhas pontilhadas). O aumento da atividade dos drenos alternativos de elétrons (DAE) também representa um mecanismo de fotoproteção devido ao consumo de elétrons em excesso, fazendo com que q_P se mantenha elevado. A rápida resposta da eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_m'$) às variações de $DFFF$ também pode ser considerada uma estratégia fotoquímica..... 111

- Figura 18 - Radiação solar global diária (Q_g , em A), evapotranspiração potencial (ET_o , em A) e temperatura máxima, mínima e média do ar (T_{AR} , em B) nos dias de avaliação das trocas gasosas (16/09, 22/10, 19/11 e 14/12 de 2004; 17/02, 29/03, 29/04, 02/06, 21/07 e 19/08 de 2005). Os meses das avaliações são apresentados no eixo-X. Dados foram obtidos em estação meteorológica convencional (CIIAGRO/IAC) localizada a 500 m da área experimental..... 114
- Figura 19 - Variação sazonal da assimilação de CO_2 (A_i , em A-C) e da transpiração (E_i , em D-F) diárias de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Em A e D são apresentados os valores totais de A_i e E_i somando as duas faces da copa. Em B-C e E-F são comparados os valores de A_i e E_i em cada face da copa (leste e oeste) de plantas em condições naturais (B,E) e irrigadas (C,F). As medidas foram realizadas em 16/09, 22/10, 19/11 e 14/12 de 2004 e 17/02, 29/03, 29/04, 02/06, 21/07 e 19/08 de 2005, sendo os meses das avaliações apresentados no eixo-X. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 117
- Figura 20 - Assimilação diária de CO_2 (A_i) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado) em função da radiação solar global diária (Q_g , em A) e temperatura do ar (T_{AR}) média (B), máxima (C) e mínima (D) diária. Os dados se referem aos valores totais de A_i somando as duas faces da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 120
- Figura 21 - Variação sazonal da eficiência diária do uso da água (A_i/E_i) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Os dados se referem aos valores totais de A_i e E_i somando as duas faces da copa (Figura 19). Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão..... 122
- Figura 22 - Variação sazonal do conteúdo foliar de carboidratos [açúcares totais (AT , em A e B), açúcares solúveis (AS , em A e B), amido (AM , em A e B), açúcares redutores (AR , em C e D) e não redutores (ANR , em C e D)] na face leste (A e C) e oeste (B e D) da copa de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle, símbolos vazios) ou com irrigação (irrigado, símbolos cheios). Amostras coletadas às 15 h em 16/09, 22/10, 19/11 e 14/12 de 2004 e 17/02, 29/03, 29/04, 02/06, 21/07 e 19/08 de 2005, sendo os meses das avaliações apresentados no eixo-X. Símbolos indicam o valor médio ($n=4$) \pm erro padrão..... 125
- Figura 23 - Variação sazonal do crescimento (A) e do número de brotações (B) de ramos de laranjeiras ‘Valência’. As plantas foram conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Símbolos e barras indicam o valor médio de 20 ramos \pm erro padrão..... 132

Figura 24 - Aspecto visual da região exposta da copa de laranjeiras 'Valência' conduzidas sem (A) ou com irrigação (B). Observar o maior fluxo vegetativo das plantas irrigadas. Data: 08/09/2005..... 135

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Produção de frutos (kg por planta) das laranjeiras 'Valência' utilizadas para o estudo de variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas em Cordeirópolis (SP).....	129
Tabela 2 - Índice de área foliar (<i>IAF</i>) das laranjeiras 'Valência' utilizadas para o estudo de variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas em Cordeirópolis (SP).....	134

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

- A - Assimilação de CO₂ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- ABA - Ácido abscísico
- A_i - Assimilação diária de CO₂ ($\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
- A_i/E_i - Eficiência diária do uso da água (mmol mol^{-1})
- AM - Amido [mg (g MS)^{-1}]
- ANR - Açúcares não redutores [mg (g MS)^{-1}]
- AR - Açúcares redutores [mg (g MS)^{-1}]
- AS - Açúcares solúveis [mg (g MS)^{-1}]
- AT - Açúcares totais [mg (g MS)^{-1}]
- ATP - Adenosina trifosfato
- ATPase - Adenosina trifosfato sintase
- A/C_i - Eficiência instantânea de carboxilação ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$)
- A/E - Eficiência do uso da água ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$)
- A/g_s - Eficiência intrínseca do uso da água ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
- CAD - Capacidade de água disponível (mm)
- C_i - Concentração intercelular de CO₂ ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
- C.X. - Ciclo das xantofilas
- DAE - Drenos alternativos de elétrons
- DFFF - Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- DPVfolha-ar - Diferença de pressão de vapor entre folha e ar (kPa)
- E - Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- Ea - Eficiência de irrigação

- E_i - Transpiração diária ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
- ETc - Evapotranspiração da cultura (mm d^{-1})
- ETo - Evapotranspiração potencial (mm d^{-1})
- ETR - Transporte aparente de elétrons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- EXC - Excesso relativo de energia
- F - Fluorescência emitida por tecidos iluminados
- F_o - Fluorescência mínima em tecidos adaptados ao escuro
- F_o' - Fluorescência mínima em tecidos iluminados
- F_m - Fluorescência máxima em tecidos adaptados ao escuro
- F_m' - Fluorescência máxima em tecidos iluminados
- F_v - Fluorescência variável em tecidos adaptados ao escuro
- FSI - Fotossistema I
- FSII - Fotossistema II
- F_v/F_m - Eficiência quântica potencial do fotossistema II
- GLU - glicose
- g_s - Condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- IAF - Índice de área foliar [$\text{m}^2 \text{folha} (\text{m}^2 \text{terreno})^{-1}$]
- Kc - Coeficiente de cultura
- LI - Lâmina de irrigação (mm)
- LHCII - Complexo coletor de luz
- MS - Massa seca
- NADPH - Nicotinamida adenina dinucleotídeo de piridina fosfato reduzida
- NPQ - Coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência
- NPQ_E - Componente de NPQ relacionado à extinção energética

NPQ_I - Componente de NPQ relacionado à extinção fotoinibitória

P - Área molhada (%)

Q_A - Quinona aceptora de elétrons

Q_g - Radiação global diária (MJ m⁻² d⁻¹)

q_p - Coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência

Rubisco - Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase

T_{AR} - Temperatura do ar (°C)

T_{CM} - Crescimento mensal dos ramos (cm mês⁻¹)

T_F - Temperatura foliar (°C)

ΔF - Fluorescência variável em tecidos iluminados

ΔF/F_m' - Eficiência quântica efetiva do fotossistema II

ΔpH - Gradiente de pH transtilacoidal

Ψ - Potencial de água no ramo (MPa)

Ψ_A - Potencial de água no ramo medido antes do amanhecer (MPa)

Ψ₁₄ - Potencial de água no ramo medido às 14:30 h (MPa)

1 INTRODUÇÃO

Com o aumento da competitividade na citricultura, tem-se buscado alternativas para incremento de produtividade através de melhorias no manejo dos pomares e utilização de tecnologia, por exemplo, combinando técnicas de irrigação e adensamento de plantio. A alta eficiência produtiva é essencial para a manutenção da posição de destaque que o Brasil ocupa no mercado mundial de laranjas. Embora exista tecnologia disponível capaz de reduzir a susceptibilidade dos pomares aos fatores que limitam a produtividade, tanto os de origem abiótica (ex. disponibilidade de água) como biótica (ex. pragas e doenças), pouco se sabe sobre a interação existente entre os citros e o ambiente. Essa por sua vez, é determinante no crescimento e desenvolvimento dos citros, podendo representar sério entrave ao sucesso da atividade citrícola mesmo que os demais fatores relativos ao solo e planta sejam satisfatórios.

Além de existir pouco estudo sobre a influência do clima na fisiologia dos citros, a maior parte dos relatos diz respeito a regiões citrícolas localizadas no hemisfério norte e/ou outros continentes. Esse aspecto faz com que a extrapolação e mesmo a interpretação dos conhecimentos gerados deva ser realizada com cautela quando consideradas as condições brasileiras. Mesmo no próprio Estado de São Paulo, existem vários tipos climáticos que certamente afetam o metabolismo das plantas de forma diferenciada. Existem áreas com distribuição anual irregular de chuvas, determinando épocas com alta e baixa disponibilidade hídrica, e áreas em que o fator sazonal determinante é a temperatura. Apesar da citricultura ser um dos pilares da agricultura paulista, a maioria dos estudos de campo disponíveis apresenta resultados de cunho prático (produção, plantio, adubação e crescimento) que nem sempre relacionam os aspectos fisiológicos subjacentes essenciais para a construção do conhecimento. Nesse contexto, o Brasil, como principal produtor mundial de laranjas, tem o dever e a necessidade de expandir o conhecimento em relação a citricultura subtropical e mesmo tropical. Nessa linha, o Centro Apta Citros 'Sylvio Moreira' do Instituto Agrônomo e a Estação Experimental de Citricultura de Bebedouro têm desempenhado papel fundamental no desenvolvimento da citricultura paulista e brasileira.

Embora o ambiente influencie a fisiologia dos citros, esses como plantas perenes sempre-verdes apresentam fases fenológicas com susceptibilidade diferencial às limitações ambientais. Nas fases iniciais do florescimento, a produção é drasticamente reduzida pela ocorrência de estresse térmico e/ou hídrico (DAVIES, 1986 apud DAVIES; ALBRIGO, 1994; MONSELISE,

1986). Entretanto, pode ocorrer queda acentuada de flores e frutinhas devido ao suprimento inadequado de nutrientes, mesmo em condições ambientais ótimas ou não limitantes (DAVIES; ALBRIGO, 1994; GARCIA-LUIS et al., 1988; RUIZ et al., 2001). Dessa forma, a alternância de safras pode ocorrer mesmo em pomares bem manejados e em anos com condições ambientais razoáveis para a produção. Esses fatos tornam evidente a necessidade de estudos que contemplem a interação planta-ambiente com enfoque sistêmico, considerando desde aspectos macro como a produção de pomares e o clima até aspectos de microescala como a resposta dos estômatos e reações fotoquímicas às mudanças dos elementos ambientais e a disponibilidade de reservas (carboidratos) para o crescimento das plantas.

Quando considerado o metabolismo das plantas ao longo do ano no planalto paulista, podem-se definir pelo menos duas épocas bem distintas. A primeira ocorre durante os meses quentes e chuvosos de primavera e verão, quando há atividade fotossintética intensa e fluxos reprodutivo e vegetativo. A segunda época contempla os meses de baixa temperatura e disponibilidade hídrica (inverno), havendo redução da fotossíntese e paralisação aparente do crescimento (MACHADO et al., 2002). Alguns estudos comentam que nessa fase são acumuladas reservas para posterior utilização no florescimento (GOLDSCHMIDT, 1999; GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996; SYVERTSEN; LLOYD, 1994), que ocorrerá em virtude das primeiras chuvas primaveris. Em relação ao acúmulo de reservas, tem-se demonstrado efeito inibitório das mesmas no metabolismo fotossintético (IGLESIAS et al., 2002; RIBEIRO et al., 2004b), sendo esse mais um aspecto a ser considerado em estudos de variação sazonal. Os citros, por serem plantas perenes, apresentam atividade fotossintética durante todo o ano, assim como uma interação contínua entre fonte e dreno induzido pela presença de frutos em variedades de maturação tardia, como a laranjeira ‘Valência’.

A hipótese desse estudo é que a variação sazonal da fotossíntese em laranjeira ‘Valência’ está relacionada a fatores do ambiente e endógenos de tal forma que a menor atividade fotossintética durante os meses frios e secos esteja associada à baixa temperatura e ao acúmulo de reservas, podendo ocorrer mesmo em condições de boa disponibilidade hídrica, enquanto que a alta atividade fotossintética durante os meses quentes e chuvosos é induzida pela maior disponibilidade de recursos naturais (água, energia solar e temperatura) e maior demanda por carboidratos, haja vista que nessa ocasião ocorrem os fluxos reprodutivo e vegetativo. Para verificar essa hipótese, esse estudo objetivou avaliar a variação anual de algumas características

fisiológicas relacionadas à fotossíntese (trocas gasosas, fluorescência da clorofila, potencial de água no ramo e conteúdo foliar de carboidratos) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo. A influência da menor disponibilidade hídrica sazonal foi avaliada mantendo-se a metade das plantas sob irrigação (solo próximo à capacidade de campo). A produção e algumas características biométricas foram avaliadas para posterior inferência sobre o uso de fotoassimilados no crescimento vegetativo e reprodutivo.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Considerações gerais

O entendimento dos fatores fisiológicos (endógenos) e ambientais (exógenos) que regulam a variação sazonal da fotossíntese em laranjeiras é apenas possível quando se conhece a fenologia dos citros, as características fisiológicas de laranjeiras e a influência do ambiente sobre o metabolismo dessa espécie. O crescimento e desenvolvimento vegetal são determinados pela ação conjunta de fatores endógenos, exógenos e da interação entre eles, sendo possível observar tal interferência por meio da fenologia, definida como o estudo dos fenômenos periódicos da vida em relação às condições ambientais (LUCCHESI, 1987). Uma visão sistêmica das interações que existem entre os citros e o ambiente é fundamental para que ocorram avanços teóricos e práticos nos diversos campos do conhecimento que permeiam a atividade citrícola, onde o principal foco prático é o aumento de produtividade.

2.1.1 Habitat de origem, características e fenologia dos citros

As laranjeiras cultivadas pertencem ao gênero *Citrus*, originário do sudeste asiático, que compreende áreas localizadas ao sul da China e nordeste da Índia (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Em relação ao tipo climático do habitat de origem dos *Citrus*, a literatura é unânime em considerar as áreas tropicais e subtropicais asiáticas, o que não ocorre quando a questão envolve a adaptação climática desse gênero. As discussões têm se baseado em características morfológicas e/ou fisiológicas que as plantas apresentam. A grande área foliar e o sistema radicular superficial indicam hábito mesófito, ou seja, plantas cujo habitat apresenta como característica a disponibilidade hídrica, levando Kriedemann e Barrs (1981) a sugerirem que as plantas fossem provenientes do sub-bosque de florestas tropicais. A baixa transpiração, o aumento significativo da temperatura foliar em condições de alta irradiância e temperatura, e o alto conteúdo de clorofila (MACHADO et al., 2002; RIBEIRO; MACHADO; SANTOS, 2005; SYVERTSEN; LLOYD, 1994) também corroboram a hipótese de origem mesófito. Entretanto, a espessa camada cuticular e as ceras epicuticulares das folhas indicam adaptação xeromórfica (KRIEDEMANN; BARRS, 1981). Tal controvérsia poderia ser explicada pelo fato de regiões tropicais e subtropicais apresentarem períodos com baixa disponibilidade de água, quando tais

adaptações morfo-fisiológicas permitiriam o desenvolvimento dos citros nessas condições (GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996).

Os citros são considerados plantas sempre-verdes, o que indica maior reposição foliar em relação à abscisão. A queda de folhas ocorre durante todo o ano, com exceção da época de florescimento na primavera (RODRIGUEZ, 1991) e durante o verão, quando a abscisão foliar é reduzida (ERICKSON; BRANNAMAN, 1960). Dentre os fatores que regulam a abscisão foliar, podem-se citar os de caráter abiótico (temperatura, umidade do ar e do solo, luminosidade e vento), os de origem biótica (pragas e doenças), os causados por injúrias no sistema radicular e os ocasionados por desbalanços nutricionais. A ação conjunta desses fatores condiciona a manutenção das folhas nos ramos por um período que varia de 1 a 3 anos (RODRIGUEZ, 1991). Davies e Albrigo (1994) relatam a existência de plantas cítricas com índice de área foliar (*IAF*) igual a 12, sendo verificados valores entre 2,5 e 15 em laranjeiras ‘Valência’ (RIBEIRO et al., 2006¹; TURRELL, 1961). Esse fato sugere alta densidade foliar, o que ocasiona auto-sombreamento das partes internas da copa. O auto-sombreamento é encontrado em pomares adensados, onde a baixa disponibilidade de energia radiante afeta a produção de frutos, fazendo com que os mesmos ocorram apenas nas camadas externas (mais expostas) da copa. Em relação a esse assunto, Medina e Ribeiro (2006) discutem sobre a fisiologia de plantas adensadas, considerando aspectos práticos e econômicos envolvidos no adensamento de plantas cítricas. É importante considerar que a presença constante de folhas permite atividade fotossintética durante praticamente todos os dias do ano, sendo possível a manutenção do suprimento de substrato (açúcares) para o crescimento das plantas (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996).

O crescimento e desenvolvimento da parte aérea (copa), e como consequência a reposição foliar, é mais acentuado em condição de fotoperíodo superior a 12 h e quando a temperatura e água não são limitantes (DAVIES; ALBRIGO, 1994). Essas condições ocorrem durante a primavera e verão no hemisfério sul, quando são verificados os fluxos vegetativos. Em condições subtropicais podem existir de dois a cinco fluxos vegetativos, dependendo da temperatura e disponibilidade hídrica (DAVIES; ALBRIGO, 1994; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). De forma geral, existem dois principais fluxos vegetativos no Estado de São Paulo, denominados de fluxo de primavera (entre setembro e outubro) e de verão (entre dezembro e fevereiro). Davies

¹ RIBEIRO, R.V.; ROLIM, G.S.; AZEVEDO, F.A.; MACHADO, E.C. Metodologia para avaliação do florescimento de laranjeira ‘Valência’. 2006 (em fase de elaboração).

e Albrigo (1994) citam que o fluxo de primavera ocorre em várias posições da copa, produzindo ramos com internódios curtos. Em termos de florescimento e produção de frutos, Spiegel-Roy e Goldschmidt (1996) afirmam que o fluxo de primavera é o mais importante por apresentar brotações reprodutivas (com flores) e vegetativas (apenas folhas). Já o fluxo de verão produz predominantemente ramos vegetativos (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996) com internódios mais longos e distribuídos de forma mais heterogênea na copa (DAVIES; ALBRIGO, 1994), sendo responsável pelo crescimento vegetativo da planta.

Durante o inverno, o crescimento das plantas cítricas não é aparente, sendo comumente chamado de “descanso” ou “repouso” de inverno. Nessa época, a baixa temperatura do ar ($<13^{\circ}\text{C}$) causa redução do metabolismo da parte aérea, ocasionando paralisação do crescimento (KHAIRI; HALL, 1976a; REUTHER, 1973). O crescimento radicular é paralisado apenas em temperaturas no solo inferiores a 7°C , ocorrendo freqüentemente de forma alternada com o crescimento da parte aérea (BEVINGTON; CASTLE, 1985; CASTRO et al., 2001). Entretanto, Spiegel-Roy e Goldschmidt (1996) relatam que o crescimento radicular ocorre de forma ininterrupta, variando apenas a velocidade de crescimento em função da disponibilidade de água, aeração e temperatura, que deve ser superior a 13°C e inferior a 36°C (CASTLE, 1980 apud SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). De qualquer forma, a utilização do termo “crescimento não aparente” é mais apropriado, uma vez que pode estar ocorrendo crescimento do sistema radicular em situações em que a parte aérea está com o crescimento paralisado. Ainda, o termo “repouso” ou “dormência” se torna inapropriado pelo fato das plantas cítricas serem sempre-verdes, apresentando área foliar ativa e, portanto atividade fotossintética durante todo o ano (MACHADO et al., 2001; 2002).

Além da temperatura, o crescimento das raízes é afetado pela disponibilidade de água no solo e pela hidratação das plantas (DAVIES; ALBRIGO, 1994) sendo essa última responsável pela turgescência celular necessária para expansão da parede celular. Considerando a estrutura do sistema radicular, pode-se separar a parte superior (próxima à superfície) com raízes laterais fortes responsáveis pela sustentação de uma densa rede de raízes fibrosas, e uma porção mais profunda com raízes laterais pequenas e fibrosas dispostas verticalmente em relação ao solo. Essa distribuição do sistema radicular no solo seria uma estratégia adaptativa, onde a porção superior seria responsável pela absorção de água e nutrientes presentes na camada superficial do solo,

enquanto que a porção mais profunda seria mais importante em períodos de estiagem prolongada (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996).

Com o fluxo de primavera, surgem estruturas vegetativas e reprodutivas responsáveis pelo início do florescimento dos citros. Entretanto, o surgimento dos botões florais é consequência da indução do florescimento ocorrida durante o inverno (KRAJEWSKI; RABE, 1995; MONSELISE, 1985), quando a baixa temperatura e/ou a falta de água são os principais estímulos ambientais para que as gemas vegetativas desenvolvam a capacidade de florescer (DAVENPORT, 1990; RIBEIRO; MACHADO; BRUNINI, 2006; SOUTHWICK; DAVENPORT, 1986; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). A indução de um número significativo de flores se dá quando a temperatura é inferior a 13°C e/ou quando o período de deficiência hídrica é superior a 30 dias (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Já o início do florescimento, i.e. surgimento de botões florais, ocorrerá de 3 a 4 semanas após uma irrigação ou ocorrência de chuvas (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996), que segundo Tubélis (1995) devem ser superiores a 20 mm. Alguns relatos têm apresentado evidências de que a temperatura e disponibilidade de água parecem agir de forma independente na indução do florescimento (HALL; KHAIRI; ASBELL, 1977; MOSS, 1976; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996).

Entretanto, é importante considerar que os efeitos da temperatura e disponibilidade de água possam ser aditivos, ou seja, a ocorrência de baixas temperaturas e seca induzirá à formação de mais estruturas reprodutivas se comparado à ocorrência de apenas um dos fatores. Prado (2006) verificou decréscimo de aproximadamente 39% no número de flores durante o pico de florescimento quando laranjeiras ‘Valência’ foram irrigadas, ou seja, submetidas apenas aos efeitos da baixa temperatura.

A temperatura ainda exerce influência no florescimento quando considerado o tipo e duração do período de brotação (LOMAS; BURD, 1983; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Baixas temperaturas durante um longo período no inverno tendem a formar mais inflorescências sem presença de folhas, ao passo que altas temperaturas (25-30°C) tendem a diminuir o período de brotação. Altas temperaturas durante o período de indução do florescimento no inverno (fraca indução) tendem a atrasar e estender o florescimento (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996), entretanto, Lomas e Burd (1983) relatam que invernos rigorosos também tendem a atrasar o início do florescimento dos citros em Israel. Logo, a regulação e

indução do florescimento é um assunto complexo e que provavelmente deve apresentar diversas peculiaridades relacionadas às regiões produtoras e também às variedades consideradas.

Além dos efeitos ambientais, o florescimento é regulado pela disponibilidade de carboidratos, balanço hormonal e nutricional (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998; GARCIA-LUIS et al., 1988; GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996; GOLDSCHMIDT et al., 1985; KRAJEWSKI; RABE, 1995; RUIZ et al., 2001; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Em relação ao conteúdo de carboidratos das plantas, tanto a parte aérea (folhas e ramos) como as raízes parecem ter importância no suprimento de reservas para o florescimento. A forte relação fonte-dreno durante o florescimento pode levar, em situações de alta produção, ao esgotamento de reservas e colapso da planta (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996; SYVERTSEN; LLOYD, 1994), o que poderia afetar o florescimento da safra seguinte (GOLDSCHMIDT; GOLOMB, 1982) e ser um dos elementos envolvidos na alternância de produção. Tal utilização de reservas durante o florescimento dos citros varia de menos de 0,5 até 7 kg de massa seca por árvore, dependendo da variedade (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998; GUARDIOLA et al., 1984).

Quando se considera o balanço hormonal das plantas, existem evidências de que a principal classe de fito-hormônios envolvida seja a das giberelinas (DAVENPORT, 1990; MONSELISE; GOREN, 1978), papel esse que parece ser ocupado pelo nitrogênio e seu metabolismo quando a atenção é voltada para o aspecto nutricional (SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). O florescimento parece se dar quando a concentração da giberelina A_3 (GA_3) no tecido decresce, sugerindo efeito inibitório dessas moléculas (MONSELISE, GOREN, 1978). Durante a indução do florescimento também ocorre aumento na concentração de amônia nas folhas, sugerindo o envolvimento do nitrogênio nesse processo (LOVATT et al., 1988). Adicionalmente, elevada quantidade de nitrogênio nos tecidos pode induzir maior proporção de gemas vegetativas em detrimento das reprodutivas (DAVIES; ALBRIGO, 1994).

Embora o florescimento e seu controle venham sendo estudados há décadas, esse tema é objeto de bastante debate no meio científico, haja vista que existem trabalhos em que não são observadas correlações entre os teores de carboidratos, hormônios e nutrientes e o florescimento em citros, o que vem a confirmar que as bases fisiológicas do florescimento não estão completamente elucidadas (GOLDSCHMIDT, 1999; GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996;

GOLDSCHMIDT et al., 1985; HALL; KHAIRI; ASBELL, 1977; KRAJEWSKI; RABE, 1995; MONSELISE; GOREN, 1978; MOSS, 1976).

Do total de estruturas reprodutivas, que pode chegar a 200 mil em plantas adultas, apenas uma pequena proporção (entre 0,1 e 10%, dependendo da espécie considerada) chegará a ser colhida como fruto (AGUSTÍ, 2000; GARCIA-LUIS et al., 1988; RODRIGUEZ, 1991; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Isso se deve em parte à abscisão de estruturas (botões, flores e frutinhos) que ocorre desde o surgimento dos botões florais até cerca de 3 a 4 semanas após o início do florescimento. Essa abscisão ocorre pela formação de flores e frutinhos defeituosos (ERICKSON; BRANNAMAN, 1960), ou mesmo pela ocorrência de condições ambientais adversas. Uma segunda queda de estruturas reprodutivas, no caso frutinhos com diâmetro entre 0,5 e 2 cm, ocorre entre os meses de novembro e dezembro no hemisfério sul, chamada de “queda fisiológica” (DAVIES; ALBRIGO, 1994). Entretanto, esse segundo período de abscisão de estruturas ocorre provavelmente pela competição entre os frutinhos por carboidratos, água e hormônios dentre outros (GARCIA-LUIS et al., 1988; PRADO, 2006; RUIZ et al., 2001). O ambiente também afetará a proporção de flores que se transformam em frutos e chegam à colheita, pois temperaturas entre 35 e 40°C e deficiência hídrica durante o período reprodutivo inicial (frutos com diâmetro inferior a 3 cm) causam queda excessiva de frutinhos em virtude de um balanço de carbono negativo (DAVIES, 1986 apud DAVIES; ALBRIGO, 1994; MONSELISE, 1986; TUBÉLIS, 1995). Logo, é facilmente compreendido que a quantidade de flores formadas não necessariamente implica em alta produção, e que a mesma pode ser comprometida pela ocorrência de condições ambientais adversas durante o florescimento, mesmo que no restante do ano agrícola as condições climáticas sejam apropriadas. Em estudo de modelagem, Camargo et al. (1999) concluem que a ocorrência de deficiência hídrica no período de florescimento e pegamento dos frutos de laranja ‘Valência’ é um fator chave na redução da produtividade.

Após o florescimento e polinização, os frutinhos entram em fase de crescimento que se estende até o momento da colheita, cuja duração varia com o tipo de maturação da variedade (precoce, intermediária ou tardia). Esse período compreende os meses de setembro a maio (8 meses) no caso das variedades precoces, podendo se prolongar até meados de fevereiro (17 meses) quando a variedade apresenta maturação tardia (TUBÉLIS, 1995). Existem variedades que apresentam em uma mesma época flores e frutos (tardia), enquanto em outras, o surgimento

das flores se dá após a colheita (precoces). Além do fator genético, o desenvolvimento e maturação dos frutos são influenciados pela disponibilidade de água e potássio, fito-hormônios e suprimento de carboidratos (GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Nessa fase de crescimento dos frutos existe grande demanda por fotoassimilados, sugerindo a forte relação fonte-dreno em citros (GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996; GOLDSCHMIDT et al., 1985). O ambiente também irá afetar a maturação e desenvolvimento dos frutos, sendo os principais fatores a disponibilidade de água e temperatura (ALBRIGO, 1992; SYVERTSEN; ALBRIGO, 1980a,b). Volpe; Schöffel e Barbosa (2000) relataram que a temperatura do ar foi o fator ambiental que mais exerceu influência sobre a qualidade das laranjas.

Os aspectos tratados até o momento dizem respeito às características e fenômenos que ocorrem na parte aérea, no sistema radicular, e/ou na planta como um todo quando se considera a interação em as porções expostas à atmosfera e ao solo. Entretanto, uma questão importante é a utilização dos porta-enxertos, que são plantas de espécies diferentes da utilizada como copa. Assim sendo, ocorre a modificação da fenologia e de algumas características da planta em função do porta-enxerto empregado (conhecido popularmente como “cavalo”), podendo-se destacar: época de florescimento; porte da planta; tolerância a estresses abióticos (falta de água e temperaturas extremas); resistência a doenças e pragas e qualidade dos frutos (ALBRIGO, 1992; POMPEU JUNIOR, 1991; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). De uma forma geral, a enxertia tem sido usada para diminuição do período juvenil, determinando produção precoce, cultivo de plantas mais uniformes e aumento da produção (DAVIES; ALBRIGO, 1994; POMPEU JUNIOR, 1991). Esses aspectos irão afetar a fisiologia da planta e assim influenciar as respostas à variação sazonal do clima e os padrões de produção ano-a-ano.

Finalmente, os aspectos abordados em relação às características e fenologia dos citros sugerem que ocorre grande variação anual da estrutura e metabolismo da planta, considerando tanto a parte aérea (fluxos vegetativos, flores e frutos) como o sistema radicular e podendo ser mais ou menos acentuada dependendo da combinação copa/porta-enxerto utilizada. Assim, ao longo de um ano agrícola as plantas estão submetidas à influência de fatores endógenos e exógenos (ambiente), assim como à interação de ambos. De fato, as variações de intensidade de luz e fotoperíodo afetam o desenvolvimento das plantas através de alterações na atividade fotossintética diária, que aliadas às diferenças de temperatura e disponibilidade de água entre

regiões produtoras poderá causar alterações na fenologia dos citros e qualidade dos frutos (MACHADO et al., 2001; VOLPE, 1992). Como exemplo, podem-se citar as regiões subtropicais úmidas, onde ocorre geralmente apenas uma época de florescimento ao longo do ano, com frutos de menor qualidade externa (visual), porém com maior conteúdo de sólidos solúveis e suco, sendo mais apreciados pela indústria (DAVIES, 1997).

2.1.2 Clima e cultivo dos citros no Estado de São Paulo

As primeiras plantas cítricas foram introduzidas pelos colonizadores por volta de 1540, se disseminando com o passar dos anos por todo território nacional (ANDRADE, 1930 apud MOREIRA; MOREIRA, 1991). A rápida disseminação do cultivo de plantas cítricas pelo Brasil se deu graças às condições climáticas que permitiam que as plantas vegetassem e produzissem de forma exuberante (MOREIRA; MOREIRA, 1991). Devido ao povoamento e concentração populacional, a região centro-sul do país (sudeste) passou a ser uma área potencial para a citricultura, haja vista que existia grande mercado consumidor para as frutas produzidas (MOREIRA; MOREIRA, 1991). Antes de 1920 começava a ser formado em São Paulo o principal parque citrícola do mundo (ANDRADE, 1930 apud MOREIRA; MOREIRA, 1991), que hoje é responsável por cerca de 80% da produção brasileira de laranjas frescas (FNP CONSULTORIA & COMÉRCIO, 2005). Devido em grande parte à produção paulista, o país ocupa posição de destaque internacional no mercado de citros, sendo responsável por aproximadamente 37% da produção de laranjas frescas (1º colocado) e por 51% da produção e 83% da exportação de suco concentrado de laranja (1º colocado) no mundo (FNP CONSULTORIA & COMÉRCIO, 2005).

Uma vez que o cultivo e produção de plantas cítricas ocorrem em grande extensão do território brasileiro, pode-se facilmente inferir que as plantas estão sujeitas a variados tipos climáticos. Essa variação climática irá afetar o desenvolvimento dos citros, quando se espera que a principal consequência seja alteração na produtividade dos pomares (DAVIES; ALBRIGO, 1994; REUTHER, 1973), uma vez que existem regiões que apresentam deficiência hídrica acentuada ou incipiente, assim como diferenças em relação à temperatura do ar. Segundo Ortolani e Camargo (1987), o clima interfere de forma marcante na agricultura, sendo responsável por 60-70% da variabilidade encontrada na produção agrícola.

Quando se considera o Estado de São Paulo, o tipo climático predominante é o tropical de altitude ou mesotérmico úmido (CAMARGO et al., 1974; ORTOLANI; PEDRO JUNIOR; ALFONSI, 1991). Logo, existe uma estação ou período úmido e quente que corresponde ao verão (novembro a março) e outra estação ou período seco e frio (inverno) que normalmente abrange os meses de junho a agosto. Segundo Rolim et al. (2005), os climas de maior ocorrência no Estado são o Aw (norte e noroeste do Estado) e Cfa (centro do Estado), que na classificação climática de Köppen são definidos como: Aw – clima megatérmico (temperatura média do mês mais frio acima de 18°C) com inverno seco e chuvas máximas no verão; Cfa – clima mesotérmico (temperatura do mês mais frio entre -3 e 18°) sem estação seca e temperatura do mês mais quente superior a 22°C (PEREIRA; ANGELOCCI; SENTELHAS, 2002; SETZER, 1966). Entretanto, o Estado de São Paulo apresenta variados tipos climáticos (CAMARGO et al., 1974; ROLIM et al., 2005), onde existem regiões com chuvas bem distribuídas ao longo do ano e ausência de estação seca (tipo Af na classificação de Köppen) e outras áreas em que não há estação seca e a temperatura do mês mais quente é inferior a 22°C (tipo Cfb na classificação de Köppen). Assim, pode-se sugerir que o desenvolvimento e crescimento dos citros podem ser afetados diferencialmente pelo clima mesmo quando considerado apenas o Estado de São Paulo.

As principais áreas produtoras de citros se encontram em regiões onde a temperatura do ar atinge valores inferiores a 15°C no inverno e o total anual de precipitação varia entre 1200 e 1500 mm (DAVIES, 1997; REUTHER, 1977). Evidentemente, o regime anual de chuvas e temperatura regula a disponibilidade energética e hídrica para o desenvolvimento das plantas. De acordo com valores limites de temperatura do ar e deficiência hídrica, Camargo et al. (1974) elaboraram o zoneamento agroclimático para os citros no Estado de São Paulo. Foi estabelecida a temperatura média anual de 17°C como limite, abaixo da qual seria inapropriado o cultivo dos citros. Em relação à disponibilidade hídrica, as regiões aptas para a citricultura apresentam deficiência hídrica anual entre 0 e 60 mm, sendo consideradas áreas com restrição hídrica aquelas com valores superiores a 60 mm. Portanto, o zoneamento agrícola determina áreas (zonas) com diferentes aptidões para o cultivo dos citros, sendo: Z1 – apta para o cultivo sem restrições térmicas e hídricas, representada pelas regiões próximas a Araraquara, Limeira, Campinas, São João da Boa Vista, Sorocaba, Botucatu, Avaré, Bauru, Marília, Assis, vale do Rio Paraíba, São José dos Campos e Taubaté; Z2 – apta para cultivo com restrição hídrica sazonal, onde a deficiência hídrica anual é superior a 60 mm podendo acarretar decréscimo da produção. Essa

zona abrange as localidades próximas a Bebedouro, Barretos, Ribeirão Preto, Jaboticabal, Piracicaba, Jaú, Lins, Catanduva, São José do Rio Preto, Fernandópolis e Araçatuba; Z3 – marginal e inapta por não apresentar estação seca, sendo localizada ao sul do Estado em áreas próximas a Itapeva, Capão Bonito e São Paulo. As zonas Z4 e Z5 são inaptas para o cultivo de laranjeiras por apresentarem insuficiência térmica (Z4, áreas mais elevadas do Estado) ou temperaturas elevadas e deficiência hídrica nula (Z5, litoral do Estado). É pertinente considerar que a maioria dos mapas de zoneamento considera médias climatológicas de poucos elementos (ex. temperatura e chuva), eventualmente com períodos de avaliação variáveis (ORTOLANI; PEDRO JUNIOR; ALFONSI, 1991). Espera-se que esse aspecto possa ser melhorado com o monitoramento de mais elementos ambientais por meio de uma rede moderna de estações meteorológicas que atenda às principais regiões agrícolas do país.

2.1.3 Influência do ambiente na fotossíntese e relações hídricas de citros

A fotossíntese é a fonte primária de energia e reservas para o crescimento das plantas, sendo o principal limitador da produtividade agrícola (BERNARDES, 1987). Partindo do princípio que a concentração de nutrientes na planta e a estrutura do solo são adequados, a disponibilidade hídrica e radiação solar são os principais fatores ambientais que afetam a fotossíntese dos citros. É interessante ressaltar que esses fatores apresentam sazonalidade, sendo as variações de temperatura e umidade do ar conseqüências diretas de mudanças nos regimes de radiação e hídrico (ORTOLANI; CAMARGO, 1987). Nesse contexto, há de se considerar também o efeito da temperatura do solo no desenvolvimento do sistema radicular e possíveis interferências no metabolismo da parte aérea (ELFVING; KAUFMANN, 1972). Obviamente, as variações desses fatores ambientais dependem do tipo climático do local, podendo variar de regiões onde existe apenas a variação estacional de temperatura (ar e solo) ou disponibilidade de água, a áreas em que ocorrem grandes variações desses dois elementos (água e temperatura).

Os citros, como a maioria das espécies arbóreas, possuem o metabolismo fotossintético do tipo C₃, onde a primeira molécula estável resultante da fixação do carbono atmosférico apresenta três átomos de carbono (triose). Basicamente, os processos que fazem parte da atividade fotossintética podem ser classificados como difusivos, fotoquímicos e bioquímicos (SHARKEY, 1985). O primeiro diz respeito ao fluxo de CO₂ entre a atmosfera e o mesófilo foliar, sendo regulado pela abertura estomática. Já as reações fotoquímicas envolvem a absorção de energia

radiante, hidrólise da água e liberação de O_2 , com posterior produção de moléculas ricas em energia (adenosina trifosfato, *ATP*) e com poder redutor (nicotinamida adenina dinucleotídeo de piridina fosfato reduzida, *NADPH*). As moléculas de *ATP* e *NADPH* serão utilizadas nas reações bioquímicas que fixam o CO_2 , onde a enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) tem papel fundamental (FARQUHAR; SHARKEY, 1982; WALKER, 1992). Portanto, a influência do ambiente no metabolismo fotossintético ocorrerá por alterações em pelo menos um desses processos, podendo afetar a fotossíntese como um todo, i.e. produção de açúcares a serem utilizados no crescimento e produção de frutas.

Em relação ao aspecto difusivo, os estômatos atuam na regulação da entrada de CO_2 (substrato essencial para a fotossíntese) na folha e na perda de vapor d'água para a atmosfera pela transpiração. O controle dessas trocas gasosas entre folha e ar pelos estômatos é essencial para a manutenção da atividade fotossintética e hidratação dos tecidos (SYVERTSEN; LLOYD, 1994), devendo haver uma certa condutância estomática (g_s) que permita o fornecimento de substrato para as reações bioquímicas da fotossíntese e impeça a perda excessiva de água e conseqüente desidratação (FARQUHAR; SHARKEY, 1982). Logo, os estômatos respondem à demanda atmosférica do ar e à disponibilidade de água no solo, tendendo ao fechamento quando a perda de água para a atmosfera for superior à absorção de água pelas raízes (HABERMANN et al., 2003a; HALL; CAMACHO-B; KAUFMANN, 1975; LEVY, 1980; MACHADO; MEDINA; GOMES, 1999; MEDINA; MACHADO; PINTO, 1998). A desidratação excessiva é assim evitada, porém em detrimento da fotossíntese, reduzida pela menor disponibilidade de CO_2 (HABERMANN et al., 2003a; MACHADO; MEDINA; GOMES, 1999; SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Esse ponto é especialmente importante quando se considera a variação estacional da disponibilidade de água no solo e umidade do ar. Em condições de alta demanda atmosférica, alguns estudos têm relatado queda significativa da condutância estomática ao meio dia, causando limitação da fotossíntese pela menor disponibilidade de CO_2 (SINCLAIR; ALLEN JUNIOR, 1982; VESTE; BEN-GAL; SHANI, 2000).

A redução no suprimento de substrato para a fotossíntese também pode ocorrer devido a temperaturas inadequadas. Sabe-se que os estômatos respondem à temperatura foliar, sendo obtidos valores máximos de condutância estomática entre 25 e 30°C (KHAIRI; HALL, 1976b; MACHADO et al., 2005; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004). Cabe ressaltar que a transpiração é o principal mecanismo envolvido na regulação da temperatura foliar e que menores

aberturas estomáticas levam a redução da transpiração e aumento da temperatura dos tecidos (NOBEL, 1999), afetando diretamente o mecanismo estomático e as reações fotoquímicas e bioquímicas da fotossíntese (GEORGIEVA, 1999; JIFON; SYVERTSEN, 2003; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004; VESTE; BEN-GAL; SHANI, 2000). Alguns estudos também têm demonstrado a influência da baixa temperatura nos estômatos, afetando a fisiologia e sensibilidade dos mesmos aos elementos ambientais (ALLEN; ORT, 2001; SYVERTSEN; ZABLOTOWICZ; SMITH JUNIOR, 1983; VESELOVA et al., 2005). Os estômatos também podem ser afetados pela baixa temperatura do solo, sendo observado fechamento estomático devido à redução do potencial de água na parte aérea ocasionado pela diminuição da condutividade hidráulica das raízes (HÄLLGREN; STRAND; LUNDMARK, 1991). Esse por sua vez é resultante do aumento da viscosidade da água e diminuição da permeabilidade das raízes à água em baixas temperaturas (KRAMER, 1983).

Além da temperatura e umidade do ar e solo, os estômatos são influenciados pela radiação solar e pela concentração de CO_2 do ar e da câmara sub-estomática (MACHADO et al., 2005; RASCHKE, 1979). Devido à variação não significativa (em termos fotossintéticos) da concentração de CO_2 do ar durante o período diurno, os estômatos podem ser influenciados apenas pela concentração intercelular de CO_2 (C_i) em condições naturais, ou seja, altos valores de C_i tendem a induzir o fechamento estomático (ex.: situação em que há baixa atividade fotossintética) ao passo que baixos valores de C_i tende a promover abertura estomática (MACHADO et al., 2005; SYVERTSEN; LLOYD, 1994). A energia radiante não parece limitar a abertura estomática nas folhas expostas da copa das plantas sob condições naturais, haja vista que a saturação da condutância estomática em laranjeira ‘Valência’ ocorre em valores de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) próximos a $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (MACHADO et al., 2005), sendo o $DFFF$ freqüentemente superior a esse limite na região citrícola paulista, atingindo valores máximos ao redor de 1200 e $2200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no inverno e verão, respectivamente (RIBEIRO; MACHADO; SANTOS, 2005).

A saturação luminosa da fotossíntese em citros ocorre em valores de $DFFF$ entre 800 e $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sob condições ótimas de temperatura e umidade do ar (HABERMANN et al., 2003b; MACHADO et al., 2005; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2006; VU; YELENOSKY; BAUSHER, 1986), podendo ser alterada conforme o estado fisiológico da planta, i.e. comprometimento da atividade fotossintética devido a ocorrência de estresses bióticos ou

abióticos (HABERMANN et al., 2003b; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2003). Logo, a atividade fotossintética é saturada em níveis de radiação que chegam a aproximadamente 1/3 da disponibilidade máxima de energia solar em condições naturais (i.e. $\sim 2200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), indicando que não há limitação para a fotossíntese devido à disponibilidade de energia em folhas na camada externa da copa dos citros.

A energia solar que atinge a superfície foliar dos citros pode ser refletida, transmitida ou absorvida, sendo essa última utilizada nos processos fotoquímicos. Essa energia pode ser (a) transportada pelos carreadores de elétrons nas membranas dos tilacóides, sendo posteriormente sintetizadas moléculas de *ATP* e *NADPH*; (b) reemitida para o ambiente (fluorescência da clorofila); ou ainda (c) dissipada como calor (WALKER, 1992), de tal forma que essas rotas são competitivas entre si. Assim, uma maior atividade fotoquímica implicará em menor emissão de fluorescência e geração de calor, e vice-versa. É possível avaliar o aparato fotoquímico a partir de algumas variáveis derivadas dos sinais de fluorescência monitorados em tecidos foliares, tais como: eficiência quântica potencial (F_v/F_m) e efetiva ($\Delta F/F_m'$) do fotossistema II; transporte aparente de elétrons (*ETR*); e coeficientes de extinção fotoquímica (q_P) e não fotoquímica (*NPQ*) da fluorescência (KRAUSE; WEIS, 1991; SCHREIBER et al., 1998; VAN KOOTEN; SNEL, 1990). A relação F_v/F_m reflete a máxima eficiência com que a luz absorvida pelo complexo-antena do fotossistema II é convertida em energia química (apresentada valores ao redor de 0,8 em condições ótimas), ao passo que $\Delta F/F_m'$ estima a eficiência com que a energia absorvida pelo fotossistema II é usada na fotoquímica em determinada intensidade luminosa (BAKER; ROSENQVIST, 2004; BJÖRKMAN; DEMMIG, 1987). As medidas de F_v/F_m são efetuadas em tecidos adaptados ao escuro, quando os carreadores de elétrons estão oxidados, estando o *pool* de quinona A (Q_A , primeiro aceptor de elétrons) apto a receber grande parte dos elétrons provenientes do fotossistema II (WALKER, 1992). O produto de $\Delta F/F_m'$ e *DFFF* resulta em *ETR*, ou seja, o transporte aparente de elétrons a uma dada intensidade luminosa, que é considerada como uma medida global da capacidade do aparato fotoquímico (GENTY; BRIANTAIS; BAKER, 1989). Já os coeficientes q_P e *NPQ* indicam quanto da fluorescência emitida pela clorofila é extinta por processos fotoquímicos (q_P) e não fotoquímicos (*NPQ*), respectivamente. Dessa forma, q_P é um indicativo da proporção de energia de excitação capturada e convertida em energia química no fotossistema II, representando a proporção dos centros de reação no fotossistema II que estão abertos, ou seja, aptos a receber energia (BAKER;

ROSENQVIST, 2004; KRAUSE; WEIS, 1991; MAXWELL; JOHNSON, 2000). Já o *NPQ* está envolvido na dissipação não radiativa de energia pela formação de calor no fotossistema II e antena, sendo induzido por alterações que vão desde a energização das membranas dos tilacóides até processos fotoinibitórios, tais como formação de zeaxantina e inativação dos centros de reação do fotossistema II (BAKER; ROSENQVIST, 2004; DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; HAVAUX; NIYOGI, 1999; HORTON; RUBAN; WALTERS, 1996; KRAUSE; WEIS, 1991; SCHREIBER; BILGER, 1987).

Dentre as variáveis ambientais, a intensidade luminosa é possivelmente o principal determinante da atividade fotoquímica em condições naturais. Quando a disponibilidade de energia de excitação é superior à capacidade de utilização na fotossíntese (reações bioquímicas), há fotoinibição, indicada por valores de F_v/F_m menores que 0,725 (CRITCHLEY, 1998; LONG; HUMPHRIES; FALKOWSKI, 1994). Segundo Osmond (1994), a fotoinibição pode ser dinâmica, representando um mecanismo para evitar o excesso de energia no fotossistema II sem que ocorra decréscimo da fotossíntese, ou crônica, quando ocorrem danos no fotossistema II que determinam a substituição de componentes e redução da capacidade fotossintética. Em tecidos saudáveis, o aumento de *DFFF* determina reduções em F_v/F_m , $\Delta F/F_m'$ e q_p , e incrementos em *NPQ* de tal forma que o transporte de elétrons (*ETR*) é mantido ou mesmo aumentado, dependendo da situação (BILGER; SCHREIBER; BOCK, 1995; KRAUSE; WEIS, 1991; MEDINA et al., 2002; OQÜIST; CHOW; ANDERSON, 1992; RIBEIRO et al., 2003; SCHREIBER; BILGER, 1987).

Essa dinâmica sugere regulação do aparato fotoquímico frente à alta disponibilidade de energia (BILGER; SCHREIBER; BOCK, 1995; CRITCHLEY, 1998; OQÜIST; CHOW; ANDERSON, 1992), evitando redução excessiva dos componentes da cadeia de transporte de elétrons, o que poderia levar à fotoinibição crônica e fotooxidação (BARBER; ANDERSSON, 1992; OSMOND; GRACE, 1995; OSMOND et al., 1997; ORT, 2001). Dentre as estratégias utilizadas pelas plantas para proteger o aparato fotossintético em condições de alta irradiância, pode-se considerar: (a) decréscimo da absorção de luz; (b) redução da distribuição de energia para o fotossistema II; (c) aumento na utilização da energia na fotossíntese; (d) aumento do consumo de energia em processos metabólicos (drenos alternativos); (e) aumento da capacidade de metabolizar (neutralizar) as espécies reativas de oxigênio geradas pelo excesso de energia; e (f) aumento da capacidade de reparo dos danos ocorridos nos componentes dos fotossistemas (BLANKE, 2000; CRITCHLEY, 1998; XU; CHEN, 1999).

Qualquer tipo de estresse ambiental que afete a fotossíntese via processos difusivos e/ou bioquímicos, poderá influenciar a atividade fotoquímica (BAKER; ROSENQVIST, 2004; SCHREIBER; BILGER, 1987). Assim, mesmo baixos valores de *DFFF* podem representar excesso de energia, uma vez que a relação entre *DFFF* e assimilação de CO₂ irá aumentar devido à inibição da fotossíntese em condições de estresse (DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992).

Devido à baixa saturação luminosa da fotossíntese, possivelmente relacionada ao habitat de origem, os citros apresentam melhor atividade fotossintética e desempenho fotoquímico em baixo *DFFF* (JIFON; SYVERTSEN, 2003; MEDINA et al., 2002; SYVERTSEN; GOÑI; OTERO, 2003), podendo ser acompanhado pelo maior crescimento das plantas (RAVEH et al., 2003). Além da energia solar, a disponibilidade de água e a temperatura do ar são elementos que apresentam variação sazonal (PEREIRA; ANGELOCCI, SENTELHAS, 2002; RIBEIRO; MACHADO; SANTOS, 2005), podendo influenciar a atividade fotoquímica.

A menor disponibilidade de água pode determinar redução no transporte aparente de elétrons, detectada por alterações em $\Delta F/F_m'$ (BAKER; ROSENQVIST, 2004). Entretanto, Chaves (1995) e Schreiber e Bilger (1987) citam que o aparato fotoquímico é relativamente tolerante à deficiência hídrica, sendo afetado indiretamente devido a limitações na fixação de CO₂. Em algumas espécies, a deficiência hídrica ativa o ciclo das xantofilas e aumenta a dissipação de energia como calor (*NPQ*) (DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992), representando mecanismos de proteção do aparato fotoquímico (HAVAUX; NIYOI, 1999; ORT, 2001). Lloyd; Kriedemann e Syvertsen (1987 apud SYVERTSEN; LLOYD, 1994) reportam que a deficiência hídrica não afetou a cinética de emissão de fluorescência em laranjeiras 'Valência' em condição de campo.

Altas temperaturas também podem afetar a atividade fotoquímica diretamente pela inativação do fotossistema II e desorganização estrutural dos tilacóides ou indiretamente por redução da atividade do ciclo de Calvin (BAKER; ROSENQVIST, 2004; GEORGIEVA, 1999; SCHREIBER; BILGER, 1987). A temperatura crítica em que ocorrem danos significativos às reações fotoquímicas é de 46,0±0,6°C em espécies tropicais e de 44,1±0,6°C em espécies temperadas (SMILLIE; NOTT, 1979), sugerindo que em climas subtropicais é rara a ocorrência de danos irreversíveis causados pela alta temperatura. Esses resultados indicam que existe um efeito do habitat de crescimento na resposta à alta temperatura (SMILLIE; NOTT, 1979), o que foi verificado em citros por Ribeiro; Machado e Oliveira (2004; 2006). De fato, os citros

apresentam grande capacidade de aclimatação da fotossíntese quando transferidos para condições em que a temperatura de crescimento é maior (RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004) ou para ambiente com maior luminosidade (SYVERTSEN, 1984). Como alterações promovidas pela alta temperatura no aparato fotoquímico dos citros, pode-se citar: redução de F_v/F_m , $\Delta F/F_m'$ e ETR , sendo a intensidade de decréscimo regulada pela temperatura de crescimento das plantas (RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004; RIBEIRO et al., 2003).

Desde que existe dependência da fixação de CO_2 em relação à eficiência fotoquímica (geração de ATP e $NADPH$) e vice-versa (KRAUSE; WEIS, 1984; SCHREIBER; BILGER, 1987), qualquer tipo de estresse ou situação que reduza o consumo dos produtos fotoquímicos pela diminuição da eficiência de carboxilação poderá gerar excesso de energia de excitação (BAKER; ROSENQVIST, 2004). Quando a de-excitação não radiativa de energia (NPQ) é insuficiente para lidar com esse excesso de energia, os drenos alternativos de elétrons, reação de Mehler ou ciclo água-água e fotorrespiração, são determinantes na manutenção da atividade fotossintética (ASADA, 2000; BAKER; ROSENQVIST, 2004; OSMOND; GRACE, 1995; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2003; 2004).

Além da regulação fotoquímica, a fotossíntese é limitada bioquimicamente pela atividade da Rubisco (LAWLOR, 2002), enzima que representa cerca de 19-25% da proteína solúvel total em citros (VU; YELENOSKY, 1988a,b). A incorporação do CO_2 atmosférico mediado pela atividade carboxilase da Rubisco é uma das principais reações bioquímicas responsáveis pela fotossíntese, sendo dependente, dentre outros fatores, da temperatura (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; HÄLLGREN; STRAND; LUNDMARK, 1991). Sob condições naturais, a temperatura é possivelmente o fator ambiental que mais freqüentemente impõe limitação à incorporação do CO_2 , haja vista que a atividade da Rubisco é saturada e apresenta ativação de 90% em $DFFF$ ao redor de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (VU, 1999; VU; YELENOSKY, 1988b).

A fixação de CO_2 é mediada pela atividade carboxilase da Rubisco, que com o aumento da temperatura tende a ser desfavorecida (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; BJÖRKMAN; BADGER; ARMOND, 1980; HÄLLGREN; STRAND; LUNDMARK, 1991). Em altas temperaturas, a relação entre as solubilidades do dióxido de carbono e oxigênio (CO_2/O_2) aumenta devido ao maior decréscimo na solubilidade do CO_2 (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; JORDAN; OGREN, 1984). Logo, a alta temperatura afeta a fotossíntese pelo aumento na resistência do mesófilo foliar à passagem do CO_2 (KHAIRI; HALL, 1976b; VU, 1999),

favorecendo a fotorrespiração. Como em toda planta de metabolismo C_3 , a fotorrespiração (liberação de CO_2 na presença de luz) ocorre em função da atividade oxigenase da Rubisco, que com o aumento da temperatura tende a ser favorecida em detrimento da atividade carboxilase (BERRY; BJÖRKMAN, 1980).

À primeira vista, a fotorrespiração pode parecer um processo indesejável por reduzir a eficiência fotossintética, porém tem papel fundamental na proteção do aparato fotoquímico devido ao consumo de *ATP* e conseqüente dissipação do excesso de energia, que pode ser gerado pela alta disponibilidade energética no ambiente (altos valores de *DFFF*) ou por redução da capacidade fotossintética em função de estresses bióticos (RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004; RIBEIRO et al., 2003) ou abióticos (KOZAKI; TAKEBA, 1996; WINGLER et al., 2000). Há limitação da fotossíntese de citros induzida por fatores não estomáticos quando a temperatura foliar é maior que $40^\circ C$, sendo esse tipo de limitação (bioquímica e fotoquímica) mais importante quando comparada à limitação estomática (JIFON; SYVERTSEN, 2003; SYVERTSEN; GOÑI; OTERO, 2003).

Baixas temperaturas durante o período noturno também afetam a atividade fotossintética (BUNCE, 1985). Em videiras, baixas temperaturas durante o período noturno ($8-11^\circ C$) levam ao fechamento estomático e aumento do fluxo de elétrons para vias alternativas que não a fotossíntese, tais como reação de Mehler e fotorrespiração (FLEXAS et al., 1999). Allen e Ort (2001) e Allen et al. (2000) relatam que a fotossíntese é inibida em baixas temperaturas devido a alterações no transporte de elétrons nos tilacóides (aumento da dissipação de energia pela formação de calor), problemas na carboxilação do CO_2 (inibição da atividade da Rubisco), alterações no controle da condutância estomática (fechamento estomático) e redução no metabolismo de carboidratos. É interessante notar que a baixa temperatura noturna afeta a atividade fotossintética no dia seguinte (ALLEN; ORT, 2001), como verificado por Allen et al. (2000) em mangueiras. Em citros, há registro de que as baixas temperaturas afetam as reações bioquímicas, seja por diminuição da atividade carboxilase da Rubisco, ou por interferir na expressão de genes ligados ao metabolismo de carbono (VU, 1999).

Ainda em relação à temperatura, pode-se fazer distinção entre temperatura instantânea e temperatura de crescimento. Em espécies perenes, há relatos de aclimação do metabolismo fotossintético às diferentes condições climáticas típicas de cada estação do ano, sendo observados alterações na temperatura ótima para a fotossíntese (BERRY; BJÖRKMAN, 1980). Sabe-se que a

exposição a diferentes regimes de temperatura de crescimento promove alterações no metabolismo das plantas (RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004; 2006; SYVERTSEN; LLOYD, 1994). A adaptação do aparato fotoquímico dos citros a condições de alta temperatura foi documentada por Veste; Ben-Gal e Shani (2000). As respostas adaptativas do aparato fotossintético a temperaturas elevadas incluem alterações nas propriedades das membranas dos cloroplastos, que levam ao aumento da estabilidade térmica, e aumento na estabilidade de enzimas fotossintéticas (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; BJÖRKMAN; BADGER; ARMOND, 1980).

A temperatura letal para as folhas de citros se encontra entre 54 e 56°C, indicando que as folhas sob condições naturais não estão susceptíveis à injúria severa causada pela temperatura (AHRENS; INGRAM, 1988). Há registros de valores máximos de temperatura foliar ao redor de 36,6°C na Flórida, EUA (AHRENS; INGRAM, 1988) e 39°C em Cordeirópolis (SP), Brasil (RIBEIRO; MACHADO; SANTOS, 2005). Entretanto, deve-se manter em mente que a atividade fotossintética dos citros é sensivelmente reduzida em temperaturas superiores a 25-30°C (KHAIRI; HALL, 1976b; MACHADO et al., 2005; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004). Durante o verão em Israel, Veste; Ben-Gal e Shani (2000) verificaram que o decréscimo reversível da atividade fotossintética foi ocasionado por fatores estomáticos e não estomáticos, dentre esses, a severa fotoinibição em temperaturas superiores a 45°C.

A baixa disponibilidade de água pode afetar a fotossíntese de laranjeiras devido à limitação estomática e/ou pela redução na ativação e concentração da Rubisco (VU; YELENOSKY, 1988a,b). A limitação bioquímica da atividade fotossintética em condições de baixa disponibilidade de água pode levar a decréscimos na concentração de carboidratos (amido e sacarose) nas folhas (VU; YELENOSKY, 1989), afetando em última instância o crescimento e produção das plantas (CHAVES, 1995).

As laranjeiras de uma forma geral apresentam baixos valores de fotossíntese quando comparadas a outras espécies de metabolismo C₃. Dentre as possíveis causas, a baixa condutância estomática poderia ser citada, entretanto, os valores de abertura estomática encontrados são suficientes para manter adequada a concentração intercelular de CO₂. A atividade da Rubisco e o transporte de elétrons também poderiam ser a causa de baixa fotossíntese em condições ambientais favoráveis, no entanto, essas variáveis apresentam valores bem superiores aos necessários para a atividade fotossintética dos citros, quando se consideram os valores de

assimilação de CO₂ normalmente encontrados (LLOYD et al., 1992; VU, 1999). Alguns estudos sugerem que os baixos valores de assimilação de CO₂ mesmo em plantas bem nutridas são ocasionadas pela baixa concentração de CO₂ no cloroplasto e pela baixa proporção de nitrogênio (apenas 10%) investido no processo fotossintético (LLOYD et al., 1992).

O estudo das relações hídricas é realizado a partir do monitoramento de variações na transpiração, potencial de água na folha ou ramo, condutância estomática e umidade do solo e ar (COHEN et al., 1997; ELFVING; KAUFMANN; HALL, 1972; HALL; CAMACHO-B; KAUFMANN, 1975; LEVY, 1980; MACHADO et al., 2002, 2006; MEDINA; MACHADO; GOMES, 1999; SYVERTSEN, 1982; SYVERTSEN; ALBRIGO, 1980a; SYVERTSEN; SMITH JUNIOR; ALLEN, 1981). Considerando um *continuum* de água no sistema solo-planta-atmosfera (ANGELOCCI, 2002; NOBEL, 1999), as inter-relações entre as variáveis fisiológicas e ambientais podem ser sumarizadas da seguinte forma: (a) a baixa disponibilidade de água no solo reduz a absorção de água pelas raízes, ocasionando menor hidratação da parte aérea (verificado pelos baixos valores de potencial de água na folha ou ramo). Como forma de prevenir a desidratação excessiva da planta, há redução da abertura estomática e em casos extremos ocorre o fechamento total dos estômatos e redução acentuada da transpiração; (b) altos valores de transpiração induzem redução no potencial de água na planta e conseqüente decréscimo da abertura estomática (controle do tipo *feedback*); (c) alta demanda atmosférica (valores elevados de déficit pressão de vapor do ar) reduz a condutância estomática (controle do tipo *feedforward*), ocasionando uma resposta da planta antes que seu *status* hídrico seja alterado (ANGELOCCI et al., 2004; KHAIRI; HALL, 1976b; MACHADO et al., 2005; MEDINA; MACHADO; GOMES, 1999; NOBEL, 1999; RIBEIRO et al., 2004a; SAVÉ et al., 1995; SYVERTSEN; LLOYD, 1994).

Nesse ponto, cabe considerar que a abertura e o fechamento estomático são governados pelo movimento de água entre as células epidérmicas causado pela variação da concentração de íons no citoplasma celular (RASCHKE, 1979). Embora alguns estudos façam relação entre a redução do potencial de água na planta e decréscimo da condutância estomática, existem evidências de que o fechamento estomático sob estresse hídrico é causado pela produção de reguladores de crescimento sintetizados ou localizados no sistema radicular e transportados para a parte aérea (CHAVES, 1995; DAVIES; ZANG, 1991). Acredita-se que a regulação estomática da transpiração represente um mecanismo adaptativo para preservação de água em situações de baixa disponibilidade hídrica (MEDINA; MACHADO; GOMES, 1999; SAVÉ et al., 1995;

SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Em algumas situações não ocorre redução na transpiração com o decréscimo da abertura estomática, na quais a manutenção ou mesmo aumento da perda de água para a atmosfera é resultado do aumento da demanda evaporativa do ar (SOUZA; RIBEIRO; PINCUS, 2004; SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Ainda, existem indícios de que o potencial de água na planta não regula o mecanismo estomático em condições de boa disponibilidade hídrica (SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Dessa forma, o conhecimento das interações entre as variáveis fisiológicas e ambientais é primordial para o estudo das relações hídricas, considerando a adaptação e resposta das plantas aos mais variados tipos de estresse. Nessas situações, a eficiência do uso da água tem sido avaliada para identificar respostas adaptativas em citros (BRAKKE; ALLEN JUNIOR, 1995; KHAIRI; HALL, 1976b; MACHADO et al., 2002; 2005; MEDINA; MACHADO; GOMES, 1999), sendo obtida pela relação entre fotossíntese e transpiração ou fotossíntese e condutância estomática.

Embora a citricultura no Estado de São Paulo tenha se instalado há décadas, pouco se sabe sobre a fisiologia de plantas em condições de campo. A maior parte dos trabalhos que estudam a resposta dos citros aos fatores ambientais é conduzida com plantas envasadas, o que pode não refletir as condições reais impostas às plantas em um pomar (VU; YELENOSKY; BAUSHER, 1986), tais como competição por recursos, sombreamento, crescimento do sistema radicular e produção dentre outros. Entretanto, estudos em condições controladas são importantes uma vez que acrescentam o conhecimento de como ocorre a resposta fisiológica a determinado estímulo (radiação, temperatura, umidade do ar e solo), o que seria impossível de se verificar em condições naturais (SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Nessas condições, há variação concomitante dos elementos ambientais ao longo do dia, sendo a resposta fisiológica das plantas um resultado das interações entre planta e ambiente, considerando mecanismos de regulação endógenos, independentes do ambiente (ritmo biológico) e característicos de cada espécie, e aqueles ativados ou estimulados pelo ambiente (MCCLUNG, 2001; SOUZA; RIBEIRO; PINCUS, 2004).

A variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas se torna evidente ao se considerar a dinâmica anual dos elementos ambientais e suas influências nos aspectos fisiológicos dos citros. A partir de informações básicas de como as plantas cítricas respondem ao ambiente torna-se possível a modelagem da variação diária das trocas gasosas e anual da fotossíntese, cujo os resultados sugerem grande variação entre regiões produtoras no hemisfério norte (SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Entretanto, estudos de campo em que são verificados tais aspectos no hemisfério

sul são escassos (MACHADO et al., 2001), limitando a compreensão dos mecanismos fisiológicos desencadeados pelos citros frente às condições adversas sazonais, temperaturas indesejáveis e disponibilidade inadequada de água, e atrasando ou mesmo impedindo o avanço de modelos e técnicas que visem o aumento de produtividade dos pomares.

2.1.4 Alguns aspectos fisiológicos relacionados à fotossíntese e ao crescimento de citros

A variação sazonal de crescimento (fluxos vegetativos) e a presença constante de drenos (frutos), no caso de variedades de maturação tardia, causam o consumo de reservas (carboidratos) durante praticamente todo o ano. Essas reservas assumem papel fundamental na produtividade dos pomares uma vez que a atividade fotossintética é incapaz de suprir a demanda energética em momentos fenológicos chaves, tais como florescimento e pegamento dos frutos (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998; GOLDSCHMIDT, 1999; GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996; SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Em relação aos frutos dos citros, o momento de maior dreno de reservas se dá no fim do estágio de maturação (HUANG; DARNELL; KOCH, 1992; KRIEDEMANN, 1969), indicando mais um aspecto da variação sazonal da demanda por carboidratos. Em espécies perenes como o caso dos citros, uma quantidade significativa de reservas é direcionada para a manutenção e crescimento das plantas, devendo também haver reservas suficientes para reduzir os efeitos da variação sazonal do suprimento de carbono no metabolismo da planta (SYVERTSEN; LLOYD, 1994).

A menor atividade fotossintética e, por conseguinte o menor suprimento de reservas, ocorre durante o período mais frio e menos úmido do ano - inverno no Estado de São Paulo (MACHADO et al., 2002), quando as plantas diminuem o metabolismo e assim consomem menos reservas (DAVENPORT, 1990; SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Nessa ocasião, se espera que a concentração de açúcares seja elevada, sendo uma consequência mais da diminuição do dreno do que aumento na oferta. Entretanto, o conteúdo de reservas em mudas de laranja 'Valência' no inverno permaneceu inferior ao verão (RIBEIRO et al., 2005), sugerindo que a presença de drenos como os frutos impõem outra dinâmica diária de consumo de reservas quando comparadas plantas adultas em produção comercial com mudas ou plantas jovens. Um outro aspecto relevante se refere à alternância de crescimento vegetativo que ocorre entre a parte aérea e o sistema radicular (BEVINGTON; CASTLE, 1985; CASTRO et al., 2001; SYVERTSEN;

LLOYD, 1994), sendo razoável considerar que a menor demanda aparente (crescimento reduzido da copa) não necessariamente implica em acúmulo de reservas.

O carbono fixado pela fotossíntese é direcionado para a síntese de amido no cloroplasto ou sacarose no citoplasma (DICKSON, 1991), sendo a primeira via preferencialmente acionada quando as plantas apresentam crescimento reduzido ou não estão em produção, ao passo que a segunda alternativa é mais ativa quando há drenos (GIFFORD et al., 1984). Dessa forma, há acúmulo de reservas (amido) quando a força de dreno é baixa (crescimento reduzido) e translocação de carboidratos (sacarose) quando a atividade metabólica é intensa. O amido armazenado pode ser posteriormente metabolizado (hidrolizado a glicose) quando a fotossíntese for incapaz de suprir a demanda por energia durante o crescimento vegetativo ou reprodutivo das plantas. Essa partição de reservas e a regulação da atividade fotossintética são essenciais para o crescimento e desenvolvimento vegetal tanto em espécies perenes como em anuais (DICKSON, 1991; GIFFORD et al., 1984; GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996; KALT-TORRES et al., 1987). Os ciclos alternados de crescimento entre parte aérea e sistema radicular em plantas perenes podem ser induzidos pela partição diferencial de assimilados entre estruturas novas (ramos e folhas do fluxo vegetativo recente) e maduras (ramos, folhas e raízes) (DICKSON, 1991).

Embora o acúmulo de reservas seja desejável para manter a produção de frutos e crescimento das plantas, o aumento da concentração de reservas foliares inibe a fotossíntese em algumas espécies cultivadas (AZCÓN-BIETO, 1983; BAGNALL; KING; FARQUHAR, 1988; GOLDSCHMIDT; HUBER, 1992; NAFZIGER; KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000; PAUL; PELLNY, 2003). Dentre as evidências que sugerem tal mecanismo, pode-se considerar o efeito estimulante da fotossíntese quando há presença de frutos (SYVERTSEN; GOÑI; OTERO, 2003), o aumento da evolução de O_2 fotossintético quando discos foliares são submetidos a períodos de escuro para consumo de reservas foliares (DAMATTA et al., 1997; RIBEIRO et al., 2004b), o decréscimo da fotossíntese quando discos foliares são supridos com açúcares (FOYER, 1988). A inibição da fotossíntese em trigo foi relacionada ao aumento da concentração de açúcares solúveis, embora o amido também tenha acumulado (AZCÓN-BIETO, 1983). Quilot; Génard e Kervella (2004) sugerem que a inibição da fotossíntese pode ser causada por processos ou compostos intermediários envolvidos nesse tipo de regulação. Há ainda a possibilidade de inibição ou estímulo da fotossíntese pela ciclagem de açúcares (PAUL; PELLNY, 2003). Esses resultados sugerem que a inibição da fotossíntese pelo acúmulo de reservas não é estritamente

relacionada à concentração ou ciclagem de um determinado tipo de carboidrato ou molécula envolvida no metabolismo de açúcares, sendo variável entre espécies (GOLDSCHMIDT; HUBER, 1992).

Em relação aos citros, Iglesias et al. (2002) sugerem que a elevada concentração de açúcares, *per se*, induz a inibição da fotossíntese. Entretanto, Ribeiro et al. (2005) demonstraram que a dinâmica diária de carboidratos em citros está mais relacionada à inibição ou estímulo da fotossíntese do que os valores absolutos, i.e. concentração de açúcares nas folhas. A relação entre concentração de reservas e fotossíntese tem sido verificada indiretamente através de relações entre crescimento e produção de frutos e atividade fotossintética em plantas cítricas. Dessa forma tem-se encontrado maior atividade fotossintética quando há aumento na força de dreno das plantas, sendo essa conclusão proveniente de estudos em que o crescimento da parte aérea foi manipulado pela remoção de ramos (SYVERTSEN, 1994) ou de estudos em que as plantas foram desbastadas (SYVERTSEN; GOÑI; OTERO, 2003). Em plantas que apresentam alternância de safra, o aumento da concentração de reservas nas raízes, devido a tratamentos que diminuem o consumo das mesmas, inibiu a expressão de genes relacionados ao metabolismo de carboidratos. A inibição da expressão gênica está aparentemente relacionada à variação da concentração e não aos valores absolutos (LI; WEISS; GOLDSCHMIDT, 2003). Logo, fica evidenciado o papel do sistema radicular no suprimento de açúcares (energia) em momentos fenológicos críticos, assim como a sua relação com a alternância de safras, quando uma baixa carga de frutos levará ao acúmulo de reservas que serão posteriormente utilizadas em anos de alta produção (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998; GOLDSCHMIDT, 1999; GOLDSCHMIDT; GOLOMB, 1982; LI; WEISS; GOLDSCHMIDT, 2003).

A inibição da fotossíntese pelo acúmulo de carboidratos pode ocorrer pelo decréscimo da reciclagem de fósforo entre citoplasma e estroma (FOYER, 1988), decréscimo no consumo ou produção de *ATP* e *NADPH*, menor regeneração de ribulose-1,5-bifosfato, substrato da fotossíntese (AZCÓN-BIETO, 1983), decréscimo na expressão de genes relacionados à fotossíntese (PAUL; PELLNY, 2003), fechamento estomático (GOLDSCHMIDT; HUBER, 1992; NAKANO et al., 2000), e aumento da resistência à difusão de CO_2 nas células do mesófilo foliar (NAFZIGER; KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000).

Embora a fotossíntese, à primeira vista, seja responsável pelo crescimento das plantas, o mesmo é governado pela atividade respiratória, que por meio de uma série de reações químicas

promove a degradação de açúcares e conseqüente produção de energia e disponibilização de carbono para constituição de outras moléculas (GIFFORD et al., 1984). Portanto, torna-se necessário considerar a variação sazonal que a temperatura foliar pode impor à respiração, estando essa intimamente ligada ao crescimento das plantas.

2.1.5 As variedades cultivadas de laranjeira: importância da ‘Valência’

Dentre as variedades de laranjeira (*Citrus sinensis*) mais cultivadas no Brasil, a ‘Pêra’ se destaca tanto em área plantada (DAVIES; ALBRIGO, 1994; FIGUEIREDO, 1991) como em produção, sendo responsável por aproximadamente 38% da produção paulista (POMPEU JUNIOR, 2001). As variedades comerciais apresentam períodos de maturação (período entre o florescimento e a colheita) distintos, sendo classificadas como precoces (6 a 9 meses), intermediárias (9 a 12 meses) ou tardias (>12 meses) (DAVIES; ALBRIGO, 1994; FIGUEIREDO, 1991; TUBÉLIS, 1995). Logo, a oferta de frutas para o mercado por um período mais longo (maio a fevereiro) é dependente do cultivo de espécies com diferentes datas de colheita. A maior produção se dá entre julho e setembro e é referente à variedade ‘Pêra’, sendo a oferta de laranjas nos meses de maio a julho e setembro a fevereiro proporcionada pelo cultivo de outras variedades, tais como ‘Natal’ e ‘Valência’ (tardias), ‘Baía’ (precoce a intermediária) e ‘Hamlin’ (precoce) (FIGUEIREDO, 1991; TUBÉLIS, 1995). Em relação à importância dessas variedades, as laranjeiras ‘Natal’ e ‘Valência’ representam juntas cerca de 48% da produção paulista (POMPEU JUNIOR, 2001).

Segundo Davies e Albrigo (1994), a laranjeira ‘Valência’ é originária da China e foi pela primeira vez descrita em Portugal. O nome ‘Valência’ foi dado pelo fato das plantas serem semelhantes a uma variedade de laranjeira cultivada em Valência, Espanha. Dentre as variedades tardias, ‘Valência’ é a de maior importância no cenário internacional, apresentando produtividade entre 40 e 60 ton ha⁻¹ e representando cerca de 21% do total de laranjeiras no Estado de São Paulo. (DAVIES; ALBRIGO, 1994; FIGUEIREDO, 1991; POMPEU JUNIOR, 2001). As árvores possuem porte médio a grande, com área foliar abundante, e produzem frutos que são destinados para consumo *in natura* no mercado interno e externo e para a indústria. A maturação dos frutos se completa entre agosto e dezembro dependendo da região, podendo os frutos permanecer aderidos à planta mesmo após maduros sem perda significativa de qualidade (DAVIES; ALBRIGO, 1994; FIGUEIREDO, 1991; PIO et al., 2005). Os frutos de ‘Valência’

apresentam excelente coloração de suco e elevada concentração de sólidos solúveis, o que faz aumentar sua demanda pela indústria de processamento de suco (DAVIES; ALBRIGO, 1994; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996).

Um aspecto importante das variedades tardias como a ‘Valência’ é que durante determinada época do ano, normalmente durante os meses de setembro a novembro no hemisfério sul, as plantas apresentam flores e frutos, ou seja, as plantas possuem estruturas reprodutivas referentes a duas safras agrícolas: os frutos em fase de maturação que serão colhidos no mesmo ano; e as flores e posteriormente os frutinhos que serão responsáveis pela safra do ano seguinte. Essa situação promove elevado dreno de reservas (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998; GOLDSCHMIDT et al., 1985; KRAJEWSKI; RABE, 1995), e dependendo do esgotamento e do estado fisiológico da planta pode levar à alternância de safra ou mesmo ao colapso e morte. Ainda, há de se considerar o papel inibitório que os frutos apresentam em relação ao florescimento (KRAJEWSKI; RABE, 1995; MOSS, 1972; PRADO, 2006), sendo, portanto produzidas menos flores em variedades tardias. Acredita-se que esse papel regulatório seja exercido por giberelinas ou auxinas produzidas pelas sementes ou fruto, ou pela redução de reservas (carboidratos) induzida em anos em que as plantas apresentam alta produção (MONSELISE; GOLDSCHMIDT, 1982; MOSS, 1972).

Em relação à alternância de safras, os citros apresentam maior ou menor variação na produção de frutos dependendo da variedade (GOLDSCHMIDT; GOLOMB, 1982; LI; WEISS; GOLDSCHMIDT, 2003). Dentre as laranjeiras doces, a ‘Valência’ é uma variedade em que a alternância de safras ocorre, porém em menor escala se comparada a outras espécies (CASTRO et al., 2001). A oscilação de produção pode ocorrer de diversas maneiras, em anos seguidos ou em intervalos maiores de 2 a 3 anos, sugerindo que o termo ‘bienalidade’ deve ser utilizado com cautela. Desde que haja um bom manejo do pomar (poda, adubação e controle de pragas e doenças), os principais fatores que levam à alternância de safras parecem ser regulados pelas condições climáticas e pela própria planta (DAVIES; ALBRIGO, 1994; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Dentre esses fatores, alguns autores (AGUSTÍ, 2000; GARCIA-LUIS et al., 1988; MONSELISE; GOLDSCHMIDT, 1982; REUTHER, 1973; SYVERSTEN; LLOYD, 1994) têm sugerido: temperaturas inapropriadas durante a brotação de primavera (florescimento); queda ou produção de menos estruturas reprodutivas devido a fatores endógenos (balanço

hormonal, estado nutricional e conteúdo de reservas) e exógenos (temperaturas extremas e vento dentre outros).

A alternância de produção pode ainda estar relacionada ao balanço de carboidratos quando a alta carga de frutos leva ao esgotamento das reservas (amido) nas raízes, limitando o florescimento (AGUSTÍ, 2000). Considerando a produção de sólidos solúveis em laranja 'Valência', Albrigo (1997) sugere que a variação ano-a-ano tem relação com a temperatura de inverno, ou seja, quanto menos frio for o inverno, maior a atividade fotossintética durante essa época, o que leva ao maior fornecimento de fotossintetizados para a produção das plantas. A falta de sincronia entre oferta e demanda por carboidratos devido a estresse ambiental severo (ex.: após um longo período de estiagem) também pode estar relacionada à alternância de safras (SYVERTSEN; LLOYD, 1994).

Desde que as laranjeiras cultivadas são enxertadas e que os porta-enxertos induzem diferentes características morfológicas e fisiológicas na copa (AGUSTÍ, 2000; BARRY; CASTLE; DAVIES, 2004; CERQUEIRA et al., 2004; SINCLAIR; ALLEN JUNIOR, 1982; SYVERTSEN; LLOYD, 1994), torna-se importante o conhecimento das variedades de porta-enxerto mais amplamente empregadas na citricultura.

O principal porta-enxerto é o limoeiro 'Cravo' (híbrido de *Citrus limon* x *Citrus reticulata*), que desde a década de 60 está presente na maioria das plantas cítricas cultivadas no Estado de São Paulo, devido a suas características de tolerância à seca e à tristeza dos citros e precocidade de produção dentre outros (POMPEU JUNIOR, 1991; 2005). Entretanto, o plantio de laranjeiras tendo como porta-enxerto o 'Cravo' tem decrescido devido à sua susceptibilidade à doença conhecida como Morte Súbita dos Citros (MÜLLER et al., 2005). Nesse contexto, a importância da tangerineira 'Cleópatra' (*Citrus reticulata* Blanco) tem aumentado devido às plantas não apresentarem sintomas da doença, representando cerca de 33% do total de mudas produzidas até maio de 2003 (POMPEU JUNIOR, 2005). Além de não ser afetada por uma grande gama de doenças economicamente importantes para os citros, a tangerineira 'Cleópatra' promove copa com grande vigor vegetativo, apresenta tolerância a solos salinos e à baixa temperatura, induz a produção de frutos com alta qualidade e possui sistema radicular profundo e densamente ramificado tornando as plantas moderadamente tolerantes à falta de água (AGUSTÍ, 2000; DAVIES; ALBRIGO, 1994; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Entretanto, há relato de que a tangerineira 'Cleópatra' tem menor condutividade hidráulica e induz menor

transpiração da copa se comparada aos outros porta-enxertos (SYVERTSEN; GRAHAM, 1985; SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Esse porta-enxerto apresenta como principal desvantagem o atraso do início da produção (AGUSTÍ, 2000; DAVIES; ALBRIGO, 1994; POMPEU JUNIOR, 2005), sendo esse um aspecto que aliado à maior tolerância do ‘Cravo’ à deficiência hídrica impede maior disseminação da ‘Cleópatra’ nos pomares comerciais.

2.1.6 Panorama atual da citricultura no Estado de São Paulo

O Estado de São Paulo produziu em 2004 mais de 360 milhões de caixas de laranja (40,8 kg por caixa), provenientes de mais de 272 milhões de plantas espalhadas por todo parque citrícola (INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA, 2006). As principais áreas produtoras se encontram na região central do Estado, sendo as maiores produções registradas em Itápolis, Mogi-guaçu, Casa Branca, Matão, Brotas e Aguai. No norte do Estado, os municípios de Barretos, Olímpia e Bebedouro se destacaram com mais de 7 milhões de caixas de laranja em 2004. O mesmo ocorrendo em Itapetininga, localizada mais ao sul do Estado (INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA, 2006).

Evidentemente, as maiores produções são obtidas em municípios com extensos plantios de laranjeiras, destacando-se Itápolis com mais de 9 milhões de plantas. Em relação à produtividade por planta, os pomares de Aguai apresentaram em média cerca 2,5 caixas/planta em 2004, produtividade bem superior se comparada à média em Limeira, que atingiu a marca de 1,2 caixa/planta (INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA, 2006). Curiosamente, os valores de deficiência hídrica anual e temperatura do ar em Limeira são bem inferiores aos encontrados em municípios mais ao norte do Estado, como Barretos e Bebedouro (RIBEIRO; MACHADO; BRUNINI, 2006), o que não justificaria as menores produtividades obtidas, i.e. 1,2 caixa/planta em Limeira e 1,5-1,7 caixa/planta em Barretos e Bebedouro (INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA, 2006).

Nesse ponto, estudos que envolvam as interações entre planta e ambiente são escassos, o que dificulta o entendimento de como as plantas reagem ao estímulo ambiental em determinada área ou região brasileira. Em termos gerais, a produtividade média dos pomares brasileiros esteve ao redor de 1,9 caixa/planta em 2004. Obviamente pomares mais tecnificados que utilizam irrigação e realizam práticas agrícolas adequadas obtêm maiores produtividades.

Desde que as localidades citadas pertencem a diferentes zonas climáticas (CAMARGO et al., 1974), pode-se esperar que os principais fatores que regulam o desenvolvimento, crescimento e produção das plantas sejam distintos. Ou seja, baixa temperatura é o principal fator no sul do Estado, ao passo que altas temperaturas e baixa disponibilidade de água são fatores determinantes no norte do Estado (RIBEIRO; MACHADO; BRUNINI, 2006). Em relação aos elementos ambientais considerados, sabe-se que além da disponibilidade hídrica e amplitude diária e sazonal da temperatura do ar, a temperatura do solo, a umidade atmosférica e a velocidade e direção dos ventos influenciam o desenvolvimento dos citros, considerando tanto o sistema radicular como a parte aérea (ramos, folhas, flores e frutos) das plantas (ELFVING; KAUFMANN, 1972; ORTOLANI; PEDRO JUNIOR; ALFONSI, 1991; RODRIGUEZ, 1987).

Embora o conhecimento da influência do clima no desenvolvimento das plantas seja imprescindível, pouco se sabe sobre as relações solo-citros-atmosfera em condições climáticas brasileiras, especialmente se consideramos a importância econômica da citricultura para o país. Spiegel-Roy e Goldschmidt (1996) comentam que a produtividade dos citros varia consideravelmente entre espécies e variedades por razões que ainda não são bem entendidas, apontando como causas prováveis das baixas produções as condições desfavoráveis de clima, baixa disponibilidade de luz, solos inadequados, suprimentos reduzidos de água e nutrientes, utilização incorreta de porta-enxertos, e ocorrência de pragas e doenças.

Nos últimos anos os prejuízos causados por doenças, em especial a Clorose Variegada dos Citros, Pinta Preta e Morte Súbita dos Citros dentre outras (LARANJEIRA et al., 2005; MÜLLER et al., 2005), e a baixa remuneração do agricultor têm causado redução na área ocupada com citros no Estado de São Paulo. A área colhida vem sendo reduzida em uma média de aproximadamente 1,2% ao ano desde 2000, o que equivale a aproximadamente 5800 ha por ano (FNP CONSULTORIA & COMÉRCIO, 2005). Atualmente, uma nova doença denominada *Huanglongbing* (ex-*Greening*) é motivo de preocupação para os citricultores (FUNDECITRUS, 2006).

Além do aspecto fitossanitário, o agricultor pouco tecnificado tem optado pela substituição dos pomares por cultivos com maior rentabilidade a curto e médio prazo, o que colabora para a redução da área plantada. Mesmo com esse cenário pouco atraente, algumas áreas do Estado de São Paulo têm apresentado novos plantios significativos. Na região de Itápolis, Borborema, Reginópolis e Tabatinga foram plantadas mais de 4,2 milhões de mudas em 2004, ao

passo que na região de Bebedouro e Colômbia, o total chega a 1,7 milhão de mudas (INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA, 2006). Botucatu se destacou como o município com maior plantio em 2004, cerca de 2,1 milhão de plantas (INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA, 2006). É importante considerar que a reposição de plantas e novos plantios são aspectos fundamentais para a prosperidade da citricultura paulista, que contava com cerca de 108,1 milhões de plantas em 2004 (INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA, 2006).

Outro ponto de relevância é que a maioria dos pomares no Estado de São Paulo não é irrigada (PIRES et al., 2005), significando que as plantas estão sujeitas à variação sazonal da disponibilidade hídrica (RIBEIRO; MACHADO; BRUNINI, 2006) que dependendo da região pode levar a prejuízos significativos na produção. Di Giorgi et al. (1991) citam que o fator hídrico é o elemento de maior influência na produção dos pomares, o que pôde ser constatado nas colheitas de 1994/1995 e 1995/1996, quando um período extenso de estiagem durante o ano de 1994 ocasionou sérios prejuízos a citricultura (TUBÉLIS, 1995).

A baixa produtividade média brasileira e mesmo paulista, ao redor de 20-24 ton ha⁻¹, quando comparada à produtividade média de outros países como Estados Unidos e Israel, ao redor de 30 ton ha⁻¹ (FAO, 2006), deixa evidente que o Brasil ainda tem potencial para aumento da produção e exploração de novas fronteiras na área citrícola. No início da década de 90, vislumbrava-se uma produção de citros ao redor de 40 ton ha⁻¹ (TEÓFILO SOBRINHO; POMPEU JUNIOR; FIGUEIREDO, 1992) que seria possível graças ao aprimoramento do manejo das plantas no pomar. Entretanto, pode-se perceber que a produtividade média dos pomares é bem inferior ao patamar almejado, sugerindo que apesar da existência de tecnologias, essas são pouco empregadas ou ainda estão em fase de implementação e adaptação às condições brasileiras.

Dentre as técnicas capazes de elevar a produtividade dos pomares, a irrigação e o plantio adensado surgem de forma promissora (MEDINA; RIBEIRO, 2006; PIRES et al., 2005; TUCKER; WHEATON; MURARO, 1991). No entanto, o emprego de novas técnicas para incremento da produção é dependente do conhecimento de como as plantas interagem com o ambiente, considerando a regulação endógena (própria planta) e exógena (induzidos pelo ambiente). Nesse contexto, o conhecimento das respostas fisiológicas e bioquímicas a fatores do ambiente, tanto em escala diária como sazonal, é necessário para o aumento da produtividade dos citros (VU, 1999). Yelenosky (1991) cita que a lentidão do progresso no entendimento das

respostas fisiológicas das plantas ao ambiente, assim como dos mecanismos envolvidos na adaptação das espécies a condições de estresse, pode levar a grandes perdas econômicas no futuro, quando novos desafios surgirão para a citricultura.

2.2 Material e métodos

2.2.1 Área experimental

O experimento foi conduzido em um pomar (2,52 ha) de plantas matrizes (banco de germoplasma de laranjeiras doce) com aproximadamente 15 anos (plantio em 05/03/1990), localizado no Centro APTA Citros ‘Sylvio Moreira’, no município de Cordeirópolis (SP), Brasil (22°32’S; 47°27’O; altitude de 639 m). O plantio foi realizado em espaçamento 8x5 m no sentido de orientação norte-sul, sendo o solo da área experimental classificado como latossolo vermelho distrófico de textura médio-argilosa. As entrelinhas apresentavam cobertura vegetal (gramínea).

Avaliações de fotossíntese e relações hídricas foram realizadas entre setembro de 2004 e agosto de 2005 em laranjeiras ‘Valência’ [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] enxertadas sobre tangerineira ‘Cleópatra’ (*Citrus reticulata* Blanco). As plantas avaliadas estavam localizadas em uma única linha de plantio (com total de 35 plantas), haja vista que o pomar era composto por diferentes combinações de copa/porta-enxerto. As plantas mais próximas da extremidade do talhão estavam a uma distância de aproximadamente 20 m, o que equivale a uma bordadura de 3 plantas. A área experimental foi adubada periodicamente com macro e micronutrientes para manter as plantas bem nutridas, o que foi verificado em análises químicas das folhas (PRADO, 2006).

Considerando os últimos 10 anos, a área de estudo apresenta média anual de chuvas ao redor de 1366 mm e temperatura média mensal variando entre 23,8°C (verão) e 17,8°C (inverno). Segundo a atualização da classificação climática para o Estado de São Paulo (ROLIM et al., 2005), o tipo climático dessa área é Cfa, caracterizado como subtropical úmido sem estação seca e com temperatura média do mês mais quente maior ou igual a 22°C. Segundo o balanço hídrico climatológico médio (1995-2004), o período de menor disponibilidade hídrica ocorre entre os meses de julho a setembro, atingindo valor máximo de deficiência hídrica de 11,7 mm em agosto quando se considera uma capacidade de água disponível (CAD) de 100 mm (RIBEIRO; MACHADO; BRUNINI, 2006).

Para a avaliação da influência da menor disponibilidade sazonal de água (inverno-outono) nas características fisiológicas de laranjeiras, metade da linha de plantio foi irrigada, sendo avaliadas cinco plantas nessa condição. Assim, o experimento contava com plantas em condições naturais de disponibilidade de água (controle) e em condições irrigadas (irrigação), sendo a parcela útil de cada tratamento constituída por 5 plantas. O sistema de irrigação consistia de gotejadores (vazão de 4 L h⁻¹) a cada 1 m, totalizando 8 gotejadores por planta dispostos em duas linhas paralelas (4 gotejadores por linha). A água a ser repostada foi estimada a partir do cálculo da evapotranspiração potencial (*ET_o*) diária pelo método de Penman-Monteith (ALLEN et al., 1998), sendo os elementos ambientais necessários para estimar *ET_o* obtidos em uma estação meteorológica automática localizada a aproximadamente 500 m do pomar. A evapotranspiração da cultura (*ET_c*) foi calculada utilizando-se valores de coeficiente de cultura (*K_c*) entre 0,75 (inverno) e 0,85 (verão) conforme a época do ano (VIEIRA, 1991), sendo $ET_c = K_c \cdot ET_o$. A porcentagem de área molhada (*P* = 30%) e a eficiência de irrigação por gotejamento (*E_a* = 0,9) foram utilizadas para o cálculo da lâmina de irrigação (*LI*, mm): $LI = ET_c \cdot (P/100) / E_a$ (BERNARDO, 1989). O intervalo e tempo de irrigação foram variáveis, sendo alterados semanalmente conforme a demanda atmosférica e ocorrência de chuvas. Quando necessária, a irrigação foi efetuada diariamente em períodos de baixa disponibilidade hídrica (inverno-outono) e a cada 2 ou 3 dias em períodos de maior disponibilidade de água (verão-primavera). Cabe considerar que nesse estudo a reposição de água pela irrigação representou apenas uma ferramenta para avaliar os efeitos fisiológicos da menor disponibilidade de água durante o inverno. Assim, procurou-se manter a umidade do solo no tratamento irrigado o mais próxima possível da capacidade de campo.

O balanço hídrico climatológico decenal para os anos de 2004 e 2005 (*CAD*=100 mm) foi calculado com a utilização da planilha eletrônica desenvolvida por Rolim; Sentelhas e Barbieri (1998), utilizando-se os dados meteorológicos fornecidos pelo Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas (CIIAGRO, <<http://ciiagro.iac.sp.gov.br>>), do Instituto Agrônomo (IAC). Esses dados também foram utilizados para quantificar a radiação global diária (*Q_g*, MJ m⁻² d⁻¹) em cada avaliação, e caracterizar o regime térmico (avaliado pela temperatura média, máxima e mínima do ar, e temperatura do solo a 5, 10, 40 e 100 cm de profundidade) e hídrico (avaliado pela precipitação e pelo balanço hídrico climatológico) em 2004 e 2005.

2.2.2 Medidas de trocas gasosas

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas com um analisador de gases por infravermelho modelo LI-6400 (LI-COR, EUA), operando em sistema aberto. As variáveis avaliadas foram: assimilação de CO₂ (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); concentração intercelular de CO₂ (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$); temperatura foliar (T_F , °C) e diferença de pressão de vapor entre folha e ar ($DPV_{\text{folha-ar}}$, kPa). A partir dessas variáveis, calculou-se a eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$) e as eficiências de uso da água: A/E ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$) e A/g_s ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) sendo essa última denominada de eficiência intrínseca do uso da água por considerar o mecanismo estomático (FLEXAS et al., 2001; MACHADO et al., 2005). A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) também foi medida simultaneamente às demais variáveis fisiológicas pelo LI-6400.

Foram avaliadas folhas maduras e expostas, localizadas no terço médio da copa nas posições leste (nascente) e oeste (poente). Durante o período experimental (setembro/04 a agosto/05), foram realizadas amostragens em intervalos mensais em folhas que se encontravam em ramos sem frutos. As trocas gasosas foram monitoradas em cinco folhas de plantas diferentes, sendo avaliada uma folha por planta em cada posição da copa. Devido à ocorrência de chuvas e impossibilidade de realização das medidas, apenas os meses de janeiro e maio de 2005 ficaram sem avaliações. Entretanto, as condições climáticas das estações de verão (janeiro) e outono (maio) foram verificadas respectivamente nas avaliações de dezembro/fevereiro e abril/junho.

As medidas foram realizadas durante o período diurno em intervalos de 1 a 1,5 hora, contabilizando de 9 (abril e junho) a 13 (dezembro) avaliações ao longo do dia. A partir das dinâmicas diurnas de assimilação de CO₂ e transpiração, foram calculados os valores diários integrados de cada uma dessas variáveis: A_i ($\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$) e E_i ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$), respectivamente. Esses valores foram calculados separadamente para cada posição na copa (leste e oeste), assim como para a copa como um todo, somando-se os valores obtidos em cada um dos lados. Cabe a ressalva que o fotoperíodo varia em função da época do ano, influenciando a variação sazonal de A_i e E_i . A partir desses valores foi calculada a eficiência diária de uso da água (A_i/E_i , mmol mol^{-1}).

Previamente a cada avaliação, o fluxímetro do LI-6400 foi checado, assim como o CO₂ e vapor d'água foram retirados do ar circulante no aparelho (utilizando-se os químicos soda

calcária e drierite) para averiguação do correto funcionamento do sistema, impedindo problemas decorrentes da estimativa errônea das concentrações desses gases. O aparelho estava equipado com uma fonte de luz modelo LI-6400-02B LED (LI-COR, EUA), utilizada para a fixação de *DFFF* em cada horário de medida e em cada posição da copa (leste e oeste). Para tanto, o sensor quântico do aparelho foi posicionado paralelo à superfície do solo a uma altura aproximada de 1,7 m (terço médio da copa), sendo o valor registrado de *DFFF* utilizado nas medidas da seqüência considerada. Esse procedimento foi adotado em ambas posições da copa para evitar que variações rápidas e momentâneas de *DFFF* criassem variabilidade indesejável (diferentes *DFFF* em um mesmo horário de medida e no mesmo tratamento).

2.2.3 Medidas de potencial de água no ramo

A tensão de água nos ramos foi avaliada com uma câmara de pressão (modelo 3005, SoilMoisture Equipment Corp., EUA), segundo método proposto por Kaufmann (1968). No presente estudo, essas medidas são chamadas de potencial de água no ramo (Ψ , MPa). As avaliações foram realizadas antes do amanhecer (Ψ_A) e às 14:30 h (Ψ_{14}), horários de maior e menor hidratação dos tecidos, respectivamente. Essas medidas foram efetuadas nos mesmos dias das avaliações de trocas gasosas, contabilizando quatro repetições por tratamento em cada posição da copa (leste e oeste), sendo retiradas duas amostras (ramos) por planta. Ao invés de folhas, foram avaliados ramos jovens (com secção transversal arredondada) da porção externa da copa (expostos) com o intuito de diminuir a variabilidade entre folhas e aumentar a representatividade da amostragem.

2.2.4 Medidas de fluorescência da clorofila *a*

A variação sazonal da atividade fotoquímica em laranjeiras foi quantificada pelo monitoramento da emissão de fluorescência da clorofila *a*. Essa radiação foi medida com um fluorômetro modelo PAM-2000 (Walz, Alemanha), capaz de monitorar o sinal de fluorescência emitido pelas folhas na presença de luz solar, i.e. em condições naturais. A partir do sinal de fluorescência, pode-se inferir sobre o funcionamento do aparato fotoquímico, uma vez que a fluorescência é uma rota de de-excitação das moléculas de clorofila que compete com a rota fotoquímica e a rota de dissipação não radiativa (SCHREIBER; BILGER; NEUBAUER, 1995).

As medidas de fluorescência de clorofila foram realizadas pela técnica do pulso de saturação descrita em Bøllhar-Nordenkampf e Oquist (1993) e Schreiber et al. (1998).

Foram efetuadas medidas em tecidos adaptados ao escuro, sendo possível avaliar a performance das reações fotoquímicas quando as moléculas participantes do transporte eletrônico nos tilacóides estão oxidadas e aptas para o aproveitamento máximo de energia. Medidas em tecidos iluminados também foram realizadas, onde as moléculas são capazes de utilizar apenas parte da energia disponibilizada pelo pulso de saturação devido à atividade fotossintética do tecido. Nessa situação, os centros de reação dos fotossistemas II estão parcialmente fechados, isto é, reduzidos. Os sinais avaliados foram: fluorescência mínima (F_o) e máxima (F_m) em tecidos adaptados ao escuro (30 min); fluorescência emitida a uma dada intensidade luminosa (F); e fluorescência máxima (F_m') e mínima (F_o') em tecidos iluminados, sendo F_o' medido após a excitação do fotossistema I com luz vermelha distante, i.e. 735 nm (VAN KOOTEN; SNEL, 1990). Para a adaptação dos tecidos foliares ao escuro foram utilizados cliques foliares de metal (*leafclips*) fabricados pela Walz, enquanto que nas medidas sob iluminação foi utilizada uma haste de medida (*leafclip holder*) modelo 2030-B (Walz) que permitia a fixação do ângulo e distância entre a fibra óptica e o tecido foliar (BILGER; SCHREIBER; BOCK, 1995).

A partir desses sinais foram calculadas as fluorescências variáveis em tecidos no escuro ($F_v = F_m - F_o$) e iluminados ($\Delta F = F_m' - F$) e assim determinadas as eficiências quânticas potencial (F_v/F_m) e efetiva ($\Delta F/F_m'$) do fotossistema II e os coeficientes de extinção fotoquímica [$q_P = (F_m' - F)/(F_m' - F_o')$] e não fotoquímica [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$] da fluorescência (GENTY; BRIANTAIS; BAKER, 1989; SCHREIBER; BILGER; NEUBAUER, 1995; VAN KOOTEN; SNEL, 1990). Como uma medida global de eficiência fotoquímica, o transporte aparente de elétrons foi calculado como: $ETR = (\Delta F/F_m' \cdot DFFF \cdot 0,84 \cdot 0,5)$, considerando-se a fração de energia absorvida pelas folhas como 0,84 e a partição de energia de excitação entre os fotossistemas I e II igual a 0,5 (BILGER; SCHREIBER; BOCK, 1995; DEMMIG; BJÖRKMAN, 1987; KRALL; EDWARDS, 1992). O excesso relativo de energia (EXC) foi quantificado segundo Bilger; Schreiber e Bock (1995) como $EXC = [(F_v/F_m - \Delta F/F_m')/(F_v/F_m)]$.

As medidas de fluorescência da clorofila foram efetuadas simultaneamente às medidas de trocas gasosas (quando consideradas as medidas em tecidos iluminados) e nas mesmas folhas. Esse procedimento foi adotado para que pudessem ser estudadas as relações entre a atividade fotoquímica e a assimilação de CO_2 .

2.2.5 Quantificação de carboidratos

Foram coletadas cinco folhas semelhantes às utilizadas nas avaliações de trocas gasosas, em cada posição da copa (leste e oeste), totalizando 10 folhas por planta e quatro plantas (repetições) por tratamento (controle e irrigado). Portanto, cada repetição representava uma amostra composta de cinco folhas coletadas às 15:00 h, horário de maior concentração foliar de reservas (RIBEIRO et al., 2005). Imediatamente após a coleta, o material vegetal foi mergulhado em nitrogênio líquido e seco em estufa de circulação forçada (modelo MA-035/5, Marconi, Brasil) a 65°C até atingir peso constante. As amostras foram então maceradas em cadinho e armazenadas em frascos de vidro âmbar até que as análises de açúcares fossem realizadas.

Na determinação do conteúdo foliar de carboidratos (mg g^{-1}) foram considerados os açúcares solúveis (*AS*), açúcares redutores (*AR*) e não redutores (*ANR*) e amido (*AM*), sendo *ANR* determinado indiretamente ($ANR=AS-AR$) e o conteúdo total de açúcares (*AT*) calculado como: $AT=AS+AM$. Os açúcares foram extraídos de amostras de 75 mg de massa seca (*MS*) e posteriormente quantificados pelos métodos de Somogyi-Nelson (*AR*) e Antrona (*AS* e *AM*).

Extração alcoólica de açúcares solúveis (AS e AR): procedeu-se a extração alcoólica dos açúcares solúveis (PASSOS, 1996), pela adição de 3 mL de etanol ($\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$) 80% (v/v) à amostra (75 mg *MS*) e incubação do volume em banho-maria (modelo MA-127/BO, Marconi, Brasil) a 55°C por 20 min, homogeneizando o material a cada 6 min. Ao término da incubação, as amostras foram centrifugadas a 9000 rpm por 10 min (centrífuga modelo 55-I, Sakuma, Japão) em temperatura ambiente, sendo o sobrenadante (contendo os açúcares) separado. Esse procedimento foi repetido três vezes (ciclos), sendo o sobrenadante acumulado (~ 9 mL) disposto em balão volumétrico de 25 mL e o volume completado com água destilada. Aliquotas de 10 mL da solução contida no balão foram dispostas em funil de separação, onde foi acrescentado 10 mL de clorofórmio (CHCl_3) P.A.. Após forte agitação, a solução no funil se separou em duas fases (polar e apolar), sendo que a fase de interesse contendo os açúcares se encontrava na região superior do funil (fase cor palha, sem a presença de lipídeos e pigmentos). A fase inferior foi lavada três vezes com 1,5 mL de água destilada para a recuperação de açúcares não extraídos na primeira separação. Após cada adição de água destilada, o funil foi fortemente agitado e as fases claras (região superior) foram adicionadas ao volume obtido na primeira separação. Essa solução foi então levada a banho-maria (55°C por aproximadamente 4 horas) para concentração dos açúcares e evaporação dos resíduos de etanol e clorofórmio que ainda pudessem estar presentes.

Após a concentração, o volume da solução foi medido (entre 4 e 6 mL), sendo posteriormente retiradas alíquotas para quantificação de *AS* e *AR*.

Extração ácida de açúcares (AM): foi realizada a extração ácida (PASSOS, 1996) dos açúcares insolúveis (amido) contidos no material precipitado após a centrifugação das amostras para obtenção dos açúcares solúveis (descrita anteriormente). Foram adicionados 4 mL de ácido perclórico (HClO_4) 30% (v/v) ao material precipitado, sendo o volume incubado em banho-maria (55°C) por 20 min e homogeneizado a cada 6 min. Após a incubação, o volume foi centrifugado a 9000 rpm (10 min) em temperatura ambiente, sendo o sobrenadante separado. Esse procedimento foi repetido três vezes, originando uma solução de aproximadamente 12 mL que foi disposta em balão volumétrico (50 mL) onde o volume foi completado com água destilada. As alíquotas para determinação de *AM* foram retiradas dessa solução.

Quantificação de AS e AM pelo método da Antrona (MCREADY et al., 1950; YEMM; WILLIS, 1954): o procedimento para quantificação consta de três fases: o preparo dos reagentes; a obtenção da reta-padrão (a partir da qual se obtém a relação entre absorvância e concentração de açúcares); e a quantificação propriamente dita.

a) preparo dos reagentes: a solução de glicose (GLU) para obtenção da reta-padrão foi preparada a partir de uma solução estoque contendo 100 mg D-glicose anidra ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) em 100 mL. Dessa solução, retirou-se 10 mL e completou-se (em balão volumétrico) o volume para 100 mL com água destilada, obtendo-se a solução padrão a ser utilizada na reta-padrão ($100 \mu\text{g mL}^{-1}$). As soluções foram armazenadas em vidro âmbar, na geladeira. Para o preparo da solução de antrona, procedeu-se inicialmente o preparo da solução de ácido sulfúrico (H_2SO_4) 95% (v/v) a partir da mistura de 95 mL de ácido sulfúrico (P.A.) em 5 mL de água destilada em banho de gelo. Posteriormente, 100 mg de antrona ($\text{C}_{14}\text{H}_{10}\text{O}$) foram completamente dissolvidos na solução de ácido sulfúrico 95%, também em banho de gelo. Essa solução foi preparada em cada dia de análise (YEMM; WILLIS, 1954).

b) obtenção da reta-padrão e preparo das amostras: a reta-padrão descreve a relação existente entre a absorvância e a quantidade de açúcar (no caso glicose), sendo obtida pela absorvância de soluções contendo 20, 40, 60, 80 e 100 μg de glicose (Figura 1). Além da glicose (alíquotas de 0,2, 0,4, 0,6, 0,8 e 1,0 mL da solução padrão de glicose descrita no item a), essas soluções eram constituídas por água (quantidade variável para obtenção do volume final desejado) e solução de antrona (5 mL). No caso de *AS*, o volume de água variou de 0 a 1 mL de

tal forma que o volume final dos tubos fosse de 6 mL. Já para a quantificação de *AM*, os tubos continham, além da água e antrona, ácido perclórico de tal forma que a concentração deste era igual à concentração da solução obtida após a extração ácida (descrita anteriormente). Nesse estudo foram adicionados 46 μL de ácido perclórico 30% (v/v) em cada tubo da reta-padrão, o que determinou variação do volume de água de 1,954 a 0,954 mL. Mantendo 5 mL de antrona por tubo, o volume final das soluções nos tubos para determinação de *AM* foi de 7 mL. Os tubos contendo as amostras tinham o mesmo volume final dos tubos da reta-padrão, sendo que a única diferença entre eles foi resultante da substituição da alíquota de glicose por uma alíquota fixa (0,2 mL) das soluções extraídas de forma alcoólica (*AS*) ou ácida (*AM*). Assim, o volume de água nos tubos das amostras também foi fixado em 0,8 (*AS*) e 1,8 mL (*AM*). O procedimento para adição dos reagentes nos tubos foi o seguinte: após a mistura das alíquotas de glicose ou amostra e água, os tubos foram mantidos em banho de gelo, sendo então adicionada a alíquota de solução de antrona e realizada a homogeneização dos tubos.

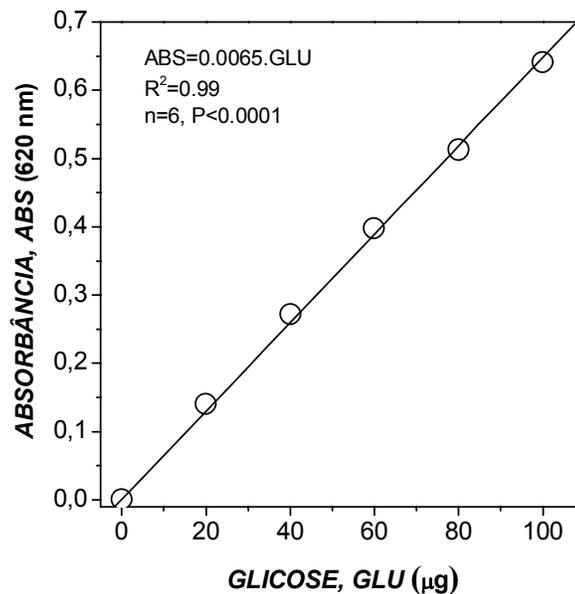


Figura 1 - Exemplo de reta-padrão para quantificação de açúcares solúveis (*AS*) pelo método da Antrona. Referente à quantificação de açúcares foliares de julho/2005

c) quantificação: os tubos contendo as amostras e as soluções da reta-padrão foram levados à fervura (100°C) por 10 min, sendo posteriormente resfriados rapidamente em banho de gelo. Após homogeneização das soluções, fez-se a leitura de absorvância em espectrofotômetro

digital (modelo B342II, Micronal, Brasil) a 620 nm. O tubo que continha apenas água e antrona foi utilizado como branco, sendo a leitura de absorvância zerada com a referida solução.

Quantificação de AR pelo método de Somogyi-Nelson (NELSON, 1944; SOMOGYI, 1945; 1952): assim como para *AS* e *AM*, o procedimento para quantificação consta das fases de preparo dos reagentes, obtenção da reta-padrão e quantificação.

a) preparo dos reagentes: a solução de glicose utilizada foi obtida como descrito na quantificação de *AS* e *AM*. Para a quantificação de *AR* pelo método de Somogyi-Nelson são necessários três reagentes (Somogyi-A, Somogyi-B e Nelson) que após obtidos devem permanecer em vidro âmbar à temperatura ambiente. O reagente Somogyi-A (incolor) é obtido pela dissolução de 50 g de sulfato de sódio (Na_2SO_4) em 100 mL de água destilada, sendo em seguida dissolvidos nessa solução 6,25 g de carbonato de sódio (Na_2CO_3), 6,25 g de tartarato duplo de potássio e sódio ($\text{KNaC}_4\text{H}_4\text{O}_6 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$) e 5 g de bicarbonato de sódio (NaHCO_3). Esse volume foi completado para 250 mL com água destilada, em balão volumétrico. O reagente Somogyi-B (azul claro) é constituído de 7,5 g de sulfato de cobre pentahidratado ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) dissolvidos em 30 mL de água destilada, sendo o volume final de 50 mL completado com água destilada em balão volumétrico. Após a obtenção do volume final, adiciona-se uma gota de ácido sulfúrico (P.A.). O reagente de Nelson (amarelo fluorescente) é obtido a partir da mistura de duas soluções. A solução 1 é composta por 3 g de arseniato de sódio ($\text{NaHASO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) dissolvidos em 15 mL, sendo o volume final de 25 mL completado com água destilada em balão volumétrico. A solução 2 é preparada dissolvendo 25 g de molibdato de amônio [$(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$] em 450 mL de água, adicionando-se 21 mL de ácido sulfúrico (P.A.). A solução final é composta pela mistura das soluções 1 e 2 em banho de gelo, deixando o reagente em incubação por 37°C por 24-48 h para formação do composto cromogênico, dado pelo desenvolvimento da cor.

b) obtenção da reta-padrão e preparo das amostras: a reta-padrão foi obtida pela absorvância de soluções em tubos contendo glicose (20, 40, 60, 80 e 100 μg), água (quantidade variável de 5 a 6 mL), solução Somogyi A+B (1 mL) e solução de Nelson (1 mL), de tal forma que o volume final foi de 8 mL. A mistura das soluções de Somogyi A e B (25:1) revela uma cor azul cintilante, devendo ser realizada apenas no momento das avaliações. As retas-padrão foram sempre obtidas a cada dia de quantificação, para que o eventual erro advindo do estado dos reagentes empregados fosse minimizado. A diferença entre os tubos da reta-padrão e das amostras foi devida à fixação de 0,2 mL de alíquota da amostra extraída (em substituição às

alíquotas de glicose) e 5,8 mL de água. O procedimento para adição dos reagentes nos tubos foi o seguinte: após a mistura das alíquotas de glicose (0 a 1 mL) ou amostra (0,2 mL) e água (0 a 1 mL), adicionou-se 1 mL da solução Somogyi A+B e procedeu-se a homogeneização dos tubos.

c) quantificação: os tubos contendo as amostras e as soluções da reta-padrão foram levados à fervura (100°C) por 10 min, sendo posteriormente resfriados rapidamente em banho de gelo e as soluções homogeneizadas. Adicionou-se 1 mL da solução de Nelson em cada tubo e procedeu-se nova homogeneização das soluções, foram finalmente adicionados 5 mL de água com nova homogeneização. As leituras de absorbância foram realizadas em espectrofotômetro a 520 nm.

2.2.6 Avaliação da produção de frutos e biometria das plantas

As produções de frutos (kg) das plantas estudadas foram avaliadas nas safras 2003/2004 (colheita em novembro de 2004) e 2004/2005 (colheita em outubro de 2005), sendo separadas as produções das porções leste e oeste da copa. Essas medidas foram realizadas com o objetivo de verificar se eventuais diferenças na fotossíntese e relações hídricas das plantas, devido à disponibilidade de água e/ou posição na copa, estariam relacionadas à produção de frutos. Adicionalmente, foram marcados dois ramos jovens em cada posição na copa (leste e oeste) em plantas de ambos tratamentos (controle e irrigado), que em agosto de 2004 não apresentavam flores ou frutos. Nesses ramos, fez-se o acompanhamento do surgimento de brotações e do crescimento mensal (cm mês⁻¹), por meio de medidas de comprimento com régua graduada.

Como uma medida global de crescimento, avaliou-se o índice de área foliar $\{IAF, [m^2 \text{ folha } (m^2 \text{ solo})^{-1}]\}$, utilizando-se um medidor de interceptação de radiação solar (modelo LAI-2000, LI-COR, EUA).

2.2.7 Análise dos dados

Nesse estudo, os fatores que causaram variação na fisiologia de laranjeira ‘Valência’ foram: a disponibilidade de água (natural e irrigação); a posição na copa (leste e oeste); e a época de avaliação (setembro, outubro, novembro, dezembro de 2004 e fevereiro, março, abril, junho, julho e agosto de 2005). Os resultados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), sendo cada média proveniente de 4 ou 5 repetições, dependendo da variável. Quando encontradas

diferenças significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 1% e 5% de probabilidade.

2.3 Resultados e discussão

2.3.1 Avaliação das condições ambientais durante o período experimental

A partir dos dados de temperatura (Figura 2A,B), pode-se verificar que no local onde foi conduzido o estudo ocorreram duas situações bem definidas quanto ao regime térmico. A época de menor temperatura contempla os meses de junho a agosto, ao passo que as maiores temperaturas do ar não são necessariamente observadas apenas durante os meses de verão (Figura 2A). Durante o período avaliado (2004 a 2005), as maiores temperaturas médias (decendiais) foram registradas em setembro/04 e abril/05, ou seja, primavera e outono, respectivamente (Figura 2A). A temperatura média anual em 2005 foi de 22,1°C, ou seja, apenas 0,9°C superior à temperatura de 2004 (21,2°C). Em 2005, as temperaturas médias durante o inverno foram superiores a 17,5°C, sendo as temperaturas mínimas superiores a 12,5°C (Figura 2A). Em relação ao regime térmico, as principais diferenças entre 2004 e 2005 ocorreram entre os meses de maio e agosto, sendo registradas menores temperaturas máximas (<22,5°C), médias (<15°C) e mínimas (<10°C) em 2004. Uma vez que os citros paralisam o crescimento da parte aérea em temperaturas inferiores a 13°C (REUTHER, 1973), pode-se sugerir que em 2004 as plantas ficaram mais tempo com o crescimento aparente paralisado.

Considerando apenas o período experimental (setembro/04 a agosto/05), as menores temperaturas foram observadas em julho e agosto/05, atingindo valores próximos a 12,5°C (Figura 2A). Apesar dos meses de verão (dezembro a fevereiro) serem em média os mais quentes, as maiores temperaturas foram registradas em setembro/04 (Figura 2A), quando foram alcançados valores absolutos superiores a 35°C. Cabe ressaltar que a maior amplitude térmica diária durante o período experimental foi observada nesse mês, chegando a 20,2°C (24/09/04). Essa foi uma situação atípica que aliada à baixa ocorrência de chuvas (Figura 2C) pode ter afetado o metabolismo das plantas, prejudicando o florescimento e a produção de frutos na safra 2004/2005.

A temperatura do solo acompanhou a variação da temperatura do ar, sendo os maiores valores (>27°C) observados no último decêndio de fevereiro/05, enquanto que as menores

temperaturas ($<9^{\circ}\text{C}$) foram registradas em julho/04 (Figura 2B). Cabe considerar que as maiores variações de temperatura ocorreram em camadas mais superficiais do solo, sendo registrados valores entre $8,2$ e $21,8^{\circ}\text{C}$ a 5 cm e entre $18,7$ e $26,3^{\circ}\text{C}$ a 100 cm de profundidade entre 2004 e 2005 (Figura 2B). Durante o período experimental, a temperatura do solo variou entre $27,8$ (a 40 cm de profundidade) e $11,9^{\circ}\text{C}$ (a 5 cm de profundidade), sendo esses valores observados em fevereiro e julho/05, respectivamente (Figura 2B). A temperatura do solo durante o período experimental provavelmente afetou o crescimento radicular, haja vista que o mesmo diminui em temperaturas inferiores a 15°C (ELFVING; KAUFMANN, 1972; CASTLE, 1980 apud SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996) e cessa em temperaturas menores que 7°C (BEVINGTON; CASTLE, 1985). Essa possibilidade se torna mais plausível ao se considerar que a profundidade efetiva do sistema radicular da tangerineira ‘Cleópatra’ (onde se encontra 80% da massa total de raízes) é de 60 cm (OLIVEIRA; VIEIRA; SOUZA, 1998).

Em relação ao regime de chuvas, os maiores volumes foram registrados em 2004, alcançando valores decendiais superiores a 160 mm durante o verão (Figura 2C). O volume total anual de chuvas foi de 1424 mm em 2004 e 1084 mm em 2005, indicando que esse último ano foi menos úmido se considerarmos que a precipitação média nos últimos 10 anos varia ao redor de 1419 mm (CENTRO INTEGRADO DE INFORMAÇÕES AGROMETEOROLÓGICAS, 2006). Com exceção do mês de agosto e do primeiro decêndio de setembro de 2004, houve ocorrência de chuvas durante todo o ano. Entretanto, esse padrão de distribuição de chuvas não foi verificado em 2005, quando os períodos sem precipitação ocorreram em decêndios de março, maio, junho, julho e agosto (Figura 2C). Sabe-se que as chuvas são mais frequentes e intensas durante os meses de primavera e verão (outubro a fevereiro), entretanto, 2005 foi um ano atípico em que o total acumulado de chuvas nesses meses foi cerca de 26% inferior ao registrado em 2004. Em comparação a 2004, o ano de 2005 apresentou maior irregularidade na distribuição de chuvas durante o outono e menor volume de chuvas durante a primavera-verão (Figura 2C).

Durante o período experimental, pode-se observar pelo menos três situações em termos de ocorrência e volume de chuvas: setembro/04 e julho-agosto/05 com menor ocorrência e volume de chuvas; outubro/04 a fevereiro/05 com maior frequência e volume de chuvas; e março a junho/05 com características intermediárias em relação às duas situações anteriores (Figura 2C). No entanto, apenas a ocorrência de chuvas não determina a disponibilidade de água para as

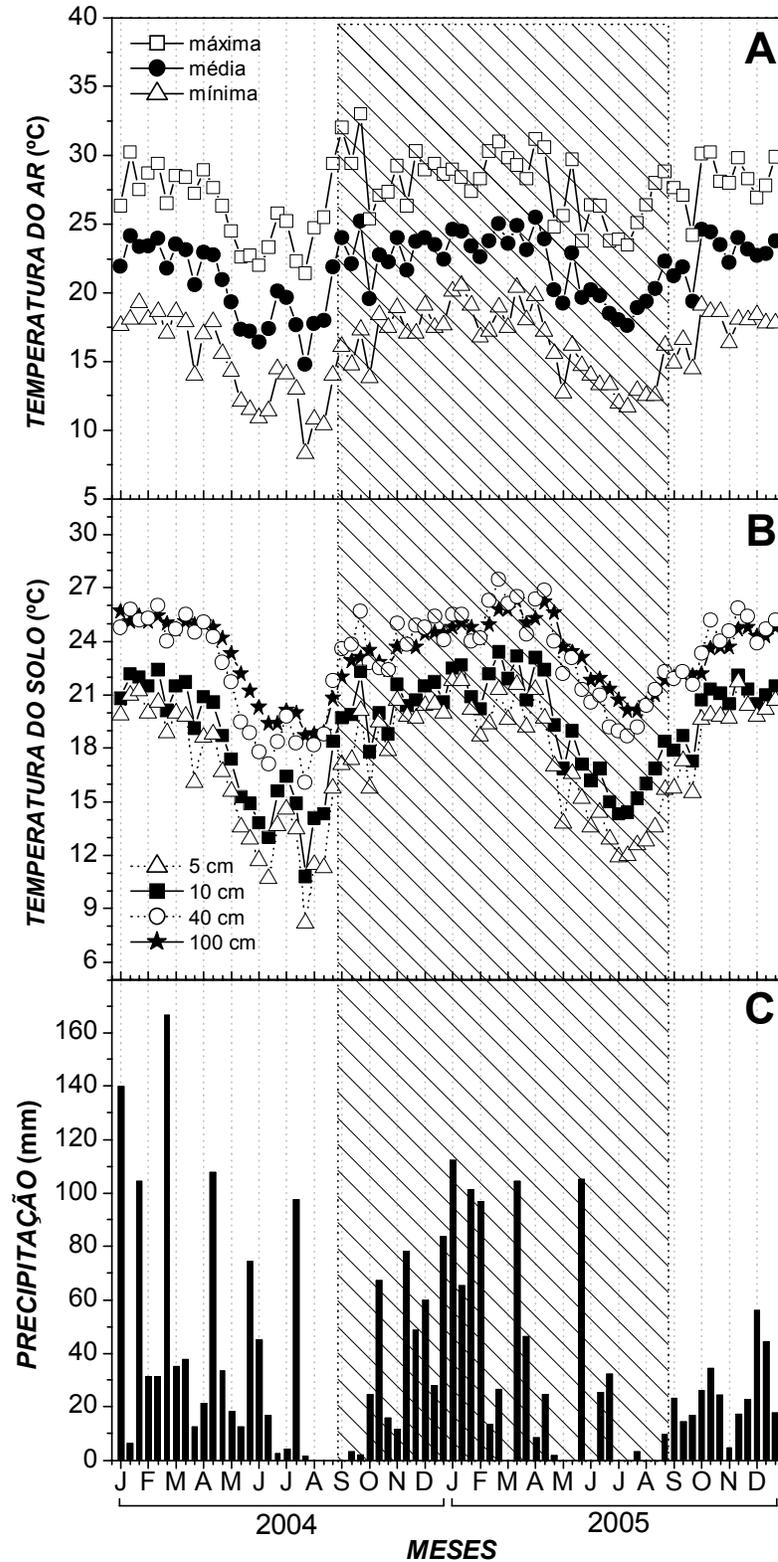


Figura 2 - Temperatura do ar (A) e do solo (B) e precipitação (C) durante 2004 e 2005 em Cordeirópolis (SP). Os símbolos representam o valor médio decenal (A e B) e as barras representam o somatório decenal (C). O período experimental é indicado pela área hachurada (setembro/2004 a agosto/2005). Dados obtidos em estação meteorológica convencional (CIIAGRO/IAC) localizada a 500 m do campo experimental

plantas, sendo essa também função da evapotranspiração durante o período considerado. Logo, a disponibilidade hídrica é determinada pelo regime térmico e hídrico do local, podendo ser avaliada pelo extrato do balanço hídrico climatológico apresentado na Figura 3.

Como indicado pela variação de temperatura e precipitação ao longo de 2004 e 2005, pode-se notar que o ano de 2005 foi seco, apresentando deficiência hídrica em decêndios de fevereiro, abril, maio e a partir de julho até o fim do ano (Figura 3A). A deficiência hídrica decencial máxima esteve ao redor de 20 mm, sendo inferior à observada em 2004, que atingiu valores próximos a 30 mm em setembro (Figura 3A). Em termos médios, o balanço hídrico de 2004 aproximou-se dos valores médios dos últimos 10 anos, quando a deficiência hídrica máxima ocorreu entre agosto e setembro, totalizando 109,8 mm anuais (CENTRO INTEGRADO DE INFORMAÇÕES AGROMETEOROLÓGICAS, 2006). Em contrapartida, o ano de 2005 foi atípico (Figura 3A), com longos períodos de deficiência hídrica que ocorreram entre abril e maio (43 mm) e durante praticamente todo o segundo semestre (149 mm).

Segundo a classificação climática de Köppen, o clima do local de estudo é do tipo Cfa quando se consideram os dados médios dos últimos 10 anos (ROLIM et al., 2005; SETZER, 1966). Esse tipo climático é caracterizado por não possuir estação seca definida, apresentar temperatura média normal do mês mais frio inferior a 18°C e do mês mais quente igual ou superior a 22°C, com total de chuvas do mês mais seco superior a 30 mm. Anteriormente, o tipo climático do local de estudo era classificado como Cwa (CAMARGO et al., 1974), que se diferencia do Cfa por apresentar inverno seco, temperatura média normal do mês mais quente inferior a 22°C e volume de chuvas do mês mais seco inferior a 30 mm. Logo, pode-se notar que a classificação climática apresenta variação considerável dependendo do período analisado e mesmo ano a ano.

Rolim et al. (2006)² sugerem a utilização da classificação climática de Thornthwaite (1948) por esta separar de forma mais representativa os diversos tipos climáticos encontrados no Estado de São Paulo, sendo mais apropriada quando se considera a escala mesoclimática. Nessa classificação, a região de Cordeirópolis apresenta o tipo climático B₂rB'_{3a}' considerando os valores médios normais (1961-1990), ou seja, mesotérmico úmido, sem ou com pequena deficiência hídrica e evapotranspiração potencial (*ET_o*) acumulada no verão menor que 48% do

² ROLIM, G.S.; CAMARGO, M.B.P.; LANIA, D.G.; MORAES, J.F.L. Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na determinação de zonas agroclimáticas para o Estado de São Paulo. **Bragantia**, 2006 (submetido para publicação).

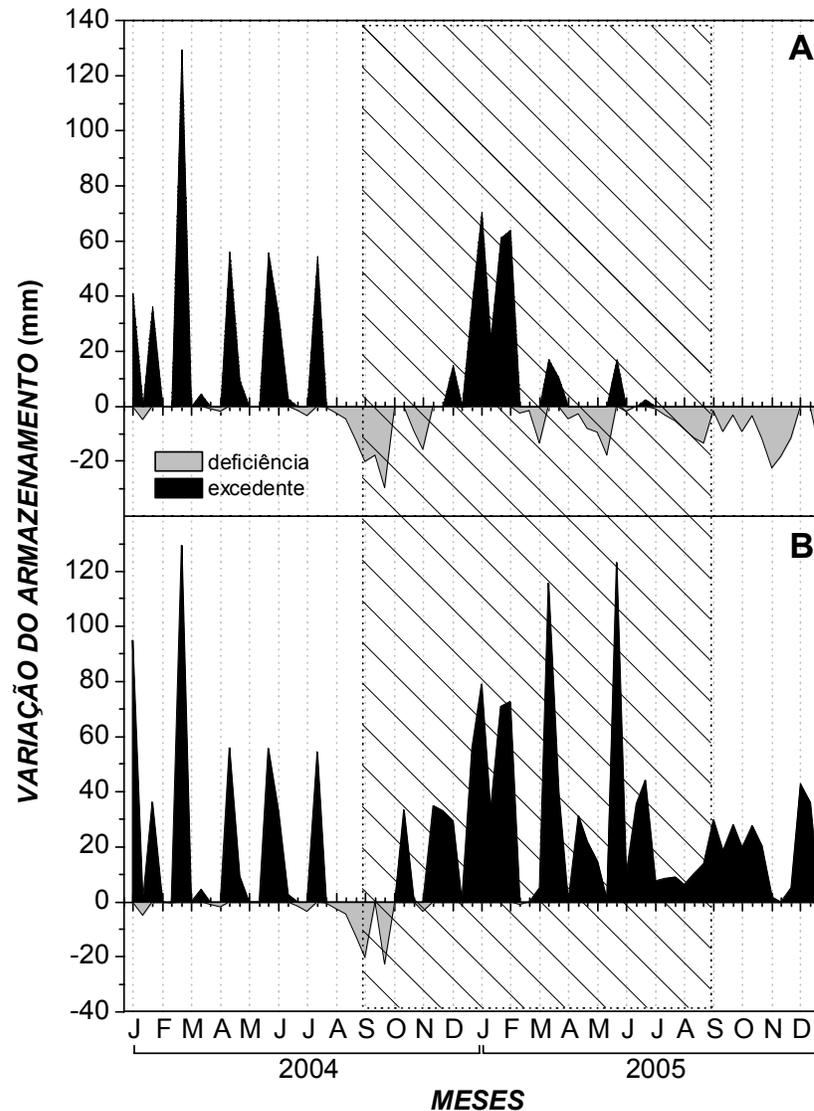


Figura 3 - Extrato do balanço hídrico climatológico durante 2004 e 2005 em Cordeirópolis (SP), calculado segundo Thornthwaite e Mather (1955), utilizando planilha eletrônica desenvolvida por Rolim; Sentelhas e Barbieri (1998). São apresentados os balanços hídricos para o tratamento controle (A) e irrigado (B). A irrigação das plantas iniciou-se em setembro/2004. Valores positivos indicam excedente hídrico (incluindo a reposição de água) e negativos a deficiência hídrica (incluindo a retirada de água). Capacidade de água disponível (*CAD*) de 100 mm. O período experimental é indicado pela área hachurada (setembro/2004 a agosto/2005). Os cálculos foram realizados a partir dos dados obtidos em estação meteorológica convencional (CIAGRO/IAC) localizada a 500 m do campo experimental

total anual. Há de se ressaltar que a deficiência hídrica anual em Cordeirópolis apresentou grande variação temporal na última década, com valores entre 38,9 e 236 mm em 1996 e 2005, respectivamente (RIBEIRO; MACHADO; BRUNINI, 2006). Esses valores de deficiência hídrica são baseados em uma capacidade de água disponível (*CAD*) de 100 mm, um valor adequado

quando se consideram plantas perenes como os citros (PEREIRA; ANGELOCCI; SENTELHAS, 2002).

O balanço hídrico climatológico considerando a irrigação efetuada, i.e. somando a lâmina de irrigação à chuva, revela que as plantas do tratamento irrigado não foram submetidas à baixa disponibilidade de água durante o período experimental (Figura 3B). Houve deficiência hídrica acentuada no tratamento irrigado apenas no início do ensaio (setembro/04), quando o sistema de irrigação havia sido recém instalado e apresentou problemas de funcionamento (20 a 29 de setembro de 2004). Entretanto, esse contratempo não afetou significativamente as avaliações de setembro/04 devido às mesmas terem sido realizadas durante o período em que o sistema de irrigação funcionou adequadamente. Pode-se notar que o tratamento irrigado apresentou períodos em que o excesso de água foi elevado, sugerindo que a lâmina de água aplicada pode ser ajustada para melhor eficiência do uso da água. Nesse estudo, a principal preocupação em relação à irrigação das plantas foi não deixar que faltasse água no tratamento irrigado, para que se pudesse avaliar o efeito da baixa disponibilidade hídrica sazonal na fisiologia das plantas.

2.3.2 Variação sazonal do potencial de água no ramo

A baixa disponibilidade hídrica sazonal causou decréscimo significativo ($p < 0,05$) no potencial de água nos ramos (Ψ), indicando que as plantas estavam menos hidratadas durante o período de deficiência hídrica (Figuras 3 e 4). De forma geral, os maiores valores de Ψ foram observados durante o período chuvoso, ao passo que os menores valores foram medidos durante a época seca (Figura 2C e 4). Desconsiderando o horário de medida e a posição na copa, os menores valores de Ψ foram sempre verificados em agosto/05 e nas plantas sem irrigação (Figura 4). Cabe ressaltar que o balanço hídrico indicava deficiência hídrica no solo desde o último decêndio de junho/05, o que não foi verificado em 2004 (Figura 3A). Mesmo em pomar com boa distribuição sazonal de chuvas, há variação diurna de Ψ (SYVERTSEN; ALBRIGO, 1980a). Em média, os valores de Ψ em laranjeira 'Valência' variam entre -0,4 e -2,4 MPa ao longo do dia (SYVERTSEN; ALBRIGO, 1980a), estando de acordo com os resultados desse estudo (Figura 4).

A irrigação efetuada foi suficiente para promover maior hidratação noturna das plantas em ambas posições da copa durante a época seca do experimento, i.e. setembro e outubro/04, março,

abril, julho e agosto/05 (Figuras 3A e 4A,B). Mesmo com a irrigação repondo 100% da evapotranspiração da cultura (ET_c), houve variação significativa de Ψ antes do amanhecer (Ψ_A entre -0,2 e -0,4 MPa) ao longo do ano (Figura 4A,B). Em plantas irrigadas, os menores valores de Ψ_A ($p < 0,05$) foram observados em setembro e dezembro/04, e fevereiro, junho e julho/05 (Figura 4A,B).

Em relação a setembro/04, a possível justificativa reside no fato de que o sistema de irrigação esteve avariado, sendo o fornecimento de água impedido (Figura 3B). Ainda assim, as plantas irrigadas apresentavam-se mais hidratadas do que as plantas controle nos primeiros momentos do dia (Figura 4A). Já o baixo Ψ_A durante o inverno (junho e julho/05) em plantas irrigadas (Figura 4A,B) pode estar relacionado à menor eficiência de absorção de água pelas raízes, induzida pelo resfriamento do solo (Figura 2B). Elfving e Kaufmann (1972) relatam que a permeabilidade da raiz de citros à absorção de água decresce em temperaturas do solo inferiores a 15°C, determinando menores valores de Ψ . Esse fato está possivelmente associado a decréscimos na condutividade hidráulica das raízes em baixas temperaturas, como verificado por Syvertsen; Zablotowicz e Smith Junior (1983).

Considerando as medidas efetuadas na antemãhã (Ψ_A), as faces da copa apresentam hidratação semelhante ($p > 0,05$) quando se comparam plantas do mesmo tratamento. Curiosamente em dezembro/04 (período chuvoso), os ramos da face oeste da copa de plantas irrigadas apresentaram maiores valores de Ψ_A ($p < 0,05$) quando comparados a ramos de plantas sem irrigação (Figura 4B). Pode-se notar que o mês de dezembro apresentou o segundo decêndio com baixo excedente hídrico (Figura 3), quando a menor disponibilidade de água no dia da medida (14/12) não foi visível devido à escala temporal (decendial) utilizada no balanço hídrico. Esse fato poderia explicar os maiores valores de Ψ_A encontrados em plantas irrigadas.

Em experimento conduzido com laranjeiras ‘Valência’ enxertadas em tangerineira ‘Cleópatra’ e cultivadas em vasos, os valores de Ψ_A variaram entre -0,36 e -0,58 MPa em plantas irrigadas, ao passo que em plantas que permaneceram 10 dias sem irrigação Ψ_A chegou a -2,23 MPa (MEDINA; MACHADO; PINTO, 1998). Em limeira ácida ‘Tahiti’ sob deficiência hídrica, Southwick e Davenport (1986) sugerem que o estresse moderado ocorre quando Ψ_A alcança valores entre -2,1 e -3,0 MPa, enquanto que o estresse severo ocorre em valores próximos a -3,5 MPa. Entretanto, Silva et al. (2005) constataram efeitos negativos nas trocas gasosas de limeiras

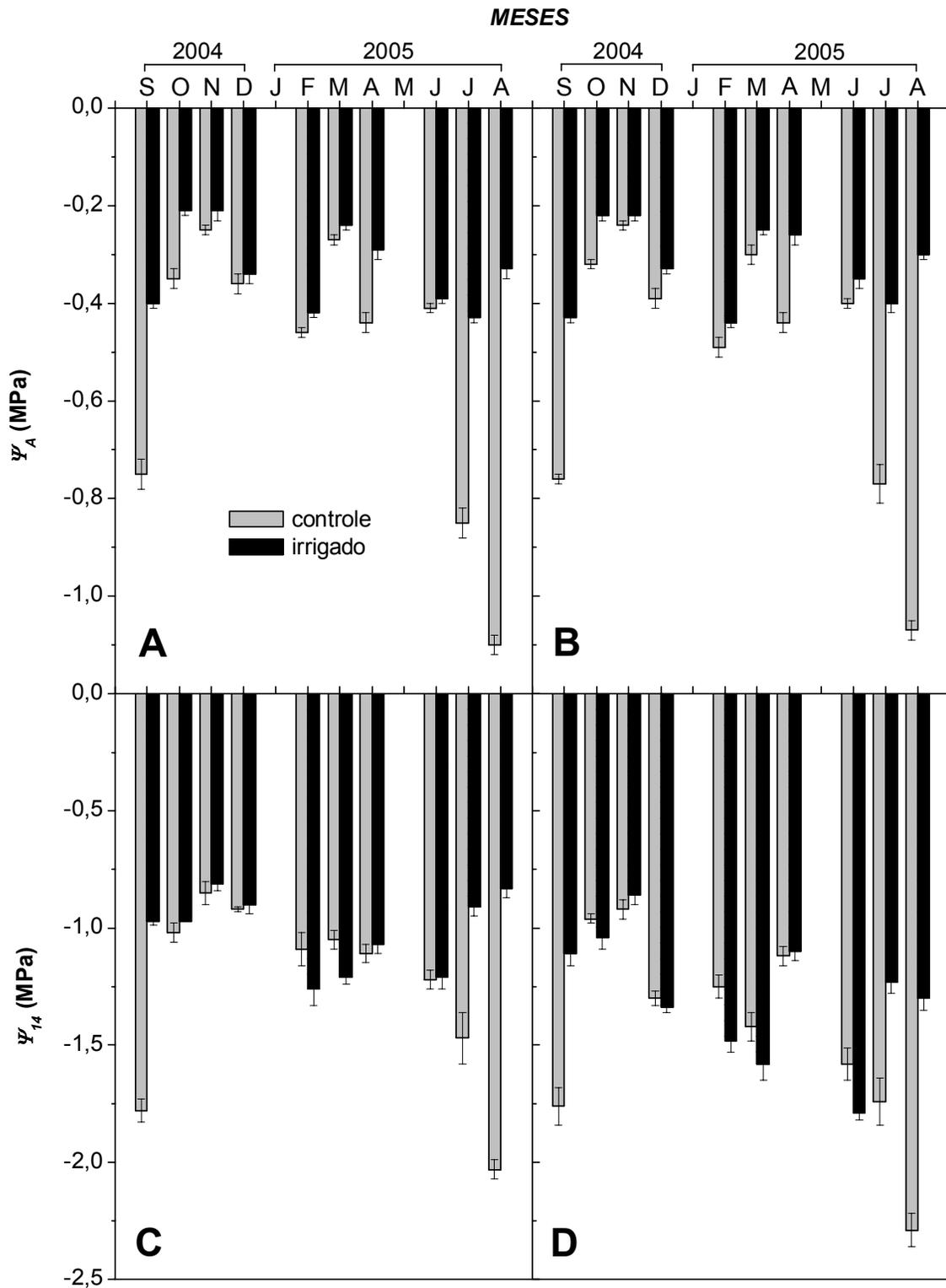


Figura 4 - Variação do potencial de água em ramos (Ψ) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram efetuadas antes do amanhecer (Ψ_A , em A e B) e às 14:30 h (Ψ_{14} , em C e D) em ramos amostrados na fase leste (A e C) ou oeste (B e D) da copa. Barras indicam o valor médio ($n=4$) \pm erro padrão. As medidas foram realizadas em 16/09, 22/10, 19/11 e 14/12 de 2004, 17/02, 29/03, 29/04, 02/06, 21/07 e 19/08 de 2005, sendo os meses das avaliações apresentados no eixo-X

ácidas ‘Tahiti’ crescidas em condição de campo quando os valores de Ψ_A foram inferiores a -0,7 MPa. Em laranjeira ‘Valência’, valores de Ψ_A inferiores a -1,1 MPa indicam a necessidade de irrigação para evitar efeitos indesejáveis na fisiologia das plantas (GREEN; MEYER, 1980 apud SHALHEVET; LEVY, 1990). Baseado nos dados de Ψ_A , poderia-se sugerir que as plantas desse estudo não passaram por estresse hídrico severo durante o período experimental, sendo registrados valores mínimos de aproximadamente -1,1 MPa em agosto/05 (Figura 4B). No entanto, há de se considerar os valores de potencial de água medido às 14:30 h (Ψ_{14}), assim como as trocas gasosas para se averiguar a ocorrência e severidade da falta de água.

Em todas as avaliações, o potencial de água nos ramos foi menor ($p < 0,01$) às 14:30 h (Figura 4) quando comparado aos valores obtidos antes do amanhecer. Com o passar do dia as plantas perdem água para o ambiente por transpiração, ocorrendo aumento na tensão (pressão negativa) da coluna de água no interior dos vasos de xilema. Esse fenômeno ocorre quando a perda de vapor d’água para a atmosfera é maior que a absorção de água pelas raízes (NOBEL, 1999; ANGELOCCI, 2002), acontecendo mesmo quando há boa disponibilidade de água no solo. Esse aspecto pode ser verificado ao se considerar as plantas irrigadas (Figura 4).

Nos períodos de baixa disponibilidade de água (Figura 3), a irrigação promoveu maiores valores de Ψ_{14} ($p < 0,01$), com exceção de junho/05 em ramos da face oeste da copa (Figura 4C,D). Embora houvesse irrigação, as plantas apresentaram valores reduzidos de Ψ_{14} (Figura 4D), sugerindo que a menor hidratação tenha sido causada por outro fator ambiental. Nesse momento, cabe salientar que as temperaturas (ar e solo) estavam em declínio (inverno), o que poderia ter ocasionado menor absorção de água pelas raízes (ELFVING; KAUFMANN, 1972; SYVERTSEN, 1982; SYVERTSEN; ZABLOTOWICZ; SMITH JUNIOR, 1983). Nesse mesmo período (inverno), os valores de Ψ_{14} observados em junho foram inferiores a julho e agosto nas plantas irrigadas (Figura 4D). Entretanto, há de se considerar que a temperatura do solo, ainda baixa, já estava em ascensão nas medidas de julho e agosto (Figura 2B), possivelmente estimulando a atividade do sistema radicular das plantas e assim facilitando a absorção de água. Os ramos da face leste apresentaram esse mesmo padrão de variação de Ψ_{14} durante os meses de inverno (Figura 4D).

Na face leste das plantas irrigadas (Figura 4C), os menores valores de Ψ_{14} foram observados em fevereiro, março e junho/05. Durante o período quente e chuvoso (fevereiro e março/05), os menores valores de Ψ_{14} devem estar relacionados à alta demanda atmosférica (*ETo*

entre 4 e 5,5 mm d⁻¹ nos dias de medida). Sabe-se que a demanda evaporativa é um dos fatores que afetam o *status* hídrico das folhas de citros, sendo observados decréscimos de Ψ com o aumento do déficit de pressão de vapor do ar e da transpiração (CAMACHO-B; KAUFMANN; HALL, 1974; ELFVING; KAUFMANN; HALL, 1972; MACHADO et al., 2002; SYVERTSEN, 1982).

Independente da irrigação, a face oeste da copa apresenta valores mais negativos de Ψ_{14} em relação à face leste ($p < 0,05$). Esse fato ocorreu entre dezembro/04 e agosto/05, excetuando-se março/05 (Figura 4C,D). De fato, a face oeste da copa recebe radiação durante o período vespertino, quando a umidade relativa do ar é menor e a temperatura maior (RIBEIRO; MACHADO; SANTOS, 2005). Portanto, é possível que a maior diferença de pressão de vapor entre folha e ar ($DPV_{folha-ar}$) na face oeste tenha causado maior transpiração das plantas, tornando Ψ_{14} mais negativo. Esse aspecto pode ser verificado pela relação Ψ_{14}/Ψ_A durante o período experimental.

Em termos médios (considerando todas as avaliações), as plantas irrigadas apresentaram decréscimos de Ψ ao redor de 3,3 e 4,2 vezes quando considerados os valores de antes do amanhecer (Ψ_A) e das 14:30 h (Ψ_{14}) nas faces leste e oeste respectivamente. Já nas plantas não irrigadas, os decréscimos foram de 2,7 e 3,1 vezes nas faces leste e oeste respectivamente. Pode-se notar que as plantas em condições naturais (sem irrigação) apresentaram menor redução de Ψ tanto na face leste como oeste, sugerindo que as mesmas são menos susceptíveis às variações dos recursos ambientais (umidade do ar e do solo, radiação e temperatura). Independente da irrigação, as maiores reduções diurnas de Ψ foram observadas em março/05 (Figura 4), chegando a 5,0 e 6,3 vezes em plantas irrigadas e 3,9 e 4,7 vezes em plantas não irrigadas, nas faces leste e oeste das copas respectivamente. Curiosamente, as condições ambientais durante o decêndio da avaliação em março/05 estavam favoráveis (Figuras 2 e 3), apresentando demanda evaporativa intermediária (~ 4 mm d⁻¹), temperaturas amenas e disponibilidade hídrica no solo. Assim, pode-se sugerir que a redução acentuada de Ψ entre o amanhecer e 14:30 h tenha sido ocasionado pela elevada transpiração das plantas (LANDSBERG et al., 1975). Machado et al. (2002) também verificaram maior decréscimo de Ψ em laranjeira ‘Valência’ durante a época mais quente do ano, quando foram observadas as maiores valores de transpiração.

Considerando os aspectos já discutidos em relação à influência do ambiente no potencial de água na planta, pode-se sugerir que em plantas irrigadas os menores valores de Ψ_{14} foram

ocasionados pelo decréscimo da temperatura do solo no inverno ou pela maior demanda evaporativa do ar durante o verão. Já nas plantas sem irrigação, a baixa disponibilidade hídrica durante os meses de inverno foi o principal fator ambiental a afetar Ψ , sendo também regulado por variações de temperatura do solo e demanda evaporativa do ar nos demais meses do ano.

Dentre os fatores que induzem o florescimento em citros, pode-se destacar o papel da deficiência hídrica (KRAJEWSKI; RABE, 1995; SOUTHWICK; DAVENPORT, 1986; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996), que normalmente ocorre durante o inverno na região onde o estudo foi conduzido (RIBEIRO; MACHADO; BRUNINI, 2006). Uma vez que baixos valores de Ψ são induzidos por deficiência hídrica, pode-se sugerir que houve maior indução do florescimento devido à baixa disponibilidade hídrica em 2005 quando comparado a 2004 (Figura 3A), podendo ser um dos aspectos envolvidos na produtividade da próxima safra (2005/2006).

2.3.3 Variação diurna das trocas gasosas

Nesse item, assim como na variação diurna da atividade fotoquímica (2.3.4), são apresentados os resultados obtidos nas avaliações de setembro e novembro/04, fevereiro, junho e agosto/05. As demais avaliações de trocas gasosas serão contempladas no item variação sazonal da fotossíntese e transpiração (2.3.5), onde serão considerados os valores integrados ao longo do período diurno.

A condutância estomática (g_s) apresentou variação diurna significativa ($p < 0,01$), sendo os maiores valores observados normalmente durante a manhã, não importando a data de avaliação ou a posição na copa (Figura 5). Esse padrão de variação de g_s está relacionado à variação dos elementos ambientais, em especial a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) e $DPV_{folha-ar}$, sendo a influência da temperatura foliar (T_F) considerada nesse último. Observa-se abertura estomática crescente com o aumento de $DFFF$ até valores próximos a $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, quando então a saturação luminosa é atingida (MACHADO et al., 2005; VU; YELENOSKY; BAUSHER, 1986). Logo, o aumento de g_s nas primeiras horas do dia foi induzido por $DFFF$ (Figuras 5 e 6), sendo o horário de máxima abertura estomática influenciado pela disponibilidade de água no solo e pela demanda evaporativa do ar. De fato, valores elevados de g_s foram observados durante praticamente toda a manhã em novembro/04 (Figura 5C,D), ao passo que em setembro/04, fevereiro e agosto/05 existe apenas um horário de máxima abertura estomática

durante a manhã na face leste da copa (Figura 5A,E,I). Desde que os valores máximos de $DFFF$ ocorrem por volta de meio-dia (Figura 6) e g_s na face leste começa a decrescer antes desse horário (Figura 5A,E,I), pode-se sugerir que o mecanismo estomático está respondendo à umidade do ar e à disponibilidade de água no solo.

As maiores aberturas estomáticas foram verificadas em plantas mais hidratadas, dado pelos valores de Ψ (Figura 4). As plantas em novembro/04 apresentavam maiores valores de Ψ_A , sendo esses superiores aos observados nas demais avaliações (Figura 4A,B). O decréscimo de g_s com o passar do dia está também relacionado com a redução de Ψ às 14:30 h (EAMUS, 1999; MACHADO et al., 2002), indicativo de que a tensão de água nos ramos aumentou devido à perda de água pela transpiração. Considerando os valores de Ψ_A e Ψ_{14} , os maiores decréscimos foram observados em novembro/04 na face leste e em junho/05 na face oeste das copas (Figura 4). Curiosamente, os estômatos em plantas não irrigadas em junho/05 permaneceram abertos no período da tarde mesmo com baixos valores de Ψ_{14} , em especial na face oeste onde os mesmos foram inferiores a -1,5 MPa (Figura 4D). Esse seria um indício de algum distúrbio na fisiologia estomática durante essa época.

Basicamente, as faces da copa podem ser diferenciadas em relação à condição ambiental da seguinte forma: a incidência direta de radiação solar ocorre de manhã na face leste (a nascente) e à tarde na face oeste (a poente), quando a temperatura do ar é maior e a umidade relativa é menor em relação ao período matutino (RIBEIRO; MACHADO; SANTOS, 2005). Essa diferença faz com que os valores de g_s na face oeste sejam menores quando há disponibilidade energética devido às demais condições ambientais (alta temperatura e $DPV_{folha-ar}$). Portanto, espera-se que ocorram menores diferenças entre as faces da copa em dias nublados ou parcialmente nublados, sendo registrados maiores valores de g_s na face oeste. Essa situação pôde ser verificada em novembro/04 (Figuras 5C,D e 6C,D), quando a dinâmica diurna de g_s foi bem semelhante em ambas as faces da copa, sendo observados elevados valores de g_s na face oeste da copa de plantas irrigadas ($\sim 0,24 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Em períodos de baixa disponibilidade hídrica, i.e. setembro/04 e agosto/05, os valores máximos de g_s foram observados no início do dia na face leste da copa (Figura 5A,I). As plantas irrigadas apresentaram a mesma dinâmica diurna de g_s , porém com valores superiores ($p < 0,05$) aos encontrados nas plantas sem irrigação. Embora a deficiência hídrica do solo acumulada até o momento da avaliação em setembro/04 tenha sido menor do que em agosto/05 (Figura 3A), as

diferenças entre as plantas irrigadas e em condições naturais foram maiores em setembro/04. Nessa avaliação, as plantas irrigadas permaneceram com g_s maior que as plantas sem irrigação ($p < 0,01$) desde o início do dia até as 14 h na face leste (Figura 5A), ocorrendo o mesmo na face oeste, onde as diferenças ($p < 0,01$) foram evidentes entre 11 e 16 h (Figura 5B). Em agosto/05, as plantas irrigadas apresentaram valores de g_s superiores às plantas em condições naturais apenas durante a manhã na face leste ($p < 0,05$) e por volta das 14 h na face oeste ($p < 0,01$).

A irrigação não causou aumento significativo de g_s ao longo do dia durante o período de menor disponibilidade de água no solo (Figura 5A,B,I,J), mesmo com as plantas irrigadas apresentando Ψ_A e Ψ_{14} aproximadamente duas vezes maior que as plantas em condições naturais (Figura 4). Estudos com cafeeiro em condição de campo e com laranjeira ‘Valência’ enxertada em quatro espécies de porta-enxertos também têm relatado redução acentuada de g_s durante o inverno, mesmo em plantas mantidas sob irrigação (BARROS et al., 1997; MACHADO et al., 2002). Portanto, esses resultados indicam que existe outro fator ambiental determinando menor abertura estomática nessas ocasiões. As baixas temperaturas do ar e do solo, que ocorrem no mesmo período de baixa disponibilidade de água (inverno), poderiam ter ocasionado menor abertura estomática (ALLEN; ORT, 2001).

Existem relatos de que a falta de água induz o fechamento estomático devido ao acúmulo de ácido abscísico (*ABA*) nas folhas (GOMES et al., 2003; LAUER; BOYER, 1992; THOMAS; EAMUS, 2002). De fato, o fechamento estomático ocorre em valores de Ψ_{14} inferiores a -1 MPa, estando relacionado ao aumento de *ABA* nas folhas de laranjeiras (GOMES et al., 2004). Assim, a redução de g_s durante a tarde poderia estar relacionada ao aumento da concentração de *ABA* no xilema, como verificado em espécies sempre-verdes por Thomas e Eamus (2002). Entretanto, baixos valores de g_s foram observados mesmo em plantas irrigadas, sugerindo efeito adicional da baixa temperatura nas plantas em condições naturais. Em baixas temperaturas, o acúmulo de *ABA* ocorre após o fechamento estomático, indicando que os baixos valores de g_s seriam induzidos por outros fatores, dentre eles o aumento do pH e redução na concentração de K^+ na seiva do xilema (WAN et al., 2004). Em relação ao solo, o resfriamento de raízes leva ao decréscimo da concentração foliar de citocininas, seja por redução na quantidade transportada a partir das raízes ou pela maior degradação das mesmas nas folhas, resultando em fechamento estomático (VESELOVA et al., 2005). Considerando a temperatura do ar, Allen e Ort (2001) relatam que o

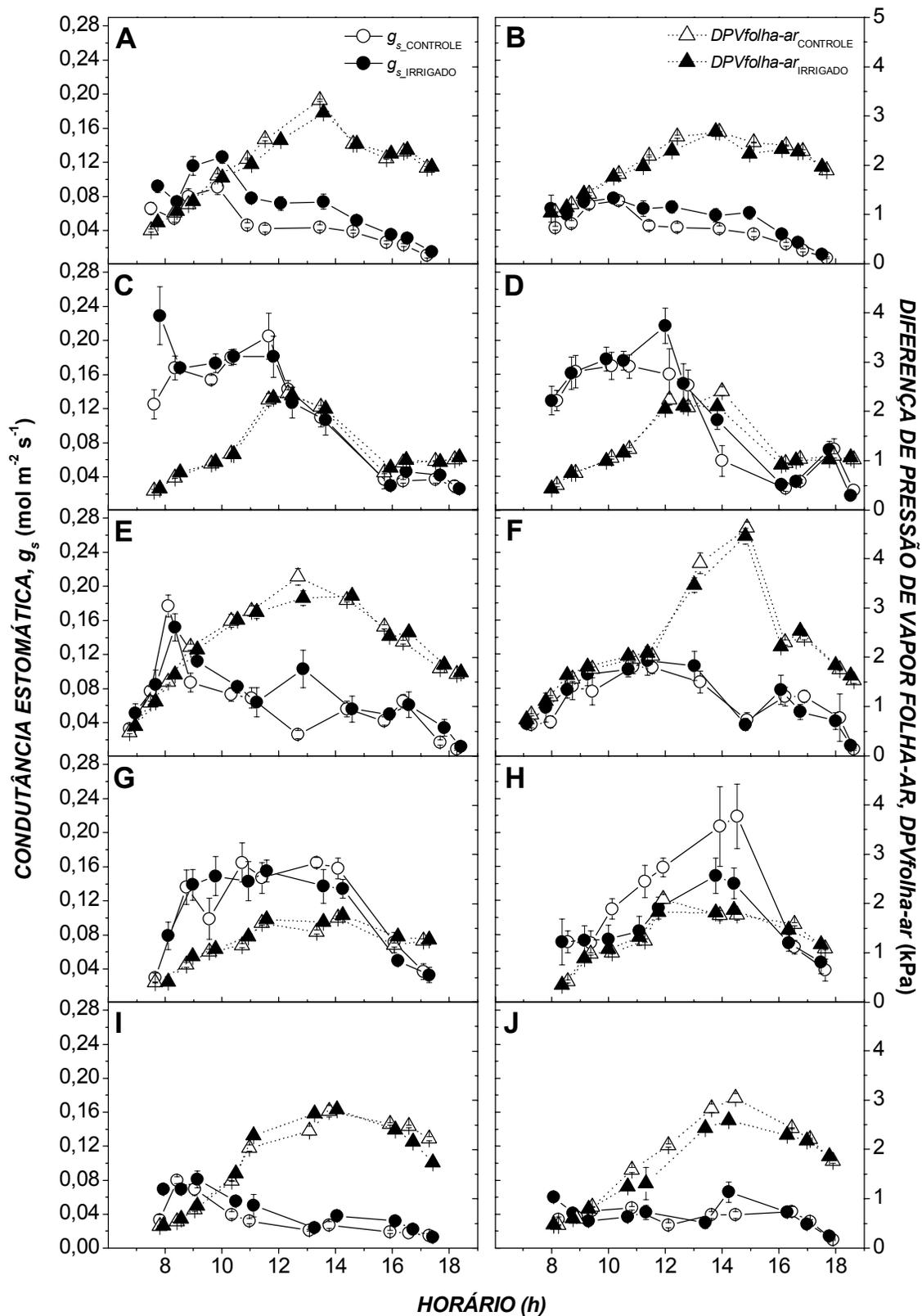


Figura 5 - Variação diurna da condutância estomática (g_s) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado), e da diferença de pressão de vapor entre folha e ar ($DPV_{folha-ar}$). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio (n=5) \pm erro padrão

fechamento estomático pode ser uma consequência direta da baixa temperatura no funcionamento das células guardas, alterando sua sensibilidade ao CO₂ (ALLEN et al., 2000).

Além do aspecto exógeno, deve-se considerar também o ritmo endógeno da planta ao longo das estações, que apresentaram diferenças quanto ao regime térmico e hídrico. Mesmo mantendo *DFFF*, temperatura do ar e *DPVfolha-ar* constantes, há variação significativa das trocas gasosas em citros ao longo do período diurno (SOUZA; RIBEIRO; PINCUS, 2004). Quando mantidas nas mesmas condições ambientais em laboratório, as laranjeiras exibem maior g_s durante o verão quando comparado ao inverno (RIBEIRO; MACHADO; ANGELOCCI, 2005)³. Esse fato sugere que a laranjeira apresenta algum tipo de mecanismo sensível às condições ambientais prévias, que regula as trocas gasosas independente da variação dos recursos ambientais, desde que os mesmos não sejam limitantes. De fato, Hennessey e Field (1991) citam que os ritmos endógenos de g_s e da fotossíntese são induzidos pelo ambiente, podendo ocorrer de forma independente. Portanto, a menor abertura estomática em condições naturais seria resultante da menor disponibilidade de água no solo e da baixa temperatura durante o inverno, além de ser limitada pelo ritmo endógeno durante essa época.

Os estômatos também respondem à demanda evaporativa da atmosfera (EAMUS, 1999; FARQUHAR; SHARKEY, 1980; THOMAS; EAMUS, 2002), havendo redução em g_s de laranjeiras em *DPVfolha-ar* superior a 1,5 kPa (JIFON; SYVERTSEN, 2003; MACHADO et al., 2005). O padrão de variação diurna de g_s assim como os baixos valores observados em fevereiro/05 estão possivelmente relacionados a alta demanda evaporativa do ar (Figura 5E,F), ocasião em que foram registrados valores de *DPVfolha-ar* superiores a 4 kPa na face oeste das plantas. De fato, o aumento do déficit de pressão de vapor de 1,2 para 2,5 kPa causou redução de 80% na abertura estomática de laranjeira (HABERMANN et al., 2003a). Cabe a ressalva de que embora fevereiro/05 seja um período chuvoso (Figura 2B), a alta demanda evaporativa ocasionou redução acentuada de Ψ_{14} (Figuras 3A e 4C,D), e consequente decréscimo de g_s (Figura 5E,F). As plantas irrigadas apresentaram maior g_s ao redor de 13 h na face leste da copa ($p < 0,01$) quando comparadas às plantas em condições naturais (Figura 5E,F). Nesse horário, foram registrados maiores valores de *DPVfolha-ar* nas plantas sem irrigação ($p < 0,01$), sendo o fechamento estomático evitado quando as plantas foram irrigadas.

³ RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; ANGELOCCI, L.R. **Varição sazonal da fotossíntese, relações hídricas e teor de carboidratos em laranjeira ‘Valência’**. Piracicaba: Fapesp, 2005. 72 p. Relatório científico referente às atividades desenvolvidas entre fevereiro/2004 e janeiro/2005 do projeto de pesquisa 02/08480-7.

Em situações em que há deficiência hídrica no solo ou elevada demanda atmosférica, o fechamento parcial dos estômatos representa um meio de impedir a desidratação excessiva das plantas (FARQUHAR; SHARKEY, 1980; NOBEL, 1999). Essa situação fica bem evidente quando se compara a dinâmica diurna de g_s e $DPV_{folha-ar}$ na face oeste das plantas em fevereiro/05 (Figura 5F). Nessa avaliação, o $DPV_{folha-ar}$ atingiu valores próximos de 4,5 kPa às 14 h, ocorrendo decréscimo acentuado de g_s com posterior aumento devido à diminuição do $DPV_{folha-ar}$ ao redor de 16 h. Alguns estudos têm sugerido que essa resposta estomática em função da menor disponibilidade de água no solo ou ar representa um mecanismo de adaptação a ambientes com alta demanda atmosférica (KHAIRI; HALL, 1976b; MACHADO et al., 2002; SYVERTSEN; LLOYD, 1994).

Em junho/05 foram observadas respostas estomáticas interessantes quando comparadas às demais avaliações (Figura 5G,H). De uma forma geral, a abertura estomática em junho/05 foi superior à observada em meses secos (setembro/04 e agosto/05) ou de alta demanda atmosférica (fevereiro/05), porém próxima da observada em novembro/04 (Figura 5). Assim como em novembro/04, os valores de $DPV_{folha-ar}$ permaneceram inferiores a 2 kPa na maior parte do dia (Figura 5C,D,G,H), entretanto $DFFF$ foi bem inferior, ao redor $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em junho/05 e superior a $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em novembro/04 quando considerada a face leste (Figura 6C,D,G,H). Nessa face da copa, o padrão diurno de g_s em junho/05 se diferencia do observado em novembro/04 durante o período vespertino, sendo verificados maiores valores em junho/05 mesmo com maior $DPV_{folha-ar}$ (Figura 5C,G). O mesmo foi verificado na face oeste (Figura 5D,H), porém com as plantas em condições naturais apresentando valores de g_s maiores que as plantas irrigadas ($p < 0,01$). Portanto, parece ter havido uma disfunção do metabolismo estomático de tal forma que não houve decréscimo de g_s com o aumento de $DPV_{folha-ar}$, sendo esse efeito mais acentuado nas plantas sem irrigação.

Embora junho/05 tenha sido um mês relativamente seco (Figura 3A), houve um grande volume de chuvas (>100 mm) no decêndio anterior (21-30 de maio) à avaliação (Figura 2C), que aliado ao decréscimo da temperatura do ar e solo nessa época do ano, pode ter afetado os estômatos. A possível disfunção na resposta estomática aos elementos ambientais fica ainda mais clara ao se considerar que as plantas estavam menos hidratadas (Ψ mais negativo) em junho/05 se comparadas a novembro/04 (Figura 4). Quando afetados por baixas temperaturas, os estômatos podem permanecer abertos mesmo em condição de deficiência hídrica na folha devido à redução

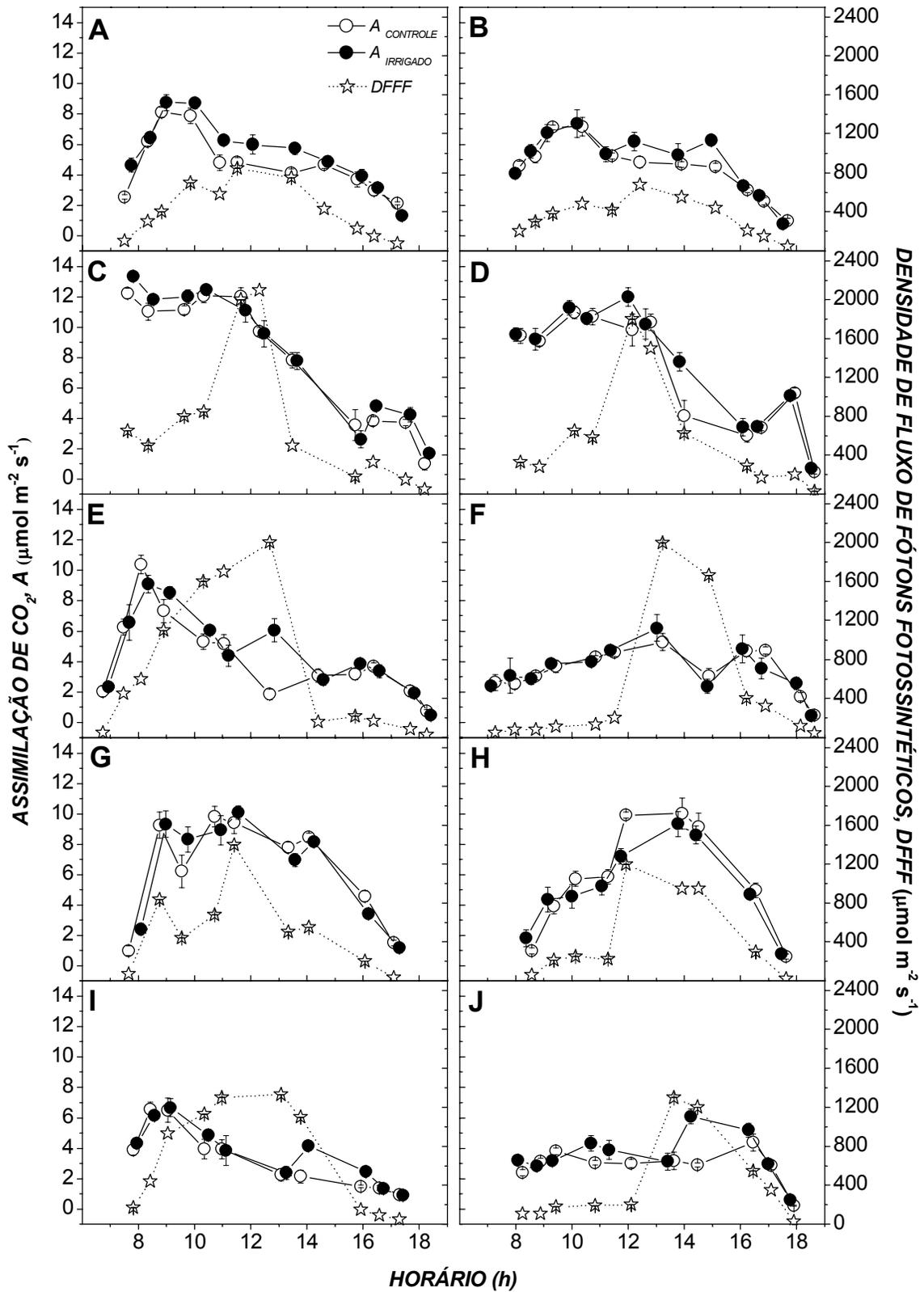


Figura 6 - Variação diurna da assimilação de CO₂ (A) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado), e da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio (n=5) \pm erro padrão

da sensibilidade estomática aos elementos ambientais (ALLEN; ORT, 2001). Portanto, o aumento repentino da disponibilidade de água no solo e as baixas temperaturas noturnas durante o inverno poderiam explicar os elevados valores de g_s observados em junho/05, em especial durante a tarde na face oeste da copa das plantas mantidas em condições naturais (Figura 5H).

Desde que os estômatos regulam as trocas gasosas foliares (EAMUS, 1999; JONES, 1998; NOBEL, 1999), espera-se que a variação de g_s observada durante o período diurno nos diferentes meses afete a dinâmica de assimilação de CO_2 (A) e transpiração (E) das plantas. No caso de A , as variações diurnas observadas seguiram aproximadamente o mesmo padrão de g_s , sendo registrado maior A durante a manhã (Figura 6). Durante o período experimental, os valores máximos de A foram verificados no início do dia em novembro/04, chegando a mais de $13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na face leste da copa (Figura 6C). Esses valores ocorreram com $DFFF$ ao redor de $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, indicando que $DFFF$ foi mais do que suficiente para induzir valores máximos de A entre 9 e 15 h na maioria das avaliações (Figura 6). De fato, valores de $DFFF$ próximos e mesmo inferiores a $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foram suficientes para sustentar a assimilação de CO_2 entre 4 e $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6). Esse aspecto torna-se relevante ao se considerar que a face oeste da copa recebe elevado $DFFF$ apenas durante a tarde (Figura 6B,D,F,H,J), quando a temperatura e umidade do ar são, na maioria das vezes, desfavoráveis para a fotossíntese.

Em citros, a saturação luminosa da fotossíntese ocorre em $DFFF$ relativamente baixo ($600\text{-}800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ao redor de $1/3$ do valor máximo de $DFFF$ em um dia típico de verão (HABERMANN et al., 2003b; MACHADO et al., 2002; RIBEIRO et al., 2003; VU; YELENOSKY; BAUSHER, 1986). Mais de 80% da fotossíntese máxima em laranjeira ‘Valência’ é atingida em $DFFF$ de $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (MACHADO et al., 2005). Isso significa que em altos valores de $DFFF$ a atividade fotossintética é limitada não mais pelo transporte de elétrons e sim pela regeneração de ribulose-1,5-bifosfato, molécula na qual o CO_2 é inicialmente incorporado (WALKER, 1992). Portanto, pode-se sugerir que os citros são submetidos a excesso de $DFFF$ durante praticamente todo o ciclo de vida, sendo esperadas respostas fotoquímicas para lidar com a energia disponível no ambiente.

A semelhança entre os padrões diurnos de A e g_s se deve ao fato de o fornecimento de substrato para a fotossíntese (CO_2) ser regulado pelos estômatos (EAMUS, 1999; LAUER; BOYER, 1992). Em outras palavras, quanto maior g_s , maior será a entrada de CO_2 no mesófilo foliar, determinando maior fornecimento de substrato para a fotossíntese e assim possibilitando

altas assimilações de CO₂ (WONG; COWAN; FARQUHAR, 1979). Assim, a maior abertura estomática proporcionada pela irrigação pode levar a maiores valores de A em situações de deficiência hídrica. Esse aspecto foi verificado em setembro/04 durante as horas mais quentes do dia, entre 11 e 14 h, na face leste da copa (Figura 6A). Em geral, as plantas irrigadas apresentaram maior assimilação de CO₂ ($p < 0,05$) em relação às plantas em condições naturais em setembro/04 e em agosto/05 (Figura 6A,B,I,J). Nas demais avaliações, a maior disponibilidade de água ocasionada pela irrigação determinou maior fotossíntese apenas esporadicamente, em determinados horários do dia, geralmente em função de decréscimos em g_s que ocorreram em horários de alta demanda atmosférica (Figura 6D,E). Dentre essas situações, pode-se citar as medidas realizadas próximas às 13 h na face leste em fevereiro/05 ($p < 0,01$), assim como as efetuadas em novembro/04 ao redor de 14 h na face oeste da copa ($p < 0,01$).

Em ambas as faces da copa (leste e oeste), a redução de A ao longo do dia está relacionada ao fechamento parcial dos estômatos, sendo uma consequência indireta do aumento de $DPV_{folha-ar}$ (Figuras 5 e 6). Entretanto, nas medidas realizadas em junho/05 os maiores valores de A ocorreram por volta de meio-dia, devido aos maiores valores de g_s e também às condições amenas de $DPV_{folha-ar}$ ($< 2,0$ kPa) e $DFFF$ ($< 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Logo, a possível disfunção do metabolismo estomático não promoveu decréscimo da atividade fotossintética em junho/05, quando a maior abertura estomática na face oeste das plantas sem irrigação (Figura 5H) foi suficiente para igualar a assimilação de CO₂ das plantas irrigadas e em condições naturais (Figura 6H). Assim como em agosto/05, o aumento de A na face oeste durante o período vespertino em junho/05 está relacionado ao aumento de seis vezes em $DFFF$ (Figura 6H,J), i.e. de ~ 200 para $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Outro aspecto interessante está relacionado à dinâmica diurna de A em dias nublados ou com menor disponibilidade energética. Nessas condições, as diferenças entre as faces da copa são menores em relação à dinâmica diurna de A (Figura 6A-D,G-J), não ocorrendo o mesmo em dia ensolarado de verão (Figura 6E,F). Em fevereiro/05, os valores máximos de $DFFF$ foram ao redor de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em ambas as faces da copa, no entanto, os valores máximos de A na face oeste foram cerca de 1,7 vezes menores do que os observados na face leste da copa (Figura 6E,F). Em geral, pode-se dizer que os maiores valores instantâneos de A ($12-13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em folhas expostas de laranjeira ‘Valência’ em condições de campo ocorrem na parte da manhã e na face leste da copa em dias parcialmente nublados (Figura 6) e com boa disponibilidade hídrica

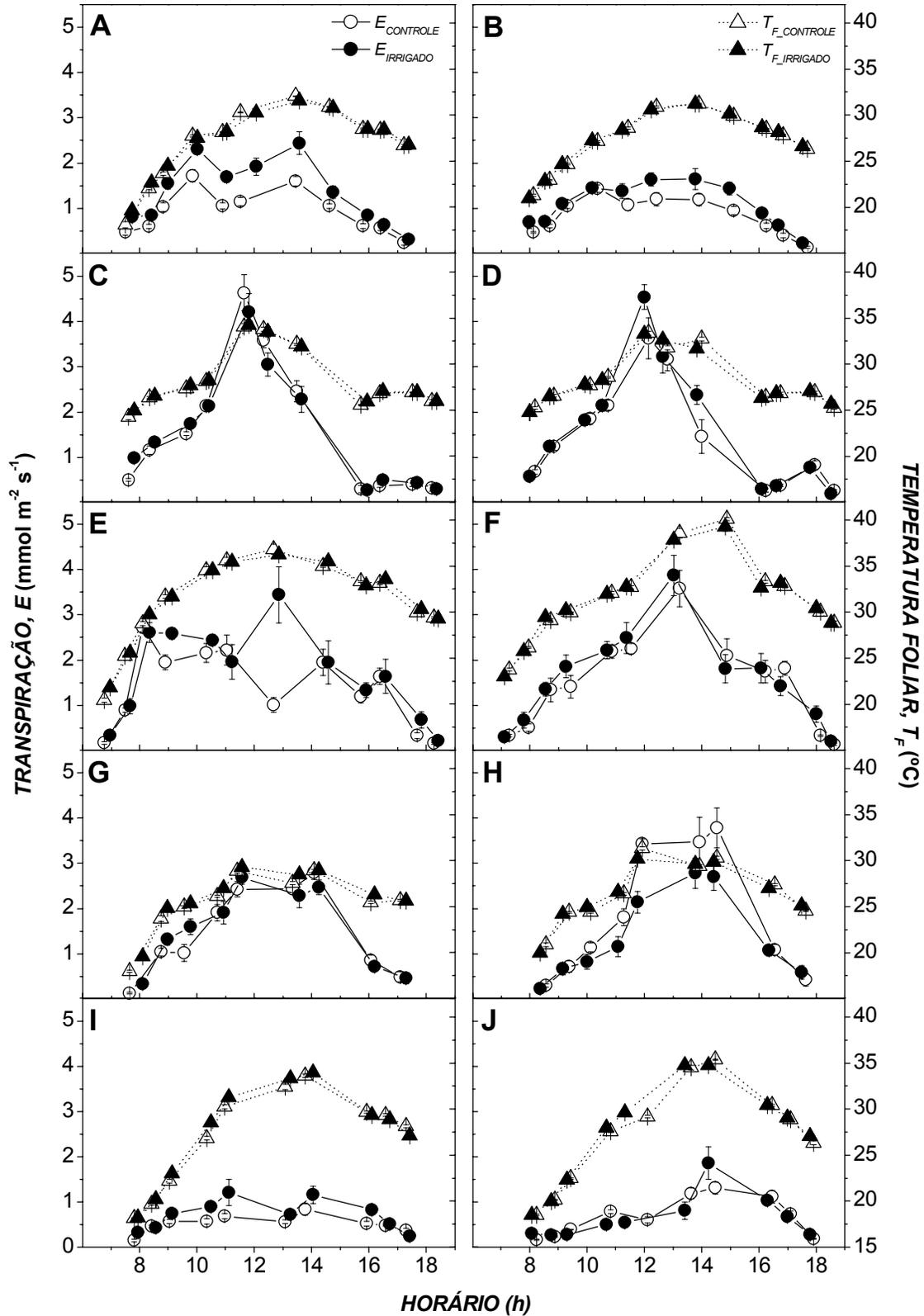


Figura 7 - Variação diurna da transpiração (E) e da temperatura foliar (T_f) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

no solo (Figuras 3 e 4).

A regulação da dinâmica diurna de A também é afetada pela temperatura foliar (T_F), determinada pela variação conjunta da transpiração e disponibilidade energética. Independente da maior disponibilidade de água e face da copa, valores de T_F superiores a 30°C foram verificados em todas as avaliações (Figura 7), com exceção da face leste da copa em junho/05 (Figura 7G). Esse fato pode estar relacionado à manutenção de alta atividade fotossintética durante grande parte do dia (9 às 15 h) na avaliação de junho/05 (Figura 7G). Elevados valores de T_F foram observados em fevereiro/05, atingindo cerca de 40°C em folhas expostas posicionadas na face oeste da copa (Figura 7E,F). Nessa ocasião, T_F foi superior a 30°C durante 8 h (das 10 às 18 h) do período diurno, sendo esse um aspecto a ser considerado na redução de A no período da tarde, durante o verão.

Nesse estudo, T_F atingiu valores superiores a 38°C em folhas expostas (Figura 7F), ficando aproximadamente 8°C acima da temperatura ambiente. Logo, a atividade fotossintética foi possivelmente afetada pela alta temperatura nessa situação, quando A variou entre 2 e 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6F). A fotossíntese em citros decresce significativamente em T_F superior a 25-30°C, sendo causada por redução na condutância do mesofilo foliar à difusão de CO_2 e consequente estímulo da fotorrespiração (atividade oxigenase da Rubisco), ou mesmo devido ao fechamento parcial dos estômatos em resposta ao aumento da temperatura (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; KHAIRI; HALL, 1976a; MACHADO et al., 2005; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004). Em condições desérticas, os citros podem apresentar T_F superior a 47°C, situação em que as folhas ficaram 11°C acima da temperatura ambiente (VESTE; BEN-GAL; SHANI, 2000). Nessa condição, a fotossíntese foi limitada por aspectos estomáticos e não estomáticos (fotoquímicos e bioquímicos), porém, ainda assim de forma reversível.

O balanço de energia na folha determina T_F , sendo a radiação solar o principal elemento ambiental desse sistema. Quando a energia radiante que atinge as plantas é reduzida com o uso de telas refletoras há um decréscimo de T_F entre 1,6 e 6,2°C dependendo da redução da radiação solar, época e local (COHEN et al., 1997; JIFON; SYVERTSEN, 2003; MEDINA et al., 2002). O menor T_F em horários de alto $DFFF$ e $DPV_{\text{folha-ar}}$ impede a redução excessiva de A , determinando uma maior quantidade de CO_2 assimilado durante o período diurno (MEDINA et al., 2002) e maior crescimento dos citros (RAVEH et al., 2003). Portanto, pode-se notar que os

citros são sensíveis ao aumento de T_F , podendo esse efeito ser exacerbado quando há deficiência hídrica no solo.

A redução na disponibilidade de água no solo em fevereiro/05 (Figura 3A), aliada à alta demanda evaporativa (Figura 5) causada pela elevada radiação solar (Figura 6), induziu maior ($p<0,05$) T_F nas plantas sem irrigação durante as horas mais quentes do dia na face oeste da copa (Figura 7F). O mesmo ocorreu em junho/05 (Figura 7H), mesmo com as plantas sem irrigação apresentando maior g_s (Figura 5H). Os maiores valores de g_s induziram maior transpiração (E) em plantas não irrigadas em junho/05, porém insuficiente para impedir o aumento de T_F na face oeste da copa (Figuras 5H e 7H). Nessa mesma linha de raciocínio, pode-se comentar a variação diurna de T_F em agosto/05 (Figura 7I,J). Embora esse mês faça parte da estação de inverno, valores de T_F superiores a 30°C foram registrados entre 11 e 16 h, sendo possivelmente ocasionados por baixos valores de E (Figura 7I,J). Esses por sua vez foram os menores valores registrados ao longo do período experimental ($<2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), sendo induzidos pela reduzida abertura estomática (Figura 5I,J), em especial nas plantas sem irrigação.

As plantas mantidas em condição de boa disponibilidade hídrica apresentaram maior E ($p<0,01$) em setembro/04 e agosto/05 (Figura 7A,B,I), quando comparadas às plantas em condições naturais. Nas demais avaliações, as plantas irrigadas exibiram maior E ($p<0,01$) apenas em horários de elevada demanda atmosférica (Figuras 5 e 7D,E,J). Excetuando-se a face leste da copa em agosto/05 (Figura 7I), quando os valores de g_s foram especialmente baixos (Figura 5I), a dinâmica diurna de E apresentou padrão semelhante ao de $DPV_{folha-ar}$, mesmo com a redução de g_s ao longo do dia (Figuras 5 e 7). Logo, a demanda atmosférica é um fator determinante da perda de água pelas plantas através da transpiração (ANGELOCCI, 2002; EAMUS, 1999; NOBEL, 1999), sendo o fechamento parcial dos estômatos com o aumento de $DPV_{folha-ar}$ uma forma de reduzir a desidratação excessiva dos tecidos foliares. A transpiração *per se* também regula g_s , possivelmente por meio de diferenças de Ψ (gradiente) entre as células do mesófilo foliar, epiderme e células-guarda dos estômatos (EAMUS, 1999). Com o aumento de E , o suprimento de água para as células-guarda através das células epidérmicas é reduzido, resultando em fechamento estomático devido ao decréscimo na turgescência das células (EAMUS, 1999; MOTT; PARKHURST, 1991).

Valores reduzidos de g_s levam a decréscimos no suprimento de CO_2 para a atividade fotossintética (FARQUHAR; SHARKEY, 1980). Além dos estômatos regularem a concentração

intercelular de CO₂ (C_i), os mesmos são sensíveis a variações de C_i , sendo a abertura estimulada em baixo C_i e vice-versa (FARQUHAR; SHARKEY, 1980). Wong; Cowan e Farquhar (1979) sugerem que essas respostas (abertura/fechamento) têm como objetivo a manutenção de C_i relativamente constante. Assim, C_i reflete a disponibilidade de substrato para a fotossíntese, podendo indicar se o fechamento estomático está restringindo a atividade fotossintética. Embora seja esperado que os valores de C_i aumentem com a abertura estomática, pode-se observar que C_i diminuiu com o passar do dia (Figura 8). Esse fato foi provavelmente ocasionado pela menor entrada de CO₂ pelos estômatos quando comparada ao consumo do mesmo pela fotossíntese. Esse aspecto foi verificado em citros por outros autores (MACHADO et al., 2005; SOUZA; RIBEIRO; PINCUS, 2004; VESTE; BEN-GAL; SHANI, 2000), não importando a face da copa e a época de medida.

O fechamento estomático induzido pela deficiência hídrica do solo causou decréscimo significativo de C_i apenas em setembro/04 ($p < 0,01$) e agosto/05 ($p < 0,05$). Em setembro/04, as plantas irrigadas apresentaram maior C_i durante praticamente todo o período diurno em ambas as faces da copa (Figura 8A,B). Já em agosto/05, maiores valores de C_i foram verificados apenas na face leste da copa (Figura 8I). Em geral, a redução de g_s durante a tarde determinou valores de C_i inferiores a 240 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Figura 8), sendo observados valores de C_i inferiores a 180 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ em agosto/05 devido à redução acentuada de g_s entre 10 e 12 h (Figuras 5I,J e 8I,J). Em junho/05, os altos valores de g_s facilitaram a difusão de CO₂ para o interior das folhas, o que pode ser verificado por valores de C_i superiores a 240 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ durante todo o dia em ambas as faces da copa (Figura 8G,H).

Durante o dia, a concentração de CO₂ no interior das folhas é cerca de 10-20% menor do que a atmosférica (PENMAN; SCHOFIELD, 1951 apud FARQUHAR; SHARKEY, 1980). Em citros, C_i varia tipicamente entre 200 e 250 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (LLOYD; KRIEDEMANN; SYVERTSEN, 1987), sendo verificados valores de C_i entre 290 e 170 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ao longo de um dia típico de verão, quando houve acentuado fechamento estomático diurno (VESTÉ; BEN-GAL; SHANI, 2000). Ao se considerar que a concentração atmosférica de CO₂ está ao redor de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (KEELING; WHORF, 2006), C_i em citros é de 24 a 55% menor do que a concentração atmosférica ao longo do dia nas condições desérticas de Israel (VESTÉ; BEN-GAL; SHANI, 2000). Embora o presente estudo tenha sido conduzido em clima subtropical, os

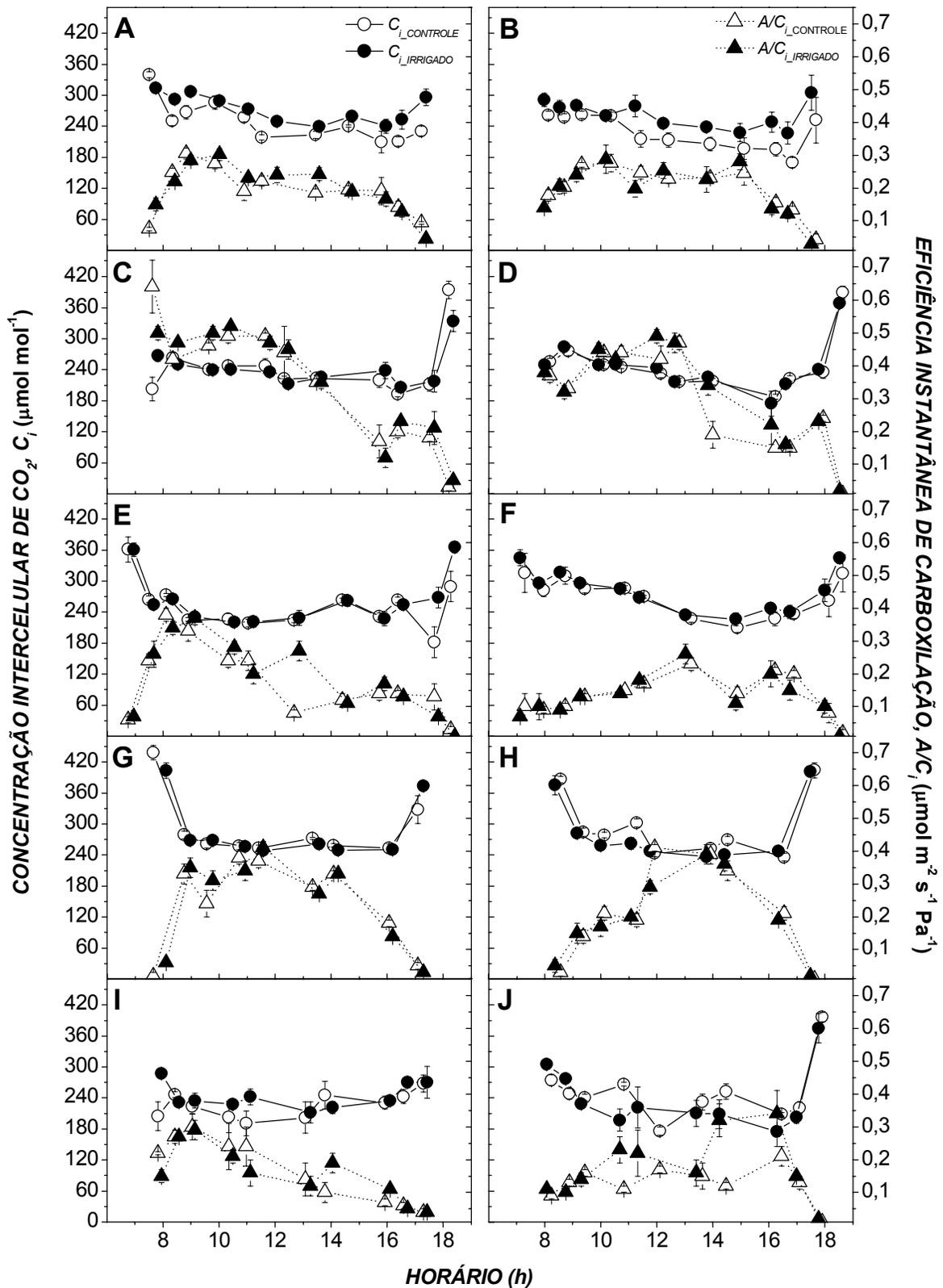


Figura 8 - Variação diurna da concentração intercelular de CO₂ (C_i) e da eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

valores de C_i ao longo do período diurno apresentaram variação bem próxima (entre 300 e 180 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) ao relatado por Vesté; Ben-Gal e Shani (2000). Os valores de C_i em citros cultivados na Flórida, EUA, (JIFON; SYVERTSEN, 2003) também estão dentro da escala de variação observada nesse estudo. Esses resultados sugerem que a variação diurna de C_i é semelhante em diferentes tipos climáticos, sendo certamente regulada por g_s e influenciada por alterações na atividade fotossintética.

Em relação à limitação estomática da fotossíntese induzida pela deficiência hídrica, os resultados indicam que a menor abertura estomática limitou a fotossíntese durante praticamente todo o período diurno em setembro/04 (Figura 8A,B). Mesmo quando havia disponibilidade de água no solo a fotossíntese foi limitada pelo menor suprimento de CO_2 , ocorrendo durante a tarde e em maior grau na face oeste da copa em novembro/04 (Figura 8D) e fevereiro/05 (Figura 8F). Em agosto/05, os baixos valores de A (Figura 6I,J) também podem ser atribuídos à baixa disponibilidade de substrato durante o decorrer do dia (Figura 8I,J). Entretanto, os baixos valores de C_i em agosto/05 não foram causados exclusivamente pela menor disponibilidade hídrica, haja vista que C_i em plantas irrigadas também foi significativamente reduzido. Ainda, a redução de A durante a tarde em fevereiro/05 (Figura 6E) não parece ter sido causada por baixos valores de C_i uma vez que os mesmos variaram relativamente pouco, até mesmo aumentando na face leste da copa (Figura 8E). Logo, existem indícios de que a atividade fotossintética foi reduzida em determinadas épocas devido a limitações de origem não estomática.

A atividade fotossintética pode ser afetada pela menor abertura dos estômatos, denominada de limitação estomática, e/ou por menor capacidade bioquímica ou fotoquímica, i.e. limitação não estomática (FARQUHAR; SHARKEY, 1980). Jones (1998) cita que a limitação estomática é relativamente pequena em plantas bem adaptadas ao ambiente de crescimento, respondendo por cerca de 20% da limitação total da fotossíntese. Em citros, alguns estudos têm relatado uma limitação estomática entre 19 e 36% (HABERMANN et al., 2003b; JIFON; SYVERTSEN, 2003; MACHADO et al., 2005), sugerindo que a fotossíntese é determinada em grande parte por fatores não estomáticos, em especial os de origem bioquímica. Esse aspecto pode ser estudado ao se considerar a eficiência instantânea de carboxilação, dada pela relação A/C_i (FLEXAS et al., 2001; MACHADO et al., 2005).

Os maiores valores de A/C_i foram verificados em novembro/04 (Figura 8C,D), em dia nublado de primavera (Figura 6C,D) com T_F máximo ao redor de 32,5°C (Figura 7C,D) e

DPVfolha-ar inferior a 2,5 kPa (Figura 5C,D). As menores eficiências foram observadas em agosto/05, caracterizado como um período seco (Figura 3) e com baixas temperaturas noturnas (Figura 2A,B). Os demais meses apresentaram valores de A/C_i intermediários entre os observados em novembro/04 e agosto/05. Em geral, A/C_i foi menor na parte da tarde na face leste da copa, quando há menor *DFFF* e maior T_F . Embora A/C_i em junho/05 tenha sido inferior aos valores verificados em novembro/04, a eficiência permaneceu em um mesmo patamar ($0,3-0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$) entre 9 e 14 h na face leste da copa (Figura 8G). Já na face oeste, os valores de A/C_i em junho/05 chegaram a $0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$ às 14 h (Figura 8H), sendo a maior eficiência verificada durante o período vespertino (Figura 8).

Na face leste da copa, a manutenção da disponibilidade hídrica do solo pela irrigação fez com que as plantas irrigadas apresentassem maiores valores de A/C_i ($p < 0,05$) ao redor das 14 h em setembro/04 (Figura 8A) e por volta de 13 h em fevereiro/05 (Figura 8E). No entanto, o efeito da irrigação foi mais evidente na face oeste da copa no período vespertino em novembro/04 (Figura 8D) e agosto/05 (Figura 8J). Curiosamente, os valores de A/C_i de plantas irrigadas e em condições naturais foram semelhantes durante a maior parte do dia no período de deficiência hídrica (Figura 8A,B,I), indicando que a falta de água afetou a fotossíntese por redução de C_i (limitação estomática). Portanto, dependendo da face da copa, do período do dia (manhã ou tarde) e da época de avaliação, a fotossíntese é afetada por limitações estomáticas e/ou bioquímicas.

A limitação bioquímica durante a tarde está possivelmente relacionada à alta temperatura foliar, sendo resultado do aumento da atividade oxigenase da enzima Rubisco em detrimento da carboxilase. Esse por sua vez é induzido pelo aumento da resistência à difusão de CO_2 no mesófilo foliar, levando ao decréscimo da relação $[\text{CO}_2]/[\text{O}_2]$ (BERRY; BJÖRKMAN, 1980). Em relação aos aspectos bioquímicos, a menor fotossíntese em citros durante a tarde em condições de alta demanda atmosférica e radiação solar tem sido atribuída ao aumento da fotorrespiração (VESTE; BEN-GAL; SHANI, 2000) e desativação de enzimas do ciclo de Calvin (JIFON; SYVERTSEN, 2003). Já no inverno, a menor atividade carboxilase da Rubisco pode estar relacionada às baixas temperaturas (ALLEN et al., 2000; ALLEN; ORT, 2001), sendo indicado por menor A/C_i (FLEXAS et al., 2001). É importante considerar que a baixa temperatura noturna pode reduzir a fotossíntese no dia seguinte quando a temperatura do ar retorna a valores fisiologicamente adequados (HÄLLGREN; STRAND; LUNDMARK, 1991), como verificado em mangueiras por Allen et al. (2000). Machado et al. (2002) sugerem que a ocorrência de baixas

temperaturas noturnas durante o inverno possa estar relacionada a decréscimos na fotossíntese de laranja ‘Valência’. Durante o inverno, Ribeiro et al. (2004c) verificaram menor capacidade fotossintética e eficiência de carboxilação de citros, sendo a atividade fotossintética nessa estação menor do que a observada no verão, não importando o período considerado (manhã ou tarde).

Os resultados indicam que as laranjeiras apresentaram acentuada limitação bioquímica da fotossíntese durante a tarde no verão, indicado pelos baixos valores de A/C_i (Figura 8D), assim como durante a manhã no inverno, indicado pelo menor A/C_i em relação à primavera (Figura 8C,I). Nessa situação há de se considerar os efeitos da baixa disponibilidade de água nas plantas sem irrigação, que apresentaram menores A/C_i na face oeste da copa (Figura 8J). Em laranjeiras ‘Valência’ submetidas à seca, Vu e Yelenosky (1988b) observaram que a fotossíntese foi inibida por redução na concentração e atividade carboxilase da enzima Rubisco quando as plantas atingiram valores de Ψ ao redor de -3 MPa durante o período diurno. Embora o estresse hídrico no presente estudo não tenha sido tão severo como o observado por Vu e Yelenosky (1988b), com valores mínimos de Ψ_{14} ao redor de -2,3 MPa durante o inverno, deve-se considerar a interação entre a falta de água no solo e a baixa temperatura.

Em condições naturais, a limitação da fotossíntese ocorre freqüentemente devido ao fechamento estomático em condições de alta demanda atmosférica ou de altos valores de transpiração. Nessa situação, os estômatos têm papel essencial no balanço entre a entrada de CO_2 e saída de vapor d’água no mesófilo foliar, regulando tanto a atividade fotossintética como o consumo de água pelas plantas. Esse assunto tem sido estudado e debatido no meio científico nos últimos anos devido a problemas gerados pelo uso indiscriminado da irrigação (JONES, 2004). Nesse contexto, o conceito de eficiência do uso de água tem ganhado importância, sendo definido pela relação entre o carbono assimilado e o vapor d’água transpirado pelas plantas, i.e. A/E (BRAKKE; ALLEN JUNIOR, 1995; MACHADO et al., 2002; 2005). Alternativamente, a eficiência do uso de água pode ser avaliada pela relação entre o carbono assimilado e a condutância estomática (A/g_s), sendo denominada de eficiência intrínseca por considerar as respostas estomáticas em uma dada condição ambiental (FLEXAS et al., 2001; MACHADO et al., 2002; 2005). Cabe ressaltar que os estômatos são “sensores biológicos” que respondem a múltiplos estímulos de origem exógena (ambiente) e endógena, tais como variações de $DFFF$, T_F , $DPV_{folha-ar}$, $[\text{CO}_2]_{AR}$, C_i , E , qualidade da luz e fito-hormônios (FARQUHAR; SHARKEY, 1980; ZEIGER; FARQUHAR; COWAN, 1987).

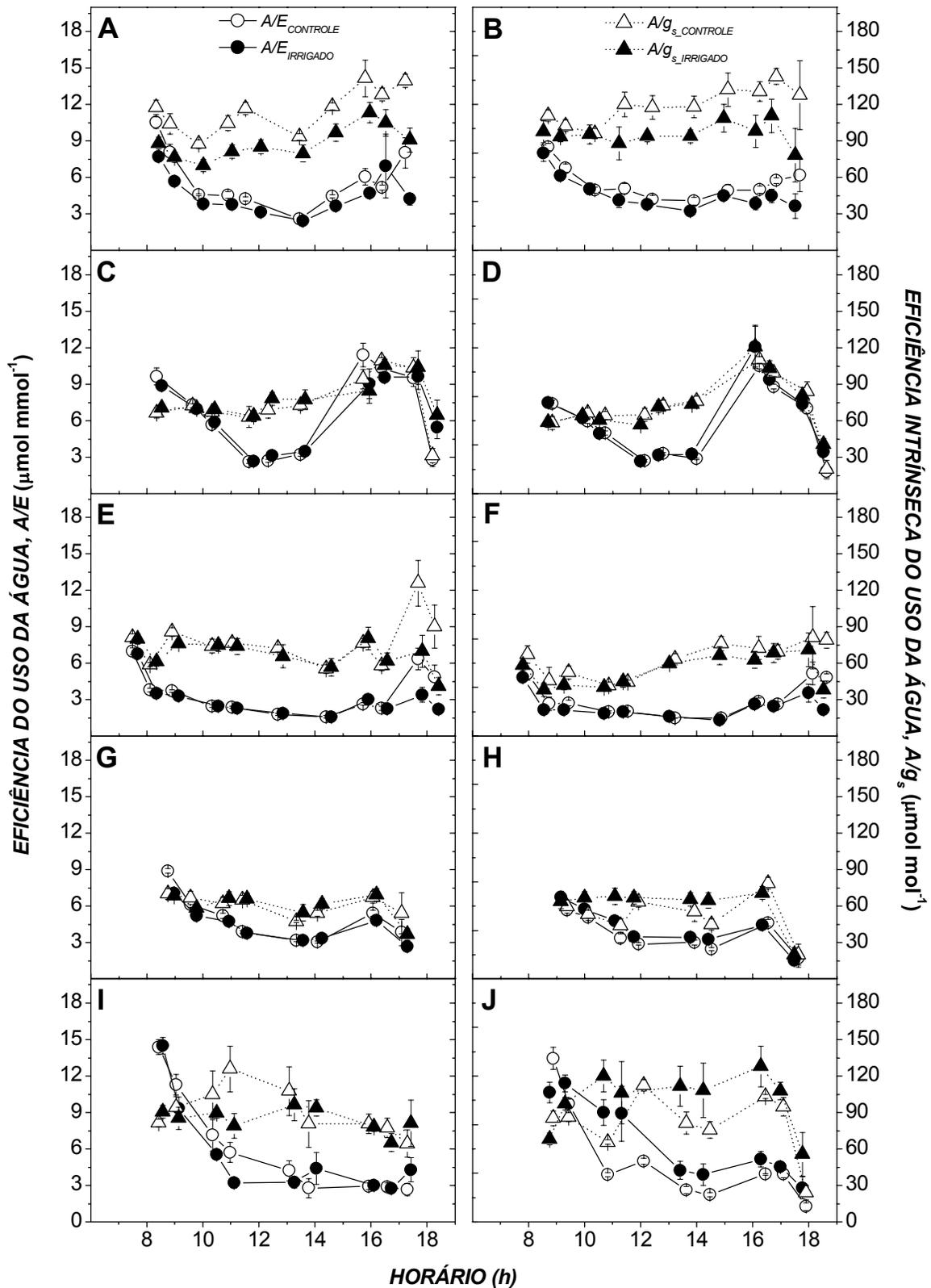


Figura 9 - Variação diurna das eficiências do uso de água (A/E e A/g_s) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

De forma geral, os maiores valores de A/E foram observados nas primeiras horas da manhã (Figura 9), decrescendo até atingir valores mínimos ao redor de meio-dia ($p < 0,01$). Alguns autores têm relatado decréscimo de A/E durante o período da tarde (BRAKKE; ALLEN JUNIOR, 1995; JIFON; SYVERTSEN, 2003; MACHADO et al., 2002; MEDINA, 2002; MEDINA et al., 2002), sendo esse fato ocasionado por maiores reduções de A em relação a E , que até mesmo aumenta em decorrência da elevada demanda atmosférica ($DPV_{folha-ar}$) mesmo com redução de g_s . Em estudo com laranjeiras mantidas em condições constantes de $DFFF$ e T_F , A/E também decresceu em função do aumento de $DPV_{folha-ar}$ (SOUZA; RIBEIRO; PINCUS, 2004). Cabe considerar que os menores valores de A/E durante as horas mais quentes do dia ($< 2 \mu\text{mol mmol}^{-1}$) foram observados em fevereiro/05 (Figura 9E,F), mês caracterizado por chuvas freqüentes (Figura 2C). Nesse período (verão), a disponibilidade de água no solo permitiu altos valores de E (Figura 7E,F), sendo esse processo limitado apenas pela resposta estomática direta e indireta ao aumento de $DPV_{folha-ar}$ (EAMUS, 1999).

Logo, é possível que alguns mecanismos fisiológicos para manutenção da hidratação da planta estejam inativos devido à ausência de sinais químicos produzidos ou provenientes do sistema radicular (FARQUHAR; SHARKEY, 1980; THOMAS; EAMUS, 2002; VESELOVA et al., 2005; WAN et al., 2004), que se encontra em condições de boa disponibilidade de água, levando a baixos valores de A/E durante o verão. A relativa constância de A/E ao longo do período diurno sugere que o ganho de carbono em relação à perda de água está ocorrendo de forma adequada (FARQUHAR; SHARKEY, 1980), sendo essa situação evidente em fevereiro/05 (Figura 9E,F). É importante considerar que eficiência de um dado processo não implica que o mesmo apresente atividade elevada, ou em outras palavras, a maior eficiência na incorporação de CO_2 em relação à transpiração não é necessariamente relacionada a altos valores de fotossíntese.

Considerando a variação entre o verão (fevereiro/05) e inverno (agosto/05) em um dado horário do dia (Figura 9E-J), pode-se observar que os valores de A/E aumentam progressivamente até o inverno, período em que a disponibilidade de água é reduzida (Figura 3). Laranjeiras ‘Valência’ cultivadas em potes e mantidas com boa disponibilidade de água também apresentaram essa variação sazonal de A/E (MACHADO et al., 2002), sendo verificado o mesmo em mudas em condições de viveiro (MEDINA et al., 2002). Esses resultados sugerem que essa resposta sazonal de A/E é induzida pela atmosfera ou por outro fator que não apenas a umidade do solo. Tucci (2004) também observou esse tipo de resposta em pupunheiras.

Em novembro/04, houve aumento significativo de A/E após as 14 h, chegando a $\sim 12 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (Figura 9C,D) e sendo inferior apenas aos valores observados no início da manhã em agosto/05 (Figura 9I,J). Desde que houve aumento de A/E mesmo em plantas irrigadas (Figura 9C,D), poder-se-ia sugerir que o aumento de A/E em novembro/04 foi em resposta à demanda atmosférica, entretanto, no momento de máximo A/E (16 h) o $DPV_{\text{folha-ar}}$ era de ~ 1 kPa em ambas as faces da copa (Figuras 5C,D e 9C,D). De fato, os altos valores de A/E em novembro/04 foram induzidos pela significativa redução de E durante a tarde (Figura 7C,D), possivelmente relacionada a decréscimos de g_s e $DPV_{\text{folha-ar}}$ (Figura 5C,D), não sendo portanto uma resposta a alta demanda atmosférica.

As faces leste e oeste da copa apresentaram a mesma variação diurna de A/E , sendo observadas apenas diferenças significativas entre as plantas irrigadas e as mantidas em condições naturais. O maior A/E na face oeste de plantas irrigadas em agosto/05 ocorreu porque A foi maior nas plantas irrigadas ao passo que g_s e E foram similares ($p > 0,05$) em plantas irrigadas e em condições naturais (Figuras 5J, 6J, 7J e 9J). Esse fato aconteceu porque as plantas não irrigadas apresentam redução de A devido à menor eficiência de carboxilação (Figura 8J). A maior atividade fotossintética também explica os maiores valores de A/E em plantas irrigadas no fim da tarde em novembro/04 (Figuras 6C e 9C).

Em relação a A/g_s (Figura 9), os maiores valores foram observados em setembro/04 e agosto/05 (início de primavera e inverno, respectivamente), enquanto que os menores foram verificados em fevereiro/05 (verão). Machado et al. (2002) também observaram que A/g_s foi maior durante o inverno mesmo em laranjeiras envasadas mantidas com solo na capacidade de campo. Essa resposta está possivelmente relacionada a algum tipo de regulação endógena desde que durante o inverno a demanda atmosférica é menor em relação ao verão. Portanto, é possível que sinais químicos provenientes das raízes, ou mesmo presentes ou sintetizados na parte aérea, causem menor abertura estomática durante o inverno (CHAVES, 1995; VESELOVA et al., 2005; WAN et al., 2004), sendo essa característica mais afetada que a fotossíntese e determinando maior A/g_s .

As diferenças entre plantas irrigadas e não irrigadas foram mais pronunciadas quando considerado A/g_s (Figura 9). Segundo Farquhar e Sharkey (1980) as plantas devem controlar eficientemente a perda de água por transpiração e o ganho de carbono pela fotossíntese de tal

forma que a relação entre esses dois processos fique relativamente constante durante o dia. Nesse estudo, tal regulação fica mais evidente na dinâmica diurna de A/g_s , em relação a A/E .

Em setembro e novembro/04 (Figura 9A-D), A/g_s aumentou no período vespertino ($p < 0,01$), sendo resultado do fechamento estomático (Figura 5A-D). Já em fevereiro e agosto/05 (Figura 9E,F,I,J), os valores de A/g_s apresentaram menor variação diurna como consequência de decréscimos acentuados em A e g_s . Esses foram ocasionados pelo alto T_F e $DPV_{folha-ar}$ no verão (Figura 5E,F), pela baixa disponibilidade de água em condições naturais durante o inverno (Figuras 3A e 4), e pela menor eficiência de carboxilação nas duas estações (Figura 8E,F,I). Em relação à face da copa, não foram observadas diferenças significativas em A/g_s durante o período analisado. Considerando a irrigação, os menores ($p < 0,05$) valores de A/g_s foram verificados em plantas irrigadas desde as primeiras horas do dia em setembro/04 (Figura 9A,B), indicando que a menor disponibilidade sazonal de água no solo alterou as trocas gasosas de plantas em condições naturais, fato também evidenciado pelos valores de Ψ (Figura 4).

Segundo Pimentel et al. (2004), o aumento de A/g_s em citros representa uma resposta fisiológica para prevenir a desidratação das folhas e aumento da fixação de CO_2 com menor perda possível de água, podendo ocorrer em função de mudanças em $DFFF$. De fato, essa resposta foi verificada em plantas sem irrigação no fim da tarde de fevereiro/05 (Figura 9E,F), quando $DFFF$ tinha decrescido e $DPV_{folha-ar}$ era superior a 2 kPa (Figuras 5E,F e 6E,F).

Em algumas avaliações durante as horas mais quentes do dia, as plantas em condições naturais apresentaram menor A/g_s ($p < 0,01$) quando comparadas às plantas irrigadas (Figura 9H,J). Em junho/05 (Figura 9H), o menor A/g_s das plantas sem irrigação foi ocasionado pelo aumento inesperado de g_s (Figura 5H), uma vez que Ψ era reduzido (Figura 3) e $DPV_{folha-ar}$ elevado (Figura 5H). Já em agosto/05, as plantas sem irrigação exibiram menor A/g_s devido aos menores valores de A ao redor de 14 h (Figura 9J).

As relações entre as variáveis fisiológicas e ambientais foram estudadas, mas apenas as respostas a $DFFF$ foram significativas (Figura 10). As influências de T_F em A , g_s e A/C_i , assim como de $DPV_{folha-ar}$ em E e g_s apresentaram-se bastante variadas, com grande dispersão de dados, tornando-as inconsistentes ou não significativas (resultados não apresentados). Esse fato se deve, possivelmente, ao efeito conjunto de duas ou mais variáveis ambientais no metabolismo da planta. Logo, estudos em condições controladas são importantes por permitirem a avaliação da

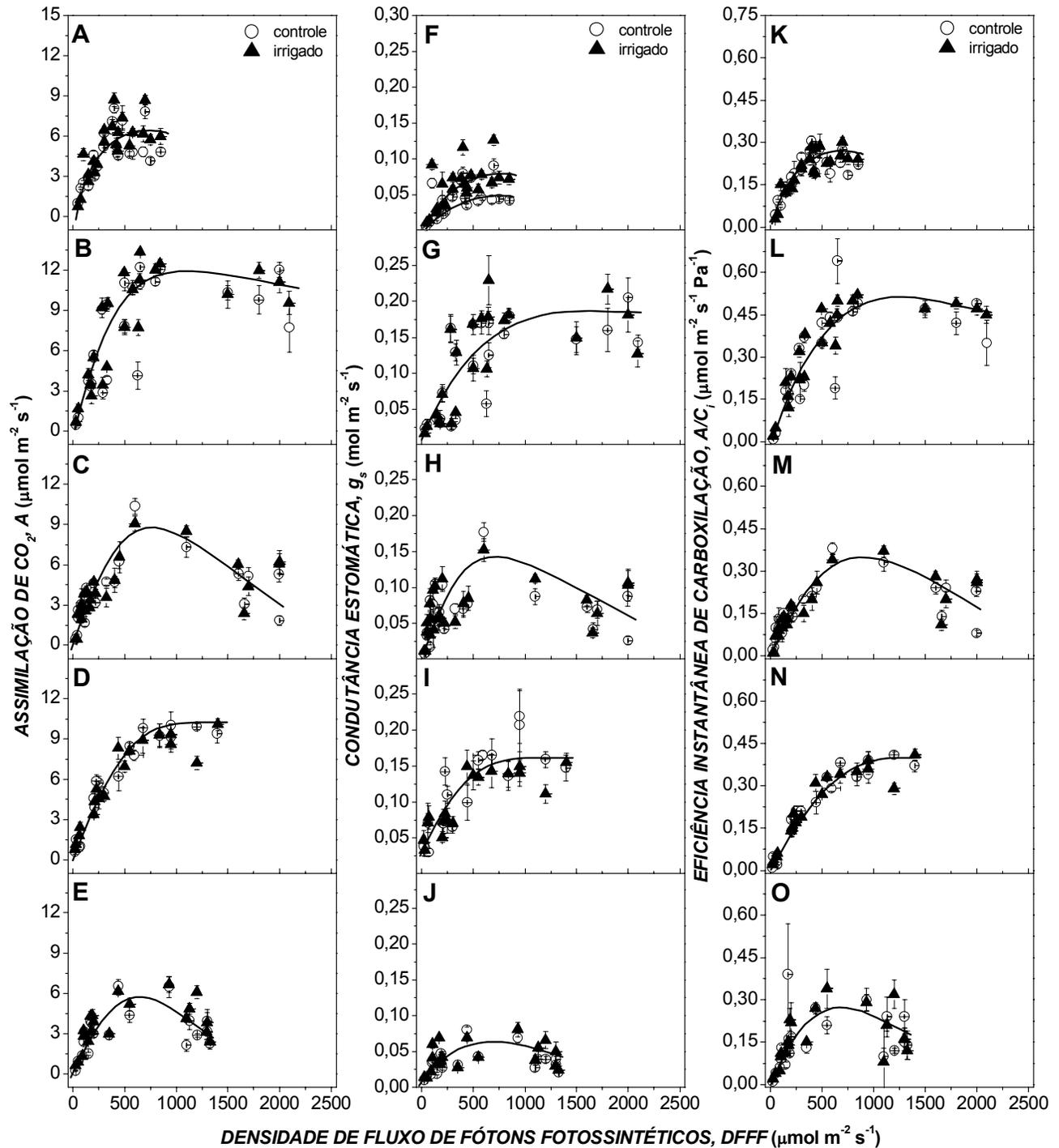


Figura 10 - Resposta da assimilação de CO_2 (A, em A-E), condutância estomática (g_s , em F-J) e eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i , em K-O) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado) em função da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$). As medidas foram realizadas em setembro (A,F,K) e novembro/04 (B,G,L) e fevereiro (C,H,M), junho (D,I,N) e agosto/05 (E,J,O) em ambas as faces da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

resposta da planta a um único estímulo (MACHADO et al., 2005), o que freqüentemente não é possível em condições de campo (SYVERTSEN; LLOYD, 1994).

Em geral, a resposta de A ao aumento de $DFFF$ é uma curva de saturação, caracterizada por ocorrer estímulo da fotossíntese por $DFFF$ até um certo limite, quando não há mais incremento significativo de A (LARCHER, 2000). Esse padrão de resposta de A em função de $DFFF$ foi verificado em setembro e novembro/04 e junho/05 (Figura 10A,B,D). Pode-se notar que nessas três ocasiões ocorre pouco incremento de A em $DFFF$ superior a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A estabilização dos valores de A com o aumento de $DFFF$ ocorre devido à limitação imposta por reações enzimáticas, ex. capacidade limitada de regenerar a ribulose-1,5-bifosfato (LARCHER, 2000).

Embora os valores de A em plantas em condições naturais sejam inferiores aos observados em plantas irrigadas, em $DFFF$ superior a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em setembro/04 (Figura 10A), a dispersão dos pontos não permite a diferenciação estatística. É importante notar que tanto plantas em condições naturais como irrigadas apresentaram valores reduzidos de g_s em setembro/04, sendo os baixos valores de A ocasionados principalmente por limitação estomática (Figura 10A,F,K). Os valores de A em setembro/04 tenderam à estabilização ao redor de $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em plantas irrigadas (Figura 10A), enquanto que em novembro/04 e junho/05 esse valor foi de aproximadamente $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 10B,D), sendo cerca de 50% maior.

Ao invés das curvas de saturação observadas em setembro e novembro/04 e junho/05 fevereiro e agosto/05 apresentaram curvas de região ótima em relação à resposta de A a $DFFF$ (Figura 10C,E). As três variáveis analisadas mostraram esse padrão de resposta, sendo os maiores valores observados em $DFFF$ ao redor de $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 10C,E,H,J,M,O). Entretanto, as causas desse padrão são distintas para cada mês. Em fevereiro/05 (verão), a atividade fotossintética decresce em altos valores de $DFFF$ devido à influência de alto $DPV_{\text{folha-ar}}$ e T_F , que ocorrem de forma simultânea. Logo, nesse mês a resposta das plantas ocorreu em função de alterações significativas das condições atmosféricas, levando a redução de A devido a decréscimos em g_s ($DPV_{\text{folha-ar}} > 3 \text{ kPa}$) e A/C_i ($T_F > 30^\circ\text{C}$).

Em agosto/05, a resposta de A ao aumento de $DFFF$ foi possivelmente influenciada pela baixa temperatura noturna do solo e ar (ALLEN; ORT, 2001; MACHADO et al., 2002). O decréscimo de A/C_i em alto $DFFF$ foi mais acentuado em agosto/05 (Figura 10M,O), sendo possivelmente o principal responsável pelo padrão de resposta de A , haja vista que g_s permaneceu

praticamente constante entre $DFFF$ de 500 e 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 10E,J,O). A baixa atividade bioquímica em alto $DFFF$ tanto em plantas irrigadas como nas mantidas em condições naturais (Figura 10M,O), indicada por baixo A/C_i , pode também ser resultado de decréscimos na regeneração de ribulose-1,5-bifosfato, uma vez que esse é o processo responsável pela saturação luminosa de A (LARCHER, 2000).

Em relação à radiação solar, os resultados indicam que a fotossíntese de folhas expostas de laranjeira não foi limitada pela disponibilidade de energia nos meses avaliados. Entretanto, os decréscimos de A em altos valores de $DFFF$ em fevereiro e agosto/05 poderiam estar relacionados à ocorrência de fotoinibição da fotossíntese.

2.3.4 Variação diurna da atividade fotoquímica

A eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) apresentou valores superiores a 0,8 no início da manhã em todas as avaliações (Figura 11), indicando que o aparato fotoquímico das folhas estava em bom estado fisiológico e não apresentava sintomas de fotoinibição (BJÖRKMAN; DEMMIG, 1987; CRITCHLEY, 1998; LONG et al., 1994). F_v/F_m representa a capacidade fotoquímica máxima, ou seja, a eficiência potencial dos fotossistemas II ($FSII$) que podem ser energizados por $DFFF$ (CRITCHLEY, 1998). Quando a energia absorvida é maior do que a capacidade de utilização pelas reações fotoquímicas e/ou bioquímicas da fotossíntese, ocorre fotoinibição (BARBER; ANDERSSON, 1992; LONG et al., 1994; OSMOND, 1994) indicada por F_v/F_m menor que 0,725 (CRITCHLEY, 1998). Essa situação foi observada apenas em fevereiro/05 em ambas as faces da copa (Figura 11E,F), entretanto, a redução de F_v/F_m foi transiente, com recuperação dos valores iniciais de F_v/F_m após as 17 h, sendo denominada de fotoinibição dinâmica (CRITCHLEY, 1998; OSMOND, 1994). Esse tipo de fotoinibição ocorre em folhas expostas e reflete uma redução da eficiência quântica da fotossíntese sem no entanto afetar a capacidade de fixação de CO_2 em $DFFF$ saturante (OSMOND, 1994), sendo rapidamente reversível e não ocasionando danos ao aparato fotoquímico (CRITCHLEY, 1998).

Decréscimos de F_v/F_m devido à fotoinibição são freqüentemente ocasionados por redução de F_m , estando associados à energização da membrana dos tilacóides motivada pelo aumento do gradiente de pH transtilacoidal (ΔpH), com conseqüente acidificação do lúmen, e pela extinção não fotoquímica de energia de excitação que também envolve o ciclo das xantofilas (KRAUSE;

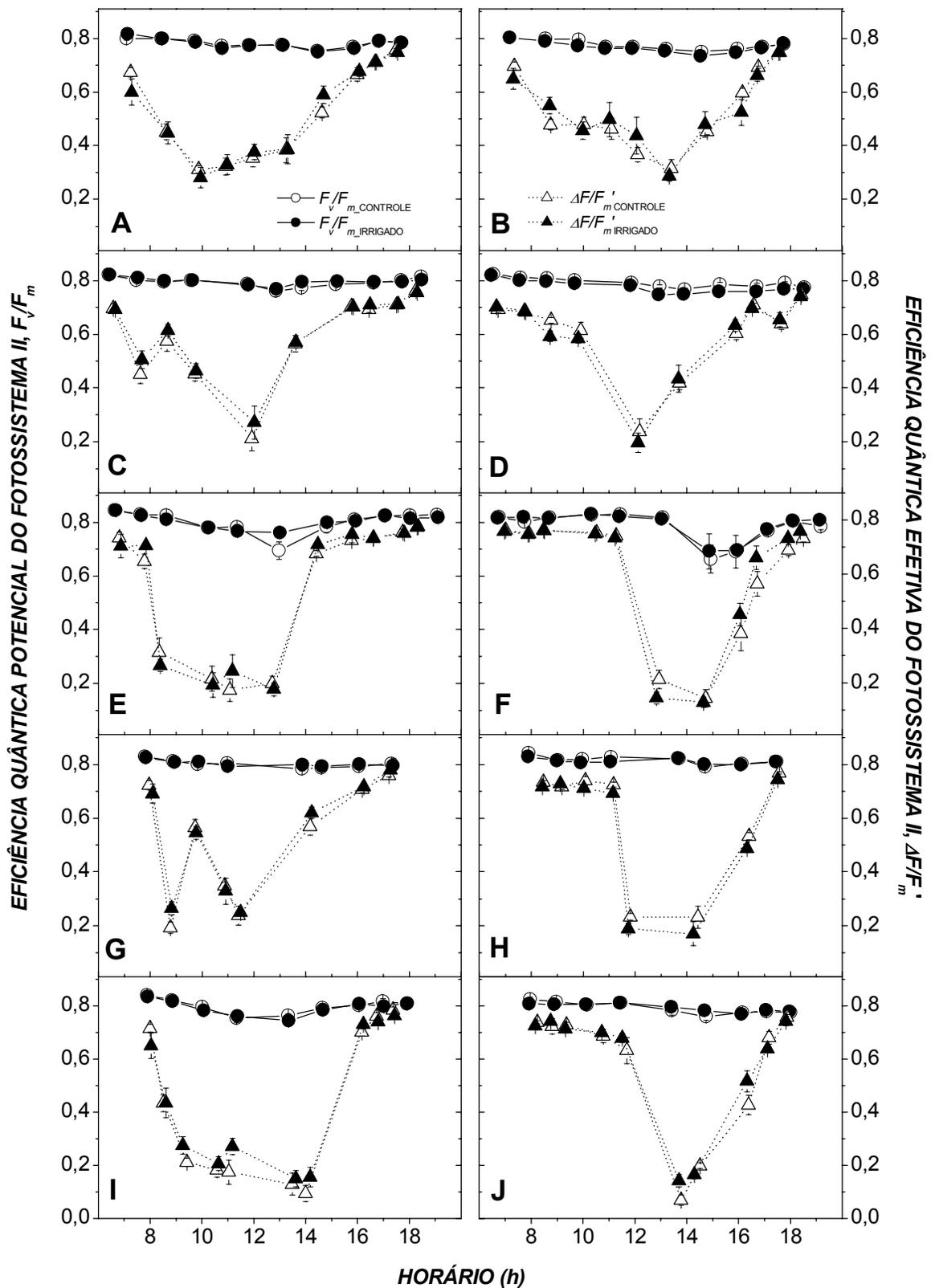


Figura 11 - Variação diurna das eficiências quânticas potencial (F_v/F_m) e efetiva ($\Delta F/F_m'$) do fotossistema II de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

WEIS, 1991; MAXWELL; JOHNSON, 2000; ORT, 2001; XU; SHEN, 1999). Öquist; Chow e Anderson (1992) sugerem que a fotoinibição, consequência do funcionamento do *FSII* sob exposição prolongada à luz, representa uma retro-regulação estável e a longo prazo da atividade fotoquímica que substitui parte da regulação freqüentemente exercida pelo ΔpH . Osmond e Grace (1995) citam que essa ineficiência (redução de F_v/F_m) é essencial para preservar a competência fotossintética em alto *DFFF*. Logo, pode-se sugerir a função protetora da fotoinibição ocorrida em fevereiro/05 (Figura 11E,F), quando houve decréscimo acentuado de *A* devido a limitações estomáticas e não estomáticas (Figuras 5E,F, 6E,F, 8E,F).

Nas demais avaliações, F_v/F_m apresentou pequenos decréscimos ao longo do dia seguidos de rápida recuperação (Figura 11), sendo observados valores mínimos ao redor das 12 h e das 14 h na face leste e oeste da copa, respectivamente (Figura 11). Considerando que a incidência de radiação solar na copa tenha começado por volta de 7 h na maioria das avaliações (Figura 6), pode-se constatar que uma exposição das folhas de 5 h à radiação solar direta causou redução máxima de F_v/F_m na face leste da copa, ao passo que apenas 2 h foram suficientes para ocasionar valores mínimos de F_v/F_m na face oeste (considerando que a radiação solar atingiu a face oeste às 12 h), estando possivelmente relacionada à menor atividade fotossintética. Embora tenha havido essa defasagem no tempo entre as duas faces da copa em relação ao decréscimo de F_v/F_m , a magnitude da variação diurna foi semelhante (Figura 11), com exceção de fevereiro/05 (Figura 11E,F).

Embora *DFFF* seja o principal responsável por decréscimos de F_v/F_m em condições de campo (LONG et al., 1994), deve-se considerar a influência dos demais elementos ambientais na fotossíntese (ORT, 2001). Durante a manhã, os valores de T_F e $DPV_{folha-ar}$ são adequados para a atividade fotossintética (Figura 6E,F), proporcionando menor excesso de energia radiante na face leste da copa uma vez que a maior parte do *ATP* e *NADPH* formado é consumida. Entretanto, na face oeste a situação é contrária devido aos baixos valores de *A* ocasionados por alto T_F e $DPV_{folha-ar}$ durante a tarde (Figura 6F). Portanto, o decréscimo de F_v/F_m em citros é proporcional ao excesso de energia radiante, que pode ser amplificado devido à baixa atividade fotossintética.

Desde que a fotossíntese dos citros não responde significativamente a *DFFF* superior a 700-800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (MACHADO et al., 2005; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2006; RIBEIRO et al., 2003; VU; YELENOSKY; BAUSHER, 1986) e que a baixa disponibilidade de

água no solo reduz o consumo dos produtos das reações fotoquímicas (*ATP* e *NADPH*), pode-se sugerir que as plantas foram submetidas a excesso de energia radiante em praticamente todas as avaliações (Figura 11). No entanto, esse excesso de energia ocasionou fotoinibição apenas em fevereiro/05 (Figura 11E,F) quando *DFFF* foi superior a $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas horas mais quentes do dia. Nessas horas houve decréscimo acentuado de *A* (Figura 6F), sugerindo que a maior parte da energia absorvida não estava sendo utilizada na fixação de CO_2 . De fato, essa energia absorvida que não é utilizada pela fotossíntese é direcionada para drenos alternativos de elétrons (fotorrespiração, reação de Mehler e metabolismo de nitrogênio) ou dissipada através da geração de calor (extinção não fotoquímica) associada à fotoinibição dinâmica, sendo esses alguns mecanismos envolvidos na fotoproteção do aparato fotoquímico (OSMOND; GRACE, 1995). Essa fotoproteção nos citros é evidenciada pela pequena variação diurna e rápida recuperação de F_v/F_m (Figura 11).

A partir dos resultados de alguns estudos (JIFON; SYVERTSEN, 2003; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2003; 2004; VESTE; BEN-GALI; SHANI, 2000), pode-se sugerir que os mecanismos de fotoproteção são bastante ativos em citros, tornando o aparato fotoquímico bastante tolerante a estresses ambientais, o que pode ser verificado por decréscimos reversíveis de F_v/F_m em várias situações. Redução reversível de F_v/F_m também foi observada em mudas de laranja conduzidas em casa de vegetação, onde *DFFF* era superior a $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e T_F maior que 40°C (MEDINA et al., 2002). Mesmo em plantas infectadas por *Xylella fastidiosa*, agente causal da Clorose Variegada dos Citros que causa acentuada redução da atividade fotossintética (HABERMANN et al., 2003a,b; MACHADO et al., 1994; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2003; 2004; RIBEIRO et al., 2003), há decréscimo reversível de F_v/F_m ao longo do dia (MACHADO et al., 2001; 2006).

Além da fotoproteção, os citros apresentam grande potencial de aclimação a mudanças das condições ambientais. Ribeiro; Machado e Oliveira (2004) observaram mudanças significativas nas respostas fotoquímicas ao aumento de T_F quando as plantas foram submetidas por apenas 7 dias a regimes de temperatura de crescimento diferentes. De fato, os citros apresentam aclimação ao estresse térmico sazonal que ocorre durante o verão (VESTÉ; BEN-GALI; SHANI, 2000) e a mudanças na disponibilidade energética (SYVERTSEN, 1984) e hídrica (BARRY; CASTLE; DAVIES, 2004; SAVÉ et al., 1995). Aliada a essas observações, a pequena variação de F_v/F_m ao longo do dia, e mesmo entre avaliações, sugere a aclimação

sazonal do aparato fotoquímico das folhas, uma vez que ocorrem grandes variações de temperatura, disponibilidade de água (Figura 2) e $DFFF$ (Figura 6) entre as estações.

As plantas irrigadas e as mantidas em condições naturais não apresentaram diferenças ($p > 0,05$) em relação a F_v/F_m durante o período experimental (Figura 11). Exceção para as medidas de F_v/F_m realizadas em fevereiro/05. Nessa avaliação as plantas sem irrigação apresentaram menor F_v/F_m ao redor de 13 h (Figura 11E), que está possivelmente relacionado ao menor valor de A (Figura 6E). Esse pode ter aumentado o excesso de energia de excitação no $FSII$, determinando decréscimo de F_v/F_m .

A eficiência quântica efetiva do $FSII$ ($\Delta F/F_m'$), por ser medida na presença de radiação solar, apresentou considerável variação diurna ($p < 0,01$) em todas as avaliações (Figura 11). Em geral, os menores valores de $\Delta F/F_m'$ foram observados durante a manhã na face leste e durante a tarde na face oeste da copa (Figura 11), sendo a resposta de $\Delta F/F_m'$ inversamente proporcional a $DFFF$, i.e. alto $\Delta F/F_m'$ em baixo $DFFF$ e vice-versa.

Segundo Maxwell e Johnson (2000), $\Delta F/F_m'$ é um índice fisiológico indicado para se avaliar a eficiência *in vivo* do $FSII$, medindo a proporção da energia luminosa absorvida pelas clorofilas associadas ao $FSII$ usada nas reações fotoquímicas. Em dado valor de $DFFF$, $\Delta F/F_m'$ pode ser considerado como a eficiência quântica do transporte linear de elétrons através do $FSII$ (BAKER; ROSENQVIST, 2004). A habilidade do aparato fotossintético em remover elétrons das quinonas (Q_A), primeiras moléculas aceptoras estáveis de elétrons (WALKER, 1992), é um fator limitante de $\Delta F/F_m'$ diretamente relacionado ao consumo dos produtos fotoquímicos ATP e $NADPH$ (BAKER; ROSENQVIST, 2004). Portanto, a redução de $\Delta F/F_m'$ em altos valores de $DFFF$ está relacionada ao fechamento (redução) dos centros de reação do $FSII$ (MEDINA et al., 2002), refletindo o acúmulo de Q_A em estado reduzido. Em discos foliares de laranja, os valores mínimos de $\Delta F/F_m'$ tendem à estabilização em $DFFF$ de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (RIBEIRO et al., 2003).

As menores reduções de $\Delta F/F_m'$ (valores mínimos ao redor de 0,3) foram observadas em setembro/04 (Figura 11A,B), quando $DFFF$ máximo foi ao redor de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6A,B). Já os maiores decréscimos de $\Delta F/F_m'$ (valores mínimos ao redor de 0,1) foram verificados em agosto/05 (Figura 11I,J) com $DFFF$ máximo inferior a $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6I,J). Decréscimos semelhantes aos observados em agosto/05 ocorreram na face oeste da copa em

fevereiro/05 (Figura 11F), porém com $DFFF$ superior a $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6F). Nessas duas ocasiões a fixação de CO_2 era reduzida (baixos valores de A , Figura 6F,I,J), ou seja, havia menor utilização dos produtos fotoquímicos e portanto maior excesso de energia radiante.

Assim como observado em F_v/F_m , as plantas irrigadas e em condições naturais apresentaram $\Delta F/F_m'$ semelhantes ($p > 0,05$), demonstrando que a menor disponibilidade sazonal de água no solo não afetou a eficiência de absorção de energia luminosa. Todavia, é importante considerar que a ausência de diferenças entre $\Delta F/F_m'$ de plantas irrigadas e não irrigadas pode estar relacionada à maior atividade de drenos alternativos de elétrons, tais como a fotorrespiração e reação de Mehler, em plantas em condições naturais. Esses drenos podem consumir os produtos fotoquímicos e assim promover a re-oxidação de Q_A , evitando decréscimo acentuado de $\Delta F/F_m'$ (BAKER; ROSENQVIST, 2004; ORT; BAKER, 2002).

A variação diurna de $\Delta F/F_m'$ tem estreita relação com a capacidade fotossintética global *in vivo* (GENTY; BRIANTAIS; BAKER, 1989), podendo essa ser avaliada pelo transporte aparente de elétrons (ETR). De fato, as alterações de eficiência fotoquímica determinam em última instância a quantidade de elétrons transportados através do $FSII$ que irão promover a síntese de ATP e $NADPH$ (WALKER, 1992). Pode-se observar que a dinâmica diurna de ETR se aproxima da apresentada por $DFFF$ (Figura 12).

Os maiores valores de ETR foram verificados em novembro/04 e fevereiro/05, quando houve alta atividade fotossintética e $DFFF$, enquanto que os menores ETR foram observados em setembro/04, junho e agosto/05, sendo inferiores a $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 12). Em mudas de laranjeira, Ribeiro et al. (2004a) também verificaram maiores valores de ETR no verão quando comparado ao inverno, sendo um dos aspectos envolvidos na maior atividade fotossintética nessa época do ano caracterizada por maior $DFFF$, temperaturas mais elevadas e disponibilidade hídrica. Em relação à posição da copa, ETR foi maior durante a manhã na face leste e a tarde na face oeste em fevereiro e agosto/05 (Figura 12E,F,I,J), enquanto que nas demais épocas os maiores valores de ETR foram observados sempre durante a manhã ou ao meio-dia (Figura 12).

A irrigação das plantas promoveu maior ETR ($p < 0,05$) em agosto/05 (Figura 12I,J), tanto na face leste (ao redor de 11 h) como oeste da copa (próximo as 14 h), em horários de $DFFF$ superior a $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6I,J). Quando comparada a dinâmica diurna de ETR e $DFFF$, pode-se observar que a avaliação de agosto/05 foi a única em que essas variáveis não

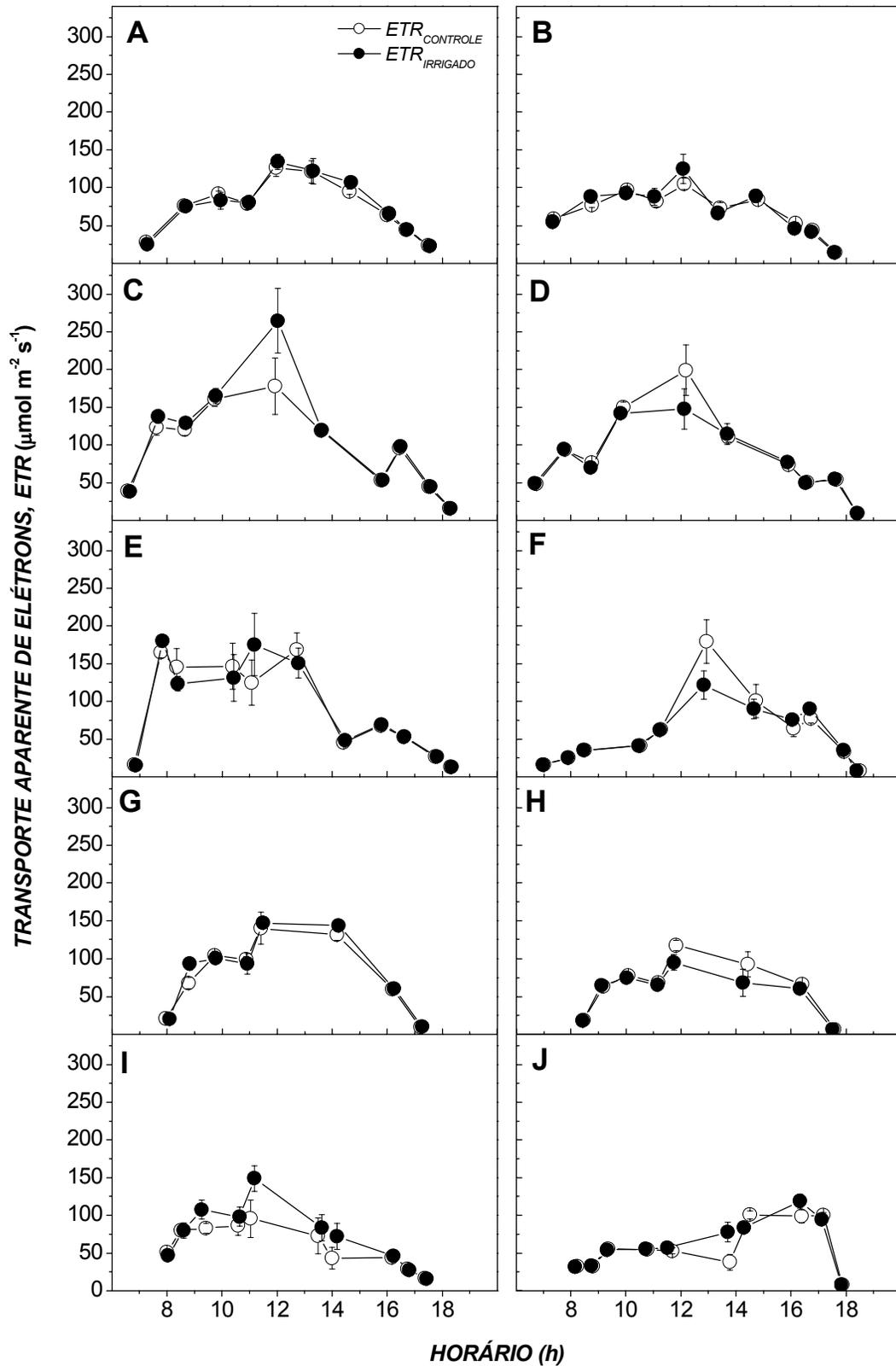


Figura 12 - Variação diurna do transporte aparente de elétrons (ETR) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

apresentaram variação semelhante, i.e. houve decréscimo de *ETR* mesmo com *DFFF* se mantendo constante na face leste (Figuras 6I e 12I) ou pouca variação de *ETR* quando *DFFF* aumentou em aproximadamente 6 vezes na face oeste da copa (Figuras 6J e 12J).

Reduções excessivas de $\Delta F/F_m'$ entre as 14 e 15 h em agosto/05 (Figura 11I,J), fizeram com que houvesse decréscimo de *ETR* (Figura 12I,J) sob alto *DFFF* (Figura 6I,J). Essa situação foi a responsável pelos menores valores de *ETR* em plantas sem irrigação ($p < 0,05$) em ambas as faces da copa (Figura 12I,J). Portanto, a menor disponibilidade de água sazonal, embora não tenha ocasionado redução significativa ($p > 0,05$) das eficiências de absorção de energia (F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$), causou menor transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I. Esse aspecto, além do difusivo e bioquímico, poderia estar relacionado à menor fixação de CO_2 ao redor das 14 h nas plantas sem irrigação em agosto/05 (Figura 6I,J).

Segundo Schreiber et al. (1998), as curvas de resposta da atividade fotoquímica a *DFFF* fornecem informações fundamentais sobre a performance fotossintética. No presente estudo, os valores de $\Delta F/F_m'$ decresceram em função do aumento de *DFFF* linearmente até ao redor de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, quando a partir de então atingiram um patamar de eficiência ao redor de 0,2 (Figura 13A). Em estudo desenvolvido com mudas de laranjeira em casa de vegetação, Medina et al. (2002) observaram que a redução excessiva de $\Delta F/F_m'$ (valores mínimos ao redor de 0,2) ocasionou decréscimo acentuado de *ETR* em plantas submetidas a maior disponibilidade energética (*DFFF* máximo ao redor de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Embora os baixos valores de $\Delta F/F_m'$ tenham ocasionado redução excessiva de *ETR* em mudas de laranjeira (MEDINA et al., 2002), o mesmo não ocorreu em plantas no campo, com *ETR* variando em média entre 125 e $175 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em *DFFF* superior a $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 13B). Os resultados indicam que a saturação luminosa de *ETR* ocorreu entre 750 e $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 13B), quando $\Delta F/F_m'$ apresentava valores próximos de 0,3 (Figura 13A). Em geral, as respostas de $\Delta F/F_m'$ e *ETR* ao aumento de *DFFF* foram semelhantes às verificadas por Medina et al. (2002) em citros e por Chen et al. (2003) e Öquist; Chow e Anderson (1992) em outras espécies. Houve pouca dispersão de *ETR* em *DFFF* inferior a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, quando a fotossíntese é limitada pela disponibilidade de energia (Figura 13B), ocorrendo maior dispersão em altos valores de *DFFF*. Padrão de resposta semelhante foi verificado por Bilger; Schreiber e Bock (1995).

Como verificado anteriormente, os menores valores de ETR ocorreram em agosto/05 (Figura 12I,J). Esse fato fica mais evidente quando se analisa a curva de resposta a $DFFF$ (Figura 13B), i.e. os valores de ETR em agosto/05 são significativamente inferiores aos observados nas demais avaliações quando se considera $DFFF$ entre 750 e 1250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (área demarcada na Figura 13B). De fato, o decréscimo de ETR foi ocasionado por $\Delta F/F_m'$, que apresentou tendência linear de redução com o aumento de $DFFF$, atingindo valores mínimos inferiores a 0,1 em agosto/05.

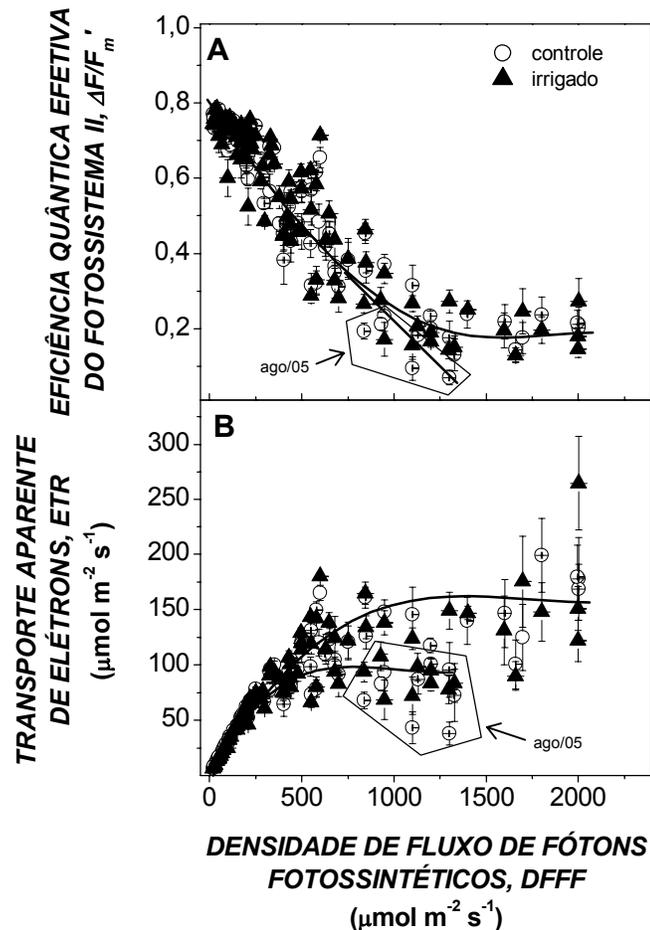


Figura 13 - Resposta da eficiência quântica efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$, em A) e do transporte aparente de elétrons (ETR , em B) ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Dados referentes a todas as avaliações apresentadas nas Figuras 11 e 12. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão. Área delimitada indica as medidas de agosto/05

É importante considerar que mesmo com a redução observada em agosto/05 (Figura 13B), os valores de ETR foram mais do que suficientes para sustentar a fixação de CO_2 das laranjeiras

(Figura 6), sendo observado o mesmo em mudas de laranjeira submetidas a excesso de *DFFF* e altas temperaturas (MEDINA et al., 2002). Esse aspecto pode ser atestado pelo seguinte raciocínio: valores máximos de *A* ao redor de $14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ implicam em um requerimento quântico mínimo (elétrons) de $112 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, considerando a relação de 8 elétrons para cada carbono fixado (WALKER, 1992), ao passo que seriam necessários apenas $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para promover os valores mínimos de *A* em agosto/05 (Figura 6I,J). Logo, pode-se presumir que os tecidos fotossintetizantes estavam submetidos a excesso de energia radiante durante praticamente todo o período experimental, sendo ocasionado tanto pela redução da atividade fotossintética como pelos altos valores de *DFFF* (SCHREIBER; BILGER, 1987).

Em relação ao excesso de energia radiante, Bilger; Schreiber e Bock (1995) introduziram uma variável que indica o excesso relativo de energia no aparato fotoquímico, denominada de *EXC* nesse estudo. Pode-se notar incremento de *EXC* em função do aumento de *DFFF* até um dado valor ($\sim 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), quando a partir de então houve estabilização (Figura 14). O aumento de *EXC* desde as primeiras horas do dia, quando *DFFF* é ainda baixo, é indicativo de que a elevação de *DFFF* ocorre de forma mais rápida do que a capacidade de utilização da energia radiante pelo aparato fotoquímico. Os valores máximos de *EXC* foram observados em *DFFF* a partir de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 14), intensidade essa que ocorreu freqüentemente durante a manhã (Figura 6).

A partir dos resultados apresentados na Figura 14, pode-se sugerir que as folhas expostas de citros são submetidas a excesso de energia radiante durante praticamente toda a existência, devendo essa energia ser dissipada através de mecanismos fotoquímicos e bioquímicos para evitar a ocorrência de danos fotossintéticos e assim impedir o comprometimento da síntese de carboidratos e crescimento vegetativo e/ou reprodutivo das plantas. Tanto em folhas expostas como em sombreadas o excesso de energia no aparato fotoquímico deve ser dissipado de forma segura (WALKER, 1992), impedindo a ocorrência de fotoinibição crônica e assim uma série de reações de síntese e reparo para restabelecer a funcionalidade dos fotossistemas danificados (CRITCHLEY, 1998; DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; OSMOND, 1994). Nesse contexto, a proteção do *FSII* é essencial quando há redução de *A* devido a limitações estomáticas ou bioquímicas (EPRON; DREYER; BRÉDA, 1992).

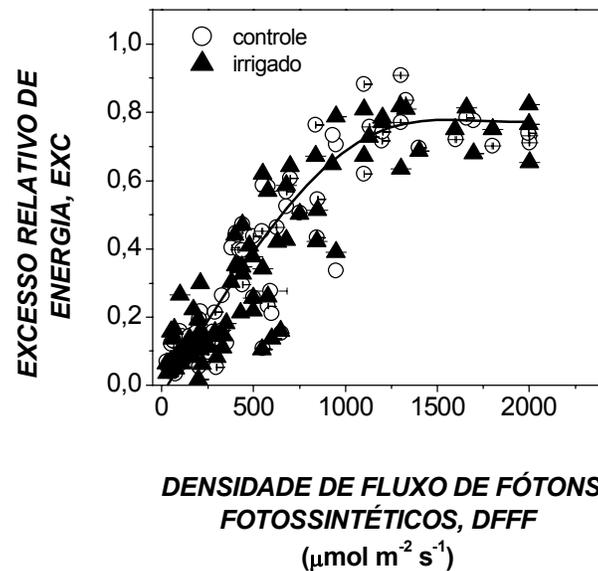


Figura 14 - Resposta do excesso relativo de energia (*EXC*) ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*DFFF*) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem irrigação (controle) ou com irrigação (irrigado). Dados de *EXC* baseiam-se nos resultados apresentados na Figura 11. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

A atividade fotoquímica pode ser avaliada através da extinção da fluorescência que é fortemente relacionada à regulação do metabolismo fotossintético em nível fotoquímico (HORTON; RUBAN; WALTERS, 1996; KRAUSE; WEIS, 1991). A extinção da fluorescência pode ocorrer por processos fotoquímicos que dependem da presença de Q_A em estado oxidado (coeficiente de extinção fotoquímico, q_p) ou não fotoquímicos que estão relacionados à dissipação não radiativa de energia (coeficiente de extinção não fotoquímica, NPQ), sendo a maior parte desse tipo de extinção ocasionada pelo ΔpH (HORTON; RUBAN; WALTERS, 1996; KRAUSE; WEIS, 1991).

A variação diurna de q_p seguiu aproximadamente o mesmo padrão de $\Delta F/F_m$ (Figuras 11 e 15), sendo os menores valores observados em horários de alto *DFFF* e vice-versa. Desconsiderando a redução excessiva de q_p em horários próximos do meio-dia (12 h), houve tendência de menor q_p durante a manhã na face leste e no período da tarde na face oeste da copa (Figura 15). Valores de q_p inferiores a 0,6 indicam a ocorrência de excesso de energia luminosa (HORTON; RUBAN; WALTERS, 1996), ocorrendo durante o verão (fevereiro) e inverno (junho e agosto) de 2005 em ambas as faces da copa (Figura 15E-J). Valores de q_p ao redor de 0,9 em baixo *DFFF*, como verificado durante a manhã na face oeste e no fim da tarde na face leste da copa (Figura 15), indicam que o aprisionamento de energia radiante no *FSII* está otimizado

(WEIS; BERRY, 1987). Esse fato aliado aos altos valores de $\Delta F/F_m'$ observados em condições de baixa irradiância (Figuras 11 e 13A) sugere que os citros apresentam uma estratégia de captação de energia luminosa quando a mesma se encontra em baixas intensidades. Essa quantidade de energia absorvida com alta eficiência é suficiente para manter a fotossíntese entre 2 e 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6), o que representa aproximadamente entre 18 (em novembro/04) e 42% (em agosto/05) do valor máximo de A observado durante o dia, dependendo da época de avaliação.

Embora q_P e $\Delta F/F_m'$ apresentem variação diurna semelhante, essas variáveis têm significados distintos, representando diferentes aspectos da atividade fotoquímica. Segundo Maxwell e Johnson (2000), q_P é um indicativo da proporção de centros de reação do *FSII* que estão abertos, ao passo que $\Delta F/F_m'$ indica a proporção de energia absorvida sendo utilizada nas reações fotoquímicas. O decréscimo de q_P com o aumento de *DFFF* reflete o acúmulo de elétrons na região aceptora do *FSII* (SCHREIBER; BILGER, 1987).

Em relação às plantas em condições naturais, as plantas irrigadas apresentaram maior q_P ($p < 0,05$) na face leste da copa em novembro/04 (Figura 15C), e em ambas as faces da copa nos horários de maior *DFFF* em agosto/05 (Figura 15I,J). Todavia q_P se manteve superior a 0,7 em novembro/04 (Figura 15C), não ocorrendo o mesmo em agosto/05, quando q_P chegou a valores próximos de 0,2 (Figura 15I,J). Esses resultados indicam que a atividade fotoquímica nas plantas em condições naturais foi menor no inverno em virtude das condições hídricas reinantes, i.e. baixa disponibilidade de água no solo (Figura 3A), como também sugerido por $\Delta F/F_m'$ e *ETR* (Figuras 11I,J e 12I,J). Já no verão (fevereiro/05), as plantas irrigadas apresentaram valores de q_P inferiores ($p < 0,05$) aos observados em plantas sob condições naturais durante os horários de maior *DFFF* (Figura 15E,F).

Em fevereiro/05, o maior q_P das plantas em condições naturais esteve associado a menor A quando se comparam as plantas irrigadas e as não irrigadas em fevereiro/05 (Figuras 6E,F e 15E,F). Essa situação sugere a atuação de drenos alternativos de elétrons (*DAE*), que permitem a re-oxidação de Q_A mesmo com o decréscimo do consumo de *ATP* e *NADPH* pela redução do CO_2 (ASADA, 2000; OSMOND; GRACE, 1995; OSMOND et al., 1997; SCHREIBER; BILGER, 1987). Dentre os *DAE*, a fotorrespiração surge como um processo fundamental na proteção do aparato fotoquímico em momentos de excesso de energia radiante (KOZAKI; TAKEBA, 1996; WINGLER et al., 2000). Dessa forma, q_P se manteve elevado ($>0,6$) nas plantas em condições

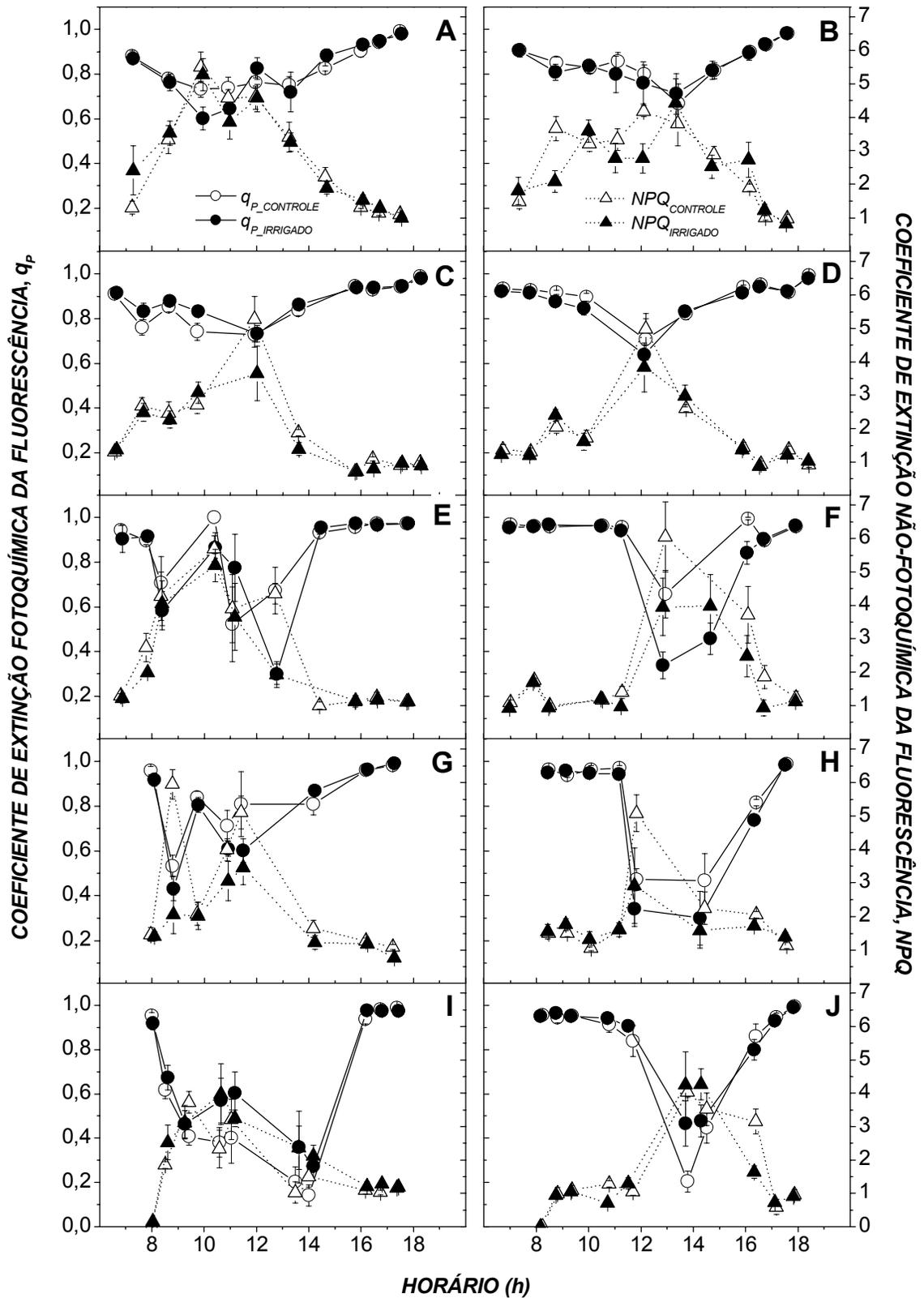


Figura 15 - Variação diurna do coeficiente de extinção fotoquímica (q_p) e não fotoquímica (NPQ) da fluorescência de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). As medidas foram realizadas em setembro (A,B) e novembro/04 (C,D) e fevereiro (E,F), junho (G,H) e agosto/05 (I,J) nas faces leste (A,C,E,G,I) e oeste (B,D,F,H,J) da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

naturais durante os horários de radiação intensa (Figura 6E,F), quando T_F foi superior a 35°C (Figura 7E,F). Nesses horários, q_P atingiu valores inferiores a 0,4 em plantas irrigadas (Figura 15E,F), que apresentavam T_F inferior ao das plantas em condições naturais (Figura 7E,F). Sabendo-se que *DAE* são mais ativos em temperaturas mais elevadas e que a resposta ao aumento de T_F é exponencial (RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004), pode-se sugerir maior atividade de *DAE* em plantas sem irrigação. Essa pressuposição pode também ser uma característica das plantas em condições naturais, cuja atividade de *DAE* é mais pronunciada em virtude das mesmas serem freqüentemente submetidas a períodos de restrição hídrica no solo.

Alguns estudos têm atribuído aumento da tolerância do aparato fotoquímico devido à ocorrência de estresses ambientais, tais como falta de água e salinidade (HAVAUX, 1992; VALLADARES; PEARCY, 1997). Havaux (1992) sugere que o estresse hídrico promove aumento da força de interação entre os *FSII* e os lipídeos na membrana dos tilacóides devido a alterações na composição membranar. Em laranjeiras com Clorose Variegada dos Citros, doença cujos sintomas se assemelham aos causados por falta de água, houve menor redução de F_v/F_m com o aumento de T_F (RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2004), sendo essa uma evidência de que os citros se tornam mais tolerantes ao estresse térmico em virtude da ocorrência de estresse biótico.

A extinção da fluorescência por processos não fotoquímicos (*NPQ*) também apresentou variação diurna significativa ($p < 0,01$) em todas as avaliações (Figura 15). Em ambas as faces da copa, os maiores valores foram observados nos momentos de maior *DFFF* (Figura 6), sendo a variação diurna de *NPQ* inversa à de q_P (Figura 15), i.e. alto q_P e baixo *NPQ* e vice-versa. De fato, em baixo *DFFF* a maioria dos centros de reação do *FSII* fica aberta (redução de Q_A otimizada) levando à extinção fotoquímica da fluorescência (q_P). Já em altas irradiâncias, há mudança nesse padrão de extinção de fluorescência através de redução de q_P pelo fechamento dos centros de reação e aumento de *NPQ*, ou seja, aumento da dissipação térmica do excesso de energia (BAKER; ROSENQVIST, 2004; ROSENQVIST, 2001). Decréscimos acentuados de q_P em *DFFF* saturante ($> 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), quando *NPQ* é máximo, estão relacionados à redução excessiva de Q_A , determinando aumento da fotoinibição (KRAUSE; WEIS, 1991), verificado pelo decréscimo de F_v/F_m (Figura 11).

Os maiores *NPQ* em horários de elevado *DFFF* foram observados em fevereiro/05 (Figura 15E,F), atingindo valores próximos a 6. A maior dissipação térmica de energia é

comumente encontrada durante o verão e sob alto *DFFF* (EPRON; DREYER; BRÉDA, 1992). Maxwell e Johnson (2000) citam que os valores típicos de *NPQ* variam entre 0,5 e 3,5 em *DFFF* saturante, podendo variar significativamente entre espécies e apresentando relação com o estado fisiológico das plantas. O padrão de variação diurna observado é semelhante ao descrito por Schindler e Lichtenthaler (1996) em macieiras, em que alto *NPQ* é verificado por volta do meio-dia, estando associado ao decréscimo de q_p . Esses autores também verificaram redução significativa da extinção não fotoquímica em dias nublados (SCHINDLER; LICHTENTHALER, 1996), o que pôde ser observado nas avaliações de novembro/04 (Figuras 6C,D e 15C,D).

A maior parte de *NPQ* é devida à geração de um gradiente de pH transmembranar nos tilacóides dos cloroplastos (ΔpH) sendo denominado de extinção energética (*NPQ_E*) e podendo ser responsável por até 90% da redução de F_v (HORTON; RUBAN; WALTERS, 1996; KRAUSE; WEIS, 1991). Outro componente de *NPQ* se refere à extinção fotoinibitória (*NPQ_I*), efetiva em poucos minutos sob alto *DFFF* quando a capacidade de *NPQ_E* é suplantada, apresentando relação direta com o decréscimo de F_v/F_m (HORTON; RUBAN; WALTERS, 1996; KRAUSE; WEIS, 1991). Logo, o aumento de *NPQ* ocasionado por *NPQ_I* e *NPQ_E* pode ser verificado na face oeste da copa em fevereiro/05, quando foram registrados os maiores valores de *NPQ* (Figura 15F) e os menores de F_v/F_m (Figura 11F). Nas demais avaliações, os resultados de F_v/F_m (Figura 11) sugerem que o componente *NPQ_E* foi o principal responsável pelas alterações de *NPQ* (Figura 15).

Basicamente, o ΔpH é criado devido ao bombeamento de H^+ para o interior dos tilacóides pelo ciclo da plastoquinona e complexo citocromo *b₆f*, deixando-o acidificado. Por outro lado, a síntese de *ATP*, através de uma ATPase que bombeia H^+ para o exterior dos tilacóides, tende a reduzir ΔpH . O baixo pH do lúmen causa ativação do ciclo das xantofilas que está envolvido na dissipação de energia através do aumento do conteúdo de zeaxantina, seja pela conversão enzimática da violaxantina ou pelo próprio aumento da síntese desse pigmento (DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; HORTON; RUBAN; WALTERS, 1996; SCHINDLER; LICHTENTHALER, 1996). Altos valores de *NPQ* em dias com elevada energia radiante (alto *DFFF*) estão associados ao aumento no conteúdo de zeaxantina (DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; SCHINDLER; LICHTENTHALER, 1996), sendo considerado um mecanismo de fotoproteção (DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; HAVAUX; NIYOGI, 1999).

Considerando o aumento de NPQ como uma resposta fotoprotetora em condições de alta irradiância (meio-dia), pode-se sugerir que as plantas em condições naturais estavam submetidas a maior excesso de energia luminosa quando comparadas às plantas irrigadas (Figura 15), indicado por maior NPQ . Esse fato ocorreu em horários variados do dia (Figura 15), porém sempre sob alto $DFFF$ (Figura 6), na maioria das avaliações (Figura 15B,C,E,F,G,J). Na face leste da copa em agosto/05 (Figura 15I), as plantas irrigadas apresentaram maior NPQ ($p < 0,05$) que as mantidas em condições naturais. É importante considerar que em agosto/05 também foram observados valores reduzidos de $\Delta F/F_m'$, ETR e q_P (Figuras 11I, 12I e 15I), indicando a ocorrência de algum tipo de disfunção fotoquímica ocasionada pela baixa disponibilidade de água (Figura 3). Porém, cabe enfatizar que tal redução da atividade fotoquímica não resultou em decréscimo acentuado de ETR , sendo mantido o fornecimento de ATP e $NADPH$ para a fixação de CO_2 (Figuras 10 e 13B).

Desde que o aumento de $DFFF$ gera excesso de energia radiante (EXC) (Figura 14), deve-se esperar que as plantas apresentem algum tipo de resposta fotoquímica para evitar danos na atividade fotossintética. Schreiber et al. (1998) citam que a dissipação do excesso de energia por mecanismos que impeçam o fotodano é essencial para a sobrevivência das plantas, sendo o aumento de NPQ um exemplo de resposta. No presente estudo, NPQ aumentou até valores de EXC ao redor de 0,7 (Figura 16), decrescendo a partir de então de forma abrupta.

A relação significativa de NPQ com EXC (até valores de EXC próximos a 0,7) pode ser considerada uma consequência de processos regulatórios nos cloroplastos para manter F_v relativamente constante nas mais variadas condições (BILGER; SCHREIBER; BOCK, 1995). Alguns estudos têm relatado o aumento de NPQ em resposta a EXC em mudas de cajueiro (SOUZA et al., 2005) e laranjeira (RIBEIRO et al., 2003). No entanto, mesmo em valores de EXC ao redor de 0,8 não têm sido descritos decréscimos significativos de NPQ tanto em condições fotorespiratórias (BILGER; SCHREIBER; BOCK, 1995; SOUZA et al., 2005) como em condições em que esse processo é minimizado pela alta concentração de CO_2 (RIBEIRO et al., 2003). Nesse ponto é importante lembrar que EXC representa um índice relativo, ou seja, o valor de 0,8 pode ser alcançado em uma variedade de situações em que $DFFF$ não é necessariamente elevado, sendo dependente do estado fisiológico da folha.

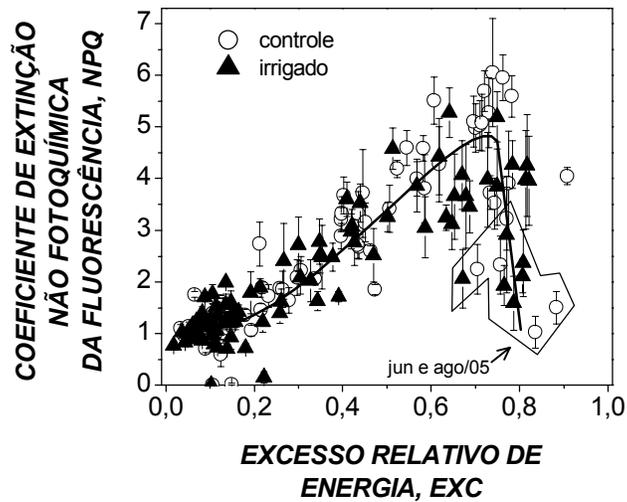


Figura 16 - Resposta do coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ) ao aumento do excesso relativo de energia (EXC) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Dados de EXC baseiam-se nos resultados apresentados na Figura 11 e os dados de NPQ são os mesmos apresentados na Figura 15. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão. Área delimitada indica as medidas de junho e agosto/05

Os baixos valores de NPQ em alto EXC são referentes às medidas realizadas em junho e agosto/05 (Figura 15G-J), reforçando a sugestão de disfunção fotoquímica. Baixos valores de $\Delta F/F_m'$, ETR e q_P também foram verificados em agosto/05 (Figuras 11I, 12I e 15I). De fato, a redução excessiva de q_P em agosto/05 (Figura 15I) indica que a oxidação de Q_A foi prejudicada, sendo esse um fator chave na susceptibilidade do aparato fotossintético em condições de estresse ambiental (BAKER; ROSENQVIST, 2004; ROSENQVIST, 2001). Essa alteração na atividade fotoquímica durante agosto/05 pode estar relacionada às condições ambientais, no caso à baixa temperatura, haja vista que os decréscimos de $\Delta F/F_m'$, ETR , q_P e NPQ ocorreram em plantas irrigadas e não irrigadas. O menor NPQ em junho/05 não tem causa aparente, sendo um possível resultado do período que antecedeu as medidas (Figuras 2 e 3), i.e. falta de água (plantas em condições naturais) e baixa temperatura (plantas irrigadas e em condições naturais).

Menor A poderia ter ocasionado maior EXC , cujos efeitos seriam amplificados devido ao comprometimento dos mecanismos de fotoproteção. A fotoproteção do $FSII$ é relacionada a eventos fotoquímicos que permitem a dissipação de EXC e impedem a ocorrência de fotoinibição crônica e fotooxidação (DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; HAVAUX; NIYOGY, 1999). A aclimatação e proteção do $FSII$ em condições de alta radiação solar compreendem ajustes no tamanho e quantidade das antenas coletoras de luz ($LHCII$), na quantidade de carreadores de

elétrons e aumento da atividade bioquímica (quantidade de Rubisco), através de regulação gênica e fosforilação reversível de proteínas, assim como extinção não fotoquímica da energia de excitação por mecanismos envolvendo ΔpH e inter-conversão de xantofilas (BARBER; ANDERSSON, 1992; DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; HUNER; ÖQUIST; SARHAN, 1998; WALKER, 1992). A maioria das plantas em condição de alta energia radiante dissipa cerca de 50-70% dos fótons absorvidos através do ciclo de xantofilas (OSMOND et al., 1997), ativado pelo baixo pH do lúmen (ORT, 2001). Em relação ao frio do inverno, a aclimação fotoquímica pode ocorrer tanto em questão de minutos quanto a longo prazo, envolvendo desde alterações na distribuição de energia entre os fotossistemas II e I até redução no tamanho da antena do *FSII*, com conseqüente decréscimo da eficiência quântica da fotossíntese (HUNER; ÖQUIST; SARHAN, 1998).

Dentre as adaptações envolvidas na fotoproteção, pode-se citar a prevenção da absorção de energia em excesso através do movimento de cloroplastos e folhas, assim como maior reflectância da energia solar incidente nas folhas (DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992). Algumas estratégias para reduzir o excesso de energia nos fotossistemas de citros são propostas na Figura 17. Embora a redução de $\Delta F/F_m'$ em alto *DFFF* seja uma reação biofísica que envolve o fechamento dos centros de reação do *FSII* e acúmulo de Q_A reduzida, a resposta rápida e instantânea de $\Delta F/F_m'$ a alterações de *DFFF* pode indicar uma estratégia para impedir a absorção de energia em excesso, uma vez que essa eficiência tem relação com a eficiência da antena do *FSII* e com o conteúdo ou concentração de intermediários no transporte de elétrons nos tilacóides (HORTON; RUBAN; WALTERS, 1996). Em relação à transferência de energia entre os fotossistemas, essa pode ser impedida pela dissociação do complexo coletor de luz (*LHCII*) do *FSII* (SCHINDLER; LICHTENTHALER, 1996), levando a redução de $\Delta F/F_m'$ e de *EXC*.

É importante notar a dinâmica diurna de $\Delta F/F_m'$ que segue de forma inversa e instantânea a variação de *DFFF* (Figuras 6 e 11). Esse tipo de resposta tende a maximizar a absorção de energia solar sob baixa *DFFF* e a regular a quantidade máxima de fótons absorvidos sob alta *DFFF*, mantendo o suprimento de elétrons (*ETR*) para a atividade fotoquímica. Segundo Baker e Rosenqvist (2004), a redução de $\Delta F/F_m'$ pode ainda ocorrer devido a decréscimos no consumo de *ATP* e *NADPH*, i.e. retro-regulação, e de forma paralela ao aumento de *NPQ* (CHEN et al., 2003). Flexas et al. (2001) sugerem que a redução de F_v/F_m devido a baixas temperaturas é uma conseqüência da baixa fixação de CO_2 , indicando a retro-regulação da atividade fotoquímica para

manter um suprimento adequado de elétrons e ao mesmo tempo evitar quantidade excessiva de energia radiante nos fotossistemas, capaz de levar à fotoinibição crônica e fotooxidação.

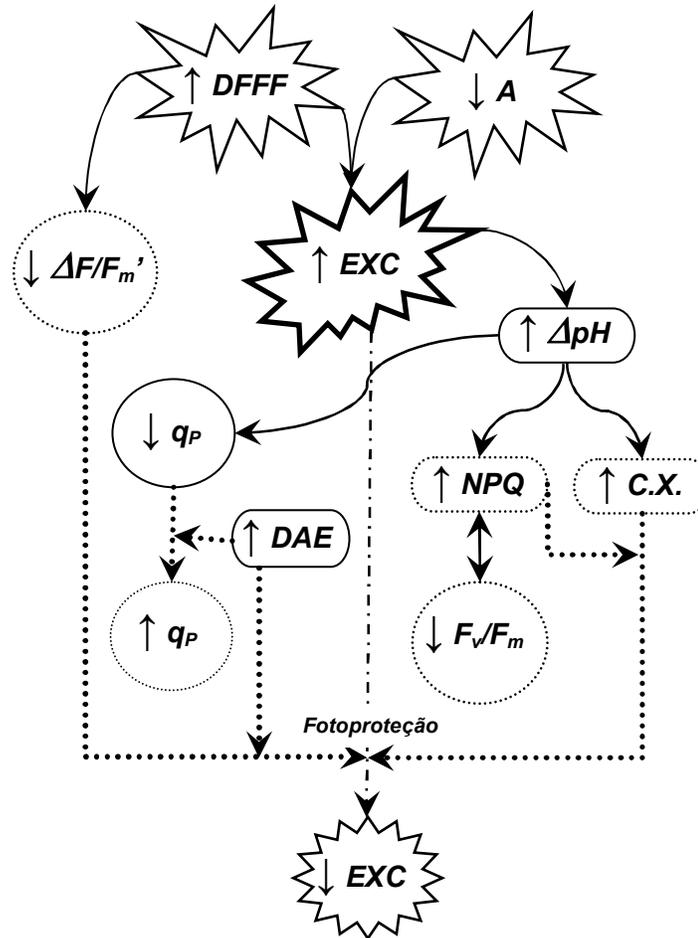


Figura 17 - Esquema simplificado mostrando as possíveis estratégias fotoquímicas e metabólicas envolvidas na dissipação do excesso de energia (EXC) no aparato fotoquímico de citros. EXC pode ser induzido pela alta densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) ou por redução da assimilação de CO_2 (A). EXC induz o aumento do gradiente de pH transtilacoidal (ΔpH), que está envolvido na ativação da dissipação não radiativa de energia (aumento de NPQ), da conversão de violaxantina em zeaxantina no ciclo das xantofilas ($C.X.$) e no acúmulo de quinonas (Q_A) em estado reduzido (decréscimo de q_P). A fotoinibição dinâmica (decréscimo transiente de F_v/F_m) está associada ao NPQ , que assim como o aumento da atividade de $C.X.$, representa uma das estratégias de fotoproteção (indicadas pelas linhas pontilhadas). O aumento da atividade dos drenos alternativos de elétrons (DAE) também representa um mecanismo de fotoproteção devido ao consumo de elétrons em excesso, fazendo com que q_P se mantenha elevado. A rápida resposta da eficiência quântica efetiva do $FSII$ ($\Delta F/F_m'$) às variações de $DFFF$ também pode ser considerada uma estratégia fotoquímica

A dissipação de *EXC* através de processos não fotoquímicos (*NPQ*), relacionados a fotoinibição dinâmica (decréscimo reversível de F_v/F_m), aumento de ΔpH (redução do pH no lúmen) e maior atividade do ciclo das xantofilas (conversão de violaxantina em zeaxantina) ou mesmo aumento da síntese de zeaxantina, é essencial para a manutenção da atividade fotossintética sob alto *DFFF* ou quando a fixação de CO_2 é prejudicada por estresses adicionais, de origem biótica ou abiótica (ADAMS III et al., 2002; DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; ÖQUIST; CHOW; ANDERSON, 1992; SCHINDLER; LICHTENTHALER, 1996).

O uso dos elétrons gerados pela atividade fotoquímica na fotorrespiração e reação de Mehler (redução de O_2 no *FSI* aliada às atividades da superóxido-dismutase e ascorbato-peroxidase) também constitui uma importante estratégia de fotoproteção que age através do consumo de energia (*ATP*) e poder redutor (*NADPH*) e da remoção de espécies reativas de oxigênio [ex. superóxido (O_2^-) e oxigênio singlet ($^1\text{O}_2$)] geradas pelo excesso de energia radiante no aparato fotoquímico (ASADA, 2000; DEMMIG-ADAMS; ADAMS III, 1992; KOZAKI; TAKEBA, 1996; OSMOND; GRACE, 1995; WALKER, 1992; WINGLER et al., 2000). Os drenos alternativos de elétrons (*DAE*) são, em grande parte, representados pela fotorrespiração, capaz de manter elevado *ETR* em condição de baixa atividade fotossintética (KRALL; EDWARDS, 1992), evitando a ocorrência de fotoinibição crônica (Figuras 6, 11 e 12). Em citros, alguns estudos têm sugerido o papel de *DAE* na proteção contra o fotodano (MEDINA et al., 2002; RIBEIRO; MACHADO; OLIVEIRA, 2003; 2004).

Embora a proporção de elétrons direcionados para a fotorrespiração e redução do O_2 possa chegar a 50% de *ETR*, nenhum desses drenos por si só é capaz de impedir a fotoinibição em condições de alta *DFFF*, sendo ambos parte de um sistema de fotoproteção em plantas C_3 (OSMOND et al., 1997). Segundo Ort (2001), fotoproteção pode ser definida como um processo complexo que reúne aceptores alternativos de elétrons capazes de dissipar *EXC* quando *A* é limitado, rotas bioquímicas para eliminação das espécies reativas de oxigênio geradas por *EXC* quando os primeiros mecanismos de fotoproteção acionados não são eficientes em reduzir ou dissipar *EXC*, assim como uma variedade de mecanismos de reparo para impedir o acúmulo do fotodano. Esses aspectos parecem ser resultado de um processo evolutivo em que as plantas refinaram o aparato fotossintético para ter alta eficiência em baixo *DFFF* e possuir características que permitam a regulação da absorção e dissipação de energia em alto *DFFF* (ORT, 2001), evitando dessa forma a inativação da atividade fotoquímica e fotossintética como um todo.

O excesso de energia no aparato fotoquímico durante o inverno, quando houve baixa atividade fotossintética, poderia estar relacionado com a redução da abertura estomática (CHAVES, 1995). Quando a capacidade de dissipação de *EXC* pelo ciclo das xantofilas é sobrecarregada, ocorre a degradação de neoxantina gerando xantoxina, um precursor do *ABA* (PARRY, 1993; LAWLOR, 1995 apud CHAVES, 1995). Dessa forma, o maior conteúdo de *ABA* foliar causado pela síntese de novas moléculas poderia ser um dos fatores responsáveis pelo menor g_s durante o inverno (CHAVES, 1995). Entretanto, essa hipótese necessita ser testada em citros.

Em resumo, o sistema de fotoproteção dos citros foi efetivo em impedir a fotoinibição crônica da fotossíntese, permitindo com que a atividade fotoquímica desempenha-se seu papel no fornecimento de *ATP* e *NADPH* sem limitar a fixação de CO_2 . Esse aspecto pode ser verificado pelo elevado *ETR* em relação a *A*, nas mais variadas situações de intensidade de energia radiante e mesmo em plantas com baixa disponibilidade de água.

2.3.5 Variação sazonal da fotossíntese e transpiração

Inicialmente, são apresentados os dados meteorológicos dos dias de avaliação das trocas gasosas (Figura 18). Os maiores valores de radiação global diária (*Qg*) ocorreram durante o verão (dezembro/04 a março/05), enquanto que o menor *Qg* foi observado em abril/05, sendo praticamente 1/3 do valor observado em dezembro/04 (Figura 18A). Valores de *Qg* superiores a $30 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ são típicos dos trópicos, ocorrendo em dias ensolarados (PEREIRA; ANGELOCCI; SENTELHAS, 2002), como verificado em dezembro/04. Nos demais meses de verão, os valores de *Qg* decrescem devido ao aumento da nebulosidade no período vespertino. Desde que *Qg* determina o regime térmico e hídrico de um dado local, pode-se esperar que os maiores valores de temperatura do ar (T_{AR}) e evapotranspiração potencial (*ETo*) sejam observados em períodos de alto *Qg* (Figura 18).

Em relação a *ETo*, valores superiores a 5 mm d^{-1} ocorreram durante o verão (Figura 18A), indicando a alta demanda atmosférica desse período. De uma forma geral, os maiores *ETo* foram observados na primavera-verão ($3,5 < ET_o < 6,7 \text{ mm d}^{-1}$), ao passo que os menores *ETo* ocorreram no outono-inverno ($2 < ET_o < 3,5 \text{ mm d}^{-1}$). Quanto a T_{AR} , o dia da avaliação em fevereiro/05 foi o mais quente, com T_{AR} máximo superior a 34°C , enquanto que o dia de avaliação mais frio ocorreu em julho/05, com T_{AR} médio e mínimo inferior a 18 e 10°C , respectivamente (Figura 18B). Maior

T_{AR} mínimo ocorreu em novembro/04 (Figura 18B), sendo a avaliação com menor amplitude térmica diária ($9,5^{\circ}\text{C}$), em oposição à de fevereiro/05 (20°C). Houve uma tendência de aumento de T_{AR} médio entre setembro/04 e fevereiro/05, com posterior decréscimo a partir desse mês até alcançar valores mínimos em julho/05 (Figura 18B).

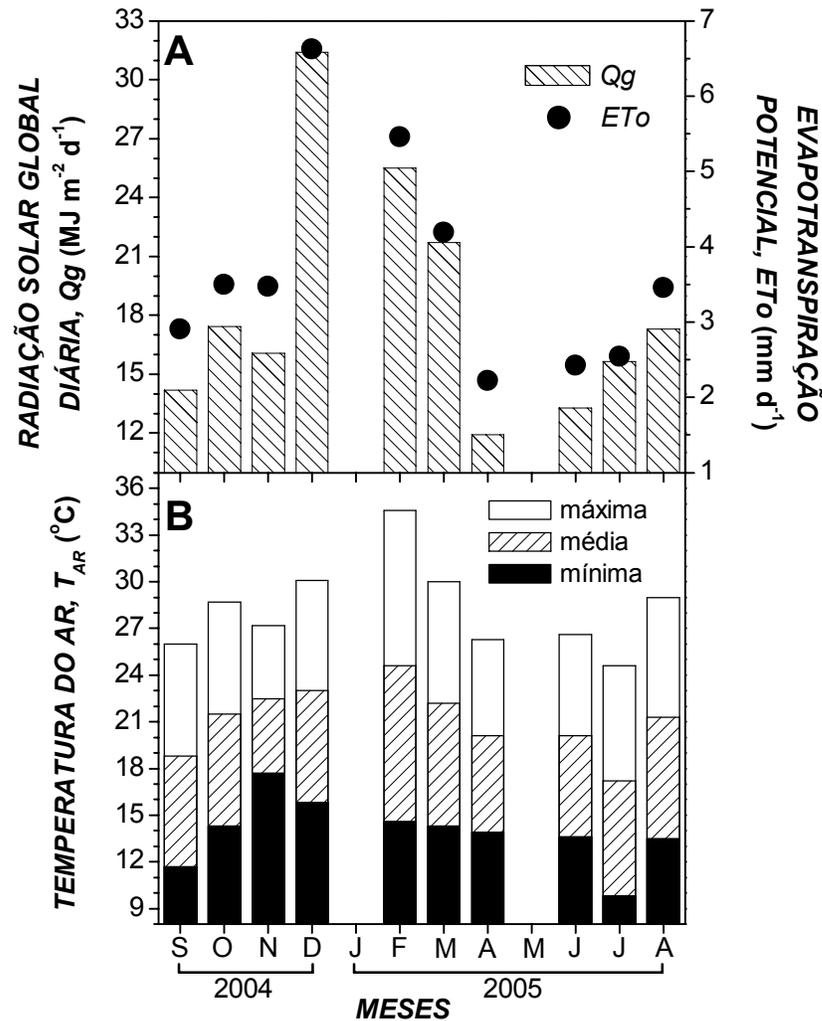


Figura 18 - Radiação solar global diária (Q_g , em A), evapotranspiração potencial (ET_o , em A) e temperatura máxima, mínima e média do ar (T_{AR} , em B) nos dias de avaliação das trocas gasosas (16/09, 22/10, 19/11 e 14/12 de 2004; 17/02, 29/03, 29/04, 02/06, 21/07 e 19/08 de 2005). Os meses das avaliações são apresentados no eixo-X. Dados foram obtidos em estação meteorológica convencional (CIIAGRO/IAC) localizada a 500 m da área experimental

Comparando os valores extremos desses elementos ambientais (Figura 18) e a variação das características climáticas durante os anos de 2004 e 2005 (Figura 2), pode-se presumir que os dias de avaliação foram representativos da variação sazonal do clima na região do estudo, com

T_{AR} variando entre 9,5 (julho/05) e 34,5°C (fevereiro/05). Em relação às demais variáveis (Figura 18), Q_g variou entre 12 (abril/05) e 31,5 MJ m⁻² d⁻¹ (dezembro/04) e ET_o entre 2,3 (abril/05) e 6,7 mm d⁻¹ (dezembro/04).

A maior assimilação diária de CO₂ (A_i) considerando a soma do CO₂ fixado nas duas faces da copa ocorreu em outubro/04 e novembro/04, durante a primavera, enquanto que os menores valores foram observados em agosto/05, no inverno (Figura 19A). Essas estações foram diferenciadas pela disponibilidade de água no solo e temperaturas do ar e solo (Figuras 2 e 3), ou seja, primavera com boa disponibilidade de água e temperaturas em ascensão, porém numa faixa adequada para a atividade fotossintética e inverno com disponibilidade hídrica reduzida e temperaturas baixas. O mesmo padrão de variação sazonal de A_i foi apresentado por plantas irrigadas e em condições naturais (Figura 19A), sendo observadas diferenças significativas entre esses tratamentos apenas em setembro/04 ($p < 0,05$), novembro/04 ($p < 0,05$) e agosto/05 ($p < 0,01$).

Quando comparadas as estações do ano, pode-se sugerir a seguinte ordem crescente em relação à atividade fotossintética: inverno < outono-verão < primavera. A princípio, poder-se-ia esperar que a baixa disponibilidade sazonal de água (Figura 3) fosse o fator determinante da variação sazonal de A_i , no entanto, mesmo as plantas irrigadas apresentaram grande variação de A_i ao longo do ano, variando entre 270 e 600 mmol CO₂ m⁻² d⁻¹ (~ 2,2 vezes). Logo, há a influência de outros fatores ambientais (baixa temperatura e demanda atmosférica) ou mesmo endógenos na variação anual de A_i , em especial quando são comparados os valores do inverno com os da primavera (Figura 19A).

Obviamente, há de se considerar que o padrão de variação sazonal de A_i (Figura 19A) foi consequência de alterações na fotossíntese em ambas as faces da copa, i.e. leste e oeste (Figura 19B,C). Nas plantas mantidas sem irrigação, a face leste da copa apresentou maior A_i ($p < 0,01$) entre outubro e dezembro/04 e em maio e julho/05 (Figura 19B), quando havia baixa disponibilidade de água no solo (Figuras 3A e 4D). Em condições naturais, o menor A_i na face oeste da copa foi ocasionado pelo menor suprimento de substrato para a fotossíntese (CO₂) devido ao maior fechamento estomático induzido por menores valores de Ψ_{14} (Figura 4). Dentre os fatores que causam redução de Ψ_{14} , pode-se apontar a maior transpiração em relação à absorção de água pelas raízes devido ao alto $DPV_{folha-ar}$, reduzindo a hidratação da parte aérea e ocasionando decréscimo da abertura estomática (NOBEL, 1999; ANGELOCCI, 2002).

A redução da fotossíntese pode ocorrer devido a limitações no suprimento e utilização de CO_2 , de energia luminosa e de fósforo (SHARKEY, 1985). O efeito estomático, i.e. suprimento de CO_2 , parece ser determinante na variação sazonal de A_i em plantas em condições naturais e irrigadas uma vez que as diferenças de eficiência de carboxilação em $DFFF$ saturante ($>800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) não justificam a grande variação anual de A_i , quando consideradas as avaliações mais contrastantes, i.e. novembro/04 e agosto/05. Entretanto, em estudo com mudas de laranjeiras na região de Piracicaba (SP), a menor fotossíntese durante o inverno esteve relacionada à menor g_s e à menor eficiência e capacidade de carboxilação do CO_2 , mesmo com a umidade do substrato (solo) mantida próxima à capacidade de campo (RIBEIRO et al., 2004c). Esses resultados sugerem o efeito da baixa temperatura nas reações bioquímicas da fotossíntese em laranjeiras, sendo um possível limitante da atividade fotossintética em julho e agosto/05 (Figura 19A-C).

Em clima mediterrâneo onde existem diferenças marcantes nos regimes térmico e hídrico entre estações, Faria et al. (1998) e Flexas et al. (2001) verificaram que a limitação estomática foi o principal fator determinando a variação sazonal da fotossíntese, sendo induzida pela variação na disponibilidade hídrica no solo. Durante o verão (quente e seco), o decréscimo acentuado da fotossíntese foi promovido inicialmente pelo fechamento estomático e posteriormente por redução na atividade do Ciclo de Calvin (FLEXAS et al., 2001). Assim como observado em outros estudos, os maiores valores de fotossíntese foram verificados durante a primavera (FLEXAS et al., 2001) e a atividade fotoquímica não limitou a fixação de CO_2 (FARIA et al., 1998; FLEXAS et al., 2001). Em estudo conduzido em Bebedouro (SP), onde há variação sazonal acentuada do regime hídrico, Machado et al. (2001) observaram maior fotossíntese em laranjeira ‘Natal’ durante a primavera quando comparada ao inverno e outono.

Nas plantas irrigadas (Figura 19C), a menor fixação de CO_2 na porção oeste da copa entre dezembro/04 e março/05 ($p < 0,01$) e em junho e julho/05 ($p < 0,05$) não pode ser relacionada à menor disponibilidade de água no solo (Figura 3B). Entre dezembro/04 e março/05 (verão), as plantas estavam respondendo à alta demanda atmosférica (Figura 18A), ou seja, alto E_{To} sugere alto $DPV_{folha-ar}$ que por sua vez aumenta E_i , reduzindo Ψ_{l4} e g_s . Esse tipo de resposta foi mais acentuada na face oeste da copa, onde a abertura estomática é limitada pelo alto $DPV_{folha-ar}$ e T_F , mesmo com o aumento de $DFFF$ favorecendo maior g_s . Em junho e julho/05 (inverno), as temperaturas (ar e solo) estão em decréscimo (Figura 2A,B) causando menor absorção de água pelas raízes e afetando o metabolismo estomático e fotossintético, como discutido anteriormente

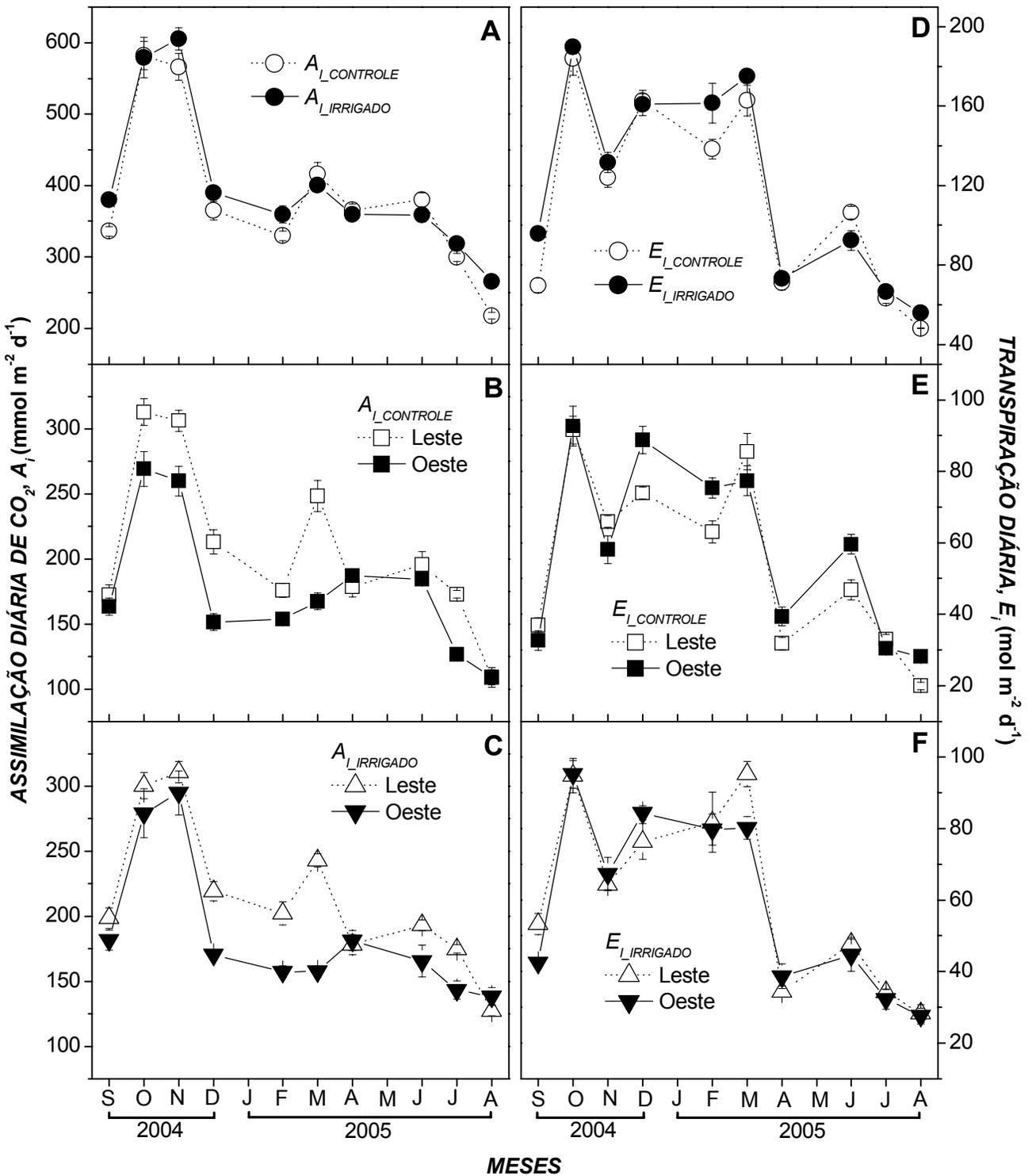


Figura 19 - Variação sazonal da assimilação de CO_2 (A_i , em A-C) e da transpiração (E_i , em D-F) diárias de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Em A e D são apresentados os valores totais de A_i e E_i somando as duas faces da copa. Em B-C e E-F são comparados os valores de A_i e E_i em cada face da copa (leste e oeste) de plantas em condições naturais (B,E) e irrigadas (C,F). As medidas foram realizadas em 16/09, 22/10, 19/11 e 14/12 de 2004 e 17/02, 29/03, 29/04, 02/06, 21/07 e 19/08 de 2005, sendo os meses das avaliações apresentados no eixo-X. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

(itens 2.3.2 e 2.3.3). Esse efeito ambiental foi mais acentuado na face oeste (Figura 19B,C), porção exposta a condições atmosféricas menos propícias para a atividade fotossintética (maior T_F e $DPV_{folha-ar}$) quando comparada à face leste, ocorrendo tanto em plantas em condições naturais como em plantas irrigadas.

Dentre os aspectos relacionados à alta atividade fotossintética durante a primavera (outubro e novembro/04), pode-se citar: o aumento da temperatura do solo e do ar (Figuras 2A,B e 18), que mantém o metabolismo radicular (absorção de água e crescimento) e foliar (fotossíntese) ativos; e o aumento da disponibilidade de água no solo (Figuras 2C e 3), que permite a hidratação da copa das plantas e assim maior abertura estomática (Figura 5C,D).

Durante o verão, a fotossíntese pode ser limitada pela menor abertura estomática devido ao alto $DPV_{folha-ar}$ (Figura 5F), mesmo com disponibilidade adequada de água no solo (Figura 3), e por redução na carboxilação do CO_2 (limitação bioquímica) em situações de alto T_F , como verificado no início da tarde em fevereiro/05 (Figuras 7F e 8F). Já no outono e inverno, a menor atividade fotossintética está relacionada ao decréscimo da temperatura (Figuras 2A,B e 18), com conseqüente decréscimo no metabolismo radicular e foliar, sendo esse efeito amplificado pela menor disponibilidade de água no solo (Figura 3A) e na atmosfera (Figura 5I,J). É importante considerar que as fases de transição entre as estações e as variações bruscas das condições ambientais (ex. chuvas fora de época ou veranicos) determinam respostas diferenciais nas plantas.

Os valores máximos de A_i ocorreram em dias com aproximadamente $16-17,5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Figura 20A), indicando que a maior disponibilidade energética não implica em maior ganho fotossintético de folhas periféricas, como também sugerido pelas medidas de atividade fotoquímica. Todavia, os menores valores de A_i também foram observados entre Q_g de 15 a $17,5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Figura 20A), sendo esses dados referentes ao inverno (julho e agosto/05). Logo, a menor atividade fotossintética, das folhas expostas da copa, no inverno não tem relação com a disponibilidade energética (Q_g), podendo ser resultante da menor temperatura do ar e solo e de alguma limitação endógena, desde que as plantas irrigadas também apresentaram menor A_i nessa época.

Em relação ao efeito de T_{AR} em A_i , pode-se sugerir que os maiores valores de A_i ocorreram em dias com T_{AR} médio entre $21,5$ e $22,5^\circ\text{C}$ e T_{AR} máximo entre 27 e 29°C (Figura 20B,C), estando dentro do esperado em relação à temperatura ótima para a fotossíntese (KHAIRI; HALL,

1976b; MACHADO et al., 2005; REUTHER, 1973; RIBEIRO; MACHADO, OLIVEIRA, 2004). Em ambas as relações (T_{AR} médio e máximo), as medidas de agosto/05 não seguiram o padrão de resposta observado (Figura 20B,C), apresentando os menores valores de A_i . Esse seria mais um indício de que a atividade fotossintética durante o inverno foi influenciada por algum tipo de regulação endógena, especialmente em agosto/05. Nesse momento, o ambiente apresentava as menores temperaturas do ar e solo (Figura 2A,B), sendo o auge do inverno. De fato, houve aumento de A_i à medida que T_{AR} mínimo aumentou de aproximadamente de 10°C para 18°C (Figura 20D). As medidas de dezembro/04 e fevereiro/05 ficaram um pouco distantes da tendência de aumento de A_i em resposta ao aumento de T_{AR} mínimo (Figura 20D), apresentando baixos valores de A_i possivelmente devido à alta temperatura do ar nessas avaliações (Figuras 18B e 20C).

Em suma, pode-se dizer que existem valores ótimos de Q_g e T_{AR} para a atividade fotossintética, mas fica evidente que os citros são susceptíveis à interferência de algum tipo de regulação metabólica de origem endógena, como verificado em agosto/05 (inverno), sendo a fotossíntese limitada mesmo em condições ambientais ótimas e em plantas sob boa disponibilidade de água no solo. Possivelmente, esse tipo de regulação tenha relação com a baixa temperatura durante o inverno, quando o crescimento aparente (parte aérea) das plantas é paralisado.

Em relação ao outono e inverno, a transpiração diária (E_i) foi maior na primavera e verão, estações que apresentaram alta demanda atmosférica (Figura 19D). Em limeira ácida ‘Tahiti’, os menores valores de transpiração também foram observados durante o inverno na região de Piracicaba (SP), estando associados ao fechamento parcial dos estômatos (ANGELOCCI et al., 2004). Embora na avaliação de dezembro/04 o ET_o tenha sido cerca de 3 mm maior que em outubro/04 (Figura 18A), E_i foi maior em outubro/04 (Figura 19D). Esse seria apenas um exemplo para demonstrar que maior ET_o não necessariamente representa maior E_i , principalmente quando consideradas as folhas expostas da copa. Esse último é dependente da capacidade de absorção de água pelo sistema radicular e resultante da regulação estomática, que tende a promover a menor perda possível de água (transpiração) com o maior ganho de carbono (fotossíntese) em momentos de baixa disponibilidade hídrica no solo ou atmosférica.

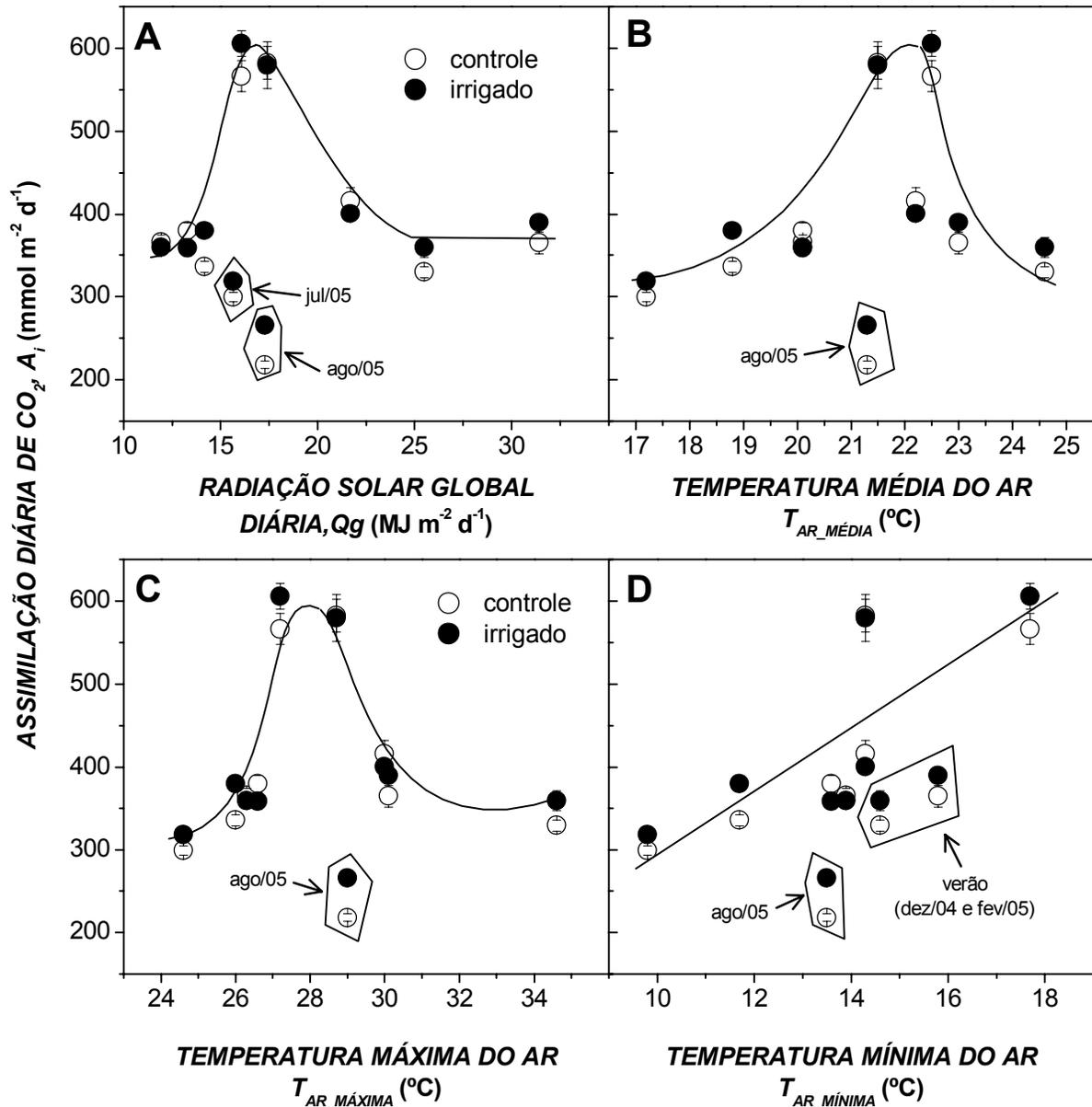


Figura 20 - Assimilação diária de CO₂ (A_i) de laranjeiras ‘Valência’ em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado) em função da radiação solar global diária (Q_g , em A) e temperatura do ar (T_{AR}) média (B), máxima (C) e mínima (D) diária. Os dados se referem aos valores totais de A_i somando as duas faces da copa. Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

As plantas em condições naturais exibiram menor E_i ($p<0,01$) que as plantas irrigadas em setembro/04 e fevereiro/05 (Figura 19D), sendo essa resposta associada à menor disponibilidade de água no solo em setembro/04 (Figura 3) e à maior sensibilidade dos estômatos das plantas sem irrigação à alta demanda evaporativa do ar em fevereiro/05 (alto $DPV_{folha-ar}$ e T_F , Figuras 5 e 7). Curiosamente, as plantas irrigadas apresentaram menor E_i ($p<0,05$) em junho/05 (Figura 19D), sendo essa uma consequência da maior abertura estomática na face oeste da copa das

plantas em condições naturais (Figura 5H). Como sugerido, essa resposta estomática esteve, possivelmente, relacionada às baixas temperaturas e ao aumento repentino da disponibilidade de água no solo devido ao grande volume de chuvas no último decêndio de maio/05 (Figura 2).

Quando comparadas as faces da copa nas plantas mantidas em condições naturais (Figura 19E), diferenças significativas de E_i ($p < 0,01$) foram observadas em dezembro/04, fevereiro/05 e junho/05, quando a face oeste apresentou maiores valores de E_i . Essa resposta está associada não apenas ao maior período de abertura estomática na face oeste, i.e. até o meio-dia em fevereiro/05 (Figura 5E,F) e durante praticamente todo o período diurno em junho/05 (Figura 5G,H), mas também à maior demanda atmosférica durante o verão (Figuras 5E,F e 18). Nas plantas irrigadas não foram observadas diferenças significativas ($p > 0,05$) entre os lados da copa (Figura 19F), indicando que a capacidade de resfriamento ou de dissipação do calor foi semelhante em ambas as faces da copa, mesmo com as variações diurnas verificadas em g_s (Figura 5).

Maiores valores de eficiência diária do uso da água, dada pela relação A_i/E_i , foram verificados durante o outono-inverno tanto em plantas em condições naturais como em plantas irrigadas (Figura 21). Alguns autores citam que a dinâmica de A_i/E_i representa uma estratégia adaptativa para conservação da hidratação dos tecidos foliares em situações em que o suprimento hídrico é restringido, como no inverno (KHAIRI et al., 1976a; MACHADO et al., 2005; SYVERTSEN; LLOYD, 1994). Entretanto, o presente estudo demonstra que a variação anual de A_i/E_i é determinada por outros fatores que não a disponibilidade hídrica do solo. Durante o verão, houve aumento de E_i (Figura 19D), o que por si só já ocasionaria redução de A_i/E_i , concomitante à redução de A_i (Figura 19A). O fator ambiental determinando aumento de E_i foi o $DPV_{folha-ar}$, enquanto que alto T_F e redução de g_s causaram decréscimo de A_i . Dessa forma, a variação anual de A_i/E_i foi determinada por alterações nesses dois processos fisiológicos. A única situação em que as plantas em condições naturais apresentaram maior eficiência ($p < 0,01$) que as plantas irrigadas foi em setembro/04 (Figura 21), quando foi observado o pico de deficiência hídrica no solo (Figura 3A). Entretanto, a irrigação das plantas não causou alterações significativas de A_i/E_i na seca sazonal em 2005 (julho e agosto), sendo observados valores elevados de A_i/E_i em plantas em condições naturais e irrigadas (Figura 20).

Ambas as relações A/E e A_i/E_i apresentaram os menores valores nos horários ou dias de maior demanda atmosférica (Figuras 5, 9, 18 e 21), sendo resultado do aumento acentuado de E e E_i e redução de A e A_i . A dinâmica diurna de A/E sugere que em escala diurna, os dados de

eficiência devam ser considerados em termos comparativos, ou seja, avaliando-se as diferenças entre plantas em condições naturais e irrigadas. A eficiência do uso da água em resposta ao aumento de $DPV_{folha-ar}$ pode ser mais bem visualizada pela relação A/g_s , que apresentou tendência crescente ao longo do dia (Figura 9), em especial na face oeste da copa onde as folhas são expostas a condições ambientais menos propícias para a atividade fotossintética.

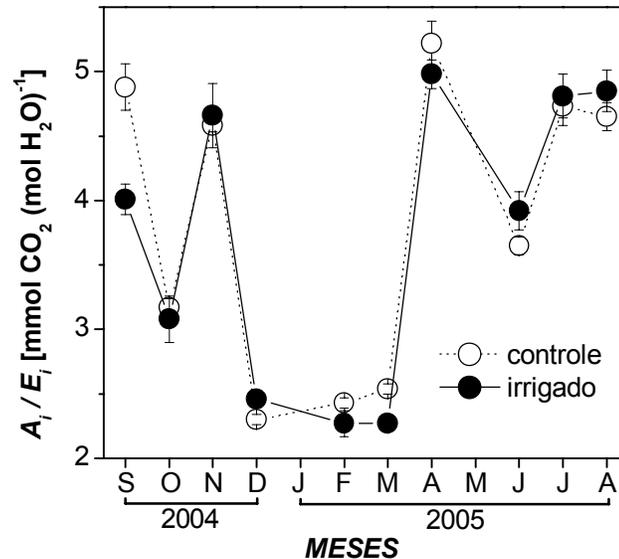


Figura 21 - Variação sazonal da eficiência diária do uso da água (A_i/E_i) de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Os dados se referem aos valores totais de A_i e E_i somando as duas faces da copa (Figura 19). Símbolos indicam o valor médio ($n=5$) \pm erro padrão

Além da influência do ambiente, a variação diurna e sazonal da fotossíntese também poderia ser regulada por mecanismos endógenos, determinando maior atividade fotossintética na primavera e menor durante o inverno, ou maior durante a manhã e menor a tarde (Figuras 6 e 19). Sabe-se que o ritmo de A não é influenciado única e exclusivamente por g_s , havendo susceptibilidade diferencial dos elementos que induzem os ritmos de g_s e A (osciladores) em relação ao estímulo externo (HENNESSEY; FIELD, 1991). Ritmos circadianos podem ser definidos como oscilações diárias (com ciclo aproximado de 24 h) de algum mecanismo fisiológico devido à influência de osciladores endógenos que são ativados por estímulos ambientais (HENNESSEY; FIELD, 1991; MCCLUNG, 2001). O ritmo circadiano de g_s está relacionado ao rearranjo de microtúbulos nas células guardas, enquanto que o ritmo de A pode ser regulado por enzimas do ciclo de Calvin (FUKUDA et al., 1998; HENNESSEY; FIELD,

1991). Ao se comparar os meses ou estações do ano, seria razoável sugerir que oscilações endógenas induzidas pelo ambiente também possam ocorrer em escala sazonal.

Em relação à variação entre manhã e tarde (diurna), Chaves (1995) relata que as variações de g_s e A não podem ser totalmente explicadas por alterações em $DFFF$, T_{AR} ou $DPV_{folha-ar}$ uma vez que g_s e A decrescem no período da tarde mesmo em condições ambientais ótimas e constantes (controladas artificialmente). O mesmo foi observado em mudas de laranjeira ‘Valência’, apresentando reduções de g_s e A no período vespertino, quando as condições ambientais foram mantidas artificialmente constantes ao longo do dia (RIBEIRO; MACHADO; ANGELOCCI, 2005)³. Os ritmos de A e g_s podem ainda ser afetados pela variação do $DPV_{folha-ar}$ em laranjeiras ‘Pêra’ (SOUZA; RIBEIRO; PINCUS, 2004).

Em uma escala temporal maior, i.e. sazonal, a atividade fotossintética dos citros pode ser regulada pelo metabolismo da planta, que por sua vez é influenciado pelo ambiente. Durante o inverno, o crescimento aparente de laranjeiras é paralisado devido às baixas temperaturas (KHAIRI; HALL, 1976a; REUTHER, 1973), evidenciando o papel regulatório da temperatura do ar em relação ao crescimento dos citros. Porém, há atividade fotossintética durante o inverno, mesmo que reduzida (Figura 19), podendo induzir acúmulo de reservas (fotoassimilados) e assim causar a inibição da fotossíntese (AZCÓN-BIETO, 1983; FOYER, 1988; GOLDSCHMIDT; HUBER, 1992; IGLESIAS et al., 2002; NAFZIGER; KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000; PAUL; PELLNY, 2003).

2.3.6 Variação sazonal do conteúdo foliar de carboidratos

As avaliações do conteúdo foliar de carboidratos foram realizadas em amostras coletadas ao redor de 15 h, quando são esperadas as maiores concentrações de açúcares devido à atividade fotossintética em laranjeiras (RIBEIRO et al., 2005). Os açúcares podem ser solúveis (AS), representados pelos açúcares redutores (glicose e frutose, AR) e não redutores (sacarose, ANR), e insolúveis (amido, AM), sendo o conteúdo total de carboidratos (AT) constituído pela soma dessas duas frações ($AT=AS+AM$).

³ RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; ANGELOCCI, L.R. **Varição sazonal da fotossíntese, relações hídricas e teor de carboidratos em laranjeira ‘Valência’**. Piracicaba: Fapesp, 2005. 72 p. Relatório científico referente às atividades desenvolvidas entre fevereiro/2004 e janeiro/2005 do projeto de pesquisa 02/08480-7.

As maiores concentrações de *AT* foram observadas em setembro e outubro/04, tanto em plantas em condições naturais como em plantas irrigadas (Figura 22A,B). Esses altos valores de *AT* foram determinados pelo aumento de *AM* em ambas as faces da copa (Figura 22). Adicionalmente, foram verificadas reduções expressivas de *ANR* em outubro/04 ($p < 0,01$) em ambas as faces da copa, não importando o regime hídrico ao qual as plantas estavam submetidas (Figura 22C,D).

O acúmulo de *AM* (Figura 22A,B) pode ter sido uma consequência da paralisação do crescimento da parte aérea durante o inverno de 2004 (menor dreno de reservas). Essa suposição pode ser confirmada pelo decréscimo de *ANR* em paralelo ao aumento de *AM* em outubro/04 (Figura 22). O aumento de *AM* ocorre normalmente quando o suprimento de fotoassimilados pela fotossíntese supera o consumo de carboidratos pela planta (ex. devido ao crescimento reduzido durante o inverno), sendo uma reserva para uso posterior (PEREIRA, 1995), durante o fluxo vegetativo e o florescimento dos citros (GOLDSCHMIDT, 1999). De fato, Jones e Steinacker (1951) verificaram aumentos significativos de *AM* em laranjeiras ao fim do inverno, com posterior decréscimo em virtude do fluxo vegetativo e reprodutivo primaveril. Segundo Dickson (1991), a baixa demanda dos drenos promove decréscimos na produção de sacarose (*ANR*) e menor carregamento do floema, aumentando o particionamento do carbono fixado em *AM*. Essa relação entre fonte e dreno pode ser mediada pelo transporte de reguladores vegetais e por mudanças no turgor do floema, alterações enzimáticas e modificação da estrutura das folhas fontes (DICKSON, 1991).

O rápido decréscimo do conteúdo de carboidratos (*AT*) entre outubro e novembro/04 (Figura 22A,B), quando ocorre o primeiro fluxo vegetativo de primavera e o florescimento e pegamento de frutinhos (chumbinhos), refletiu a demanda pelas reservas (*AM*) que tinham se acumulado durante a temporada anterior (inverno). O incremento de *ANR* em detrimento de *AM* indica maior translocação de açúcares em virtude da existência de drenos (Figura 22). Esses por sua vez devem estar mais ativos na face leste da copa, onde foi observado aumento de *ANR* entre outubro/04 e junho/05 (Figura 22C). Os resultados sugerem que o amido (*AM*) presente nas folhas foi metabolizado para suprir a demanda de energia e carbono para o desenvolvimento das plantas, sendo indicada pelo aumento de *ANR*.

O amido é normalmente degradado durante a noite, sendo os açúcares resultantes (açúcares livres) convertidos em sacarose para manter a translocação de fotoassimilados para as

regiões dreno (DICKSON, 1991). A sacarose, representada nesse estudo por *ANR*, é a fonte primária de carbono a ser exportada pelas folhas (DICKSON, 1991; GIFFORD et al., 1984; KALT-TORRES et al., 1987), cujo entendimento do metabolismo e transporte é essencial para o conhecimento da distribuição de fotoassimilados. Inicialmente, o carbono fixado na fotossíntese pode ser utilizado na síntese de amido no interior dos cloroplastos, visando o armazenamento temporário, ou na síntese de sacarose no citosol das células, sendo posteriormente transportado para outros órgãos e podendo também ser armazenado temporariamente no vacúolo. A alocação do carbono na planta é influenciada pela força de dreno, pelas conexões vasculares entre fontes e drenos e pelo fluxo de carbono entre o transporte e o armazenamento (DICKSON, 1991).

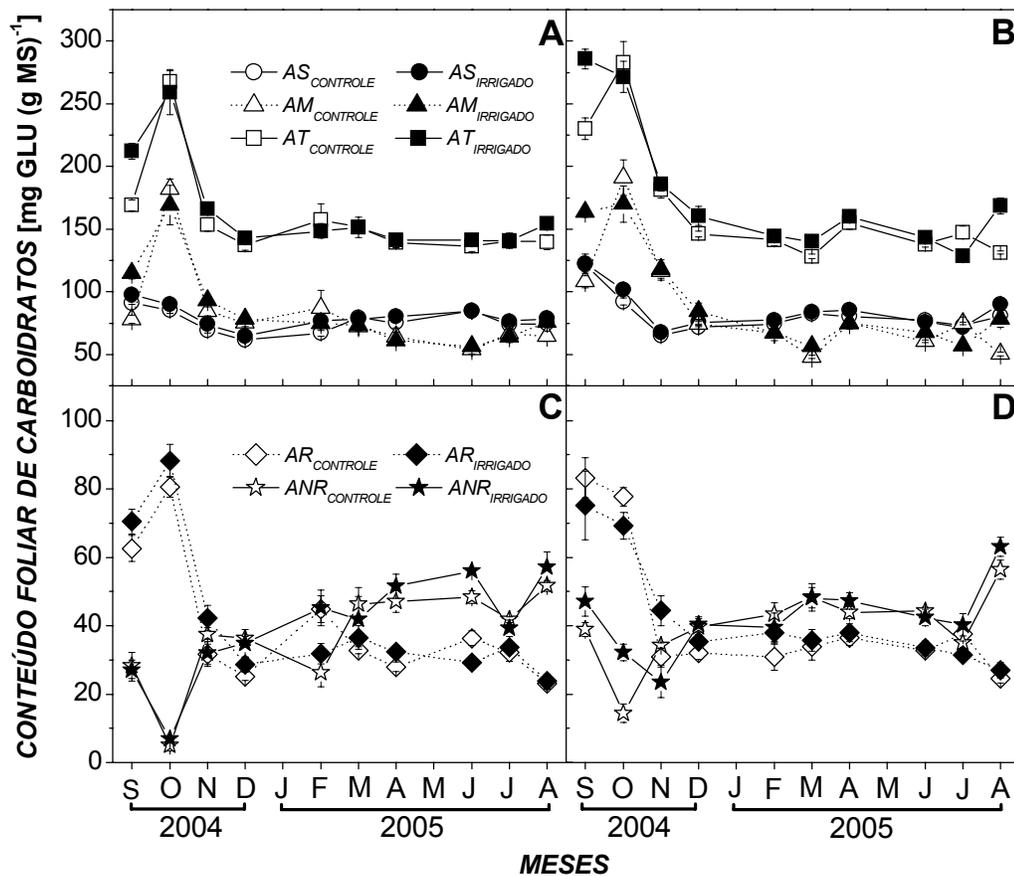


Figura 22 - Variação sazonal do conteúdo foliar de carboidratos [açúcares totais (*AT*, em A e B), açúcares solúveis (*AS*, em A e B), amido (*AM*, em A e B), açúcares redutores (*AR*, em C e D) e não redutores (*ANR*, em C e D)] na face leste (A e C) e oeste (B e D) da copa de laranjeiras 'Valência' em condições de campo, conduzidas sem (controle, símbolos vazios) ou com irrigação (irrigado, símbolos cheios). Amostras coletadas às 15 h em 16/09, 22/10, 19/11 e 14/12 de 2004 e 17/02, 29/03, 29/04, 02/06, 21/07 e 19/08 de 2005, sendo os meses das avaliações apresentados no eixo-X. Símbolos indicam o valor médio ($n=4$) \pm erro padrão

Em citros, uma grande quantidade de reservas (energia) é necessária durante o fluxo vegetativo de primavera, no desenvolvimento das flores, na antese e no pegamento e crescimento dos frutos (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998; GARCIA-LUIS et al., 1988; GOLDSCHMIDT, 1999; RUIZ et al., 2001). A quantidade de carbono investida no florescimento de citros pode variar entre 2,0 e 4,8 kg, sendo a maior parte (75%) das reservas utilizadas no crescimento e desenvolvimento de órgãos florais que irão sofrer abscisão (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998). Em algumas circunstâncias em que a utilização de reservas pelos drenos é acentuada devido ao grande número de estruturas reprodutivas, como flores, chumbinhos e frutos, pode haver redução da produção do ano seguinte, gerando a alternância de safras (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998; GOLDSCHMIDT, 1999; GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996; SYVERTSEN; LLOYD, 1994).

Durante a primavera e verão, os principais drenos de reservas devem ser os frutos, que estão em pleno desenvolvimento, e o crescimento vegetativo (fluxo de verão), que ocorre entre dezembro e março. No outono e inverno, deve-se considerar o dreno exercido pela carga pendente de frutos e a possibilidade das reservas estarem suprindo a necessidade energética do sistema radicular, cujo crescimento ocorre de forma alternada com o crescimento vegetativo da parte aérea (copa) das plantas. O aumento significativo de *ANR* entre julho e agosto/05 (Figura 22C,D), período de inverno quando o crescimento da copa é paralisado, pode ser um indício de retomada do crescimento radicular, quando o solo começa a aquecer (Figura 2B). Se comparadas folhas e raízes, as primeiras têm maior força de dreno, apresentando importação de fotoassimilados praticamente constante durante o dia (DICKSON, 1991). Entretanto, o crescimento radicular parece ser menos sensível ao estresse hídrico quando comparado ao crescimento foliar (CHAVES, 1995; PEREIRA, 1995), o que durante o fim do inverno (quando ainda havia deficiência hídrica, mas a temperatura do solo já estava em elevação) poderia ter causado o aumento significativo de *ANR* (Figuras 2B, 3A e 22C,D).

A maior disponibilidade de água no solo causou aumento de *AR* ($p < 0,05$) apenas na posição leste da copa entre setembro e novembro/04 (Figura 22C). A irrigação também promoveu maior *AT* em agosto/05 (Figura 22B), sendo uma consequência de maior *AM* ($p < 0,01$). Logo, a irrigação causou aumento de *AT* ($p < 0,01$) durante o inverno (agosto/05) e na transição entre inverno e primavera (setembro/04), quando a disponibilidade de água no solo é reduzida (Figuras 3 e 22). Obviamente, a influência da irrigação no conteúdo de carboidratos (setembro/04 e

agosto/05) ocorre via fotossíntese (Figura 19A), ou seja, maior disponibilidade de água no solo (Figura 3B) causa maior hidratação das plantas (menor Ψ , Figura 4), que por sua vez induz maior abertura estomática (Figura 5), determinando maior disponibilidade de CO_2 (maior C_i , Figura 8) para a atividade fotossintética (Figura 6). De fato, Vu e Yelenosky (1989) observaram redução significativa de AM em laranjeira ‘Valência’ sob deficiência hídrica, sendo uma consequência da menor fotossíntese causada por limitação estomática e bioquímica.

Em relação à fotossíntese, o decréscimo de AM em novembro/04 sugere que a produção de carboidratos foi insuficiente para suprir a demanda dos drenos, i.e. flores, frutos e brotações vegetativas (BUSTAN; GOLDSCHMIDT, 1998; GIFFORD et al., 1984). É importante lembrar que os maiores valores de fotossíntese foram observados em novembro/04 (Figura 19A), sendo a princípio um resultado das condições ambientais adequadas para a atividade fotossintética dos citros. Em relação a esse assunto, há que se considerar a influência do metabolismo de carboidratos na fotossíntese de laranjeiras. Ribeiro et al. (2005) verificaram alta atividade fotossintética durante o verão, quando ocorreu maior variação diária do conteúdo de reservas. Entretanto, Iglesias et al. (2002) sugerem que a inibição da fotossíntese de citros ocorre devido a altas concentrações de açúcares *per se*. Logo, a interação entre o conteúdo de carboidratos e a fotossíntese dos citros pode ser: estática, em que se considera apenas o efeito inibitório da alta concentração de açúcares na fotossíntese; e/ou dinâmica, em que o efeito estimulatório/inibitório é mediado por oscilações diárias no conteúdo de carboidratos induzidas pelo consumo/produção (IGLESIAS et al., 2002; LI; WEISS; GOLDSCHMIDT, 2003; RIBEIRO et al, 2005).

No presente estudo, o mecanismo de inibição sugerido por Iglesias et al. (2002) poderia ser refutado devido à ocorrência simultânea de alto AM e A em outubro/04 (Figuras 19A e 22A,B), como também foi observado por Ribeiro et al. (2004a,c; 2005). Contudo, a análise da variação sazonal de A (Figura 19A) e ANR (Figura 22C,D) revela que altos valores de A foram observados em baixo ANR e vice-versa. Alguns estudos citam que o acúmulo de sacarose induz à inibição da síntese desse açúcar, resultando em decréscimo na ciclagem de fósforo para o cloroplasto e assim reduzindo a fotossíntese (FOYER, 1988; GOLDSCHMIDT; HUBER, 1992; PAUL; PELLNY, 2003). A maior concentração de açúcares poderia ainda regular a fotossíntese por intermédio da menor reciclagem de ribulose-1,5-bifosfato, menor expressão gênica relacionada à fotossíntese e/ou devido a problemas de difusão de CO_2 no mesófilo foliar

(AZCÓN-BIETO, 1983; NAFZIGER; KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000; PAUL; PELLNY, 2003).

Adicionalmente, há evidência de regulação da fotossíntese através da variação do conteúdo de reservas (RIBEIRO et al., 2005) em novembro/04, quando baixos valores de *AM* e *AR*, devido à atividade dos drenos, ocorreram em paralelo à alta atividade fotossintética (Figuras 19A e 22). Esse pode ser mais um aspecto envolvido na variação sazonal da fotossíntese em laranjeiras. Em citros, há estímulo positivo da fotossíntese quando a demanda por carboidratos aumenta devido ao crescimento de ramos e folhas (SYVERTSEN, 1994) ou quando a presença de frutos (drenos) impõe menor concentração de carboidratos devido ao consumo de reservas (SYVERTSEN; GOÑI; OTERO, 2003). Em cafeeiros, maiores valores de fotossíntese também foram observados quando houve decréscimo do conteúdo de amido (DAMATTA et al., 1997), sendo esse tipo de relação dependente da variedade estudada.

De forma geral, pode-se considerar que o conteúdo de *AM* foi determinante na variação sazonal de *AT* (Figura 22). As principais mudanças no conteúdo foliar de carboidratos em laranjeira ‘Valência’ ocorreram durante a fase de florescimento (setembro a novembro/04), quando a produção de açúcares pela fotossíntese, apesar de alta, foi insuficiente para suprir a demanda energética dos drenos. No restante do período (novembro/04 a agosto/05), alterações significativas foram observadas apenas em *ANR* (Figura 22), sendo inversamente relacionadas com a dinâmica sazonal da fotossíntese (Figura 19A). Desde que não houve acúmulo de *AM* ao longo do ano, o carbono fixado pela fotossíntese foi provavelmente direcionado para o crescimento vegetativo ou reprodutivo, avaliados através de medidas biométricas e de produção de frutos, respectivamente. Essas avaliações também podem revelar se os efeitos da deficiência hídrica anual na fotossíntese e produção de carboidratos determinaram menor vigor vegetativo ou reprodutivo nas plantas em condições naturais.

2.3.7 Produção de frutos e biometria

A princípio, o carbono fixado pela atividade fotossintética e a energia advinda do metabolismo de carboidratos são utilizados em processos ligados ao crescimento e ao desenvolvimento vegetativo e reprodutivo. No caso de cultivos agrícolas como os citros, o principal interesse em proporcionar maiores valores de fotossíntese ou mesmo estender o período de fixação de CO₂ reside no aumento da produção de frutos. Nesse ponto, é importante considerar

que o conteúdo de reservas também tem papel determinante na quantidade e tamanho final dos frutos, sendo uma importante fonte de energia e carbono quando a fotossíntese é insuficiente para suprir a demanda do crescimento e desenvolvimento dos citros (AGUSTÍ, 2000; GOLDSCHMIDT, 1999; GOLDSCHMIDT; GOLOMB, 1982).

A partir dos dados de produção de frutos na safra 2004/2005 (Tabela 1), pode-se notar que a maior atividade fotossintética da face leste tanto em plantas irrigadas como mantidas em condições naturais (Figura 19B,C) não causou aumento na massa de frutos colhidos nessa posição da copa ($p>0,05$). Contrariamente ao esperado, a produção de frutos das plantas mantidas em condições naturais foi superior ($p<0,05$) à apresentada pelas plantas irrigadas, que exibiram maior fotossíntese e conteúdo foliar de reservas durante o período de baixa disponibilidade de água (Figuras 19A e 22). Cabe ressaltar que a produção de frutos na safra 2004/2005 foi baixa, não chegando a 1,5 caixa (40,8 kg/caixa) tanto em plantas irrigadas como em condições naturais (Tabela 1). De uma forma geral, a produtividade dos pomares de laranjeiras na região de estudo foi baixa nessa última safra agrícola (INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA, 2006).

Tabela 1 - Produção de frutos (kg por planta) das laranjeiras 'Valência' utilizadas para o estudo de variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas em Cordeirópolis (SP)

Regimes hídricos	Face da copa	Safra ¹			
		-----2003/2004-----		-----2004/2005-----	
		total		total	
natural	leste	58,6 ± 5,2 ^b	133,8 ± 7,8 ^{ns}	29,3 ± 1,1 ^A	58,1 ± 4,2 ^a
	oeste	75,2 ± 4,3 ^{ab}		28,8 ± 3,1 ^A	
irrigado	leste	74,6 ± 4,6 ^{ab}	154,8 ± 6,5	20,8 ± 1,8 ^B	41,9 ± 4,1 ^b
	oeste	80,1 ± 4,4 ^a		21,1 ± 2,8 ^B	

¹ produção indicada pelo valor médio (n=5) ± erro padrão. Médias seguidas por letras distintas na coluna diferem entre si pelo teste de Tukey ($p<0,05$ = letras minúsculas e $p<0,01$ = letras maiúsculas). ^{ns} indica que não houve diferença significativa ($p>0,05$) entre as médias dispostas na mesma coluna. Colheitas realizadas em 16/11/2004 e 06/10/2005. A diferença mínima significativa (D.M.S.) para a produção total de frutos em 2003/2004 é de 31,1 kg.

Uma vez que mesmo as plantas irrigadas apresentaram decréscimo de produtividade, os potenciais fatores limitantes da produção poderiam estar relacionados ao estado nutricional, ao vigor vegetativo, ao conteúdo de reservas e às condições atmosféricas. O fator nutricional pode ser descartado uma vez que as plantas apresentavam concentrações satisfatórias de macro e micronutrientes nas folhas (PRADO, 2006). Em relação ao aspecto vegetativo, não foram

observados quaisquer indícios que pudessem indicar menor vigor das plantas. A boa produção de frutos na safra anterior (2003/2004) sugere que as plantas tinham uma capacidade estrutural (área foliar) para produzir. De fato, as laranjeiras desse estudo eram plantas adultas (~ 15 anos), nas quais a queda e a substituição de folhas ocorrem de tal forma que a área foliar é mantida praticamente constante.

Em relação à colheita anterior, a safra 2004/2005 foi cerca de 2,3 e 3,7 vezes menor quando consideradas plantas em condições naturais e irrigadas, respectivamente (Tabela 1). Essa diferença entre os regimes hídricos ocorreu devido à prática da irrigação apenas no período compreendido entre setembro e novembro/04, ou seja, no fim da maturação dos frutos. Nessa colheita (2004), as plantas produziram entre 3,3 (condições naturais) e 3,8 (irrigadas) caixas de laranja, sendo observada maior produção de frutos na face oeste da copa (Tabela 1).

A baixa produção em 2005 poderia sugerir a ocorrência de alternância de safras induzida pela maior carga de frutos em 2003/2004, capaz de inibir a produção de flores e assim decrescer a produção de 2004/2005 (AGUSTÍ, 2000; KRAJEWSKI; RABE, 1995; MONSELISE; GOLDSCHMIDT, 1982). Outro fator que também poderia estar relacionado à alternância de safras seria o balanço de carboidratos, ou seja, a disponibilidade de reservas para o florescimento (AGUSTÍ, 2000; GOLDSCHMIDT, 1999; GOLDSCHMIDT; GOLOMB, 1982; RUIZ et al., 2001). Entretanto, as concentrações de carboidratos observadas durante o período experimental sugerem que não houve limitação no fornecimento de energia e carbono para os processos relacionados ao crescimento e florescimento, estando dentro de uma faixa razoável quando comparada à literatura (GOLDSCHMIDT; GOLOMB, 1982; IGLESIAS et al., 2002; PRADO, 2006; RUIZ et al., 2001; SYVERTSEN; GOÑI; OTERO, 2003; VU; YELENOSKY, 1989).

As concentrações foliares máximas de açúcares verificadas no presente estudo (Figura 22), em especial *AM* (175 mg g⁻¹) e *AS* (125 mg g⁻¹), sugerem que o ano agrícola 2004/2005 foi um ano *off*, i.e. ano com baixa produção de frutos. Goldschmidt e Golomb (1982) verificaram que a concentração foliar de *AM* em ano *off* foi de aproximadamente 123 mg g⁻¹, sendo cerca de 3,6 vezes maior em relação ao ano *on* (alta produção). Esses autores detectaram alterações ainda mais significativas relacionadas à alternância de safras ao avaliar a concentração de açúcares nas raízes (*AM* cerca de 17,6 vezes maior no ano *off*), evidenciando o papel das raízes no suprimento de reservas (GOLDSCHMIDT; GOLOMB, 1982; GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996; LI; WEISS; GOLDSCHMIDT, 2003).

Obviamente, as possíveis causas de redução na produção de frutos no ano agrícola de 2004/2005 tratadas até o momento dizem respeito apenas à regulação exercida pela própria planta, o que nem sempre é um fator determinante uma vez que o ambiente exerce marcante influência na produtividade dos pomares (AGUSTÍ, 2000; DAVIES; ALBRIGO, 1994; REUTHER, 1973; 1977; SPIEGEL-ROY; GOLDSCHMIDT, 1996). Em relação ao aspecto ambiental, o fato das plantas irrigadas também apresentarem decréscimos significativos na produção de frutos indica que o principal elemento ambiental a influenciar a produtividade das plantas foi T_{AR} . De fato, altas temperaturas ($>30^{\circ}\text{C}$) foram observadas durante setembro/04 (Figura 2A), quando as plantas estão no início da fase de florescimento.

Temperaturas elevadas durante a fase inicial do florescimento podem promover decréscimos na produção de pólen viável e no desenvolvimento do tubo polínico, assim como abscisão de estruturas reprodutivas na fase inicial do florescimento, que compreende os meses de agosto a outubro no hemisfério sul (AGUSTÍ, 2000). A ocorrência de temperaturas elevadas durante o dia ($30/15^{\circ}\text{C}$, dia/noite) também promove decréscimo no número de flores em laranjeira ‘Valência’, quando se compara essa condição com um regime de temperatura ambiente mais ameno, i.e. $20/15^{\circ}\text{C}$ (HALL; KHAIRI; ASBELL, 1977). Lenz (1969 apud REUTHER, 1973) observou que temperaturas superiores a 30°C prejudicaram o desenvolvimento de gemas reprodutivas. Portanto, a baixa produtividade na safra agrícola 2004/2005 pode ter sido induzida pela maior produção do ano anterior e pelas elevadas temperaturas durante o estágio inicial do florescimento.

A variação da atividade fotossintética e do conteúdo foliar de carboidratos durante o período experimental (Figuras 19A e 22) sugerem a existência de drenos vegetativos e reprodutivos. Como a produção de frutos nas plantas irrigadas foi inferior à das plantas mantidas em condições naturais (Tabela 1), poder-se-ia sugerir que o carbono a mais fixado nas plantas irrigadas e a energia advinda do metabolismo de carboidratos, presentes em maiores concentrações nas plantas irrigadas (Figura 22), foram utilizados preferencialmente no crescimento vegetativo. Todavia, o monitoramento do crescimento dos ramos não revelou diferenças significativas devido aos regimes hídricos (Figura 23A).

Em agosto/04, ramos jovens e sem frutos provenientes da última brotação de verão (início de 2004) foram marcados antes que houvesse o fluxo de vegetativo de primavera. Esses ramos apresentaram aumento significativo do crescimento mensal (T_{CM}) a partir de dezembro/04, sendo

observados os maiores valores em janeiro/05 (Figura 23A). A partir de então, houve decréscimo de T_{CM} até o inverno, sendo o crescimento desses ramos praticamente paralisado entre junho e agosto/05 (Figura 23A). É importante considerar que o crescimento dos ramos esteve associado ao surgimento de brotações vegetativas entre os meses de dezembro/04 e abril/05 (Figura 23B). Embora as plantas em condições naturais tenham apresentado maior valor absoluto de T_{CM} e número de brotações durante o período experimental, as mesmas não diferiram das plantas irrigadas devido ao alto coeficiente de variação dos dados. Talvez o maior comprimento inicial dos ramos de plantas em condições naturais (21,8 cm) em relação às irrigadas (15,0 cm) tenha sido a causa do maior número de brotações.

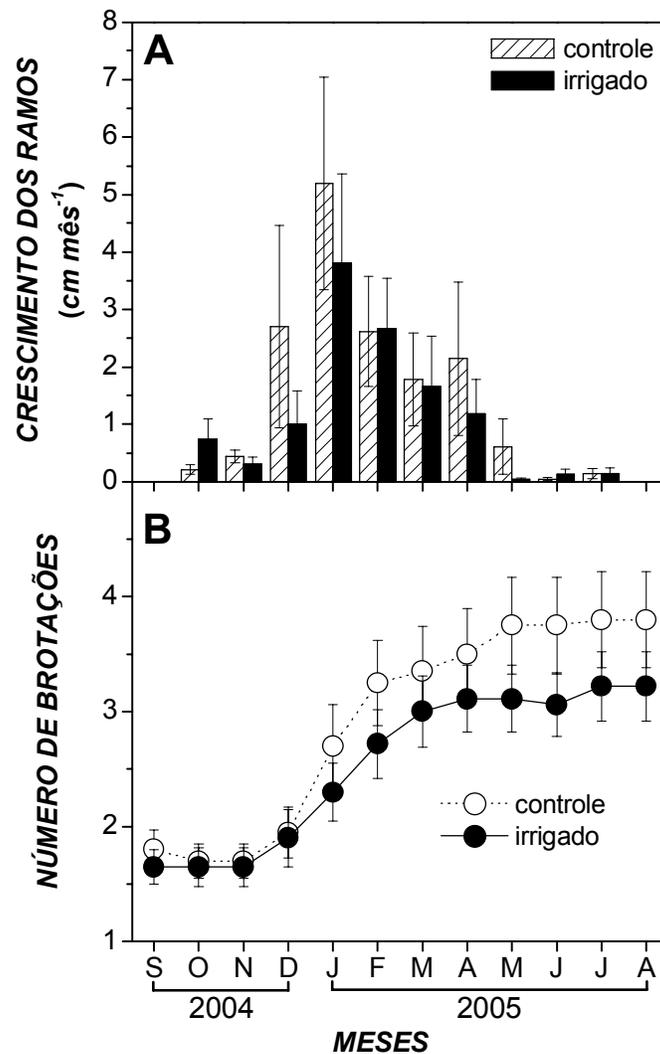


Figura 23 - Variação sazonal do crescimento (A) e do número de brotações (B) de ramos de laranjeiras 'Valência'. As plantas foram conduzidas sem (controle) ou com irrigação (irrigado). Símbolos e barras indicam o valor médio de 20 ramos \pm erro padrão

Como descrito por Davies e Albrigo (1994), o maior crescimento vegetativo dos citros ocorre em situação de fotoperíodo longo (verão), quando o período diurno é superior a 12 h e os regimes hídrico e térmico são adequados (Figuras 2, 3 e 23). Os fluxos vegetativos de primavera (setembro-outubro) e verão (janeiro-fevereiro) foram notados nos ramos marcados, sendo o fluxo primaveril evidenciado pelo aumento de T_{CM} e o fluxo de verão representado pelo aumento do número de brotações (Figura 23). Como esperado, o crescimento dos ramos cessou durante o inverno (Figura 23A), porém, sem ocasionar acúmulo de reservas durante esse período (Figura 22), havendo apenas um ligeiro aumento do conteúdo foliar de carboidratos em agosto/05 devido à irrigação.

O decréscimo de T_{CM} ou mesmo paralisação do crescimento durante o inverno está associado à redução de T_{AR} (AGUSTÍ, 2000; DAVIES; ALBRIGO, 1994; SPIEGEL-ROY-GOLDSCHMIDT, 1996), como pode ser constatado nas Figuras 2 e 23A. Em cafeeiros, a redução de T_{AR} também está relacionada com o decréscimo ou mesmo interrupção do crescimento (BARROS et al., 1997), ocorrendo em paralelo ao decréscimo da abertura estomática e fotossíntese (SILVA et al., 2004). Como houve baixa produção de frutos (Tabela 1) e aumento de ANR no inverno (Figura 22C,D), é possível que uma maior proporção de açúcares esteja sendo direcionada para o sistema radicular, que representa uma importante fonte de reservas para os citros (GOLDSCHMIDT; GOLOMB, 1982; GOLDSCHMIDT; KOCH, 1996).

Torna-se importante considerar que a brotação vegetativa e/ou reprodutiva é regulada por uma intrincada relação entre fito-hormônios e balanço de carboidratos, que por sua vez são diretamente influenciados pelo ambiente (AGUSTÍ, 2000). Dessa forma, seria razoável esperar grande variabilidade espacial do crescimento dos ramos na copa de plantas adultas em condições de campo, sendo esse aspecto indicado pelo elevado erro padrão das médias (Figura 23). Esse fato poderia estar mascarando algum efeito benéfico da irrigação em termos de desenvolvimento vegetativo, haja vista que essa prática agrícola promoveu maior fixação de CO_2 em momentos de baixa disponibilidade hídrica do solo (Figuras 3 e 19A).

De fato, as plantas irrigadas apresentaram maior ($p < 0,05$) índice de área foliar (IAF) que as demais mantidas em condições naturais (Tabela 2), sendo um indicativo indireto de maior área foliar, desde que considerada a mesma área (superfície) de terreno. Essa avaliação foi realizada em novembro/05, indicando que o período de irrigação foi suficiente para aumentar em $\sim 30\%$ o IAF de laranjeira ‘Valência’ na região de Cordeirópolis (SP). Os valores de IAF encontrados

nesse estudo foram inferiores aos relatados por Turrell (1961) e Cohen e Fuchs (1987), porém, deve-se considerar que esses estudos foram realizados em outras regiões e condições de cultivo e/ou com outra espécie de citros.

Tabela 2 - Índice de área foliar¹ (*IAF*) das laranjeiras ‘Valência’ utilizadas para o estudo de variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas em Cordeirópolis (SP)

Regimes hídricos	<i>IAF</i> [m ² folha (m ² solo) ⁻¹]
Natural	3,03 ± 0,12 ^b
Irrigado	3,95 ± 0,11 ^a

¹ valor médio (n=5) ± erro padrão. Médias seguidas por letras distintas na coluna diferem entre si pelo teste de Tukey (p<0,05). Medidas realizadas em 11/11/2005

As demais características da copa, como altura e diâmetro, não foram afetadas pela maior disponibilidade de água (p>0,05, dados não apresentados) e apresentaram valores compatíveis com os observados por Teófilo Sobrinho et al. (1992, 2000) em laranjeiras ‘Valência’ na mesma região do estudo. Devido ao maior espaçamento entre plantas, as laranjeiras do pomar avaliado apresentavam maior volume se comparadas às plantas cultivadas em outros espaçamentos, sendo entre 26 e 46% maior em relação ao plantio em 6x6 m (TEÓFILO SOBRINHO et al., 2000).

A maior atividade fotossintética observada em plantas mantidas em boa disponibilidade de água durante o inverno proporcionou incremento de *IAF*, sendo essa uma importante característica relacionada à produção de frutos. Desde que mantidas as diferenças em *IAF* e considerando que o diâmetro da copa das plantas em condições naturais e irrigadas foram semelhantes, pode-se sugerir que as plantas irrigadas apresentavam maior área foliar em novembro/05. O maior incremento em área foliar das plantas irrigadas pôde ser avaliado visualmente (Figura 24). Maior área foliar representa maior capacidade de produção de frutos desde que as folhas de laranjeiras estejam submetidas a *DFFF* suficiente para a atividade fotossintética, i.e. sem auto-sombreamento em excesso. Essa maior área foliar poderá ser benéfica na próxima produção (2005/2006), haja vista que existe uma relação significativa entre área foliar e produção de frutos (CASTRO et al., 2001).

Embora tenha sido verificada uma possível relação entre fotossíntese e crescimento, essa deve ser considerada com cautela em estudos desse tipo. O crescimento vegetativo e a produção de frutos são resultados integrados de processos metabólicos ao longo do tempo, envolvendo a

matéria seca incorporada e o consumo de carboidratos pela respiração (LARCHER, 2000; LAWLOR, 1995), enquanto que as medidas de assimilação de CO_2 (A) nesse estudo expressam a performance instantânea (PEREIRA, 1995) de folhas expostas da copa, que representam ao redor de 30% da área foliar total da planta (TURRELL, 1961).



Figura 24 - Aspecto visual da região exposta da copa de laranjeiras ‘Valência’ conduzidas sem (A) ou com irrigação (B). Observar o maior fluxo vegetativo das plantas irrigadas. Data: 08/09/2005

Considerando os resultados de trocas gasosas, do conteúdo de carboidratos foliares, da produção de frutos e da biometria das plantas, pode-se assumir que a deficiência hídrica anual em Cordeirópolis (SP), cuja maior parte ocorre normalmente durante o inverno, limitou a atividade fotossintética e a transpiração de laranjeiras ‘Valência’, afetando de forma negativa a produção de carboidratos durante os períodos de maior restrição hídrica e a estrutura da planta (menor *IAF*). Todavia, a produção de frutos, principal resultado de importância econômica, não foi influenciada pela baixa disponibilidade de água em 2004/2005.

Um aspecto de grande importância nesse tipo de estudo é a variação ano a ano das condições ambientais e do estado fisiológico das plantas, especialmente ao se considerar cultivos

perenes como as laranjeiras. É possível que as respostas das trocas gasosas à variação dos elementos ambientais sejam mais ou menos pronunciadas em anos com diferentes características climáticas. A esse aspecto, deve-se acrescentar o efeito da variação ano a ano da produção de laranjas, deixando o quadro ainda mais complexo. Nesse contexto, esse estudo foi interessante por ser conduzido durante um ano atípico, com deficiência hídrica anual elevada (Figura 3), o que certamente afetou de forma diferencial o metabolismo das plantas.

3 CONCLUSÕES

Em Cordeirópolis (SP), a maior atividade fotossintética de laranjeiras ‘Valência’ ocorre durante a primavera, sendo induzida pelo aumento da temperatura e disponibilidade hídrica, enquanto que a menor fotossíntese ocorre durante o inverno, quando há baixa temperatura e deficiência hídrica. Durante o inverno, a menor fotossíntese não é associada ao conteúdo total de reservas foliares.

Os valores máximos de assimilação de CO₂ ocorrem na primavera, quando as condições ambientais são intermediárias entre o verão e o inverno e há fluxos vegetativo e reprodutivo nas laranjeiras. A alta demanda de carboidratos por esses drenos causa decréscimos no conteúdo de reservas foliares entre outubro e novembro, possivelmente estimulando a fotossíntese na primavera.

Embora a fotossíntese das plantas no verão seja maior que no inverno, a atividade fotossintética não alcança valores próximos aos da primavera por limitações de origem bioquímica e estomática. A menor atividade bioquímica é induzida pela maior temperatura do ar em relação à primavera, em especial durante o período vespertino, enquanto que a limitação de origem estomática é causada pela alta demanda evaporativa do ar no verão. Durante o período quente e chuvoso, a atividade fotoquímica se ajusta às condições ambientais e não limita a fixação de carbono.

A menor atividade fotossintética durante o inverno é ocasionada pela menor condutância estomática, devida à baixa temperatura do ar e solo. A ocorrência de deficiência hídrica no inverno causa redução do potencial de água nos ramos, diminuindo ainda mais a condutância estomática. No inverno, há limitação bioquímica da fotossíntese devida à baixa temperatura do ar, indicada pela redução da eficiência instantânea de carboxilação. Em relação ao metabolismo fotoquímico, não há indícios de limitação da fotossíntese.

REFERÊNCIAS

ADAMS III, W.W.; DEMMIG-ADAMS, B.; ROSENSTIEL, T.N.; BRIGHTWELL, A.K.; EBBERT, V. Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 4, p. 545-557, 2002.

AGUSTÍ, M. **Citricultura**. Madrid: MundiPrensa, 2000. 416 p.

AHRENS, M.J.; INGRAM, D.L. Heat tolerance of citrus leaves. **HortScience**, Alexandria, v. 23, p. 747-748, 1988.

ALBRIGO, G. Influências ambientais no desenvolvimento dos frutos cítricos. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE CITROS - FISILOGIA, 2., 1992, Bebedouro. **Anais...** Bebedouro: Fundação Cargill, 1992. p. 100-106.

ALBRIGO, L.G. Influence of climate on pounds solids and acid production under Florida conditions. In: CITRUS FLOWERING & FRUITING SHORT COURSE, 1., 1997, Lake Alfred. **Proceedings...** Lake Alfred: CREC/IFAS, University of Florida, 1997. Disponível em <<http://www.fcprac.ifas.ufl.edu/UF%20IFAS%20Short%20Course%20Proceedings/citrusflowering.htm>>. Acesso em: 23 nov. 2005.

ALLEN, D.J.; ORT, D.R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. **Trends in Plant Science**, London, v. 6, p. 36-42, 2001.

ALLEN, D.J.; RATNER, K.; GILLER, Y.E.; GUSSAKOVSKY, E.E.; SHAHAK, Y.; ORT, D.R. An overnight chill induces a delayed inhibition of photosynthesis at midday in mango (*Mangifera indica* L.). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, p. 1893-1902, 2000.

ALLEN, R.G.; PEREIRA, L.S.; RAES, D.; SMITH, M. **Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements**. Roma: FAO, 1998. 290 p.

ANGELOCCI, L.R. **Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: introdução ao tratamento biofísico**. Piracicaba: L.R. Angelocci, 2002. 268 p.

ANGELOCCI, L.R.; MARIN, F.R.; OLIVEIRA, R.F.; RIGHI, E.Z. Transpiration, leaf diffusive conductance, and atmospheric water demand relationship in an irrigated acid lime orchard. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 16, p. 53-64, 2004.

ASADA, K. The water-water cycle as alternative photon and electron sinks. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences**, London, v. 355, p. 1419-1431, 2000.

AZCÓN-BIETO, J. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 73, p. 681-686, 1983.

BAGNALL, D.J.; KING, R.W.; FARQUHAR, G.D. Temperature-dependent feedback inhibition of photosynthesis in peanut. **Planta**, New York, v. 175, p. 348-354, 1988.

BAKER, N.R.; ROSENQVIST, E. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, p. 1607-1621, 2004.

BARBER, J.; ANDERSSON, B. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. **Trends in Biochemical Sciences**, London, v. 17, p. 61-66, 1992.

BARROS, R.S.; MOTA, J.W.S.; DAMATTA, F.M.; MAESTRI, M. Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 54, p. 65-72, 1997.

BARRY, G.H.; CASTLE, W.S.; DAVIES, F.S. Rootstocks and plant water relations affect sugar accumulation of citrus fruit via osmotic adjustment. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 129, p. 881-889, 2004.

BERNARDES, M.S. Fotossíntese no dossel das plantas cultivadas. In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. **Ecofisiologia da produção agrícola**. Piracicaba: Potafos, 1987. p. 13-48.

BERNARDO, S. Irrigação localizada. In: _____. **Manual de irrigação**. Viçosa: UFV, Imprensa Universitária, 1989. cap. 9, p. 481-536.

BERRY, J.; BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 31, p. 491-543, 1980.

BEVINGTON, K.B.; CASTLE, W.S. Annual root growth pattern of young citrus trees in relation to shoot growth, soil temperature and soil water content. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 110, p. 840-845, 1985.

BILGER, W.; SCHREIBER, U.; BOCK, M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia**, New York, v. 102, p. 425-432, 1995.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, New York, v. 170, p. 489-504, 1987.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: SCHULZE, E.-D.; CALDWELL, M.M. **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin; Heidelberg: Springer, 1995. chap. 2, p.17-47.

BJÖRKMAN, O.; BADGER, M.R.; ARMOND, P.A. Response and adaptation of photosynthesis to high temperatures. In: TURNER, N.C.; KRAMER, P.J. **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: John Wiley, 1980. chap. 15, p. 233-249.

BLANKE, M.M. Repair mechanisms following photoinhibition in *Citrus*. **Acta Horticulturae**, Leuven, n. 531, p. 151-153, 2000.

BÔLHAR-NORDENKAMPF, H.R.; ÖQUIST, G.O. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: HALL, D.O.; SCURLOCK, J.M.O.; BÔLHAR-NORDENKAMPF, H.R.; LEEGOOD, R.C.; LONG, S.P. **Photosynthesis and production in a changing environment**. London: Chapman & Hall. 1993. chap. 12, p. 193-206.

BRAKKE, M.; ALLEN JUNIOR, L.H. Gas exchange of *Citrus* seedlings at different temperatures, vapor-pressure deficits, and soil water contents. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 120, p. 497-504, 1995.

BUNCE, J.A. Effects of day and night temperature and temperature variation on photosynthetic characteristics. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v. 6, p. 175-181, 1985.

BUSTAN, A.; GOLDSCHMIDT, E.E. Estimating the cost of flowering in a grapefruit tree. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 21, p. 217-224, 1998.

CAMACHO-B, S.E.; KAUFMANN, M.R.; HALL, A.E. Leaf water potential response to transpiration by citrus. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 31, p. 101-105, 1974.

CAMARGO, A.P.; PINTO, H.S.; BRUNINI, O.; PEDRO JUNIOR, M.J.; ORTOLANI, A.A.; ALFONSI, R.R. Clima do Estado de São Paulo. In: SÃO PAULO (Estado). Secretaria de Agricultura. **Zoneamento agrícola do Estado de São Paulo**. São Paulo, 1974. v. 1, cap. 2, p. 51-88.

CAMARGO, M.B.P.; ORTOLANI, A.A.; PEDRO JUNIOR, M.J.; ROSA, S.M. Modelo agrometeorológico de estimativa de produtividade para o cultivar de laranja Valência. **Bragantia**, Campinas, v. 58, p. 171-178, 1999.

CASTRO, P.R.C.; MARINHO, C.S.; PAIVA, R.; MENEGUCCI, J.L.P. Fisiologia da produção dos citros. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 22, p. 26-38, 2001.

CENTRO INTEGRADO DE INFORMAÇÕES AGROMETEOROLÓGICAS. Disponível em: <<http://ciiagro.iac.sp.gov.br/>>. Acesso em: 10 fev. 2006.

CERQUEIRA, E.C.; CASTRO NETO, T.; PEIXOTO, C.P.; SOARES FILHO, W.S.; LEDO, C.A.S.; OLIVEIRA, J.G. Resposta de porta-enxertos de citros ao déficit hídrico. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 26, p. 515-519, 2004.

CHAVES, M.M. Carbon assimilation by plants under water and high temperature stress - regulation at the leaf and the whole plant level. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 5., 1995, Lavras. **Palestras...** Lavras: SBFV, 1995. p. 75-90.

CHEN, Y.; MURCHIE, E.H.; HUBBART, S.; HORTON, P.; PENG, S. Effects of season-dependent irradiance levels and nitrogen-deficiency on photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 117, p. 343-351, 2003.

COHEN, S.; FUCHS, M. The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a Shamouti orange hedgerow orchard. Part I. Leaf area and radiation. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 40, p. 123-144, 1987.

COHEN, S.; MORESHET, S.; LE GUILOU, L.; SIMON, J.; COHEN, M. Response of citrus trees to modified radiation regime in semi-arid conditions. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 48, p. 35-44, 1997.

CRITCHLEY, C. Photoinhibition. In: RAGHAVENDRA, A.S. **Photosynthesis: a comprehensive treatise**. Cambridge: Cambridge University Press. 1998. chap. 20, p. 264-272.

DAMATTA, F.M.; MAESTRI, M.; MOSQUIM, P.R.; BARROS, R.S. Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. **Plant Science**, Clare, v. 128, p. 43-50, 1997.

DAVENPORT, T.L. Citrus flowering. **Horticultural Reviews**, Westport, v. 12, p. 349-408, 1990.

DAVIES, F.S. An overview of climatic effects on citrus flowering and fruit quality in various parts of the world. In: CITRUS FLOWERING & FRUITING SHORT COURSE, 1., 1997, Lake Alfred. **Proceedings...** Lake Alfred: CREC/IFAS, University of Florida, 1997. Disponível em <<http://www.fcprac.ifas.ufl.edu/UF%20IFAS%20Short%20Course%20Proceedings/citrusflowering.htm>>. Acesso em: 23 nov. 2005.

DAVIES, F.S.; ALBRIGO, L.G. **Citrus**. Wallingford: CAB International, 1994. 254 p.

DAVIES, W.J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soils. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 42, p. 55-76, 1991.

DEMMIG, B.; BJÖRKMAN, O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77 K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. **Planta**, New York, v. 171, p. 171-184, 1987.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 43, p. 599-626, 1992.

DI GIORGI, F.; IDE, B.Y.; DIB, K.; MARCHI, R.J.; TRIBONI, H.R.; WAGNER, R.L.; ANDRADE, G. Influência climática na produção de laranja. **Laranja**, Cordeirópolis, v. 12, p. 163-192, 1991.

DICKSON, R.E. Assimilate distribution and storage. In: RAGHAVENDRA, A.S. **Physiology of trees**. New York: John Wiley, 1991. chap. 3, p. 51-85.

EAMUS, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v. 14, p. 11-16, 1999.

ELFVING, D.C.; KAUFMANN, M.R. Diurnal and seasonal effects of environment on plant water relations and fruit diameter of citrus. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 97, p. 566-570, 1972.

ELFVING, D.C.; KAUFMANN, M.R.; HALL, A.E. Interpreting leaf water potential measurements with a model of the soil-plant-atmosphere continuum. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 27, p. 161-168, 1972.

EPRON, D.; DREYER, E.; BRÉDA, N. Photosynthesis of oak trees [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] during drought under field conditions: diurnal course of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 15, p. 809-820, 1992.

ERICKSON, L.C.; BRANNAMAN, B.L. Abcission of reproductive structures and leaves of orange trees. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, Geneva, v. 75, p. 222-229, 1960.

FAO. **FAOSTAT databases**. Disponível em: <<http://faostat.fao.org/>>. Acesso em: 24 fev. 2006.

FARIA, T.; SILVÉRIO, D.; BREIA, E.; CABRAL, R.; ABADIA, A.; ABADIA, J.; PEREIRA, J.S.; CHAVES, M.M. Differences in response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four mediterranean tree species. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 102, p. 419-428, 1998.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 33, p. 317-345, 1982.

FIGUEIREDO, J.O. Variedades comerciais. In: RODRIGUEZ, O.; VIEGAS, F.; POMPEU JUNIOR, J.; AMARO, A.A. **Citricultura Brasileira**. Campinas: Fundação Cargill, 1991. p. 1-21.

FLEXAS, J.; BADGER, M.; CHOW, W.S.; MEDRANO, H.; OSMOND, C.B. Analysis of the relative increase in photosynthetic O₂ uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperatures and/or water stress. **Plant Physiology**, Rockville, v. 121, p. 675-684, 1999.

FLEXAS, J.; GULIAS, J.; JONASSON, S.; MEDRANO, H.; MUS, M. Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L. **Acta Oecologica**, Paris, v. 22, p. 33-43, 2001.

FNP CONSULTORIA & COMÉRCIO. **Agrianual 2005**: anuário da agricultura brasileira. 10. ed. São Paulo, 2005. 520 p.

FOYER, C.H. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 26, p. 483-492, 1988.

FUKUDA, M.; HASEZAWA, S.; ASAI, N.; NAKAJIMA, N.; KONDO, N. Dynamic organization of microtubules in guard cells of *Vicia faba* L. with diurnal cycle. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 39, p. 80-86, 1998.

FUNDECITRUS. **Greening**. Disponível em: <<http://www.fundecitrus.com.br/doencas/greening.html>>. Acesso em: 27 fev. 2006.

GARCIA-LUIS, A.; FORNES, F.; SANZ, A.; GUARDIOLA, J.L. The regulation of flowering and fruit set in *Citrus*: relationship with carbohydrate levels. **Israel Journal of Botany**, Jerusalem, v. 37, p. 189-201, 1988.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.-M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v. 990, p. 87-92, 1989.

GEORGIEVA, K. Some mechanisms of damage and acclimation of the photosynthetic apparatus due to high temperature. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, Sofia, v. 25, p. 89-99, 1999.

GIFFORD, R.M.; THORNE, J.H.; HITZ, W.D.; GIAQUINTA, R.T. Crop productivity and photoassimilate partitioning. **Science**, Washington, v. 225, p. 801-808, 1984.

GOLDSCHMIDT, E.E. Carbohydrate supply as a critical factor for citrus fruit development and productivity. **HortScience**, Alexandria, v. 34, p. 1020-1024, 1999.

GOLDSCHMIDT, E.E.; GOLOMB, A. The carbohydrate balance of alternate-bearing citrus trees and the significance of reserves for flowering and fruiting. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 107, p. 206-208, 1982.

GOLDSCHMIDT, E.E.; HUBER, S.C. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars. **Plant Physiology**, Rockville, v. 99, p. 1443-1448, 1992.

GOLDSCHMIDT, E.E.; KOCH, K.E. Citrus. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A.A. **Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships**. New York: Marcel Dekker, 1996. chap. 34, p. 797-823.

GOLDSCHMIDT, E.E.; ASCHKENAZI, N.; HERZANO, Y.; SCHAFFER, A.A.; MONSELISE, S.P. A role for carbohydrate levels in the control of flowering in citrus. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 26, p. 159-166, 1985.

GOMES, M.M.A.; LAGÔA, A.M.M.A.; MACHADO, E.C.; MEDINA, C.L. Abscisic acid and idole-3-acetic acid contents in orange trees infected by *Xylella fastidiosa* and submitted to cycles of water stress. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 39, p. 263-270, 2003.

- GOMES, M.M.A.; LAGÔA, A.M.M.A.; MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C.; MACHADO, M.A. Interactions between leaf water potential, stomatal conductance and abscisic acid content of orange trees submitted to drought stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 16, p. 155-161, 2004.
- GUARDIOLA, J.L.; GARCÍA-MARÍ, F.; AGUSTÍ, M. Competition and fruit set in the Washington navel orange. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 62, p. 297-302, 1984.
- HABERMANN, G.; MACHADO, E.C.; RODRIGUES, J.D.; MEDINA, C.L. Gas exchange rates at different vapor pressure deficits and water relations of 'Pera' sweet orange plants with citrus variegated chlorosis (CVC). **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 15, p. 79-87, 2003a.
- HABERMANN, G.; MACHADO, E.C.; RODRIGUES, J.D.; MEDINA, C.L. CO₂ assimilation, photosynthetic light response curves, and water relations of 'Pera' sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 15, p. 79-87, 2003b.
- HALL, A.E.; CAMACHO-B, S.E.; KAUFMANN, M.R. Regulation of water loss by citrus leaves. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 33, p. 63-65, 1975.
- HALL, A.E.; KHAIRI, M.M.A.; ASBELL, C.W. Air and soil temperature effects on flowering of citrus. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 102, p. 261-263, 1977.
- HÄLLGREN, J.-E.; STRAND, M.; LUNDMARK, T. Temperature stress. In: RAGHAVENDRA, A.S. **Physiology of trees**. New York: John Wiley, 1991. chap. 13, p. 301-335.
- HAVAUX, M. Stress tolerance of photosystem II *in vivo*. Antagonistic effects of water, heat, and photoinhibition stresses. **Plant Physiology**, Rockville, v. 100, p. 424-432, 1992.
- HAVAUX, M.; NIYOGI, K.K. The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. **Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America**, Washington, v. 96, p. 8762-8767, 1999.
- HENNESSEY, T.L.; FIELD, C.B. Circadian rhythms in photosynthesis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 96, p. 831-836, 1991.
- HORTON, P.; RUBAN, A.V.; WALTERS, R.G. Regulation of light harvesting in green plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 47, p. 655-684, 1996.
- HUANG, T.-B.; DARNELL, R.L.; KOCH, K.E. Water and carbon budgets of developing citrus-fruit. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 117, p. 287-293, 1992.

- HUNER, N.P.A.; ÖQUIST, G.; SARHAN, F. Energy balance and acclimation to light and cold. **Trends in Plant Science**, London, v. 3, p. 224-230, 1998.
- IGLESIAS, D.J.; LLISO, I.; TADEO, F.R.; TALON, M. Regulation of photosynthesis through source-sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 116, p. 563-572, 2002.
- INSTITUTO DE ECONOMIA AGRÍCOLA. **Área e produção dos principais produtos da agropecuária do Estado de São Paulo**. Disponível em: <<http://www.iea.sp.gov.br/out/banco/menu.php>>. Acesso em: 20 fev. 2006.
- JIFON, J.L.; SYVERTSEN, J.P. Moderate shade can increase net gas exchange and reduce photoinhibition in citrus leaves. **Tree Physiology**, Victoria, v. 23, p. 119-127, 2003.
- JONES, H.G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, p. 387-398, 1998.
- JONES, H.G. Irrigation scheduling: advantages and pitfalls of plant-based methods. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, p. 2427-2436, 2004.
- JONES, W.W.; STEINACKER, M.L. Seasonal changes in concentration of sugars and starch in leaves and twigs of citrus trees. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, Geneva, v. 58, p. 1-4, 1951.
- JORDAN, D.B.; OGREN, W.L. The CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: Dependence on ribulose-bisphosphate concentration, pH and temperature. **Planta**, New York, v. 161, p. 308-313, 1984.
- KALT-TORRES, W.; KERR, P.S.; USUDA, H.; HUBER, S.C. Diurnal changes in maize leaf photosynthesis. 1. Carbon exchange rate, assimilate export rate, and enzyme activities. **Plant Physiology**, Rockville, v. 83, p. 283-288, 1987.
- KAUFMANN, M.R. Evaluation of the pressure chamber method for measurement of water stress in citrus. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, Geneva, v. 93, p. 186-190, 1968.
- KEELING, C.D.; WHORF, T.P. **Atmospheric carbon dioxide record from Mauna Loa**. Disponível em: <<http://cdiac.ornl.gov/trends/co2/sio-mlo.htm>>. Acesso em: 27 mar. 2006.
- KHAIRI, M.M.; HALL, A.E. Effects of air and soil temperatures on vegetative growth of citrus. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 101, p. 337-341, 1976a.
- KHAIRI, M.M.; HALL, A.E. Temperature and humidity effects on net photosynthesis and transpiration of citrus. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 36, p. 29-34, 1976b.

KOZAKI, A.; TAKEBA, G. Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation. **Nature**, London, v. 384, p. 557-560, 1996.

KRAJEWSKI, A.J.; RABE, E. Citrus flowering: a critical evaluation. **Journal of Horticultural Science**, Kent, v. 70, p. 357-374, 1995.

KRALL, J.P.; EDWARDS, G.E. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 86, p. 180-187, 1992.

KRAMER, P.J. **Water relations of plants**. New York: Academic Press, 1983. 489 p.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of fluorescence signals. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v. 5, p. 139-157, 1984.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 42, p. 313-349, 1991.

KRIEDEMANN, P.E. ¹⁴C translocation in orange plants. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 20, p. 291-300, 1969.

KRIEDEMANN, P.E.; BARRS, H.D. Citrus orchards. In: KOZLOWSKI, T.T. **Water deficits and plant growth**. New York: Academic Press, 1981. p. 325-417.

LANDSBERG, J.J.; BEADLE, C.L.; BISCOE, P.V.; BUTLER, D.R.; DAVIDSON, B.; INCOLL, L.D.; JAMES, G.B.; JARVIS, P.G.; MARTIN, P.J.; NEILSON, R.E.; POWELL, D.B.B.; SLACK, E.M.; THORPE, M.R.; TURNER, N.C.; WARRIT, B.; WATTS, W.R. Diurnal energy, water and CO₂ exchanges in an apple (*Malus pumila*) orchard. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 12, p. 659-684, 1975.

LARANJEIRA, F.F.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; AGUILAR-VILDOSO, C.I.; COLETTA FILHO, H.D. Fungos, procariotos e doenças abióticas. In: MATTOS JUNIOR, D.; DE NEGRI, J.D.; PIO, R.M.; POMPEU JUNIOR, J. **Citros**. Campinas: IAC; Fundag, 2005. cap. 18, p. 509-566.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA Artes & Textos, 2000. 531 p.

LAUER, M.J.; BOYER, J.S. Internal CO₂ measured directly in leaves: abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. **Plant Physiology**, Rockville, v. 98, p. 1310-1316, 1992.

LAWLOR, D.W. Photosynthesis, productivity and environment. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 46, p. 1449-1461, 1995.

LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and role of ATP. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, p. 871-885, 2002.

LEVY, Y. Effect of evaporative demand on water relations of *Citrus limon*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 46, p. 695-700, 1980.

LI, C.Y.; WEISS, D.; GOLDSCHMIDT, E.E. Effects of carbohydrate starvation on gene expression in citrus root. **Planta**, New York, v. 217, p. 11-20, 2003.

LLOYD, J.; KRIEDEMANN, P.E.; SYVERTSEN, J.P. Gas exchange, water relations and ion concentrations of leaves on salt stressed 'Valencia' orange, *Citrus sinensis* (L.) Osbeck. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 14, p. 387-396, 1987.

LLOYD, J.; SYVERTSEN, J.P.; KRIEDEMANN, P.E.; FARQUHAR, G.D. Low conductances for CO₂ diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 15, p. 873-899, 1992.

LOMAS, J.; BURD, P. Prediction of the commencement and duration of the flowering period of citrus. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 28, p. 387-396, 1983.

LONG, S.P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 45, p. 633-662, 1994.

LOVATT, C.J.; ZHENG, Y.; HAKE, K.D. Demonstration of a change in nitrogen metabolism influencing flower induction. **Israel Journal of Botany**, Jerusalem, v. 37, p. 181-188, 1988.

LUCCHESI, A.A. Fatores da produção vegetal. In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. **Ecofisiologia da produção agrícola**. Piracicaba: Potafos, 1987. p. 1-12.

MACHADO, E.C.; MEDINA, C.L.; GOMES, M.M.A. Teor de água no substrato de crescimento e fotossíntese em laranjeira 'Valência'. **Bragantia**, Campinas, v. 58, p. 217-226, 1999.

MACHADO, E.C.; MEDINA, C.L.; GOMES, M.M.A.; HABERMANN, G. Variação sazonal da fotossíntese, condutância estomática e potencial da água na folha de laranjeira 'Valência'. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 59, p. 53-58, 2002.

MACHADO, E.C.; SCHMIDT, P.T.; MEDINA, C.L.; RIBEIRO, R.V. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, p. 1161-1170, 2005.

MACHADO, E.C.; QUAGGIO, J.A.; LAGÔA, A.M.M.A.; TICELLI, M.; FURLANI, P.R. Trocas gasosas e relações hídricas de laranjeiras com clorose variegada dos citros. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 6, p. 53-57, 1994.

MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F.; MEDINA, C.L.; SOUZA, R.P.; RIBEIRO, R.V.; SILVA, J.A.B.; STUCHI, E.S.; PAVANI, L.C. Respostas fisiológicas em laranjeira 'Natal' com clorose variegada dos citros (CVC) sob irrigação em condições de campo, em diferentes meses do ano. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 8., 2001, Ilhéus. **Resumos expandidos...** Ilhéus: SBFV, 2001. 1 CD-ROM.

MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F.; RIBEIRO, R.V.; MEDINA, C.L.; STUCHI, E.S.; MARIN, F.R.; SILVA, J.A.B.; SILVA, S.R. Efeito da clorose variegada dos citros no fluxo de seiva e fotossíntese de laranja 'Natal'. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, 2006. No prelo.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, p. 659-668, 2000.

MCCLUNG, C.R. Circadian rhythms in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 52, p. 139-162, 2001.

MCREADY, R.M.; GUGGOLZ, J.; SILVEIRA, V.; OWENS, H.S. Determination of starch and amylase in vegetables. **Analytical Chemistry**, Washington, v. 22, p. 1156-1158, 1950.

MEDINA, C.L. **Fotossíntese, relações hídricas e alterações bioquímicas em laranja 'Pêra' com CVC e submetida à deficiência hídrica**. 2002. 147 p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2002.

MEDINA, C.L.; RIBEIRO, R.V. Produtividade em plantios adensados de citros: importância do arranjo de plantio e da arquitetura das plantas. **Citricultura Atual**, Cordeirópolis, n. 50, p. 10-14, 2006.

MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C.; GOMES, M.M.A. Condutância estomática, transpiração e fotossíntese em laranja 'Valência' sob deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 11, p. 29-34, 1999.

MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C.; PINTO, J.M. Fotossíntese de laranja 'Valência' enxertada sobre quatro porta-enxertos e submetida à deficiência hídrica. **Bragantia**, Campinas, v. 57, p. 1-14, 1998.

MEDINA, C.L.; SOUZA, R.P.; MACHADO, E.C.; RIBEIRO, R.V.; SILVA, J.A.B. Photosynthetic response of citrus grown under reflective aluminized polypropylene shading nets. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 96, p. 115-125, 2002.

MONSELISE, S.P. Citrus and related species. In: HALEVY, A.H. **Handbook of flowering**. Boca Raton: CRC Press, 1985. v. 2, p. 275-294.

MONSELISE, S.P. Citrus. In: _____. **Handbook of fruit set and development**. Boca Raton: CRC Press, 1986. p. 87-108.

MONSELISE, S.P.; GOLDSCHMIDT, E.E. Alternate bearing in fruit trees. **Horticultural Reviews**, Westport, v. 4, p. 128-173, 1982.

MONSELISE, S.P.; GOREN, R. The role of internal factors and exogenous control in flowering, peel growth, and abscission in citrus. **HortScience**, Alexandria, v. 13, p. 134-139, 1978.

MOREIRA, C.S.; MOREIRA, S. História da citricultura no Brasil. In: RODRIGUEZ, O.; VIEGAS, F.; POMPEU JUNIOR, J.; AMARO, A.A. **Citricultura Brasileira**. Campinas: Fundação Cargill, 1991. p. 1-21.

MOSS, G.I. Promoting fruit-set and yield in sweet orange using plant growth substances. **Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry**, Melbourne, v. 12, p. 96-102, 1972.

MOSS, G.I. Temperature effects on flower initiation in sweet orange (*Citrus sinensis*). **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 27, p. 399-407, 1976.

MOTT, K.; PARKHURST, D.F. Stomatal responses to humidity in air and helox. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 14, p. 174-182, 1991.

MÜLLER, G.W.; TARGON, M.L.P.N.; CARVALHO, S.A.; SOUZA, A.A.; RODRIGUES, J.C.V. Doenças de citros causadas por vírus e viróides. In: MATTOS JUNIOR, D.; DE NEGRI, J.D.; PIO, R.M.; POMPEU JUNIOR, J. **Citros**. Campinas: IAC, Fundag, 2005. cap. 19, p. 567-604.

NAFZIGER, E.D.; KOLLER, H.R. Influence of leaf starch concentration on CO₂ assimilation in soybean. **Plant Physiology**, Rockville, v. 57, p. 560-563, 1976.

NAKANO, H.; MURAMATSU, S.; MAKINO, A.; MAE, T. Relationship between the suppression of photosynthesis and starch accumulation in the pod-removed bean. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 27, p. 167-173, 2000.

NELSON, N. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. **Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v. 153, p. 375-380, 1944.

NOBEL, P.S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. San Diego: Academic Press, 1999. 474 p.

OLIVEIRA, L.F.C.; VIEIRA, D.B.; SOUZA, I.S. Estudo do sistema radicular da tangerineira 'Cleópatra' com copa de laranjeira 'Pêra'. **Laranja**, Cordeirópolis, v. 19, p. 117-131, 1998.

ÖQUIST, G.; CHOW, W.S.; ANDERSON, J.M. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. **Planta**, New York, v. 186, p. 450-460, 1992.

ORT, D.R. When there is too much light. **Plant Physiology**, Rockville, v. 125, p. 29-32, 2001.

ORT, D.R.; BAKER, N.R. A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 5, p. 193-198, 2002.

ORTOLANI, A.A.; CAMARGO, M.B.P. Influência dos fatores climáticos na produção. In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. **Ecofisiologia da produção agrícola**. Piracicaba: Potafos, 1987. p. 71-81.

- ORTOLANI, A.A.; PEDRO JUNIOR, M.J.; ALFONSI, R.R. Agroclimatologia e o cultivo dos citros. In: RODRIGUEZ, O.; VIEGAS, F.; POMPEU JUNIOR, J.; AMARO, A.A. **Citricultura brasileira**. Campinas: Fundação Cargill, 1991. p. 153-195.
- OSMOND, C.B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of sun and shade plants. In: BAKER, N.R.; BOWYER, J.R. **Photoinhibition and photosynthesis: from molecular mechanisms to the field**. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1994. chap. 1, p.1-24.
- OSMOND, C.B.; GRACE, S.C. Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 46, p. 1351-1362, 1995.
- OSMOND, C.B.; BADGER, M.; MAXWELL, K.; BJÖRKMAN, O.; LEEGOOD, R. Too many photons: photorespiration, photoinhibition and photooxidation. **Trends in Plant Science**, London, v. 2, p. 119-121, 1997.
- PARRY, A.D. Abscisic acid metabolism. In: LEA, P.J. **Methods in plant biochemistry: enzymes of secondary metabolism**. London: Academic Press, 1993. v. 9, chap. 15, p. 381-402.
- PASSOS, L.P. **Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal**. Coronel Pacheco: Embrapa-CNPGL, 1996. 223 p.
- PAUL, M.J.; PELLNY, T.K. Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, p. 539-547, 2003.
- PEREIRA, J.S. Gas exchange and growth. In: SCHULZE, E.-D.; CALDWELL, M.M. **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin; Heidelberg: Springer, 1995. chap. 8, p. 147-181.
- PEREIRA, A.R.; ANGELOCCI, L.R.; SENTELHAS, P.C. **Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas**. Guaíba: Agropecuária, 2002. 478 p.
- PIMENTEL, C.; RIBEIRO, R.V.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F.; MACHADO, E.C. Effects of changes in the photosynthetic photon flux density on net gas exchange of *Citrus sinensis* and *Nicotiana tabacum*. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 16, p. 77-82, 2004.
- PIO, R.M.; FIGUEIREDO, J.O.; STUCHI, E.S.; CARDOSO, S.A.B. Variedades copas. In: MATTOS JUNIOR, D.; DE NEGRI, J.D.; PIO, R.M.; POMPEU JUNIOR, J. **Citros**. Campinas: IAC; Fundag, 2005. cap. 3, p. 37-60.
- PIRES, R.C.M.; LUCHIARI, D.J.F.; ARRUDA, F.B.; MOSSAK, I. Irrigação. In: MATTOS JUNIOR, D.; DE NEGRI, J.D.; PIO, R.M.; POMPEU JUNIOR, J. **Citros**. Campinas: IAC; Fundag, 2005. cap. 13, p. 369-408.
- POMPEU JUNIOR, J. Porta-exnxertos. In: RODRIGUEZ, O.; VIEGAS, F.; POMPEU JUNIOR, J.; AMARO, A.A. **Citricultura brasileira**. Campinas: Fundação Cargill, 1991. p. 265-280.

POMPEU JUNIOR, J. Rootstocks and scions in the citriculture of the São Paulo State. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF CITRUS NURSERYMEN, 6., 2001, Ribeirão Preto. **Proceedings...** Ribeirão Preto: s.n., 2001. p. 75-82.

POMPEU JUNIOR, J. Porta-enxertos. In: MATTOS JUNIOR, D.; DE NEGRI, J.D.; PIO, R.M.; POMPEU JUNIOR, J. **Citros**. Campinas: IAC; Fundag, 2005. cap. 4, p. 61-104.

PRADO, A.K.S. **Florescimento, frutificação e teores de carboidratos em laranjeiras ‘Valência’ com diferentes níveis de produtividade e submetidas à irrigação**. 2006. 46 p. Dissertação (Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical) – Instituto Agrônômico, Campinas, 2006.

QUILOT, B.; GÉNARD, M.; KERVELLA, J. Leaf light-saturated photosynthesis for wild and cultivated peach genotypes and their hybrids: a simple mathematical modeling analysis. **Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, Kent, v. 79, p. 546-553, 2004.

RASCHKE, K. Movements using turgor mechanisms. In: HAUPT, W.; FEINLEIB, M.E. **Encyclopedia of plant physiology: physiology of movements** Berlin: Springer-Verlag, 1979. v. 7, chap. 4, p. 383-441.

RAVEH, E.; COHEN, S.; RAZ, T.; YAKIR, D.; GRAVA, A.; GOLDSCHMIDT, E.E. Increase growth of young citrus trees under reduced radiation load in a semi-arid climate. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, p. 365-373, 2003.

REUTHER, W. Climate and citrus behavior. In: _____. **The citrus industry**. Riverside: University of California, 1973. v. 3, chap. 9, p. 280-337.

REUTHER, W. Citrus. In: ALVIM, P.T.; KOZLOWSKI, T.T. **Ecophysiology of tropical crops**. London: Academic Press, 1977. chap. 15, p. 409-439.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; BRUNINI, O. Ocorrência de condições ambientais para a indução do florescimento de laranjeiras no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 28, 2006. No prelo.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Early photosynthetic responses of sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 62, p. 167-173, 2003.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Growth- and leaf-temperature effects on photosynthesis of sweet orange seedlings infected with *Xylella fastidiosa*. **Plant Pathology**, Oxford, v. 53, p.334-340, 2004.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Temperature response of photosynthesis and its interaction with light intensity in sweet orange leaf discs under non-photorespiratory condition. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 30, 2006. No prelo.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G. Leaf temperature in sweet orange plants under field conditions: influence of meteorological elements. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 13, p. 353-368, 2005.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F.; PIMENTEL, C. High temperature effects on the response of photosynthesis to light in sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 15, p. 89-97, 2003.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; ANGELOCCI, L.R.; OLIVEIRA, R.F. Variação sazonal e diurna da fotossíntese em laranjeira 'Valência'. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 15., 2004, Ubatuba. **Resumos...** Ubatuba: SBSP, 2004a. 1 CD-ROM.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; ANGELOCCI, L.R.; OLIVEIRA, R.F. Evidências de que a fotossíntese de laranjeira 'Valência' é afetada pelo consumo respiratório de reservas foliares. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 15., 2004, Ubatuba. **Resumos...** Ubatuba: SBSP, 2004b. 1 CD-ROM.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; ANGELOCCI, L.R.; OLIVEIRA, R.F. Sazonalidade, trocas gasosas e capacidade fotossintética em plantas envasadas de laranjeira 'Valência'. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 18., 2004, Florianópolis. **Anais...** Florianópolis: SBF, 2004c. 1 CD-ROM.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. Variação sazonal e diária do conteúdo de carboidratos em folhas de laranjeira 'Valência'. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 10.; CONGRESSO LATINO AMERICANO DE FISILOGIA VEGETAL, 12., 2005, Recife. **Resumos expandidos...** Recife: SBFV, 2005. 1 CD-ROM.

RODRIGUEZ, O. Ecofisiologia dos citros. In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. **Ecofisiologia da produção agrícola**. Piracicaba: Potafos, 1987. p. 149-164.

RODRIGUEZ, O. Aspectos fisiológicos, nutrição e adubação dos citros. In: RODRIGUEZ, O.; VIEGAS, F.; POMPEU JUNIOR, J.; AMARO, A.A. **Citricultura brasileira**. Campinas: Fundação Cargill, 1991. p. 419-475.

ROLIM, G.S.; SENTELHAS, P.C.; BARBIERI, V. Planilhas no ambiente ExcelTM para os cálculos de balanços hídricos: normal, seqüencial, de cultura e de produtividade real e potencial. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 6, p. 133-137, 1998.

ROLIM, G.S.; CAMARGO, M.B.P.; LANIA, D.G.; MORAES, J.F.L. Atualização da classificação climática de Köppen e de Thornthwaite para o Estado de São Paulo com o uso de sistema de informação geográfica. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE AGROMETEOROLOGIA, 14., 2005, Campinas. **Resumos expandidos...** Campinas: SB Agro, 2005. 1 CD-ROM.

- ROSENQVIST, E. Light acclimation maintains the redox state of the PS II electron acceptor Q_A within a narrow range over a broad range of light intensities. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v. 70, p. 299-310, 2001.
- RUIZ, R.; GARCIA-LUIS, A.; MONERRI, C.; GUARDIOLA, J.L. Carbohydrate availability in relation to fruitlet abscission in *Citrus*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 87, p. 805-812, 2001.
- SAVÉ, R.; BIEL, C.; DOMINGO, R.; RUIZ-SÁNCHEZ, M.C.; TORRECILLAS, A. Some physiological and morphological characteristics of citrus plants for drought tolerance. **Plant Science**, Clare, v. 110, p. 167-172, 1995.
- SETZER, J. **Atlas climático e ecológico do Estado de São Paulo**. São Paulo: Comissão Interestadual da Bacia Paraná-Uruguaí, 1966. 61 p.
- SCHINDLER, C.; LITCHTENTHALER, H.K. Photosynthetic CO₂-assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field grown maple trees in the course of a sunny and cloudy day. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 148, p. 399-412, 1996.
- SCHREIBER, U.; BILGER, W. Rapid assessment of stress effects on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. In: TENHUNEN, J.D.; CATARINO, F.M.; LANGE, O.L.; OECHEL, W.C. **Plant response to stress**. Berlin: Springer Verlag, 1987. p. 27-53. (NATO ASI Series G: Ecological Sciences, 15).
- SCHREIBER, U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: SCHULZE, E.-D.; CALDWELL, M.M. **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin; Heidelberg: Springer, 1995. chap. 3, p. 49-70.
- SCHREIBER, U.; BILGER, W.; HORMANN, H.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: basics and some aspects of practical relevance. In: RAGHAVENDRA, A.S. **Photosynthesis: a comprehensive treatise**. Cambridge: Cambridge University Press. 1998. chap. 24, p. 320-336.
- SHALHEVET, J.; LEVY, Y. Citrus trees. In: STEWART, B.A.; NIELSEN, D.R. **Irrigation of agricultural crops**. Madison: ASA; CSSA; SSSA, 1990. chap. 32, p. 951-986.
- SHARKEY, T.D. Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. **Botanical Review**, New York, v. 51, p. 53-105, 1985.
- SILVA, C.R.; FOLEGATTI, M.V.; SILVA, T.J.A.; ALVES JUNIOR, J.; SOUZA, C.F.; RIBEIRO, R.V. Water relations and photosynthesis as criteria for adequate irrigation management in 'Tahiti' lime trees. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 62, p. 415-422, 2005.
- SILVA, E.A.; DAMATTA, F.M.; DUCATTI, C.; REGAZZI, A.J.; BARROS, R.S. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 89, p. 349-357, 2004.

- SINCLAIR, T.R.; ALLEN JUNIOR, L.H. Carbon dioxide and water vapour exchange of leaves on field-grown citrus trees. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 33, p. 1166-1175, 1982.
- SMILLIE, R.M.; NOTT, R. Heat injury in leaves of alpine temperature and tropical plants. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 6, p. 135-141, 1979.
- SOMOGYI, M. A new reagent for the determination of sugars. **Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v. 160, p. 61-68, 1945.
- SOMOGYI, M. Notes on sugar determination. **Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v. 195, p. 19-23, 1952.
- SOUTHWICK, S.M.; DAVENPORT, T.L. Characterization of water stress and low temperature effects on flower induction in citrus. **Plant Physiology**, Rockville, v. 81, p. 26-29, 1986.
- SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V.; PINCUS, S.M. Changes in network connectance and temporal dynamics of gas exchange in *Citrus sinensis* under different evaporative demands. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 16, p. 119-130, 2004.
- SOUZA, R.P.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F.; SILVEIRA, J.A.G. Photosynthetic responses of young cashew plants to varying environmental conditions. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, p. 735-744, 2005.
- SPIEGEL-ROY, P.; GOLDSCHMIDT, E.E. **Biology of citrus**. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 230 p.
- SYVERTSEN, J.P. Minimum leaf water potential and stomatal closure in citrus leaves of different ages. **Annals of Botany**, Oxford, v. 49, p. 827-834, 1982.
- SYVERTSEN, J.P. Light acclimation in citrus leaves: II. CO₂ assimilation and light, water, and nitrogen use efficiency. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 109, p. 812-817, 1984.
- SYVERTSEN, J.P. Partial shoot removal increases net CO₂ assimilation and alters water relations of *Citrus* seedlings. **Tree Physiology**, Victoria, v. 14, p. 497-508, 1994.
- SYVERTSEN, J.P.; ALBRIGO, L.G. Seasonal and diurnal citrus leaf and fruit water relations. **Botanical Gazette**, Chicago, v. 141, p. 440-446, 1980a.
- SYVERTSEN, J.P.; ALBRIGO, L.G. Some effects of grapefruit tree canopy position on microclimate, water relations, fruit yield, and juice quality. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 105, p. 454-459, 1980b.
- SYVERTSEN, J.P.; GRAHAM, J.H. Hydraulic conductivity of roots, mineral nutrition and leaf gas exchange of citrus rootstocks. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 110, p. 865-869, 1985.

SYVERTSEN, J.P.; LLOYD, J. Citrus. In: SCHAFFER, B.; ANDERSEN, P.C. **Handbook of environmental physiology of fruit crops: sub-tropical and tropical crops**. Boca Raton: CRC Press, 1994. v. 2, chap. 4, p.65-99.

SYVERTSEN, J.P.; GOÑI, C.; OTERO, A. Fruit load and canopy shading affect leaf characteristics and net gas exchange of 'Spring' navel orange trees. **Tree Physiology**, Victoria, v. 23, p. 899-906, 2003.

SYVERTSEN, J.P.; SMITH JUNIOR, M.L.; ALLEN, C. Growth rate and water relations of citrus leaf flushes. **Annals of Botany**, Oxford, v. 47, p. 97-105, 1981.

SYVERTSEN, J.P.; ZABLOTOWICZ, R.M.; SMITH JUNIOR, M.L. Soil temperature and flooding effects on two species of citrus 1. Plant growth and hydraulic conductivity. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 72, p. 3-12, 1983.

TEÓFILO SOBRINHO, J.; POMPEU JUNIOR, J.; FIGUEIREDO, J.O. Adensamento de plantio da laranjeira Valencia sobre Trifoliata - resultados de 18 anos de colheitas. **Laranja**, Cordeirópolis, v. 13, p. 435-455, 1992.

TEÓFILO SOBRINHO, J.; POMPEU JUNIOR, J.; FIGUEIREDO, J.O.; LARANJEIRA, F.F.; SALIBE, A.A. Produção e qualidade de frutos de laranjeira 'Valência' sobre trifoliatoeiro 'Limeira' em cinco densidades de plantio. **Laranja**, Cordeirópolis, v. 21, p. 345-357, 2000.

THOMAS, D.S.; EAMUS, D. Seasonal patterns of xylem sap pH, xylem abscisic acid concentration, leaf water potential and stomatal conductance of six evergreen and deciduous Australian savanna species. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 50, p. 229-236, 2002.

THORNTHWAITE, C.W. An approach towards a rational classification of climate. **Geographical Review**, London, n. 38, p. 55-94, 1948.

THORNTHWAITE, C.W.; MATHER, R.J. **The water balance**. Centerton: Drexel Institute of Technology, 1955. 104 p.

TUBÉLIS, A. Clima: fator que afeta a produção e qualidade de laranja. **Laranja**, Cordeirópolis, v. 16, p. 179-211, 1995.

TUCCI, M.L.S. **Varição estacional do crescimento e de trocas gasosas em pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth)**. 2004. 168 p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2004.

TUCKER, D.P.H.; WHEATON, T.A.; MURARO, R.P. **Citrus tree spacing and pruning**. Lake Alfred: CREC/IFAS; University of Florida, 1991. 15 p.

TURRELL, F.M. Growth of the photosynthetic area of citrus. **Botanical Gazette**, Chicago, v. 122, p. 284-298, 1961.

VALLADARES, F.; PEARCY, R.W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 20, p. 25-36, 1997.

VAN KOOTEN, O.; SNEL, J.F.H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v. 25, p. 147-150, 1990.

VESELOVA, S.V.; FARHUTDINOV, R.G.; VESELOV, S.Y.; KUDOYAROVA, G.R.; VESELOV, D.S.; HARTUNG, W. The effect of root cooling on hormone content, leaf conductance and root hydraulic conductivity of durum wheat seedlings (*Triticum durum* L.). **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 162, p. 21-26, 2005.

VESTE, M.; BEN-GAL, A.; SHANI, U. Impact of thermal stress and high VPD on gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Citrus grandis* under desert conditions. **Acta Horticulturae**, Leuven, n. 531, p. 143-149, 2000.

VIEIRA, D.B. Irrigação de citros. In: RODRIGUEZ, O.; VIEGAS, F.; POMPEU JUNIOR, J.; AMARO, A.A. **Citricultura brasileira**. Campinas: Fundação Cargill, 1991. p. 519-541.

VOLPE, C.A. Fenologia de citros. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE CITROS - FISILOGIA, 2., 1992, Bebedouro. **Anais...** Bebedouro: Fundação Cargill, 1992. p. 107-120.

VOLPE, C.A.; SCHÖFFEL, E.R.; BARBOSA, J.C. Influência da soma térmica e da chuva durante o desenvolvimento de laranjas 'Valência' e 'Natal' na relação entre os sólidos solúveis e acidez e no índice tecnológico do suco. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 24, p. 436-441, 2002.

VU, J.C.V. Photosynthetic responses of citrus to environmental changes. In: PESSARAKLI, M. **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker, 1999. chap. 45, p. 947-961.

VU, J.C.V.; YELENOSKY, G. Water deficit and associated changes in some photosynthetic parameters in leaves of 'Valencia' orange (*Citrus sinensis* Osbeck). **Plant Physiology**, Rockville, v. 88, p. 375-378, 1988a.

VU, J.C.V.; YELENOSKY, G. Solar irradiance and drought stress effects on the activity and concentration of ribulose biphosphate carboxylase in 'Valencia' orange leaves. **Israel Journal of Botany**, Jerusalem, v. 37, p. 245-256, 1988b.

VU, J.C.V.; YELENOSKY, G. Non-structural carbohydrate concentrations in leaves of "Valencia" orange subjected to water deficits. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 29, p. 149-154, 1989.

VU, J.C.V.; YELENOSKY, G.; BAUSHER, M.G. CO₂ exchange rate, stomatal conductance and transpiration in attached leaves of Valencia orange. **HortScience**, Alexandria, v. 21, p. 143-144, 1986.

XU, D.-Q.; SHEN, Y.-K. Light stress: photoinhibition of photosynthesis in plants under natural conditions. In: PESSARAKLI, M. **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker, 1999. chap. 21, p. 483-497.

WALKER, D.A. Excited leaves. **New Phytologist**, Oxford, v. 121, p. 325-345, 1992.

WAN, X.; LANDHÄUSSER, S.M.; ZWIAZEK, J.J.; LIEFFERS, V.J. Stomatal conductance and xylem sap properties of aspen (*Populus tremuloides*) in response to low soil temperature. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 122, p. 79-85, 2004.

WEIS, E.; BERRY, J.A. Quantum efficiency of photosystem II in relation to 'energy'-dependent quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v. 894, p. 198-208, 1987.

WINGLER, A.; LEA, P.J.; QUICK, W.P.; LEEGOOD, R.C. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences**, London, v. 355, p. 1517-1529, 2000.

WONG, S.C.; COWAN, I.R.; FARQUHAR, G.D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. **Nature**, London, v. 282, p. 424-426, 1979.

YELENOSKY, G. Responses and adaptations of citrus trees to environmental stresses. **Israel Journal of Botany**, Jerusalem, v. 40, p. 239-250, 1991.

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

ZEIGER, E.; FARQUHAR, G.D.; COWAN, I.R. **Stomatal function**. Stanford: Stanford University Press, 1987. 503 p.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)