

INSTITUTO AGRONÔMICO

**CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA
TROPICAL E SUBTROPICAL**

**REGIME TÉRMICO E RELAÇÃO FONTE-DRENO EM
MUDAS DE LARANJEIRAS: DINÂMICA DE
CARBOIDRATOS, FOTOSSÍNTESE E CRESCIMENTO**

RÔMULO AUGUSTO RAMOS

Orientador: Rafael Vasconcelos Ribeiro

Dissertação submetida como requisito
parcial para obtenção do grau de **Mestre**
em Agricultura Tropical e Subtropical,
Área de Concentração em Tecnologia da
Produção Agrícola

Campinas, SP
Abril 2009

Livros Grátis

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

Milhares de livros grátis para download.

Ao meu pai Alexandre e minha mãe Mara;
E meus irmãos, Rodrigo e Rossano,

DEDICO

A minha companheira Denise,
doadora da metade mais bonita
de minha obra prima;
ao meu filho Miguel,

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

- Ao ser supremo, pela vida, saúde e orientação pelos caminhos da existência;
- Ao Instituto Agrônomo, que proporcionou condições para desenvolver este trabalho na minha máxima eficiência;
- Ao meu orientador, Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro, pela orientação privilegiada, apoio, amizade, confiança, dedicação incondicional e a quem devoto a mais sincera admiração;
- Ao professor Eduardo Caruso Machado pela amizade e ensinamentos no decorrer do curso;
- À todos os professores e funcionários do Instituto Agrônomo - IAC, pelo carinho, amizade, apoio e ensinamentos;
- À Faculdade de Ciências Agronômicas pela minha formação;
- Aos amigos de pós-graduação, em especial Zé, Daniela, Ricardo, Marcelo, Paulo e Leandro pelas conversas, risadas e auxílio nos momentos em que mais precisei;
- Aos amigos de Campinas, pela amizade e compreensão nos momentos que não pude comparecer;
- Aos irmãos da república Santa Cerva de Botucatu, pela amizade e convivência durante a graduação, que me servirão de aprendizado para o resto da minha vida;
- Aos amigos do Sindi-Pós, pelas conversas técnicas durante nossas confraternizações;
- Aos meus amigos Rafael Marcelino, Tarcísio Hulshof e Jader Caricati Serni pelos incentivos, conversas e orientações;
- Aos colegas da Basf S/A, Alexandre, José Roberto e Stael pela compreensão dos momentos de ausência e pelo crédito dado a mim no momento que precisei.

SUMÁRIO

| | |
|---|------|
| LISTA DE ABREVIACÕES | v |
| ÍNDICE DE TABELAS | vii |
| ÍNDICE DE FIGURAS | viii |
| RESUMO | x |
| ABSTRACT | xii |
| 1 INTRODUÇÃO..... | 1 |
| 2 REVISÃO DE LITERATURA | 3 |
| 2.1 A citricultura paulista e as características climáticas das regiões de cultivo..... | 3 |
| 2.2 Influência da temperatura no crescimento vegetativo | 4 |
| 2.3 Influência da temperatura na fotossíntese de laranjeiras | 6 |
| 3 MATERIAL E MÉTODOS..... | 11 |
| 3.1 Material vegetal | 11 |
| 3.2 Condições de crescimento | 11 |
| 3.3 Avaliações fisiológicas | 14 |
| 3.3.1 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila..... | 14 |
| 3.3.2 Potencial da água na folha | 15 |
| 3.3.3 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos | 15 |
| 3.3.4 Conteúdo de carboidratos nas folhas, caules e raízes | 16 |
| 3.3.5 Exportação de fotoassimilados foliares | 16 |
| 3.4 Avaliações biométricas..... | 17 |
| 3.4.1 Partição de massa seca..... | 17 |
| 3.4.2 Características morfológicas das plantas | 17 |
| 3.5 Delineamento estatístico e análise dos resultados | 18 |
| 4 RESULTADOS | 18 |
| 4.1 Biometria | 18 |
| 4.2 Trocas gasosas | 22 |
| 4.3 Potencial da água na folha | 25 |
| 4.4 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos e eficiência fotoquímica | 26 |
| 4.5 Assimilação diária de CO ₂ | 28 |
| 4.6 Conteúdo de carboidratos | 28 |
| 4.7 Exportação de fotoassimilados e relações com a biomassa e a fotossíntese | 30 |
| 5 DISCUSSÃO | 32 |
| 5.1 Produção de biomassa e fotossíntese vs. regime de temperatura de crescimento | 32 |
| 5.2 Interação entre a produção de biomassa, fotossíntese e carboidratos..... | 36 |
| 6 CONCLUSÃO..... | 43 |
| 7 REFERÊNCIAS | 44 |

LISTA DE ABREVIações

| | |
|--------------|---|
| AF_B | Área foliar das brotações (cm^2) |
| AFE | Área foliar específica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) |
| AF_T | Área foliar total (cm^2) |
| AF_{FN} | Área foliar parcial considerando apenas as folhas jovens (m^2) |
| AFE_{FN} | Área foliar específica dos tecidos jovens ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) |
| AFE_{FM} | Área foliar específica dos tecidos maduros ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) |
| AF_{FN} | Área foliar parcial considerando apenas as folhas novas (m^2) |
| AF_{FV} | Área foliar parcial considerando apenas as folhas maduras (m^2) |
| AM | Amido [$\text{mg Glu (g MS)}^{-1}$] |
| AS | Açúcares solúveis [$\text{mg Glu (g MS)}^{-1}$] |
| AT | Açúcares totais [$\text{mg Glu (g MS)}^{-1}$] |
| AT_D | Conteúdo total de açúcares ao amanhecer do dia D ($\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}$) |
| ATP | Adenosina trifosfato |
| $Car + Xant$ | Carotenóides e xantofilas |
| C_B | Comprimento de brotação (cm) |
| $Chl a$ | Clorofila a |
| $Chl a+b$ | Clorofila $a + b$ |
| $Chl b$ | Clorofila b |
| C_i | Concentração intercelular de CO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) |
| DPV | Déficit de pressão de vapor (kPa) |
| DPV_L | Diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar (kPa) |
| E | Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) |
| EF | Exportação de fotoassimilados ($\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}$) |
| $EDTA$ | Ácido etilenodiamino tetra-acético |
| $EIUA$ | Eficiência intrínseca de uso da água ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) |
| FI | Quantidade de CO_2 assimilado durante o dia D ($\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}$) |
| F_M | Fluorescência máxima em tecidos foliares adaptados ao escuro |
| F_O | Fluorescência basal em tecidos foliares adaptados ao escuro |
| F_V | Fluorescência variável no escuro |
| F_V/F_M | Eficiência quântica potencial do fotossistema II |
| Glu | Glicose |
| gs | Condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) |

| | |
|------------------------------------|--|
| <i>MSC</i> | Massa seca do caule (g) |
| <i>MAP</i> | Fosfato monoamônico |
| <i>MSF</i> | Massa seca das folhas (g) |
| <i>MSF_B</i> | Massa seca das folhas da brotação (g) |
| <i>MSR</i> | Massa seca da raiz (g) |
| <i>MST</i> | Massa seca total (g) |
| <i>NADPH</i> | Nicotinamida adenina dinucleotídeo de piridina fosfato reduzida |
| <i>P_N</i> | Assimilação de CO ₂ (μmol m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>P_{NI}</i> | Assimilação diurna de CO ₂ (mmol m ⁻² d ⁻¹) |
| <i>P_{NI FN}</i> | Assimilação diurna de CO ₂ considerando as folhas jovens (mmol m ⁻² d ⁻¹) |
| <i>P_{NI FV}</i> | Assimilação diurna de CO ₂ considerando as folhas maduras (mmol m ⁻² d ⁻¹) |
| <i>P_{NT}</i> | Assimilação diurna total de CO ₂ (mmol d ⁻¹) |
| <i>P_N/C_I</i> | Eficiência instantânea de carboxilação (μmol m ⁻² s ⁻¹ Pa ⁻¹) |
| <i>Q</i> | Radiação fotossinteticamente ativa (μmol m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>Sac</i> | Sacarose |
| <i>T_F</i> | Temperatura foliar (°C) |
| <i>T_S</i> | Temperatura do substrato (°C) |
| <i>ΔAF</i> | Varição da área foliar (cm ²) |
| <i>ΔAF_B</i> | Varição da área foliar da brotação (cm ²) |
| <i>ΔC_B</i> | Varição do comprimento da brotação (cm) |
| <i>ΔMSF_B</i> | Varição da massa seca das folhas (g) |
| <i>ΔMST</i> | Varição da biomassa seca total (g) |
| <i>ΔNF</i> | Varição do número de folhas |
| <i>Ψ_w</i> | Potencial da água na folha (MPa) |

ÍNDICE DE TABELAS

| | | |
|------------|--|----|
| Tabela 1 - | Características biométricas e assimilação de CO ₂ das mudas de laranjeira avaliadas no início dos tratamentos térmicos..... | 12 |
| Tabela 2 - | Área foliar específica dos tecidos jovens (AFE_{FN}) e maduros (AFE_{FM}) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite)..... | 22 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | | |
|------------|---|----|
| Figura 1 - | Mudas de laranjeira ‘Valência’ enxertadas em limoeiro ‘Cravo’ utilizadas no experimento: aspecto geral das mudas em casa-de-vegetação (a); disposição das mudas no interior da câmara de crescimento (b); detalhe evidenciando a presença das brotações (c); e imagem das brotações já desenvolvidas (d). As setas brancas indicam as folhas maduras (c) e jovens (d) utilizadas nas avaliações fisiológicas..... | 13 |
| Figura 2 - | Variação no comprimento (ΔC_B , em a), na área foliar (ΔAF_B , em b) e na massa seca das folhas (ΔMSF_B , em c) de brotações de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 19 |
| Figura 3 - | Variação no número de folhas (ΔNF , em a) e na área foliar total (ΔAF_T em b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 20 |
| Figura 4 - | Variação na massa seca das folhas (ΔMSF , em a), do caule (ΔMSC , em b), da raiz (ΔMSR , em c) e total (ΔMST , em d) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 21 |
| Figura 5 - | Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N , em a,b), da condutância estomática (g_s , em c,d), da transpiração (E , em e,f) e da concentração intercelular de CO_2 (C_i , em g,h) em folhas maduras (a,c,e,g) e jovens (b,d,f,h) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada símbolo representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 23 |
| Figura 6 - | Variação diurna da eficiência intrínseca do uso da água ($EIUA$, em a,b) e da eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_i , em c,d) em folhas maduras (a,c) e jovens (b,d) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada símbolo representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 25 |
| Figura 7 - | Variação diurna do potencial da água na folha (Ψ_w) em folhas maduras (a) e jovens (b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada símbolo representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 26 |
| Figura 8 - | Conteúdo de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), clorofila total (Chl a+b) e carotenóides e xantofilas (Car+Xant) em folhas maduras (a) e jovens (b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 27 |

| | | |
|-------------|---|----|
| Figura 9 - | Eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_M) em folhas maduras (a) e jovens (b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 27 |
| Figura 10 - | Assimilação diurna de CO ₂ (P_{NI} , em a) em folhas maduras e jovens e assimilação diurna total de CO ₂ (P_{NT} , em b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 28 |
| Figura 11 - | Conteúdo de açúcares solúveis (AS), de sacarose (Sac), de amido (AM) e de carboidratos totais não estruturais (AT) em folhas maduras (a) e jovens (b), em raízes (c) e no caule (d) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Amostras realizadas as 7:00 h. Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 29 |
| Figura 12 - | Exportação diária de fotoassimilados (EF) em folhas maduras e jovens de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão..... | 30 |
| Figura 13 - | Variação da biomassa seca total em função da assimilação diurna total de CO ₂ (ΔMST vs. P_{NT} , em a) e da exportação de fotoassimilados foliares (ΔMST vs. EF, em b) de laranjeiras após 30 dias de imposição dos regimes térmicos (dia/noite)..... | 31 |
| Figura 14 - | Exportação de fotoassimilados foliares em função da assimilação diurna total de CO ₂ de laranjeiras após 30 dias de imposição dos regimes térmicos (dia/noite)..... | 31 |

RAMOS, Rômulo Augusto. **Regime térmico e relação fonte-dreno em mudas de laranjeiras: dinâmica de carboidratos, fotossíntese e crescimento.** 2009. 52f. Dissertação (Mestrado em Tecnologia da Produção Agrícola) – Pós-Graduação – IAC.

RESUMO

A produção de biomassa de laranjeiras é regulada por fatores ambientais, sendo a temperatura um importante elemento na interação planta-ambiente. O objetivo desse trabalho foi testar a hipótese de que laranjeiras que crescem em ambientes com temperatura mais elevada apresentam maior atividade metabólica, o que determina maior crescimento e exportação de fotoassimilados. A pesquisa foi realizada com mudas de laranjeiras ‘Valência’ enxertadas em limoeiro ‘Cravo’, em câmara de crescimento. As plantas foram submetidas a dois regimes de temperatura (dia/noite) 30/20°C e 25/20°C por 30 dias, sendo avaliada a fotossíntese, relações hídricas, conteúdo de pigmentos fotossintéticos, conteúdo de carboidratos nas folhas, caules e raízes, exportação de fotoassimilados foliares e crescimento. Foram consideradas as folhas formadas no período anterior ao experimento (maduras) e aquelas formadas após o início dos tratamentos térmicos (jovens). O delineamento experimental foi em blocos casualizados, com quatro repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância ($p < 0,07$) para avaliação do efeito dos regimes térmicos. As plantas submetidas ao regime de 30/20°C apresentaram maior incremento em biomassa total, comprimento de brotações, número de folhas e área foliar, maior fotossíntese, conteúdo de pigmentos fotossintéticos e carboidratos foliares, quando comparadas às plantas no regime de 25/20°C. A biomassa de raízes não foi afetada pelo regime térmico, assim como a eficiência aparente de carboxilação. Já a eficiência quântica potencial do fotossistema II, o potencial da água e os conteúdos de carboidratos nos caules e raízes foram menores nas plantas no regime de 30/20°C. Embora maior nas plantas crescendo no regime de 30/20°C, a condutância estomática não foi responsável pelo aumento da fotossíntese. A maior fotossíntese no regime de 30/20°C foi correlacionada com a maior exportação de fotoassimilados foliares. Concluindo, plantas que crescem em ambientes com maior temperatura média apresentam maior atividade metabólica, determinando maior produção de biomassa e exportação de fotoassimilados. A maior dinâmica de carboidratos, indicada pelo incremento na exportação de fotoassimilados e pelas mudanças nos níveis de carboidratos nas folhas, caules e raízes, estimula a atividade fotossintética e assim plantas crescendo em ambientes com temperatura mais elevada

(30/20°C, dia/noite) apresentam maior ganho diário de carbono em relação a plantas em ambientes com temperatura mais amena (25/20°C, dia/noite). O metabolismo das laranjeiras é afetado de tal maneira por variações no regime térmico de crescimento que mesmo tecidos já completamente expandidos e maduros apresentam modificações fisiológicas relacionadas à fotossíntese, exportação de fotoassimilados e ao conteúdo de carboidratos e de pigmentos fotossintéticos.

Palavras-Chave: *Citrus sinensis*, metabolismo de carbono, temperatura, trocas gasosas

RAMOS, Rômulo Augusto. **Thermal regime and source-sink relationship in young sweet orange plants: carbohydrate dynamics, photosynthesis and growth.** 2009. 52f. Dissertação (Mestrado em Tecnologia da Produção Agrícola) – Pós-Graduação – IAC.

ABSTRACT

Phytomass production in sweet orange plants is regulated by environmental factors, being the temperature an important element in plant-environment interaction. The aim of this work was to test the hypothesis that sweet orange plants growing in warm environment show increases in metabolic activity, which lead to high growth and high translocation of photoassimilates. This research was conducted with young Valencia sweet orange plants grafted on Rangpur lime, growing in growth chamber. Plants were subjected to two temperature regimes (day/night) 30/20°C and 25/20°C for 30 days, being evaluated photosynthesis, water relations, photosynthetic pigment content, carbohydrate content in leaves, trunks and roots, exportation of leaf photoassimilates and growth. Two classes of leaves were studied, those ones expanded before temperature treatment (mature) and those ones formed during treatments (young). The experimental design was in random blocks, with four replications. Data were subjected to analysis of variance ($p < 0.07$) to evaluate the effect of thermal regimes. Plants subjected to the regime of 30/20°C showed higher increases in total phytomass, in shoot length, in number of leaves and in leaf area, higher photosynthesis, higher photosynthetic pigment content and higher carbohydrate content in leaves when compared to those ones subjected to 25/20°C. Root phytomass was not affected by thermal regimes, as well as the apparent carboxylation efficiency. On the other hand, the potential quantum efficiency of photosystem II, leaf water potential and carbohydrate contents in trunks and roots were lower in plants growing under 30/20°C regime. Although higher in plants growing in 30/20°C regime, stomatal conductance was not responsible for increases in photosynthesis. The higher photosynthesis noticed in plants subjected to 30/20°C was correlated with the higher exportation of leaf photoassimilates. Concluding, plants growing in warm environment exhibit higher metabolic activity, which in turn lead to higher phytomass production and higher exportation of photoassimilates. A higher carbohydrate dynamics, as indicated by higher exportation of photoassimilates and changes in carbohydrate levels in leaves, trunks and roots, stimulates the photosynthetic activity and thus plants growing in

environment with higher temperature (30/20°C, day/night) show higher daily carbon gain in relation to those plants subjected to the temperature regime of 25/20°C (day/night). The metabolism of sweet orange plants is very susceptible to changes in thermal regime and even mature leaves exhibit physiological modifications related to photosynthesis, exportation of photoassimilates and photosynthetic pigment contents.

Key Words: *Citrus sinensis*, carbon metabolism, gas exchange, temperature

1 INTRODUÇÃO

A alta eficiência produtiva da citricultura é essencial para a manutenção da posição de destaque que o Brasil ocupa no mercado mundial de suco de laranja. Embora exista tecnologia disponível capaz de reduzir a suscetibilidade 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 do crescimento e desenvolvimento dos citros, podendo representar no futuro um entrave ao sucesso da atividade citrícola mesmo que os demais fatores relativos ao solo e a planta sejam satisfatórios (RIBEIRO, 2006). Nesse cenário, o fenômeno discutível de aquecimento global seria um exemplo de alteração ambiental com potencial para afetar o desenvolvimento e a produção dos citros.

Dentre as variáveis ambientais que regulam o desenvolvimento dos citros, a temperatura tem papel decisivo no padrão de crescimento vegetativo e na produção dos frutos. Quando considerada a distribuição espacial dos pomares cítricos no Estado de São Paulo, pode-se verificar que existem plantios em regiões com diferentes características em relação à temperatura média do ar. Temperaturas mais elevadas são observadas ao Norte do Estado, em áreas próximas a Barretos e Bebedouro, ao passo que temperaturas mais amenas são uma característica da região Sul do Estado, próximo a Itapetininga e Itapeva (RIBEIRO et al., 2006a; ROLIM et al., 2007).

Uma vez que as espécies de citros são árvores originárias de sub-bosque cuja enzima fixadora de CO₂ também possui atividade oxigenase, espera-se que plantas em ambientes com períodos freqüentes de alta temperatura apresentem menor fotossíntese quando comparadas a plantas que crescem em ambientes com temperatura mais amena. Entretanto, maiores valores de fotossíntese e maior acúmulo de massa seca têm sido observados em condições ambientais com temperatura do ar superior a 30 °C (KHAIRI & HALL, 1976a; RIBEIRO et al., 2004a; 2009a,b). Esse fato está em oposição ao esperado quando se considera os efeitos da temperatura na fotossíntese, em especial os aspectos difusivo e bioquímico.

Em condições não limitantes de água e nutrientes, temperaturas mais elevadas induzem maior atividade metabólica, sendo a respiração um dos processos-chave

beneficiados por essa alteração ambiental. Assim, as plantas crescem e se desenvolvem mais rapidamente em regiões quentes, à custa do consumo de fotoassimilados e/ou da hidrólise de carboidratos mais complexos (amido) armazenados na planta. O raciocínio inverso também é verdadeiro, ou seja, plantas em ambientes com temperatura mais amena têm menor velocidade de crescimento em relação a plantas crescidas em ambientes quentes devido à menor atividade metabólica.

Uma vez que as espécies de citros são plantas sempre-verdes, i.e., a síntese de carboidratos ocorre durante todo o ciclo da planta, há acúmulo de reservas foliares quando o metabolismo (consumo) de uma planta sadia é reduzido. Alguns autores têm sugerido que altas concentrações de carboidratos foliares causam redução da atividade fotossintética em laranjeiras (IGLESIAS et al., 2002), podendo ser motivada por mecanismos que comprometem desde a expressão gênica até a difusão de gases no interior da folha (AZCÓN-BIETO, 1983; FOYER, 1988; GOLDSCHMIDT & HUBER, 1992; KOCH, 1996; MCCORMICK et al., 2008; NAFZIGER & KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000; PAUL & PELLNY, 2003).

Todavia, há registro de que a regulação da fotossíntese pelo conteúdo de reservas é baseada na dinâmica de carboidratos foliares (consumo e acúmulo) e não pela concentração absoluta de açúcares (RIBEIRO & MACHADO, 2007; RIBEIRO et al., 2005b). A ocorrência desse tipo de interação entre o metabolismo fotossintético e o de carboidratos é plausível, vez que maiores valores de fotossíntese e de conteúdo de carboidratos foliares são observados simultaneamente em laranjeiras no período de primavera e verão em clima subtropical (RIBEIRO, 2006; RIBEIRO & MACHADO, 2007; RIBEIRO et al., 2005b; 2009a,b).

Em analogia, essa dissertação aborda a hipótese que laranjeiras crescidas em ambientes com temperatura mais elevada apresentam maior atividade metabólica, o que culmina em maior crescimento e maior translocação de fotoassimilados. Essa maior dinâmica de fotoassimilados por sua vez estimula a atividade fotossintética e assim plantas em ambientes mais quentes apresentam maior ganho diário de carbono em relação a plantas em ambientes com temperatura mais amena. O objetivo dessa pesquisa foi testar a hipótese apresentada, realizando avaliações de trocas gasosas, da fluorescência da clorofila, do potencial da água na folha, do conteúdo de carboidratos, de pigmentos fotossintéticos e de produção de biomassa em mudas de laranjeiras cultivadas em câmara de crescimento nos regimes de temperatura (dia/noite) de 30/20 °C e 25/20 °C.

Excluindo-se os aspectos relacionados à disponibilidade hídrica e de nutrientes, a comprovação da hipótese desse estudo seria a explicação para o maior crescimento de laranjeiras em ambientes com temperatura do ar acima da considerada ótima para os citros (25 a 30 °C). O conhecimento de como o ambiente modifica a fisiologia da planta é essencial na atual conjuntura da citricultura, em que pomares com baixa produtividade têm sido substituídos por outros cultivos aparentemente mais rentáveis e novos plantios têm sido efetuados em regiões com temperaturas mais amenas (IEA, 2009).

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A citricultura paulista e as características climáticas das regiões de cultivo

Uma vez que o cultivo e a produção de plantas cítricas ocorrem em grande extensão do território paulista, pode-se inferir que as plantas estão sujeitas a ambientes com diferentes características climáticas (ROLIM et al., 2007). Esses tipos climáticos afetarão o desenvolvimento dos citros, quando se espera que a principal consequência seja alteração no crescimento e na produtividade dos pomares (DAVIES & ALBRIGO, 1994; REUTHER, 1973). Segundo ORTOLANI & CAMARGO (1987), o clima interfere de forma marcante na agricultura, sendo responsável por 60 a 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 et al., 1991). ROLIM et al. (2007) reportam a existência de 20 tipos climáticos, com predominância dos grupos C2 e C1 (subúmido e subúmido seco, respectivamente) e B1 e B2 (úmido) (VIANELLO & ALVES, 2000). Nas áreas Central e Norte do Estado de São Paulo, existe em geral 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. Na região Sul do Estado, a deficiência hídrica é pequena ou nula e a temperatura do ar é amena (RIBEIRO et al., 2006a).

Devido em grande parte à produção paulista, o país ocupa posição de destaque internacional na produção de citros, sendo responsável por aproximadamente 35 % da produção de laranjas frescas (1º colocado) e por 54 % da produção e 83 % da

exportação de suco concentrado de laranja (1º colocado) no mundo (FNP CONSULTORIA & COMÉRCIO, 2006). O Estado de São Paulo produziu em 2007 mais de 365 milhões de caixas de laranja (40,8 kg por caixa), provenientes de mais de 183 milhões de plantas espalhadas por todo parque citrícola (IEA, 2009).

Mesmo com os sérios entraves fitossanitários e a baixa remuneração do produtor nos últimos anos, algumas áreas do Estado de São Paulo têm apresentado plantios significativos. Na região centro-sul do Estado, Botucatu vem se destacando com relação à área em produção. Em 2000, havia apenas 950000 laranjeiras em produção. Após 6 anos esse número quase quadruplicou, chegando a 3,5 milhões de plantas em produção e mais 2,3 milhões de laranjeiras recém plantadas (IEA, 2009).

É importante considerar que a reposição de plantas e os novos plantios são aspectos fundamentais para a sustentabilidade e a prosperidade da citricultura paulista. Entretanto, a expansão do parque citrícola deve ser realizada considerando a potencial influência do ambiente, em especial temperatura e disponibilidade de água, na fisiologia das plantas, o que pode afetar o padrão de crescimento e a produção dos pomares cítricos.

YELENOSKY (1991) cita que o lento progresso no entendimento das respostas fisiológicas dos citros ao ambiente, pode levar a grande perda econômica no futuro, quando novos desafios surgirão para a citricultura. O aquecimento global seria um exemplo discutível de fator ambiental que poderia influenciar a citricultura, sendo os efeitos possivelmente dependentes da espécie e cultivar, da fase fenológica, da combinação copa e porta-enxerto e da região de cultivo.

2.2 Influência da temperatura no crescimento vegetativo

O gênero *Citrus* (família Rutaceae) compreende um grande número de espécies, tais como laranjeiras, tangerineiras, limoeiros e limeiras (PIO et al., 2005). O cultivo dessas espécies é comercialmente bem sucedido em áreas de clima subtropical e tropical (RIBEIRO & MACHADO, 2007), podendo também ser encontradas em regiões com clima mais extremo em termos de temperatura (VESTE et al., 2000).

Dentre as variáveis ambientais, a temperatura é um importante fator de regulação do crescimento das plantas superiores. Nas espécies cítricas, temperaturas do ar abaixo de 13 °C reduzem consideravelmente o metabolismo das plantas (SPIEGEL-ROY & GOLDSCHMIDT, 1996), ao passo que em temperaturas acima de 12 °C os

citros apresentam aumento progressivo da atividade metabólica, atingindo o máximo crescimento entre 24 e 31 °C (KHAIRI & HALL, 1976a; REUTHER, 1977).

RAMOS et al. (2009) verificaram que as plantas crescidas em clima subtropical apresentam três fluxos de crescimento, sendo o aumento da temperatura do ar e a maior disponibilidade hídrica importantes fatores. Em condição de verão (com temperatura do ar variando entre 19,7 e 29,7 °C), o crescimento vegetativo dos ramos de laranjeiras foi mais vigoroso, chegando a 1,0 cm d⁻¹ (RAMOS et al., 2009). Em condições controladas, KHAIRI & HALL (1976a) também observaram maior crescimento da parte aérea, assim como maior acúmulo de biomassa foliar em plantas condicionadas a temperaturas mais elevadas.

Em pomeleiros cultivados em diferentes regimes térmicos, com temperatura diurna variando entre 20 e 25 °C e noturna entre 10 e 20 °C, SUSANTO et al. (1992) observaram maior crescimento vegetativo da parte aérea, tamanho de folhas e fixação de frutos em plantas submetidas a temperatura diurna de 25 °C. Nessas condições, os frutos ainda tinham elevado conteúdo de sólidos solúveis. Desde que as plantas não apresentaram diferenças em termos nutricionais e nem dos conteúdos de clorofila e carboidratos nas folhas novas quando comparados os regimes térmicos (SUSANTO et al., 1992), o motivo pelo o qual as plantas apresentaram maior crescimento no regime de maior temperatura permaneceu obscuro.

As plantas do gênero *Citrus* são espécies sempre verdes e com metabolismo fotossintético do tipo C₃, cuja enzima responsável pela fixação de CO₂ possui atividade carboxilase e oxigenase. Portanto, espera-se que plantas que crescem em ambientes com períodos freqüentes de temperatura do ar superior a 30 °C (especialmente na primavera-verão) apresentem menor eficiência fotossintética quando comparadas a plantas que crescem em ambientes mais amenos, com temperatura inferior a 30 °C (RIBEIRO et al., 2004a).

Entretanto, maiores valores de fotossíntese e maior acúmulo de massa seca têm sido observados em condições mais quentes, em temperatura superior a 30 °C (KHAIRI & HALL, 1976b; RIBEIRO et al., 2004a; 2009a,b). Esse fato está em oposição ao esperado quando se considera apenas a interação da temperatura com os processos fotossintéticos, em especial a difusão de CO₂ até os sítios de carboxilação e as reações bioquímicas de fixação do CO₂.

A temperatura é um importante fator ecológico que determina a distribuição natural e a produtividade das plantas. Esse fator tem sido estudado freqüentemente para

tentar elucidar os efeitos na fisiologia das plantas. Entretanto, a maior parte dos estudos desenvolvidos tem focado as respostas em curto prazo das plantas a condições extremas de temperatura, tais como os estresses induzidos pelo frio ou pela alta temperatura (AHRENS & INGRAM, 1988; GUO et al., 2006; VU & YELENOSKY, 1987; VU et al., 2002). Assim, o comportamento fisiológico das plantas em resposta a mudanças na temperatura de crescimento dentro de uma faixa ótima tem sido pouco estudado.

2.3 Influência da temperatura na fotossíntese de laranjeiras

A temperatura pode limitar diretamente a atividade fotossintética dos citros através de alterações nas reações fotoquímicas e bioquímicas e na disponibilidade de CO₂, reduzindo a produção de ATP e NADPH e causando decréscimo da fixação de CO₂ em moléculas de glicose (GUO et al., 2006; RIBEIRO et al., 2003; 2004a; 2006b). Nas regiões de cultivo de citros no Estado de São Paulo, eventos com baixas temperaturas capazes de interferir significativamente no processo fotossintético são menos freqüentes, em especial se considerarmos a região norte do Estado. Logo, é mais provável que a alta temperatura influencie mais freqüentemente a fotossíntese das laranjeiras nos pomares paulistas, sendo esse aspecto tratado a seguir.

A atividade fotoquímica pode ser limitada diretamente pela alta temperatura devido à inativação do fotossistema II e à desorganização estrutural dos tilacóides, ou indiretamente por redução da atividade do ciclo de Calvin-Benson (BAKER & ROSENQVIST, 2004; SCHREIBER & BILGER, 1987). Embora apresentem considerável capacidade de aclimação fotoquímica a condições de alta temperatura (VESTE et al., 2000), os citros apresentam redução da eficiência fotoquímica, sendo a intensidade do decréscimo regulada pela temperatura de crescimento das plantas (RIBEIRO et al., 2004a; 2006b).

Em laranjeiras submetidas a estresse térmico (38 °C), GUO et al. (2006) verificaram reduções significativas na fotossíntese líquida, que foi acompanhada por aumento no coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência e por decréscimos na eficiência quântica da assimilação de CO₂, na eficiência quântica potencial do fotossistema II e no coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência. Importante considerar que temperaturas foliares superiores a 40 °C são observadas nas regiões expostas da copa de laranjeiras mesmo em áreas de cultivo com temperatura do ar amena, i.e., na região central do Estado de São Paulo (RIBEIRO et al., 2005a; 2006a).

A fotossíntese dos citros também é condicionada pela atividade carboxilase da enzima Rubisco, que com o aumento da temperatura tende a ser desfavorecida quando comparada à oxigenase (BERRY & BJÖRKMAN, 1980; HÄLLGREN et al., 1991). Em altas temperaturas, a razão entre as solubilidades do dióxido de carbono e do oxigênio (CO_2/O_2) diminui devido ao maior decréscimo na solubilidade do primeiro gás (BERRY & BJÖRKMAN, 1980; JORDAN & OGREN, 1984). A alta temperatura afeta a fotossíntese ainda pelo aumento na resistência do mesófilo foliar ao movimento do CO_2 (KHAIRI & HALL, 1976b; VU, 1999), também favorecendo a atividade oxigenase da Rubisco (BERRY & BJÖRKMAN, 1980).

A difusão de CO_2 da atmosfera para o mesófilo foliar é outro aspecto que regula a atividade fotossintética dos citros. Em ambientes ou períodos quentes, as plantas apresentam menor condutância estomática, o que pode ocasionar menor disponibilidade de substrato (CO_2) para as reações de carboxilação (JONES, 1998). A menor abertura estomática nesse caso é um mecanismo para evitar desidratação excessiva das plantas, ocorrendo mesmo em solos com boa disponibilidade hídrica (MACHADO et al., 2002; RIBEIRO & MACHADO, 2007; RIBEIRO et al., 2009a,b).

Ainda em relação à temperatura, pode-se fazer distinção entre a temperatura instantânea e a temperatura de crescimento. Em espécies perenes, há relatos de aclimação do metabolismo fotossintético às diferentes condições climáticas típicas de cada estação do ano, sendo observadas alterações na temperatura ótima para a fotossíntese (BERRY & BJÖRKMAN, 1980). Alguns estudos têm evidenciado o efeito do habitat de crescimento na resposta fotoquímica à alta temperatura (SMILLIE & NOTT, 1979; RIBEIRO et al., 2004a; 2006b). 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).

Os citros apresentam capacidade de aclimação da fotossíntese quando transferidos para condições em que a temperatura de crescimento é maior (RIBEIRO et al., 2004a; 2006b). Embora a variação na temperatura de crescimento não altere a temperatura ótima para a fotossíntese dos citros, o valor absoluto de assimilação de CO_2 medido a 25 °C foi estimulado em duas vezes com um aumento de 5 °C no regime de temperatura (RIBEIRO et al., 2004a). De fato, alguns estudos têm demonstrado que a temperatura ótima para as trocas gasosas em espécies cítricas varia entre 25 e 30 °C, sendo observado nessas condições maior abertura estomática, maior eficiência

fotoquímica e bioquímica da fotossíntese (KHAIRI & HALL, 1976b; MACHADO et al., 2005; RIBEIRO et al., 2004a; VU, 1999).

2.4 Relação fonte-dreno: dinâmica de carboidratos e fotossíntese

Em espécies perenes como o caso dos citros, uma quantidade significativa de reservas é direcionada para a manutenção e o crescimento das plantas, devendo também haver reservas suficientes para reduzir os efeitos da variação sazonal do suprimento de energia no metabolismo da planta (GOLDSCHMIDT, 1997; SYVERTSEN & LLOYD, 1994). Temperaturas amenas e baixa disponibilidade hídrica são situações em que as plantas diminuem o metabolismo e assim consomem menos reservas (DAVENPORT, 1990; SYVERTSEN & LLOYD, 1994). Logo, espera-se que haja aumento da concentração de carboidratos de reserva como uma consequência mais da diminuição da força de dreno do que aumento na oferta.

O carbono fixado pela fotossíntese é direcionado para a síntese de amido no cloroplasto ou sacarose no citoplasma celular (DICKSON, 1991), sendo a primeira via preferencialmente acionada quando as plantas apresentam crescimento reduzido ou não estão na fase reprodutiva (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 (hidrolisado a glicose) quando a fotossíntese for incapaz de suprir a demanda por energia durante o crescimento vegetativo ou mesmo na fase reprodutiva (floração e frutificação) das plantas.

Plantas adultas de citros apresentam considerável acúmulo de amido nos tecidos vegetais, sendo armazenado em grandes quantidades nas raízes (GOLDSCHMIDT & GOLOMB, 1982). O acúmulo nesse órgão é dependente da demanda e ocorre em situações nas quais há redução ou paralisação do crescimento vegetativo ou ausência de frutos (SHIMIZU et al., 1978). De fato, órgãos em crescimento ativo são fortes drenos de carboidratos em citros (GOLDSCHMIDT, 1997), que chegam a acumular em um ano de baixa produção de frutos (baixa demanda) ao redor de 18 e 12 % de amido nas raízes e folhas, respectivamente (GOLDSCHMIDT & GOLOMB, 1982). Considerando a relação entre o sistema radicular e a parte aérea, sabe-se da existência da inibição do crescimento das raízes devido ao desenvolvimento da copa dos citros, sendo essa uma

das facetas da competição por fotoassimilados nesse gênero (BEVINGTON & CASTLE, 1985).

Embora o acúmulo de reservas seja desejável para manter a produção de frutos e o crescimento das plantas, o aumento da concentração de reservas foliares inibe a fotossíntese em algumas espécies cultivadas. A inibição da fotossíntese pelo acúmulo de carboidratos pode ocorrer pelo decréscimo da reciclagem de fósforo entre o citoplasma e o estroma (FOYER, 1988), pelo decréscimo no consumo ou na produção de ATP e NADPH e menor regeneração de ribulose-1,5-bisfosfato (AZCÓN-BIETO, 1983), pelo decréscimo na expressão de genes relacionados à fotossíntese (KOCH, 1996; PAUL & PELLNY, 2003), pelo fechamento estomático (GOLDSCHMIDT & HUBER, 1992; NAKANO et al., 2000) e/ou pelo aumento da resistência à difusão de CO₂ nas células do mesófilo foliar (NAFZIGER & KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000).

Quando considerada a questão fonte-dreno, há algumas evidências da inibição e/ou estimulação da fotossíntese pelo metabolismo de carboidratos: (i) o efeito estimulante da fotossíntese quando há presença de frutos (SYVERTSEN et al., 2003); (ii) o aumento da evolução de O₂ fotossintético quando discos foliares são submetidos a períodos de escuro para consumo de reservas foliares (DAMATTA et al., 1997; RIBEIRO et al., 2004b); e (iii) o decréscimo da fotossíntese quando discos foliares são supridos com açúcares (FOYER, 1988).

A inibição da fotossíntese foi relacionada ao aumento da concentração de açúcares solúveis em plantas de trigo, embora as folhas tenham apresentado acúmulo de amido (AZCÓN-BIETO, 1983), e de hexoses em plantas de cana-de-açúcar (MCCORMICK et al., 2008). QUILOT et al. (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 de um determinado tipo de carboidrato ou molécula envolvida no metabolismo de açúcares, sendo um tipo de regulação variável entre espécies (GOLDSCHMIDT & HUBER, 1992; KOCH, 1996).

Segundo ROLLAND et al. (2006), os conteúdos de sacarose, glicose e frutose têm papel central na regulação da atividade das folhas, os órgãos fonte. Há relatos de que os produtos da degradação de sacarose (hexoses) regulam a fotossíntese e o desenvolvimento de folhas com alta atividade metabólica, chegando a reprimir a

expressão gênica de proteínas associadas à fotossíntese (KILB et al., 1995; KRAPP et al., 1991; MCCORMICK et al., 2008; PAULL & PELLNY, 2003; ROLLAND et al., 2006). De fato, a fotossíntese, a re-mobilização e a exportação de fotoassimilados parecem ser aumentadas em condição de baixo conteúdo de açúcar foliar, havendo alterações na expressão de genes relacionados ao metabolismo de carbono, ao armazenamento e à utilização de carboidratos (BLÄSING et al., 2005; KOCH, 1996; ROITSCH, 1999).

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. (2005b) demonstraram que a dinâmica diária de carboidratos em citros está mais relacionada à inibição da fotossíntese do que os valores absolutos de concentração de açúcares nas folhas. Essa hipótese foi aventada devido ao conteúdo de reservas e a atividade fotossintética de mudas de laranjeira ‘Valência’ serem maiores no verão quando comparado ao inverno (RIBEIRO et al. 2005b; 2009a,b) e pela exportação de fotoassimilados ser 5,5 vezes maior no verão (RIBEIRO et al., 2005b). Esse achado revelou que a regulação e a interação entre o metabolismo fotossintético e o de carboidratos é mais complexa e está possivelmente baseada na dinâmica de consumo e acúmulo de reservas nos tecidos foliares (RIBEIRO & MACHADO, 2007).

A dinâmica de carboidratos está intimamente ligada ao crescimento das plantas (DICKSON, 1991; GIFFORD et al., 1984) e o aumento da capacidade fotossintética tem sido relacionado ao aumento do crescimento vegetativo em citros (IDEO & KIMBALL, 1994). Em recente revisão, KRUGER & VOLIN (2006) reafirmaram a relação existente entre a taxa de crescimento relativo e a fotossíntese foliar, devendo-se considerar a quantidade diária de CO₂ fixado por toda a planta para explicar variações no crescimento.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material vegetal

Mudas de laranjeira ‘Valência’ [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] enxertada em limoeiro ‘Cravo’ (*Citrus limonia* Osbeck) foram cultivadas em sacolas plásticas (1,5 L) contendo substrato orgânico comercial a base de casca de pinus (Multicitrus, Terra do Paraíso Ltda., Brasil). Antes do início dos tratamentos térmicos, as mudas foram mantidas em casa-de-vegetação onde a temperatura do ar variou entre 17,6 e 34,8 °C.

As plantas foram adubadas e irrigadas frequentemente. A nutrição das plantas foi realizada utilizando-se duas soluções estoques (A e B). A solução A foi preparada com 400 g de nitrato de cálcio, 166 g de nitrato de magnésio, 0,9 g de sulfato de manganês, 0,53 g de sulfato de zinco, 7,7 g de ferro-EDTA e 27,9 mL de cobre-EDTA em 5 L de água destilada. Já para o preparo da solução B, procedeu-se a mistura de 180 g de nitrato de potássio, 40 g de MAP, 60 g de sulfato de potássio e 5 mL de molibdato de sódio também em 5 L de água destilada. A partir das soluções estoques A e B, era preparada a solução C contendo 100 mL da solução A e 100 mL da solução B misturados a 800 mL de água destilada. As mudas foram fertirrigadas com 200 mL da solução C a cada dois dias.

3.2 Condições de crescimento

Mudas apresentando porte e condição fisiológica similar (Tabela 1) foram selecionadas e transferidas da casa-de-vegetação para uma câmara de crescimento modelo PGR15 (Convicon, Canadá), onde permaneceram por 30 dias (Figura 1). As plantas foram submetidas a dois regimes de temperatura de crescimento (dia/noite): 25/20 e 30/20 °C. Esses regimes não foram estudados de forma simultânea, havendo um intervalo aproximado de 70 dias entre eles. Importante considerar que as mudas foram obtidas de tal forma que fossem similares no momento da imposição dos dois regimes térmicos (Tabela 1).

Tabela 1 – Características biométricas e assimilação de CO₂ das mudas de laranja avaliadas no início dos tratamentos térmicos.

| Variáveis* | Regime térmico | |
|--|----------------|--------------|
| | 25/20°C | 30/20°C |
| Número de folhas | 10,25 ± 0,96 | 10,25 ± 0,50 |
| Número de brotações | 3 | 3 |
| Comprimento das brotações (cm) | 1,13 ± 0,63 | 3,09 ± 0,54 |
| Massa seca das folhas (g) | 4,12 ± 0,40 | 4,47 ± 0,53 |
| Massa seca do caule (g) | 10,19 ± 1,20 | 13,31 ± 1,80 |
| Massa seca da raiz (g) | 15,12 ± 0,41 | 17,15 ± 2,27 |
| Altura das plantas (cm) | 44,67 ± 1,33 | 46,73 ± 0,67 |
| Diâmetro do caule (cm) | 0,72 ± 0,04 | 0,81 ± 0,05 |
| Assimilação de CO ₂ (μmol m ⁻² s ⁻¹)** | 11,35 ± 0,99 | 11,11 ± 1,49 |

*Detalhes sobre os métodos empregados são descritos no item 3. Valores médios de quatro repetições. **Medidas realizadas no 1º dia após a imposição dos regimes térmicos.

Excetuando-se a temperatura, as demais condições ambientais na câmara de crescimento foram mantidas constantes: radiação fotossinteticamente ativa (Q) de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; déficit de pressão de vapor do ar (DPV) abaixo de 1,4 kPa; e fotoperíodo de 12 h (7:00 as 19:00 h). O fotoperíodo, Q e DPV foram controlados pelo processador da câmara de crescimento, sendo Q e DPV mantidos em valores que não limitavam a fotossíntese das laranjeiras (MACHADO et al., 2005; RIBEIRO & MACHADO, 2007). A temperatura do substrato (T_s) foi monitorada ao longo do experimento, sendo o equilíbrio entre a temperatura do ar e do solo alcançado rapidamente na câmara de crescimento.

No início dos tratamentos as plantas tinham aproximadamente sete meses de idade e apresentavam visível vigor vegetativo. Plantas com três brotações, apresentando aproximadamente 2 cm de comprimento, foram selecionadas (Figura 1c). Dois tipos de folhas foram considerados nas avaliações: aquelas formadas em período anterior ao experimento (maduras, Figura 1c) e aquelas formadas durante o tratamento térmico, denominadas de jovens (Figura 1d).



Figura 1 – Mudas de laranja ‘Valência’ enxertadas em limoeiro ‘Cravo’ utilizadas no experimento: aspecto geral das mudas em casa-de-vegetação (a); disposição das mudas no interior da câmara de crescimento (b); detalhe evidenciando a presença das brotações (c); e imagem das brotações já desenvolvidas (d). As setas brancas indicam as folhas maduras no início do tratamento térmico (c) e jovens ao término do tratamento térmico (d) utilizadas nas avaliações fisiológicas.

3.3 Avaliações fisiológicas

3.3.1 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila

As trocas gasosas foram avaliadas com um analisador de gases por infravermelho modelo Li-6400F (Licor, EUA). As variáveis estudadas foram: assimilação líquida de CO₂ (P_N , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); e a concentração intercelular de CO₂ (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$). A respiração no escuro (R , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) também foi avaliada nas mesmas folhas, no início e final do fotoperíodo. O aparelho registrou a diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV_L , kPa) e a temperatura foliar (T_F , °C). As medidas foram conduzidas com concentração de CO₂ no ar constante ($380 \mu\text{mol mol}^{-1}$) e sob Q de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, controlados respectivamente pelo misturador de gases e pela fonte de luz do Li-6400F. As medidas foram registradas quando o coeficiente de variação (CV) total foi inferior a 0,5 %.

As trocas gasosas foram avaliadas em T_F de 25 °C (temperatura ótima para a fotossíntese – RIBEIRO et al., 2004a) em ambos os regimes de temperatura, sendo essa variável controlada pela variação da temperatura da câmara de medida do Li-6400F. Adotou-se esse procedimento para que quaisquer variações nas trocas gasosas fossem decorrentes apenas de mudanças no regime de temperatura de crescimento.

Assimilação diurna de CO₂ (P_{NI}) foi calculada a partir da integração da assimilação de CO₂ ao longo do 30º dia após a imposição dos tratamentos. Com os dados de P_{NI} e a área foliar (avaliação descrita no item 3.4.2), determinou-se a assimilação diurna total de CO₂ das plantas (P_{NT}) através da equação:

$$P_{NT} = (AF_{FV} * P_{NI FV}) + (AF_{FN} * P_{NI FN})$$

onde: P_{NT} = assimilação diurna total de CO₂ (mmol d^{-1}); AF_{FV} = área foliar parcial considerando apenas as folhas maduras (m^2); AF_{FN} = área foliar parcial considerando apenas as folhas jovens (m^2); $P_{NI FV}$ = assimilação diurna de CO₂ considerando as folhas maduras ($\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$); e $P_{NI FN}$ = assimilação diurna de CO₂ considerando as folhas jovens ($\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$).

Medidas da emissão de fluorescência da clorofila *a* foram realizadas com um fluorômetro modulado (6400-40 LCF) integrado ao Li-6400F. As folhas previamente adaptadas ao escuro por 30 min para a determinação da fluorescência mínima (F_O). Em seguida, um pulso de luz saturante foi aplicado para a determinação da fluorescência máxima (F_M) emitida pelas folhas adaptadas ao escuro. A partir dos valores de F_O e F_M foi calculada a fluorescência variável no escuro ($F_V = F_M - F_O$), sendo possível a obtenção da variável eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_V/F_M) (VAN KOOTEN & SNEL, 1990).

As avaliações foram realizadas no 30º dia após a imposição do regime térmico, nas folhas maduras e jovens (Figura 1c,d), ambas saudáveis e completamente expandidas. As medidas da dinâmica diurna de trocas gasosas foram realizadas em intervalos de 1,5 h após o início do fotoperíodo (7:00 h) e as medidas de fluorescência da clorofila foram efetuadas às 7:00, 15:00 e 19:00 h.

3.3.2 Potencial da água na folha

O potencial da água nas folhas (Ψ_w) foi medido com uma câmara de pressão tipo Scholander (SoilMoisture Equip. Corp., Santa Barbara, EUA) em folhas localizadas próximas às utilizadas nas medidas de trocas gasosas. As mesmas foram envolvidas em filme plástico antes de serem destacadas, evitando possível desidratação. As medidas foram realizadas às 7:00, 15:00 e 19:00 h.

3.3.3 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos

Determinações dos conteúdos de clorofila *a* e *b* e carotenóides ($x+c$) foram feitas em discos foliares (10 cm²). Os discos (massa fresca) foram macerados com a adição de 5 mL de acetona (80 %, v/v), mantendo-se o cadinho resfriado e em ambiente escurecido. Após centrifugação e correção do volume inicial, a absorbância das amostras foi avaliada em espectrofotômetro a 470, 646 e 663 nm. Os cálculos da concentração de pigmentos foram realizados conforme LICHTENTHALER & WELLBURN (1983) e LICHTENTHALER (1987).

3.3.4 Conteúdo de carboidratos nas folhas, caules e raízes

A quantificação de carboidratos foi realizada em amostras de massa seca obtidas de folhas (maduras e jovens), caules e raízes coletadas no início da manhã do 31º dia após a imposição dos tratamentos, quando as plantas foram avaliadas em relação à partição de massa seca (item 3.4.1). As amostras de folhas foram coletadas em um intervalo de 24 h, as 7:00 h de dois dias consecutivos (30 e 31º dias de tratamento), com o intuito de avaliar a dinâmica diária dos carboidratos foliares.

As folhas coletadas foram similares em idade e posição no dossel àquelas avaliadas em relação às trocas gasosas. Assim como as folhas, amostras de caule e raízes (diâmetro *ca.* 7 mm) também foram coletadas e imediatamente resfriadas em gelo seco, sendo posteriormente secas em estufa de circulação forçada a 60 °C até atingir massa constante. As amostras foram então maceradas em cadinho e armazenadas em vidros tipo âmbar hermeticamente fechados até que as análises de carboidratos fossem realizadas.

Nas determinações do conteúdo de carboidratos (mg g^{-1}) foram considerados os açúcares solúveis (*AS*), sacarose (*Sac*), amido (*AM*) e açúcares totais (*AT*), sendo *AT* determinado indiretamente ($AT=AS+AM$). As frações de *AS* e *Sac* foram determinadas em amostras de aproximadamente 75 mg de massa seca (*MS*) e as frações de *AM* em amostras de 10 mg. Os açúcares solúveis (*AS* e *Sac*) foram extraídos utilizando-se uma solução de metanol:clorofórmio:água (12:5:3), segundo BIELESK & TUNNER (1966). Após a extração e concentração das soluções, procedeu-se a quantificação de *AS* pelo método de DUBOIS et al. (1956) e do conteúdo de sacarose pelo método proposto por VAN HANDEL (1968). O preparo das amostras e a determinação enzimática do conteúdo de *AM* seguiram os procedimentos descritos por AMARAL et al. (2007).

3.3.5 Exportação de fotoassimilados foliares

No 30º dia de tratamento foram coletadas amostras de folhas ao amanhecer (as 7:00 h). Outra coleta de tecido foliar foi realizada ao amanhecer do dia seguinte, ou seja, 24 h após a primeira coleta (31º dia). Quantificações de *AS* e *AM* foram realizadas nesses tecidos foliares, permitindo o cálculo de *AT* num intervalo de 24 h (AT_D).

A exportação de fotoassimilados (*EF*) foi estimada utilizando-se AT_D e a quantidade total de CO_2 assimilado ao longo do período diurno (*FI*), sendo:

$$EF = (AT_D + FI) - AT_{D+1}$$

onde: EF = exportação de fotoassimilados ($\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}$); AT_D = conteúdo total de açúcares ao amanhecer do dia D ($\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}$); AT_{D+1} = conteúdo total de açúcares ao amanhecer do dia D+1 ($\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}$); FI = quantidade de CO_2 assimilado durante o dia D ($\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}$).

Os valores de FI foram obtidos pela integração da curva diurna de P_N , sendo os valores em $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2}$ multiplicados por 0,68 para obtenção de $\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}$ (KALT-TORRES et al., 1987). AT em g Glu (g MS)^{-1} foi transformado em g Glu m^{-2} considerando-se a massa foliar específica das laranjeiras (g MS m^{-2}). Os cálculos seguiram os mesmos procedimentos adotados por RIBEIRO et al. (2005b) e MACHADO et al. (2006).

3.4 Avaliações biométricas

3.4.1 Partição de massa seca

As frações folha (da brotação e total), caule e raiz de cada planta foram coletadas e desidratadas em estufa de circulação forçada a 60°C até a obtenção da massa seca constante. Em seguida, as amostras foram pesadas em balança eletrônica. As amostragens foram realizadas no início (1° dia) e ao término (31° dia) dos regimes térmicos, permitindo a avaliação da variação da massa seca de folhas (ΔMSF), caules (ΔMSC) e raízes (ΔMSR) em 30 dias.

3.4.2 Características morfológicas das plantas

Na data inicial e no 31° dia após o início dos tratamentos, a área foliar das brotações (AF_B) e total (AF_T) das plantas foi avaliada com um planímetro digital modelo Li-3000 (Licor, EUA), determinando-se a variação da área foliar (ΔAF) em 30 dias em cada regime térmico. Os incrementos no número de folhas (ΔNF), no comprimento total das brotações (ΔCB) e no diâmetro do caule (ΔDC) também foram avaliados, considerando as mesmas datas de amostragem. A área foliar específica (AFE) foi

determinada de maneira indireta a partir dos dados de massa seca das folhas e da área foliar ($AFE=AF/MSF$), sendo calculada para os tecidos foliares maduros e jovens (Figura 1c,d).

3.5 Delineamento estatístico e análise dos resultados

O delineamento experimental adotado foi em blocos casualizados (posição na câmara de crescimento), com quatro repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância ($p<0,07$) para avaliação do efeito dos regimes térmicos estudados.

4 RESULTADOS

4.1 Biometria

Após 30 dias, as variáveis comprimento de brotação (C_B), área foliar da brotação (AF_B) e massa seca das folhas da brotação (MSF_B) foram afetadas pelos regimes térmicos (Figura 2). Houve maior crescimento ($p<0,07$) em termos de ΔC_B , ΔAF_B e ΔMSF_B nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C, sendo observados incrementos de 41, 39 e 22 %, respectivamente, em relação ao regime de 25/20 °C.

O número de folhas (NF) e a área foliar total das plantas (AF_T) também foram afetados diferencialmente pelos regimes de temperatura estudados (Figura 3). Plantas crescidas em condição de temperatura mais amena (25/20 °C) apresentaram crescimento menos vigoroso ($p<0,07$) se comparadas às do tratamento 30/20 °C. Em média, as plantas submetidas ao regime de 25/20 °C apresentaram aumento em NF cerca de 38 % menor quando comparadas às plantas no regime de 30/20 °C. O mesmo foi constatado em relação a AF_T , porém com menor diferença (15 %) entre os regimes térmicos.

A biomassa das plantas ao término do estudo aumentou significativamente com o aumento da temperatura de crescimento. Laranjeiras crescidas em regime de 30/20 °C apresentaram maior incremento ($p<0,07$) na massa seca das folhas (+23 %) e de caule (+37 %) em relação às plantas no regime de 25/20 °C (Figura 4). Embora a massa seca das raízes não tenha sido afetada ($p>0,07$), houve maior acúmulo de biomassa nas

plantas submetidas ao regime de 30/20 °C, com incremento de massa seca total superior a 20 % em relação ao regime de 25/20 °C (Figura 4).

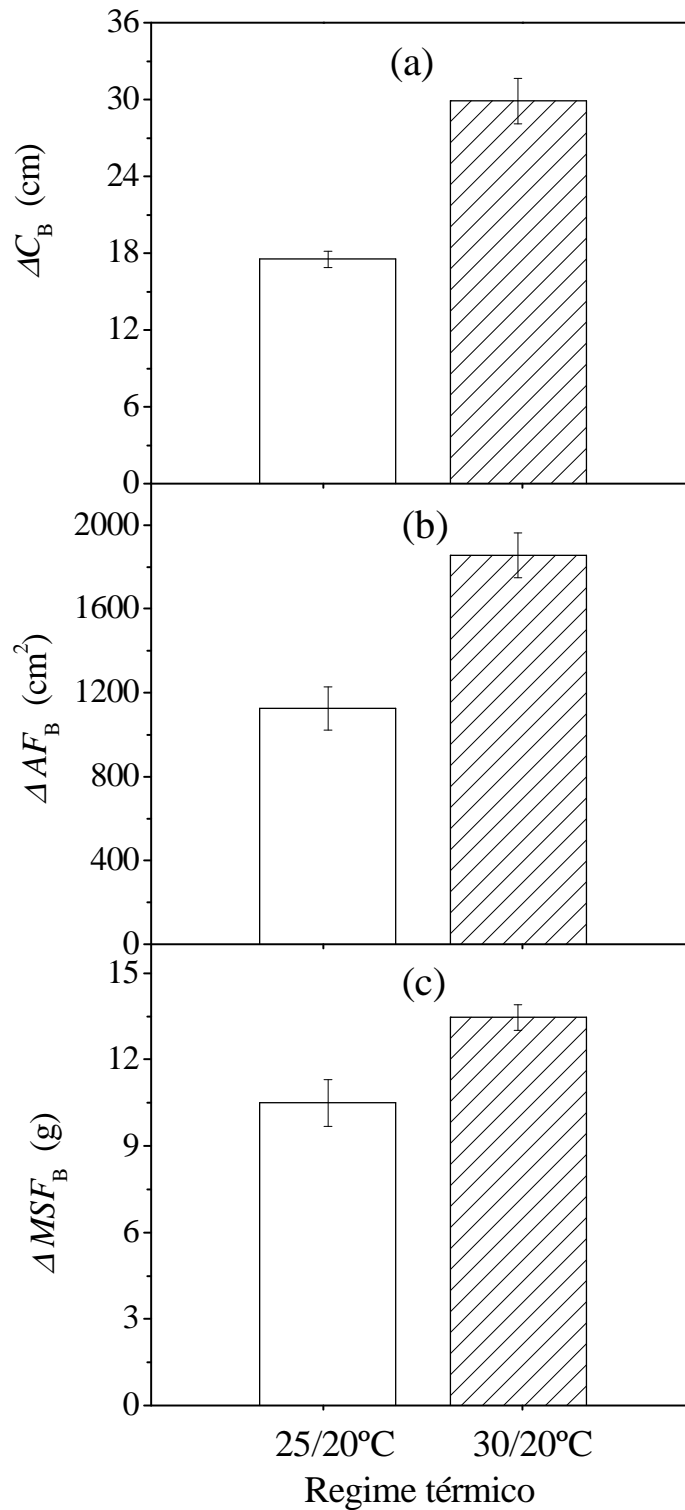


Figura 2 – Variação no comprimento (ΔC_B , em a), na área foliar (ΔAF_B , em b) e na massa seca das folhas (ΔMSF_B , em c) de brotações de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão.

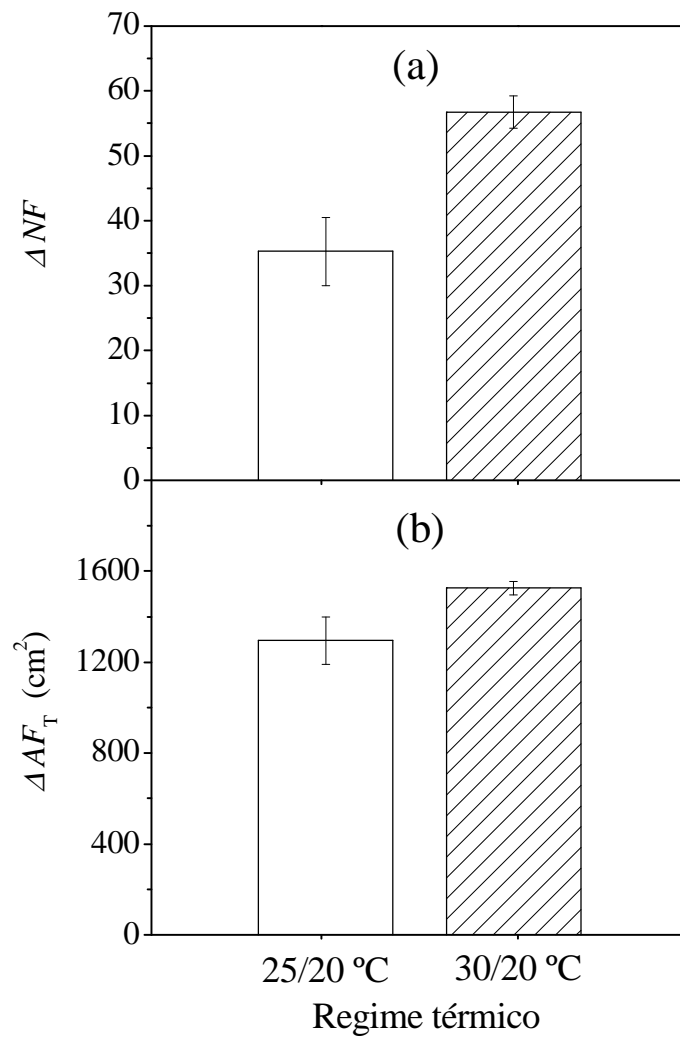


Figura 3 – Variação no número de folhas (ΔNF , em a) e na área foliar total (ΔAF_T em b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio ($n=4$) \pm desvio padrão.

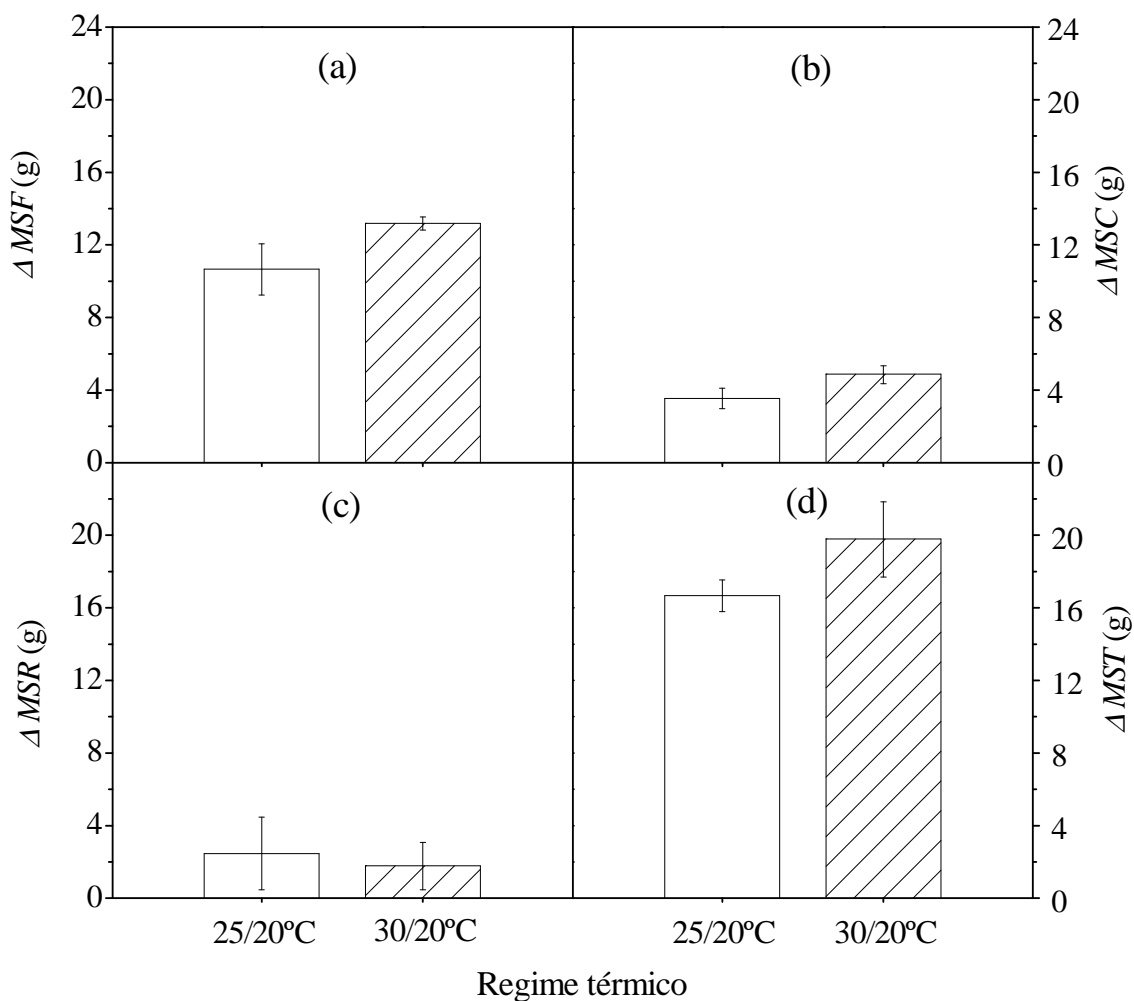


Figura 4 – Variação na massa seca das folhas (ΔMSF , em a), do caule (ΔMSC , em b), da raiz (ΔMSR , em c) e total (ΔMST , em d) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio ($n=4$) \pm desvio padrão.

A área foliar específica dos tecidos jovens (AFE_{FN}) foi maior ($p<0,07$) no regime de temperatura de 25/20 °C quando comparado ao tratamento térmico de 30/20 °C (Tabela 2). Por outro lado, a área foliar específica dos tecidos maduros (AFE_{FV}) foi semelhante ($p>0,07$) entre os tratamentos térmicos.

Tabela 2 – Área foliar específica dos tecidos jovens (AFE_{FN}) e maduros (AFE_{FM}) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite).

| Variável | Regime térmico (dia/noite)* | |
|------------------------------|-----------------------------|--------------|
| | 25/20 °C | 30/20 °C |
| AFE_{FN} ($m^2 kg^{-1}$) | 14,08±0,89 a | 11,38±0,52 b |
| AFE_{FV} ($m^2 kg^{-1}$) | 12,32±1,85 ^{ns} | 13,15±0,62 |

*Valores médios \pm os desvios padrão são apresentados. Letras distintas na linha indicam diferença significativa entre os regimes térmicos. ^{ns} indica diferença não significativa entre regimes térmicos.

4.2 Trocas gasosas

Sob condições ótimas de T_F (25 °C) e DPV_L (1,0 kPa \pm 0,2), medidas de trocas gasosas foram realizadas em tecidos maduros e recém formados (jovens) nas laranjeiras submetidas aos regimes térmicos estudados (Figura 5). Nos dois tecidos estudados (maduros e jovens) o mesmo padrão de variação diurna ocorreu, entretanto, com diferenças significativas nos valores absolutos.

Independente do regime térmico, os maiores valores de assimilação de CO_2 (P_N) foram registrados no período inicial do dia, entre 9:00 e 13:00 h (Figura 5a,b). Houve diminuição progressiva de P_N com o passar do dia, mesmo mantendo-se constante as condições ambientais.

O maior valor de P_N em tecidos maduros foi de 5,4 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ e em tecidos jovens foi de 10,8 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ (Figura 5a,b). Logo, os tecidos mais jovens apresentaram maior atividade fotossintética, realizando o dobro da assimilação de CO_2 quando comparados aos tecidos maduros. Em ambos os tipos de folha e no horário de máxima atividade fotossintética, P_N foi cerca de 25 % menor nas plantas crescidas no regime de 25/20 °C quando comparado ao regime de 30/20 °C (Figura 5a,b).

O padrão de variação da condutância estomática (g_s) foi similar ao de P_N , com maiores valores no início do dia e redução significativa no decorrer do período de avaliação (Figura 5c,d). Os maiores valores de g_s foram encontrados nas laranjeiras submetidas ao regime térmico de 30/20 °C, em ambos os tecidos detalhados no estudo.

De forma similar a P_N , g_s foi maior nos tecidos jovens chegando a valores máximos de $0,255 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 5d).

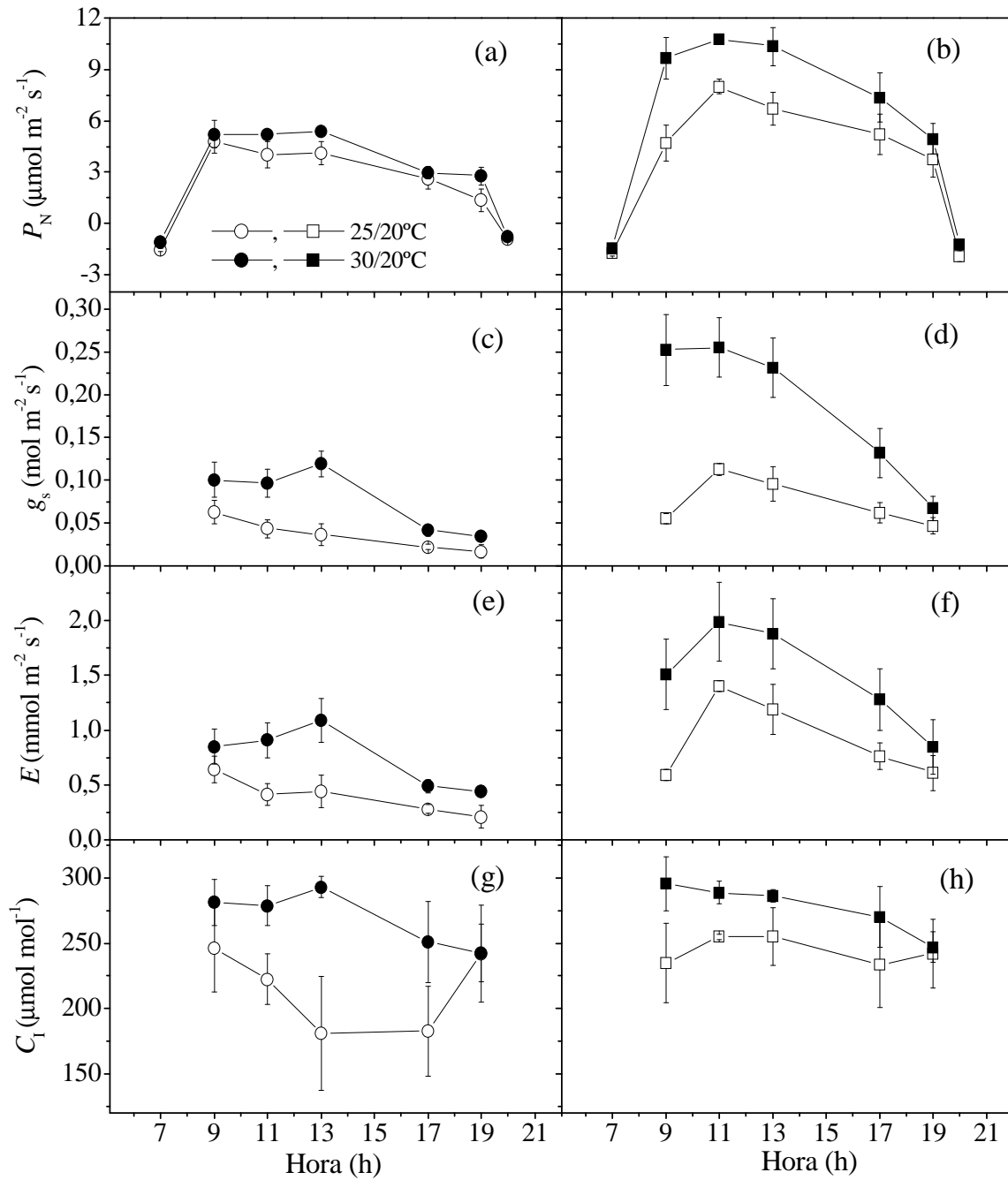


Figura 5 – Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N , em a,b), da condutância estomática (g_s , em c,d), da transpiração (E , em e,f) e da concentração intercelular de CO_2 (C_i , em g,h) em folhas maduras (a,c,e,g) e jovens (b,d,f,h) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada símbolo representa o valor médio ($n=4$) \pm desvio padrão.

A transpiração foliar (E) acompanhou g_s , com altos valores durante as três primeiras avaliações do dia e decréscimo progressivo com o decorrer do período (Figura

5e,f). De forma similar às variáveis anteriores, E foi maior nos tecidos mais jovens, os quais apresentaram o dobro da transpiração em relação às folhas maduras entre 11:00 e 13:00 h. Quando comparados os regimes térmicos, E também foi superior nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C. Nesse regime de temperatura as folhas jovens e maduras apresentaram valores máximos de E ao redor de 2,0 e 1,1 mmol m⁻² s⁻¹ respectivamente, representando aumentos de 0,5 e 2,4 vezes em relação ao regime de 25/20 °C.

A concentração de CO₂ nos espaços intercelulares (C_I) também foi afetada pelos regimes térmicos (Figura 5g,h). Nota-se considerável diferença em C_I das folhas maduras devido aos regimes térmicos, com as plantas no regime de 30/20 °C chegando a apresentar C_I cerca de 1,5 vez maior quando comparado ao regime de 25/20 °C. Quando comparados os tecidos no mesmo regime de temperatura, as diferenças entre folhas maduras e jovens não foram significativas ($p>0,07$).

A eficiência intrínseca do uso da água ($EIUA$) e a eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I) foram utilizadas para analisar a regulação da assimilação de CO₂ em relação à perda de vapor d'água ($EIUA$) e as reações bioquímicas da fotossíntese (P_N/C_I). Os maiores valores de $EIUA$ foram encontrados nas plantas submetidas ao regime de temperatura mais amena (25/20 °C), variando entre 80 e 120 μmol mol⁻¹ nas folhas maduras e entre 70 e 86 μmol mol⁻¹ nas folhas jovens (Figura 6a,b). No regime de 30/20 °C, observou-se um aumento progressivo de $EIUA$ a partir de 13:00 h, variando entre 45 e 76 μmol mol⁻¹ independentemente do tecido considerado (Figura 6a,b).

Aparentemente, a carboxilação não foi afetada ($p>0,07$) pelos regimes de temperatura em ambos os tipos de tecidos (Figura 6c,d). Mesmo com as condições ambientais constantes ao longo do dia, os maiores valores de P_N/C_I ocorreram no período inicial de avaliação. Os tecidos jovens apresentaram maior P_N/C_I em relação aos tecidos maduros, sendo em média 50 % menor nesses últimos.

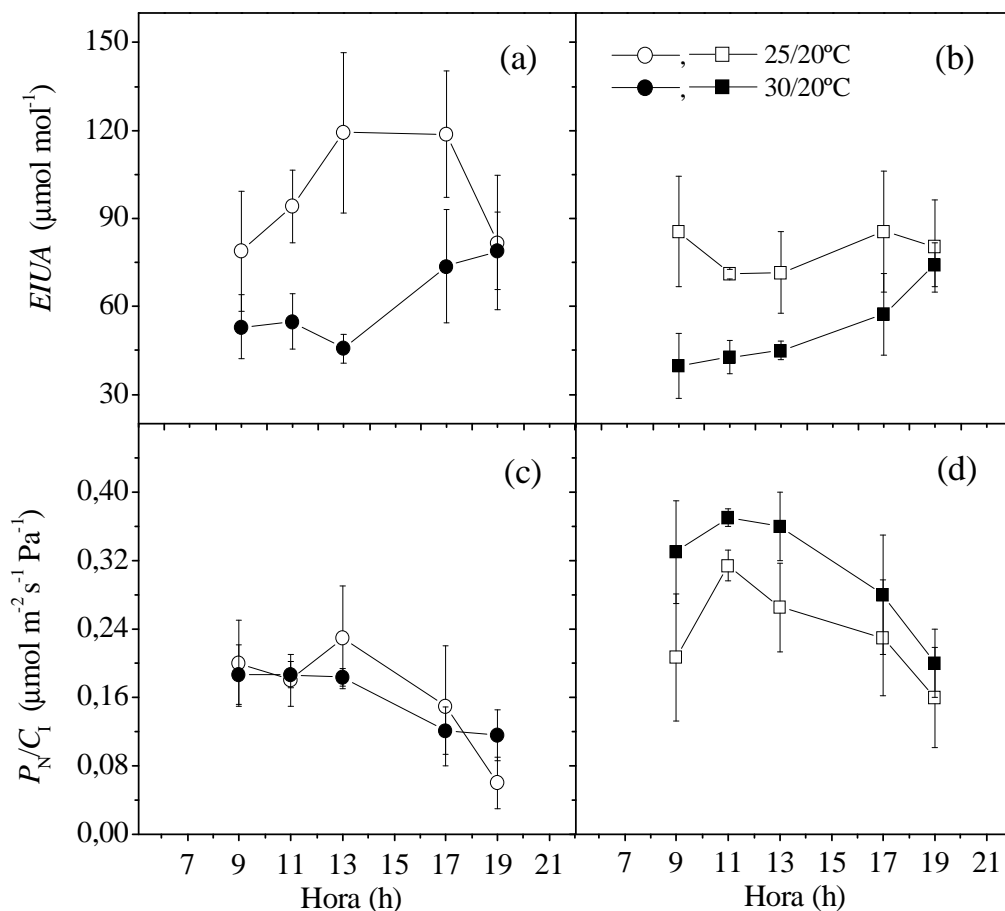


Figura 6 – Variação diurna da eficiência intrínseca do uso da água ($EIUA$, em a,b) e da eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_i , em c,d) em folhas maduras (a,c) e jovens (b,d) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada símbolo representa o valor médio ($n=4$) \pm desvio padrão.

4.3 Potencial da água na folha

Os maiores valores de potencial da água na folha (Ψ_w) foram observados no amanhecer e ao anoitecer, variando entre $-0,4$ e $-0,5$ MPa (Figura 7). Diferenças induzidas pelos regimes térmicos foram observadas apenas nas avaliações das 15:00 h, quando Ψ_w foi menor no regime de 30/20 °C.

Em média, as folhas maduras apresentaram Ψ_w as 15:00 h cerca de 2 vezes menor no regime de 30/20 °C quando comparado ao de 25/20 °C (Figura 7a), indicando que a água estava mais tensionada nos vasos do xilema no ambiente mais quente. Essa redução foi ao redor de 50 % nas folhas jovens (Figura 7b). Embora o padrão de

variação diurna de Ψ_w seja similar nos tecidos maduros e jovens, houve maior redução diurna de Ψ_w nas folhas jovens (Figura 7b).

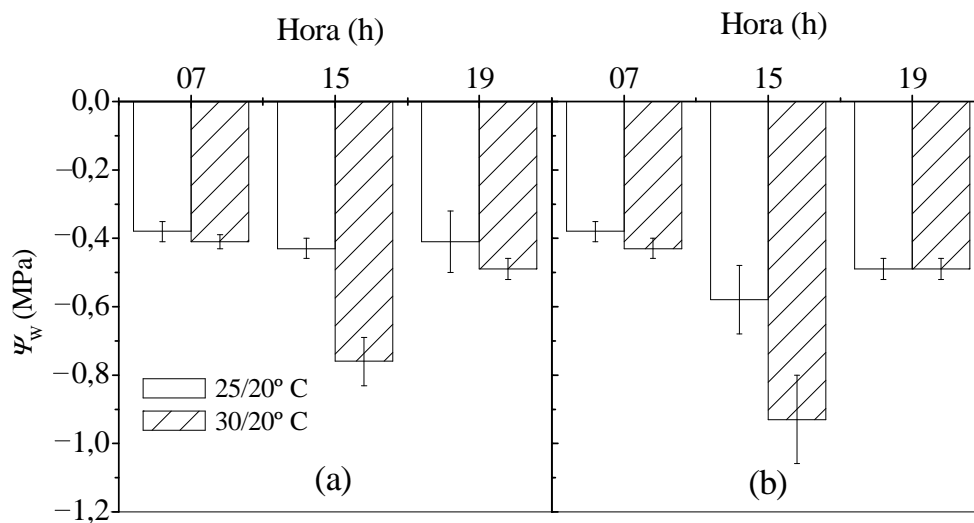


Figura 7 – Variação diurna do potencial da água na folha (Ψ_w) em folhas maduras (a) e jovens (b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada símbolo representa o valor médio ($n=4$) \pm desvio padrão.

4.4 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos e eficiência fotoquímica

As plantas submetidas ao regime de temperatura de 30/20 °C apresentaram maiores conteúdos de pigmentos ($p<0,07$), independente do tipo de tecido considerado (Figura 8). Outro aspecto a ser considerado é que as folhas maduras apresentaram maior conteúdo de pigmentos em relação aos tecidos mais jovens (Figura 8).

As maiores diferenças entre os regimes térmicos foram constatadas nas folhas maduras, nas quais o conteúdo total de clorofila (a+b) foi cerca 1,5 vez maior em plantas no regime de 30/20 °C (Figura 8a). Em oposição ao observado para o conteúdo de clorofila, o conteúdo de xantofilas e carotenóides foi semelhante em tecidos maduros e jovens.

A eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_M) manteve-se elevada ($>0,76$) nos dois regimes térmicos e nos dois tipos de tecido, não sendo observadas variações significativas ao longo do dia (Figura 9).

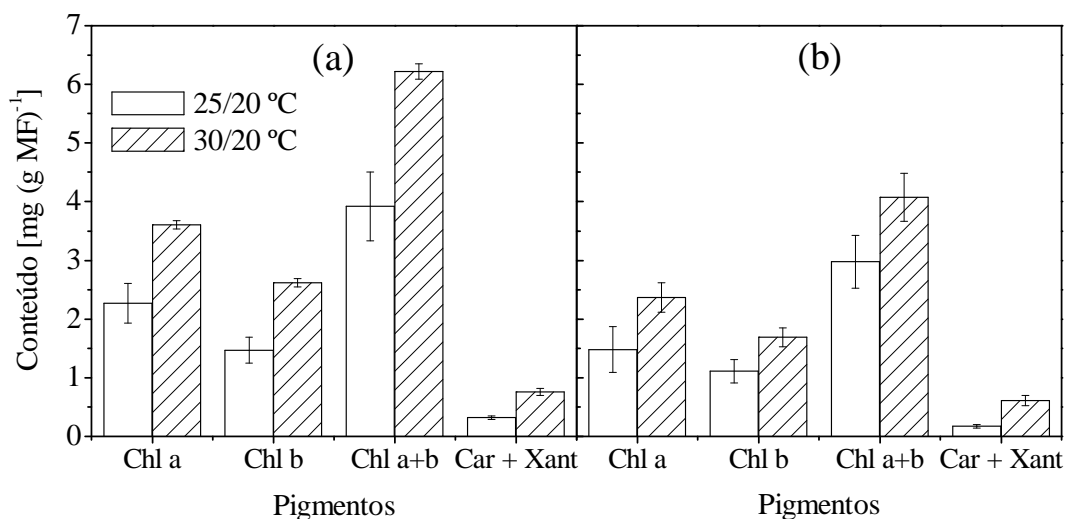


Figura 8 – Conteúdo de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), clorofila total (Chl a+b) e carotenóides e xantofilas (Car+Xant) em folhas maduras (a) e jovens (b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão.

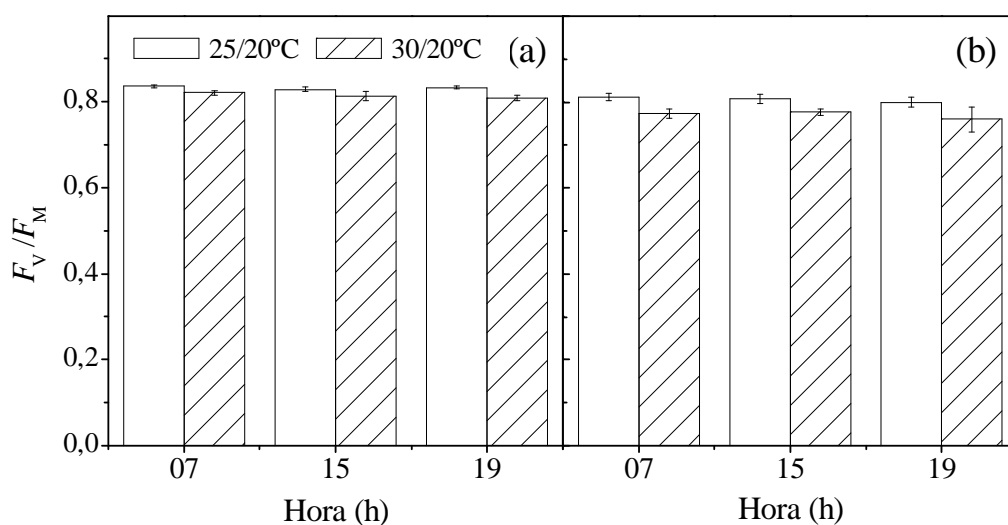


Figura 9 – Eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_M) em folhas maduras (a) e jovens (b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio (n=4) \pm desvio padrão.

As plantas submetidas ao regime de 25/20 °C tiveram maiores valores de F_v/F_M , independente do tecido foliar considerado (Figura 9). Em relação ao regime de 25/20 °C, a redução média de F_v/F_M em 30/20 °C variou entre 2 % (folhas maduras) e 5 % (folhas jovens). Embora essa diferença seja significativa ($p < 0,07$), a pequena variação não deve levar a alterações relevantes na captação de energia luminosa nos regimes de temperatura estudados.

4.5 Assimilação diária de CO₂

As plantas submetidas ao regime de 30/20 °C apresentaram maior ($p < 0,07$) quantidade de CO₂ assimilado ao longo do dia, independente do tecido estudado (Figura 10a). Nos tecidos mais maduros, o total de CO₂ assimilado em 12 horas nas plantas a 25/20 °C foi cerca de 22 % menor se comparado ao regime de 30/20 °C. Já nas folhas com maior atividade fotossintética (folhas jovens), a diferença entre os regimes térmicos foi mais acentuada, com o ganho diário de CO₂ sendo 1,6 vez maior no regime de 30/20 °C (Figura 10a).

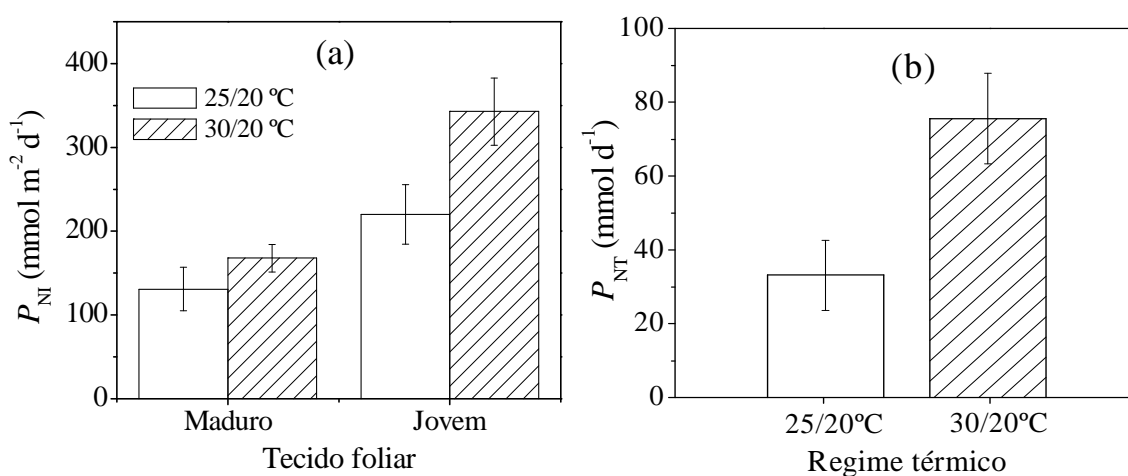


Figura 10 – Assimilação diurna de CO₂ (P_{NI} , em a) em folhas maduras e jovens e assimilação diurna total de CO₂ (P_{NT} , em b) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio ($n=4$) \pm desvio padrão.

Após 30 dias, a assimilação diurna total de CO₂ (P_{NT}) foi afetada pelos regimes térmicos (Figura 10b). Maior P_{NT} foi observado nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C, com incremento ($p < 0,07$) de 2,3 vezes em relação ao regime de 25/20 °C.

4.6 Conteúdo de carboidratos

Nas folhas maduras, o regime de 30/20 °C promoveu aumento no conteúdo de carboidratos foliares, sendo a maior diferença observada no conteúdo de amido (Figura 11). De fato, os conteúdos de AM, AS e Sac foram cerca de 4,6, 1,7 e 1,3 vezes maior no regime de 30/20 °C (Figura 11a). Já nas folhas jovens, não houve diferença significativa no conteúdo de Sac devido ao regime térmico (Figura 11b). Entretanto, AS e AM

também foram maiores no regime de 30/20 °C nas folhas jovens, sendo observados aumentos de 1,4 e 2,7 vezes para *AS* e *AM*, respectivamente (Figura 11b).

Como resultado das variações observadas nos conteúdos de *AS* e *AM*, as plantas apresentaram maior conteúdo total de carboidratos não estruturais (*AT*) no regime de 30/20 °C, independente do tipo de tecido foliar (Figura 11a,b). A maior diferença entre os regimes térmicos foi observada nos tecidos maduros, nos quais *AT* foi cerca de 3 vezes maior no regime de 30/20 °C (Figura 11a).

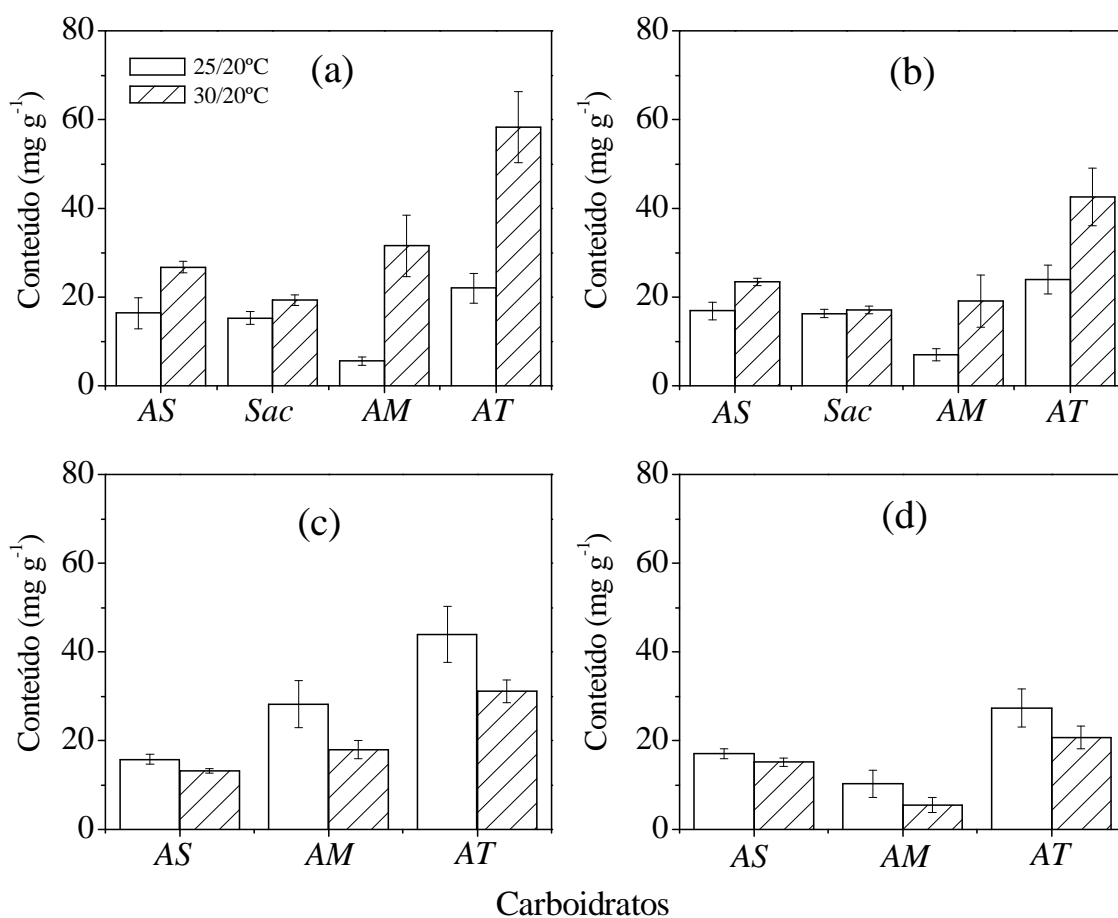


Figura 11 – Conteúdo de açúcares solúveis (*AS*), de sacarose (*Sac*), de amido (*AM*) e de carboidratos totais não estruturais (*AT*) em folhas maduras (a) e jovens (b), em raízes (c) e no caule (d) de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Amostragens realizadas as 7:00 h. Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

Em contraste com as folhas, os caules e as raízes apresentaram menor quantidade de carboidratos quando submetidos ao regime de 30/20 °C (Figura 11c,d). Novamente, o conteúdo de *AM* foi o mais afetado pelos regimes térmicos, tanto nas raízes como nos caules. A variação de *AM* determinou *AT*, sendo o conteúdo desse

último reduzido em aproximadamente 30 % nas raízes e nos caules de plantas no regime de 30/20 °C.

4.7 Exportação de fotoassimilados e relações com a biomassa e a fotossíntese

Após 30 dias da imposição dos regimes térmicos, verificou-se que as plantas no regime de 30/20 °C apresentaram maior ($p<0,07$) quantidade de fotoassimilados exportados (Figura 12). Em média, os tecidos maduros exportaram 29 % mais fotoassimilados no regime de 30/20 °C quando comparado ao de 25/20 °C. Já nos tecidos jovens, a diferença entre os regimes térmicos aumentou para 55 %.

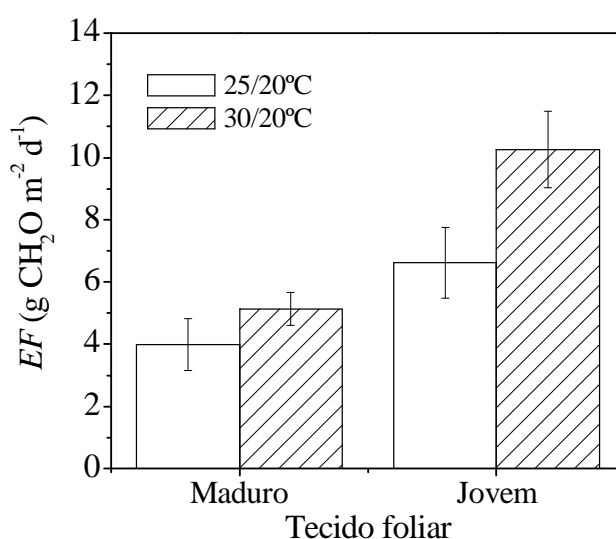


Figura 12 – Exportação diária de fotoassimilados (EF) em folhas maduras e jovens de laranjeiras após 30 dias da imposição dos regimes térmicos (dia/noite). Cada histograma representa o valor médio ($n=4$) \pm desvio padrão.

Importante considerar que os tecidos jovens, com aproximadamente 30 dias, apresentavam exportação de fotoassimilados superior ($p<0,07$) quando comparados aos tecidos maduros, independente do regime térmico considerado (Figura 12).

A variação média do crescimento das laranjeiras em 30 dias, dado por ΔMST , apresentou correlação significativa ($p<0,001$) e positiva com a assimilação diurna total de CO_2 (P_{NT}) e com a exportação de fotoassimilados foliares (EF) (Figura 13). Boa correlação ($p<0,001$) também foi observada entre EF e P_{NT} , independente do regime térmico (Figura 14).

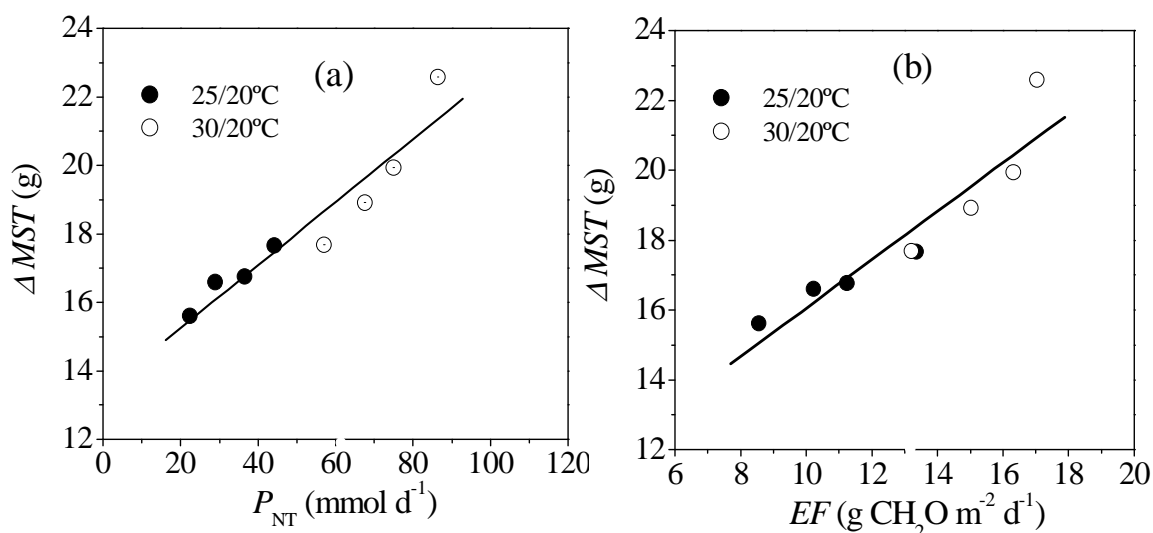


Figura 13 – Variação da biomassa seca total em função da assimilação diurna total de CO_2 (ΔMST vs. P_{NT} , em a) e da exportação de fotoassimilados foliares (ΔMST vs. EF , em b) de laranjeiras após 30 dias de imposição dos regimes térmicos (dia/noite).

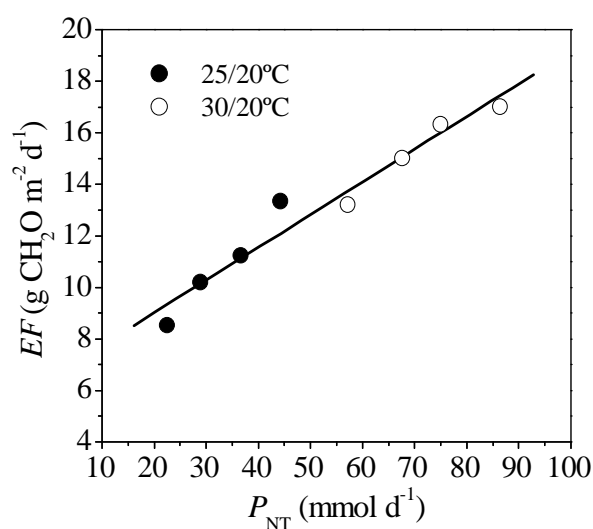


Figura 14 – Exportação de fotoassimilados foliares (EF) em função da assimilação diurna total de CO_2 (P_{NT}) de laranjeiras após 30 dias de imposição dos regimes térmicos (dia/noite).

Nota-se que nas correlações apresentadas nas Figuras 13 e 14 o padrão de resposta das plantas crescidas sob regime térmico 30/20 °C mantêm-se em um patamar superior quando comparado ao regime térmico de 25/20 °C.

5 DISCUSSÃO

5.1 Produção de biomassa e fotossíntese vs. regime de temperatura de crescimento

As diferentes temperaturas de crescimento (25/20 °C e 30/20 °C) induziram efeito direto no crescimento das brotações e na produção de biomassa nas laranjeiras, afetando especialmente os tecidos expandidos após a indução do tratamento térmico (nas brotações selecionadas). As brotações cresceram vigorosamente no regime de maior temperatura (30/20 °C), produziram mais folhas e conseqüentemente maior área foliar e biomassa quando comparadas ao regime de temperatura mais amena (25/20 °C). Portanto, pode-se considerar que as brotações foram os tecidos determinantes no crescimento das plantas (Figuras 2 e 3), pois as raízes mantiveram-se indiferentes ao tratamento térmico e os caules apresentaram pequena variação de biomassa (Figura 4).

O desenvolvimento das brotações e o crescimento reduzido dos tecidos radiculares indicam que os fotoassimilados foram direcionados para os tecidos foliares e assim o principal dreno de energia em ambos os regimes térmicos foi a parte aérea. De fato, BEVINGTON & CASTLE (1985) verificaram que o crescimento da copa induziu inibição do crescimento das raízes, o que pode ser uma explicação para os resultados obtidos nesse estudo.

Tanto em folhas jovens como em folhas maduras, a assimilação de CO₂ (P_N) foi distinta entre os tratamentos, sendo encontrados valores superiores nas plantas sob regime térmico de 30/20 °C (Figura 5a,b). Os valores de P_N encontrados neste estudo foram semelhantes aos relatados por KHAIRI & HALL (1976b), VU et al. (2002), IGLESIAS et al. (2002) e RIBEIRO & MACHADO (2007).

A condutância estomática (g_s) foi significativamente maior em ambos os tecidos analisados quando as plantas foram crescidas em ambiente mais quente (Figura 5c,d). Em geral o aumento da temperatura causa redução de g_s (JONES, 1998; KHAIRI & HALL, 1976b e RIBEIRO et al., 2004a), entretanto nossos resultados demonstram que as plantas crescidas em ambientes mais quentes apresentaram maior abertura estomática. A discrepância entre o relatado na literatura e os resultados desse estudo provavelmente baseia-se no fato das temperaturas estarem dentro de uma faixa ótima, i.e., entre 25 e 30 °C (KHAIRI & HALL, 1976b; MACHADO et al., 2005; RIBEIRO et al., 2004a; VU, 1999). Ainda, SAGE & KUBIEN (2007) relatam que aumento da

abertura estomática pode ocorrer devido ao aumento da temperatura, desde que a demanda atmosférica seja mantida baixa.

Como consequência de maior g_s , houve maior disponibilidade do substrato CO_2 para P_N , como indicado pelos valores de C_i (Figura 5g,h). Todavia, a maior g_s não justifica os valores superiores de P_N encontrados no regime de 30/20 °C, já que o C_i mínimo observado neste estudo foi ao redor de 180 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Figura 5g,h), considerado acima da concentração de substrato limitante para P_N (RIBEIRO, 2006).

Quando considerada g_s nos tecidos jovens, nota-se que o regime térmico de 30/20 °C aumentou significativamente a abertura estomática, sem contudo afetar C_i (Figura 5c,d,g,h). As maiores variações de P_N foram observadas em tecidos com pequenas alterações em C_i , i.e., nas folhas jovens de plantas crescidas em 30/20 °C (Figura 5d,h). Ainda, houve sensível diferença entre P_N de folhas jovens entre os regimes térmicos, mesmo com valores semelhantes de C_i (Figura 5d,h). Logo, essas são evidências de que a abertura estomática não foi determinante para P_N .

Maiores valores de g_s determinaram aumento da transpiração (E), que também foi maior no regime térmico de 30/20 °C em comparação com o regime de menor temperatura (Figura 5c-f). Importante considerar que o aumento de E ocorreu mesmo com o DPV_L sendo mantido relativamente constante ao longo do experimento ($1,0 \pm 0,2$ kPa). Verificou-se também que a eficiência intrínseca do uso da água ($EIUA$), dada pela relação P_N/g_s , foi menor nas plantas crescidas no regime térmico de 30/20 °C (Figura 6a,b).

Normalmente, as plantas tendem a apresentar aumento em $EIUA$ quando em condições adversas (KHAIRI & HALL, 1976b; MACHADO et al., 2002), o que sugere que o regime de 30/20 °C era mais favorável para o metabolismo das laranjeiras. Essa afirmação é atestada pelos maiores valores de P_N (Figura 5a,b) e de produção de biomassa (Figuras 2 a 4) em laranjeiras crescidas no regime com maior temperatura. Torna-se importante considerar que as variações em $EIUA$ devem sempre ser interpretadas em conjunto com a variação do crescimento e da fotossíntese em laranjeiras (RIBEIRO, 2006). O presente estudo trata da resposta de plantas submetidas a uma faixa ótima de temperatura de crescimento, com variação média de 2,5°C d⁻¹, e nessas condições as plantas que apresentam maiores valores de $EIUA$ não são necessariamente aquelas com maior atividade fotossintética e crescimento.

Os dois tipos de tecidos foliares (maduros e jovens) apresentaram valores mais negativos de potencial de água nas folhas (Ψ_w) quando submetidos ao regime térmico

de 30/20 °C, sendo a maior diferença entre os tratamentos encontrada nos tecidos jovens (Figura 7). A redução de Ψ_w no ambiente mais quente se deve indiretamente ao maior g_s , uma vez que a maior abertura estomática causou maior E nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C. Como as plantas transpiraram mais intensamente houve redução de Ψ_w , provavelmente por um desbalanço entre a absorção e a perda de vapor d'água para a atmosfera (JONES, 1998).

Entretanto, a maior redução de Ψ_w não causou redução em g_s e E nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C (Figuras 5c-f e 7). A explicação provável reside no fato das plantas serem conduzidas sob boa disponibilidade de água no substrato, ou seja, o recurso água não era limitante. Ainda, os valores de Ψ_w foram superiores aos observados em plantas no campo ao redor das 14:00 h (-0,8 vs. -1,2 MPa), mesmo considerando o período úmido entre primavera e verão (RIBEIRO & MACHADO, 2007). Segundo KAUFMANN & LEVY (1976), os estômatos dos citros começam a apresentar fechamento em valores de Ψ_w entre -1,2 e -1,6 MPa. Logo, a variação de Ψ_w observada no presente estudo (-0,4 a -1,0 MPa) não seria capaz de induzir o fechamento estomático nas plantas no regime de 30/20°C, o que pode ser comprovado pela maior g_s em tecidos com o menor Ψ_w (Figuras 5c,d e 7).

As plantas crescidas em ambiente mais quente apresentaram menor eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m), porém, admite-se que a pequena diferença observada (<5 %) seja insuficiente para induzir alguma mudança fisiológica negativa e significativa nas plantas (Figura 7). Essa afirmação é também comprovada pelo maior P_N e crescimento das plantas no regime de 30/20 °C (Figuras 2 a 4, 5a,b).

Em ambos os tecidos estudados, maior conteúdo de pigmentos foi constatado nas plantas crescidas em ambiente mais quente, sendo a maior variação entre os tratamentos térmicos observada nos tecidos maduros (Figura 8). As folhas maduras também apresentaram maior conteúdo de clorofila total (Chl $a+b$), sugerindo que há alteração no conteúdo de pigmentos para compensar possíveis variações na disponibilidade de energia devido ao próprio crescimento das plantas no regime de 30/20 °C. Estes dados concordam com RAMOS et al. (2008) que estudaram o auto-sombreamento induzido pelo crescimento vegetativo e verificaram maior conteúdo de Chl $a+b$ em folhas sombreadas.

A variação na temperatura de crescimento também afetou a morfologia das folhas, pois as folhas de plantas crescidas no regime de 30/20 °C apresentaram menor

área individual ($26,9 \pm 1,6 \text{ cm}^2$) quando comparadas às folhas do regime de $25/20^\circ\text{C}$ ($37,1 \pm 3,6 \text{ cm}^2$). REUTHER et al. (1979) também verificaram redução da área foliar individual em quatro espécies cítricas (*C. sinensis*, *C. sinensis* x *P. trifoliata*, *C. limon* e *C. aurantium*) crescidas em regime de temperatura de $38/28^\circ\text{C}$. A redução da área foliar individual seria uma estratégia de aclimatação das plantas ao estresse térmico (REUTHER et al., 1979), no entanto, essa condição de estresse sugerida não ocorreu no presente estudo.

Desde que a alta temperatura é acompanhada por maior incidência de radiação solar em condições naturais, pode-se dizer que folhas com menores áreas individuais permitem que uma maior proporção do dossel vegetativo seja iluminada, permitindo que aquelas folhas situadas no interior da copa recebam maior quantidade de luz para a fotossíntese, evitando os efeitos de auto-sombreamento (RAMOS et al., 2008).

Mesmo havendo algum possível efeito do sombreamento na fotossíntese das plantas crescendo no regime de $30/20^\circ\text{C}$, esses seriam pouco significativos uma vez que os maiores valores de P_N em folhas maduras foram observados em $30/20^\circ\text{C}$ (Figura 5a,b). Ainda, as folhas mais jovens apresentaram sensível aumento de P_N no regime térmico de $30/20^\circ\text{C}$, estando numa posição do dossel (terço superior da planta) onde algum possível efeito do sombreamento é menor ou inexistente.

Em relação ao aspecto bioquímico da fotossíntese, notou-se que os tratamentos térmicos não induziram diferenças consistentes em P_N/C_I (Figura 6c,d), sugerindo que não há distinção entre os regimes quando considerada a eficiência de carboxilação. A análise conjunta dos dados de C_I e P_N/C_I (Figuras 5g,h e 6c,d) sugere que P_N não foi afetada por variações na condutância do mesófilo foliar ao CO_2 devido ao aumento da temperatura (VU, 1999), o que poderia ocasionar redução na atividade da RuBP carboxilase (BERRY & BJÖRKMAN, 1980).

Mesmo sem modificações significativas dos processos difusivo, bioquímico ou fotoquímico da fotossíntese, houve maior atividade fotossintética no ambiente com maior temperatura. Após 30 dias no regime térmico de $30/20^\circ\text{C}$, as plantas apresentaram maior assimilação diurna de CO_2 (P_{NI}) em ambos os tecidos estudados (Figura 10a). Poderíamos pensar que a maior P_N estivesse relacionada a uma maior quantidade de massa fotossintetizante por unidade de área, haja vista que P_{NI} é expresso por unidade de área foliar. Essa poderia ser uma das explicações para os maiores valores de P_N em folhas jovens no regime de $30/20^\circ\text{C}$, pois AFE_{FN} apresentou redução de 19 % nesse mesmo regime (Tabela 2). Todavia, as folhas maduras também apresentaram

incremento de P_N em 30/20 °C, sem apresentar modificações significativas em AFE_{FV} (Tabela 2 e Figuras 5a,b e 10a).

Outra evidência de que AFE_{FN} não foi responsável pela maior fotossíntese das plantas crescidas no regime de 30/20 °C é a diferença observada em P_N expresso por unidade de massa foliar. Essa variável não foi aumentada em folhas maduras, entretanto foi incrementada em folhas jovens (61 %) de plantas crescidas no regime térmico de 30/20 °C (dados não apresentados). Considerando as frações de folhas maduras e novas nas plantas, a assimilação diurna total de CO_2 (P_{NT}) foi maior nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C (Figura 10b).

5.2 Interação entre a produção de biomassa, fotossíntese e carboidratos

Uma alternativa para explicar os maiores valores de P_N das plantas no regime de 30/20 °C seria a interação entre o crescimento, a atividade fotossintética e o conteúdo de carboidratos foliares (DICKSON, 1991; GIFFORD et al., 1984). IGLESIAS et al. (2002) reportam que o alto conteúdo de carboidratos em folhas de citros tem o potencial de inibir P_N . Alguns estudos afirmam que períodos com dreno de energia/carboidrato reduzido podem levar ao decréscimo da atividade fotossintética pelo acúmulo de reservas (AZCÓN-BIETO, 1983; FOYER, 1988; GOLDSCHIMDT & HUBER, 1992). O amido tem sido identificado como um carboidrato com grande efeito inibitório sobre P_N , sendo esse resultado obtido em experimentos com diferentes métodos para forçar o acúmulo ou o consumo desse açúcar (DAMATTA et al., 1997; NAFZIGER & KOLLER, 1976; SYVERTSEN et al., 2003).

Baseado nessas informações, pode-se pensar que os menores valores de P_N em laranjeiras no regime de 25/20 °C estariam relacionados ao maior conteúdo foliar de carboidratos, quando comparado ao regime de 30/20 °C. Todavia, essa situação não foi verificada nesse estudo, com as folhas maduras e jovens apresentando maior conteúdo de carboidratos no regime de 30/20 °C (Figuras 10 e 11a,b). As folhas maduras e jovens de plantas submetidas ao regime térmico de 30/20 °C apresentaram maiores valores de açúcares solúveis (AS), Sacarose (Sac), Amido (AM) e conseqüentemente açúcares totais (AT), quando comparadas às folhas do regime de 25/20 °C (Figura 11). As diferenças entre os regimes térmicos foram maiores em folhas maduras do que em folhas jovens, sugerindo que (i) as folhas no ambiente mais quente têm o metabolismo

de carboidratos intensificado e (ii) mesmo as folhas maduras apresentam aclimatação a mudanças no regime de temperatura.

SMITH & STITT (2007) comentam que o ajuste do suprimento de carbono em plantas requer um complexo controle da partição dos fotoassimilados entre sacarose e amido, devendo haver sacarose suficiente para atender à demanda imediata da planta durante o dia e também amido suficiente para antecipar a demanda durante a noite. Nesse contexto, os maiores conteúdos foliares de *Sac* e *AM* nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C estariam de acordo com o maior crescimento e com o modelo de regulação proposto por SMITH & STITT (2007).

Em condição de menor demanda de carbono e de energia, HIGUCHI et al. (1998) observaram maior conteúdo de amido nos caules e raízes em duas espécies arbóreas (cherimoia e fruta-do-conde), o que também ocorreu nesse estudo nas plantas crescidas no regime de 25/20 °C (Figura 11c,d). Em relação ao regime de 25/20 °C, o menor conteúdo de carboidratos nas raízes e caules das plantas submetidas ao regime de 30/20 °C sugere que as reservas nesses órgãos foram degradadas para suprir a demanda energética do crescimento na parte aérea (Figuras 2 a 4, 11c,d). Esses resultados indicam que mesmo o aumento de P_N é incapaz de suprir a demanda dos drenos, sendo necessário o consumo de carboidratos armazenados nas raízes e nos caules.

DICKSON (1991) cita que o crescimento foliar durante a noite também pode ser sustentado pela exportação de carboidratos acumulados nas raízes e nos caules durante o período diurno no dia anterior. Essa condição ocorreu nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C quando comparadas às do regime térmico de 25/20 °C, as quais apresentaram menor crescimento da parte aérea (Figuras 2 a 4) e maior conteúdo de carboidratos nas raízes e caules (Figura 11c,d).

Se as plantas crescidas no regime de 30/20 °C tivessem apresentado aumento apenas no conteúdo de carboidratos solúveis nas folhas, poderia-se pensar que tal fato foi determinado pela importação de açúcares provenientes das raízes e caule. No entanto, houve também maior conteúdo de *AM* nas plantas submetidas a 30/20 °C (Figura 11d), o que não seria uma estratégia adequada em plantas com alta demanda por energia e por esqueletos de carbono.

Logo, os dados sugerem que há limitação na capacidade de uso de fotoassimilados em laranjeiras, ou seja, o dreno de fotoassimilados na via metabólica de síntese da sacarose e mesmo a utilização de açúcares simples na respiração teriam a sua capacidade superada e assim os fotoassimilados também seriam direcionados para a

síntese de amido. Importante notar que a maior síntese de *AM* ocorreu em tecidos que também apresentavam maior exportação de fotoassimilados (Figuras 11d e 12).

A limitação na capacidade de utilização ou exportação de fotoassimilados seria responsável pelo aumento de *Sac* nas folhas, o que desencadearia a síntese de *AM* segundo SMITH & STITT (2007). Um dos aspectos relacionados à translocação de fotoassimilados seria a presença da enzima sacarose sintase nas células companheiras dos vasos do floema (NOLTE & KOCH, 1993). Portanto, poderia-se pensar que a atividade de tal enzima estaria limitando a exportação de fotoassimilados em citros, devendo essa hipótese ser adequadamente testada em outros estudos.

QUICK & SCHAFFER (1996) reportam que o aumento no conteúdo de açúcares solúveis como a sacarose, glicose e frutose tem o potencial de aumentar a expressão gênica da enzima amido sintase e diminuir a expressão da α -amilase. Portanto, o aumento de *AM* nas plantas do regime de 30/20 °C também poderia ser induzido por variações na expressão de genes relacionados ao metabolismo de carboidratos, haja vista que as plantas apresentaram aumento concomitante de *AS*, *Sac* e *AM* (Figura 11).

A relação entre o conteúdo de reservas foliares e a fotossíntese está em oposição ao modelo de regulação fonte-dreno reportado por IGLESIAS et al. (2002), que trata de forma estática os efeitos dos carboidratos foliares na fotossíntese. RIBEIRO (2006), RIBEIRO & MACHADO (2007) e RIBEIRO et al. (2005b) também encontraram resultados contrários ao modelo estabelecido por IGLESIAS et al. (2002), sugerindo que o estímulo ou a inibição da fotossíntese são determinados pela dinâmica de carboidratos.

No tratamento em que houve inibição da fotossíntese, IGLESIAS et al. (2002) detectaram conteúdo total de carboidratos ao redor de 154 mg g⁻¹. No presente estudo, os valores de *AT* foram bem inferiores aos relatados por IGLESIAS et al. (2002), todavia, RIBEIRO & MACHADO (2007) reportam altos valores de fotossíntese mesmo em folhas contendo mais de 150 mg g⁻¹ de carboidratos totais.

Outro ponto interessante diz respeito ao valor de fotossíntese observado nas plantas, o qual é curiosamente baixo no trabalho de IGLESIAS et al. (2002). Esses autores também não observaram efeito da variação diária de carboidratos na fotossíntese, quando considerada as mudanças acumuladas nos conteúdos de carboidratos em um período de 10 dias. Cabe considerar que essa análise é distinta da conduzida nesse estudo, no qual a atenção foi direcionada para a exportação diária, ou seja, a variação em 24 horas.

Evidentemente, deve haver um limite em termos de conteúdo de carboidratos foliares que inibe a fotossíntese em citros, no entanto, esse valor deve ser superior a 280 mg g⁻¹ uma vez que folhas de laranjeiras adultas apresentam esses valores, sem sintomas visuais de clorose e com altos valores de fotossíntese (RIBEIRO & MACHADO, 2007). SYVERTSEN & LLOYD (1994) comentam que não se sabe ao certo se o acúmulo de carboidratos é suficiente para inibir a fotossíntese de plantas no campo, o que está de acordo com RIBEIRO & MACHADO (2007).

Em plantas em condições naturais, a alta assimilação de CO₂ ocorre em paralelo com o alto conteúdo foliar de carboidratos (RIBEIRO & MACHADO, 2007), sendo um indicativo de que a inibição da fotossíntese não está diretamente associada ao alto conteúdo de reservas foliares. Considerando a dinâmica de carboidratos, RIBEIRO & MACHADO (2007) reportam a ocorrência de alta fotossíntese em laranjeiras jovens concomitante à intensa degradação do amido no período noturno e elevada exportação de fotoassimilados foliares durante o verão. Nessa época do ano há intenso crescimento vegetativo, sendo esse um dos fatores responsáveis pelo alto consumo de reservas durante a noite (RIBEIRO et al., 2005b).

RIBEIRO et al. (2009b) também verificaram maior fotossíntese no verão em comparação com o inverno, mesmo com condições ambientais idênticas. Esses resultados indicam a possível existência de uma regulação endógena da fotossíntese em laranjeiras, podendo a dinâmica de carboidratos foliares ser a responsável por essa diferença.

De fato, houve maior exportação de fotoassimilados (*EF*) nas plantas que apresentaram maiores valores de *P_N*, ou seja, aquelas crescidas no regime térmico de 30/20 °C (Figuras 10 e 12). Essas plantas também exibiram maior acúmulo de massa seca total (ΔMST), havendo uma relação linear positiva entre ΔMST vs. *P_N* e ΔMST vs. *EF* (Figura 13). A boa correlação entre crescimento e fotossíntese já havia sido descrita por KRUGER & VOLIN (2006), no entanto, as relações significativas entre ΔMST e *EF* e entre *P_N* e *EF* são pela primeira vez descritas em citros.

Segundo DICKSON (1991), a distribuição e a utilização de fotoassimilados nas árvores determinam seu crescimento, devendo haver um contínuo balanço entre os custos de carbono para a produção de novas folhas, a respiração e a aquisição e distribuição de recursos, como os nutrientes.

Portanto, a maior fotossíntese encontrada neste experimento pode ser explicada pela maior dinâmica de carboidratos, já que em condições mais quentes, as plantas

criaram mais e mantiveram elevados níveis de carboidratos nas folhas. SYVERTSEN (1994) também relatou aumento da capacidade fotossintética devido à maior demanda por carbono em um experimento em que plantas do gênero citros foram podadas, sendo a afirmação de maior demanda baseada no crescimento das brotações após a poda.

Em plantas superiores, a inibição da fotossíntese pelo acúmulo de carboidratos pode ocorrer pelo aumento da resistência à difusão de CO₂ nas células do mesófilo foliar (NAFZIGER & KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000), fechamento estomático (GOLDSCHMIDT & HUBER, 1992; NAKANO et al., 2000), decréscimo no consumo ou na produção de ATP e NADPH e menor regeneração de RuBP (AZCÓN-BIETO, 1983), decréscimo na expressão de genes relacionados à fotossíntese (KOCH, 1996; PAUL & PELLNY, 2003) e decréscimo da reciclagem de fósforo entre o citossol e o estroma (FOYER, 1988).

No presente estudo, foram encontrados maiores valores de P_N em plantas submetidas ao regime térmico 30/20 °C, e nestas plantas também foram verificados maiores conteúdos de carboidratos foliares. Logo, pode-se aventar a possibilidade de que o estímulo da fotossíntese mediado pelo conteúdo de carboidratos pode ocorrer pela (i) maior condutância do mesófilo ao CO₂, (ii) maior abertura estomática, (iii) maior regeneração de RuBP dependente do transporte de elétrons, (iv) aumento na expressão de genes relacionados à fotossíntese e (v) maior ciclagem de fósforo celular, sendo essas possibilidades decorrentes do raciocínio inverso em relação à informação apresentada no parágrafo anterior.

Considerando que a maior condutância do mesófilo tem relação com a maior regeneração e carboxilação de RuBP, o aumento da condutância do mesófilo ao CO₂ – possibilidade (i) – como alternativa para explicar o aumento de P_N é refutada. Valores semelhantes de P_N/C_1 entre plantas dos dois regimes de temperatura são evidências de que as reações bioquímicas da fotossíntese não foram alteradas. Ainda, RAMOS et al. (dados não publicados) não observaram maior eficiência de carboxilação e nem maior regeneração de RuBP dependente do transporte de elétrons em plantas crescidas no regime de 30/20 °C.

Em relação à maior abertura estomática – possibilidade (ii), os dados de trocas gasosas indicam maior g_s nas plantas crescidas no regime de 30/20 °C, tanto em folhas maduras como jovens (Figura 5c,d). Todavia, a maior abertura estomática não foi determinante para o aumento de P_N , haja vista que os valores de C_1 indicam que havia quantidade suficiente de substrato para a fotossíntese em ambos os regimes (Figura

5g,h), como discutido anteriormente. Logo, essa alternativa também não justifica o incremento na fotossíntese das plantas.

A possibilidade (iii) que trata do estímulo de P_N pelo maior consumo ou produção de ATP e NADPH e conseqüentemente maior regeneração de RuBP também não explica o incremento em P_N . Os dados de F_v/F_M indicam atividade fotoquímica semelhante entre plantas nos dois regimes térmicos, i.e., produção de ATP e NADPH (Figura 9). Ainda, as folhas maduras e jovens de plantas no regime térmico de 30/20 °C não apresentaram maior regeneração de RuBP dependente do transporte de elétrons (RAMOS et al., dados não publicados).

A sinalização a partir de variações no conteúdo de açúcares e a conseqüente mudança na expressão de genes associados ao metabolismo de carboidratos e fotossíntese (KOCH, 1996; LI et al., 2003; MCCORMICK, et al., 2006; PAUL & PELLNY, 2003; SMITH et al., 2004) pode estar envolvida no aumento de P_N nas plantas no regime de 30/20 °C, sendo a sacarose, glicose e frutose as principais candidatas a moléculas sinalizadoras (ROLLAND et al., 2006; SMITH & STITT, 2007). Logo, a possibilidade (iv) que trata do possível aumento na expressão de genes relacionados à fotossíntese não pode ser descartada, haja vista que *AT* praticamente triplicou nas folhas maduras de plantas crescidas no regime de 30/20 °C (Figura 11a).

Sabe-se que a atividade das enzimas relacionadas à fotossíntese e a expressão dos genes são modificados pela demanda do dreno (KOCH, 1996). Há um grupo específico de genes que são regulados positivamente pelos açúcares, sendo que a maioria dos genes induzidos por níveis elevados de carboidratos codificam produtos que ajudam a definir a capacidade de armazenamento de carbono, utilização e importação (KOCH, 1996). Genes do metabolismo de carboidratos podem ser positivamente regulados em tecidos fotossintéticos a partir de manipulações que causam acúmulo de açúcares, com aumento do conteúdo de amido (KOCH, 1996).

Considerando a possibilidade (v), há evidências de que o aumento da ciclagem de fósforo pode estar relacionado com o aumento da fotossíntese mediado por variações no conteúdo de carboidratos foliares (FOYER, 1988). A menor exportação de fotoassimilados pode causar segundo FOYER (1988) um incremento da concentração de sacarose de folhas e conseqüente inibição da fotossíntese. No presente estudo, houve maior *EF* e maior P_N nas plantas submetidas ao regime de 30/20 °C, o que ocorreu mesmo em plantas com aumento do conteúdo de *Sac* a *AM* (Figuras 10-12).

A exportação de triose-fosfato é regulada para prevenir a redução dos intermediários do ciclo de Calvin-Benson, o que poderia reduzir a fotossíntese. Essa exportação é realizada por intermédio de um translocador antiporte de triose-fosfato e fósforo inorgânico (Pi) (FOYER & GALTIER, 1996). Nesse processo, uma molécula de Pi deve ser retornada ao estroma para cada três moléculas de carbono fixadas, sendo a triose-fosfato convertida em sacarose que libera o Pi no citossol. Desta maneira, os processos de fotossíntese e síntese de sacarose são coordenados (FOYER & GALTIER, 1996).

Desde que a ciclagem de Pi é determinada pela síntese de sacarose no citossol e de amido no estroma do cloroplasto (FOYER & GALTIER, 1996), pode-se considerar que o aumento de *EF* concomitante ao incremento nos conteúdos de *Sac* e *AM* indica maior ciclagem de Pi. Essa alteração metabólica mediada por variações no conteúdo de carboidratos estaria estimulando P_N nas plantas crescidas no regime de 30/20 °C (Figura 10). FARRAR & GUNN (1996) concluem que as plantas respondem às variações ambientais via mudanças no conteúdo de *Sac*, sendo o conteúdo de açúcares um ponto crítico na mediação da resposta das plantas a mudanças na temperatura de crescimento.

Os trabalhos que indicam a inibição ou estímulo da fotossíntese de citros pelo conteúdo de carboidratos foram conduzidos com a imposição de fatores exógenos que alteravam a relação fonte-dreno através de modificações em um determinado órgão da planta, tais como o anelamento, a poda, o suprimento de sacarose e o desbaste de frutos (IGLESIAS et al., 2002; SYVERTSEN, 1994). No entanto, DICKSON (1991) cita que o controle da alocação de carbono, da síntese de sacarose e amido e da translocação de açúcares deve ser estudado em tecidos e plantas intactas, ou seja, em condições mais próximas das naturais. Esse aspecto deve estar envolvido nas diferenças observadas quando os dados desse estudo são comparados com a literatura especializada, em especial o alto conteúdo de *AT* e P_N em plantas apresentando maior produção de biomassa.

O conhecimento gerado nesse estudo tem aplicação prática na produção de mudas cítricas, uma vez que tal atividade é conduzida em telados que eventualmente apresentam controle de temperatura. Em estudo com a utilização de tela refletora para controle da temperatura, MEDINA et al. (2002) observaram incremento de 20 % no ganho diário de carbono em laranjeiras pelo manejo adequado da tela refletora, o qual impedia temperaturas elevadas (>34 °C) no interior do viveiro e também o excesso de energia radiante nas horas mais quentes do dia.

No presente estudo, o incremento na absorção diária de CO₂ foi de aproximadamente 2,4 vezes no regime de 30/20 °C quando comparado ao de 25/20 °C (Figura 10b). Sabendo-se que as laranjeiras em ambientes mais quentes (dentro de uma faixa ótima) têm crescimento e desenvolvimento intensificados, tal informação poderia ser utilizada para acelerar o processo de produção de mudas e assim promover economia de escala nos viveiros comerciais.

6 CONCLUSÃO

Plantas que crescem em ambientes com maior temperatura média apresentam incremento na atividade metabólica, o que determina maior produção de biomassa e exportação de fotoassimilados. A maior dinâmica de carboidratos, indicada pela elevada exportação de fotoassimilados, estimula a atividade fotossintética e assim plantas crescendo em ambientes com maior temperatura (30/20 °C, dia/noite) apresentam maior ganho diário de carbono em relação a plantas em ambientes com temperatura mais amena (25/20 °C, dia/noite).

O metabolismo das laranjeiras é afetado de tal maneira por variações no regime térmico de crescimento que mesmo tecidos já completamente expandidos e maduros apresentam modificações fisiológicas relacionadas à fotossíntese, exportação de fotoassimilados e ao conteúdo de carboidratos e de pigmentos fotossintéticos.

7 REFERÊNCIAS

- AHRENS, M. J.; INGRAM, D. L. Heat tolerance of citrus leaves. **HortScience**, Alexandria, v.23, p. 747-748, 1988.
- AMARAL, L.I.V.; GASPAR, M.; COSTA, P.M.F.; AIDAR, M.P.M.; BUCKERIDGE, M.S. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. **Hoehnea**, São Paulo, v.34, p. 425-431, 2007.
- AZCÓN-BIETO, J. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v.73, p. 681-686, 1983.
- 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.
- BIELESKI, R.L.; TURNER, A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical Biochemistry**, New York, v.17, p. 278-293, 1966.
- BLÄSING, O.E.; GIBON, Y.; GÜNTHER, M.; HÖHNE, M.; MORCUENDE, R.; OSUNA, D.; THIMM, O.; USADEL, B.; SCHEIBLE, W.R.; STITT, M. Sugars and circadian regulation make major contributions to the global regulation of diurnal gene expression in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, Baltimore, v.17, p. 3257-3281, 2005.
- CAMARGO, A.P.; PINTO, H.S.; PEDRO JÚNIOR, M.J.; BRUNINI, O.; ALFONSI, R.R.; ORTOLANI, A.A. Aptidão climática de culturas agrícolas. In: SÃO PAULO (ESTADO), SECRETARIA DA AGRICULTURA, **Zoneamento Agrícola do Estado de São Paulo**. São Paulo, GESP, v.1, p. 109-149. 1974.
- 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**, Amsterdam, v.128, p. 43-50, 1997.
- DAVENPORT, T.L. Citrus flowering. **Horticultural Reviews**, New York, v.12, p. 349-408, 1990.
- DAVIES, F.S.; ALBRIGO, L.G. **Citrus**. Wallingford: CAB International, 1994. 254 p.

DICKSON, R.E. Assimilate distribution and storage. In: RAGHAVENDRA, A.S. (ed). **Physiology of trees**. New York, John Wiley & Sons, p. 51-85, 1991.

DUBOIS, M.; GILLES, K.A.; HAMILTON, J.K.; REBERS, P.A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, London, v.28, p. 350-356, 1956.

FARRAR, J.F.; GUNN, S. Effects of temperature and atmospheric carbon dioxide on source-sink relations in the context of climate changes. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A.A. (ed). **Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships**. New York, Marcel Dekker, p. 389-406, 1996.

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

FOYER, C.H.; GALTIER, N. Source-sink interaction and communication in leaves. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A.A. (ed). **Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships**. New York, Marcel Dekker, p. 311-340, 1996.

FNP CONSULTORIA & COMÉRCIO. **Agrianual 2006**: anuário da agricultura brasileira. São Paulo: Atlântica, 2006. 504 p.

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

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. Basic and practical aspects of Citrus trees carbohydrate economy. In: Citrus flowering & fruiting short course, 1., 1997, Lake Alfred. Proceedings. Disponível em:
<<http://flcitrus.ifas.ufl.edu/UF%20IFAS%20Short%20Course%20Proceedings/citrusflowering.htm>>. Acesso em: 23 jan. 2009.

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.

GUO, Y.P.; ZHOU, H.F.; ZHANG, L.C. Photosynthetic characteristics and protective mechanisms against photooxidation during high temperature stress in two citrus species. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v.108, p. 260-267, 2006.

HÄLLGREN, J.E.; STRAND, M.; LUNDMARK, T. Temperature stress. In: RAGHAVENDRA, A.S. (ed). **Physiology of trees**. New York, John Wiley & Sons, p. 301-335, 1991.

HIGUCHI, H.; UTSUNOMIYA, N.; SAKURATANI, T. Effects of temperature on growth, dry matter production and CO₂ assimilation in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) and sugar apple (*Annona squamosa* L.) seedlings. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v.73, p. 89-97, 1998.

IDEO, S.B.; KIMBALL, B.A. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on regrowth of sour orange trees (*Citrus aurantium*; Rutacea) after coppicing. **American Journal of Botany**, New York, v.81, p. 843-84, 1994.

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.

IEA - 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: 10 jan. 2009.

JONES, H.G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.49, p. 387-398, 1998.

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**, Berlin, v. 161, p. 308-313, 1984.

KALT-TORRES, W.; KEER, 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.; LEVY, Y. Stomatal response of *Citrus jambhiri* to water stress and humidity. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.38, p. 105-108, 1976.

KHAIRI, M.M.A.; 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.A.; HALL, A.E. Temperature and humidity effects on net photosynthesis and transpiration of *Citrus*. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.36, p. 29-34, 1976b.

KILB, B.; WIETOSKA, H.; GODDE, D. Changes in the expression of photosynthetic genes precede loss of photosynthetic activities and chlorophyll when glucose is supplied to mature spinach leaves. **Plant Science**, Amsterdam, v.115, p. 225–235, 1995.

KRAPP, A.; QUICK, W.P.; STITT, W. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase, other Calvin cycle enzymes and chlorophyll decrease when glucose is supplied to mature spinach leaves via the transcription stream. **Planta**, Berlin, v.186, p. 58–99, 1991.

KRUGER, L.C.; VOLIN, J.C. Reexamining the empirical relation between plant growth and leaf photosynthesis. **Functional Plant Biology**, Victoria, v.33, p. 421-429, 2006.

KOCH, K.E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.47, p. 509-540, 1996.

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

LICHTENTHALER, H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, San Diego, v.148, p. 350-382, 1987.

LICHTENTHALER, H.K.; WELLBURN, A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemistry Society Transactions**, London, v.11, p. 591-592, 1983.

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 laranja '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, D.F.S.P.; RIBEIRO, R.V.; FRANÇA, P.; MACHADO, E.C. Variação sazonal do conteúdo foliar de carboidratos em limeira ácida 'Taiti': II. Translocação diária de fotoassimilados e crescimento das plantas. In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 16., 2006, Piracicaba. Anais. CD-ROM.

MCCORMICK, A.J.; CRAMER, M.D.; WATT, D.A. Sink strength regulates photosynthesis in sugarcane. **New Phytologist**, London, v.171, p. 759-770, 2006.

MCCORMICK, A.J.; CRAMER, M.D.; WATT, D.A. Regulation of photosynthesis by sugar in sugarcane leaves. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v.165, p. 1817-1829, 2008.

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.

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 Plant of Physiology**, Melbourne, v.27, p. 167-173, 2000.

NOLTE, K.D.; KOCH, K.E. Companion-cell specific localization of sucrose synthase in zones of phloem loading and unloading. **Plant Physiology**, Rockville, v.101, p. 899-905, 1993.

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

ORTOLANI, A.; PEDRO JUNIOR, M.J.; ALFONSI, R.R. Agroclimatologia e o cultivo de citros. In: RODRIGUES, O.; VIÉGAS, F.; POMPEU JUNIOR, J.; AMARO, A. A. (ed). **Citricultura brasileira**. Campinas, Fundação Cargill, p.153-195, 1991.

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.

PIO, R.M.; FIGUEIREDO, J.O.; STUCHI, E.S.; CARDOSO, S.A.B. Variedades copas. In: MATTOS JR., D.; DE NEGRI, J.D.; PIO, R.M.; POMPEU JR., J. (eds). **Citros**. Campinas, IAC/Fundag, p. 37-60, 2005.

QUICK, W.P.; SCHAFFER, A.A. Sucrose metabolism in sinks and sources. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A.A. (ed). **Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships**. New York, Marcel Dekker, p. 115-156, 1996.

QUILOT, B.; GENARD 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 & Biotechnology**, Ashford, v.79, p. 546-553, 2004.

RAMOS, R.A.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C. Aclimação fotossintética ao auto-sombreamento induzido pelo crescimento vegetativo em laranjeiras. In: Congresso Brasileiro de Fruticultura, 20., 2008, Vitória. Anais. CD-ROM.

RAMOS, R.A.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; MACHADO, R.S. Variação sazonal do crescimento vegetativo de laranjeiras 'Hamlin' enxertadas em citrumeleiro 'Swingle' no município de Limeira/SP. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v.31, 2009. (no prelo)

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

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

REUTHER, W.; NAUER, E.M.; ROISTACHER, C.N. Some high temperature effects on citrus growth. **Journal of the Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.14, p. 353-356, 1979.

RIBEIRO, R.V. **Variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas de laranja 'Valência'**. 2006. 157p. Tese (Doutorado). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C. Some aspects of citrus ecophysiology in subtropical climates: re-visiting photosynthesis under natural conditions. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v.19, p. 393-411, 2007.

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

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, 2005a.

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 Fruticultura**, Jaboticabal, v.28, p. 247-253, 2006a.

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, p. 670-678, 2006b.

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.; OLIVEIRA, R.F. Variação sazonal e diária do conteúdo de carboidratos em folhas de laranjeira 'Valência'. In: Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, 10.; Congresso Latino Americano de Fisiologia Vegetal, 12., 2005b, Recife. Resumos expandidos. CD-ROM.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. Photosynthesis and water relations of well-watered orange plants as affected by winter and summer conditions. **Photosynthetica**, Pragma, v.49, 2009a. (no prelo).

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. Seasonal and diurnal changes in photosynthetic limitation of young sweet orange trees. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v.66, p. 203-211, 2009b.

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., 2004b, Ubatuba. Resumos. CD-ROM.

ROITSCH, T. Source-sink regulation by sugar and stress. **Current Opinion in Plant Biology**, Amsterdam, v.2, p. 198-206, 1999.

ROLLAND, F.; BAENA-GONZALEZ, E.; SHEEN, J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v.57, p. 675-709, 2006.

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**, Campinas, v.66, p. 711-720, 2007.

SAGE, R.F.; KUBIEN, D.S The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.30, p. 1086-1106, 2007.

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. (eds). **Plant response to stress**. Berlin, Springer Verlag, p. 27-53. 1987.

SHIMIZU, T.; TORIKATA, H.; TONI, S. Studies on the effect of crop load on the composition of Satsuma mandarin trees.V. Analysis of production processes of bearing and non-bearing trees based on the carbohydrate economy. **Journal of the Japanese of Society for Horticultural Science**. Kyoto, v.46, p. 465-478, 1978.

SMILLIE, R.M.; NOTT, R. Heat injury in leaves of alpine temperature and tropical plants. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v.6, p. 135-141, 1979.

SMITH, A.M.; STITT, M. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.30, p. 1126-1149, 2007.

SMITH, S.M.; FULTON, D.C.; CHIA, T.; THORNEYCROFT, D.; CHAPPLE, A.; DUNSTAN, H.; HYLTON, C.; ZEEMAN, S.C.; SMITH, A.M. Diurnal changes in the transcriptome encoding enzymes of starch metabolism provide evidence for both transcriptional and post-transcriptional regulation of starch metabolism in *Arabidopsis* leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v.136, p. 2687-2699, 2004.

SPIEGEL-ROY, P.; GOLDSCHIMIDT, E.E. **Biology of citrus**. Cambridge, Cambridge University Press, 1996. 230 p.

SUSANTO, S.; NAKAJIMA, Y.; HASEGAWA, K.; OZAWA, Y. Effect of early season day/night temperatures on vegetative and reproductive growth of cultivar 'Tosa Buntan' pummel (*Citrus grandis* (L.) Osbeck). **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v.50, p.147-151, 1992.

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

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.

VAN HANDEL, E. Direct microdetermination of sucrose. **Analytical Biochemistry**, New York, v.22, p. 280-283, 1968.

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

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**, The Hague, n.531, p. 143-149, 2000.

VIANELO, R.L.; ALVES, A.R. **Meteorologia básica e aplicações**. Viçosa, Editora UFV, 2000. 449 p.

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

VU, J.C.V.; NEWMAN, Y.C.; ALLEN JR, L.H.; GALLO-MEAGHER, M.; ZHANG, M.Q. Photosynthetic acclimation of young sweet orange trees to elevated growth CO₂ and temperature. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v.159, p. 147-157, 2002.

VU, J.C.V.; YELENOSKY, G. Photosynthetic characteristics in leaves of 'Valencia' orange (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) grown under high and low temperature regimes. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v.27, p. 279-287, 1987.

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

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](#)