

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ

JUNEA LEANDRO DO NASCIMENTO

**CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS
DE *Attalea funifera* MART. SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO
E AO ESTRESSE HÍDRICO**

**ILHÉUS - BAHIA
2009**

Livros Grátis

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

Milhares de livros grátis para download.

JUNEA LEANDRO DO NASCIMENTO

**CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS
DE *Attalea funifera* MART. SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO
E AO ESTRESSE HÍDRICO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, da Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

Área de Concentração:
Cultivos em Ambiente Tropical Úmido.

Orientador:
Prof. Dr. Alex-Alan Furtado de Almeida.

**ILHÉUS - BAHIA
2009**

N244

Nascimento, Junea Leandro do.

Crescimento e assimilação de carbono em plantas jovens de *Attalea funifera* Mart. submetidas ao sombreamento e ao estresse hídrico / Junea Leandro do Nascimento. – Ilhéus, BA : UESC/PPGPV, 2009. xii, 97 f. : Il.

Orientador: Alex-Alan Furtado de Almeida.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal.

Inclui bibliografia.

1. Palmeira – Fisiologia.
2. Palmeira – Cultivo.
3. Plantas – Efeito da sombra.
4. Plantas – Efeito da umidade do solo.
5. Plantas – Efeito da radiação solar.
6. Plantas – Crescimento.

CDD 584.5

JUNEA LEANDRO DO NASCIMENTO

**CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS
DE *Attalea funifera* MART. SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO
E AO ESTRESSE HÍDRICO**

Ilhéus, BA, 24/07/2009.

Prof. Dr. Alex-Alan Furtado de Almeida
UESC/DCB
(Orientador)

Prof. Dr. Fábio Pinto Gomes
UESC/DCB

Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke
UESC/DCB

Prof. Dr. Marco Antonio Oliva
UFV/DBV

DEDICATÓRIA

**Aos meus pais, Armindo e Cleonice,
pelo exemplo que sempre me deram de
persistência, objetividade, garra e vontade de vencer.**

*“Jamais considere seus estudos uma obrigação,
mas uma oportunidade invejável...
para aprender a conhecer a
influência libertadora da beleza do reino do espírito,
para seu próprio prazer pessoal e
para proveito da comunidade a qual
seu futuro trabalho pertencer.”*

(Albert Einstein)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, PAI, por ter colocado em meu caminho pessoas maravilhosas que me ajudaram muito em minha vida as quais hoje só tenho a agradecer.

Aos meus excelentes orientadores Alex-Alan Furtado de Almeida e Fábio Pinto Gomes por todos os ensinamentos teóricos, metodológicos, estatísticos e éticos que recebi ao longo dos dois anos e meio de convivência, além da paciência e do incentivo durante a realização desse trabalho. A confiança depositada em mim e o estímulo para sempre tentar ser um profissional melhor foram extremamente importantes para o meu amadurecimento intelectual.

A minha família pelo apoio e amor incondicionais, incentivos, amizade e compreensão, principalmente durante este período em que me ausentei de quase tudo para dedicar-me ao mestrado.

À Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), em especial ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, pela oportunidade concedida.

Ao Sr. Carlos Alex Lima Guimarães pela doação das plantas de *Atallea funifera* para a realização desta pesquisa.

A Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pela concessão da bolsa de estudo.

Agradecimento especial aos grandes amigos Mayana Leandra, Leonardo Ferreira e Alyne Lavinsky pela amizade, apoio, paciência, confidências, conversas e risadas, além da ajuda braçal e intelectual dentro e fora da UESC.

Aos amigos que não estiveram fisicamente próximos, mas torceram por meu sucesso, e que sempre estarão presentes em cada lembrança, especialmente a Vanessa, minha irmã de coração.

A Mariegna, que me recebeu em sua casa de braços abertos com amizade, paciência e respeito e com sua experiência e sabedoria sempre encontrava palavras para me incentivar.

À Alayana, Marília, Francisvaldo, Priscila e Thed pelo apoio e ajuda imprescindível que me ofereceram ao longo de todo o trabalho, na utilização dos aparelhos, na metodologia aplicada, em noites viradas pelas medições pre-dawn, entre outros...

A todos os colegas de trabalho do Instituto de Meio Ambiente e Secretaria de Meio Ambiente do Estado da Bahia (escritório regional de Itabuna), que me receberam, apoiaram e incentivaram durante este período final, de redação da dissertação.

E a todos aqueles que um dia lerem e, ou consultarem esta dissertação.

**CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS
DE *Attalea funifera* MART. SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO
E AO ESTRESSE HÍDRICO**

RESUMO

A espécie *Attalea funifera* é endêmica da região litorânea do Estado da Bahia, explorada tanto em condições espontâneas, no interior da mata raleada, quanto sob cultivo a pleno sol. Os aspectos positivos e negativos relacionados ao seu cultivo a pleno sol e em sub-bosque, bem como sua resposta ao déficit hídrico com posterior reidratação, são, até o presente momento, divergentes e baseados em fatos empíricos. O presente trabalho teve como objetivo avaliar as respostas fisiológicas de plantas de *A. funifera* a diferentes níveis de sombreamento e aos ciclos de desidratação e reidratação. O experimento foi conduzido em condições de casa de vegetação (CV) no *campus* da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus, BA, durante 486 dias. Foram utilizadas 48 plantas de *A. funifera* com aproximadamente um ano de idade, cultivadas em vasos plásticos contendo como substrato 250 dm³ de latossolo variação 'Nazaré'. Os vasos foram distribuídos em quatro ambientes, um sem cobertura no interior da CV (T1), e três que proporcionaram uma atenuação de 25, 50 e 75% da radiação global, denominados de T25, T50 e T75, respectivamente. Aos 282 dias após o plantio (DAP), metade das plantas foi submetida ao tratamento de estresse hídrico e metade mantida sob irrigação regular. A suspensão da irrigação do solo foi imposta até que a taxa fotossintética líquida (A) em T1 atingisse valores próximos à zero. Logo após, as plantas submetidas ao estresse hídrico foram reidratadas e a recuperação acompanhada até que A atingisse valores superiores a 80% em relação às plantas controle. Os maiores valores de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), ao longo do dia, foram observados no tratamento T1 e diminuíram conforme o aumento do sombreamento. Não se observou diferenças significativas, entre os quatro ambientes de sombreamento, para os valores de temperatura (T) e umidade relativa do ar (UR), dentro de cada estação do ano. A redução do teor de umidade do substrato atingiu valores críticos aos 176 dias após a aplicação do tratamento (AAT) de seca, sendo que as plantas do tratamento T1 mostraram reduções significativas, em relação ao tratamento irrigado, de 87 % para A , 72 % para condutância estomática (gs) e 71 % para transpiração (E), com valor médio de Ψ_w em torno de -1,65 MPa e de Ψ_m de -1,49 MPa. Fatores estomáticos foram mais importantes na limitação da fotossíntese que os fatores não estomáticos nas plantas sob deficiência hídrica, durante o pico de estresse. Os valores do módulo de elasticidade (ϵ) aumentaram significativamente com o aumento da RFA de T75 para T1 no tratamento controle, sendo que T1 apresentou paredes com maior elasticidade. Não se observou a ocorrência de ajustamento osmótico para *A. funifera*. As eficiências instantânea (A/E) e intrínseca (A/gs) de uso da água acompanharam a diminuição gradativa de gs e tiveram seus valores reduzidos sob deficiência hídrica no solo. O Ψ_w recuperou-se 24 h após a primeira irrigação de reidratação. A recuperação de A , gs , E , A/gs e A/E iniciou-se 24 h após a primeira irrigação de reidratação e em 48 h as plantas do tratamento de seca já estavam completamente recuperadas em todos os níveis de sombreamento. Aos 184 dias AAT, final do período experimental, houve uma redução no teor de clorofila das plantas controle, quando comparados aos valores do 80º dia AAT. Nas plantas irrigadas do tratamento T1 ocorreu um acentuado declínio de Fv/Fm indicando a presença de danos no aparato fotossintético. A eficiência quântica efetiva do FS 2 (Φ_{PSII}), o coeficiente de extinção fotoquímico (qP), a capacidade fotossintética máxima (A_{max}), a taxa respiratória na ausência de luz (Rd), as irradiâncias de compensação

(I_c) e saturação (I_s) e a taxa de transporte de elétrons máxima (ETR_{max}), apresentaram comportamento semelhante entre os quatro níveis de sombreamento, sendo que as plantas cultivadas sob maior RFA apresentaram valores significativamente ($P < 0,05$) maiores que os ambientes de menor nível de radiação luminosa. Já o rendimento quântico aparente (α) apresentou comportamento inverso, com maiores valores nos ambientes mais sombreados. Os valores de biomassa seca de raiz (MS_R), parte aérea (MS_{PA}) e total (MS_T) foram maior em T1 seguida de T25 diferindo significativamente ($P < 0,05$) dos demais tratamentos. No tratamento de seca a alocação de biomassa para as raízes foi mais evidente nas plantas cultivadas nos tratamentos de maior RFA. Houve interação entre os tratamentos de seca e controle, para a razão MS_R/MS_{Pa} , sendo que no tratamento de seca, T1 e T25 foi significativamente ($P < 0,05$) maior que nas plantas controle. Com base nos resultados obtidos foi possível concluir que as plantas de *A. funifera* apresentaram baixa tolerância a deficiência hídrica no solo, com elevada sensibilidade de A , g_s , E e Ψ_w , não apresentando características de economia no uso da água e nem mecanismos de ajustamento osmótico sob condições estressantes. As plantas de *A. funifera* desenvolvidas em T50 e T75 cresceram fora de suas condições ótimas ao desenvolvimento em relação à irradiância. Recomenda-se o T25 como um ambiente ideal para o seu cultivo inicial, devido às características de crescimento vegetativo e taxas fotossintéticas.

GROWTH AND CARBON ASSIMILATION IN *Attalea funifera* Mart. SEEDLINGS SUBMITTED TO SHADING AND WATER STRESS

ABSTRACT

Attalea funifera, an endemic species of the Atlantic rain forests of eastern Bahia, Brazil, has been explored under shade as well as full sunlight environments. The positive and negative aspects related to *A. funifera* cultivation under that contrasting conditions are divergent and based on empirical information. The objective of the present work was to evaluate the physiological responses of *A. funifera* seedlings to different shading levels and the dehydration and rehydration cycles. The experiment was conducted at the Santa Cruz State University greenhouse (GH), Ilhéus, Bahia, Brazil, for 486 days. Forty eight seedlings with approximately one year old were transplanted to polyethylene pots, containing 250 dm³ of an oxisoil 'Nazaré' variation. Shade was obtained by different lights conditions (25, 50, 75% of light attenuation and natural irradiance conditions inside of the GH) denominated of T25, T50, T75 and T1 respectively. After 282 days of cultivation, half seedlings were exposed to soil drought cycle, by suspension of irrigation until the net photosynthetic rate (A) approached zero in T1 and rewatering until recovery of A to, at least, 80% of the well watered control seedlings. Photosynthetically active radiation (PAR) values throughout the day were higher in T1, and decreased with increasing shading. Substratum humidity reached critical values after 176 days of drought treatment. At this moment, the mean value of Ψ_w was -1,65 MPa and Ψ_m was -1,49 MPa, being observed decreases in A (87%), stomatal conductance (g_s , 72%) and transpiration rate (E , 71%) as compared to control seedlings. Stomatal limitation of A was more important than non stomatal factors in seedlings under severe drought. The values of elastic modulus (ϵ) increased significantly with the increment of light availability (from T75 to T1) in well watered seedlings, with the highest cell wall elasticity obtained in seedlings of T1. The occurrence of osmotic adjustment in *A. funifera* was not observed. Instantaneous (A/E) and intrinsic (A/g_s) water use efficiencies, followed the gradual reduction of g_s , especially under soil water stress. The Ψ_w recovered 24 h after the rehydration. A , g_s , E , A/g_s and A/E recovery were initiated 24h after rehydration and were complete after 48 h in all shade levels. At the end of the experimental period (184 days of drought treatment), chlorophyll content was reduced in control seedlings. In the seedlings grown in T1, the presence of damages in photosystem II (PSII) was explained by reduction in F_v/F_m . Effective quantum efficiency of PSII (Φ_{PSII}), photochemical quenching (qP), maximum photosynthetic capacity (A_{max}), dark respiration rate (R_d), compensation (CI) and saturation (SI) irradiances and maximum electron transport rate (ETR_{max}), showed similar behavior in each shade level, but great values were observed under higher PAR levels, whereas apparent quantum yield (α) showed an inverse behavior. Interactive effect of shade and drought were observed in growth variables. The values of root dry biomass (RDB), shoot (SDB) and total (TDB) were higher in T1 followed by T25, differing significantly ($P < 0.05$) from the other shade levels. Significant differences ($P < 0.05$) between drought and control treatments were observed for RDB/SDB ratio, with higher values observed in drought treatments of T1 and T25. *A. funifera* seedlings showed low tolerance to soil water stress as indicated by decreases in A , g_s , E and Ψ_w . In addition, any traits related to water economy under drought conditions were detected. *A. funifera* seedlings cultivated in T50 and T75 were under suboptimal light conditions. Plant growth and leaf gas exchange characteristics lead us to consider T25 as an ideal environment for *A. funifera*, at least at the establishment phase.

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIACÕES

<i>UR</i>	Umidade relativa do ar (%)
<i>T</i>	Temperatura do ar (°C)
RFA	Radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>A</i>	Taxa fotossintética líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>gs</i>	Condutância estomática ao vapor de água ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>E</i>	Taxa transpiratória ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>A/gs</i>	Eficiência intrínseca de uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$)
<i>A/E</i>	Eficiência instantânea de uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$)
<i>DPV</i>	Déficit de pressão de vapor entre o ar e a folha (KPa)
<i>Ci</i>	Concentração de CO_2 nos espaços intercelulares ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$)
<i>Ls</i>	Limitação estomática relativa da fotossíntese (%)
<i>Lm</i>	Limitação mesofílica da fotossíntese (%)
AAT	Dias após a aplicação dos tratamentos de estresse hídrico
FS 2	Fotossistema 2
<i>F₀</i>	Fluorescência mínima
<i>F_m</i>	Fluorescência máxima
<i>F_v/F_m</i>	Rendimento quântico potencial máximo de FS 2
<i>F_m'</i>	Fluorescência máxima durante a radiação actínica
<i>F_v'/F_m'</i>	Eficiência fotoquímica máxima de FS 2
<i>ETR</i>	Taxa de transporte de elétrons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).
Φ FS2	Eficiência quântica efetiva de FS 2
<i>qP</i>	Coefficiente de extinção fotoquímica
<i>qN</i>	Coefficiente de extinção não-fotoquímico
<i>A_{max}</i>	Capacidade fotossintética máxima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

α	Rendimento quântico aparente ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol fótons}^{-1}$)
R_d	Taxa respiratória na ausência de luz ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
I_c	Irradiância de compensação ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
I_s	Irradiância de saturação ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
ETR_{max}	Taxa máxima aparente de transporte de elétrons ($\mu\text{mol elétrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Ψ_w	Potencial hídrico foliar (-MPa)
K_L	Condutância hidráulica ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)
Ψ_m	Potencial mátrico do solo (-MPa)
Ψ_S^0	Potencial osmótico no ponto de turgescência nula (-MPa)
Ψ_S^{100}	Potencial osmótico em turgescência plena (-MPa)
TRA^0	Teor relativo de água no ponto de turgescência zero (%)
ε	Módulo de elasticidade
MS_R	Biomassa seca das raízes (g)
MS_{Pa}	Biomassa seca da parte aérea (g)
MS_T	Biomassa seca total (g)
MS_R/MS_{Pa}	Razão raiz : parte aérea

SUMÁRIO

	Resumo	vi
	Abstract	viii
1	INTRODUÇÃO GERAL	1
2	REFERENCIAL TEÓRICO	3
2.1	<i>Attalea funifera</i> Martius	3
2.2	Respostas fisiológicas das plantas à variação da Irradiância	4
2.3	Respostas fisiológicas das plantas ao estresse hídrico do solo	10
	CAPÍTULO 1: CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS DE <i>Attalea funifera</i> MART. SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO	13
	RESUMO	14
	ABSTRACT	15
1	INTRODUÇÃO	16
2	MATERIAL E MÉTODOS	19
2.1	MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO	19
3.2	TROCAS GASOSAS FOLIARES	20
2.2.1	Curvas de saturação da fotossíntese em resposta à radiação luminosa (Curvas de luz)	20
2.2.2	Curvas de fluorescência da clorofila <i>a</i> em resposta à radiação luminosa	21
2.4	DETERMINAÇÃO DA BIOMASSA SECA	22
2.5	ANÁLISE ESTATÍSTICA	22
3	RESULTADOS	23
4	DISCUSSÃO	35
5	CONCLUSÕES	41
	CAPÍTULO 2 - CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS DE <i>Attalea funifera</i> MART. SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO	42
	RESUMO	43
	ABSTRACT	44
1	INTRODUÇÃO	45

2	MATERIAL E MÉTODOS	48
2.1	MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO	48
2.2	DETERMINAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS	49
2.3	RELAÇÕES HÍDRICAS	50
2.3.1	Determinação do potencial hídrico foliar (Ψ_w)	50
2.3.2	Curvas Pressão Volume	51
2.3.3	Determinação do teor de umidade no solo	51
2.3	DETERMINAÇÃO DO TEOR DE CLOROFILA	52
2.4	DETERMINAÇÃO DA BIOMASSA SECA	52
2.5	ANÁLISE ESTATÍSTICA	52
3	RESULTADOS	53
4	DISCUSSÃO	70
5	CONCLUSÕES	75
3	CONSIDERAÇÕES FINAIS	76
4	REFERÊNCIAS	77

1 INTRODUÇÃO GERAL

A palmeira arbórea *Atallea funifera* (piaçava) é uma espécie endêmica da região litorânea do Estado da Bahia, explorada tanto em condições espontâneas, no interior da mata raleada, quanto sob cultivo a pleno sol. O cultivo racional dessa espécie ainda é feito sem nenhuma norma técnica pré-estabelecida. Dentre as possibilidades de uso dessa palmeira destaca-se a produção de fibras longas, pouco elásticas, flexíveis e impermeáveis, utilizadas para a fabricação de vassouras domésticas e industriais, isolante térmico, cordas, dentre outros. No mercado local, a borra, um subproduto da extração da fibra, é bastante utilizada para a cobertura de casas, barracas de praia e choupanas. A amêndoa do fruto pode ser utilizada como alimento e óleo, ao passo que o mesocarpo pode ser utilizado na fabricação de farinha de “satim” e o endocarpo na produção de carvão vegetal (VINHA e SILVA, 1998).

A exploração de *A. funifera* é puramente extrativista, por isso existe a necessidade de um manejo racional para que sua sobrevivência seja garantida (AQUINO *et al.*, 2002; VINHA e SILVA, 1998). O aumento da produção nacional e a maior participação da fibra de *A. funifera* na composição de diversos produtos podem ser obtidos com a implantação de “piaçavais” em sistemas agroflorestais e no repovoamento ou enriquecimento florestal de áreas da Mata Atlântica (MELO *et al.*, 2000). Porém, poucos são os trabalhos científicos que exaltem a importância da difusão e racionalização de técnicas sobre o cultivo da piaçaveira, visando atender a expectativa dos agricultores, já que se trata de uma excelente alternativa para a diversificação do litoral baiano (VINHA e SILVA, 1998).

Ao experimentarem diferentes condições de RFA, a maior parte das espécies vegetais, adaptam-se a essa variação, em maior ou em menor grau (DUZ *et al.*, 2004), é o que pode ser caracterizado como plasticidade fisiológica. No geral, plantas desenvolvidas em condições de pleno sol são capazes de aclimatarem e crescerem em condições de sombra. Além disso, essas plantas apresentam uma grande capacidade de uso da luz no processo fotossintético e no ciclo das xantofilas (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1995). A plasticidade fisiológica, em relação à disponibilidade de RFA, é fundamental para a sobrevivência de plantas em ambientes heterogêneos, ou muito dinâmicos, como nas florestas tropicais úmidas, podendo explicar as variações na distribuição geográfica e ecológica das espécies (PETIT *et al.*, 1996; DUZ *et al.*, 2004).

A capacidade de tolerância a um fator de estresse é importante para o cultivo da espécie em ambientes diferentes do seu habitat natural, bem como para a manutenção da integridade do aparelho fotossintético, pois é esta integridade que caracteriza a resistência das

plantas, uma vez que permite recuperação da fotossíntese após o período de estresse (LIU e DICKMANN, 1993). Segundo Kramer (1995) o efeito do estresse hídrico sobre a maioria das culturas varia de acordo com sua duração, intensidade e período de ocorrência no ciclo da cultura. Para o autor, a deficiência hídrica ocorre quando a quantidade de água absorvida pela planta é menor que a quantidade de água transpirada, de forma que os tecidos da planta não ficam totalmente túrgidos. Uma das principais respostas das plantas a deficiência hídrica no solo é o fechamento parcial dos estômatos, considerado como resposta fisiológica de adiamento a deficiência hídrica, e, com isto, ocorre a limitação da disponibilidade de CO₂ no interior do mesofilo, o que causa a diminuição da taxa fotossintética líquida (CORNIC, 2000). As plantas normalmente apresentam um decréscimo paralelo entre a fotossíntese e a condutância estomática à medida que a deficiência hídrica se torna mais severa, logo, a taxa de transpiração também decresce como resultado do fechamento dos estômatos. Esse é um dos importantes mecanismos de defesa que as plantas possuem contra perdas exageradas de água (GLENN *et al.*, 2000).

Apesar de algumas espécies de palmeiras desenvolverem mecanismos de tolerância ao estresse hídrico no solo (CALBO e MORAES, 1997; CALBO e MORAES, 2000; GOMES *et al.*, 2008; OLIVEIRA *et al.*, 2002; REPELLIN *et al.*, 1994), os estudos de fisiologia de palmeiras são escassos, principalmente no que diz respeito aos mecanismos de tolerância a esta condição. Também são escassos os estudos a respeito do comportamento sob diferentes níveis de irradiância, englobando parâmetros fisiológicos como crescimento e fotossíntese. Dessa forma, o conhecimento das relações entre deficiência hídrica, crescimento e desenvolvimento nas espécies de *A. funifera*, durante a fase inicial de crescimento, assume particular importância, uma vez que tais informações são importantes, por contribuírem para a compreensão da distribuição desta espécie na floresta atlântica da Bahia, indicando quais níveis de sombreamento são suportados pelas plantas dessa espécie, auxiliando na escolha dos sistemas de plantio mais adequados e servindo de apoio a projetos de conservação da espécie.

O presente trabalho teve como objetivo avaliar o crescimento e as respostas fisiológicas em plantas jovens de *Attalea funifera* submetidas a diferentes níveis de sombreamento e ao ciclo de desidratação e reidratação do solo.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 *Attalea funifera* Martius

As palmeiras são consideradas plantas emblemáticas das regiões tropicais, por sua abundância e produtividade, além de terem sido de fundamental importância na subsistência dos povos indígenas, sendo algumas importantes ainda hoje na subsistência de povos tradicionais, e outras economicamente importantes no mercado mundial. Diversas palmeiras nativas das regiões tropicais do Brasil têm sido objeto de pesquisa, desde o final da década de 70 (CLEMENT *et al.*, 2005).

O gênero *Attalea*, originário da América do Sul, possui aproximadamente 22 espécies, das quais 15 são encontradas no Brasil e pelo menos oito no Estado da Bahia (ULH e DRANSFIELD, 1987), sendo a *A. funifera* considerada a espécie mais importante, pela qualidade de sua fibra, boa aceitação no mercado internacional e por ser uma espécie nativa e endêmica da Bahia.

Como espécie nativa e endêmica a *A. funifera*, conhecida popularmente por piaçava, encontra-se desde o município de Prado, localizado na região extremo sul do estado da Bahia, até a fronteira com o Estado de Sergipe, afastando-se no máximo 65 km da costa litorânea, numa faixa de vegetação de transição da restinga para a mata higrófila. A maior concentração de piaçavais está localizada nos municípios de Canavieiras, Ilhéus, Itacaré, Maraú, Ituberá e Nilo Peçanha no estado da Bahia. Na área litorânea, a *A. funifera* é encontrada em solos arenosos, com baixo teor de matéria orgânica e levemente acidificado, associada à vegetação secundária sob mata, ou em áreas expostas à luz. Fora do litoral, pode ser observada em solos areno-argilosos, com baixos teores de bases trocáveis e pH abaixo de 4,5 (SILVA, 1975), solos estes considerados de baixa fertilidade.

Plantas adultas de *A. funifera* possuem estipe cilíndrico sem ramificações que atingem altura média de 12 m, podendo chegar a até 20 m em regiões de maior umidade, somente visível a partir do quarto ano de idade da planta. Em média, possuem nove folhas longas com até nove metros de comprimento, cujas faces internas dos pecíolos foliares encontram-se as fibras rígidas de até 3,5 m de comprimento. Suas inflorescências são do tipo espádice, envolvidas por uma grande bráctea, possuindo flores masculinas, femininas ou hermafroditas na mesma ráquis. Sua fecundação é cruzada, sendo realizada quase que exclusivamente por insetos (VOEKS, 2002). Os frutos são do tipo drupa de comprimento médio de 12 cm e diâmetro variando em torno de 7 cm, com epicarpo esverdeado liso, mesocarpo fibroso esbranquiçado e pouco oleoso, endocarpo pétreo de coloração castanha, com uma a três

sementes de formato elíptico, com endosperma oleaginoso e sólido (VOEKS, 1987, 1988, 2002; NOBLICK, 1991; VINHA e SILVA, 1998).

Caracterizaram-se três períodos de desenvolvimento da *A. funifera* em relação ao desenvolvimento de seu caule, denominados por patioba, bananeira e coqueiro, destacando-se o período de bananeira como o de maior produção de fibras (8 a 10 kg planta⁻¹) com grande resistência à ruptura (MOREAU, 1997). As fibras de *A. funifera* são produzidas uniformemente durante todo o ano, sendo o estado da Bahia responsável por 95% do total da produção nacional, destinada, em sua maioria, para outros estados brasileiros e para exportação, incluindo países como os Estados Unidos, Reino Unido, Portugal, Bélgica, Holanda, Alemanha e Argentina (MELO *et al.*, 2000).

Em geral, as plantas são encontradas em campo com vários estádios de desenvolvimento vegetativo, distribuídas de forma desordenada. Por ser uma espécie espontânea, o número de plantas por unidade de área varia muito de um local para outro. A densidade média encontrada em ambiente natural varia na faixa de 300 a aproximadamente 2600 plantas ha⁻¹ (VINHA e SILVA, 1998), e em áreas implantadas aproximadamente 1.000 plantas ha⁻¹ (MELO *et al.*, 2000). Como não há um cultivo perfeitamente racionalizado, grandes áreas com as condições edafoclimáticas ideais para o plantio dessa palmeira ainda não são aproveitadas (VINHA e SILVA, 1998).

Plantas de *A. funifera* possuem como habitat natural ambiente tropical úmido, caracterizado por possuir condições ótimas para o desenvolvimento da espécie. O clima da região onde as plantas se encontram é do tipo *Af* de *Koeppe*n, caracterizado por ser quente e úmido, sem estação seca definida e com precipitação relativamente uniforme durante todo o ano variando entre 1600 e 2000 mm. A temperatura média mensal varia entre 20 e 26 °C e a umidade relativa do ar, frequentemente, se encontra acima de 80% (SÁ *et al.*, 1982) com pequenas oscilações durante o ano. Mesmo assim, plantas cultivadas nestes ambientes podem ser submetidas à deficiência hídrica do solo em anos mais secos, passando por períodos de estresse.

2.2 Respostas fisiológicas das plantas à variação da Irradiância

O aparato fotossintético é altamente sensível às alterações na quantidade e qualidade da RFA (MURCHIE e HORTON, 1997). Existe uma vasta literatura apresentando as diferenças entre folhas de sol e sombra quanto à quantidade de diversos componentes, como a *Rubisco*, citocromos, centros de reação de FS 1 e FS 2 e enzimas respiratórias (BJÖRKMAN, 1981; ANDERSON, 1986; ANDERSON e OSMOND, 1987; TERASHIMA e HIKOSAKA,

1995; NOGUCHI *et al.*, 1996). A quantidade de *Rubisco* presente nos cloroplastos expressa a capacidade fotossintética das plantas (BJÖRKMAN, 1981). Em elevadas irradiâncias, a quantidade de *Rubisco* e o centro de reação de FS 2 aumentam com a expansão do complexo coletor de luz de FS 2 (EVANS, 1989; HIKOSAKA e TERASHIMA, 1995). Oguchi *et al.* (2003) hipotetizaram que o aumento da capacidade fotossintética em condições de alta irradiância é devido ao incremento na atividade e concentração da *Rubisco* nos cloroplastos e no número e volume dos cloroplastos.

Os estômatos de folhas intactas normalmente se abrem em resposta ao aumento de RFA (ASHTON e BERLYN 1992; POOLE *et al.*, 1996; ROÇAS *et al.*, 1997; KLICH, 2000), porém a temperatura do ar também influencia as respostas estomáticas (BURROWS e MILTHORPE, 1976). Alterações em g_s relacionam-se com o controle da perda de água e da assimilação de CO₂ para manutenção da taxa fotossintética (ROÇAS *et al.*, 1997; KLICH, 2000; TAIZ e ZEIGER, 2004). De acordo com Daley *et al.* (1989), a diminuição de g_s pode restringir a taxa de fixação de CO₂, com a conseqüente diminuição de sua concentração nas cavidades subestomáticas e nos espaços intercelulares. A abertura estomática relaciona-se com três importantes variáveis fisiológicas: i) metabólitos fotossintéticos; ii) hormônios ou reguladores de crescimento, especialmente o ácido abscísico (ABA); e iii) balanço hídrico (TARDIEU, 1994; TARDIEU e SIMMONEAU, 1998). Jones (1998) relata as três principais funções adaptativas dos estômatos, como (i) otimização das trocas gasosas; (ii) controle da desidratação, especialmente em folhas com potencial hídrico abaixo do ponto de cavitação do xilema (TYREE e SPERRY, 1988) e (iii) regulação da temperatura foliar por meio da transpiração (E). Variações em E ocasionam alterações em diversos processos fisiológicos, como a temperatura e potencial hídrico foliar (FARQUHAR e SHARKEY, 1982). As duas fontes principais de resistência à transpiração concentram-se na abertura estomática e na camada de ar limítrofe (TAIZ e ZEIGER, 2004). Para Farquhar (1978), o valor de E diminui com o aumento do déficit de pressão de vapor (DPV), sugerindo que os estômatos são sensíveis às mudanças ambientais. Normalmente, valores elevados de DPV constituem-se um dos principais fatores limitantes para a fotossíntese (COSTA, 1996), devido à redução da fotossíntese e aumento da fotorrespiração, provavelmente pelo efeito do DPV no fechamento estomático, o que leva à diminuição de CO₂ interno.

Também a temperatura do ambiente atua diretamente sobre a resposta dos estômatos. A ocorrência de altas temperaturas inibe a assimilação de CO₂ devido ao declínio de g_s , ao decréscimo do estado de ativação da *Rubisco* via inibição da Rubisco-ativase (LAW e CRAFTS-BRANDNER, 1999, THIAGARAJAN *et al.*, 2007) ou pela limitação no transporte de elétrons e redução na capacidade de regeneração da ribulose 1,5 bifosfato (WISE *et al.*,

2004). Além disso, pode levar ao aumento da respiração mitocondrial e da fotorrespiração. Elevada temperatura juntamente com a umidade relativa do ar, interferem no potencial hídrico do ar em torno da folha, atuando no DPV (SILVA, 1993). O efeito da temperatura e de DPV são maiores em folhas expostas ao sol do que a sombra, resultando em maiores perdas de água, apesar de o fechamento dos estômatos (RAJA HARUN e HARDWICK, 1988).

Segundo Kramer e Kozlowski (1979) a molécula de clorofila é constantemente sintetizada e destruída na presença de luz, mas sob RFA muito elevada a velocidade de decomposição é maior, sendo o equilíbrio estabelecido a uma concentração mais baixa. Folhas desenvolvidas em ambientes de alta RFA apresentam aumento na fração de clorofila *a* em relação à clorofila *b*, causado por aumento na quantidade de centros de reação e componentes da cadeia de transporte de elétrons, em detrimento de pigmentos associados ao complexo coletor de luz (ANDERSON, 1986). Aumentos significativos na concentração da enzima *Rubisco* e na atividade da ATPase, bem como reduções no tamanho dos cloroplastos, volume de membranas tilacoidais, número de tilacóides por “granun”, tamanho das antenas coletoras de luz e na razão FS2/FS1 também são observados (BOARDMAN, 1977; MURCHIE e HORTON, 1997; MAXWELL *et al.*, 2000). Folhas de sombra investem maior energia na produção de pigmentos fotossintetizantes, permitindo uma otimização na utilização de RFA incidente (BJÖRKMAN *et al.*, 1972).

A capacidade fotossintética máxima (A_{max}) caracteriza o comportamento das plantas em relação à utilização de RFA. Essa medida é obtida por meio de curvas de saturação da fotossíntese pela irradiância, onde a fotossíntese é medida em RFA variáveis (STRAUSS-DEBENEDETTI e BAZZAZ, 1996, NAKAZONO *et al.*, 2001). De modo geral, quanto maior for o valor de A_{max} , maior será o ganho fotossintético. Plantas desenvolvidas em ambientes de elevado RFA, geralmente estão aptas a utilizar melhor a radiação disponível e, dessa forma, conseguem maiores ganhos fotossintéticos (LARCHER, 2000). Plantas em ambientes de sombra conseguem um ganho fotossintético igual à metade ou até um terço em relação às plantas de sol. Tais características refletem uma estratégia de sobrevivência desenvolvida pelas plantas adaptadas a ambientes de limitada RFA, ocorrendo aumento da eficiência de captação e uso da radiação disponível e baixas taxas de crescimento (LUTTIGE, 1997).

O ponto de irradiância de compensação (I_c) é representado pela RFA, onde a mesma taxa de CO₂ liberada pela respiração é fixada pela fotossíntese, refletindo um balanço entre a fotossíntese e a respiração em função RFA (TAIZ e ZEIGER, 2004). Fisiologicamente, baixos valores de I_c devem permitir a obtenção de um balanço positivo de carbono sob RFA extremamente baixas, evento este, provavelmente, associado a menores valores da taxa respiratória na ausência de luz (R_d). O elevado índice de plasticidade de I_c permite que as

plantas possam se aclimatar a diferentes RFA, como, por exemplo, o sombreamento comum em sistemas agroflorestais ou em plantios adensados, ou a pleno sol. Menores taxas de Rd e de Ic são consideradas como um pré-requisito para o sucesso de aclimação das plantas em ambientes de baixa RFA, pois nestes ambientes as folhas devem ser capazes de capturar a luz disponível e convertê-la em energia química com a mais alta eficiência possível (STRAUSS-DEBENEDETTI e BAZZAZ, 1996; CAO, 2000; FENG *et al.*, 2004). Para Sims e Pearcy (1994) Rd é um processo de manutenção necessário para a sobrevivência, pois, sendo a luz um fator limitante do ganho de carbono e do crescimento em ambientes sombreados, o custo do crescimento das plantas é geralmente menor neste ambiente. Assim, o aparato fotossintético de espécies cultivadas em ambientes de baixa RFA reflete a pressão da seleção para maximizar a absorção de luz, enquanto minimiza o custo respiratório associado com a alta capacidade fotossintética (CHAZDON *et al.* 1996). Por outro lado, tais características também podem interagir desfavoravelmente aumentando ainda mais a susceptibilidade das plantas a um evento de estresse luminoso (SCHIEFTHALER *et al.*, 1999; GUO *et al.*, 2006).

A irradiância de saturação (I_s) reflete os valores máximos de radiação solar aos quais as folhas de uma planta foram expostas durante o seu desenvolvimento. Os valores de RFA nos quais ocorre a I_s em plantas cultivadas em ambientes mais sombreados são substancialmente mais baixos do que os de plantas cultivadas a pleno sol. No geral, o crescimento de plantas em baixas RFA acarreta reduções em A_{max} , I_s , Rd e na Ic (STRAUSS-DEBENEDETTI e BAZZAZ, 1996). Por outro lado, plantas desenvolvidas em ambientes de alta RFA maximizam o ganho de carbono por meio da elevação da capacidade fotossintética, dos valores de g_s e I_s e aumento da capacidade de fotoprotetora (CHAZDON *et al.*, 1996; BAZZAZ, 1998). Para tal, folhas de ambientes com alta irradiância apresentam maquinário fotossintético caracterizado pela alta capacidade de transporte de elétrons e fixação de CO_2 (STRAUSS-DEBENEDETTI E BAZZAZ, 1996; ADAMS III *et al.*, 1999).

Em baixas condições de luminosidade, a parte aérea das plantas retém uma maior quantidade de fotoassimilados, provocando um aumento da área foliar com o intuito de aumentar sua superfície fotossintética, assegurando, assim, um maior rendimento em baixa RFA, compensando as baixas taxas fotossintéticas (JONES e MCLEOD 1990), e diminuindo a quantidade de carbono para o crescimento das raízes. Por outro lado, em condições de alta RFA, uma baixa razão de área foliar seria benéfica uma vez que menos material vegetal ficaria exposto a eventuais danos por excesso de luz. Em condições de baixa quantidade de nutrientes e/ou disponibilidade hídrica, as raízes retêm maior quantidade de carbono para se desenvolverem, com o objetivo de buscar mais do recurso limitante, carregando menos fotoassimilados para o crescimento foliar. Conseqüentemente, o crescimento da parte aérea é

limitado pela disponibilidade de nutrientes e água, bem como a baixa RFA é um fator limitante para o desenvolvimento das raízes. O excesso de fotoassimilados é transportado para as partes da planta onde há necessidade de maior captação de um determinado recurso (BROUWER, 1962).

A emissão de fluorescência da clorofila é utilizada como um mecanismo eficiente para medições fotossintéticas (GENTY *et al.*, 1989), especialmente em ambientes que propiciam condições de estresse (ZHANG, *et al.*, 2003). Os métodos atuais nos fornecem informações rápidas, não destrutivas e não invasivas acerca da conversão, transferência e dissipação da energia luminosa em nível de FS 2 (BILGER *et al.*, 1995, BAKER, 2008), sob condições de laboratório, controladas e em campo.

A fotoinibição é definida como a inibição da fotossíntese causada por excessos de luz. A imposição de fatores adicionais de estresse, durante a exposição a altas irradiâncias, aumenta o potencial de efeitos fotoinibitórios, podendo resultar na fotodestruição dos pigmentos fotossintéticos (POWLES, 1984). Na prática, as conseqüências da fotoinibição são as reduções no rendimento quântico máximo de absorção de CO₂ e liberação de O₂; na atividade de FS 2; e, a longo prazo, na taxa fotossintética máxima (BOESE e HUNER, 1992; LONG *et al.*, 1994). A resposta mais rápida ao incremento de luz é o aumento da dissipação térmica do complexo-antena e, ou do centro de reação de FS 2.

O rendimento quântico máximo de FS 2 é estimado pela razão F_v/F_m , indicando a dissipação fotoquímica de energia e expressando a eficiência de captura desta energia de excitação pelos centros de reação abertos de FS 2 (BAKER, 1991; KRAUSE e WEIS, 1991, SILVA *et al.*, 2006). A razão F_v/F_m indica as condições do aparato fotossintético das folhas, cujos valores entre 0,75 e 0,85 demonstram eficiente conversão da energia luminosa em nível de FS 2 (TAIZ e ZEIGER, 2004). Segundo CRITCHLEY (1998), folhas desenvolvidas em ambientes de alta RFA, os valores estão em torno de 0,8. Folhas desenvolvidas em ambientes sombreados os valores variam entre 0,83 e 0,85 ± 0,04. O autor também relata que em valores de F_v/F_m abaixo de 0,725 as folhas certamente estão submetidas ao dano fotoinibitório.

A fotoinibição, medida como um decréscimo em F_v/F_m pode ser classificada como dinâmica ou crônica (OSMOND, 1994). No primeiro caso, a redução em F_v/F_m é reversível, sendo acompanhada por um significativo aumento da dissipação térmica do excesso de energia absorvida, indicando que o decréscimo da eficiência fotoquímica deve-se, em parte, a mecanismos fotoprotetores e não a danos oxidativos à maquinaria fotossintética (ADAMS *et al.*, 1994; DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1996; THIELE *et al.*, 1998). Já a fotoinibição crônica ocorre quando o excesso de luz absorvida gera uma série de intermediários de oxigênio altamente reativos (IORS) que podem causar sérios problemas ao maquinário fotossintético

(MITTLER, 2002), com danos aos lipídeos constituintes de membranas, pigmentos cofatores críticos e sub-unidades protéicas, especialmente a proteína D1, resultando na completa inativação foto-oxidativa do centro de reação (MELIS, 1999; NIYOGI, 1999; APEL e HIRT, 2004). Estes danos, se não reparados, acarretam um decréscimo da eficiência fotoquímica, que pode ser caracterizada por uma redução irreversível da razão F_v/F_m (HIDEG e MURATA, 1997). Contudo, alguns estudos têm sugerido que a redução irreversível em F_v/F_m também pode ser ocasionada por um permanente estado de dissipação térmica, via retenção de componentes desepoxidados do ciclo das xantofilas, associados aos complexos coletores de luz dos fotossistemas (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1998; THIELE *et al.*, 1998).

As respostas das variáveis de fluorescência da clorofila *a* revelam o nível de excitação de energia dos pigmentos e são dependentes do balanço entre RFA e a soma da taxa de transporte de elétrons (ETR) e da dissipação térmica, o que podem ser estimadas pelos coeficientes de extinção fotoquímico (qP) e não fotoquímico (qN). A dissipação térmica é um parâmetro que, normalmente, aumenta com o excesso de energia absorvida e que pode ser medido pelo qN (BJÖRKMAN e DEMMIG-ADAMS, 1994, HORTON *et al.*, 1994, DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1996; MÜLLER *et al.*, 2001), que refere-se ao nível de fluorescência máxima (F_m) no qual a eficiência fotoquímica está no máximo e a dissipação térmica está no mínimo (MAXWELL e JOHNSON, 2000). A variável qN está relacionada à interconversão fotoprotetora da violaxantina em zeaxantina, no ciclo da xantofila, que leva à dissipação não-radiativa da energia (LONG *et al.*, 1994; DEMMIG *et al.*, 1987). Dos fótons absorvidos pelas folhas das plantas, aproximadamente 75% podem ser eliminados por dissipação térmica, permitindo, dessa forma, uma diminuição da excitação das clorofilas. Quando submetidas à baixa intensidade de radiação luminosa ($< 100 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mais de 80% da energia quântica absorvida pode ser utilizada pela fotossíntese (BJÖRKMAN e DEMMIG-ADAMS, 1987); quando próximo de $1000 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, menos de 25% da energia quântica absorvida é utilizada; e a pleno sol essa taxa diminui por cerca de 10% (LONG *et al.*, 1994).

Com o aumento de RFA, geralmente, ocorre um declínio em qP e um aumento em qN . O decréscimo de qP reflete o estado reduzido do acceptor primário de elétrons de FS2, a quinona A (Q_A), fornecendo uma estimativa da capacidade de FS2 em utilizar a energia luminosa para a redução de NADP^+ , indispensável à assimilação de carbono. Além disso, qP é um parâmetro utilizado para estimar o estado de re-oxidação de Q_A . A ocorrência de inibição na transferência de elétrons de Q_A para o acceptor secundário de FS2 (Q_B), resulta numa rápida redução de Q_A (centros de reação de FS2 fechados) e em aumentos da fluorescência como qP , como demonstrado pela diminuição de F_m' (MAXWELL e

JOHNSON, 2000; BAKER, 2008). Por outro lado, o aumento de qN indica maior eficiência da dissipação de calor, em razão do aumento no gradiente de prótons entre o lúmen e o estroma do cloroplasto (GENTY *et al.*, 1989; MAXWELL e JOHNSON, 2000; SILVA *et al.*, 2006). Por meio da eficiência fotoquímica máxima de FS 2 (F_v/F_m') estima-se a contribuição das mudanças em qN pelas mudanças na eficiência de operacionalização de FS 2 (BAKER, 2008). Os menores valores de F_v/F_m' , em folhas submetidas a maiores irradiâncias, indicam uma redução na eficiência de captura de energia de excitação pelos centros de reação abertos de FS 2 e geralmente estão associadas ao aumento de qN .

2.3 Respostas fisiológicas das plantas ao estresse hídrico do solo

Nas plantas, existe um complexo sistema hidráulico, onde todas as partes funcionais são interligadas por uma fase líquida, permitindo o movimento da água nas folhas, no xilema, e nas raízes, sendo esse movimento causado pela redução do potencial hídrico foliar, resultante da transpiração (E) (AWARD e CASTRO, 1983). A E é a perda de vapor d'água pelas plantas, assim, plantas que possuem altas taxas de absorção de CO_2 apresentam grandes perdas por E . Pode-se dizer, assim, que o método mais simples e útil para se caracterizar o *status* de água nas plantas é o potencial hídrico (KLAR, 1984). O potencial hídrico no qual a fotossíntese tornar-se-á nula, diante de uma situação de estresse por seca, irá depender das características adaptativas da espécie, do tempo de exposição, da severidade da deficiência hídrica no solo, do estágio de desenvolvimento da planta e da capacidade da espécie em se aclimatar ao estresse. Plantas desenvolvidas em solos de textura mais arenosa não necessitam de potencial hídrico muito baixo para exaurir a reserva de água disponível no solo. Solos arenosos podem propiciar maior condutividade e perda de umidade do solo devido à água ser retida com menor força em capilares de maiores dimensões (HACKE *et al.*, 2000).

A condutância estomática ao vapor de água (g_s) pode ser entendida como um poderoso mecanismo fisiológico que as plantas vasculares possuem para o controle da transpiração. As principais funções adaptativas dos estômatos são a otimização das trocas gasosas foliares; redução da desidratação, especialmente em folhas com potencial hídrico abaixo do ponto de cavitação do xilema (TYREE e SPERRY, 1988); e regulação da temperatura foliar por meio do resfriamento transpiracional (JONES, 1998). A forma como a taxa de assimilação de CO_2 (A) relaciona-se com a g_s possui uma importância ecológica, pois quando a A e g_s variam proporcionalmente, numa relação linear, é possível dizer que a concentração interna de CO_2 (C_i) e a eficiência intrínseca do uso da água (A/E) mantenham-se constantes, no sentido de otimizarem as trocas gasosas (SCHULZE e HALL, 1982). Oliveira

et al. (2002), trabalhando com imposição de deficiência hídrica em *Bactris gasipaes* Kunth., observaram que, apesar de A e g_s variarem proporcionalmente numa relação linear, a razão A/E diminuiu com o decréscimo de g_s , indicando que a diminuição de g_s , durante o estresse, provocou uma redução na eficiência dos processos fotossintéticos. Por outro lado, Rocha e Moraes (1997) encontraram respostas diferentes daquelas encontradas para *B. gasipaes*, onde foi observado aumento na razão A/E , quando g_s e E foram menores do que A em plantas de *Stryphondendron adstringens*. Provavelmente, essa espécie esteja mais bem adaptada à deficiência hídrica do que a *B. gasipaes*, uma vez que esta última é uma planta característica de ambiente tropical úmido. Sugere-se, então, que o aumento da concentração interna de CO_2 , sob baixos valores de potencial hídrico foliar, pode estar relacionado à queda na atividade de enzimas envolvidas no processo de fixação de CO_2 (MACHADO *et al.*, 1999, 2005).

Passos *et al.* (2005), avaliando as trocas gasosas foliares em quatro variedades de *Cocos nucifera*, submetidos à deficiência hídrica, devida a ocorrência de longas estiagens no decorrer do ano, relatou que, durante a estação seca, não foi observado o condicionamento da RFA sobre E e A como ocorrido na estação chuvosa. Sob estresse hídrico mais intenso, o controle das trocas gasosas foi assumido por g_s (fator biótico). Indicando que no período chuvoso, o balanço hídrico e o de carbono foram condicionados pela disponibilidade de RFA, a qual não pode ser controlada pela planta. No entanto, sob condição de estresse hídrico intenso, a planta tornou-se mais independente em relação ao ambiente, assumindo o controle do balanço hídrico e de carbono por meio de maior controle dos estômatos, o qual pode ser condicionado, parcialmente, através da abertura do poro estomático. Esta maior independência sob condição de estresse hídrico também foi encontrado por Prado *et al.* (2001), durante o ano, em seis variedades de coqueiro-gigante em plantio de sequeiro. Assim, pode-se dizer que, alta resistência estomática, associada aos baixos valores de E e alto potencial hídrico foliar, sob condições de estresse por seca, tem sido estabelecida por estarem associados com tolerância à deficiência hídrica.

O aumento de A está diretamente relacionado à diminuição da limitação estomática. Quando valores de C_i aumentam com o aumento de g_s , a limitação estomática seria o fator principal da limitação do desempenho fotossintético, uma vez que quanto maior a abertura estomática maior a difusão de CO_2 para a câmara subestomática. Quando ocorre aumento na concentração interna de CO_2 (C_i) com diminuição de g_s , em condições de deficiência hídrica, o decréscimo de A indica que esta limitação é devida não somente ao aumento da resistência estomática, mas, também, ao efeito do estresse hídrico sobre a A , visto que um alto valor de C_i , associado aos baixos valores de g_s , indicaria um decréscimo na eficiência de carboxilação (FARQUHAR e SHARKEY, 1982, HUTMACHER e KRIEG, 1983, SCHULZE, 1987, NI e

PALLARDY 1992, LEIDI, 1993). Outra consequência do aumento de C_i com o fechamento estomático é que os valores de A podem ser reduzidos também, devido a fatores não-estomáticos, com a ocorrência de limitações mesofílicas. Entretanto, esta afirmação nem sempre é verdadeira, devido à ocorrência de fechamento não uniforme dos estômatos (DOWTON *et al.*, 1988). Alguns autores atribuem a manutenção aproximadamente constante de C_i , durante o estresse hídrico, a valores desuniformes de g_s ao longo do mesófilo. No entanto, esta heterogeneidade não é comum a todas as espécies e nem todas as espécies apresentam este comportamento, principalmente quando o estresse é imposto lentamente (GUNASEKERA e BERKOWITZ, 1992). Rocha (1994) obteve uma relação linear entre A e C_i para a espécie *Stryphnodendron adstringens*, indicando somente a ocorrência de limitação estomática da fotossíntese sob estresse hídrico. Esta conclusão foi reforçada pela recuperação mais rápida desta espécie após a reidratação (48h). A resistência estomática é simultaneamente afetada por diversos fatores ambientais, sendo depende da temperatura do ar, do déficit de pressão do vapor, da concentração de CO_2 e do potencial hídrico no solo (PIMENTEL, 2000).

De modo geral, espera-se que plantas submetidas a um estresse apresentem características como baixas taxas de crescimento e de fotossíntese, elevada razão raiz/parte aérea, menor capacidade de aquisição de recursos e de renovação de tecidos. Estes fatores juntos conferem as plantas maiores resistência para se desenvolverem em ambientes extremos (LAMBERS e PORTER 1992; CHAPIN *et al.* 1993; RAMOS, 2004). Claussen (1996) discute as implicações ecológicas de algumas dessas alterações: a mais alta razão raiz/parte aérea e menor razão de biomassa foliar em plantas de ambientes de maior RFA indicam que a biomassa foi distribuída mais para raízes do que para os órgãos fotossintetizantes, permitindo maior absorção de água e nutrientes, estratégia esta que garantiria maior capacidade para suportar as maiores valores de A e E que ocorrem nestes ambientes. O desenvolvimento do sistema radicular com razão raiz/parte aérea elevada sugere tolerância a esse estresse, conforme verificado também por Fetene e Feleke (2001) para espécies de florestas estacionais afro-montanas.

CAPÍTULO 1

CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS DE *Attalea funifera* MART. SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO

CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS DE *Attalea funifera* MART. SUBMETIDAS AO SOMBREAMENTO

NASCIMENTO, Junea Leandro do. **Crescimento e assimilação de carbono em plantas jovens de *Attalea funifera* Mart. submetidas ao sombreamento.** 2009. 109p. Dissertação (Mestre em Produção Vegetal) – Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.

RESUMO

A. funifera (piaçaveira) é uma espécie endêmica da região litorânea da Bahia, explorada em condições espontâneas de mata raleada e a pleno sol. Destaca-se pela produção de fibras longas, pouco elásticas, flexíveis e impermeáveis, utilizadas para a fabricação de vassouras, isolante térmico, cordas, dentre outros. No presente trabalho avaliaram-se as respostas fisiológicas de plantas jovens de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de sombreamento. O estudo foi conduzido em casa de vegetação com 24 plantas cultivadas em vasos sob diferentes níveis de sombreamento [T1 = 63%, T25 = 19%, T50 = 14% e T75 = 9% da radiação fotossinteticamente ativa (RFA)], e comparados com tratamento a pleno sol. Os maiores valores de RFA, observados ao longo do dia, foram encontrados no tratamento T1, e diminuíram com o declínio de RFA. Não houve diferenças entre os tratamentos para os valores de temperatura e umidade relativa do ar. Nas plantas crescidas no tratamento T1 houve um declínio no rendimento quântico potencial máximo do fotossistema 2 (F_v/F_m), indicando a presença de danos ao aparato fotossintético. O rendimento quântico efetivo de FS2 (Φ_{PS2}), o coeficiente de extinção fotoquímico (q_p), a capacidade fotossintética máxima (A_{max}), a taxa respiratória na ausência de luz (R_d), as irradiâncias de compensação (I_c) e saturação (I_s) e a taxa de transporte de elétrons máxima (ETR_{Max}) apresentaram comportamento semelhante, com valores significativamente maiores ($P < 0,05$) nas plantas cultivadas sob maior RFA. O rendimento quântico aparente (α) apresentou comportamento inversamente proporcional. A disponibilidade de RFA resultou em maior produção de biomassa seca de raiz (MS_R), parte aérea (MS_{Pa}) e total (MS_T) nos tratamentos T1 e T25, diferindo significativamente ($P < 0,05$) dos demais tratamentos. O crescimento inicial de *A. funifera* foi severamente reduzido sob menores níveis de RFA, mas as plantas foram capazes de desenvolver mecanismos fisiológicos que permitiram crescer lentamente nesses ambientes. Logo, recomenda-se o tratamento T25 como um ambiente ideal para o seu cultivo inicial.

GROWTH AND CARBON ASSIMILATION IN *Attalea funifera* Mart. SEEDLINGS SUBMITTED TO SHADING

NASCIMENTO, Junea Leandro do. **Growth and carbon assimilation in *Attalea funifera* Mart. seedlings submitted to shading.** 2009. 109p. Dissertation (Master in Produção Vegetal) – Universidade Estadual de Santa Cruz; Ilhéus, Bahia, Brazil.

ABSTRACT

A. funifera (piaçaveira) is an endemic species in the Atlantic coastal forests of the state of Bahia, and explored in spontaneous conditions of forest, where understorey is drastically suppressed, and to full sunlight environmental. It is an important species for the production of long, not very elastic, flexible and impermeable fibers, used for the production of brooms, insulating thermal and strings, among others. In the present work the physiological responses of *A. funifera* seedlings submitted to different shading levels were evaluated. The study was conducted in a greenhouse with 24 seedlings cultivated in containers under different shading levels [T1 = 63%, T25 = 19%, T50 = 14% and T75 = 9% of photosynthetically active radiation (PAR)], and compared with the treatment to full sunlight. The larger PAR values, observed to the along the day, were found in the treatment T1, and had decreased with the PAR decline. There were not differences between the treatments for the temperature and air relative humidity values. In the seedlings grown in the treatment T1, there was a decline in the maximum potential quantum yield (F_v/F_m) of the photosystem 2 (PS2), indicating the presence of damages to the photosynthetic apparatus. The effective quantum yield of PS2 (Φ_{PS2}), coefficient of photochemical quenching (q_p), maximum photosynthetic capacity (A_{max}), dark respiration rate (R_d), compensation (C_i) and saturation (S_i) irradiances and maximum electrons transport rate (ETR_{max}) showed similar behavior with values great significantly ($P < 0.05$) in the seedlings cultivated under higher PAR levels. The apparent quantum yield (α) showed behavior proportional inversely. The PAR available resulted in larger production of root dry biomass (RDB), shoot (SDB) and total (TDB) in T1 and T25 treatments, differing significantly ($P < 0.05$) of the other treatments. The initial growth of *A. funifera* was severely reduced under smaller PAR levels, but the seedlings were capable to develop physiological mechanisms that allowed growing slowly in those environmental. Therefore, it is recommended the treatment T25 as an ideal environmental for its initial cultivation.

1 INTRODUÇÃO

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) é um dos fatores ambientais que mais influencia o crescimento e a distribuição das espécies vegetais em diversos ecossistemas (BOARDMAN, 1977; CHAZDON *et al.*, 1996; WHITEMORE, 1996; LAMBERS *et al.*, 1998). Em qualquer ambiente, os valores de RFA variam temporal e espacialmente, induzindo as plantas a desenvolverem mecanismos de aclimação e plasticidade à variação dos regimes luminosos (ZHANG *et al.*, 2003). Para Taiz e Zeiger (2004), as folhas configuram um dossel que absorve luz e influencia diretamente nas taxas fotossintéticas e no crescimento. As espécies arbóreas variam grandemente na sua capacidade de responder à alteração na disponibilidade de luz (RAMOS *et al.*, 2004; THOMPSON *et al.*, 1992), sendo as propriedades fotossintéticas variáveis que fornecem importante informação sobre as adaptações da planta ao seu ambiente luminoso. A disponibilidade de RFA exerce um importante efeito na determinação de condições específicas de cultivo para as espécies vegetais, pois é o principal fator de regulação da fotossíntese, principalmente à assimilação de CO₂ (NOBEL, 1991; ZHANG *et al.*, 2003), abertura estomática e síntese de clorofila (FELFILI *et al.*, 1999). Respostas foliares à variação da irradiância podem ocorrer envolvendo a aclimação do aparato fotossintético e alterações anatômicas, ou em nível de planta inteira, resultando em mudanças dos padrões de crescimento e alocação de biomassa (CHAZDON *et al.*, 1996).

A aclimação à variação de RFA também depende da capacidade da planta em alterar tanto a alocação de biomassa como a capacidade fotossintética, de maneira a obter o maior ganho de carbono nas novas condições, promovendo alterações morfofisiológicas como variações na distribuição de biomassa entre raiz e parte aérea, na taxa de assimilação líquida de carbono e na razão de área foliar (OSUNKOYA *et al.*, 1994; POPMA e BONGERS, 1991; RAMOS *et al.*, 2004). Geralmente, as características de crescimento, biomassa aérea e radicular, são variáveis importantes utilizadas para inferir na capacidade de aclimação das espécies a diferentes regimes de sombreamento nos ambientes em que estão se desenvolvendo (SCALON *et al.*, 2002; ALMEIDA *et al.*, 2005).

A eficiência do crescimento da planta pode estar relacionada com a capacidade de adaptação às condições de RFA do ambiente (ZANELLA *et al.*, 2006). O crescimento satisfatório de algumas espécies em ambientes com diferentes RFA pode ser atribuído à capacidade de ajustar, eficaz e rapidamente, seu aparelho fotossintético para maximizar a aquisição de recursos nesse ambiente (DIAS-FILHO, 1997; VALLADARES *et al.*, 2000). A

produção de biomassa seca, a área foliar e a razão entre a biomassa da parte aérea e sistema radicular (MS_{Pa}/MS_R) são variáveis utilizadas na avaliação do crescimento das plantas em relação às variações da irradiância (FARIAS *et al.*, 1997).

Baixos níveis de luz podem ocasionar estresses nas plantas, promovidos pela diminuição da taxa de assimilação de CO_2 , decréscimo na produção de carboidratos e diminuição no crescimento e desenvolvimento. Folhas desenvolvidas sob baixa irradiância devem ser capazes de capturar a luz disponível e convertê-la em energia química com a maior eficiência possível (COSTA, 1996). Além disso, o custo energético de produção e manutenção do aparelho fotossintético deve ser mantido o mais baixo possível, por meio de uma maior eficiência respiratória (COSTA, 1996; ZHANG, *et al.*, 2003). De acordo com Björkman (1981), a maior fração possível de fotoassimilados deve ser reinvestida em tecidos fotossintetizantes. Folhas crescidas em condições de baixa irradiância apresentam, ainda, menor condutância estomática, o que pode ocorrer em função de uma menor densidade de estômatos encontrada em folhas desenvolvidas sob condições de sombreamento (FETCHER *et al.*, 1983). Existem várias maneiras pela qual a assimilação de CO_2 e a atividade de enzimas envolvidas no metabolismo fotossintético podem ser limitadas, incluindo fechamento estomático, diferenças no estado de ativação de enzimas, decréscimos no conteúdo total de proteínas (MAROCO *et al.*, 1999; LAWLOR, 2002), como a ribulose 1-5-bifosfato carboxilase/oxigenase (*Rubisco*) e a sintetase da sacarose-fosfato.

Apesar de o excesso de luz causar comprometimentos no processo fotossintético, durante o processo evolutivo, as plantas desenvolveram mecanismos para evitar o dano fotoinibitório. Folhas desenvolvidas em ambientes de elevada irradiância estão sujeitas às variações de RFA e requerem ajustes nas respostas fotossintéticas para otimizar a eficiência deste processo (PEARCY, 1998). Tais ajustes podem ocorrer em períodos de segundos ou dias, e relacionam-se à ativação de enzimas do processo fotossintético, à regulação estomática e aos mecanismos de dissipação do excesso da energia luminosa.

O processo fotoinibitório costuma ser caracterizado pela redução do rendimento quântico máximo de FS2 (F_v/F_m), indicando a dissipação fotoquímica de energia e expressando a eficiência de captura desta energia de excitação pelos centros de reação abertos de FS2 (BAKER, 1991; KRAUSE e WEIS, 1991, SILVA *et al.*, 2006). Assim, o decréscimo da razão F_v/F_m , concomitante com a redução de F_m , têm sido fortemente relacionado à ativação de mecanismos fotoprotetores de dissipação térmica (DEMMIG *et al.*, 1987; DEMMIG-ADAMS, 1992; KRAUSE e WEIS, 1991; MÜLLER *et al.*, 2001).

Os aspectos positivos e negativos relacionados ao cultivo a pleno sol e em sub-bosque são, até o presente momento, divergentes e baseados em fatos empíricos. O conhecimento

sobre os requerimentos de luz e seus efeitos sobre a fisiologia de *A. funifera* é importante para se determinar níveis ótimos de radiação e temperatura, já que nesses aspectos residem as principais causas de diferentes atividades fotossintéticas (BAGGIO *et al.*, 1997; MORAIS *et al.*, 2007), para a recomposição de florestas e para o desenvolvimento de plantações racionais.

O presente trabalho teve como objetivo analisar os efeitos de diferentes níveis de sombreamento sobre a fotossíntese, a emissão de fluorescência da clorofila *a* e a produção de biomassa em plantas jovens de *A. funifera*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO

O trabalho foi executado em parceria com um produtor de fibras de piaçaveira do município de Itacaré, BA, que forneceu as mudas de *A. funifera*. O experimento foi conduzido em condições de casa de vegetação (CV) no *campus* da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus, BA, no período de julho de 2007 a outubro de 2008, perfazendo um total de 486 dias. Foram utilizadas 24 plantas de *A. funifera* com aproximadamente 40 cm de altura e um ano de idade, cultivadas, em recipientes de PVC com capacidade de 310 L, contendo como substrato 250 dm³ de Latossolo variação ‘Nazaré’ (removido do horizonte A, a 0-20 cm de profundidade, rico em matéria orgânica, com coloração escura, de textura areno-argilosa, conforme mapeamento de solos da CEPLAC), previamente fertilizado com NPK e micronutrientes (TABELA 1), de acordo com a análise química do solo (TABELA 2). Um total de oito recipientes de PVC, contendo três plantas cada, foram distribuídas em quatro ambientes de radiação luminosa, (ambiente sem cobertura no interior da casa de vegetação e três estruturas de cano galvanizado, com dimensões 4,5 x 1,0 x 2,0 m³, cobertos com telas plásticas pretas do tipo ‘sombrites’ que proporcionaram, segundo os fabricantes, uma atenuação de 25, 50 e 75% da radiação global), denominados de T1 (sem cobertura), T25, T50 e T75, respectivamente.

TABELA 1. Relação de fertilizantes químicos e quantidade total utilizada durante o plantio das plantas de *A. funifera* e aplicações em cobertura. As adubações em cobertura foram divididas em seis parcelas mensais, iniciando a partir do terceiro mês.

Adubo	Plantio	Cobertura
	(g caixa ⁻¹)	
Calcário (PRNT 83 %)	330	-
Sulfato de amônio	75	260
Cloreto de Potássio	75	140
Superfosfato simples	660	120
FTE	24	15

TABELA 2. Análise química e pH do solo utilizado no experimento

pH	Cmolc dm ⁻³						g dm ⁻³		mg dm ⁻³				
	Al	H	Ca	Mg	Ca+Mg	K	N	C	P	Fe	Zn	Cu	Mn
5,0	0,1	2,5	2,4	0,6	3,0	0,06	1,09	10,6	2,0	190	4,0	1,1	38,5

Durante todo o período experimental, todas as plantas foram submetidas à irrigação manual mantendo o solo próximo a capacidade de campo, a adubações em cobertura e ao controle de plantas daninhas, pragas e doenças. A disponibilidade de radiação luminosa em cada tratamento de sombreamento foi obtida a partir de mensurações da radiação fotossinteticamente ativa (RFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), entre 7 as 16 h, em dias aleatórios, utilizando sensores de radiação luminosa S-LIA-M003 acoplados a estação climatológica Hobo Micro Station Data Logger (Onset Coputer, Massachusetts, EUA). Também foram monitoradas a temperatura (T °C) e a umidade relativa do ar (UR %) por meio de sensores Hobo H8 Pro (Onset, Coputer, Massachusetts, EUA) para caracterização dos ambientes de cultivo. No dia 30/01/2008 a RFA foi monitorada entre 7 e 16 h, a pleno sol (fora da casa de vegetação) e nos tratamentos T1, T25, T50.

2.2 TROCAS GASOSAS FOLIARES

2.2.1 Curvas de saturação da fotossíntese em resposta à radiação luminosa (Curvas de luz)

As curvas de saturação da fotossíntese em relação à RFA foram obtidas com um sistema portátil de medição de fotossíntese (IRGA *Infrared Gas Analyzer*), modelo Li-6400 (Li-Cor, Biosciences Inc., Nebraska, EUA), equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B RedBlue #SI-925, em folíolos da parte mediana de folhas totalmente expandidas e completamente maduras, emitidas após as plantas serem submetidas aos tratamentos de sombreamento. Por meio da rotina *Light Curve* do software Open 3.4 do IRGA, foram realizadas medições de trocas gasosas em diferentes níveis de RFA incidente na superfície foliar (0, 25, 50, 100, 200, 400, 600, 800 e 1000, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), iniciando as seqüências sempre dos valores superiores para os inferiores. O tempo mínimo pré-estabelecido para a estabilização das leituras em cada nível de RFA foi de 60 segundos, e o máximo, para salvar cada leitura, foi de 120 segundos. O coeficiente de variação máximo, admitido para salvar

cada leitura, foi de 0,3 %. As curvas de saturação de luz foram realizadas entre as 8 e 12 h durante 344, 425, 439 e 454 dias após o plantio. O CO₂ atmosférico no interior da câmara foliar e a temperatura do bloco da câmara foram mantidos constantes durante as determinações das curvas de saturação de luz com valores de 400 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ e 27 °C, respectivamente. O ar de referência foi coletado a aproximadamente 2 m de altura do solo e homogeneizado em um galão de 5 L antes de alcançar a câmara foliar.

Utilizou-se um modelo exponencial para estimar os parâmetros fotossintéticos (GOMES *et al.*, 2006) da curva de saturação de luz. Para tanto, para cada repetição foi utilizado o modelo matemático descrito por IQBAL *et al.* (1997):

$$A = A_{max} \times (1 - \exp(-\alpha \times (\text{RFA}/A_{max}))) - Rd$$

Onde, A_{max} (µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) é a capacidade fotossintética máxima, α (µmol CO₂ µmol fótons⁻¹) o rendimento quântico aparente e Rd (µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) a taxa respiratória na ausência de luz. Por regressão linear dos primeiros pontos da curva de saturação de luz (RFA ≤ a 100 fótons m⁻² s⁻¹) foram estimados os valores de α , Rd e Irradiância de compensação (I_c , µmol fótons m⁻² s⁻¹), sendo α a inclinação da curva, Rd a interceptação da reta com o eixo y e I_c a interceptação da reta com o eixo x (ESCALONA *et al.*, 1999). A irradiância de saturação (I_s) foi estabelecida no valor de RFA, onde a fotossíntese líquida (A) é igual a 90% da fotossíntese máxima (A_{max}) (QUERO *et al.*, 2006).

2.2.2 Curvas de fluorescência da clorofila *a* em resposta à radiação luminosa

As curvas de fluorescência da clorofila *a* foram acompanhadas simultaneamente com as medições das curvas de saturação de luz, com o sistema portátil de medição de fotossíntese (Li-Cor Nebraska, USA) modelo Li-6400, (LI-6400-40 *leaf chamber fluorometer*, LICOR Inc.). Em cada medição, um clipe foliar foi colocado no folíolo por 30 minutos, antes do início das leituras de fluorescência, para que o folíolo permanecesse no escuro e ocorresse a oxidação de todo o sistema de transporte fotossintético de elétrons. Ao final das leituras de fluorescência, em cada nível de RFA, foi aplicado um pulso de radiação luminosa saturante, com intensidade de 6000 µmol fótons m⁻² s⁻¹ e duração de 0,8 segundos, para determinação da taxa de transporte de elétrons (ETR).

Os sinais de fluorescência foram registrados no sistema de aquisição de dados do IRGA que calculou automaticamente as fluorescências mínima (F_0) excitada por uma luz vermelha modulada de baixa intensidade (0,03 µmol fótons m⁻² s⁻¹), máxima (F_m) obtida pela aplicação de um pulso de 0,8 segundos de luz actínica saturante (> 6000 fótons µmol m⁻² s⁻¹), o rendimento quântico potencial máximo de fotossistema 2 (FS 2) (F_v/F_m) e a fluorescência máxima durante a radiação actínica (F_m'), além dos coeficientes de extinção fotoquímicos

(qP) e não fotoquímicos (qN). O rendimento quântico efetivo de FS 2 foi determinado por meio da sobreposição de um pulso de saturação em folíolos previamente adaptados à luz ambiente, sendo calculado como $\Phi_{FS2} = (F_m' - F) / F_m'$, onde F é o rendimento de fluorescência antes do pulso de saturação. A taxa de transporte aparente de elétrons de FS 2 (ETR) foi estimada como $ETR = \Phi_{FS2} \times RFA \times 0,5 \times 0,84$, onde 0,5 é o valor correspondente à fração da energia de excitação absorvida pelo FS 2 (LAISK e LORETO, 1996), e 0,84 o valor correspondente à fração de luz incidente que é absorvida pelo folíolo (EHLERINGER, 1981).

O mesmo modelo de equação exponencial utilizado para a curva de saturação de luz foi usado para ajustar os pares de pontos na curva de saturação da taxa de transporte de elétrons pela irradiância, em cada repetição, onde A e A_{max} foram substituídos por ETR e ETR_{max} , respectivamente (RASCHER *et al.*, 2000). Considerando que ETR_{max} representa o valor máximo da taxa aparente de transporte de elétrons ($\mu\text{mol elétrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) sob condições de luz saturante.

2.4 DETERMINAÇÃO DA BIOMASSA SECA

No final do período experimental, todas as plantas foram coletadas e divididas em partes (raiz e parte aérea), acondicionadas em sacos de papel e secas em estufa de ventilação forçada de ar a 75 °C até biomassa constante. Em seguida, foram pesadas em balança analítica para obtenção da biomassa seca das diferentes partes.

2.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Foi utilizado o delineamento experimental inteiramente ao acaso com quatro níveis de radiação luminosa (T1, T25, T50 e T75) e seis repetições, totalizando quatro tratamentos e 24 plantas. Os dados foram submetidos à análise variância (ANOVA) e a teste de média (Tukey $P < 0,05$).

3 RESULTADOS

Dentre os dados de RFA coletados no interior da casa de vegetação, foi selecionado o intervalo de dias compreendidos entre 01 a 06/02/2008, juntamente com os dados coletados fora da casa de vegetação do dia 30/01/2008, para estimar os valores de RFA (FEIJÓ, 2008), em relação ao pleno sol, nos ambientes sombreados (TABELA 3).

TABELA 3. Radiação fotossinteticamente ativa (RFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) medida no interior da casa de vegetação (T1, T25, T50 e T75) e a pleno sol. No período de 01 a 06/02/2008 os valores entre parênteses correspondem aos percentuais de RFA em relação a T1. No dia 30/01/2008 os valores entre parênteses correspondem aos percentuais da RFA em relação a pleno sol.

Data	T1	T25	T50	T75	Pleno sol
1/2/2008	411,8	121,7 (30)	85,9 (21)	56,3 (14)	-
2/2/2008	627,1	181,6 (29)	132,2 (21)	86,8 (14)	-
3/2/2008	786,3	232,8 (30)	170,1 (22)	110,5 (14)	-
4/2/2008	959,5	273,1 (28)	206,7 (22)	136,3 (14)	-
5/2/2008	905,6	252,5 (28)	190,8 (21)	126,5 (14)	-
6/2/2008	867,2	248,5 (29)	186,1 (21)	120,9 (14)	-
Média	759,6	218,4 (29)	162,0 (21)	106,2 (14)	-
30/1/2008	874,7 (63)	244,3 (18)	182,1 (13)	-	1352,0
% Pleno sol	63	19	14	9	100

Logo, foi estabelecido que (i) T1, tratamento sem cobertura no interior da casa de vegetação, correspondeu a 63% da RFA a pleno sol; (ii) T25, tratamento com tela sombrite de 25% de atenuação da radiação global, correspondeu a 19% da RFA a pleno sol; (iii) T50, tratamento com tela sombrite de 50% de atenuação da radiação global, correspondeu a 14% da RFA a pleno sol e (iv) T75, tratamento com tela sombrite de 75% de atenuação da radiação global, correspondeu a 9% da RFA a pleno sol.

O microclima dos ambientes de cultivo foi caracterizado por amostragem durante todo o período experimental das 7 às 16 h, com substancial variação no decorrer das estações do ano. Os maiores valores de RFA, ao longo do dia, foram observados no tratamento T1 e diminuiu conforme o aumento do nível de sombreamento, em todas as estações do ano (FIGURA 1). Os maiores valores médios de RFA foram verificados entre 12 e 13 h, com picos correspondentes a 1201, 428, 253 e 170 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para os tratamentos T1, T25, T50 e

T75, respectivamente. A umidade relativa do ar (UR , %) mostrou uma depressão no decorrer da manhã (FIGURA 2), com os menores valores registrados às 14 h, apresentando uma pequena recuperação no final do dia. A temperatura do ar (T , °C) teve um comportamento inversamente proporcional (FIGURA 3) a UR no decorrer do dia. Não se observou diferenças significativas ($P < 0,05$), entre os quatro ambientes de sombreamento, para os valores de T e UR , dentro de cada estação do ano, sendo que os menores valores de T (média diária de 25° C) e os maiores de UR (média diária de 78%) foram registrados na estação do inverno, mostrando um comportamento inversamente proporcional aos encontrados durante as outras estações do ano.

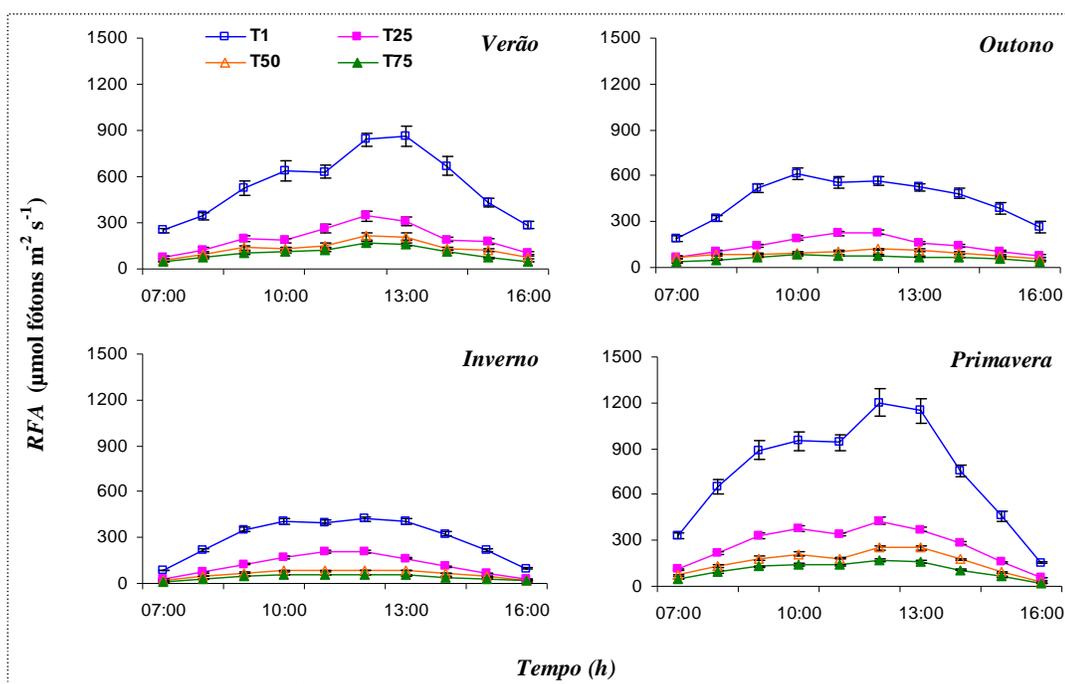


FIGURA 1. Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), referente aos quatro níveis de sombreamento, durante as quatro estações do ano. Cada ponto representa os valores médios horários de 25 a 78 repetições (\pm EP).

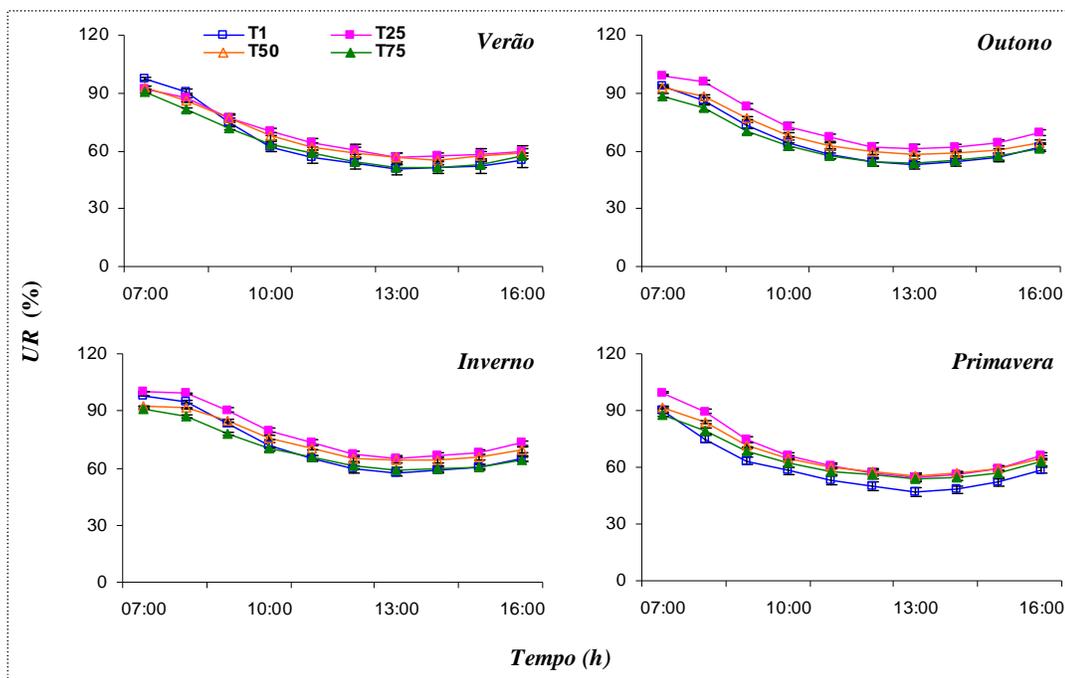


FIGURA 2. Variação diurna da umidade relativa do ar (UR) referente aos quatro níveis de sombreamento, durante as quatro estações do ano. Cada ponto representa os valores médios horários de 25 a 78 repetições ($\pm EP$).

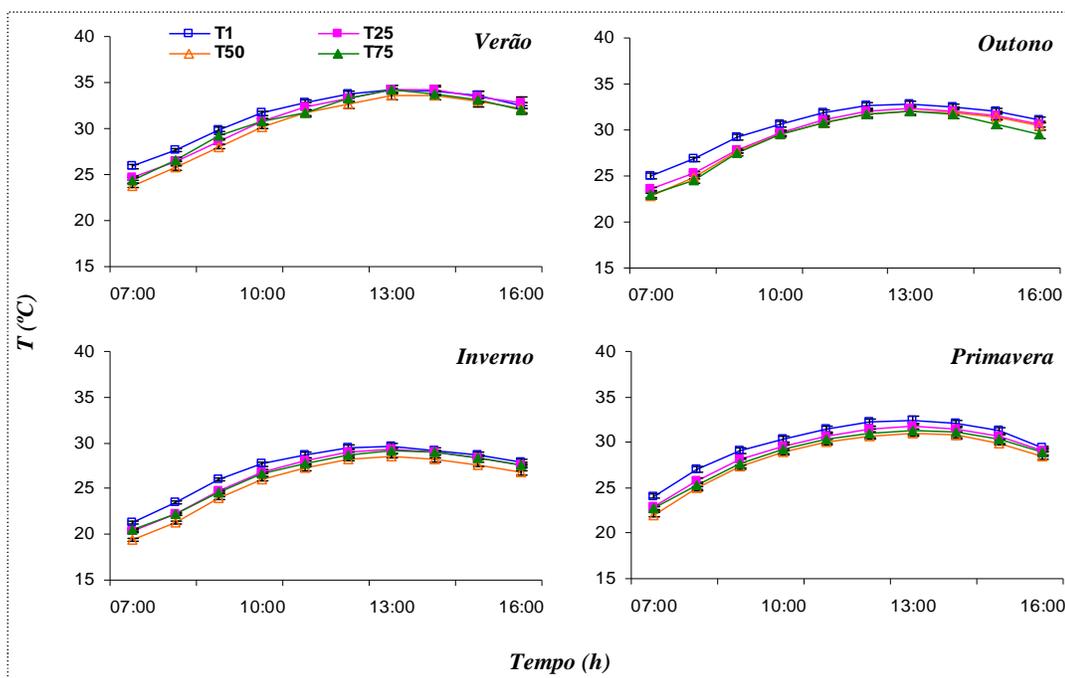


FIGURA 3. Variação diurna da temperatura do ar (T) referente aos quatro níveis de sombreamento, durante as quatro estações do ano. Cada ponto representa os valores médios horários de 25 a 78 repetições ($\pm EP$).

A distribuição da frequência de RFA (FIGURA 4), nos quatro ambientes de sombreamento, mostrou que, embora a RFA tenha atingido valores máximos de até 2352,9; 642,3; 444,5 e 319,9 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a maioria dos valores registrados n\u00e3o ultrapassou 600, 220, 120 e 81 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em T1, T25, T50 e T75 respectivamente.

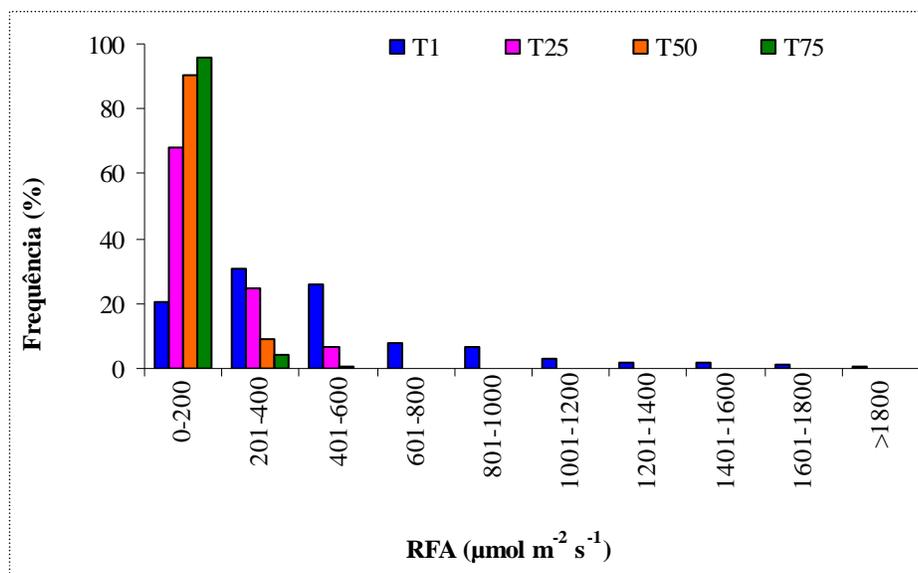


FIGURA 4. Distribuição de frequência, percentual, dos valores da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) nos quatro tratamentos de sombreamento no interior da casa de vegetação. Valores de RFA variaram entre 1891 a 2073 observações entre os tratamentos de sombreamento.

Os valores do rendimento qu\u00e2ntico m\u00e1ximo de FS 2 (F_v/F_m) foram significativamente diferentes ($P < 0,05$) entre os n\u00edveis de sombreamento, sendo mais elevados em T50 e T75, diminuindo progressivamente com o aumento dos n\u00edveis de RFA. Nas plantas crescidas em T1, um acentuado decl\u00ednio de F_v/F_m pode indicar a presen\u00e7a de danos no aparato fotossint\u00e9tico, evidenciada pela diminui\u00e7\u00e3o na fluoresc\u00eancia m\u00e1xima (F_m) \u00e0 medida que os n\u00edveis de RFA aumentavam (FIGURA 6). J\u00e1 os valores da fluoresc\u00eancia inicial (F_0) foram iguais entre todos os tratamentos de sombreamento.

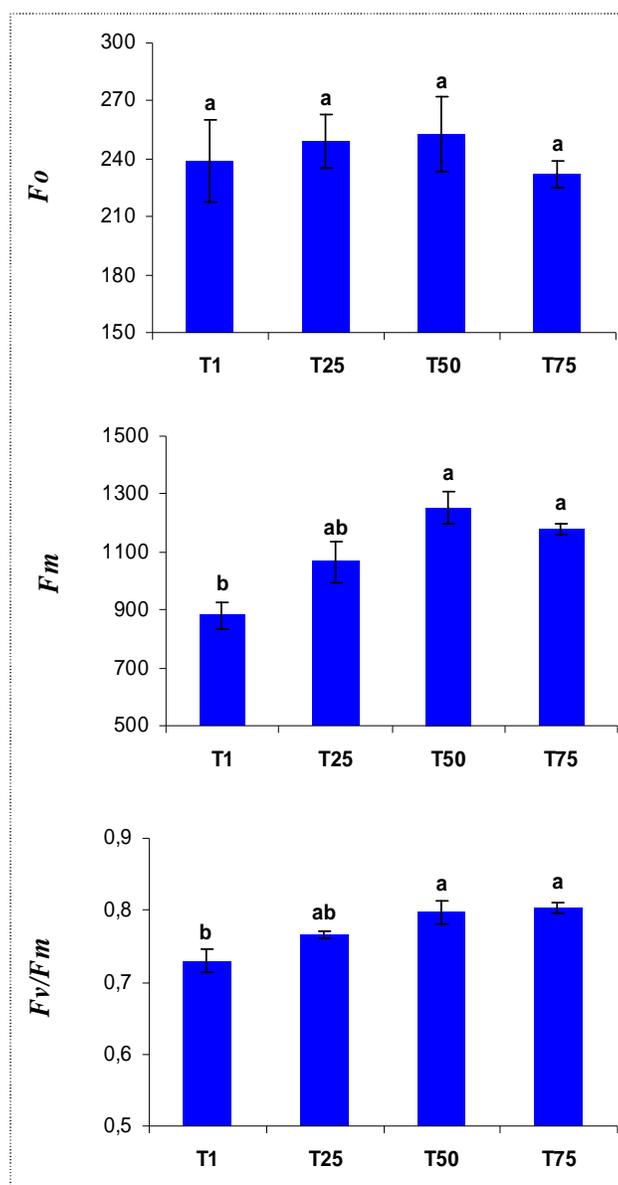


FIGURA 6. Fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m) e rendimento quântico máximo de FS 2 (F_v/F_m) em plantas de *A. funifera* do tratamento controle, submetidas a diferentes níveis de luz em condições de casa de vegetação. Cada barra representa os valores 3 a 5 repetições (\pm EP). Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas barras não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

Como pôde ser observado nas FIGURAS 07 e 08, o nível de RFA teve efeito significativo sobre a maioria dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a*. A eficiência quântica efetiva de FS 2 (Φ_{PSII}), o coeficiente de extinção fotoquímico (qP) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) apresentaram comportamento semelhante entre os quatro níveis

de sombreamento, sendo que as plantas cultivadas sob maior RFA apresentaram valores significativamente maiores ($P < 0,05$) do que as dos ambientes de menor nível de radiação luminosa. Esses parâmetros foram bastante reduzidos em T75 e apresentaram expressivo aumento em T1. Foram observados menores valores de qN nos ambientes menos sombreados, porém em todos os tratamentos de sombreamento estes valores foram elevados, apresentando valores de 0,89; 0,87; 0,84 e 0,78 em T1, T25, T50 e T75 respectivamente, próximos ao valor máximo (1,0) (FIGURAS 07 e 08).

Entre os tratamentos de sombra, a fluorescência máxima da folha adaptada a luz (F_m') e a eficiência fotoquímica máxima de FS 2 (F_v'/F_m') apresentaram comportamentos opostos ao apresentado por $\Phi PSII$, qP e qN (FIGURA 22), quando submetidos a luz saturante (RFA $> 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Foram observados valores de F_m' na ordem de 280, 296, 406 e 463; e de F_v'/F_m' na ordem de 0,34; 0,37; 0,43 e 0,51 em T1, T25, T50 e T75, respectivamente. Para F_m' , em T75 e T50, os comportamentos foram semelhantes, embora significativamente maiores que T1 e T25. Já F_v'/F_m' em T75 foi significativamente maior ($P < 0,05$) do que T50, e ambos maiores que T1 e T25, que apresentaram comportamento semelhante (FIGURAS 07 e 08). Como observado na FIGURA 22, os valores de ETR , entre os quatro tratamentos de sombreamento, foram significativamente maiores nos tratamentos de maior RFA, ocorrendo uma diminuição gradativa, à medida que a RFA diminuía, sendo significativamente diferentes ($P < 0,05$) entre todos os tratamentos (T1 $>$ T25 $>$ T50 $>$ T75).

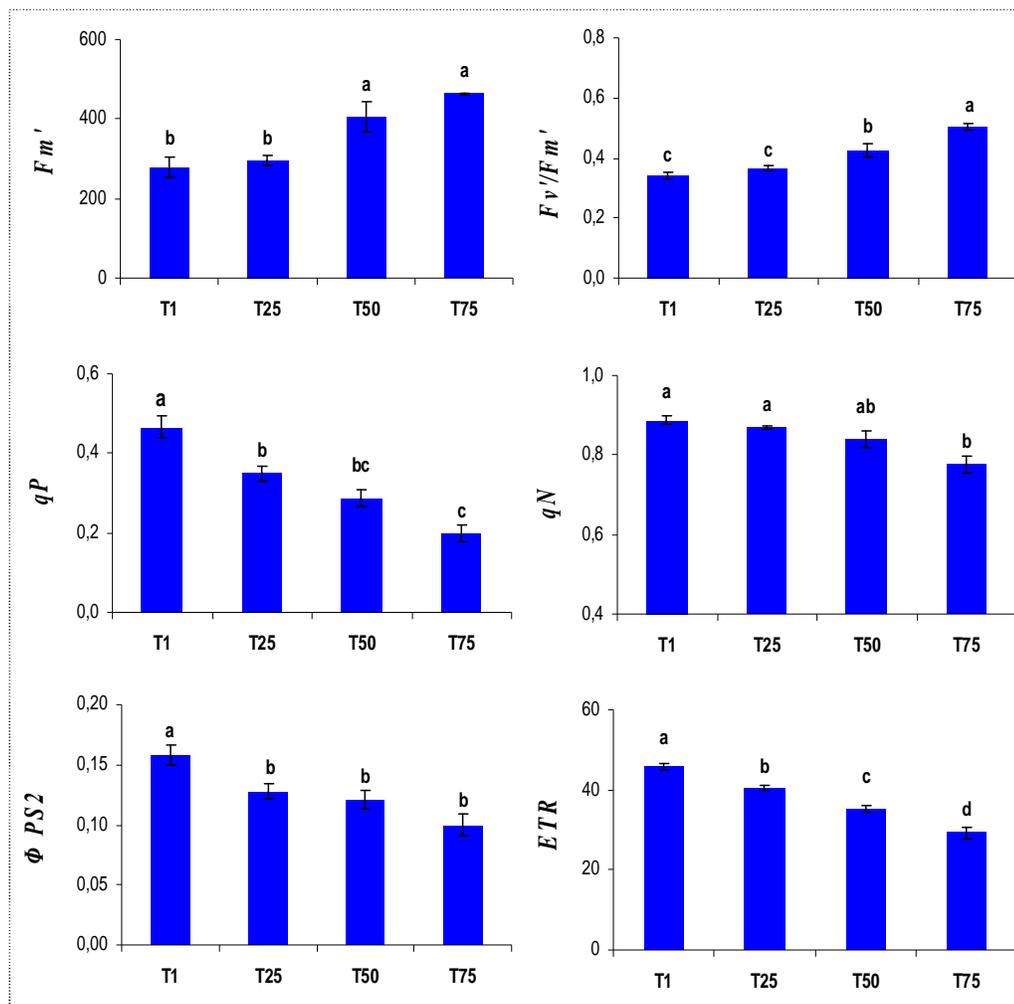


FIGURA 07. Fluorescência máxima da folha adaptada a luz (F_m'), eficiência fotoquímica máxima de FS 2 (F_v'/F_m'), coeficiente de extinção fotoquímico (qP) e não fotoquímico (qN), eficiência quântica efetiva de FS 2 (Φ_{PSII}) e taxa de transporte de elétrons (ETR , $\mu\text{mol elétrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em luz saturante ($RFA > 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz em condições de casa de vegetação. Cada barra representa os valores 4 a 12 repetições ($\pm EP$). Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas nas barras não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

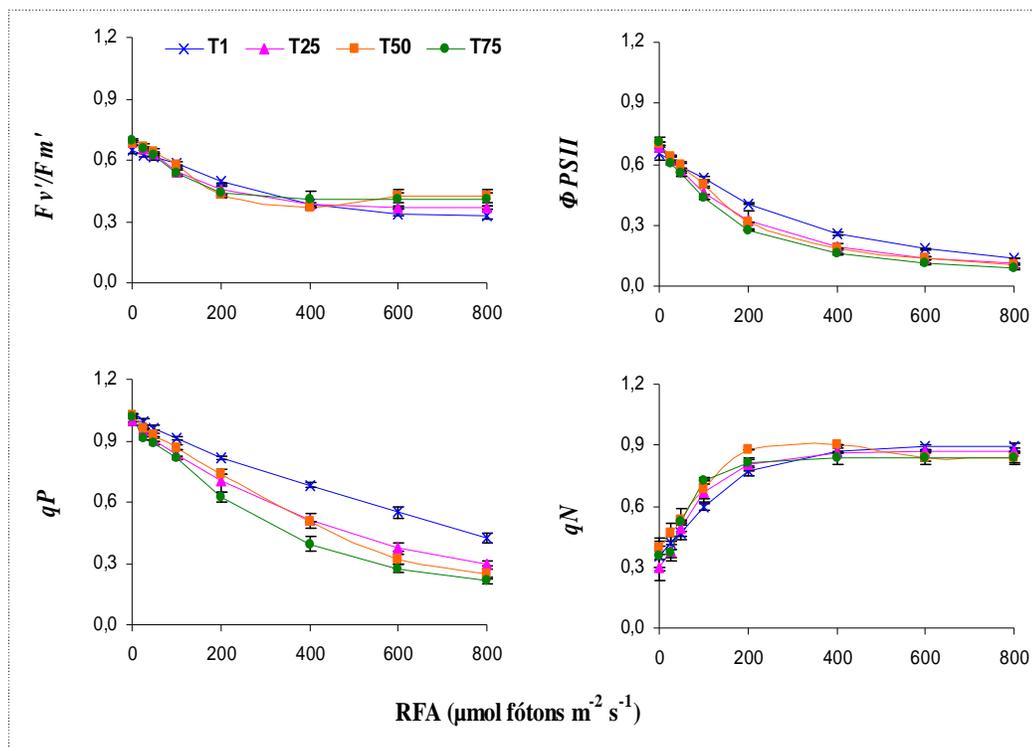


FIGURA 08. Eficiência fotoquímica máxima de FS 2 (F_v'/F_m'), eficiência quântica efetiva de FS 2 (Φ_{PSII}) e coeficientes de extinção fotoquímico (qP) e não fotoquímico (qN) em plantas de *A. funifera* cultivadas em diferentes regimes de luz em condições de casa de vegetação. Cada ponto representa os valores 4 a 12 repetições (\pm EP).

O ajuste das curvas de ETR , forneceu valores de ETR_{max} de 47,1; 41,6; 35,6 e 29,4 $\mu\text{mol elétrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em T1, T25, T50 e T75, respectivamente, em irradiância de saturação (I_s) de 421, 337, 309 e 274 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Os valores de ETR_{max} foram significativamente maiores ($P < 0,05$) nos tratamentos T1 e T25, sendo que foi observado uma diminuição de 38% de T1 para T75. Na FIGURA 24, verifica-se que as curvas de ETR_{max} apresentaram padrões similares aos das curvas de saturação de luz para a fotossíntese (A_{max}).

Entre os parâmetros derivados da curva de luz, ocorreu alterações em A_{max} , na taxa respiratória na ausência de luz (R_d), nas irradiâncias de compensação (I_c) e saturação (I_s) e na taxa aparente de transporte máximo de elétrons (ETR_{max}), com os maiores valores encontrados nas plantas cultivadas em ambientes com maiores níveis de RFA. Já o rendimento quântico aparente (α) apresentou comportamento inverso, com os maiores valores nos ambientes mais sombreados (FIGURA 07 e 08). Foi observada diferença significativa ($P < 0,05$) para A_{max} , nas plantas cultivadas a pleno sol, na ordem de 6,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, seguidos por T1, T25,

T50 e T75 com valores de 4,7; 3,96; 3,44 e 3,43 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (FIGURA 24 e 25).

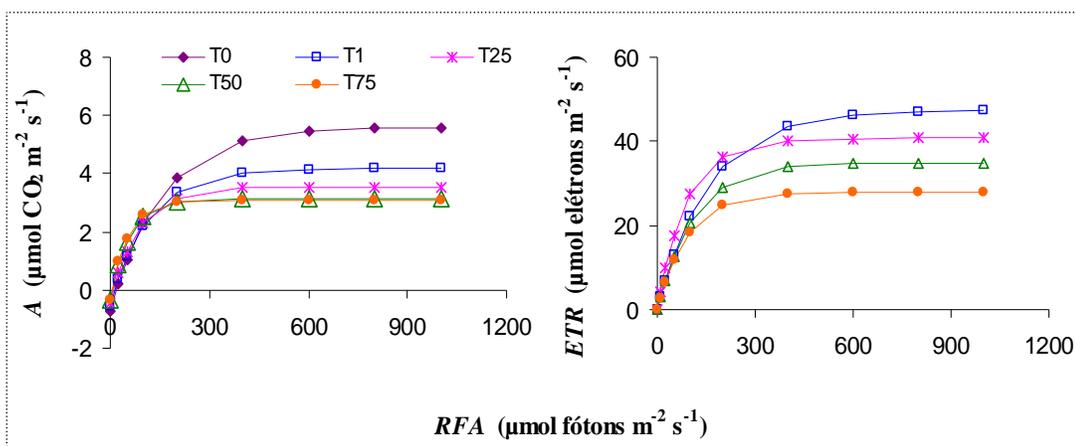


FIGURA 9. Taxa de assimila\u00e7\u00e3o l\u00edquida m\u00e1xima de CO₂ (A) e taxa aparente de transporte m\u00e1ximo de el\u00e9trons (ETR) em fun\u00e7\u00e3o do aumento da radia\u00e7\u00e3o fotossinteticamente ativa (RFA), em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes n\u00edveis de luz em condi\u00e7\u00f5es de casa de vegeta\u00e7\u00e3o. Cada ponto representa a m\u00e9dia de 3 a 5 repeti\u00e7\u00f5es. Valores de T0 referem-se a plantas de *A. funifera* de mesma idade, cultivadas a pleno sol (dados meramente ilustrativos).

Entre os par\u00e2metros derivados da curva de luz, ocorreu altera\u00e7\u00f5es em A_{max} , na taxa respirat\u00f3ria na aus\u00eancia de luz (R_d), nas irradi\u00e2ncias de compensa\u00e7\u00e3o (I_c) e satura\u00e7\u00e3o (I_s) e na taxa aparente de transporte m\u00e1ximo de el\u00e9trons (ETR_{max}), com os maiores valores encontrados nas plantas cultivadas em ambientes com maiores n\u00edveis de RFA. J\u00e1 o rendimento qu\u00e2ntico aparente (α) apresentou comportamento inverso, com os maiores valores nos ambientes mais sombreados (FIGURAS 09 e 10). Foi observada diferen\u00e7a significativa ($P < 0,05$) para A_{max} , nas plantas cultivadas a pleno sol, na ordem de 6,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, seguidos por T1, T25, T50 e T75 com valores de 4,7; 3,96; 3,44 e 3,43 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (FIGURA 24 e 25).

O valor de I_c foi em m\u00e9dia 71% maior em T0 e 61% em T1, quando comparado com T75, variando de 5,1 a 17,6 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, em todos os tratamentos de sombra. O valor de R_d foi em m\u00e9dia 50% maior em T0 quando comparado com T75, enquanto α teve uma tend\u00eancia de apresentar os maiores valores nos ambientes mais sombreados, mas sem varia\u00e7\u00e3o significativa.

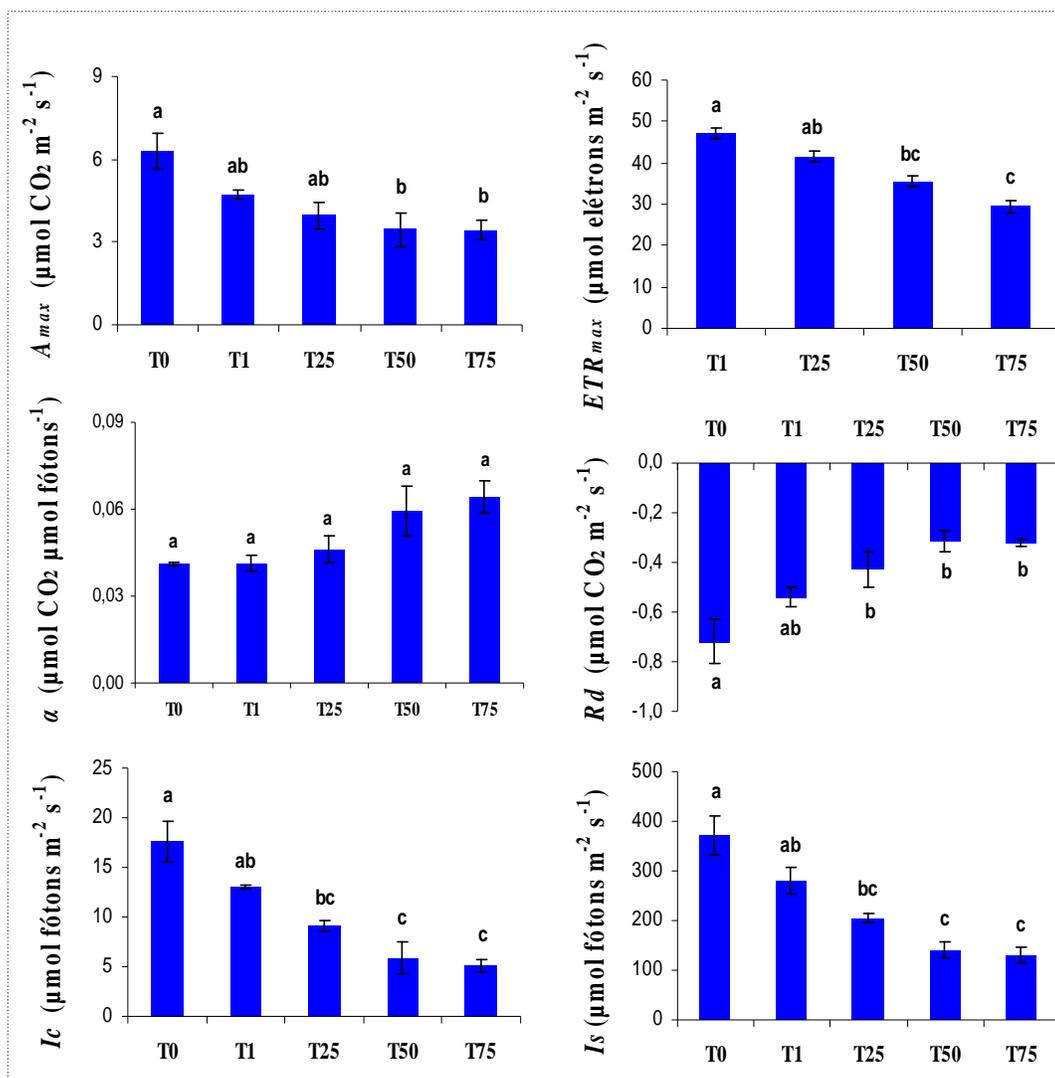


FIGURA 10. Parâmetros estimados derivados das curvas de saturação de luz. Taxa de assimilação líquida máxima de CO_2 (A_{max}), taxa respiratória na ausência de luz (R_d), irradiâncias de compensação (I_c) e saturação (I_s), taxa aparente máxima de transporte de elétrons (ETR_{max}) e rendimento quântico aparente (α) em plantas de *A. funifera* cultivadas a diferentes níveis de luz em condições de casa de vegetação. Cada barra representa os valores 3 a 5 repetições (\pm EP). Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas barras não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

Os valores médios estimados de I_s para *A. funifera* foram de 373, 280, 205, 141 e 130 $\mu\text{mol f}^{\text{tons}} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, em T0, T1, T25, T50 e T75 respectivamente, com diferença significativa ($P < 0,05$) de 65 % para T0 e 54 % para T1, quando comparados ao tratamento T75 (FIGURA 10). Considerando que a I_s é o valor máximo de RFA em que A atinge 90 % de A_{max} , pode-se observar que RFA que incidia no tratamento T1 foi muito superior àquela necessária para que

as plantas deste ambiente de cultivo atingissem a A_{max} . Somente 37 % de RFA que incidia em T1 estiveram numa faixa ideal de I_s . Os outros 63 % dos valores de RFA em T1 estiveram acima dos valores ideais de I_s . Para os tratamentos T25, T50 e T75, a maior incidência de RFA esteve na faixa ideal para que as plantas destes ambientes atingissem A_{max} . Os valores de RFA, na faixa ideal de I_s , foram na ordem de 71, 85 e 88 %, em T25, T50 e T75, respectivamente.

As variáveis fotossintéticas obtidas sob RFA saturante ($\geq 600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), oriundas das curvas de saturação de luz, são mostradas na TABELA 4. Entre as variáveis, somente as taxas de A_{sat} e E apresentaram valores estatisticamente significativos ($P < 0,05$). Os valores de A_{sat} variaram na ordem de 4,6; 4,4; 3,3; 3,2 e 2,8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em plantas cultivadas em T0 (pleno sol), T1, T25, T50 e T75, respectivamente. Os ambientes com maior RFA (T0 e T1) apresentaram valores significativamente maiores de A_{sat} , quando comparados aos demais ambientes de sombra. Os valores médios de E tiveram um comportamento semelhante aos de A_{sat} , com uma tendência de apresentar os maiores valores nos ambientes sob maior nível de RFA. Apesar de não terem sido observados valores significativos, g_s tendeu a ser maior nos ambientes de maior RFA, e o Dpv_L tendeu a ser maior no interior da casa de vegetação também nos ambientes com maior RFA.

TABELA 4. Valores medidos máximos ($\text{RFA} \geq 600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) das variáveis de trocas gasosas e déficit de pressão de vapor entre a folha e ar (Vpd_L), em plantas de *A. funifera* cultivadas sob diferentes níveis de luz em condições de casa de vegetação. Taxas de assimilação de CO_2 (A_{sat}), condutância estomática ao vapor de água (g_s) e transpiração (E) em nível foliar. Letras minúsculas nas colunas indicam comparação entre tratamentos de sombra pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).

T	n	A_{sat}		g_s		E		Vpd_L	
		($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		(mol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		(mmol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		(KPa)	
T0	3	4,75±0,36	a	0,037±0,007	a	0,69±0,09	ab	1,84±0,09	a
T1	6	4,39±0,10	a	0,035±0,001	a	0,78±0,03	a	2,19±0,07	a
T25	6	3,29±0,16	b	0,026±0,001	a	0,54±0,01	bc	2,08±0,05	a
T50	4	3,21±0,28	b	0,024±0,003	a	0,45±0,03	c	1,85±0,13	a
T75	4	2,78±0,36	b	0,025±0,003	a	0,52±0,05	bc	2,01±0,11	a

Com o aumento de RFA, as plantas de *A. funifera* apresentaram alterações morfológicas e fisiológicas, resultando em maior produção de biomassa. Dentre as variáveis de avaliação do crescimento das plantas, foram observadas diferenças significativas ($P < 0,05$) entre os tratamentos de sombreamento para biomassa seca de raízes (MS_R), parte aérea (MS_{Pa}), e total (MS_T).

A MS_T foi maior em T1 (103,8g), seguida de T25 (102,9g), diferindo significativamente dos demais tratamentos. Os menores valores médios foram observados em T50 (49g), seguido de T75 (42,8g), representando, respectivamente, 47 e 41% em T50 e T75 da biomassa acumulada em T1 (FIGURA 11).

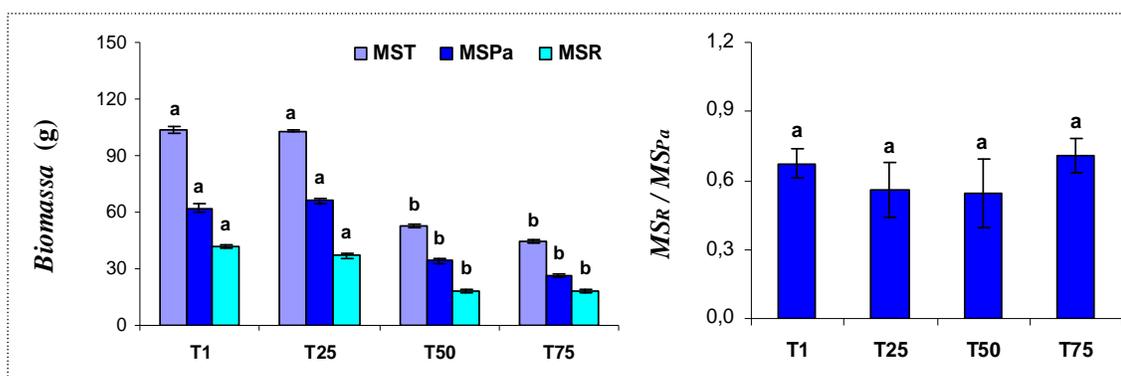


FIGURA 11. Biomassas seca da parte aérea (MS_{Pa}), raiz (MS_R), e total (MS_T); razão entre biomassa de raiz : parte aérea (MS_R/MS_{Pa}) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz em condições de casa de vegetação. Cada barra representa os valores médios de 3 repetições ($\pm EP$). Médias seguidas pelas mesmas letras nas barras não diferem significativamente entre si, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

Os maiores valores médios de MS_R foram observados em T1(41,7g), e os menores valores em T75 (18,5g). O maior acúmulo de MS_{Pa} também ocorreu nos ambientes sob maior incidência de RFA, onde os tratamentos T1 e T25 apresentaram valores na ordem de 62,03 e 66,04 g, respectivamente. T50 e T75 apresentaram um acúmulo de MS_{Pa} de 55 e 42% respectivamente, quando comparados aos valores encontrados em T1 (FIGURA 11). Não houve diferença significativa para a razão MS_R/MS_{Pa} entre os tratamentos de sombra.

4 DISCUSSÃO

A ocorrência de maiores valores de T e menores de UR promovem uma elevação na demanda evaporativa do ar, principalmente nas estações mais secas do ano, o que aumenta potencialmente a perda de água via transpiração foliar em um período de menor precipitação pluviométrica. A grande quantidade de nuvens verificada no período do inverno (estação chuvosa) manteve os valores de RFA abaixo de $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em todos os níveis de radiação luminosa; ao contrário do ocorrido no período do verão e primavera (estações caracterizadas por menor intensidade de precipitação pluviométrica), quando chegou a atingir picos de RFA, por volta do meio dia, superior a $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante o verão e $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante a primavera. Maiores valores de RFA podem não ser benéfico para as plantas, pois reduzem a UR e elevam T do ar e, uma situação desfavorável de elevada RFA, nestas condições, pode tornar-se um fator de estresse adicional, diminuindo os valores de A (BJÖRKMAN e DEMMIG-ADAMS, 1995; PASSOS *et al.*, 2005), devido à ocorrência de processos fotoinibitórios.

Nas plantas desenvolvidas em T1, o acentuado declínio de F_v/F_m pode indicar a presença de danos no aparato fotossintético, causando uma fotoinibição, evidenciada pela diminuição na fluorescência máxima (F_m) à medida que os níveis de RFA aumentavam. Estes parâmetros são bons indicativos do efeito do estresse ambiental sobre o aparato fotossintético (MAXWELL e JOHNSON, 2000; PIRES, 2008). Tais resultados sugerem a ocorrência de uma fotoinibição crônica leve. A diminuição observada em F_m , sem, contudo, haver variação em F_o , pode ser descrita pelo aumento na dissipação térmica proporcionada pela desativação de centros de reação de FS 2 (BERTAMINE e NEDUNCHEZHIAN, 2003; GREER, 1995; HAVAUX, 1994). Porém, isso não impede a ocorrência de danos nos centros de reações de FS 2, devido à constância de F_o , que pode ser interpretada como um balanço entre dois processos opostos: aumento de F_o , como consequência de danos fotoinibitórios, e queda de F_o , resultante de fotoproteção (GREER, 1995; OSMOND, 1994; FRANKLIN *et al.*, 1992). Resultados semelhantes foram encontrados por Dias (2006), avaliando mecanismos de fotoproteção em *Coffea arabica*. Valores de F_v/F_m compreendidos entre 0,75 e 0,85 demonstram ausência de danos nas reações fotoquímicas por meio de uma eficiente conversão da energia luminosa em nível de FS 2 (TAIZ e ZEIGER, 2004). Para Critchley (1998), folhas de sol possuem valores típicos de F_v/F_m em torno, ou um pouco abaixo, de 0,8. Para folhas de sombra estes valores estão entre 0,83 e 0,85 com uma diferença em torno de 4%. O autor

ainda relata que valores abaixo de 0,725 as folhas certamente estarão submetidas a danos fotoinibitórios.

A observação de menores valores de qN nos ambientes menos sombreados, porém sendo estes valores próximos ao valor máximo (1,0), indica uma provável regulação fotoprotetora, possibilitada pela capacidade de dissipação da energia absorvida em excesso, seja pelo aumento do gradiente de prótons entre o lúmen e o estroma do cloroplasto, seja pela ação da zeaxantina (MAXWELL e JOHNSON, 2000). O comportamento das variáveis de fluorescência da clorofila *a* demonstra o nível de excitação de energia dos pigmentos e são dependentes do balanço entre RFA e a soma entre a *ETR* e a dissipação térmica, sendo que esta última pode ser estimada pelos coeficientes de qP e qN da emissão de fluorescência (GENTY *et al.*, 1989; MAXWELL e JOHNSON, 2000; SILVA *et al.*, 2006).

Ocorrência de inibição na transferência de elétrons de Q_A para o acceptor secundário de FS 2 (Q_B), resulta numa rápida redução de Q_A (centros de reação de FS 2 fechados) e em aumentos da fluorescência como qP , como demonstrado pela diminuição de F_m' (MAXWELL e JOHNSON, 2000; BAKER, 2008). A acentuada diminuição de F_v/F_m' , observada nos tratamentos submetidos a maiores irradiâncias, indica uma redução na eficiência de captura de energia de excitação pelos centros de reação abertos de FS 2, e poderia indicar também a ocorrência de fotoinativação de FS 2 (MARTINEZ-FERRI *et al.*, 2004). Contudo, como ocorreu paralelamente ao aumento de qN , pode-se dizer que houve uma maior dissipação da energia de excitação na forma de calor pelo complexo antena associado ao FS 2 (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1996), fato de grande importância na proteção do maquinário fotossintético contra os efeitos deletérios do excesso de luz (JIANG *et al.*, 2006; TAMBUSSI *et al.*, 2004; BEHERA e CHOUDHURY, 2003; DIAS, 2006). O excesso de energia luminosa não utilizada para a fixação de CO_2 , no ciclo de Calvin, deve ser dissipado, para evitar a formação excessiva de espécies reativas de oxigênio (ERO's), que poderia levar a um estresse oxidativo (APEL e HIRT, 2004; ASADA, 1999; NOCTOR e FOYER, 1998). Quando a capacidade de dissipação do excesso de energia é saturada, a atuação eficiente do sistema enzimático antioxidativo age de forma fundamental na proteção celular, diminuindo a ocorrência do estresse oxidativo (DIAS, 2006).

Geralmente, a eficiência quântica efetiva de FS 2 (Φ_{PSII}) da folha diminui com o aumento de RFA, devido a diminuições de F_v/F_m' e qP . Contudo, a contribuição relativa desses parâmetros pode mudar fortemente com o aumento da irradiância. Como observado para *A. funifera*, os valores de Φ_{PSII} aumentaram paralelamente ao incremento de qP e de RFA entre os tratamentos de sombreamento, com o declínio de F_v/F_m' (BAKER, 2008). O qP

representa a proporção de energia dos fótons capturada pelos centros de reação de FS 2 abertos e dirigida via fotoquímica, refletindo o grau de oxirredução de Q_A . Assim, o aumento da atividade de FS 2 está, provavelmente, associada ao aumento da capacidade de reoxidação das quinonas, resultando em maior eficiência no transporte de elétrons para o FS 1.

Contudo, outros fatores também podem influenciar nas variações de Φ_{PSII} . Mudanças na eficiência de carboxilação, na taxa de regeneração da *Rubisco*, no fornecimento de CO_2 da atmosfera, na fotorrespiração e na taxa de transporte de carboidratos para fora das células, podem influenciar as taxas de utilização de NADPH e ATP, e, conseqüentemente, a eficiência quântica efetiva de FS 2. Aumentos nas concentrações de NADPH e ATP diminuem o fluxo linear de elétrons e a taxa de oxidação de Q_A , que pode ser monitorada pela diminuição de qP . Logo, a acidificação do lúmen do tilacóide, com o aumento dos níveis de ATP, também resultam em incremento de qN e em decréscimos de F_v/F_m' (BAKER, 2008). Decréscimos de g_s , do metabolismo de carbono e dos processos de transporte, também, podem influenciar a diminuição da eficiência de FS 2 (BAKER, 2008).

Segundo Mohammed *et al.* (1995), os valores de *ETR* aumentam conforme a intensidade da irradiância, até a ocorrência da saturação dos carreadores de elétrons. No presente trabalho, as plantas de *A. funifera* mantidas nos ambientes com maior RFA apresentaram maiores valores de ETR_{Max} , devido, provavelmente, ao aumento dos componentes da cadeia de transporte de elétrons. Resultados semelhantes foram encontrados por Ribas (2006), trabalhando com espécies arbóreas tropicais. O maior valor de A_{max} encontrado nas plantas cultivadas a pleno sol, quando comparadas aos tratamentos impostos dentro da casa de vegetação, demonstra uma capacidade dessa espécie de se ajustar fisiologicamente a ambientes com elevada RFA, indicando que houve um grande requerimento de energia luminosa para alcançar A_{max} . Geralmente, quanto maior for o valor da assimilação máxima, maior será o ganho fotossintético. Para o T75, houve uma redução de A_{max} em torno de 45,5%, quando comparado com as plantas cultivadas em T0, e de 27,1%, quando comparado com as cultivadas em T1, mostrando um elevado grau plasticidade em resposta ao ambiente de luz, plasticidade esta medida como a diferença da A_{max} entre alta e baixa irradiância; sugerindo que plantas cultivadas em menores valores de RFA apresentaram plasticidade fisiológica, que as permitiram manter um balanço de carbono positivo em tais condições (KITAJIMA, 1994; VALLADARES *et al.*, 2002; RIBAS, 2006). O valor de A_{max} observado em plantas de *A. funifera* está próximo ao encontrado na literatura para outras palmeiras como em plantas *Mauritia vinifera* Mart., que apresentaram valor de A_{max} de $5,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (CALBO e MORAES, 1997).

O valor de I_c é representado pela radiação na qual a taxa de CO_2 liberada pela respiração é fixada pela fotossíntese, sendo consideradas iguais e refletindo um balanço entre a fotossíntese e a respiração em função de RFA (TAIZ e ZEIGER, 2004). Fisiologicamente, baixos valores de I_c permitem as plantas obterem um balanço positivo de carbono sob irradiâncias extremamente baixas. Os valores reduzidos de I_c , observados em T50 e T75, estiveram associados aos menores valores de R_d . Menores taxas de R_d contribuem significativamente para a diminuição de I_c e representam uma adaptação básica para que as plantas, em ambientes sombreados, consigam sobreviver. Assim, as folhas de sombra otimizam a absorção de luz em condições de baixa intensidade de radiação luminosa e alcançam bem mais rapidamente I_c e I_s (GIVINISH, 1988; LARCHER, 1995; LUTTIGE, 1997; PEARCY, 2000). Da mesma forma, nestes ambientes, a fotossíntese requer uma maximização da quantidade de luz absorvida, conjuntamente a pequenas taxas de perda de carbono através da respiração e, ou fotorrespiração (ZHANG, *et al.*, 2003).

As plantas, desenvolvidas nos ambientes com maior disponibilidade de radiação luminosa, possuem um maquinário fotossintético apto a lidar com valores elevados de irradiância, de maneira que apresenta maiores taxas de assimilação de carbono, alta condutância estomática, elevação de I_s e aumento da capacidade de fotoproteção (CHAZDON *et al.*, 1996; BAZZAZ, 1998), o que explica o maior e o mais rápido crescimento das plantas nessas condições. Por outro lado, plantas desenvolvidas sob baixa irradiância devem ser capazes de capturar a luz disponível e convertê-la em energia química com a maior eficiência possível, além de manter o custo energético de produção e manutenção do aparelho fotossintético o mais baixo possível, por meio de uma maior eficiência respiratória (COSTA, 1996). De acordo com Björkman (1981), a maior fração possível de fotoassimilados deve ser reinvestida em tecidos fotossintetizantes.

No presente trabalho, em todos os tratamentos de sombreamento aplicados dentro da casa de vegetação, a disponibilidade de radiação luminosa foi suficiente para que *A. funifera* atingisse A_{max} . Entretanto, apenas em T1 que as folhas foram expostas a RFA com valores acima de I_s ($280 \pm 27 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), onde cerca de 63,4% de RFA esteve acima de $300 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Contudo, apesar de estas plantas estarem em uma situação de estresse por excesso de radiação luminosa, o valor obtido na taxa de assimilação de carbono sob luz saturante ($> 600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), esteve bastante próximo aos valores encontrados para A_{max} , sendo observado um pequeno decréscimo de apenas 7%, em relação a assimilação máxima. Logo, pode-se dizer que não houve limitação no ganho de carbono pelas plantas, mesmo ocorrendo um decréscimo no rendimento quântico potencial máximo de FS2 (F_v/F_m).

Nos demais tratamentos de sombreamento, a distribuição da frequência de RFA esteve em valores ótimos quando comparados com a de I_s . Em T25, 68% de RFA que chegava ao topo das plantas estiveram dentro da faixa de I_s ($205 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Para T50 e T75, respectivamente, 83 e 87% de RFA esteve dentro da faixa de I_s , com valores de 141 e 130 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

As medições de emissão de fluorescência da clorofila demonstraram certo grau de fotoinibição crônica nas plantas de *A. funifera*, como demonstrado pela diminuição de F_v/F_m , diante a resposta observada ao aumento de RFA em T1. Contudo, levando-se em conta o longo período de avaliação do experimento, sugere-se que a diminuição dos valores de F_v/F_m pode ter ocorrido devido a um ajuste fotoquímico, ao invés da ocorrência de um dano ao FS 2, devido, principalmente, a diminuição do teor de clorofila em nível foliar, observada por meio dos valores do índice SPAD, a medida que o experimento estava sendo finalizado, levando, conseqüentemente, a uma redução na capacidade de coleta de luz pelas plantas.

Redução no teor de clorofilas pode contribuir para a proteção do maquinário fotossintético contra os efeitos da alta radiação luminosa, uma vez que minimiza a capacidade de coleta de luz e, conseqüentemente, a excitação de FS 2 (KYPARISSIS *et al.*, 2000, RIBAS, 2006). Segundo Kramer e Kozlowski (1979) a molécula de clorofila é constantemente sintetizada e destruída em presença de luz (foto-oxidação), mas, sob intensidade de radiação luminosa muito elevada, a velocidade de decomposição é maior, sendo o equilíbrio estabelecido a uma concentração mais baixa. De um modo geral, a proporção de luz incidente refletida pelas folhas é maior quando a concentração de pigmentos é baixa, pois a luz refletida de uma camada mais interna terá uma menor chance de ser recapturada em seu caminho de volta à superfície. Quanto menor a concentração de pigmentos foliares, maior será o aumento relativo da absorção de luz, devido a um aumento nesta concentração inicial (Gabrielsen, 1948).

Em relação às variáveis fotossintéticas, oriundas das curvas de saturação da fotossíntese pela luz, pode-se dizer que alterações em g_s relacionam-se com o controle da perda de água e da assimilação de CO_2 para manutenção da taxa fotossintética (TAIZ e ZEIGER, 2004). Geralmente, a perda de água nas folhas é controlada pelo DPV . A assimilação fotossintética de CO_2 é elevada em ambientes com umidades do solo e do ar mais altas e, freqüentemente, observa-se que, em condição de reduzidos valores de DPV , os valores de g_s também se elevam. Condições de baixa umidade relativa do ar podem causar excessivas perdas de água pela planta, ocorrendo considerável fechamento estomático e afetando significativamente A (MACHADO FILHO *et al.* 2006).

As plantas adaptam-se ao seu ambiente de luz por meio do ajuste de seu aparato fotossintético, de forma que a irradiância recebida seja utilizada mais eficientemente possível. A resposta a essa adaptação também é refletida no crescimento da planta, assim, a eficiência do crescimento relaciona-se com a capacidade de adaptação das plantas a intensidade da radiação luminosa dentro do ambiente em que ela se desenvolve (PAIVA *et al.*, 2003; ALMEIDA *et al.*, 2005). Em baixas condições de luminosidade, a parte aérea das plantas retém uma maior quantidade de fotoassimilados, provocando um aumento da área foliar com o intuito de aumentar sua superfície fotossintética; assegurando, assim, um maior rendimento em baixa intensidade de radiação luminosa, compensando as baixas taxas fotossintéticas (JONES e MCLEOD, 1990), e diminuindo a quantidade de carbono para o crescimento das raízes. Para *A. funifera* foi observada uma maior produção de biomassa total em condições de maior radiação luminosa, ao passo que plantas crescendo sob maior sombreamento apresentaram menor crescimento, sendo que a menor incidência de RFA pode ter sido o fator limitante para o crescimento das plantas.

Nakazono *et al.* (2001), estudando o crescimento inicial de *Euterpe edulis* a 2% e 6% de sombreamento e a pleno sol, observaram que as plantas dos ambientes mais sombreados apresentaram menor MS_T e menor MS_R/MS_{Pa} , quando comparadas com as plantas desenvolvidas em maior RFA. Uma maior alocação de MS_R também foi observada por Dias-Filho (1997), estudando o desenvolvimento de plantas de *Solanum crinitum* (espécie pioneira) sob condições de pleno sol, na qual a distribuição de biomassa para as raízes, em baixo nível de radiação luminosa, foi reduzida de 15% em relação a plantas sob pleno sol.

Quanto à partição de biomassa em T1, T25, T50 e T75 nas plantas controle, houve um acúmulo de biomassa na parte aérea de 60, 64, 65 e 59%, respectivamente, mostrando um padrão pouco diferenciado de partição em função do sombreamento.

5 CONCLUSÕES

As plantas de *A. funifera* mostraram-se adaptadas as condições de sombra moderada. O nível de sombreamento mais indicado para o desenvolvimento inicial de *A. funifera* foi do tratamento T25. Constatou-se, no tratamento T1, a ocorrência de fotoinibição. As plantas de *A. funifera* desenvolvidas nos tratamentos T50 e T75 cresceram fora de suas condições ótimas, em relação ao nível de irradiância.

CAPÍTULO 2

CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS DE *Attalea funifera* MART. SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO

CRESCIMENTO E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM PLANTAS JOVENS DE *Attalea funifera* MART. SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO

NASCIMENTO, Junea Leandro do. **Crescimento e assimilação de carbono em plantas jovens de *Attalea funifera* Mart. submetidas ao estresse hídrico.** 2009. 109p. Dissertação (Mestre em Produção Vegetal) – Universidade Estadual de Santa Cruz; Ilhéus.

RESUMO

A. funifera (piaçaveira) é endêmica da região litorânea da Bahia, explorada em condições espontâneas no interior da mata raleada e a pleno sol. O presente trabalho avaliou alterações fisiológicas em plantas jovens de *A. funifera* submetidas a deficiência hídrica no solo. O estudo foi conduzido em casa de vegetação com 48 plantas cultivadas em vasos contendo 250 dm³ de solo, sob diferentes níveis de sombreamento (T1=sem cobertura; T25, T50 e T75 % de atenuação da radiação total incidente). Aos 282 dias após o plantio, metade das plantas foi submetida a estresse hídrico por suspensão da irrigação até que a taxa fotossintética líquida (A) em T1 (tratamento controle para valores de A) atingisse valores próximos a zero. Após 176 dias sem irrigação, o estresse hídrico reduziu A , condutância estomática ao vapor de água (g_s) e taxa transpiratória (E) para valores próximos a zero. Nessa mesma época, a eficiência instantânea de uso da água (A/E) acompanhou a diminuição de g_s com valores reduzidos, e o potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi de -1,65 MPa no tratamento T1. Em seguida, as plantas foram reidratadas e sua recuperação acompanhada. Fatores estomáticos foram mais importantes na limitação da fotossíntese do que fatores não estomáticos, durante o pico de estresse. O Ψ_w recuperou-se 24 h após a irrigação, e a A , g_s , E e A/E após 48 h em todos os níveis de sombreamento. O módulo de elasticidade das paredes celulares no tratamento controle foi maior em T1. Não foi observada a ocorrência de ajustamento osmótico. Sob estresse hídrico, a alocação de biomassa para as raízes foi significativamente ($P < 0,05$) maior que no tratamento controle, em T1 e T25. *A. funifera* apresentou baixa tolerância a deficiência hídrica no solo, com elevada sensibilidade para A , g_s , E e Ψ_w , não apresentando características de economia no uso da água sob condições estressantes.

GROWTH AND CARBON ASSIMILATION IN *Attalea funifera* Mart. SEEDLINGS SUBMITTED TO WATER STRESS

NASCIMENTO, Junea Leandro do. **Growth and carbon assimilation in *Attalea funifera* Mart. seedlings submitted to water stress.** 2009. 109p. Dissertação (Mestre em Produção Vegetal) – Universidade Estadual de Santa Cruz; Ilhéus.

ABSTRACT

A. funifera is endemic of the rain forests of eastern Bahia, explored in spontaneous conditions inside of the forest, where understorey is drastically suppressed, and to full sunlight. The present work evaluated the physiological alterations of *A. funifera* seedlings submitted to water deficiency in the soil. The study was conducted in a greenhouse with 48 seedlings cultivated in containers with 250 dm³ of soil, under different shading levels (T1= without covering; T25, T50 and T75% of attenuation of total incident radiation). To the 282 days after the plantation, half of the seedlings was submitted to water stress by suspension of the irrigation until that the net photosynthetic rate (*A*) in T1 (treatment control for *A* values) reached close values to zero. After 176 days without irrigation, the water stress reduced *A*, stomatal conductance to the water vapour (*g_s*) and transpiration rate (*E*) for close values to zero. In that same time, the instantaneous water use efficiency (*A/E*) followed the *g_s* decrease with reduced values, and the leaf water potential (ψ_w) was of -1.65 MPa in the T1 treatment. Soon after, the seedlings were rehydrated and its accompanied recovery. Stomatal factors were more important in the limitation of the photosynthesis than the factors non stomatal, during the stress pick. The ψ_w recovered 24 h after the irrigation, and *A*, *g_s*, *E* and *A/E* after 48 h in all the shading levels. The elastic modulus of the cellular walls in the treatment control was larger in T1. The occurrence of osmotic adjustment was not observed. Under water stress, the biomass allocation for the roots was significantly ($P < 0.05$) larger than in the treatment control, in T1 and T25. *A. funifera* showed low tolerance to water deficiency in the soil, with high sensibility for *A*, *g_s*, *E* and ψ_w , not presenting economy characteristics in the use of the water under stress conditions.

1. INTRODUÇÃO

A água é o principal constituinte dos tecidos vegetais, representando 50% da biomassa fresca nas plantas lenhosas e aproximadamente 90% nas herbáceas. É necessária como reagente no metabolismo vegetal, no transporte e translocação de solutos, na manutenção da turgescência celular, no controle estomático e na penetração do sistema radicular no solo (TAIZ e ZEIGER, 2004). A grande importância da água para as plantas está na manutenção da hidratação do protoplasma, pois na ocorrência de estresse hídrico, a atividade fotossintética declina paralelamente à diminuição do volume celular, logo, acompanhando o declínio da turgescência foliar (SUTCLIFFE, 1980; MORAIS *et al.*, 2003). O xilema é o principal responsável pelo transporte de água do solo para as folhas, sendo a principal rota de fluxo e responde por aproximadamente 99% da condução (CRUIZIAT *et al.*, 2001; COCHARD, 2006), definindo a disponibilidade hídrica foliar que, juntamente com a concentração de CO₂, regula os processos fotossintéticos, influenciando a transpiração, a eficiência de uso da água, o crescimento, dentre outros processos (BRODRIBB e FEILD, 2000; CAVENDER-BARES e HOLBROOK, 2001). A redução da água disponível para a planta, influencia negativamente o seu crescimento e desenvolvimento (SINCLAIR e LUDLOW, 1986) em qualquer fase de seu ciclo (FAÇANHA *et al.*, 1983; GONÇALVES e PASSOS, 2000). Existem várias evidências de que a ocorrência de estresse hídrico no solo é prejudicial aos processos fotossintéticos no interior do mesófilo foliar (FLEXAS e MEDRANO, 2002; GRASSI e MAGNANI, 2005; LAWLOR, 2002; LAWLOR e CORNIC, 2002).

Sob condições ambientais idênticas, diferença na taxa transpiratória (E) pode indicar um mecanismo estomático com maior ou menor eficiência na economia de água pela planta. As quantidades de água necessárias às plantas variam em função do período do ano, do clima, do tipo de solo e, em muitos casos, da disponibilidade desta água (KLAR, 1984). O fechamento parcial dos estômatos, observado através da diminuição de g_s , e da queda de E , mais rápida que a queda de A , indica a existência de mecanismos de adaptação à deficiência hídrica no solo, no sentido de diminuir as perdas de água pela planta, quando sob condição de estresse hídrico moderado.

Um aspecto muito importante nos estudos de estresse e recuperação do *status* hídrico foliar é a velocidade de imposição do estresse hídrico e a duração do mesmo, os quais podem implicar diferentes respostas em variedades da mesma espécie (KIM *et al.*, 2003). A indução lenta da deficiência hídrica, com baixos valores de potencial hídrico foliar, atingido antes da reidratação, pode possibilitar uma maior produção e acúmulo de ácido abscísico (ABA) nas

folhas, permitindo a conservação do turgor celular por meio da manutenção de baixos valores de g_s , resultando em redução da desidratação (MANSFIELD e DAVIES, 1985), ou de uma maior elasticidade das paredes celulares, devido a ocorrência de ajustamento osmótico, ou de ambos. Espécies com maior capacidade de manutenção da turgescência, sob condições de deficiência hídrica moderada, são mais aptas a suportar períodos de deficiência hídrica (MORGAN, 1984). Na ocorrência de um ajustamento osmótico a manutenção da turgescência é feita pela diminuição do potencial osmótico foliar, resultante da maior concentração de solutos no simplasma (como açúcares, aminoácidos, álcoois, amônio quaternário entre outros), aumentando a elasticidade das paredes celulares. Paredes mais elásticas permitem a planta perder mais água sem murchar, e, assim, recuperar-se mais rapidamente após um evento de seca. O ajustamento osmótico tem sido utilizado como critério de seleção de tolerância ao estresse por seca entre espécies de *Eucalyptus* sp. (LEMCOFF *et al.*, 1994), *Citrus* sp. (MEDINA *et al.*, 1999), *Coffea arabica* (ALMEIDA e MAESTRI, 1996) e *Theobroma cacao* (ALMEIDA *et al.*, 2002).

Uma rápida recuperação de A , após um estresse hídrico, parece ser característica de plantas mais resistentes ao estresse (LUDLOW *et al.*, 1980). Existem relatos de plantas submetidas a estresse por seca, onde a recuperação de A foi incompleta, imediatamente após a reidratação (CALBO e MORAES, 2000; MIYASHITA *et al.*, 2005; OLIVEIRA *et al.*, 2002; SOUZA *et al.*, 2004; SARKER *et al.*, 2005; GOMES, 2008). Dependendo da espécie, natureza e intensidade da desidratação, as taxas fotossintéticas podem atingir valores próximos a zero sem significativo declínio da capacidade fotossintética do mesófilo (CHAVES, 1991). Reduções de A devido a estresse por seca, são inicialmente atribuídos à limitação da difusão de CO_2 da atmosfera para os espaços intercelulares do mesófilo em nível foliar, como resultado do fechamento estomático (REPELLIN *et al.*, 1994, 1997). Contudo, fatores não-estomáticos têm sido demonstrados, por contribuírem para a redução de A durante um período de deficiência hídrica severa e, também, durante a fase de recuperação após a reidratação (GOMES e PRADO, 2007; GOMES *et al.*, 2008). No momento em que a concentração interna de CO_2 equilibra-se com a concentração externa, a fotossíntese líquida encontra-se num valor que representa a ausência dos estômatos limitando a entrada de CO_2 ambiente.

Plantas de *A. funifera* possuem como habitat natural ambiente tropical úmido, caracterizado por possuir condições ótimas para o desenvolvimento da espécie. Mesmo assim, plantas cultivadas nestes ambientes podem ser submetidas à deficiência hídrica do solo em anos mais secos, passando por períodos de estresse. Apesar de algumas espécies de palmeiras

desenvolverem mecanismos de tolerância ao estresse hídrico no solo (CALBO e MORAES, 1997; CALBO e MORAES, 2000; GOMES *et al.*, 2008; OLIVEIRA *et al.*, 2002; REPELLIN *et al.*, 1994), os estudos de fisiologia de palmeiras são escassos, principalmente no que diz respeito aos mecanismos de tolerância a esta condição.

O presente trabalho teve como objetivo avaliar as trocas gasosas, o potencial hídrico, o teor de clorofila em nível foliar e a produção de biomassa em plântulas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de sombreamento e ao ciclo de desidratação/reidratação.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO

O trabalho foi executado em parceria com um produtor de fibras de piaçaveira do município de Itacaré, BA, que forneceu as mudas de *A. funifera*. O experimento foi conduzido em condições de casa de vegetação (CV) no *campus* da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus, BA, no período de julho de 2007 a outubro de 2008, perfazendo um total de 486 dias. Foram utilizadas 48 plantas de *A. funifera* com aproximadamente 40 cm de altura e um ano de idade, cultivadas, por um período de nove meses, em recipientes de PVC com capacidade de 310 L, contendo como substrato 250 dm³ de Latossolo variação ‘Nazaré’ (removido do horizonte A, a 0-20 cm de profundidade, rico em matéria orgânica, com coloração escura, de textura areno-argilosa, conforme mapeamento de solos da CEPLAC), previamente fertilizado com NPK e micronutrientes (TABELA 1), de acordo com a análise química do solo (TABELA 2). Um total de 16 recipientes de PVC, contendo três plantas cada foram distribuídas em quatro ambientes de radiação luminosa, (ambiente sem cobertura no interior da casa de vegetação e três estruturas de cano galvanizado, com dimensões 4,5 x 1,0 x 2,0 m³, cobertos com telas plásticas pretas do tipo ‘sombrites’ que proporcionaram, segundo os fabricantes, uma atenuação de 25, 50 e 75% da radiação global), denominados de T1 (sem cobertura), T25, T50 e T75, respectivamente.

Durante o período de nove meses após o plantio, todas as plantas foram submetidas à irrigação manual mantendo o solo próximo a capacidade de campo, a adubações em cobertura e ao controle de plantas daninhas, pragas e doenças, objetivando o crescimento e adaptação das mesmas aos novos ambientes de radiação luminosa, para proporcionar uma melhor avaliação do seu comportamento fotossintético em relação à variação da irradiância e do *status* hídrico do solo.

No décimo mês, aos 282 dias após o plantio (DAP), metade das plantas foi submetida ao tratamento de estresse hídrico e metade mantida sob irrigação regular, cuja umidade do solo permaneceu próxima à capacidade de campo, estimada a partir da curva de retenção de água no solo (FIGURA 1). A suspensão da irrigação do solo foi imposta até que a taxa fotossintética líquida (*A*) em T1 (tratamento controle para valores de *A*) atingisse valores próximos à zero (GOMES *et al.*, 2008). Logo após, as plantas submetidas ao estresse hídrico

foram reidratadas e a recuperação acompanhada até que *A* atingisse valores superiores a 80% em relação às plantas controle de cada tratamento de radiação luminosa.

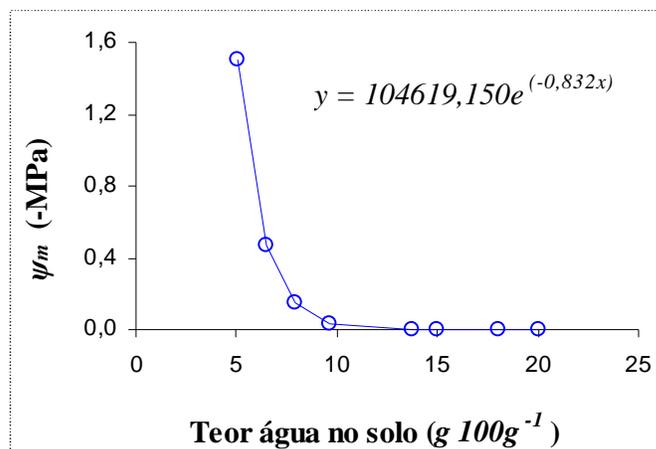


FIGURA 1. Curva de retenção de água do solo utilizado no experimento

2.2 DETERMINAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS

A determinação das características fotossintéticas foi realizada semanalmente em folíolos da parte mediana de folhas totalmente expandidas e completamente maduras, emitidas após as plantas serem submetidas aos tratamentos de sombreamento, com um sistema portátil de medição de fotossíntese (IRGA *Infrared Gas Analyzer*), modelo Li-6400 (Li-Cor, Biosciences Inc., Nebraska, EUA), durante todo o tratamento de estresse hídrico em quatro ou cinco plantas de cada tratamento. As medições pontuais foram realizadas entre 8 e 12 h. A RFA, o CO₂ atmosférico no interior da câmara foliar e a temperatura do bloco da câmara foram mantidos constantes durante as medições com valores de 1000 μmol fótons m⁻² s⁻¹, 380 a 400 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ e 26 a 27 °C, respectivamente. O ar de referência foi coletado a aproximadamente 2 m de altura do solo e homogeneizado em um galão de 5 L antes de alcançar a câmara foliar.

A taxa fotossintética líquida por unidade de área foliar (*A*, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), a condutância estomática ao vapor d'água (*g_s*, mol H₂O m⁻² s⁻¹), a taxa transpiratória (*E*, mmol H₂O m⁻² s⁻¹) e a razão entre as concentrações interna e atmosférica de CO₂ (*C_i/C_a*) foram calculadas usando os valores das variações das concentrações de CO₂ e de vapor de H₂O no interior da câmara, medidos pelo analisador de gases por infra-vermelho do sistema portátil de fotossíntese. Posteriormente, foram estimadas as eficiências intrínseca (*A/g_s*, μmol CO₂ mol

H_2O^{-1}) e instantânea (A/E , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) de uso da água. Simultaneamente, foram registrados os valores do déficit de pressão de vapor entre o ar e a folha (DPV , KPa) e a temperatura foliar.

A limitação estomática relativa (L_s) e a limitação mesofílica relativa (L_m) da fotossíntese foram estimadas utilizando-se o injetor de CO_2 do IRGA, sendo mantida uma taxa constante de CO_2 atmosférico de aproximadamente $800 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Os valores de L_s foram calculados a partir da fórmula $L_s = 100 \times (A_0 - A)/A_0$, onde A e A_0 correspondem a taxa fotossintética líquida em concentração de CO_2 ambiente ($C_a \approx 380 \mu\text{mol mol}^{-1}$) e em concentração de CO_2 saturante ($C_a \approx 800 \mu\text{mol mol}^{-1}$), respectivamente (FARQUHAR e SHARKEY, 1982). Os valores de L_m foram estimados a partir da fórmula $L_m = 100 \times (A_C - A_S)/A_C$, onde A_C e A_S correspondem a taxa fotossintética líquida determinada em concentração de CO_2 saturante ($C_a \approx 800 \mu\text{mol mol}^{-1}$) das plantas controle e estressadas respectivamente (JACOB e LAWLOR, 1991).

2.3 RELAÇÕES HÍDRICAS

2.3.1 Determinação do potencial hídrico foliar (Ψ_w)

Folíolos opostos aos utilizados para as medições de trocas gasosas foram usados para as medições do potencial hídrico foliar (Ψ_w), utilizando uma câmara de pressão modelo 1000 (PMS Instrument Company, EUA), segundo metodologia adaptada para folíolos de palmeiras (MILBURN e ZIMMERMANN, 1977; GOMES, 2006). As mensurações foram realizadas no período de antemãhã (*predawn*) entre 2 e 4 h da manhã durante os dias 0, 128, 176 e 181 AAT. Durante as medições, cada folíolo foi cortado na base do pecíolo, com o auxílio de um bisturi, e imediatamente inserido na câmara de pressão (o tempo decorrido entre o corte do pecíolo e a mensuração foi de aproximadamente um minuto).

Para a determinação da condutância hidráulica (K_L), durante o pico de estresse hídrico (dia 177 AAT), foi medido simultaneamente as trocas gasosas foliares pontuais e o Ψ_w entre 8 e 12 h, utilizando os mesmos folíolos usados anteriormente para as mensurações das trocas gasosas, que foram destacados das folhas com o auxílio de um bisturi, logo após a realização das leituras das trocas gasosas. Os valores de K_L foram estimados a partir da fórmula $K_L = g_s \times DPV / (\Psi_{w(\text{predawn})} - \Psi_{w(\text{meio dia})})$, onde g_s é a condutância estomática ao vapor de água e DPV

é o déficit de pressão de vapor entre o ar e a folha, ambos medidos ao meio dia, segundo a metodologia descrita por HUBBARD *et al.*, 2001.

2.3.2 Curvas Pressão Volume

A elasticidade das paredes celulares foi estimada a partir das curvas pressão-volume (P-V), utilizando-se a câmara de pressão, segundo metodologia descrita por Tyree e Hammel (1982). Os folíolos utilizados foram coletados durante o pico do estresse (dia 177 AAT), e após recuperação total do estresse hídrico (dia 184 e 185 AAT) nos tratamentos T1 e T75.

Para a obtenção das curvas P-V, determinou-se o teor relativo de água (TRA) e o potencial hídrico do folíolo em vários intervalos de tempo. Inicialmente, os folíolos foram retirados das folhas, com o auxílio de um bisturi, e, imediatamente após, submersos em água, procedendo um novo corte, dois centímetros acima da incisão inicial, no momento da sua imersão. Os pecíolos permaneceram submersos em ambiente escuro para atingir a saturação máxima foliar *overnight*. Após o período de hidratação, cada folíolo foi retirado da água, seu pecíolo seco em papel toalha, e pesado em balança analítica para obtenção do peso túrgido (PMT). Em seguida, fez-se a medição do potencial hídrico foliar, de acordo com Scholander *et al.* (1965). Posteriormente, os folíolos foram expostos ao ar, em intervalos de tempo gradativamente maiores, para permitir a perda de água natural dos tecidos. O mesmo procedimento foi aplicado novamente aos folíolos de todos os tratamentos e toda a sequência foi repetida por mais de uma vez. Excetuando-se a primeira pesagem de cada folha, as demais foram consideradas como peso da matéria fresca (PMF). No final, após as medições de potencial hídrico foliar, os folíolos foram secos em estufa de ventilação forçada de ar a 70 °C até peso constante, registrando-se os respectivos pesos de biomassa seca (PMS). Logo após, estimou-se o TRA para os diversos tratamentos a partir da fórmula $TRA = (PMF - PMS) / (PMT - PMS) \times 100$. As Curvas P-V foram obtidas relacionando-se o inverso do potencial hídrico do folíolo em função do TRA.

2.3.3 Determinação do teor de umidade no solo

O teor de umidade no solo foi determinado por meio do método gravimétrico, utilizando-se uma balança semi-analítica. Para tal, a disponibilidade de água no solo, em cada nível de sombreamento, foi medida semanalmente após início do tratamento de seca, por meio da coleta de amostras casualizadas de solo, num total de quatro por subparcela. O solo foi

retirado, com auxílio de trado de volume conhecido, na camada de 10 a 20 cm de profundidade. Para a obtenção da percentagem de água no solo, procedeu-se a sua pesagem após permanência por um período de 72 h em estufa de circulação forçada de ar a 105° C.

A partir da curva de retenção de água no solo (FIGURA 1), pode-se estimar o potencial mátrico do solo (Ψ_m).

2.3 DETERMINAÇÃO DO TEOR DE CLOROFILA

O teor de clorofila foi determinado por meio do índice SPAD, nos mesmos folíolos utilizados para medições de trocas gasosas foliares, nos dias 80 e 184 AAT, utilizando o medidor portátil de clorofila SPAD-502 (Minolta, Japão).

2.4 DETERMINAÇÃO DA BIOMASSA SECA

No final do período experimental, as plantas de todos os tratamentos de radiação luminosa e *status* hídrico do solo foram coletadas e divididas em partes (raiz e parte aérea), acondicionadas em sacos de papel e secas em estufa de ventilação forçada de ar a 75 °C até biomassa constante. Em seguida, foram pesadas em balança analítica para obtenção da biomassa seca das diferentes partes.

2.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Foi utilizado o delineamento experimental inteiramente ao acaso em esquema fatorial (4 x 2), parcelas subdivididas e com seis repetições. As parcelas foram compostas de quatro níveis de radiação luminosa (T1, T25, T50 e T75), e as subparcelas de dois *status* hídricos (seca e controle) distribuídas ao acaso, totalizando oito tratamentos e 48 plantas. Os dados foram submetidos à análise variância (ANOVA) e a teste de média (Tukey $P < 0,05$).

3 RESULTADOS

A redução do teor de umidade do substrato utilizado no experimento ocorreu de forma lenta e gradual, atingindo valores críticos somente aos 176 dias AAT de seca, (pico do estresse hídrico). Numa profundidade de 10 a 20 cm, a maior redução ocorreu em T1, que ao ser comparado ao tratamento controle, teve uma redução de 75%. O potencial mátrico do solo (Ψ_m), durante o pico do estresse, foi inversamente proporcional à disponibilidade de RFA. Durante este período, os valores médios estimados de Ψ_m foram de -1,49; -1,09; -0,64 e -0,64 MPa para os tratamentos T1, T25, T50 e T75, respectivamente (FIGURA 2). Aos 176 dias AAT, o valor de Ψ_m encontrado no tratamento T1 esteve equivalente ao teor de umidade de água no solo, considerado como ponto de murcha permanente para a maioria das espécies mesófitas.

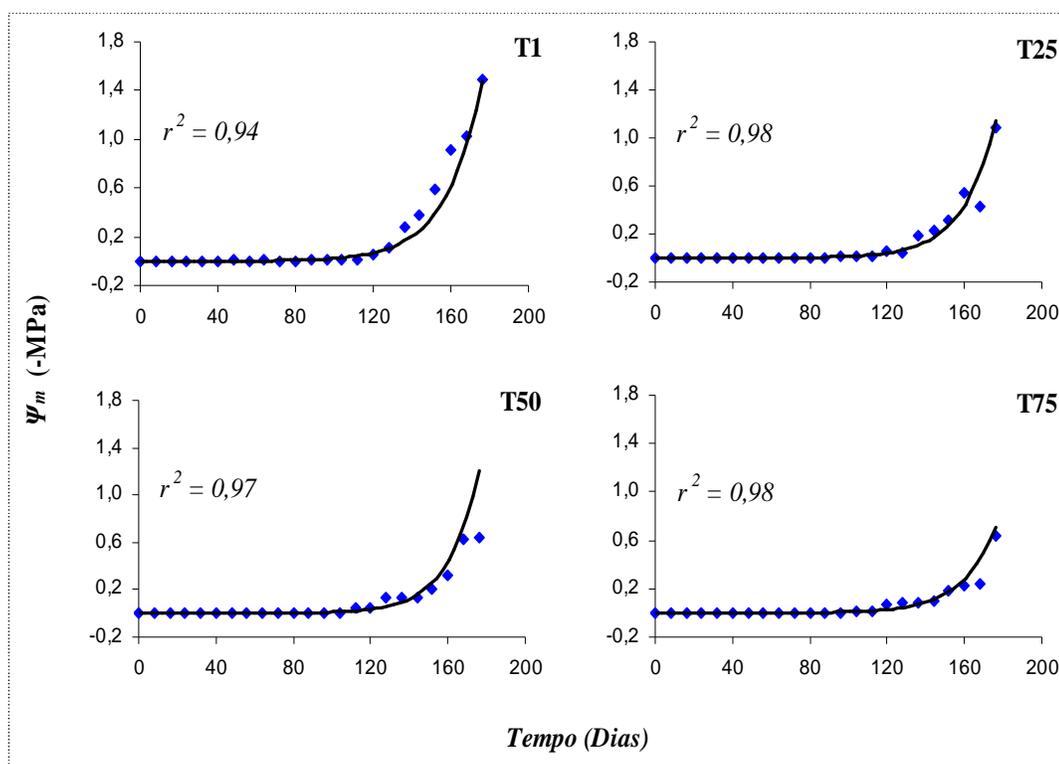


FIGURA 2. Potencial mátrico do solo (Ψ_m), durante o período de 176 dias após a aplicação dos tratamentos de estresse hídrico, em plantas de *A. funifera* cultivadas em diferentes ambientes de sombreamento. As curvas foram calculadas pela equação exponencial $\Psi_m = 104619,150 e^{(-0,832x)}$ estimada da curva de retenção de água do solo. Pontos são médias de 3 a 4 repetições.

A determinação de Ψ_w foi realizada aos dias 0, 128, 176 AAT, caracterizando as medições de efeito do estresse por seca sobre as relações hídricas de *A. funifera*, e aos 181 dias AAT, 24 h após a reidratação do solo (pós-efeito). A irrigação das plantas do tratamento controle foi suficiente para manter a boa hidratação foliar, pois os valores do Ψ_w mantiveram-se entre -0,3 e -0,4 MPa, em todos os níveis de sombreamento (FIGURA 3). A suspensão da irrigação causou uma redução gradual dos valores do Ψ_w e, aos 128 dias AAT de seca, o Ψ_w medido foi significativamente menor ($P < 0,05$) do que nas plantas controle em todos os níveis de sombreamento.

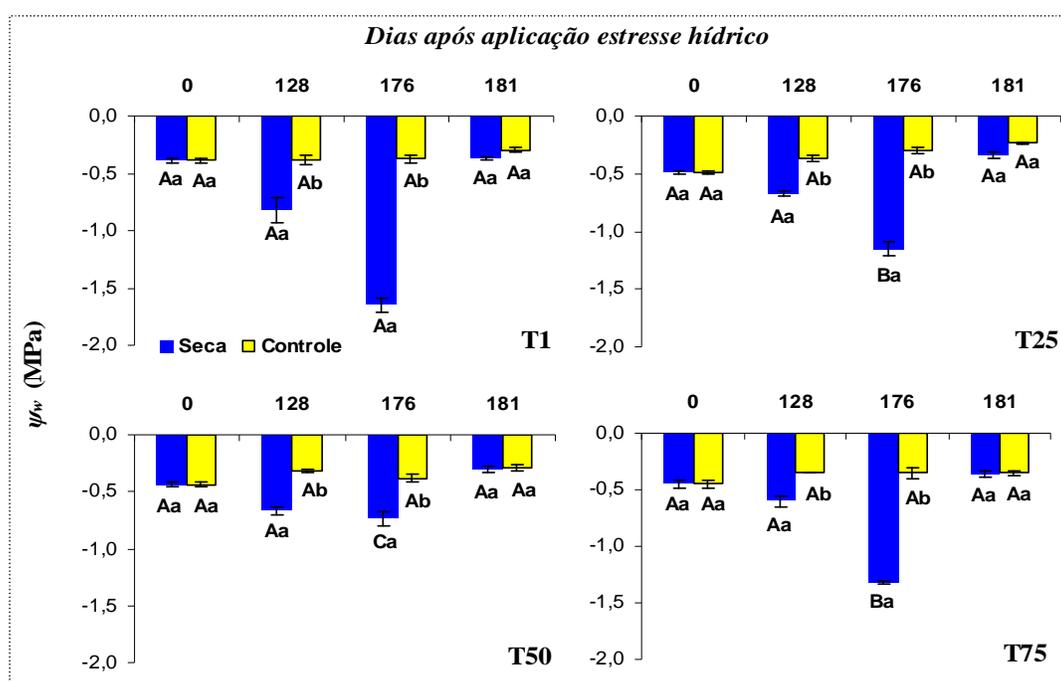


FIGURA 3. Potencial hídrico de antemanhã (Ψ_w) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de sombreamento e regimes hídricos em condições de casa de vegetação, após 176 dias de deficiência hídrica e 24 h após a reidratação. Cada barra representa os valores médios de 3 a 4 repetições (\pm EP). Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na barra não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento (T1, T25, T50 e T75) e as minúsculas nos tratamentos de seca, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

Aos 176 dias AAT (pico do estresse), os valores de Ψ_w das plantas estressadas reduziram 77; 74; 48; e 73%, quando comparadas ao controle, alcançando valores de -1,65, -1,15, -0,73 e -1,32 MPa, para os tratamentos T1, T25, T50 e T75, respectivamente (FIGURA 3). Durante este período, puderam-se observar diferenças significativas ($P < 0,05$) entre tratamentos de radiação luminosa e de status hídrico do solo. A recuperação de Ψ_w se deu 24 h após a primeira reidratação do solo.

Quanto aos parâmetros obtidos das curvas pressão volume (P-V), o potencial osmótico no ponto de turgescência nula (Ψ_s^0) seguiu a mesma tendência apresentada pelo potencial osmótico em turgescência plena (Ψ_s^{100}), tendendo a apresentar menores valores no tratamento controle em T1 e T75, quando comparados ao tratamento de seca, sem haver interação significativa entre si (FIGURA 4 e 5).

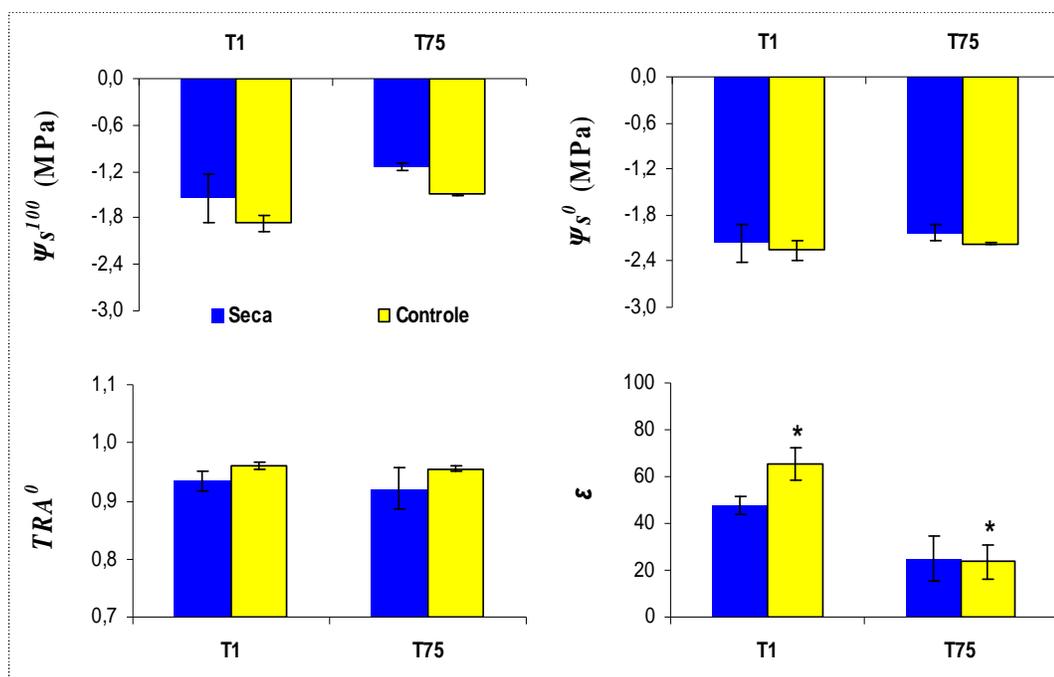


FIGURA 4. Parâmetros derivadas das curvas pressão volume. Potencial osmótico em turgescência plena (Ψ_s^{100}), potencial osmótico em turgescência nula (Ψ_s^0), teor relativo de água no ponto de turgescência zero (TRA^0) e módulo de elasticidade (ϵ), em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. Cada barra representa os valores médios 3 repetições (\pm EP). Médias seguidas por * nas barras diferem significativamente entre si, pelo teste F ($P < 0,05$).

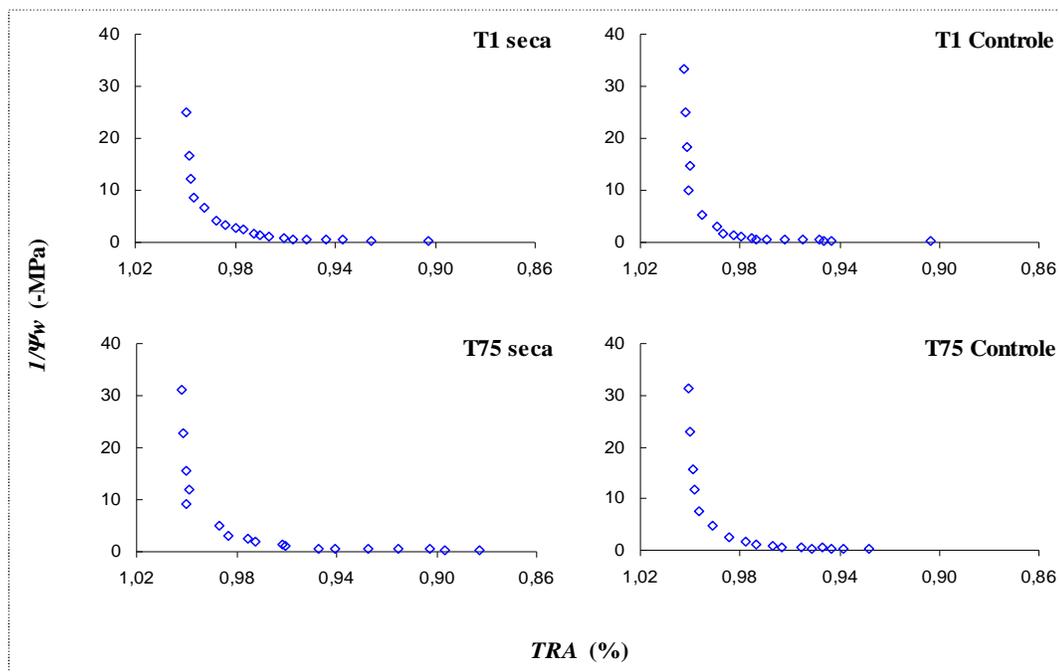


FIGURA 5. Curvas pressão volume, em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. Cada ponto representa os valores médios de 3 repetições.

O teor relativo de água no ponto de turgescência zero (TRA^0), também variou entre os tratamentos de seca e controle e, embora não tenham sido encontradas diferenças significativas, os tecidos foliares de *A. funifera* suportaram reduções de TRA^0 em valores de 93 e 92% em T1 e T75, para que a turgescência das células fosse anulada, nos tratamentos de seca, e valores de 96% em T1 e T75 para os tratamentos controle. Os valores do módulo de elasticidade (ϵ) aumentaram proporcionalmente ao aumento da RFA de T75 para T1, sendo que as células dos tecidos das folhas das plantas cultivadas sob o tratamento T1 parecem apresentar paredes com maior elasticidade. Em T1, o módulo elástico foi maior que em T75, embora diferenças significativas ($P < 0,05$) tenham sido observadas apenas para as plantas irrigadas (FIGURA 4 e 5). A fração de água simplástica em turgescência nula (Rs^0), plena (Rs^{100}) e a fração de água apoplástica (Ra^{100}) não variaram de forma significativa por efeito da aplicação do ciclo de estresse em T1 e T75. Não foi observada a ocorrência de ajustamento osmótico em nenhum dos tratamentos de sombra.

Em todos os níveis de sombreamento as plantas controle apresentaram valores médios de A de $4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. As oscilações observadas nas medições de A , g_s e E , acompanharam as variações da RFA e DPV durante o período experimental. Pequenas reduções de A , g_s e E foram observadas a partir de 64 dias AAT e se acentuaram com o tempo, sobretudo em T1 (FIGURAS 6, 7 e 8).

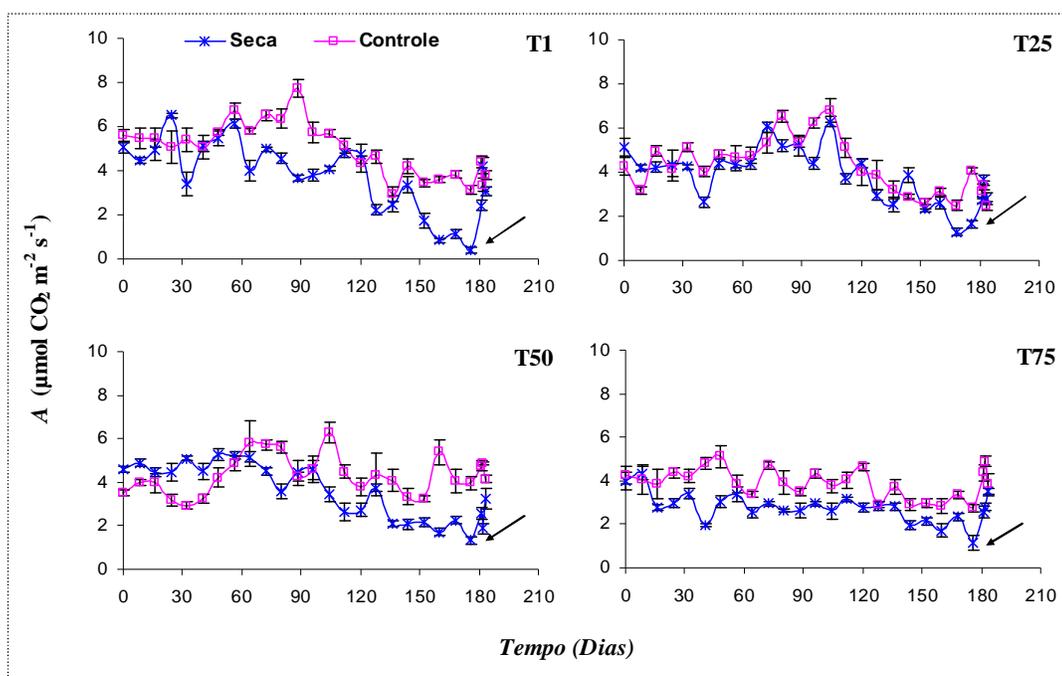


FIGURA 6. Fotossíntese líquida (A) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. A seta indica o momento da reidratação do solo (pós-efeito). Cada ponto representa os valores médios de 5 a 13 repetições (\pm EP).

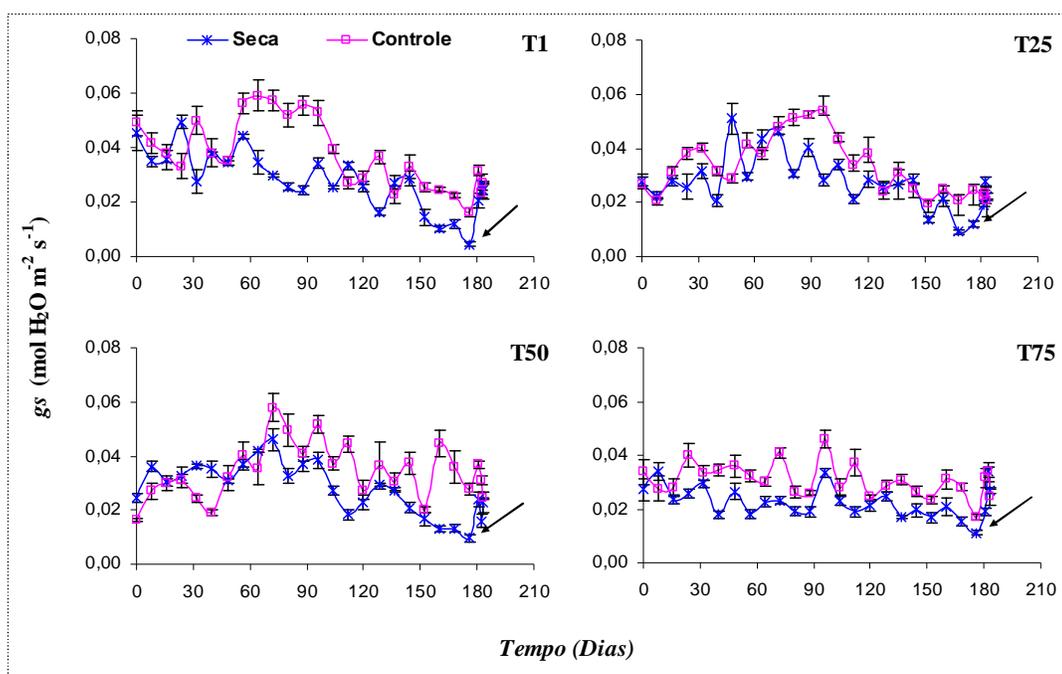


FIGURA 7. Condutância estomática ao vapor de água (g_s) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. A seta indica o momento da reidratação do solo. Cada ponto representa os valores médios de 5 a 13 repetições (\pm EP).

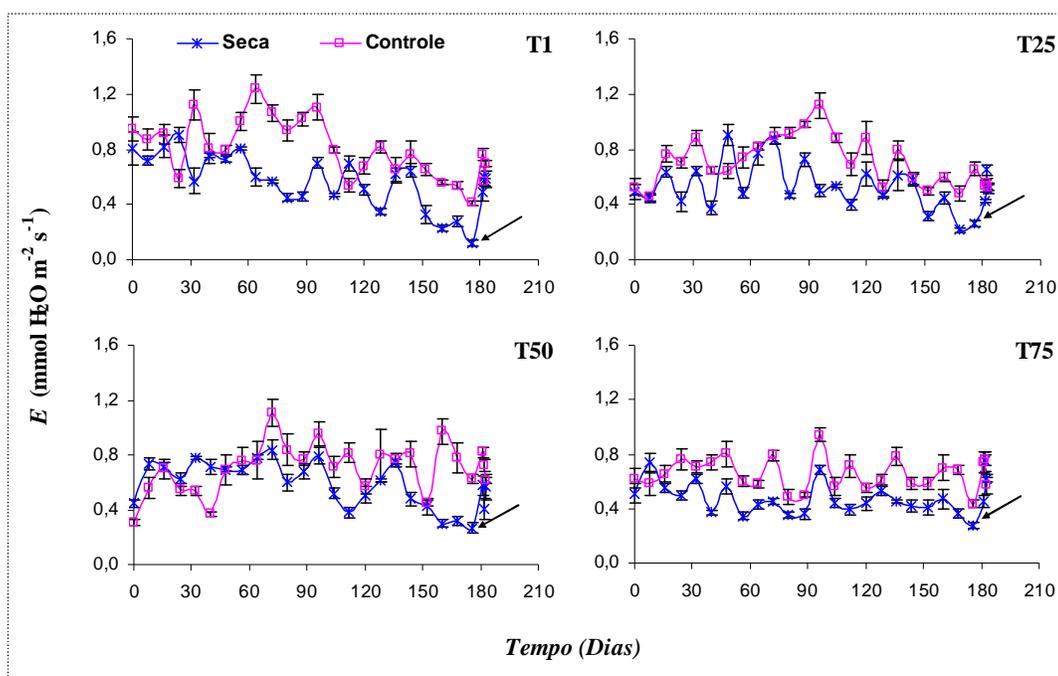


FIGURA 8. Transpiração foliar (E) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. A seta indica o momento da reidratação do solo (pós-efeito). Cada ponto representa os valores médios de 5 a 13 repetições (\pm EP).

A partir dos 128 dias AAT, os valores de A , nas plantas submetidas à seca, reduziram-se a 36, 5, 34 e 23 % em relação às plantas controle, quando o Ψ_w atingiu valores de -0,82; -0,68; -0,67 e -0,6 MPa para os tratamentos T1, T25, T50 e T75, respectivamente. Neste mesmo período, houve redução nos valores de g_s na ordem de 26, 7, 25 e 30 %; e de E na ordem de 32, 19, 19 e 30 % para T1, T25, T50 e T75, respectivamente (FIGURAS 6, 7 e 8; TABELA 1). Estes valores permaneceram estáveis até aproximadamente 152 dias AAT.

Aos 160 dias AAT houve uma queda acentuada da A , principalmente para T1, com um decréscimo de 74 % em relação às plantas controle. Os valores de g_s e E não acompanharam a tendência de diminuição acentuada de A , cujas reduções foram em média de 54 e 55 %, respectivamente (FIGURAS 6, 7 e 8; TABELA 1). Nos demais ambientes de sombreamento, houve redução de A na ordem de 30, 60 e 36 %, de g_s na ordem 34, 68 e 38 % e de E na ordem de 38, 65 e 39 % para T25, T50 e T75, respectivamente, em relação ao controle. A partir de 160 dias AAT ocorreu um decréscimo gradativo de A para o tratamento T1, atingindo uma redução, em relação ao controle, de 87% aos 176 dias AAT. Este dia foi caracterizado como o pico de estresse, e o tratamento T1 teve como valor médio de A de $0,41 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, de Ψ_w em torno de -1,65 MPa e de potencial mátrico do solo de -1,49 MPa,

indicando que tanto as reduções da fotossíntese como as de Ψ_w estavam relacionadas à desidratação do solo.

No pico de estresse hídrico, houve diminuições similares e significativas de g_s (72 %) e E (71 %) (FIGURAS 6, 7 e 8; TABELA 1), quando comparadas às plantas controle. O decréscimo de g_s e E no tratamento T1 foi acompanhado pela queda de Ψ_w , sendo que a maior diminuição ocorreu nos valores de A . Nos demais tratamentos de sombreamento, T25, T50 e T75, aos 176 dias AAT, a diminuição de A atingiu valores de 1,64; 1,33 e 1,13 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, com Ψ_w de -1,15; -0,73 e -1,32 MPa e potencial mátrico do solo de -1,09; -0,64 e -0,64 MPa, respectivamente. A mesma resposta foi observada em relação a g_s e E que decresceram paralelamente com os valores de A durante o estresse, ao passo que os valores de T25 e T50 apresentaram respostas semelhantes, com diminuições de 60 e 66 % em A , 51 e 65 % em g_s e 60 e 58 % em E respectivamente, quando comparadas ao controle. No T75, somente a diminuição de A foi um pouco mais pronunciada, assumindo um valor de 59 %, enquanto as reduções de g_s e E foram de 35 % cada (FIGURAS 6, 7 e 8; TABELA 1).

TABELA 1. Fotossíntese líquida (A), condutância estomática ao vapor d'água (gs) e transpiração (E) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação, durante a imposição do tratamento de seca e após a reidratação do solo. Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento (T1, T25, T50 e T75) e as minúsculas, nas linhas, nos tratamentos de seca, pelo teste Tukey (P < 0,05).

Dias	T	A				gs				E					
		n	Seca	A	n	Controle	Seca	Controle	Seca	Controle	Seca	Controle			
0-56	T1	73	5,14±0,16	Aa	80	5,54±0,17	Aa	0,038±0,001	Aa	0,043±0,002	Aa	0,76±0,02	Ab	0,90±0,03	Aa
	T25	65	4,19±0,14	Ba	74	4,36±0,12	Ba	0,029±0,001	BCa	0,032±0,001	BCa	0,55±0,03	Bb	0,66±0,02	BCa
	T50	62	4,79±0,09	ABa	74	3,74±0,12	Cb	0,033±0,001	ABa	0,028±0,001	Ca	0,67±0,02	Aa	0,56±0,03	Ca
	T75	71	3,27±0,12	Cb	76	4,31±0,16	BCa	0,025±0,001	Cb	0,033±0,001	Ba	0,52±0,02	Bb	0,68±0,02	Ba
64-120	T1	62	4,32±0,10	Bb	68	5,97±0,16	Aa	0,029±0,001	ABb	0,047±0,002	Aa	0,56±0,02	ABb	0,94±0,04	Aa
	T25	78	4,98±0,14	Aa	71	5,50±0,18	ABa	0,035±0,001	Ab	0,045±0,001	Aa	0,62±0,02	Ab	0,90±0,03	Aa
	T50	66	3,94±0,17	Bb	68	5,13±0,19	Ba	0,033±0,001	Ab	0,044±0,002	Aa	0,65±0,03	Ab	0,83±0,04	Aa
	T75	68	2,79±0,07	Cb	68	4,02±0,11	Ca	0,023±0,001	Bb	0,032±0,001	Ba	0,45±0,02	Bb	0,64±0,03	Ba
128-152	T1	34	2,45±0,19	Ab	37	3,83±0,18	Aa	0,022±0,002	Ab	0,030±0,002	Aa	0,49±0,04	Ab	0,73±0,04	Aa
	T25	35	3,02±0,17	Aa	37	3,19±0,23	Aa	0,024±0,002	Aa	0,026±0,002	Aa	0,50±0,03	Aa	0,62±0,04	Aa
	T50	33	2,44±0,15	Ab	29	3,71±0,27	Aa	0,023±0,001	Ab	0,031±0,003	Aa	0,57±0,03	Aa	0,70±0,06	Aa
	T75	35	2,42±0,11	Aa	43	3,15±0,14	Aa	0,019±0,001	Ab	0,027±0,001	Aa	0,45±0,02	Ab	0,64±0,03	Aa
160-168	T1	21	0,96±0,10	Bb	20	3,73±0,11	Ba	0,011±0,001	Ab	0,023±0,001	Ba	0,25±0,02	Ab	0,55±0,02	Ba
	T25	16	1,95±0,23	Aa	18	2,79±0,16	Ca	0,015±0,002	Aa	0,023±0,001	Ba	0,33±0,04	Ab	0,54±0,03	Ba
	T50	17	1,94±0,13	Ab	20	4,79±0,42	Aa	0,013±0,001	Ab	0,041±0,004	Aa	0,31±0,02	Ab	0,89±0,07	Aa
	T75	14	2,03±0,18	Ab	17	3,17±0,16	BCa	0,018±0,002	Ab	0,029±0,001	Ba	0,42±0,04	Ab	0,69±0,04	Ba
176	T1	6	0,41±0,15	Bb	5	3,14±0,23	ABa	0,005±0,001	Bb	0,016±0,001	Ba	0,12±0,02	Bb	0,41±0,02	Ba
	T25	10	1,64±0,18	Ab	6	4,07±0,15	Aa	0,012±0,001	Ab	0,025±0,002	Aa	0,26±0,02	Ab	0,65±0,05	Aa
	T50	7	1,33±0,19	ABb	6	3,96±0,28	Aa	0,010±0,001	Ab	0,028±0,002	Aa	0,26±0,04	Ab	0,63±0,03	Aa
	T75	6	1,13±0,33	ABb	5	2,74±0,20	Ba	0,011±0,001	ABb	0,017±0,001	Ba	0,28±0,02	Ab	0,43±0,03	Ba
181	T1	6	2,66±0,25	Ab	7	4,40±0,24	Aa	0,023±0,002	ABb	0,032±0,002	Aa	0,56±0,05	ABb	0,76±0,04	Aa
	T25	9	2,66±0,14	Aa	6	2,64±0,06	Ba	0,019±0,001	Ba	0,019±0,000	Ba	0,42±0,02	Ba	0,44±0,01	Ba
	T50	6	2,90±0,24	Ab	6	4,65±0,26	Aa	0,028±0,001	Ab	0,038±0,001	Aa	0,68±0,02	Aa	0,84±0,04	Aa
	T75	6	2,96±0,37	Ab	6	4,98±0,32	Aa	0,020±0,002	Bb	0,033±0,003	Aa	0,47±0,05	Bb	0,78±0,07	Aa
182	T1	6	4,47±0,49	ABa	6	3,88±0,18	Aa	0,030±0,004	Aa	0,024±0,002	Aa	0,66±0,08	Aa	0,59±0,03	Aa
	T25	10	3,92±0,15	ABa	8	3,38±0,19	Aa	0,029±0,001	Aa	0,024±0,002	Aa	0,69±0,03	Aa	0,55±0,04	Aa
	T50	5	5,30±1,12	Aa	7	4,71±0,17	Aa	0,038±0,006	Aa	0,031±0,001	Aa	0,96±0,13	Aa	0,73±0,04	Aa
	T75	6	2,80±0,15	Ba	6	3,88±0,35	Aa	0,034±0,004	Aa	0,023±0,003	Aa	0,75±0,07	Aa	0,54±0,07	Aa
183	T1	8	3,21±0,17	Aa	7	3,75±0,22	Aa	0,025±0,003	Aa	0,028±0,001	Aa	0,61±0,06	Aa	0,71±0,01	Aa
	T25	6	3,33±0,35	Aa	9	2,75±0,24	Aa	0,024±0,002	Aa	0,021±0,001	Aa	0,58±0,04	Aa	0,55±0,02	Aa
	T50	8	4,21±0,55	Aa	6	3,78±0,05	Aa	0,029±0,004	Aa	0,024±0,000	Aa	0,72±0,10	Aa	0,59±0,02	Aa
	T75	8	3,53±0,14	Aa	5	4,19±0,44	Aa	0,027±0,001	Aa	0,027±0,003	Aa	0,61±0,02	Aa	0,63±0,06	Aa

As limitações mesofílicas (L_m) e estomáticas (L_s) de A , calculadas a partir da injeção de CO_2 durante as medições das trocas gasosas, mostraram que os fatores estomáticos foram mais importantes do que os fatores não estomáticos nas plantas sob deficiência hídrica, durante o pico de estresse (FIGURA 9). Plantas submetidas à seca tiveram um incremento de L_s na ordem de 34, 24, 56 e 12 %, quando comparadas às plantas controle, sendo significativamente ($P < 0,05$) maior para T1, T25 e T50. Entre os tratamentos de sombra, os maiores valores de L_s e L_m foram observados nas plantas dos ambientes menos sombreados, ou seja, as que sofreram maior deficiência hídrica.

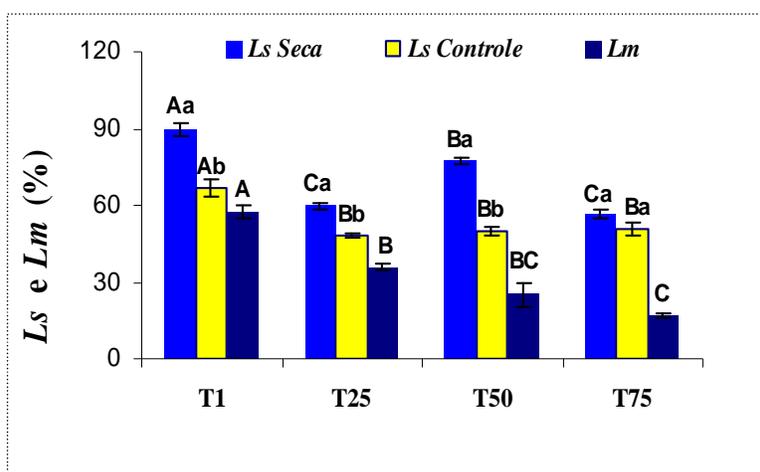


FIGURA 9. Limitações estomáticas sob deficiência hídrica (L_s seca) e controle (L_s controle) e limitação mesofílica (L_m) da atividade fotossintética em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de sombreamento e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. As barras representam valores médios de três repetições (\pm EP). Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas barras não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento (T1, T25, T50 e T75) e as minúsculas nos tratamentos de seca, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

De um modo geral, as eficiências instantâneas (A/E) e intrínsecas (A/g_s) de uso da água acompanharam a diminuição gradativa de g_s e tiveram seus valores reduzidos sob deficiência hídrica no solo (FIGURA 10; TABELA 2). No tratamento T1, aos 176 AAT, os valores de A/E e de A/g_s sofreram uma redução na ordem de 60 % cada, em relação ao controle. Nos tratamentos T25, T50 e T75 esse declínio ocorreu de forma menos acentuada, com reduções de 18, 4 e 39% para A/g_s e na ordem de 1, 20 e 39 % para A/E . Nas plantas do tratamento controle, os valores de A/E variaram de 4,8 a 7,6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ e os valores de A/g_s variaram na ordem de 113 a 194 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ em todos os

tratamentos de sombra, apesar de que estas relações não foram constantes durante o experimento, ou seja, as diferenças entre os tratamentos não foram mantidas com o decorrer dos dias (FIGURA 10; TABELA 2).

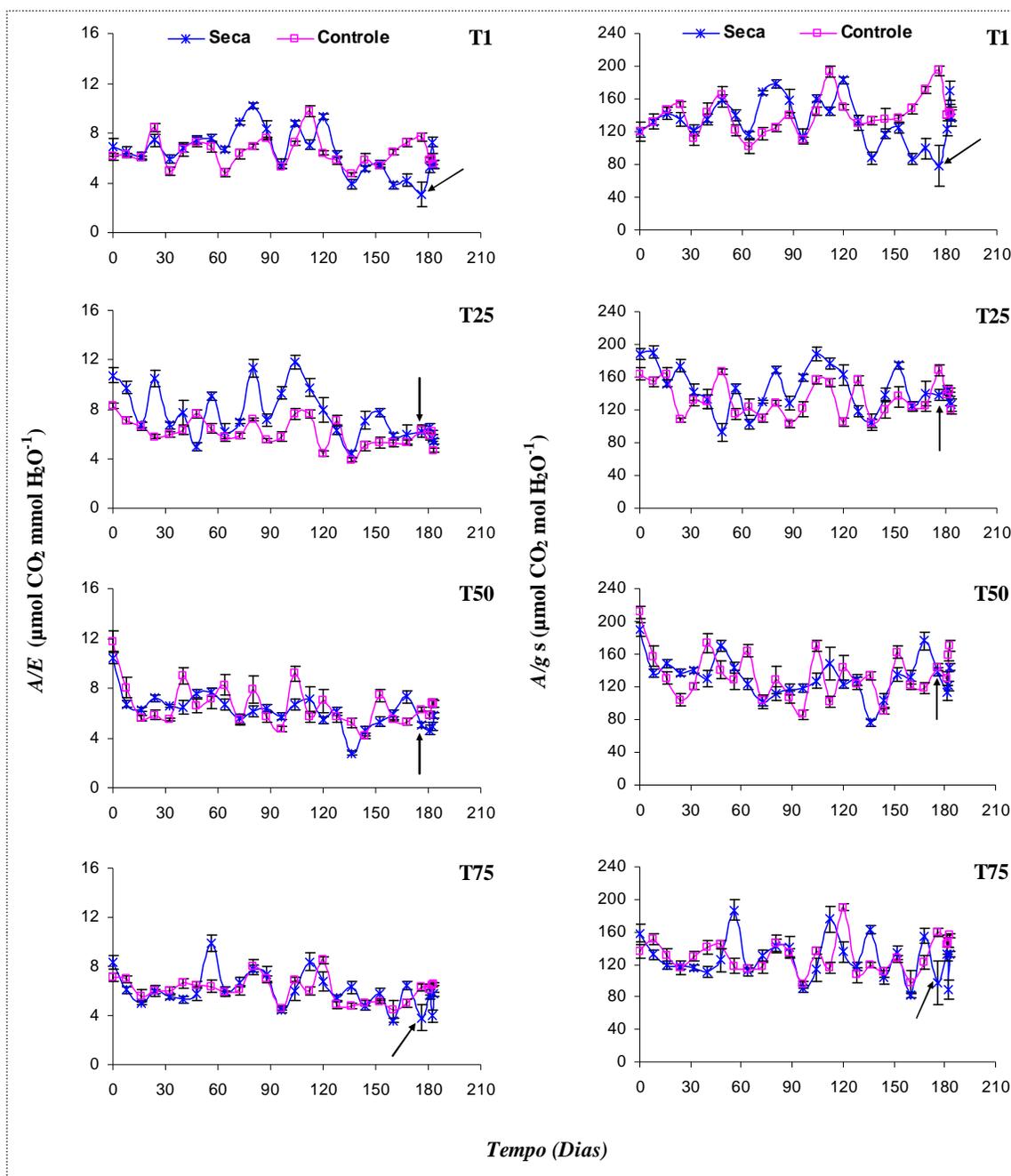


FIGURA 10. Eficiências intrínsecas (A/E) e instantâneas (A/g s) de uso da água em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. A seta indica o momento da reidratação do solo (pós-efeito). Cada ponto representa os valores médios de cinco a treze repetições (\pm EP).

TABELA 2. Concentração interna de CO₂ (Ci) no mesofilo foliar, eficiências intrínseca (A/E) e instantânea (A/g_s) de uso da água em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação, durante a imposição do tratamento de seca e após a reidratação do solo. Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento (T1, T25, T50 e T75) e as minúsculas, nas linhas, nos tratamentos de seca, pelo teste Tukey (P < 0,05).

Dias	T	Ci				A/g _s				A/E					
		n	Seca		n	Controle		Seca	Controle		Seca	Controle			
0-56	T1	73	177,99±5,45	Aa	80	168,74±4,94	Aa	137,42±3,07	Ba	134,30±3,06	Aa	6,82±0,15	Ba	6,43±0,15	Ba
	T25	65	158,82±7,95	ABa	74	162,22±5,32	Aa	153,82±4,56	Aa	140,92±3,30	Aa	8,31±0,30	Aa	6,76±0,13	ABb
	T50	62	150,15±4,75	Ba	74	172,00±6,26	Aa	149,28±3,17	ABa	146,32±4,91	Aa	7,38±0,20	ABa	7,44±0,31	Aa
	T75	71	172,07±6,87	ABa	76	175,58±5,36	Aa	135,45±4,27	Ba	133,90±2,99	Aa	6,62±0,24	Ba	6,45±0,14	Ba
64-120	T1	62	169,99±6,41	Ba	68	172,42±5,76	Ba	151,86±3,85	Aa	133,57±3,75	Ab	8,05±0,22	Aa	6,71±0,19	Ab
	T25	78	174,27±5,73	Ba	71	189,72±4,96	ABa	150,91±3,81	Aa	124,68±3,03	Ab	8,72±0,29	Aa	6,20±0,16	Ab
	T50	66	205,32±5,30	Aa	68	208,57±7,22	Aa	121,06±3,24	Ba	124,34±4,76	Aa	6,18±0,16	Ba	6,68±0,29	Aa
	T75	68	195,29±7,27	ABa	68	186,98±6,14	ABa	127,48±4,48	Ba	131,41±3,86	Aa	6,53±0,23	Ba	6,62±0,18	Aa
128-152	T1	34	214,41±6,26	Aa	37	167,37±6,37	Bb	113,73±4,25	ABa	133,61±3,95	Aa	5,10±0,21	Ba	5,40±0,18	Aa
	T25	35	187,73±9,78	ABa	37	177,25±7,98	ABa	134,01±5,74	Aa	127,47±5,16	Aa	6,43±0,32	Aa	5,28±0,26	Ab
	T50	33	210,18±8,28	ABa	29	189,34±10,51	ABa	108,71±5,42	Ba	127,12±5,87	Aa	4,59±0,26	Ba	5,65±0,30	Aa
	T75	35	179,43±8,80	Ba	43	203,79±5,80	Aa	130,32±5,06	Aa	115,80±2,88	Aa	5,59±0,22	ABa	4,94±0,11	Aa
160-168	T1	21	233,43±9,73	Aa	20	123,77±6,70	Bb	91,36±6,21	Cb	160,73±4,39	Aa	3,95±0,26	Cb	6,89±0,20	Aa
	T25	16	170,85±12,00	BCa	18	180,06±6,47	Aa	132,80±7,63	ABa	124,30±4,14	Ba	5,92±0,38	ABa	5,28±0,18	Ba
	T50	17	141,78±12,62	Cb	20	189,65±6,15	Aa	150,17±8,25	Aa	120,14±3,77	Bb	6,45±0,34	Aa	5,41±0,14	Ba
	T75	14	193,10±17,15	ABa	17	198,82±12,63	Aa	118,37±11,11	BCa	113,64±7,92	Ba	5,03±0,44	BCb	4,81±0,33	Ba
176	T1	6	260,67±38,04	Aa	5	76,92±9,79	Ab	78,36±24,35	Bb	194,42±6,21	Aa	3,04±0,98	Bb	7,64±0,34	Aa
	T25	10	166,70±11,23	Ba	6	117,75±10,75	Aa	138,12±7,25	Aa	167,98±6,97	Aa	6,23±0,50	Aa	6,32±0,26	Aa
	T50	7	164,71±9,16	Ba	6	156,67±6,35	Aa	138,39±5,71	Aa	144,10±3,90	Aa	5,01±0,20	ABa	6,30±0,18	Aa
	T75	6	231,17±41,59	ABa	5	132,40±8,48	Aa	97,34±26,52	ABa	159,41±5,54	Aa	3,83±1,02	Ba	6,32±0,27	Aa
181	T1	6	198,00±17,85	ABa	7	157,29±6,49	Aa	117,27±11,18	ABa	140,20±4,13	Aa	4,86±0,41	BCa	5,82±0,16	Aa
	T25	9	159,00±8,83	Ba	6	155,83±6,78	Aa	141,62±5,56	Aa	142,16±4,37	Aa	6,43±0,30	Aa	5,98±0,18	Aa
	T50	6	218,67±16,70	Aa	6	185,17±6,36	Aa	104,22±10,50	Ba	122,28±4,01	Aa	4,33±0,46	Ca	5,56±0,08	Aa
	T75	6	154,67±10,93	Ba	6	140,42±15,02	Aa	144,98±7,34	Aa	152,61±9,15	Aa	6,29±0,35	ABa	6,51±0,35	Aa
182	T1	6	135,82±18,69	Ba	6	123,82±11,00	Aa	157,35±11,64	Aa	160,38±6,78	Aa	6,88±0,44	Aa	6,64±0,21	Aa
	T25	10	167,10±8,63	Ba	8	151,13±4,37	Aa	134,88±5,50	Aa	144,04±2,95	Aa	5,78±0,30	Aa	6,15±0,13	Aa
	T50	5	166,60±17,65	Ba	7	137,17±10,20	Aa	133,24±10,71	Aa	153,10±6,97	Aa	5,26±0,53	ABa	6,55±0,38	Aa
	T75	6	241,50±18,32	Aa	6	112,77±19,20	Ab	88,72±11,79	Bb	170,23±12,03	Aa	3,96±0,48	Bb	7,38±0,49	Aa
183	T1	8	166,78±18,40	Aa	7	162,29±11,22	Aa	136,43±11,48	Aa	135,56±6,98	ABa	5,53±0,38	Aa	5,25±0,29	Ba
	T25	6	162,33±11,15	Aa	9	173,89±10,44	Aa	136,21±6,59	Aa	127,69±6,45	Ba	5,62±0,21	Aa	4,95±0,24	Ba
	T50	8	148,63±5,43	Aa	6	128,33±5,98	Aa	144,83±3,42	Aa	158,32±3,90	Aa	5,85±0,15	Aa	6,50±0,30	Aa
	T75	8	168,75±5,68	Aa	5	133,40±6,17	Aa	133,05±3,59	Aa	157,19±2,62	ABa	5,76±0,15	Aa	6,65±0,06	Aa

O valor de Ψ_w antemanhã recuperou totalmente em 24 h, após a primeira reidratação do solo (FIGURA 3), quando as plantas submetidas ao tratamento de seca apresentaram valores semelhantes ao controle, com aumentos médios de -1,65; -1,15; -0,73 e -1,32 MPa para -0,38; -0,34; -0,30 e -0,36 MPa, nos tratamentos T1, T25, T50 e T75, respectivamente.

A recuperação de A iniciou-se 24 h após a primeira reidratação do solo, atingindo 60, 100, 62 e 59 %, sendo significativamente menores ($P < 0,05$) em relação ao tratamento controle, para T1, T25, T50 e T75 respectivamente, exceto em T25 onde a recuperação foi completa (FIGURA 11; TABELA 1). Após 48 h da reidratação do solo, os valores de A das plantas do tratamento de seca já estavam completamente recuperadas em T1 e T50 ($\geq 100\%$). Para as plantas de T75 a recuperação de A foi parcial no segundo dia (72%), atingindo no terceiro dia 84% de da A das plantas controle, sem diferenças significativas.

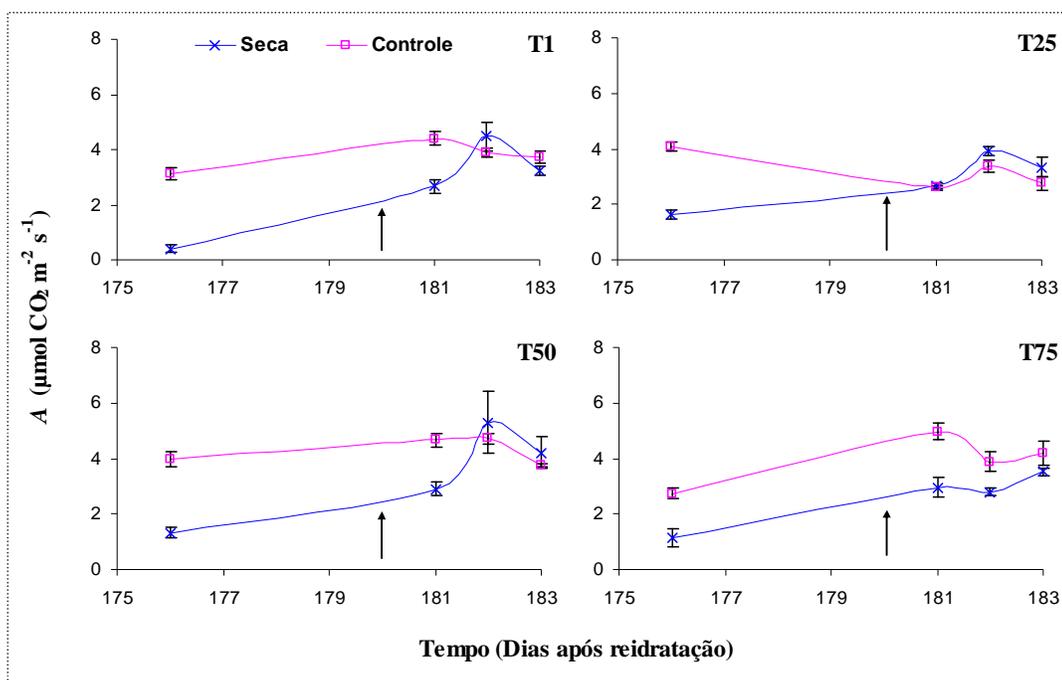


FIGURA 11. Fotossíntese líquida (A) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz, em condições de casa de vegetação, durante o período de recuperação do estresse hídrico (pós-efeito). A seta indica o momento da reidratação do solo. Cada ponto representa os valores médios de 5 a 10 repetições (\pm EP).

Após 24 h da primeira reidratação do solo, a g_s e E apresentaram recuperação semelhante em todos os tratamentos de sombra. A recuperação foi na ordem de 74, 100, 74 e 61% para g_s e de 73, 94, 81 e 60% para E , quando comparadas ao controle em T1, T25, T50 e T75 respectivamente (FIGURA 12 e 13; TABELA 1). No segundo dia após a reidratação,

essas variáveis já haviam se recuperado totalmente ($\geq 100\%$), em todos os tratamentos de sombra, mantendo-se constantes no terceiro dia de recuperação ao estresse hídrico do solo.

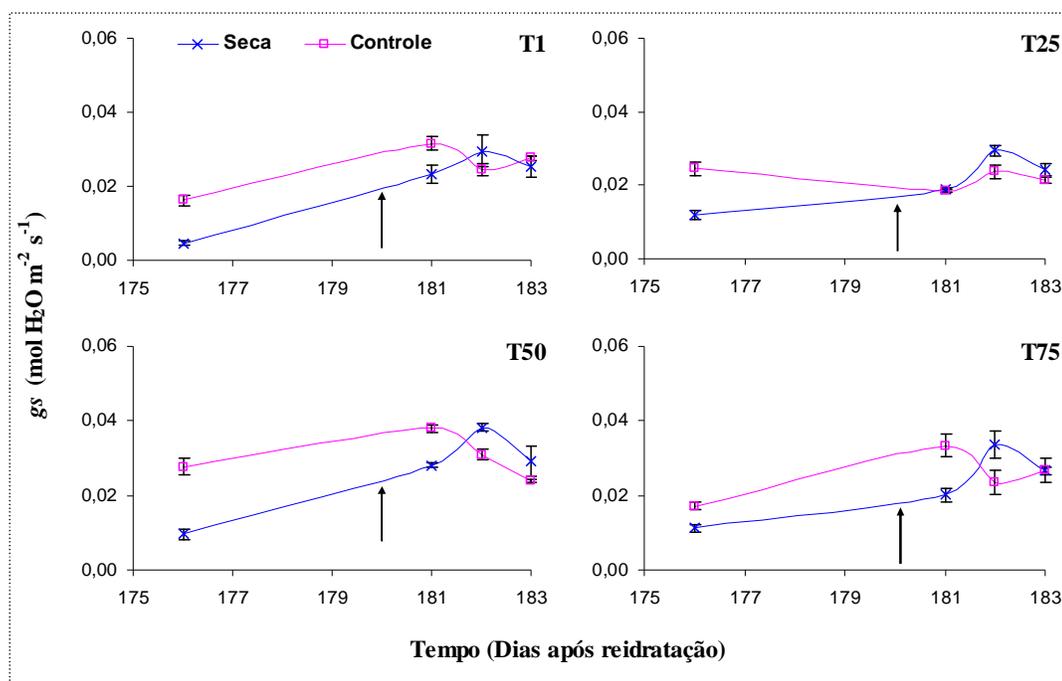


FIGURA 12. Condutância estomática ao vapor de água (g_s) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz, em condições de casa de vegetação, durante o período de recuperação do estresse hídrico (pós-efeito). A seta indica o momento da reidratação do solo. Cada ponto representa os valores médios de 5 a 10 repetições (\pm EP).

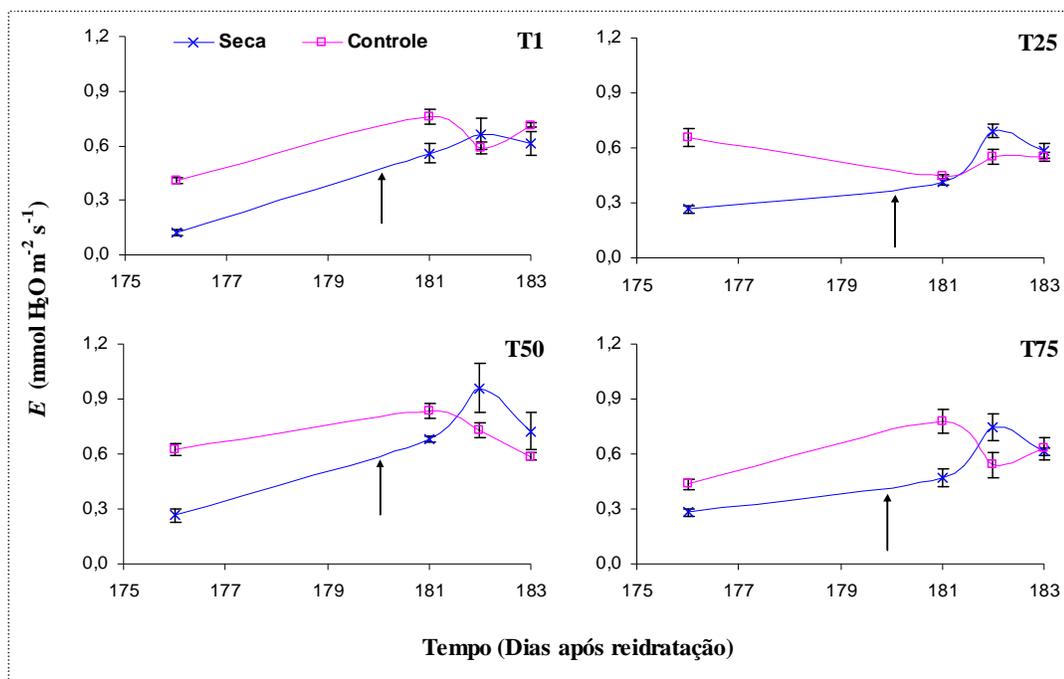


FIGURA 13. Transpiração foliar (E) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz, em condições de casa de vegetação, durante o período de recuperação do estresse hídrico (pós-efeito). A seta indica o momento da reidratação do solo. Cada ponto representa os valores médios de 5 a 10 repetições (\pm EP).

A recuperação total de A/g_s e de A/E (TABELA 2) também ocorreu no segundo dia após a primeira reidratação do solo nos tratamentos T1, T25 e T50. Para o tratamento T75, no segundo dia, houve uma recuperação de 52% para A/g_s e de 54% para A/E , sendo significativamente ($P < 0,05$) menor que o controle, aumentando no terceiro dia para 85% (A/g_s) e 87% (A/E).

A condutância hidráulica (K_L) das plantas cultivadas no tratamento controle apresentou uma resposta similar em todos os ambientes de sombreamento, não diferindo estatisticamente entre si. Nas plantas submetidas ao tratamento de seca, houve uma tendência dos maiores valores de K_L ocorrerem nos ambientes de menor disponibilidade de RFA, onde o tratamento T1 foi significativamente menor ($P < 0,05$) que T25, T50 e T75 (FIGURA 14). Quando se comparou o tratamento de seca ao controle, T25, T50 e T75 não diferiram entre si. Já T1 foi significativamente menor que o controle, com redução dos valores médios de K_L na ordem de 49 %.

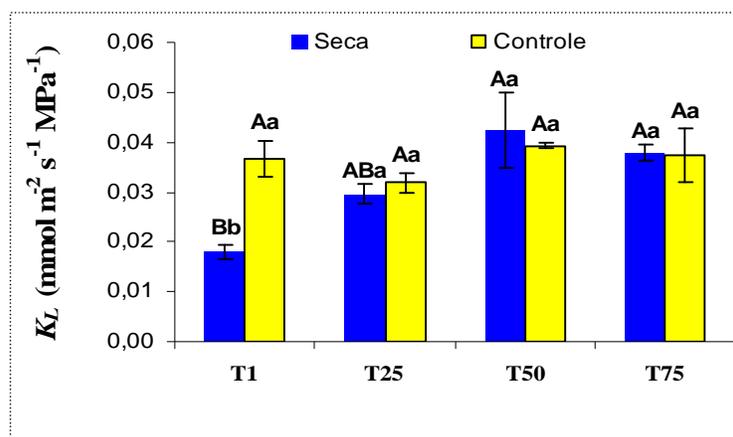


FIGURA 14. Condutância hidráulica (K_L) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. Cada barra representa os valores 3 repetições (\pm EP). Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas barras não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento (T1, T25, T50 e T75) e as minúsculas nos tratamentos de seca, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

A estimativa do teor de clorofila avaliada por meio dos valores do índice SPAD, foram realizadas aos 80 e 184 dias AAT, com valores variando entre 40 a 60. Aos 80 dias AAT não foram observadas diferenças significativas entre os quatro tratamentos de sombra, porém, houve interação entre seca e sombra para T75.

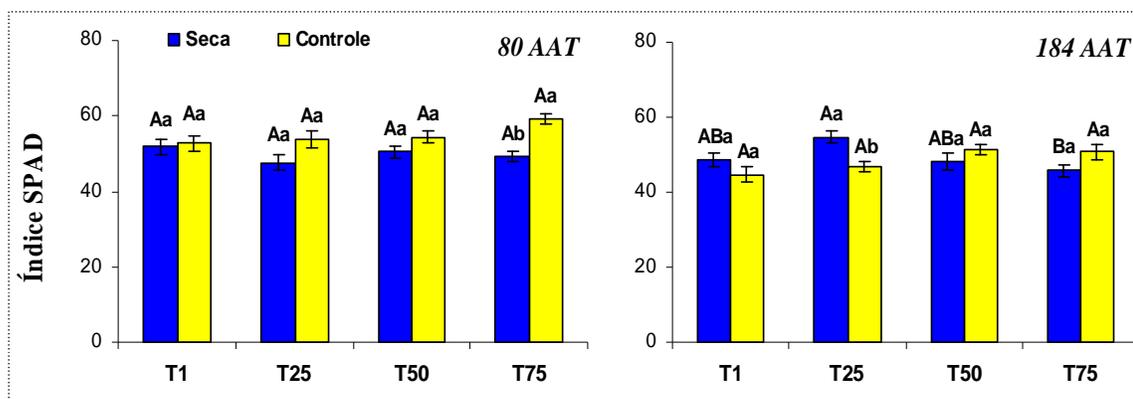


FIGURA 15. Índice SPAD, realizado aos 80 e 184 dias após aplicação do tratamento de seca, em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. Cada barra representa os valores 12 a 40 repetições (\pm EP). Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas barras não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento (T1, T25, T50 e T75) e as minúsculas nos tratamentos de seca, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

Aos 184 dias AAT, final do período experimental, houve uma redução no teor de clorofila nas plantas controle, na ordem de 15, 13, 6 e 14% para T1, T25, T50 e T75 respectivamente, quando comparados aos valores aos 80 dias AAT (FIGURA 15). Foi observada uma redução no teor de clorofilas nas plantas controle, nos ambientes de maior incidência de RFA.

Com o aumento de RFA do tratamento T75 para o T1, as plantas de *A. funifera* apresentaram alterações morfológicas e fisiológicas. Dentre as variáveis de avaliação do crescimento das plantas, houve interação significativa ($P < 0,05$) entre os tratamentos de seca e controle em T1 e T25 para as variáveis MS_{Pa} e razão MS_R/MS_{Pa} , em T1 para MS_R e em T25 para MS_T (FIGURA 16).

O aumento da irradiância resultou em menor produção de biomassa nos tratamentos controle e seca, de modo que a MS_T foi maior em T1 (103,8 e 103,4 g), seguida de T25 (102,9 e 67,3 g), diferindo significativamente dos demais tratamentos. Os menores valores médios foram observados em T50 (52,7 e 49 g), seguido de T75 (44,7 e 42,8 g), tratamentos seca e controle respectivamente, representando apenas 51 e 47 % em T50 e 43 e 41 % em T75 da biomassa acumulada no tratamento T1 (FIGURA 16).

Os maiores valores médios de MS_R (50 e 41,7g) foram observados em T1, e os menores valores em T75 (15,0 e 18,5g) nos tratamentos de seca e controle, respectivamente. Para as plantas do tratamento de seca, o acúmulo de MS_{Pa} foi maior em T1 (53,41g), seguido de T25 (37,54g), diferindo significativamente de T50 e T75, que apresentaram um acúmulo de 55% (T50) e 52 e 42% (T75) nos tratamentos seca e controle, respectivamente, quando comparados aos valores encontrados em T1 (FIGURA 16).

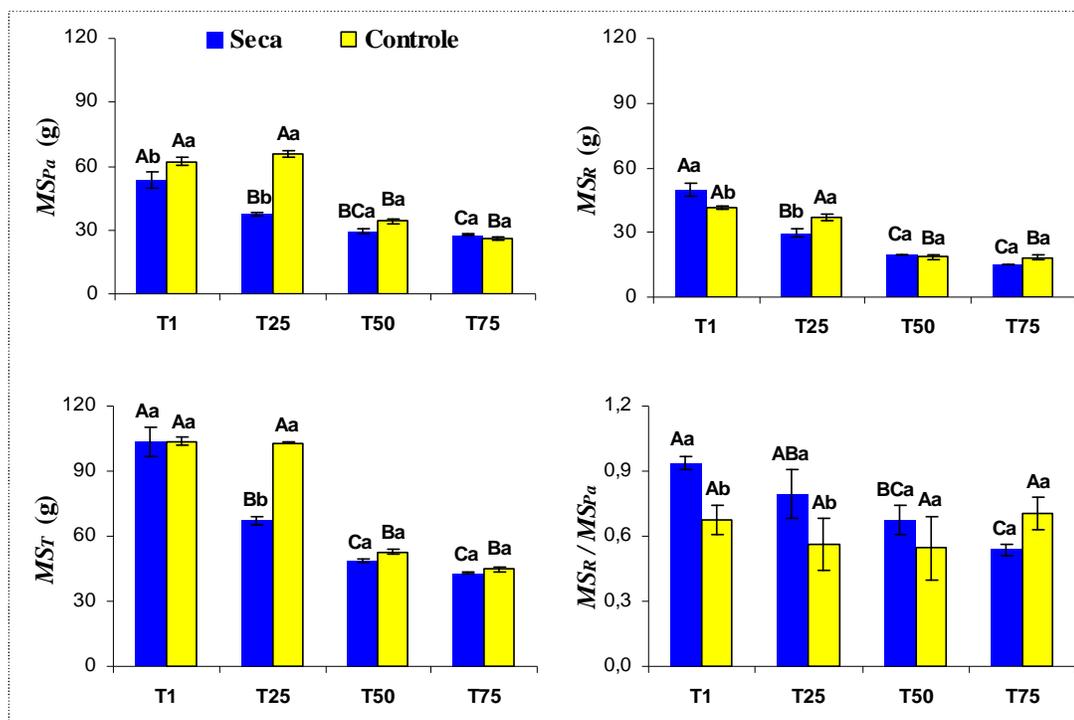


FIGURA 16. Biomassas da parte aérea (MS_{Pa}), raiz (MS_R), e total (MS_T); razão entre biomassa de raiz : parte aérea (MS_R/MS_{Pa}) em plantas de *A. funifera* submetidas a diferentes níveis de luz e regimes hídricos em condições de casa de vegetação. Cada barra representa os valores médios de 3 repetições (\pm EP). Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas barras não diferem significativamente entre si nos tratamentos de sombreamento (T1, T25, T50 e T75) e as minúsculas nos tratamentos de seca, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

No tratamento de seca a alocação de biomassa para as raízes foi mais evidente nas plantas cultivadas nos tratamentos de maior RFA. Os maiores valores de MS_R/MS_{Pa} foram encontrados em T1 e T25 (0,94 e 0,79), respectivamente, sendo que T1 foi estatisticamente igual a T25 e significativamente ($P < 0,05$) maior que T50 e T75. Também houve interação entre os tratamentos de seca e controle, para a razão MS_R/MS_{Pa} , sendo que no tratamento de seca, T1 e T25 foi significativamente ($P < 0,05$) maior do que nas plantas controle nos mesmos tratamentos de radiação luminosa.

4 DISCUSSÃO

Sob condições naturais, o desenvolvimento de um estresse hídrico no solo geralmente se dá de maneira gradual, enquanto que em experimentos em vasos a imposição do estresse geralmente é muito rápida em razão do espaço radicular restrito. Este fato é muito importante nos estudos de estresse hídrico e recuperação, pois a velocidade de imposição do estresse hídrico e a duração do mesmo podem implicar em diferentes respostas em variedades da mesma espécie (KIM *et al.*, 2003). No presente caso, a utilização de caixas de PVC grandes (250 dm³ substrato) permitiu uma lenta modificação das respostas de Ψ_w no tempo e, conseqüentemente, pode-se supor que o tratamento foi suficiente para provocar a ocorrência de ajustes fisiológicos nas plantas. O substrato utilizado no experimento revelou-se adequado às experiências de imposição de estresse lento, permitindo a obtenção de um estresse considerado moderado a intenso, no período de aproximadamente de seis meses. Após a reidratação, o solo retornou aos seus valores de capacidade máxima de retenção de água, permitindo o acompanhamento da recuperação da *A. funifera*, por meio de seu comportamento fotossintético.

As plantas normalmente apresentam um decréscimo paralelo de A e g_s à medida que o déficit hídrico se torna mais severo (NI e PALLARDY 1992). A manutenção da abertura estomática, em condições de deficiência hídrica, deve-se a capacidade de algumas plantas de extraírem água do solo rápido o suficiente para compensar perdas na assimilação de carbono. Este tipo de adaptação pode ser alcançado em plantas com sistemas radiculares profundos (TURNER, 1986; CHAVES, 1991). Diminuições simultâneas das trocas gasosas em *Cocos nucifera*, em condições de deficiência hídrica, também foram relatadas por Repellin *et al.* (1994) a semelhança de *A. funifera*. Para a *Bactris gasipaes* o Ψ_w limitou A ao atingir valores de -1,9 MPa (OLIVEIRA *et al.*, 2002) por dez dias de imposição de estresse hídrico; para *Mauritia vinifera* essa limitação ocorreu quando Ψ_w atingiu -2,1 MPa em um período de 41 dias (CALBO e MORAES, 1997); em *Euterpe oleracea* o Ψ_w foi de -2,5 MPa (CALBO e MORAES, 2000) num período de 61 dias e para *Cocos nucifera* o Ψ_w foi de -1,2 MPa, quando os valores de A se aproximaram de zero (GOMES, 2006; GOMES *et al.*, 2008), em 44 dias de imposição de estresse.

Entre os parâmetros derivados da curva pressão volume (P-V), os maiores valores de Ψ_s^{100} e Ψ_s^0 obtidos quando as plantas foram submetidas ao déficit hídrico, após o lento estabelecimento do estresse, possibilitou a ocorrência de potencial osmótico maior que o

tratamento controle, sugerindo que *A. funifera* possui pouca tolerância à deficiência hídrica, pois seus tecidos suportaram a condição de estresse por menos tempo antes de as células atingirem o estado de plasmólise. A elasticidade menos elevada da parede celular nas plantas controle cultivadas em T1, quando comparada a T75, permitiu a manutenção da turgescência foliar até TRA atingir valores mais reduzidos, podendo, dessa forma promover a manutenção de Ψ_w compatíveis com o metabolismo fotossintético do carbono, por mais tempo. Paredes celulares relativamente elásticas são caracterizadas por decréscimos menores na pressão de turgescência por declínio no volume de água foliar. Assim, à medida que o valor de Ψ_w diminui, a manutenção da pressão de turgescência pode ser facilitada pelo aumento na elasticidade dos tecidos. Estes resultados diferem da maioria dos estudos de relações hídricas em palmeiras, onde vários autores relatam a ocorrência de ajustamento osmótico para *Mauritia vinifera* (CALBO e MORAES, 1997), *Euterpe oleracea* (CALBO e MORAES, 2000) e *Cocos nucifera* (GOMES, 2006, GOMES *et al.*, 2008), sendo consideradas capazes de tolerar um estresse hídrico moderado.

Sob seca intensa, o estreitamento do poro estomático com a finalidade de amenizar a perda de água através da transpiração, pode limitar, também, a difusão de CO₂ para a câmara subestomática, condicionando menores valores de *A* e aumento da temperatura foliar (SMITH, 1989; RICKLEFS, 1996; PRADO *et al.*, 2001), que acompanha as variações de *T* ao longo do dia. Quando ocorre um período de déficit hídrico no solo, as plantas acionam os seus sistemas de defesa e, entre eles, os estômatos mais que rapidamente se fecham à medida que a temperatura ambiente e o *DPV* se elevam (KLAR, 1984). Nessas circunstâncias, diminuições em *A* e em *E* podem indicar um mecanismo estomático com maior ou menor eficiência de uso da água, implicando na economia de água pela planta.

De uma maneira geral, a queda nos valores de *A* em *A. funifera* foi mais acentuada do que a de *g_s* e *E*, conseqüentemente a eficiência de uso da água em todos os tratamentos de radiação luminosa sofreram um decréscimo em relação as plantas controle, com um padrão semelhante de comportamento. As plantas cultivadas sob T1 desenvolveram uma estratégia de economia de água somente durante o período crítico de estresse, apresentando menor valor de *g_s* e a manutenção de *E* e de absorção de CO₂. Reduções de *g_s* e Ψ_w , com reflexos negativos sobre *A* e *E*, como efeitos imediatos da deficiência hídrica, seja por diminuição da água do solo ou por uma elevada demanda evaporativa, tem sido relatados em vários trabalhos (REPELLIN *et al.*, 1994; 1997; PASSOS *et al.*, 1999; PRADO *et al.*, 2001; GOMES *et al.*, 2002). A limitação da absorção de CO₂, causada o pela deficiência hídrica, pode aumentar a

formação de espécies reativas de oxigênio e, conseqüentemente, aumentar seu potencial de danos ao aparato fotossintético (LAWLOR, 1995, GALMÉS *et al.*, 2007).

A forma como A relaciona-se com g_s tem importância ecológica, pois, se A e g_s variam proporcionalmente, é possível que a concentração interna de CO_2 (C_i) e as eficiências intrínsecas (A/E) e instantâneas (A/g_s) do uso de água se mantenham constantes, no sentido de otimização das trocas gasosas (SCHULZE e HALL, 1982). No presente caso, verificou-se, em todos os tratamentos de sombreamento (T1, T25, T50 e T75), aumento de C_i em baixos valores de g_s , durante o pico de estresse (176 dias AAT). Machado *et al.* (1999) sugerem que o aumento de C_i , sob baixos valores de Ψ_w , pode estar relacionado à queda na atividade de enzimas envolvidas no processo de fixação de CO_2 . Alguns estudos revelam que, com o aumento do estresse hídrico, fatores não estomáticos como redução da atividade e concentração da enzima Ribulose 1-5 bifosfato carboxilase oxigenase (*Rubisco*), fotoinibição, taxa de transferência de elétrons e redução da eficiência fotoquímica de FS 2, podem prejudicar a fotossíntese (FLEXAS e MENDRANO, 2002; LAWLOR, 2002; LAWLOR e CORNIC, 2002; GRASSI e MAGNANI, 2005). Em *Cocos nucifera* também se verificou aumento de C_i em baixos valores de g_s (REPELLIN *et al.*, 1997). Este efeito do estresse hídrico foi elástico em plantas de *A. funifera*, pois voltaram a apresentar valores de A , similares ao controle, 48 h após a reidratação.

Os resultados encontrados para L_s e L_m em *A. funifera* estão de acordo com a hipótese de Cornic, (2000), que afirma ser a diminuição de A , um processo de restrição difusiva de CO_2 realizada pelos estômatos, não se trata de restrição mesoflica. Desta forma, diante do aumento dos valores de C_i , com o aumento de g_s , L_s seria o fator principal da limitação do desempenho fotossintético, uma vez que quanto maior a abertura estomática maior a difusão de CO_2 para a câmara subestomática. Rena e Maestri (2000) observaram em *Coffea arabica*, em condições de campo, que o aumento na L_m desempenha um importante papel na regulação da assimilação de CO_2 à medida que Ψ_w decresce. Essa redução possui como causa fundamental, a inibição *ETR*, no comprometimento da regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato (o acceptor primário do CO_2 nas plantas C3) e por um decréscimo na atividade da enzima de carboxilação, a *Rubisco* (DaMATTA *et al.* 2000b). No presente estudo, apesar de L_s ter se apresentado mais importante na limitação das taxas fotossintéticas, também ocorreu a presença de L_m , principalmente nos tratamentos que sofreram maior deficiência hídrica. Porém, o método utilizado neste estudo para o cálculo de L_m e L_s não permitiu discriminar exatamente os componentes bioquímicos ou difusivos da limitação não estomática.

Apesar de os valores de A e g_s variarem proporcionalmente, as razões A/E e A/g_s diminuíram com o decréscimo de g_s , indicando que o fechamento dos estômatos não contribuiu para otimizar a eficiência no uso da água nas plantas sob estresse, como pode ser observado em alguns trabalhos, em que as razões A/E e A/g_s tendem a ser superiores em condições de deficiência hídrica (GOMES *et al.*, 2002). Resultados similares ao encontrados para *A. funifera* foram relatados por Oliveira *et al.* (2002) em plantas de *Bactris gasipaes* submetidas a um estresse hídrico por dez dias. Contudo, independente do ambiente de cultivo, a *A. funifera* pode ser considerada altamente eficiente em relação ao uso da água, quando comparada com outras palmeiras em condições ideais de cultivo, como *Cocos nucifera* (GOMES *et al.*, 2002; GOMES, 2006), *Copernicia prunifera* (ARRUDA e CALBO, 2004), *Euterpe oleraceae* (CALBO e MORAES, 2000) e *Bactris gasipaes* (OLIVEIRA *et al.*, 2002).

Geralmente, em plantas irrigadas, o balanço hídrico e o de carbono são condicionados pela disponibilidade de irradiância incidente em cada ambiente, a qual não pode ser controlada pela planta. Contudo, sob estresse hídrico intenso, a planta torna-se mais independente em relação ao ambiente, assumindo o controle do balanço hídrico e o de carbono através dos valores de g_s , o qual pode ser condicionado, parcialmente, através da abertura do poro estomático. Esse padrão de resposta (maior independência sob estresse hídrico) também foi encontrado por Prado *et al.* (2001), em seis variedades de *Cocos nucifera* em condições de sequeiro.

Geralmente, a recuperação mais rápida de A está relacionada à recuperação da abertura do poro estomática. Neste caso, a recuperação de A ocorreu paralelamente à de g_s e de E . A menor recuperação na eficiência de uso da água em T75 deveu-se a rápida recuperação de g_s e de E , e a lenta recuperação de A , provavelmente causada devido à baixa irradiância incidente neste ambiente. Resultados semelhantes foram encontrados para *Bactris gasipaes* (OLIVEIRA *et al.*, 2002), onde ocorreu uma rápida recuperação de A , E e Ψ_w foliar em até três dias após a reposição de água no solo, porém, neste caso, para g_s houve somente 50% de recuperação. Para a maioria das palmeiras encontradas na literatura, os resultados de recuperação das trocas gasosas foliares, após a submissão a um estresse hídrico do solo, foram diferentes ao encontrados para *A. funifera*. Em plantas de *Cocos nucifera* submetidas à deficiência hídrica por 30 dias, não houve recuperação total de A após irrigação (REPELLIN *et al.*, 1994; GOMES, 2006). Recuperação lenta e parcial de g_s foi observada em *Mauritia vinifera* Mart. por CALBO e MORAES (1997), onde, após cinco dias do restabelecimento da irrigação, houve recuperação de apenas 70% de g_s ; e em *Euterpe oleracea*, cuja recuperação

de 90% de g_s ocorreu 14 dias após restabelecido da irrigação (CALBO e MORAES, 1997; CALBO e MORAES, 2000).

A redução quase simultânea do potencial hídrico e de g_s , pressupõe boa condutividade hidráulica do xilema, visto que a reidratação das células das folhas ocorreu rapidamente. Uma rápida recuperação de A , após um estresse hídrico, parece ser característica de plantas mais resistentes a esse tipo de estresse abiótico (LUDLOW *et al.* 1980).

Tais resultados demonstraram que o estresse hídrico no solo não afetou, de forma irreversível, as trocas gasosas foliares em plantas de *A. funifera*, uma vez que após 48 h da reidratação, as plantas exibiram recuperação total do aparato fotossintético. Assim, podemos dizer que *A. funifera* apresentou boa tolerância à deficiência hídrica no solo e boa capacidade de recuperação do desempenho fisiológico relativo ao potencial hídrico e às trocas gasosas foliares sob condições de estresse hídrico, sugerindo substancial plasticidade fisiológica durante a fase juvenil dessa palmeira.

Em condições de baixa quantidade de nutrientes e, ou disponibilidade hídrica, as raízes retêm maior quantidade de carbono para se desenvolver, para que possa buscar mais destes recursos, deixando menos nutrientes para as folhas. Conseqüentemente, o crescimento da parte aérea é limitado pela disponibilidade de nutrientes e de água, bem como, a baixa RFA é um fator limitante para o desenvolvimento das raízes. O excesso de fotoassimilados é transportado para as partes da planta onde há necessidade de maior captação de um determinado recurso (BROUWER, 1962).

O aumento da razão MS_R/MS_{Pa} , em ambientes de maior incidência de RFA, leva as plantas a maximizar a absorção de água e de nutrientes, devido a maior demanda fotossintética e transpiratória (CLAUSSEN, 1996). Por outro lado, a menor razão MS_R/MS_{Pa} , em ambientes de menor irradiância, mostra uma plasticidade morfológica, que permite maior captação de luz pelas plantas, otimizando o processo fotossintético em um ambiente onde a luz limita a fotossíntese, fato importante para manter o crescimento e a sobrevivência em tais ambientes (GIVNISH, 1988; CHAPIN *et al.*, 1987).

Nas plantas submetidas ao tratamento de seca, o acúmulo de biomassa na parte aérea foi de 52, 56, 60, e 65% para T1, T25, T50 e T75, respectivamente. Em T1, condição em que houve maior acúmulo de MST ocorreu distribuição diferenciada quando as plantas foram submetidas à deficiência hídrica, com aumento na alocação de biomassa para as raízes, revelando um equilíbrio entre ambas as partes. Já os tratamentos com menor nível de radiação luminosa, o crescimento da parte aérea foi favorecido.

5 CONCLUSÕES

As plantas de *A. funifera* apresentaram baixa tolerância à deficiência hídrica no solo não apresentando características de economia no uso da água e nem mecanismos de ajustamento osmótico sob condições estressantes.

O estresse hídrico não influenciou o padrão de crescimento das plantas, e, após a reidratação, houve uma rápida recuperação dos processos fisiológicos avaliados.

Recomenda-se o tratamento T25 como um ambiente ideal para o seu cultivo inicial.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base nos resultados obtidos, e nas condições em que o experimento foi realizado, foi possível concluir que na fase de planta jovem, os níveis de sombreamento mais indicados para o desenvolvimento inicial de *A. funifera* foram os de T1 e T25, pois nessas condições as plantas apresentaram maior crescimento vegetativo e maiores taxas fotossintéticas. Porém, com a constatação da ocorrência de fotoinibição em T1, este ambiente tornou-se inadequado para o desenvolvimento inicial, uma vez que a exposição prolongada a elevadas RFA pode ocasionar danos irreversíveis ao aparato fotossintético, destruindo os pigmentos fotossintetizantes, e levando, conseqüentemente, as plantas à morte. Como as plantas de *A. funifera* mostraram-se adaptadas a condição de sombra moderada, recomenda-se o T25 como um ambiente ideal para o seu cultivo inicial, mesmo apresentando menores taxas fotossintéticas, quando comparado ao T1. As plantas de *A. funifera* desenvolvidas em T50 e T75 cresceram fora de suas condições ótimas ao desenvolvimento em relação à irradiância. Nestes ambientes, o crescimento foi severamente reduzido, mas as plantas foram capazes de desenvolver mecanismos fisiológicos, como menores taxas de R_d , I_c , I_s , razão MS_R/MS_{Pa} e a plasticidade de A_{max} entre os ambientes de maior e menor incidência de RFA que permitiram crescerem, ainda que lentamente, nesses ambientes.

As plantas de *A. funifera* apresentaram baixa tolerância à deficiência hídrica no solo, com elevada sensibilidade de A , g_s , E e Ψ_w , não apresentando características de economia no uso da água e nem mecanismos de ajustamento osmótico sob condições estressantes. Contudo, o estresse hídrico não influenciou o padrão de crescimento das plantas, e, após a reidratação, houve uma rápida recuperação dos processos fisiológicos avaliados.

Logo, é necessário aprofundar os estudos com plantas jovens e adultas, em condições de campo, para o estabelecimento de critérios de utilização da *A. funifera* em sistemas agroflorestais e, ou cultivos racionalizados.

4 REFERÊNCIAS

ADAMS III, W.W., DEMMIG-ADAMS, B., LOGAN, B.A., BARKER, D.H., OSMOND, C.B., 1999. Rapid changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and photosystem II efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open Eucalyptus forest. **Plant, Cell and Environment**. 22: 125-136.

ADAMS III, W.W., DEMMIG-ADAMS, B., VERHOEVEN, A.S., BARKER, D.H., 1994. Photoinhibition during winter stress: involvement of sustained xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. **Australian Journal of Plant Physiology**. 22:261-276.

ALMEIDA, A-A.F., BRITO, R.C.T., AGUILAR, M.A.G., VALLE, R.R., 2002. Water relations' aspects of *Theobroma cacao* L. clones. **Agrotrópica** v.14 n.2 p.35-44.

ALMEIDA, A-A.F., MAESTRI, M., 1996. Characteristics of slow chlorophyll fluorescence emission in four *Coffea arabica* genotypes submitted to water stress. **Photosynthetica**. v.32 n.2 p.161-169.

ALMEIDA, S.M.Z., SOARES, A.M., CASTRO, E.M., VIEIRA, C.V., GAJEGO, E.B., 2005. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. **Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 62-68.

ANDERSON, J.M., 1986. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. **Annual Review of Plant Physiology**. v. 37, p. 93-136.

ANDERSON, J.M.; OSMOND, C.B., 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. In: KYLE, D.J.; OSMOND C.B.; ARNTZEN, C.J. (Eds.) **Photoinhibition**. Amsterdam: Elsevier. p 1-38.

APEL, K., HIRT, H., 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annu. Rev. Plan. Biol.**, 55, 373-399.

AQUINO, R.C.M.P.; D'ALMEIDA, J.R.M.; MONTEIRO, S.N. Desenvolvimento de compósitos de matriz polimérica e piaçava, como substitutivo de produtos de madeira. **Vértices**, v.4, n.1 p.42-47, 2002.

ARRUDA, G.M.T., CALBO, M.E.R., 2004. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). **Acta bot. bras.** 18(2): 219-224.

ASADA, K., 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, 50, 601-639.

ASHTON, P.M.S., BERLYN, G.P., 1992. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. **New Phytologist**. v. 121, p. 587-596.

AWARD, M., CASTRO, P.R.C., 1983. A água na planta. In: **Introdução à fisiologia vegetal: movimento da água na planta**. São Paulo: Nobel. p.30-36.

BAGGIO, A. J.; CARAMORI, P. H.; ANDROCIOLI FILHO, A.; MONTOYA, L. Productivity of southern Brazilian coffee plantations shaded by different stockings of *Grevillea robusta*. **Agroforestry Systems**, Amsterdam, v.37, n.2, p.111-120, 1997.

BAKER, N.R., 1991. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. **Physiologia Plantarum**, v.81, n.4, p.563-70.

BAKER, N.R., 2008. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. **Annu. Rev. Plant Biol.** 59:89–113.

BAZZAZ, F.A., 1998. **Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology**. Cambridge University Press, United Kingdom., 320p.

BEHERA, R.K., CHOUDHURY, N.K., 2003. High irradiance-induced changes in carotenoid composition and increase in non-photochemical quenching of Chl *a* fluorescence in primary wheat leaves. **J. Plant Physiol.**, 160, 1141-1146.

BENGTON, C., FALK, S., LARSSON, S., 1977. The after-effect of water stress on transpiration rate and change in abscisic acid content of young wheat plants. **Physiologia Plantarum**. 41:149-154.

BERTAMINI, M., NEDUNCHEZHIAN, N., 2003. Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) **Plant Sci.**, 164, 635-644.

BILGER, W., SCHREIBER, U., BOCK, M., 1955. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia**, v. 102, p. 425-432.

BJÖRKMAN, O., 1981. Responses to different quantum flux densities. In: **Encyclopedia of Plant Physiology**. Vol. I. New Series. LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. (Eds.) Berlin: Springer-Verlag. p. 57-107.

BJÖRKMAN, O., BOARDMAN, N.K., ANDERSON, J.M., THORNE, S.W., GOODCHILD, D.J., PYLIOTIS, N.A., 1972. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure. **Carnegie Institute Washington Year Book**. v. 71, p. 115-135.

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

BJÖRKMAN, O, DEMMIG-ADAMS, B., 1994. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze. E-D; Caldwell (eds.) p. 17-47. **Ecophysiology of photosynthesis**. Springer-Verlag, 576p.

BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**. v. 28, p. 355-377, 1977.

BOESE, S.R., HUNER, N.P.A., 1992. Developmental history affects the susceptibility of spinach leaves to *in vivo* low temperature photoinhibition. **Plant Physiology**, v. 99, p. 1141-1145.

BRADBURY M, BAKER NR., 1986. The kinetics of photoinhibition of the photosynthetic apparatus in pea chloroplasts. **Plant Cell Environ**. 9:289-97

BRODRIBB, T.J., FIELD, T.S., 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. **Plant, Cell and Environment**, Oxford. v.23, p. 1381-1388, 2000.

BROUWER, R., 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. **Netherlands Journal of Agricultural Sciences**. 10: 31-39.

BRUGNOLI, E., SCARTAZZA, A., DE TULLIO, M.C., MONTEVERDI, M.C., LAUTERI, M. AUGUSTI, A., 1998. Zeaxanthin and non-photochemical quenching in sun and shade leaves of C₃ and C₄ plants. **Physiologia Plantarum**. 104:727-734.

BURROWS, F.J., MILTHORPE, F.L., 1976. Stomatal conductance in the control of gas exchange. In: KOZLOWSKY, T.T. (Ed.) **Waterdeficits in plant growth**. New York: Academic Press. v. 47, p. 103-152.

CALBO, M.E.R., MORAES, J.A.P.V., 1997. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e ajustamento osmótico de plantas de buriti submetidas a estresse hídrico. **Rev. Bras. Fisiol. Veg.**, 9(2):117-123.

CALBO, M.E.R., MORAES, J.A.P.V., 2000. Efeitos da deficiência hídrica em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Rev. Braz. Bot.** 23, 225–230.

CAO, K.F., 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany**, v. 78, p. 1-9.

CAVENDER-BARES, J., HOLBROOK, N.M., 2001. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. **Plant, Cell and Environment**. Oxford, v.24, p. 1243-1256.

CHAPIN III, F.S., AUTUNM, K., PUGNAIRE, F., 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. **American Naturalist** 142(supplement): 79-92.

CHAPIN III, F. S., BLOOM, A.J., FIELD, C.B., WARING, R.H., 1987. Plant responses to multiple environmental factors. **BioScience**, v. 37, n. 1, p. 49-57.

CHAVES, M.M., 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**. 42, 1–16.

CHAZDON, R.L., PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N., 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: MULKEY, S.S., CHAZDON, R.L., SMITH, A.P. (Eds.), **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman and Hall, New York, pp. 5-55.

CLAUSSEN, J.W., 1996. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. **Forest Ecology and Management**. 80: 245-255.

CLEMENT, C.R., LLERAS, E., VAN LEEUWEN, J., 2005. O Potencial das Palmeiras Tropicais no Brasil: Acertos e Fracassos das Últimas Décadas. **Agrociência**. Vol. IX N° 1 e N° 2 p. 67-71

COCHARD, H. Cavitation in trees., 2006. **Centre de la Recherche Physique**. Bourdeaux v.7, p.1018-1026.

CORNIC, G., 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture not by affecting ATP synthesis. **Trends Plant Sci.** 5, 187–188.

COSTA, L.C.B., 1996. **Trocas gasosas, atividade da redutase do nitrato, composição química e estrutura anatômica em plantas de *Theobroma cacao* submetidas a diferentes irradiâncias e doses de nitrogênio.** 88 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal da Bahia, Salvador.

CRITCHLEY, C., 1998. Photoinhibition. In: RAGHAVENDRA, A.S. (Ed.). **Photosynthesis: A comprehensive treatise**. Cambridge: Cambridge University Press. p.264-272.

CRUIZIAT, P., AMEGLIO, T., COCHARD, H., 2001. La cavitation: un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. **Mecanical Industry**. Quang Ninh. V.2, p.289-298.

DaMATA, F. M.; SILVEIRA, J. S. M.; DUCATTI, C.; LOUREIRO, M. E., 2000b. Eficiência do uso da água e tolerância à seca em *Coffea canephora*. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL, 1., 2000, Poços de Caldas – MG. **Resumos expandidos**. Brasília, DF. : Embrapa Café, Belo Horizonte: Minasplan. v.2, p. 907-910.

DALEY, P.F., RASCHKE, K., BALL, J.Y., BERRY, J.A., 1989. Topography of photosynthetic activity of leaves obtained from video images of chlorophyll fluorescence. **Plant Physiology**, v. 90, p. 1233-1238.

DEMMIG, B., WINTER, K., KRÜGER, A., CZYGAN, F.C., 1987. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. **Plant Physiology**. 84:218-224.

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

DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS, W.W., ADAMS, B., 1995. Xanthophyll cycle dependent energy dissipation and flexible PSII efficiency in plants acclimated to light stress. **Australian Journal of Plant Physiology**. v. 22, p. 249-260.

DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS III, W.W., BAKER, D.H., LOGAN, B.A., BOWLING, D.R., VERHOEVEN, A.S., 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. **Physiol. Plant.**, 98, 253-264.

DEMMIG-ADAMS, B., MOILLER, D.L., LOGAN, B.A., ADAMS III, W.W., 1998. Positive correlation between levels of retained zeaxanthin + antheraxanthin and degree of photoinhibition in shade leaves of *Schefflera arboricola* (Hayata) Merrill. **Planta.** 2005:367-374.

DIAS-FILHO, M.B., 1997. Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. to contrasting light environments. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 32:789-796.

DIAS, P.C., 2006. **Variação especial da fotossíntese e de mecanismos de fotoproteção no cafeeiro (*Coffea arabica* L.)**. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

DOWNTON, W.J.S., LOVEYS, B.R., GRAND, W.J.R., 1988. Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. **New Phytologist**, 110:503-509.

DUZ, S.R. *et al.*, 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica.** v.27, n.3, p.587-596.

EHLERINGER, J., 1981. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. **Oecologia.** 102, 366–370.

ESCALONA, J.M., FLEXAS, J., MEDRANO, H., 1999. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. **Aust. J. Plant Physiol.** 26, 421–433.

EVANS, J.R., 1989. Photosynthetic and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. **Oecologia.** v.78, p. 9-19.

FAÇANHA, J.G.V., OLIVA, M.A., LOPES, N.F., BARROS, N.F., 1983. Relação germinação/crescimento em espécies de eucalipto submetidas a estresse hídrico. **R. Árvore**, 7:177-187.

FARIAS, V.C., SILVA, D.E., ALMEIDA, A.J., 1997. Análise de crescimento de mudas de cedrorana (*Cedrelinga catenaeformis* (Ducke) Ducke) cultivadas em condições de viveiro. **Revista Brasileira de Sementes**, v.19, n.2, p.193-200.

FARQUHAR, G.D., 1978. Feedforward responses of stomata to humidity. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 5, p. 787-800.

FARQUHAR, G.D., SHARKEY, T.D., 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annu. Rev. Plant Physiol.** 33, 317-345.

FEIJÓ, N.S.A., 2008. **Crescimento e comportamento fotossintético de *Gallesia Integrifolia* (Spreng.) Harms e *Schinus Terebinthifolius* Raddi sob condições de sombra densa.** 36 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus , Bahia.

FELFILI, J.M., ALVEZ, C.V., COSTA, D.R., 1999. Comportamento de plantas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento em viveiro. **Revista Brasileira de Botânica.** v. 22, n. 2, p. 297-301.

FENG, Y.L., CAO, K.F., ZHANG, J.L., 2004. Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. **Photosynthetica.** v.42, n.3, p.431-437.

FETCHER, N., STRAIN, B.R., OBERBAUER, S.F., 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. **Oecologia.** 58: 314-319.

FETENE, M., FELEKE, Y., 2001. Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry Tropical afro-montane forest. **Journal of Tropical Ecology** 17: 269-283.

FLEXAS, J., MEDRANO, H., 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Ann. Bot.** 89, 183-189.

FRANKLIN, L.A., LEVAVASSEUR, G., OSMOND, C.B., HENLEY, W.J., RAMUS, J., 1992. Two components of onset and recovery during photoinhibition of *Ulva rotundata*. **Planta**, 183, 229-408.

GABRIELSEN, E.K. Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. **Physiologia Plantarum**, v.1, p. 5-37, 1948.

- GALMÉS, J., MEDRANO, H., FLEXAS J., 2007. Photosynthesis and photoinhibition in response to drought in a pubescent (var. *minor*) and a glabrous (var. *palaui*) variety of *Digitalis minor*. **Environmental and Experimental Botany**. 60. 105–111
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.990, p.87-92.
- GIVINISH, T.J., 1988. Adaptations to sun and shade: a whole plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.15, p.63-92.
- GLENN, D. M., SCORZA, R. BASSETT, C., 2000. Physiological and morphological traits associated with water use efficiency in the willow-leaf peach. **Hortsci.**, v.35, n.7, p. 1241-43.
- GOMES, F.P., OLIVA, M.A., MIELKE, M.S., ALMEIDA, A-A.F., LEITE, H.G., 2006. Photosynthetic irradiance-response in leaves of dwarf coconut palm (*Cocos nucifera* L. 'nana', Arecaceae): comparison of three models. **Sci. Hortic.**109, 101–105.
- GOMES, F.P., MIELKE, M.S., ALMEIDA, A-A.F., 2002. Leaf gas exchange of green dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. var. *nana*) in two contrasting environments of the Brazilian north-east region. **J. Hortic. Sci. Biotechnol.** 77, 766–772.
- GOMES, F.P., OLIVA, M.A., MIELKE, M.S., ALMEIDA, A-A.F., LEITE, H.G., AQUINO, L.A., 2008. Photosynthetic limitations in leaves of young Brazilian Green Dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. 'nana') palm under well-watered conditions or recovering from drought stress. **Environmental and Experimental Botany**. 62, 195–204.
- GOMES, F.P., PRADO, C.H.B.A., 2007. Ecophysiology of coconut palm under water stress. **Braz. J. Plant Physiol.**, 19(4):377-391
- GOMES, M.M.A., LAGÔA, A.M.M.A., MACHADO, E.C., FURLANI, P.R., 1997. Deficiência hídrica em duas cultivares de arroz de sequeiro: trocas gasosas e relações hormonais. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 9: 177-183.
- GOMES, M.M.A., MEDINA, C.L., MACHADO, E.C., LAGÔA, A.M.M.A., MACHADO, M.A., 1999. Quantificação do ácido abscísico em laranjeiras 'Pêra' infectadas pela *Xylella fastidiosa* e submetidas a deficiência hídrica. **Summa Fitopatológica**, 25 (1).
- GONÇALVES, M.R., PASSOS, C.A.M., 2000. Crescimento de cinco espécies de eucalipto submetidas a déficit hídrico em dois níveis de fósforo. **Ci. Flor.**, 10:145-161.

GRASSI, G., MAGNANI, F., 2005. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. **Plant Cell Environ.** 28, 834–849.

GREER, D.H., 1995. Effect of canopy position on the susceptibility of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) leaves on vines in an orchard environment to photoinhibition throughout the growing season. **Aust. J. Plant Physiol.**, 22,299-309.

GUNASEKERA, D., BERKOWITZ, G.A., 1992. Heterogenous stomatal closure in response to leaf water deficits is not a universal phenomenon. **Plant Physiology**, 98:660-665.

GUO, X.R., CAO, K.F., XU, Z.F., 2006. Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest *Garcinia* species after simulated gap formation. **Photosynthetica**. 44:193-201.

HACKE, U.G., SPERRY, J.S., PITTERMANN, J., 2000. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. **Basic and Applied Ecology**. 1: 31–41.

HAVAUX, M., 1994. Temperature-dependent modulation of the photoinhibition-sensitivity of photosystem II in *Solanum tuberosum* leaves. **Plant Cell Physiol.**, 84, 450-455.

HIDEG, E., MURATA, N., 1997. The irreversible photoinhibition of the photosystem II complex in leaves of *Vicia faba* under strong light. **Plant Science**. 130:151-158.

HIKOSAKA, K., TERASHIMA, I., 1995. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. **Plant, Cell and Environment**, v. 18, p. 605-618.

HORTON, P., RUBAN, A.V., WALTERS, R.G., 1994. Regulation of light harvesting in green plants - indication by non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence. **Plant Physiology**. 106:415-420.

HUBBARD, R.M., RYAN, M.G., STILLER, V., SPERRY, J.S., 2001. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in Ponderosa pine. **Plant Cell Environ.** 24:113–21.

HUTMACHER, R.B., KRIEG, D.R., 1983. Photosynthetic rate control in cotton. **Plant Physiology**, 73:658-661.

IQBAL, R.M., RAO, AUR-R., RASUL, E., WAHID, A., 1997. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki, M. (Ed.), **Handbook of Photosynthesis**. Marcel Dekker Inc., New York, USA, pp. 803–810.

JACOB, J., LAWLOR, D.W., 1991. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. **J. Exp. Bot.** 42, 1003–1011.

JIANG, C-D., GAO, H-Y., ZOU, Q., JIANG, G-M., LI, L-H., 2006. Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. **Environ. Exp. Bot.**, 55, 87-96.

JONES, H.G., 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **J. Exp. Bot.** 49:387-398.

JONES, R.H, MCLEOD, K.W., 1990. Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in *Chinese tallowtree* and *Carolina ash* seedlings. **Forest science**. v. 36(4) p. 851-862

KIM, S.H., LIETH, J.H., 2003. A coupled model of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration for a rose leaf (*Rosa hybrida* L.). **Annals of Botany**. 91: 771-781.

KITAJIMA K., 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia** 98: 419–428.

KLAR, A. E., 1984 **Evapotranspiração: A água no sistema solo-planta-atmosfera**. 2ed. São Paulo: Nobel. 408 p.

KLICH, M.G., 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 44, p. 171-183.

KRAMER, P.J., 1995. **Plant and soil water relationships**. A modern synthesis. New Delhi: Mc-Graw-hill. 482p.

KRAMER, T., KOZLOWSKI, T., 1979. **Physiology of woody plants**. New York: Academic Press, 811 p.

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

- KYPARISSIS, A., DRILIAS P., MANETAS, Y. Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophyll cycle) and photoselective (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. **Australian Journal of Plant Physiology** 27:265-272, 2000.
- LAISK, A., LORETO, F., 1996. Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. **Plant Physiol.** 110, 903–912.
- LAMBERS, H., CHAPIN III, F.S., PONS, T.L., 1998. **Plant physiological ecology**. New York: Springer Verlag.
- LAMBERS, H., POORTER, H., 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. **Advances in Ecological Research**, v. 23, p. 187-261.
- LARCHER, W., 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RIMA. 531p.
- LAW, R.D., CRAFTS-BRANDNER, S.J., 1999. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant Physiol.** 120: 173-181.
- LAWLOR, D.W., 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. In: Smirnoff, N. (Ed.), Environment and Plant Metabolism. Flexibility and Acclimation. **BIOS Scientific**, Oxford, England, pp. 129–160.
- LAWLOR, D.W., 2002. Limitation to photosynthesis in water stressed leaves: stomata versus metabolism and the role of ATP. **Ann. Bot.** 89, 871–885.
- LAWLOR, D.W., CORNIC, G., 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficit in higher plants. **Plant Cell Environ.** 25, 275–294.
- LEIDI, E.O., LOPEZ, J.M., LOPEZ, M., GUTIERREZ, J.C., 1993. Searching for tolerance to water stress in cotton genotypes: photosynthesis, stomatal conductance and transpiration. **Photosynthetica**, 28:383-390.
- LEMCOFF, J.L., GUARNASCHELL, A.B., GARAU, A.M., BASCIALLI, M.E., GHERSA, C.M., 1994. Osmotic adjustment and its use as a selection criterion in *Eucalyptus* seedlings. **Canadian Journal Forest Research** 24:2404-2408.
- LIANG, J., ZHANG, J., WONG, M.H., 1997. How do roots control xylem sap ABA concentration in response to soil drying? **Plant Cell Physiology** 38, 10±16.

LICHTENTHALER, H.K., BURKART, S., SCHLINDER, C., STOBER, F., 1982. Changes in photosynthetic pigments and *in vivo* chlorophyll fluorescence parameters under photoinhibitory growth conditions. **Photosynthetica**. v. 27, p. 343-353.

LIU, C.H., DICKMANN, D.I., 1993. Responses of two hybrid clones to flooding, drought, and nitrogen availability. II. Gás exchange and water relations. **Canadian Journal of Botany** 71:927-938.

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

LUDLOW, M.M.; NG, T.T.; FORD, C.W., 1980. Recovery after water stress of leaf gas exchange in *Panicum maximum* var. *trichoglume*. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.7 p.299-313,

LUTTIGE, U., 1997. **Physiological ecology of tropical plants**. Berlin: Springer. 384p.

MACHADO, E.C., MEDINA, C.L., GOMES, M.M.A., 1999. Teor de água no substrato de crescimento e fotossíntese em laranja “Valença”. **Bragantia**, v.58, p.217-226.

MACHADO, E.C., SCHMIDT, P.T., MEDINA, C. L., RIBEIRO, R.V., 2005. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v.40, n.12, p.1161-1170.

MACHADO-FILHO, J.A.; CAMPOSTRINI, E; YAMANISHI, O.K.; FAGUNDES, G.R. Efeito da umidade do ar nas trocas gasosas em folhas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) cultivado em condições de campo. **Bragantia, Campinas**, v. 65, p.185- 196, 2006.

MANSFIELD, T.A., DAVIES, W.J., 1985. Mechanisms for leaf control of gas exchange. **BioScience**, Washington, v.35, n.3, p.158-164.

MAROCCO, J.P., EDWARDS, G.E., KU, M.S.B., 1999. Photosynthetic acclimation of maize to growth under elevated levels of carbon dioxide. *Planta*. 210: 115-125.

MARTÍNEZ-FERRI, E., MANRIQUE, E., VALLADARES, F., BALAGUER, L., 2004. Winter photoinhibition in the field involves different processes in four co-occurring Mediterranean tree species. **Tree Physiol.**, 24, 981-990.

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

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

MEGDICHE, W., HESSINI, K., GHARBI, F., JALEEL, C.A., KSOURI, R., ABDELLY, C., 2008. Photosynthesis and photosystem 2 efficiency of two salt-adapted *Salicornia maritima* ecotypes. **Photosynthetica**. 46 (3): 410-419.

MELIS, A., 1999. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage in vivo? **Trends in Plant Science**. 4:130-35.

MELO, J.R.V., SOUZA, J., NAKAGAWA, J., SILVA, L.A.M., MORI, E.S. Perspectiva da produção de sementes de piaçava (*Attalea funifera* Mart.) em áreas litorâneas do Estado da Bahia. In: VI Congresso e Exposição Internacional sobre Florestas. Porto Seguro. **Resumos técnicos**. Rio de Janeiro: Instituto Ambiental Biosfera, p.157-159, 2000.

MILBURN, J.A., ZIMMERMANN, M.H., 1977. Preliminary studies on sapflow in *Cocos nucifera* L. I. Water relations and xylem transport. **New Phytol.** 79, 535-541.

MITTLER, R., 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in plant science**. 7(9):405-410.

MIYASHITA, K., TANAKAMARU, S., MAITANI, T., KIMURA, K., 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. **Environ. Exp. Bot.** 53, 205-214.

MOHAMED, G.H.; BINDER, W.D.; GILLES, L., 1995. Chlorophyll fluorescence: a review of its practical forestry applications and instrumentation. **Scandinavian Journal of Forage Research**, v.10, p.383-410.

MORAIS, H.; MARUR, C.J.; CARAMORI, P.H.; RIBEIRO, A.M.A.; GOMES, J.C. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesq. agropec. bras.** Brasília, v. 38, n. 10, 2003. Disponível em: <<http://www.scielo.br/scielo>>. Acesso em: 16 Jun 2007. Pré-publicação.

MORGAN, J.M., 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**. 35:289-319.

MÜLLER, P., LI, X-P, NIYOGI, K.K., 2001. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. **Plant Physiology**. 125:1558-1566.

MURCHIE, E.H., HORTON, P., 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: Chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. **Plant, Cell and Environment**. 20:438-448.

MOREAU, M.S., 1997. **Ocorrência, manejo, produtividade e canais de comercialização da piaçaveira (*Attalea funifera* Mart.) em Ilhéus, Una e Canavieiras** – Bahia. Dissertação de Mestrado, UFBA/Escola de Agronomia, Cruz das Almas (BA), 64p.

NAKAZONO, E.M., COSTA, M.C., FUTATSUGI, K., PAULILO, M.T.S., 2001. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revta brasil. Bot.**, São Paulo, V.24, n.2, p.173-179.

NI, B.; PALLARDY, S.G., 1992. Stomatal and non stomatal limitation to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. **Plant Physiology**, v.99 p.1502-1508.

NIYOGI, K.N., 1999. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. 50:333-59.

NOBEL, P.S., 1991. **Physicochemical and Environmental Plant Physiology**. New York: Academic Press.

NOBLICK, L.R., 1991. The indigenous palms of the State of Bahia, Brasil. Chicago. *Ph.D. Thesis*. University of Illinois. 523p.

NOCTOR, G., FOYER, C.H., 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, 49, 249-279.

NOGUCHI, K., SONOIKE, K., TERASHIMA, I., 1996. Acclimation of respiratory properties of leaves of *Spinacia oleracea* L., a sun species, and of *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don., a shade species, to changes in growth irradiance. **Plant and Cell Physiology**. v. 37, p. 377-384.

OGUCHI, R., HIKOSAKA, K., HIROSE, T., 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy. **Plant, Cell and Environment**. v. 26, p. 505-512.

OLIVEIRA, M.A.J., BOVI, M.L.A., MACHADO, E.C., GOMES, M.M.A., HABERMANN, G., RODRIGUES, J.D., 2002. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. **Sci. Agric.** 59, 59–63.

OSMOND, C.B., 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: BAKER, N.R., BOWYER, J.R. (Eds). Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field. **BIOS Scientific Publishers**, Oxford, pp.1-24.

OSUNKOYA, O.O., ASH, J.E., HOPKINS, M.S., GRAHAN, A., 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. **Journal of Ecology**. v.82 p.149-163.

PAIVA, C.L.; GUIMARÃES, R.J.; SOUZA, C.A.S. Influência de diferentes níveis de sombreamento sobre o crescimento de mudas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 27, n. 1, p. 134-140, 2003.

PASSOS, E.E.M.; PRADO, C.H.B.A.; LEAL, M.L.S., 1999. Condutância estomática, potencial hídrico foliar e emissão de folhas e inflorescências em três genótipos de coqueiro-anão. **Agrotropica**, Ilhéus, v.11, n.3, p.147-152.

PASSOS, C.D., PASSOS, E.E.M., PRADO, C.H.B.A., 2005. Comportamento sazonal do potencial hídrico e das trocas gasosas de quatro variedades de coqueiro-anão. **Rev. Bras. Frutic.**, Jaboticabal - SP, v. 27, n. 2, p. 248-254.

PEARCY, R.W., 2000. Acclimation to sun and shade. In: RAGHAVENDRA, A.S. (Ed.) **Photosynthesis: a comprehensive treatise**. Cambridge: Cambridge University Press. p.250-263.

PEARCY, R.W., 1998. Acclimation to sun, shade. In: RAGHAVENDRA, A.S. **Photosynthesis: a comprehensive treatise**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 250–63.

PEREIRA, M.R.R., KLAR, A.E., SILVA, M.R., SOUZA, R.A., FONSECA, N.R., 2006. Comportamento fisiológico e morfológico de clones de *Eucalyptus urograndis* submetidos a diferentes níveis de água no solo. **Irriga**. Botucatu, v.11, n.4, p. 518-531.

PETIT, C., THOMPSON, J.D., BRETAGNOLLE, F., 1996. Phenotypic plasticity in relation to ploidy level and corn production in the perennial grass *Arrhetherum elatius*. **Canadian Journal of Botany**. v.74, p.1964-1963.

PIMENTEL, C., PEREZ, A. J. C., 2000. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca em genótipos de feijoeiro. **Pesq. Agropec. Bras.** v.35, n.1, p.46-58.

PIRES, M.V., 2008. **Respostas morfo-fisiológicas de espécies ornamentais de *Passiflora* ao sombreamento.** Dissertação. Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, Bahia, Brasil.

POOLE, I., WEYERS, J.D.B., LAWSON, T., RAVEN, J.A., 1996. Variation in stomatal density and index: implications for paleoclimatic reconstructions. **Plant, Cell and Environment.** v. 19, p. 705-712.

POPMA, J., BONGERS, F., 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rainforest tree species to a change in light availability. **Journal of Tropical Ecology.** v. 7, p. 85-97.

POWLES, S. B., 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Annual Review of Plant Physiology,** v. 35, p. 15-44.

PRADO, C.H.B.A, PASSOS, E.E.M., MORAES, J.A.P.V., 2001. Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. **South African Journal of Botany,** v. 67, p.169-176.

QUERO, J.L., VILLAR, R., MARANHÓN, T., ZAMORA, R., 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. **New Phytol.** 170:819–834.

RAJA HARUM, R.M., HARDWICK, K., 1988. The effect of different temperatures and water vapour pressure deficits on photosynthesis and transpiration of cocoa leaves. In: CONFERENCIA INTERNACIONAL DE INVESTIGACION EN CACAO, 10, 1987, Santo Domingo. **Actas.** Lagos: Cocoa Producer's Alliance. p. 211-214.

RAMOS, A., BOVI, M.L.A., FOLEGATTI, M.V., DIOTTO, A.V., 2004. Efeitos da irrigação sobre a produção de palmito da pupunheira. **Horticultura Brasileira.** v.22, p.734-739.

RAMOS, K.M.O., FELFILI, J.M., FAGG, C.W., SOUSA-SILVA, J.C., FRANCO, A.C., 2004. Desenvolvimento inicial e repartição de biomassa de *Amburana cearensis* (Allemao) A.C. Smith, em diferentes condições de sombreamento. **Acta bot. Brás.** v.18 n.2 p.351-358.

RASCHER, U., LIEBIG, M., L'UTTGE, U., 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. **Plant Cell Environ.** 23, 1397–1405.

RENA, A.B.; MAESTRI, M., 2000. Relações hídricas no cafeeiro. **ITEM**, Brasília, v. 48, p. 34-41.

REPELLIN, A., DANIEL, C., ZUILY-FODIL, Y., 1994. Merits of physiological tests for characterizing the performance of different coconut varieties subjected to drought. **Oleagineux**. 49, 155–167.

REPELLIN, A., LAFFRAY, D., DANIEL, C., BRACONNIER, S., ZUILY-FODIL, Y., 1997. Water relations and gas exchange in young coconut palm (*Cocos nucifera* L.) as influenced by water deficit. **Can. J. Bot.** 75, 18–27.

RIBAS, R.F., 2006. **Plasticidade e aclimação fotossintética de espécies arbóreas tropicais**. *Ph.D. Thesis*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

RICKLEFS, R.E., 1996. **A Economia da Natureza**, Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 470p.

ROCHA, A.M.S., 1994. **Estresse hídrico e trocas de CO₂ gasoso e vapor d'água em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) coville**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo. 112p.

ROCHA, A.M.S., MORAES, J.A.P.V., 1997. Influência do estresse hídrico sobre as trocas gasosas em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. **Brazilina Journal of Plant Physiology**. 9, 41-46.

ROÇAS, G., BARROS, C.F., SCARANO, F.R., 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**. v. 11, p. 469-473.

SÁ, D.F., ALMEIDA, H.A., LEÃO, A.C., 1982. Fatores edafoclimáticos seletivos ao zoneamento da cacauicultura no sudeste da Bahia. **Revista Theobroma**. Ilhéus, v.12, p. 169-187.

SARKER, B.C., HARA, M., UEMURA, M., 2005. Proline synthesis, physiological responses and biomass yield of eggplants during and after repetitive soil moisture stress. **Sci. Hortic.** 103, 387–402.

SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D., HEMMINGSEN, E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. **Science**. 148:339–46.

SCHULZE, E.D., HALL, A.E., 1982. Stomatal responses, water loss and CO₂ carbon dioxide assimilation rates of plants in contrasting environments. In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (eds.) **Encyclopedia of plant physiology: physiological plant ecology**, Vol. II. Berlin: Springer-Verlag, 181–230.

SCALON, S.P.Q., MUSSURY, M.R., SCALON FILHO, H., 2002. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**. Viçosa, v.26, p.1-5.

SCHIEFTHALER, U., RUSSEL, A.W., BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R., CRITCHLEY, C., 1999. Photoregulation and photodamage in *Schefflera arboricola* leaves adapted to different light environments. **Australian Journal of Plant Physiology**. 26:485-494.

SCHULZE, E.D., ROBICHAUX, R.H., GRACE, J., RUNDEL, P.W., EHLERINGER, J.R., 1987. Plant water balance. **BioScience**. 37:30-37.

SEIFERMAN-HARMS, D., 1987. The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes. **Physiology Plantarum**, v. 69, p. 561-568.

SILVA, L.F., 1975. Solos e aptidão agrícola. In: **Diagnóstico Sócio-econômico da Região Cacaueira**. V.2, CEPLAC/IICA. 180p.

SILVA, M.M.P., VASQUEZ, H.M., BRESSAN-SMITH, R., SILVA, J.F.C., ERBESDOBLER, E. D., ANDRADE JUNIOR, P.S.C., 2006. Eficiência fotoquímica de gramíneas forrageiras tropicais submetidas à deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.1, p.67-74.

SILVA, W.S., 1993. **Carbon and nitrogen assimilation in cacao (*Theobroma cacao* L.) leaves. Influences of environmental stimuli and abscisic acid.** 246p. Thesis (Doctor Science) – Faculty of Sciences. University of Bristol, Bristol.

SIMS, D.A., PEARCY, R.W., 1991. Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. **Oecologia**, v. 86, p. 447-453.

SMITH, B.G., 1989. The effect of soil water and atmospheric vapour pressure deficit on stomatal behaviour and photosynthesis in the oil palm. **Journal of Experimental Botany**, v.40, n.215, p.647-651.

SINCLAIR, T.R., LUDLOW, M.M., 1986. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. **Aust. J. Plant Physiol.**, 13:319-340.

SOUZA, R.P., MACHADO, E.C., SILVA, J.A.B., LAGOA, A.M.M.A., SILVEIRA, J.A.G., 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. **Environ. Exp. Bot.** 51, 45–56.

STRAUS-DEBENEDETTI, S., BAZZAZ, F.A., 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. *In*: S.S. MULKEY, R.L., CHAZDON, A.P. SMITH. **Tropical forest plant ecophysiology**. (eds.) Chapman Hall, New York, p.162-186.

SUTCLIFFE, J. F., 1980. **As plantas e a água**. São Paulo: Edusp. 67p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E., 2004. **Fisiologia vegetal**. 3.ed. Piracicaba, Artmed. 720p.

TAMBUSSI, E.A., BARTOLI, C.G., GUIAMET, J.J., BELTRANO, J., AARAUS, J.L., 2004. Oxidative stress and photodamage at low temperatures in soybean (*Glycine max* L. Merr.) leaves. **Plant Sci.**, 167, 19-26.

TARDIEU, F., 1994. Growth and functioning of roots and of root systems subjected to soil compaction: towards a system with multiple signaling. **Soil Tillage Research**, v. 30, p. 217-243.

TARDIEU, F.; SIMMONEAU, T., 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 419-432.

TERASHIMA, I., HIKOSAKA, K., 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**. v. 18, p. 1111-1128.

THIAGARAJAN, A., LADA, R., JOY, P., 2007. Compensatory effects of elevated CO₂ concentration on the inhibitory effects of high temperature and irradiance on photosynthetic gas exchange in carrots. **Photosynthetica**. 45 (3): 355-362.

THIELE, A., KRAUSE, G.H., 1994. Xanthophyll cycle and thermal energy dissipation in photosystem II: relation between zeaxanthin formation, energy-dependent fluorescence quenching and photoinhibition. **Journal of Plant Physiology**. 144:324-332.

THIELE, A., KRAUSE, G.H., WINTER, K., 1998. *In situ* study of photoinhibition of photosynthesis and xanthophyll cycle activity in plants growing in natural gaps of the tropical forest. **Australian Journal of Plant Physiology**. 25:189-195.

THOMPSON, W.A., HUANG, L.K., KRIEDEMANN, P.E., 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. **Australian Journal of Plant Physiology**. 19:19-42.

TURNER, N.C., 1986. Crop water deficits: a decade of progress. **Advances in Agronomy**. 39, 1±51.

TYREE, M.T.; HAMMEL, H.T., 1982. The measurement of the turgor pressure and water relation of plants by pressure-bomb technique. **Journal Experimental Botany**. 23:267-282.

TYREE, M.T., SPERRY, J.S., 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. **Plant Physiol**. 88:574-580.

UHL, N.W., DRANSFIELD, J., 1987. **Genera Palmarum**: A classification of palms based on the work of Harold E. Moore Jr. Kansas: Allen Press. 610p.

VALLADARES, F., ARANDA, J.M.C.I., BALAGUER, L., DIZENGREMEL, P., MANRIQUE, E., DREYER, E. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. **Trees** 16:395-403, 2002.

VALLADARES, F., WRIGHT, S.J., LASSO, E., KITAJIMA, K., PEARCY, R.W., 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, v. 81, n. 7, p. 1925-1936.

VINHA S.G.; SILVA L.A.M., 1998. **A piaçaveira da Bahia**. Editus, Ilhéus, BA. 48p.

VOEKS, R.A., 2002. Reproductive ecology of the piassava palm (*Attalea funifera*) of Bahia, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**. Cambridge, University Press. 18:121–136.

VOEKS, R.A., 1988. The Brazilian fiber belt: harvest and management of piassava palm (*Attalea funifera*, Mart). **Adv. Econ. Bot.** n.6, p.254-267.

VOEKS, R.A., 1987. **A biogeography of the piassava fiber palm (*Attalea funifera* Mart.) of Bahia, Brasil.** *Ph.D. Thesis*. Berkeley, Universidade da Califórnia. 288p.

WILD, A., HÖPFNER, M., RUHLE, W., RICHTER, M., 1986. Changes in stoichiometry of photosystem II components as an adaptive response to high-light and low-light conditions during growth. **Zeitschrift Fuer Naturforschung Teil.** v. 41, p. 597-603.

WHITMORE, T.C., 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: SWAINE, M.D. (Ed.) **The ecology of tropical forest tree seedlings.** Paris: UNESCO, p.3-39.

WISE, R.R., OLSON, A.J., SCHRADER, S.M., SHARKEY, T.D., 2004. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown *Pima cotton* plants at high temperature. **Plant, Cell and Environment**, v.27, p.717-724.

ZANELLA, F., SONCELA, R., LIMA, A.L.S., 2006. Formação de mudas de maracujazeiro “amarelo” sob níveis de sombreamento em Ji-Paraná/RO. **Ciência Agrotécnica**, v.30, n.5, p.880-884.

ZHANG, S.; MA, K.; CHEN, L. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. **Environmental and Experimental Botany**, v. 49, p. 121-133, 2003.

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](#)