

CLENILSO SEHNEN MOTA

**CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS DA PALMEIRA MACAÚBA
(*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.) SUBMETIDAS A
DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2011**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

M917c
2011

Mota, Clenilso Sehnem, 1981-

Característica fotossintéticas da palmeira macaúba
(*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.) submetidas a
deficiência hídrica / Clenilso Sehnem Mota. – Viçosa, MG,
2011.

x, 74f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: Adriano Nunes Nesi.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. *Acrocomia aculeata* - Resistência a seca - Modelos
estatísticos. 2. Fotossíntese. 3. Plantas - Relações hídricas.
4. Regulação osmótica. 5. Fluorescência. I. Universidade
Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 584.5

CLENILSO SEHNEN MOTA

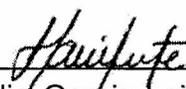
**CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS DA PALMEIRA MACAÚBA
(*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.) SUBMETIDAS A
DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 16 de setembro de 2011.



Prof. Fábio Pinto Gomes
(Coorientador)



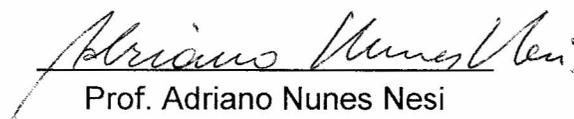
Prof. Helio Garcia Leite



Prof. Francisco de Almeida Lobo



Prof. Wagner Luiz Araújo



Prof. Adriano Nunes Nesi
(Orientador)

Índice

Símbolos e abreviaturas.....	iv
Resumo.....	v
Abstract.....	ix
Introdução	1
Referências.....	9
Capitulo 1: Trocas gasosas foliares em diferentes acessos de macaúba (<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. Ex Mart., Arecaceae) sob deficiência hídrica.....	14
Resumo.....	14
Abstract.....	15
Introdução.....	17
Material e métodos.....	20
Resultados.....	24
Discussão.....	33
Conclusões.....	35
Referências.....	35
Capitulo 2: Respostas fotossintéticas ao déficit hídrico em macaúba (<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart., Arecaceae).....	39
Resumo.....	39
Abstract.....	40
Introdução.....	41
Material e métodos.....	45
Resultados.....	51
Discussão.....	61
Conclusões.....	66
Referências.....	66
Conclusões gerais.....	74

Símbolos e abreviaturas

Símbolo/Abreviatura	Variáveis/Parâmetros (Unidade)
ϕ_{FSII}	Rendimento quântico de conversão de energia fotoquímica do PSII
ϕ_{NO}	Rendimento quântico da dissipação não-regulada de energia não-fotoquímica no PSII
ϕ_{NPQ}	Rendimento quântico de dissipação regulada de energia não-fotoquímica no PSII
Ψ_{am}	Potencial hídrico foliar na antemanhã (MPa)
Ψ_{s}	Potencial osmótico (MPa)
Ψ_{sc}	Potencial osmótico corrigido (MPa)
A	Taxa de assimilação líquida de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
A/C_i	Curva de resposta de A ao incremento de CO_2
AO	Ajustamento osmótico
C_a	Concentração atmosférica de CO_2 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{ar}$)
Caro	Carotenoides (g m^{-2})
CD	Plantas com deficiência hídrica
ChIT	Teor de clorofilas totais (g m^{-2})
C_i	Concentração de CO_2 nos espaços intercelulares ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$)
C_i/C_a	Relação entre C_i e C_a
CV	Coefficiente de variação
DH	Deficiência hídrica
DMS	Diferença mínima significativa
DMSO	Dimetilsulfóxido
E	Taxa de transpiração ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
ERO	Espécies reativas de oxigênio
F	Fluorescência do tecido vegetal sob luz actínica
F_0	Fluorescência mínima após adaptação ao escuro
F_m	Fluorescência máxima após adaptação ao escuro
F_m'	Fluorescência máxima sob luz actínica
FSI	Fotossistema I
FSII	Fotossistema II
F_v/F_m	Eficiência quântica máxima do fotossistema II
g_s	Condutância estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
L_m	Limitação mesófila relativa (%)
L_s	Limitação estomática relativa (%)
NPQ	Dissipação de energia não fotoquímica
PME	Ponto máximo de estresse
PMP	Ponto de murcha permanente
RFA	Radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Rubisco	Ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase
RuBP	Ribulose 1,5-bisfosfato
SD	Plantas sem deficiência hídrica
SR	Ciclo de seca/recuperação
TTE	Taxa aparente de transporte de elétrons
WUE	Eficiência do uso da água (A/E , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
WUEi	Eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)

RESUMO

MOTA, Clenilso Sehnem, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, setembro de 2011. **Características fotossintéticas da palmeira macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.) submetida de deficiência hídrica.** Orientador: Adriano Nunes Nesi. Coorientadores: Fabio Pinto Gomes e Sérgio Yoshimitsu Motoike.

Com o objetivo de avaliar as relações hídricas, os parâmetros fotossintéticos, a capacidade de ajustamento osmótico e de recuperação dos mesmos em plantas jovens de macaúba submetidas à deficiência hídrica, realizaram-se dois experimentos em casa de vegetação. Em ambos, as mudas de macaúba foram recebidas com idade de 10 meses e cultivadas em recipientes contendo 150 L de substrato, com irrigação diária, até idade de 18 e 19 meses, nos experimentos I e II, respectivamente, quando foram iniciados os ciclos de seca/recuperação (SR). O experimento I foi conduzido com o objetivo de avaliar o comportamento de diferentes acessos de macaúba, em resposta a um ciclo SR. As plantas utilizadas no experimento foram obtidas a partir de sementes provenientes dos acessos 43, 55, 57 e 63. Em número de cinco por acesso, as plantas, após a suspensão da irrigação, tiveram as variáveis de potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am}), taxa de assimilação líquida de CO_2 (A) e transpiração (E) avaliadas em períodos de aproximadamente dez dias, até que os acessos apresentassem A próximo de zero. Nesse momento, foi retomada a irrigação, com avaliação das variáveis após seis dias. A regressão ajustada para as variáveis A , E , eficiência no uso da água (WUE) e Ψ_{am} , em cada acesso, foi: $y = \alpha + \beta x + \delta x^2 + \theta e^x$ (equação 1), em que y é a variável A , E , WUE ou Ψ_{am} ; x é o número de dias após a suspensão da irrigação; α é o valor de y no dia da suspensão da irrigação; β é a inclinação da curva após a suspensão da irrigação; δ é o efeito quadrático de x sobre y ; e θ é a intensidade de recuperação de y . A relação entre as variáveis A e E em função de Ψ_{am} , para cada acesso, foi ajustada pela seguinte regressão quadrática: $y = a + bx + cx^2$ (equação 2), em que y é a A ou E , x é o Ψ_{am} e a é y quando Ψ_{am} for igual a zero; b é a inclinação da redução de y em função do decréscimo do Ψ_{am} ; e c , a

convexidade da curva. Em cada variável, os parâmetros α , β e θ da equação 1 e a , b e c da equação 2 foram comparados entre os acessos de macaúba, utilizando o teste de identidade de modelos. O experimento II foi conduzido com o objetivo de avaliar o efeito de ciclos sucessivos de SR sobre os parâmetros fotossintéticos, relações hídricas e ajustamento osmótico. Neste experimento, dez plantas do acesso FL foram submetidas a três ciclos sucessivos de SR e outras dez foram irrigadas normalmente. Cada ciclo consistiu em suspender a irrigação até que a A fosse inferior a 95%, em comparação com as plantas sem deficiência hídrica (SD), retornando à irrigação até que A recuperasse no mínimo 85% em relação às plantas SD. No experimento I, os valores α , β e θ das regressões do Ψ_{am} não diferiram entre os acessos. Já para A e E , os acessos apresentaram diferenças para α : A foi maior nos acessos 57 e 63 em relação ao 43, e E , superior no acesso 57 em relação ao 43 e 55. O WUE foi a única variável a apresentar diferença entre os acessos para θ , em que o 63 foi superior ao 55; todavia, o acesso 55 foi o que apresentou tendência de menor redução de WUE em deficiência hídrica severa. O parâmetro a da equação 2 não apresentou diferença entre os acessos, para A e E . Entretanto, b e c diferiram entre os acessos: o 57 apresentou menor inclinação da queda de A , em relação ao 43 e 63; já para E , o acesso 57 mostrou menor inclinação que o 43. Quanto à convexidade da equação 2, o acesso 57 apresentou menor convexidade em relação ao 43. No acesso 57, a redução de A e E em 50% ocorreu em Ψ_{am} de -1,28 e -1,18 MPa, respectivamente – ambos os Ψ_{am} foram menores em relação aos demais acessos. A redução de A e E em 50% em menor Ψ_{am} no acesso 57, assim como o menor valor de b em relação aos demais acessos, demonstra que ele é mais resistente à deficiência. Já no experimento II, que utilizou sucessivos ciclos SR, as reduções de A , condutância estomática (g_s) e E , acima de 95%, foram obtidas em potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) de -1,9 MPa, sendo o decréscimo de A precedido por g_s e E . Na reidratação, g_s , E e Ψ_{am} não apresentaram diferenças entre as plantas sem e com deficiência hídrica, o que não foi observado com A . A redução de A é linear e proporcional à de Ψ_{am} , e a redução de A em 50% ocorre em Ψ_{am} de -1,1 MPa. g_s possui o mesmo comportamento de A em relação ao Ψ_{am} , porém a redução de g_s em 50% ocorre em Ψ_{am} de -0,8 MPa. O valor máximo de WUE_i ocorre em Ψ_{am}

de -1,5 MPa; para reduções abaixo desse valor, ocorre queda abrupta do WUEi. A limitação mesofílica relativa variou de 91 a 94%, nos pontos máximos do estresse (PME). As plantas SD apresentaram limitação estomática relativa entre 37 e 41%; já nas plantas CD, o incremento de CO₂ não teve efeito sobre A, nos PMEs. A fluorescência mínima adaptada ao escuro (F₀) aumentou, e a eficiência quântica máxima do FSII (F_v/F_m) reduziu em estresse severo, demonstrando assim danos no FSII e não apresentou recuperação após o segundo ciclo. A taxa aparente de transporte de elétrons (TTE) e o rendimento quântico de conversão de energia fotoquímica do FSII (φFSII) mostraram redução em níveis moderados e severos de deficiência hídrica (DH), porém se recuperaram durante os períodos de reidratação. O rendimento quântico de dissipação regulada de energia não fotoquímica no FSII (φNPQ) apresentou aumento durante todo o experimento, exceto na primeira avaliação e durante o período de reidratação do primeiro ciclo. As plantas de macaúba não apresentaram ajustamento osmótico; contudo, houve acúmulo de prolina, com pico nos pontos de máximo estresse. Redução do acúmulo de massa seca das plantas CD foi de 56 e 48% para raízes e parte aérea, respectivamente; a relação raiz/parte aérea não foi influenciada pela deficiência. Os resultados demonstram que o acesso 57 apresentou-se mais tolerante a deficiência hídrica que os acessos 43, 55 e 63. Períodos intermitentes de disponibilidade hídrica podem promover a aclimação da fotossíntese, conforme demonstrado no experimento 2. Ainda no experimento 2 é verificado que as trocas gasosas apresentam recuperação durante o período de reidratação, e que o potencial hídrico foliar de -1,5 MPa parece ser o limite entre um estresse hídrico moderado e severo.

ABSTRACT

MOTA, Clenilso Sehnem, D.Sc. Universidade Federal de Viçosa, September, 2011. **Photosynthetic characteristics of macaúba palm (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.) subjected to water shortage.** Adviser: Adriano Nunes Nesi. Co-Advisers: Fabio Pinto Gomes and Sérgio Yoshimitsu Motoike.

Two experiments were carried out in a greenhouse with the objective to evaluate water relations, photosynthetic parameters, osmotic adjustment capacity and recovery of these characteristics in young macaúba plants submitted to water shortage. In both experiments, macaúba seedlings arrived at the age of 10 months, and they were grown in containers with 150 L of substrate, with daily irrigation until the age of 18 and 19 months, in experiments I and II, respectively, when it was started dry/recovery (DR) cycles. Experiment I was conducted with the objective to evaluate behavior of different macaúba accessions in response to a DR cycle. The plants used in the experiment were seedlings from accessions 43, 55, 57 and 63. Five plants per accession, after suspension of irrigation, and variables of water potential before dawn (Ψ_{am}), CO_2 net assimilation rate (A) and transpiration (E) were evaluated in periods with approximately 10 days until accessions presented A close to zero, and at this moment irrigation was resumed, and variables were evaluated after six days. Linear regression fitted for variables A , E , water use efficiency (WUE) and Ψ_{am} in each accessions, was $y = \alpha + \beta x + \delta x^2 + \theta e^x$ (equation 1), in which y represent variable A , E , WUE or Ψ_{am} , x meaning days after suspension of irrigation, α is y value on the day when irrigation was suspended, β is curve slope after suspension of irrigation, δ is the quadratic effect of x on y and θ meaning y intensity recovery. The relationship between variables A and E in function of Ψ_{am} , for each accession, was fitted by the following quadratic equation, $y = a + bx + cx^2$ (equation 2), in which $y = A$ or E , $x = \Psi_{am}$, and $a = y$ when Ψ_{am} is zero, $b = y$ reduction slope in function of Ψ_{am} decrease and c expresses curve convexity. In each variable, parameters α , β and θ from equation 1 and a , b and c from equation 2 were compared among accessions of macaúba by using the

model identity test. Experiment II were carried out to analyze the effect of successive DR cycles on photosynthetic parameters, water relations and osmotic adjustment. In this experiment, ten plants of FL access were submitted to three DR successive cycles and the other ten were irrigated as usual. Each cycle consisted in suspending irrigation until A was less than 95% regarded to plants without water shortage (SD), resuming irrigation until A recovered at least 85% in relation to SD plants. With the results from experiment I, values of α , β and θ from Ψ_{am} equations did not differ among accessions. But, for A and E , accessions presented differences only for α , in which A was the greatest in accession 57 and 63 in comparison to accession 43, and E was superior in accession 57 in comparison to accessions 43 and 55. WUE was the only variable that present difference among accessions for θ , in which accession 63 was superior to 55, but accession 55 was the one which presented a trend of smaller WUE reduction in severe water shortage. Parameter a from the linear equation did not present difference among accessions, for A and E . However, b and c differed among accessions, in which 57 presented the smallest A fall inclination, in relation to accessions 43 and 63, but for E , accession 57 showed less convexity than accession 43. Regarding regression convexity, accession 57 presented less convexity in relation to accession 43. In accession 57, reduction of A and E by 50% occurred at Ψ_{am} from -1.28 to -1.18 MPa, respectively and both Ψ_{am} were lower than the other accessions. Reduction of 50% in A and E in smaller Ψ_{am} at accession 57 and the lower value of “b” in comparison to the other accessions, demonstrates that it is more resistant to water shortage. In experiment II, which used successive DR cycles, reductions of A , stomatal conductance (g_s) and E above 95% were obtained at water potential before dawn (Ψ_{am}) of -1.9 MPa, and A decreased was preceded by g_s and E . At rehydration, g_s , E and Ψ_{am} did not present differences among plants with and without water shortage, which was not observed with A . A reduction is linear and proportional to decrease of Ψ_{am} , and reduction of A by 50% occurs at Ψ_{am} of -1.1 MPa. g_s shows the same behavior of A in relation to Ψ_{am} , but reduction of g_s by 50% occurs at Ψ_{am} of -0.8 MPa. The maximum value of WUE_i occurs at Ψ_{am} of -1.5 MPa; for reductions below this value, WUE_i falls sharply. Relative mesophyll limitation ranged from 91 to 94% on maximum stress point (MEP). SD plants presented relative stomatal limitation between 37 and 41%;

for CD plants, CO₂ increment did not affect A on MEP. Minimal fluorescence adapted to dark (F₀) increased, and PSII maximum quantum efficiency (F_v/F_m) reduced in severe stress, showing damage to PSII and showed no recovery after the second cycle. Apparent electron transport rate (TTE) and PSII quantum yield of photochemical energy conversion (ϕPSII) showed reduction at moderate and severe levels of water shortage, but they recovered during rehydration periods. Macaúba plants showed no osmotic adjustment, however, there was accumulation of proline, with peak at the points of maximum stress. Reducing the accumulation of plant dry matter CD was 56 and 48% for roots and shoots, respectively, root/shoot was not affected by disability. Access 57 showed more tolerance to water shortage than 43, 55 and 63 access. Intermittent periods of water availability may promote photosynthesis acclimatation as shown in experiment 2. Gas exchange, in experiment 2, show recovery during rehydratation period, and the leaf water potential of -1.5 MPa could be a limit between moderate and severe water stress.

INTRODUÇÃO

A macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart) pertence à família Arecaceae, é uma palmeira oleaginosa com ampla distribuição na América Central e do Sul (Asprey e Robbins, 1953; Amaral, 2007); estende-se desde o norte da Argentina e do Paraguai até o sul do México e Caribe (Belén-Camacho et al., 2005), possuindo a maior distribuição do gênero (Scariot e Lleras, 1995; Motta et al., 2002; Aquino, 2008; Azevedo-Filho et al., 2009). Entretanto, é ausente no Equador e Peru e possui as maiores densidades populacionais na América Central, Paraguai e Brasil (Wandeck e Justos, 1988). No Brasil, é considerada a palmeira de maior distribuição, ocorrendo em todo o território nacional, exceto na região Sul; as maiores densidades populacionais são encontradas nos Estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Ceará (Scariot e Lleras, 1991; Amaral, 2007; Aquino et al., 2008), habitando facilmente áreas de cerrado (Lorenzi e Negrelle, 2006) e campo aberto (Figura 1).



Figura 1 – Alguns locais de ocorrência natural de macaúba (*Acrocomia aculeata*): A – Em pastagem no município de Acaiaca – MG; B – Em área de lavoura no município de Coração de Jesus – MG (Fotos: Mota, C. S. 2011).

O habitat natural da macaúba é caracterizado por áreas de vegetação aberta com alta incidência solar, sendo nativa de savanas, cerrados e florestas abertas de América tropical. São tolerantes a períodos de seca, ocorrendo em

regiões onde as estações de seca e chuva são bem definidas (Lorenzi, 2006; Moura et al., 2008) – situação comum no cerrado (Rodrigues, 2008); também ocorre em regiões de seca mais pronunciada como regiões áridas e semiáridas (Motta et al., 2002; Moura et al., 2008).

A macaúba é uma palmeira nativa das florestas tropicais cujo estipe atinge de 10 a 15 m de altura e 20 a 30 cm de diâmetro. A região dos nós é coberta por acúleos castanho-escuros, pontiagudos, com cerca de 10 cm de comprimento. Frequentemente, o estipe é coberto pelas bases dos pecíolos, que permanecem aderidas a este por muitos anos. As folhas verdes, ordenadas em diferentes planos, dão um aspecto plumoso à copa, são pinadas, com comprimento variando de 4 a 5 m, e apresentam aproximadamente 130 folíolos em cada lado e acúleos na região central (Lorenzi, 1996; Lorenzi e Negrelle, 2006) (Figura 2).

Entre as folhas, destaca-se a espata, de até 2 m comprimento; as inflorescências são amarelas, e os cachos, de tom marrom-amarelado. A inflorescência é do tipo espádice, com 50 a 80 cm de comprimento, pendente, protegida por espata de acúleos castanhos. As flores são de coloração amarelo-clara, unissexuais, e ambos os sexos aparecem numa mesma inflorescência. As flores femininas nascem na base da inflorescência, e as masculinas, no topo. Os frutos são esféricos ou ligeiramente achatados, em forma de drupa globosa, com diâmetro variando de 2,5 a 5,0 cm. O epicarpo rompe-se facilmente quando maduro. O mesocarpo é fibroso, mucilaginoso, podendo ser adocicado, rico em lipídios, de coloração amarela ou esbranquiçada e comestível. O endocarpo é fortemente aderido ao mesocarpo, com parede óssea enegrecida, e a amêndoa, oleaginosa, comestível e revestida de uma fina camada de tegumento. Cada fruto contém, geralmente, uma semente, podendo chegar a três, separadas em locos diferentes; são envolvidas pelo endocarpo duro e escuro, com aproximadamente 3 mm de espessura (Lorenzi e Negrelle, 2006) (Figura 3).

As fases de floração e frutificação possuem grande variação, provavelmente devido a fatores climáticos de cada região (Wandeck et al., 1988). Lorenzi e Negrelle, (2006), estudando a fenologia reprodutiva da macaúba no Estado de Mato Grosso do Sul, observaram que a formação dos frutos ocorre na estação chuvosa e se concentra entre os meses de novembro e fevereiro. Entretanto, no norte de Minas Gerais a floração se concentra de

outubro a novembro (Rodrigues et al., 2008). A fase de desenvolvimento dos frutos inicia-se no final do período chuvoso e início do período de seca. Contudo, é no período de seca que os frutos completam seu desenvolvimento, culminando com a queda deles entre novembro e dezembro (Lorenzi e Negrelle, 2006) (Figura 3).

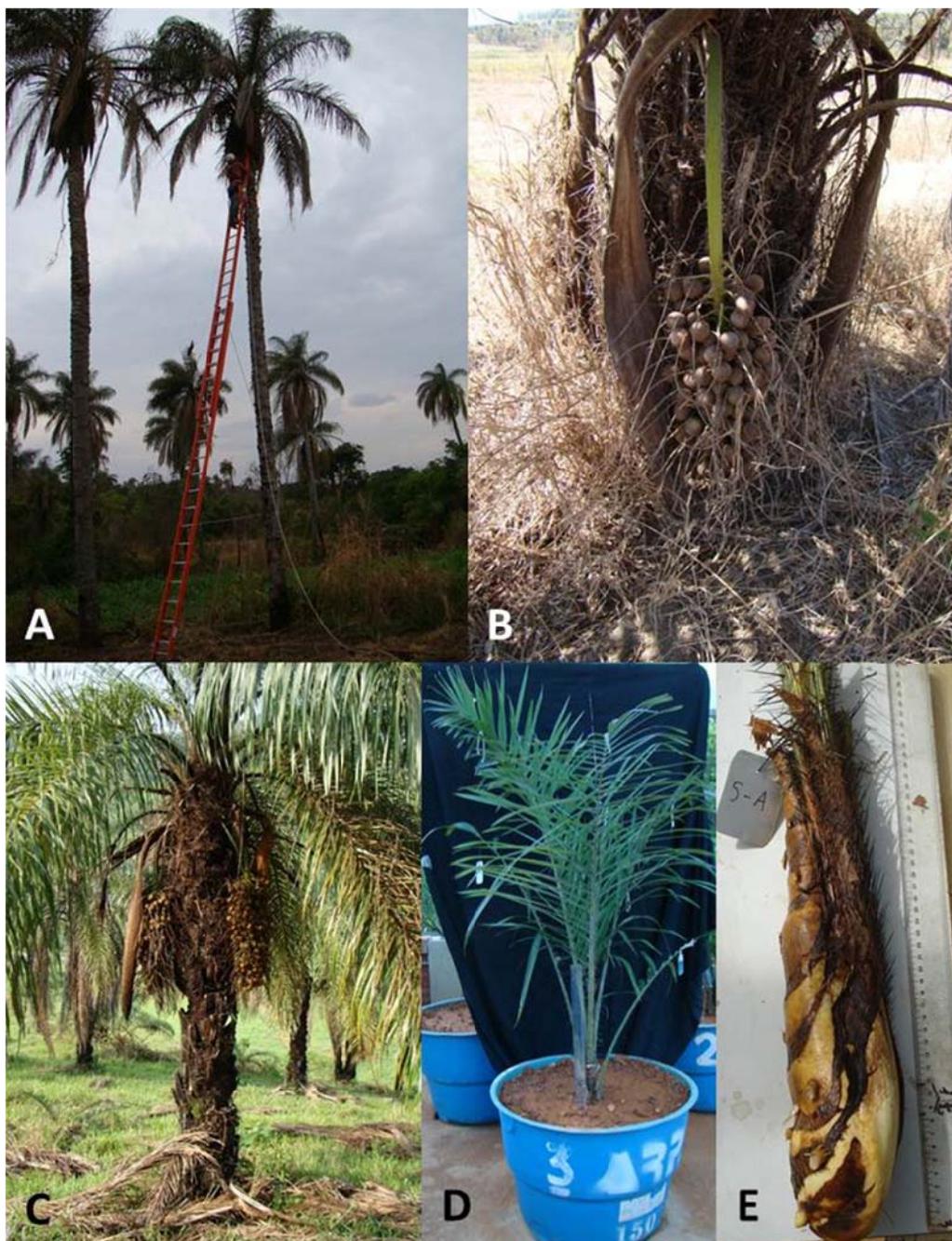


Figura 2 – Detalhes da planta de macaúba (*Acrocomia aculeata*): A, B e C – Contraste entre altura e produtividade; D – Planta de macaúba utilizada nos trabalhos dos capítulos 1 e 2; E – Detalhe do caule (estipe) subterrâneo,

encontrado em plantas jovens de macaúba com até 2 anos de idade; (Fotos: Mota, C. S. 2011).

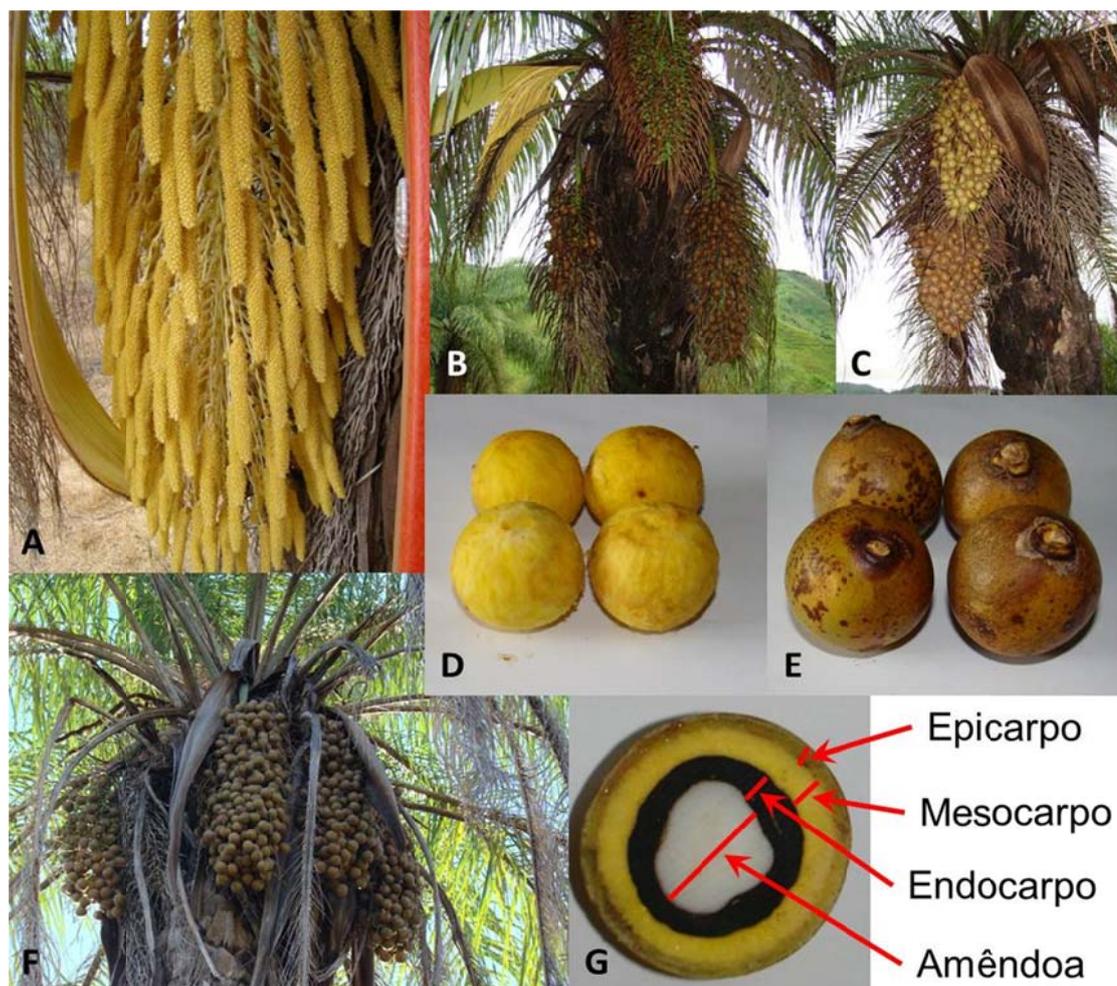


Figura 3 – Detalhes das inflorescências, cachos e frutos de macaúba (*Acrocomia aculeata*): A – Inflorescência; B e C – Planta com cachos de diferentes idades; D – Frutos sem epicarpo, mostrando a coloração amarelada do mesocarpo; E – Frutos com epicarpo; F – Planta com ao menos 4 cachos bem formados; G – Detalhes das partes constituintes do frutos; (Fotos: Mota, C. 2011).

Em observações efetuadas em palmeiras nativas crescendo espontaneamente, constatou-se que uma planta de macaúba pode produzir em média de 70 a 80 kg de frutos por ano. Estimativas de produção em lavouras racionais projetam para a produção de 25.000 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de frutos, o que corresponderia a 6.200 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de óleo, 11.500 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de tortas e outros produtos e 3.000 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de carvão (Wandeck e Justo, 1988).

Pesquisas atuais têm buscado fontes de energias alternativas que visem diminuir a dependência energética do petróleo, assim como reduzir a emissão

de gases causadores do efeito estufa. Essas metas podem ser atingidas, dentre outras alternativas, com o desenvolvimento de tecnologias que visem a produção de biodiesel, as quais possuem como fonte óleos vegetais. Entre as plantas oleaginosas mais indicadas para essa finalidade estão as palmáceas oleíferas, com destaque para a macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.), por ser altamente produtiva e nativa da maioria das regiões do Brasil (Teixeira, 2005) em especial as que possuem alguma deficiência hídrica.

A seca é um fator multidimensional que afeta as plantas em vários níveis de organização, desde células e órgãos até a planta inteira (Lambers et al., 2008). É um fenômeno climático natural, em que a precipitação é menor que o esperado para um determinado período de tempo (Feng e Zhang, 2005). O déficit hídrico causado pela seca (DH) induz diferentes respostas bioquímicas e fisiológicas nas plantas, representando o fator ambiental que mais influencia seu crescimento e produção, em escala mundial (Nemani et al., 2003).

O fechamento estomático é um dos primeiros processos a serem afetados pela deficiência hídrica em plantas, e afetando diretamente a taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) (Chaves et al., 2009). Grande sensibilidade de A em função da deficiência hídrica é observada em palmeiras como pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth; Oliveira et al., 2002), açai (*Euterpe oleracea* Mart.; Calbo et al., 2000), coqueiro-anão (*Cocos nucifera* L.; Gomes et al., 2008), buriti (*Mauritia vinifera* Mart.; Calbo et al., 1997) e dendê (*Elaeis guineenses* Jacq.; Suresh et al., 2010). Um dos primeiros efeitos do comprometimento de A reside na redução da produtividade primária, tendo como resultado a redução do crescimento e o acúmulo de massa seca (Chaves et al., 2009).

O comprometimento do crescimento associado com a redução da produtividade primária é seguido pela redução da produção de inflorescências, frutos e sementes (Chaves et al., 2009). Em coqueiro, períodos de seca são críticos durante o desenvolvimento dos frutos, reduzindo o seu tamanho final e diminuindo a produção de copra, que é, mundialmente, o principal produto econômico extraído e utilizado do coco (Repellin et al., 1997; Castro et al., 2008). Reduções do crescimento e produção de matéria seca em coqueiro-anão sob deficiência hídrica também foram observadas por Gomes et al. (2008, 2010). Em dendê, DH provoca aborto de inflorescências e redução do menor número de cachos. Entretanto, não está claro se essas respostas são um resultado direto da redução da oferta de carboidratos da fotossíntese

durante a seca, ou uma consequência de alterações no balanço de fitormônios (Corley e Tinker, 2003).

Além da redução em A , em função da deficiência hídrica, outros parâmetros de trocas gasosas também são reduzidos em palmáceas, como condutância estomática (g_s) e transpiração (E) (Calbo et al., 1997, 2000; Repellin et al., 1997; Oliveira et al., 2002; Suresh et al., 2010; Gomes et al., 2008). O fechamento estomático é muitas vezes considerado uma resposta fisiológica antecipada ao DH, que resulta em diminuição da A , através da limitação da disponibilidade de CO_2 no mesófilo (Repellin et al., 1994, 1997; Cornic, 2000). No entanto, há evidências de que, à medida que o DH aumenta os processos da fotossíntese no mesófilo, como a atividade da ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP) carboxilase/oxigenase (Rubisco), a regeneração da RuBP, o fornecimento de ATP e a eficiência de captura de luz nos fotossistemas são prejudicados (Flexas e Medrano, 2002; Lawlor, 2002; Chaves e Oliveira, 2004; Grassi e Magnani, 2005). Baker e Rosenqvist (2004) observaram que as limitações impostas pela redução de g_s a A são normalmente acompanhadas pela redução da relação entre a concentração intercelular e a atmosférica de CO_2 (C_i/C_a), sugerindo que o aparato fotossintético não foi afetado – apenas C_i foi reduzido. Contudo, em DH mais severo a relação C_i/C_a pode aumentar, indicando que, além da limitação estomática, o DH está limitando A em outros níveis fisiológicos e bioquímicos (Pessaraki, 2004; Chaves e Oliveira, 2004).

Danos ao fotossistema II (FSII) são relatados em condições de DH (Baker e Rosenqvist, 2004), bem como alterações no uso e dissipação da energia absorvida (Lauriano et al., 1997; Zhou et al., 2007). O aproveitamento energético representado pela eficiência quântica máxima do fotossistema II (FS II) (F_v/F_m) e o rendimento quântico de conversão de energia fotoquímica do FSII (ϕ FSII) são afetados, principalmente o ϕ FSII, sob DH (Thomas e Turner, 2001; Naumann et al., 2007; Savitch et al., 2009). Sob condições de estresse, a diminuição da A pode levar à redução de ϕ FSII e, conseqüentemente, a energia absorvida que seria utilizada para A será dissipada, pelo aumento da emissão de fluorescência da clorofila a e na forma de calor, representado principalmente pelo coeficiente de dissipação não fotoquímica (NPQ) (Papageorgiou e Govindjee, 2004; Calatayud et al., 2006). Todavia, os drenos secundários de elétrons (ciclo água-água e a fotorrespiração) em condições de DH moderado

podem manter a taxa de transporte de elétrons (TTE) e ϕ FSII (Noctor et al., 2002; Ort e Baker, 2002).

As respostas bioquímicas a DH podem incluir, entre outros, o aumento de poder redutor na cadeia de transporte de elétrons, que, após a redução do CO₂ intercelular em resposta à seca, leva à transferência de elétrons ao O₂ no FSI – a reação de Mehler (Ciclo água-água). Isso pode acarretar a geração de espécies reativas de oxigênio (ERO), como radical superóxido, peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e radical hidroxila, que podem levar à fotoxidação, caso as plantas não sejam eficazes na eliminação dessas EROs (Noctor et al., 2002; Chaves et al., 2004).

A capacidade das plantas de recuperarem A após uma reidratação é de fundamental importância, tanto quanto a capacidade de evitar e/ou suportar um estresse hídrico, e ditará a resistência das plantas à seca, além de impedir decréscimos na produtividade da cultura (Chaves et al., 2009; Pinheiro e Chaves, 2011). Essa recuperação após um estresse severo é dividida em dois estádios: o primeiro ocorre em um período de horas ou dias após a reirrigação e constitui-se em a folha recuperar a turgescência e a reabertura dos estômatos; e o segundo tem duração de vários dias e requer a síntese de novas proteínas fotossintéticas, uma vez que está ligada a danos na maquinaria fotossintética (Kirschbaum, 1988). A intensidade do estresse anterior e/ou a duração são fatores cruciais que afetam tanto a velocidade quanto a extensão da recuperação da fotossíntese (Miyashita et al., 2005).

A análise do comportamento inicial de resposta à deficiência hídrica, bem como da recuperação após a reirrigação, de diferentes componentes fotossintéticos é de grande importância para o entendimento dos processos fisiológicos que ocorrem durante um ciclo de seca/recuperação das plantas. Ademais, a compreensão desses processos é importante para o desenvolvimento de programas de irrigação e precisão das previsões de produtividade a partir de dados climáticos (Flexas et al., 2006), além de fornecer suporte fisiológico para a indicação de cultivares para diferentes condições edafoclimáticas.

Frequentemente, os experimentos com seca são conduzidos em pequenos vasos (restrição ao crescimento radicular), impondo-se déficits hídricos de maneira relativamente rápida, não permitindo que as plantas se aclimatem à seca e, portanto, dificultando sobretudo a extrapolação de dados

experimentais para condições reais de campo. Além disso, muito poucos estudos têm avaliado a fase de recuperação após o déficit hídrico, um período que pode ser de grande importância para se avaliar a real capacidade de aclimação, uma vez que muitos dos danos metabólicos às plantas são manifestados exatamente nessa fase. Portanto, a intermitência da disponibilidade hídrica no solo, devido às constantes perdas e reposições de água causada pela evapotranspiração e chuvas (e/ou irrigação), respectivamente, é de grande importância e muitas vezes ignorada em estudos sobre resistência e aclimação à seca. A simulação de períodos intermitentes de disponibilidade hídrica no solo pode ser obtida a partir de sucessivos ciclos de seca/recuperação; com o uso de grandes volumes de solo em casa de vegetação, é possível aproximar-se das condições de campo.

Assim, este trabalho objetivou: comparar acessos de macaúba, em resposta a um ciclo de seca/recuperação (SR), utilizando às variáveis de potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}), A , E e WUE ; e avaliar o impacto (e a posterior recuperação) de três ciclos repetitivos de SR sobre as relações hídricas, ajustamento osmótico, trocas gasosas, parâmetros de fluorescência da clorofila a e acúmulo de matéria seca, em plantas jovens de macaúba.

Referências

- Asprey, G. F.; Robbins, R. G. (1953) The vegetation of Jamaica. **Ecological Monographs**, 23: 359-412.
- Amaral, F. P. (2007) **Estudo das características físico-químicas dos óleos da amêndoa e polpa da macaúba (*Acrocomia Aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart)**. Botucatu, 2007, 52p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- Aquino, F. G.; Silva, M. R.; Ratter, J. A.; Ribeiro, J. F.; Vilela, M. F.; Oliveira, M. C. Distribuição geográfica das espécies *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. e *Caryocar Brasilenese* Cambess. No bioma Cerrado. In. **Simpósio nacional de cerrado**. 9, Brasília, 2008. Anais... Planaltina: EMBRAPA, CPAC. p. 1-6.
- Azevedo-Filho, J. A.; Berton, L. H. C.; Colombo, A. A.; Coelho, R. M. (2009) Biometria de frutos de macaúba coletados nos Estados de São Paulo e Minas Gerais. In. **Congresso Brasileiro de Plantas Oleaginosas, Óleos, Gorduras e Biodiesel**. 6, Montes Claros, 2009. Anais... Lavras: UFLA, p.1616-1622.
- Baker, N. R.; Rosenqvist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, 55: 1607-1621.
- Belén-Camacho, D. R.; López, I.; Garcia, D.; González, M.; Moreno-Alvarez, M. J.; Medina, C. (2005) Evolución físico-química de la semilla y aceite de corozo (*Acrocomia aculeata* Jacq.). **Grasas y Aceites**, 56: 311-316.
- Calatayud, A.; Roca, D.; Martinez, P.F. (2006) Spatial-temporal variations in rose leavesz iunder water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. **Plant Physiology and Biochemistry**, 44: 564-573.
- 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. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 9: 117-123.

- Calbo, M. E. R.; Moraes, J. A. P. V.; (2000) Efeitos da deficiência hídrica em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica**, 23: 225-230.
- Castro, P. R. C.; Kluge, R. A.; Sestari, I. (2008) **Manual de fisiologia vegetal: fisiologia de cultivos**. Ceres, Piracicaba, Brasil, 864p.
- Chaves, M. M.; Flexas, J.; Pinheiro, C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, 103: 551-560.
- Chaves, M. M.; Oliveira, M. M. (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, 55, 2365-2384.
- Corley, R. H. V.; Tinker, P. B. (2003) **The Oil Palm**. Blackwell, Oxford, UK, 562p.
- Cornic, G. (2000) Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Science**, 5: 187-188.
- Feng, L. H.; Zhang, X. C. (2005) Quantitative expression on drought magnitude and disaster intensity. **Natural Hazards and Earth System Sciences**, 5: 495-498.
- Flexas, J.; Bota, J.; Galmés, J.; Medrano, H.; Ribas-Carbó, M. (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, 127: 343-352.
- Flexas, J.; Medrano, H.; (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, 89: 183-189.
- 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.; Oliva, M. A.; Mielke, M. S.; Almeida, A-A. F.; Aquino, L. (2010) Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leave of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. **Scientia Horticulturae**, 126: 379-384.

- 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 and Environment**, 28: 834-849.
- Kirschbaum, M. U. F. (1988) Recovery of photosynthesis from water stress in *Eucalyptus pauciflora* – a process in two stages. **Plant, Cell and Environment**, 11: 685-694.
- Lambers, H.; Chapin, F. S.; Pons, T. L. (2008) **Plant Physiological Ecology**. Springer, New York, USA, 604p.
- Lauriano, J. A.; Camos, P. S.; Ramalho, J. C.; Lidon, F. C.; Guedes, M.E.; Céu Matos, M. (1997) Partial decline of *Arachis hypogaea* L. photosynthesis triggered by drought stress. **Photosynthetica**, 33: 81-90.
- Lawlor, D. W. (2002) Limitation to photosynthesis in water stressed leaves: stomata versus metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, 89: 871-885.
- Lorenzi, G. M. A. C. (2006) **Acrocomia aculeata (Jacq. Lodd. ex Mart. – Arecaceae: Bases para o extrativismo sustentável**. Curitiba, 2006, 156p. Tese (Doutorado em Agronomia) Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Lorenzi, G. M. A. C.; Negrelle, R. R. B. (2006) **Acrocomia aculeata (Jacq.) Lodd. ex Mart.: Aspectos ecológicos, usos e potencialidades**. Disponível em:
<<http://ojs.c3sl.ufpr.br/ojs2/index.php/academica/article/viewFile/9021/6314>>. Acessado em: 25/12/2010.
- Lorenzi, H. (1996) **Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas**. Editora Plantarum. São Paulo, Brazil. 303p.
- Mansour, M. M. F. (1998) Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. **Plant Physiology Biochemistry**, 36: 767-772.
- Miyashita, K.; Tanakamaru, S.; Maitani, T.; Kimura, K. (2005) Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, 53: 205-214.
- Motta, P. E. F.; Curi, N.; Oliveira-Filho, A. T.; Gomes, J. B. V. (2002) Ocorrência da macaúba em Minas Gerais: relação com atributos climáticos, pedológicos e vegetacionais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 37: 1023-1031.

- Moura, E. F.; Ventrella, M. C.; Motoike, S. Y.; Sá Junior, A. Q.; Carvalho, M.; Manfio, C. E. (2008) Histological study of somatic embryogenesis induction on zygotic embryos of macaw palm (*Acrocomia Aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Martius). **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, 95: 175-184.
- Naumann, J. C.; Young, D. R.; Anderson, J. E. (2007) Linking leaf chlorophyll fluorescence properties to physiological responses for detection of salt and drought stress in coastal plant species. **Physiologia Plantarum**, 131: 422-433.
- Nemani, R. R.; Keeling, C. D.; Hashimoto, H.; Jolly, W. M.; Piper, S. C.; Tucker, C. J.; Myneni, R. B.; Running, S. W. (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. **Science**, 300: 1560-1563.
- Noctor, G.; Veljovic-Jovanovic, S.; Driscoll, S.; Novitskaya, L.; Foyer, C. (2002) Drought and oxidative load in the leaves of C3 plants: a predominant role for photorespiration? **Annals of Botany**, 89: 841-850.
- 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. **Scientia Agricola**, 59: 59-63.
- Ort, D. R.; Baker, N. R. (2002) A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? **Current Opinion in Plant Biology**, 5: 193-198.
- Papageorgiou, G. C.; Govindjee. (2004) **Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis**. Springer, 2004, 818p.
- Pessarakli, M. (2004) **Handbook of Photosynthesis**. CRC Press, 928p.
- Pineiro, C.; Chaves, M. M. (2011) Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, 62: 869-882.
- 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. **Canadian Journal of Botany**, 75: 18-27.

- Rodrigues, P. M. S.; Nunes, Y, R. F.; Borges, G. R. A.; Rodrigues, D. A.; Veloso, M. D. M. (2008) Fenologia reprodutiva e vegetativa da *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae). In: **Simpósio Nacional de Cerrado**. 9, Brasília, 2008. Anais... Planaltina: EMBRAPA, CPAC. p. 1-6.
- Savitch, L. V.; Ivanov, A. G.; Gudynaite-Savitch, L.; Huner, N. P. A.; Simmond, J. (2009) Effects of low temperature stress on excitation energy partitioning and photoprotection in *Zea mays*. **Functional Plant Biology**, 36: 37-49.
- Scariot, A.; Lleras, E. (1991) Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. **Biotropica**, 23: 12-22.
- Scariot, A.; Lleras, E. (1995) Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: Patterns and consequences. **Biotropica**, 27: 168-173.
- Suresh, K.; Nagamani, C.; Ramachandrudu, K. Mathur, R. K. (2010) Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, 48: 430-436.
- Teixeira, L. C. (2005) Potencialidades de oleaginosas para produção de biodiesel. **Informe Agropecuário** 26, 18-27.
- Thomas, D. S.; Turner, D. W. (2001) Banana (*Musa* sp.) leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to soil drought, shading and lamina folding. **Scientia Horticulturae**, 90: 93-108.
- Wandeck, F. A.; Justo, P. G. (1988) A macaúba, fonte energética e insumo industrial: sua significação econômica no Brasil. In: **Simpósio sobre o cerrado e savanas**, 6. 1988, Brasília. Anais... Planaltina: EMBRAPA, CPAC. p. 541-577.
- Zhou, Y.; Lam, H. M.; Zhang, J. (2007) Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in Rice. **Journal of Experimental Botany**, 58: 1207-1217.

CAPÍTULO 1

Comportamento das trocas gasosas e potencial hídrico foliar em quatro acessos de macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart., Arecaceae), submetidos a suspensão de irrigação e posterior recuperação

Resumo

O objetivo deste trabalho foi comparar o comportamento do potencial hídrico e das trocas gasosas foliares em quatro acessos de macaúba em resposta a um ciclo de seca/recuperação (SR). O experimento para avaliar as diferentes respostas entre os acessos foi conduzido em casa de vegetação, com mudas originadas a partir de sementes provenientes dos acessos 43, 55, 57 e 63, coletados nas cidades de Belo Horizonte, Abaeté, Cedro de Abaeté e Três Marias, respectivamente, todas localizadas na região central do Estado de Minas Gerais. As mudas de macaúba foram recebidas com idade de 10 meses e cultivadas até os 18 meses em recipientes contendo 150 L de substrato composto de solo, areia e esterco bovino (3:1:1), com irrigação diária. As plantas, em número de cinco por acesso, com idade de 18 meses tiveram a irrigação suspensa, e as variáveis de Ψ_{am} , A e E foram avaliadas em períodos de aproximadamente 10 dias, até que os acessos apresentassem A próximo de zero; nesse momento, foi retomada a irrigação, com a avaliação das variáveis após seis dias. A regressão linear ajustada para as variáveis A , E , WUE e Ψ_{am} , em cada acesso, foi: $y = \alpha + \beta x + \delta x^2 + \theta e^x$ (equação 1), em que y é a variável A , E , WUE ou Ψ_{am} ; x , dias após a suspensão da irrigação; α , y no dia da suspensão da irrigação; β , inclinação da curva após a suspensão da irrigação; δ , efeito quadrático de x sobre y ; e θ , intensidade de recuperação de y . A relação entre as variáveis A e E em função de Ψ_{am} , para cada acesso, foi ajustada pela seguinte regressão quadrática: $y_1 = a + bx + cx^2$ (equação 2), em que y_1 é a A ou E , x é o Ψ_{am} e a é y_1 quando Ψ_{am} for igual a zero; b , é a taxa da redução de y_1 em função do decréscimo do Ψ_{am} ; e c , a convexidade da curva. Em cada variável, os parâmetros α , β e θ da equação 1 e a , b e c da equação 2 foram

comparados entre os acessos de macaúba, utilizando um teste de identidade de modelos. Os valores α , β e θ das regressões do Ψ_{am} não diferiram entre os acessos. Já para A e E , somente o parâmetro α apresentou diferença entre os acessos: para A foi maior nos acessos 57 e 63 em relação ao 43 e já para E foi superior no acesso 57 em relação ao 43 e 55. Isso mostra que os acessos não possuem diferenças para o comportamento de A e E , após a suspensão da irrigação e durante a recuperação, dos mesmos. O WUE foi a única variável a mostrar diferença entre os acessos para θ , sendo o 63 superior ao 55 – este último foi o que apresentou tendência de menor redução de WUE em deficiência hídrica severa. O parâmetro a da equação linear não apresentou diferenças entre os acessos, para A e E . Entretanto, b e c diferiram entre os acessos: o acesso 57 apresentou menor inclinação da queda de A em relação ao 43 e 63; já para E , o acesso 57 mostrou menor inclinação que o 43. Quanto à convexidade da curva, o acesso 57 apresentou menor convexidade em relação ao 43, para A e E . No acesso 57, a redução de A e E em 50% ocorreu em Ψ_{am} de -1,28 e -1,18 MPa, respectivamente, e ambos os Ψ_{am} foram menores em relação aos demais acessos. A redução de A e E em 50% em menor Ψ_{am} no acesso 57, assim como menor valor de b em relação aos demais acessos, demonstra que ele é mais resistente à deficiência hídrica. O acesso 57 apresentou-se superior aos demais, por ter maior A em condições normais de irrigação e por maior Ψ_{am} quando A foi reduzida em 50%.

Abstract

The objective of this work was to compare hydric potential and gas exchange of four accession of macaúba in response to a dry/recovery cycle (DR). The experiment to evaluate the different responses among accessions was conducted in a greenhouse, with seedling from seeds from accessions 43, 55, 57 and 63 collected in Belo Horizonte, Abaeté, Cedro de Abaeté and Três Marias, respectively, all of them located in the central region of Minas Gerais state. Macaúba seedlings were at 10 months of age and they were cultivated until the age of 18 months in containers with 150 L of substrate composed of soil, sand and bovine manure (3:1:1), with daily irrigation. Five plants per accession, at 18 months of age had their irrigation suspense, and variables

Ψ_{am} , A and E were evaluated in periods with approximately 10 days each, until accessions presented A close to zero, and at this moment irrigation was restarted, and variables were evaluated after six days. Linear regression fitted for variables A , E , WUE and Ψ_{am} in each accessions, was $y = \alpha + \beta x + \delta x^2 + \theta e^x$ (equation 1), in which $y =$ variable A , E , WUE or Ψ_{am} , $x =$ days after suspension of irrigation, $\alpha = y$ on the day when irrigation was suspended, $\beta =$ curve slope after suspension of irrigation, $\delta =$ the quadratic effect of x on y and $\theta = y$ intensity recovery. The relationship between variables A and E in function of Ψ_{am} , for each accession, was fitted by the following quadratic equation, $y = a + bx + cx^2$ (equation 2), in which $y = A$ or E , $x = \Psi_{am}$, and $a = y$ when Ψ_{am} is zero, $b = y$ reduction rate in function of Ψ_{am} decrease and c expresses curve convexity. In each variable, parameters α , β and θ from equation 1 and a , b and c from equation 2 were compared among accessions of macaúba by using a model identity test. Values of α , β and θ from Ψ_{am} equations did not differ among accessions. But, for A and E , only α presented difference among accessions, in which A was the greatest in accession 57 and 63 than accession 43, and while E was superior in accession 57 than accessions 43 and 55. These results show that accessions do not have differences for behavior A and E after suspension of irrigation and during recovery of these characteristics. WUE was the only variable that showed difference among accession for θ , in which only accession 63 was superior to 55, and accession 55 was the one which presented a trend of smaller WUE reduction in severe water shortage. Parameter a from the linear equation did not present differences among accessions, for A and E . However, b and c differed among accessions, in which 57 presented the smallest A fall inclination, in relation to accessions 43 and 63, but for E , accession 57 showed smaller inclination than accession 43. Regarding curve convexity, accession 57 presented less convexity in relation to accession 43, for A and E . In accession 57, reduction of A and E by 50% occurred in Ψ_{am} from -1.28 to -1.18 MPa, respectively and both Ψ_{am} were lower in comparison to the other accessions. Reduction of 50% in A and E in smaller Ψ_{am} at accession 57 and the lower value of b in comparison to the other accessions, demonstrates that it is more resistant to water shortage. Accession 57 showed better than 43 and 63 to present highest A under normal irrigation and to have greater Ψ_{am} when A was reduced to 50%.

1 – Introdução

Pesquisas atuais têm buscado fontes de energias alternativas para diminuir a dependência energética do petróleo, assim como reduzir a emissão de gases causadores do efeito estufa. Essas metas podem ser atingidas com o desenvolvimento de tecnologias que visem à produção de biodiesel, as quais tenham como fonte óleos vegetais. Entre as plantas oleaginosas mais indicadas para essa finalidade estão as palmeiras oleíferas, com destaque para a macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.), por ser altamente produtiva e nativa da maioria das regiões do Brasil (Teixeira, 2005).

A macaúba pertence à família Arecaceae, com ampla distribuição na América Central e do Sul (Asprey e Robbins, 1953), sendo facilmente encontrada em áreas de Cerrado (Lorenzi, 2006). Seu habitat é caracterizado por áreas de vegetação aberta com alta incidência solar, sendo nativa de savanas, cerrados e florestas abertas de América Tropical. São tolerantes a períodos de seca, ocorrendo em regiões onde as estações de seca e chuva são bem definidas (Lorenzi, 2006; Moura et al., 2008), situação comum no cerrado (Rodrigues et al., 2008); também ocorre em regiões de seca mais pronunciada, com regiões áridas e semiáridas (Motta et al., 2002; Moura et al., 2008).

Em observações efetuadas em palmeiras nativas de ocorrência espontânea, sem tratamentos culturais, constatou-se que uma planta pode produzir em média de 70 a 80 kg de frutos por ano. Estimativas de produção em lavouras racionais projetam uma produção de 25.000 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de frutos, o que corresponderia a 6.200 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de óleo, 11.500 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de tortas e outros produtos e 3.000 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de carvão (Wandeck e Justos, 1988).

A seca é um estresse multidimensional que afeta as plantas em vários níveis de organização, desde células e órgãos até a planta inteira (Lambers et al., 2008). É um fenômeno climático natural, em que a precipitação é menor que o esperado para um determinado período de tempo (Feng e Zhang, 2005). O estresse hídrico sobre a forma de ausência de água, induz diferentes respostas bioquímicas e fisiológicas nas plantas, representando o fator

ambiental que mais influencia seu crescimento e a produção mundial (Nemani et al., 2003).

A taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*) é um dos primeiros processos a serem afetados pela deficiência hídrica em plantas (Chaves et al., 2009). Grande sensibilidade de *A* em função da deficiência hídrica é observada em palmeiras, como pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth; Oliveira et al., 2002), açai (*Euterpe oleracea* Mart.; Calbo et al., 2000), coqueiro-anão (*Cocos nucifera* L.; Gomes et al., 2008), buriti (*Mauritia vinifera* Mart.; Calbo et al., 1997) e dendê (*Elaeis guineenses* Jacq.; Suresh et al., 2010). Um dos primeiros efeitos do comprometimento de *A* é a redução da produtividade primária, tendo como resultado a redução do crescimento e o acúmulo de massa seca (Anyia e Herzog, 2004; Chaves et al., 2009). Além do comprometimento de *A* em função da deficiência hídrica, outros parâmetros de trocas gasosas também são reduzidos em palmeiras, como condutância estomática (*g_s*) e transpiração (*E*) (Calbo et al., 1997, 2000; Repellin et al., 1997; Oliveira et al., 2002; Gomes et al., 2008).

Segundo Suresh et al. (2010), a deficiência hídrica não alterou de forma irreversível as trocas gasosas em mudas de dendê, pois estas exibem recuperação total após a reidratação. Um aumento rápido da fotossíntese, em resposta à reidratação, indica que a base dos mecanismos bioquímicos e fotoquímicos não foi afetada pela deficiência hídrica, levando à conclusão de que as reduções em *A* são o resultado do fechamento dos estômatos (Calbo et al., 2000; Cornic, 2000). A recuperação de *A* após um estresse severo é dividida em dois estádios: o primeiro ocorre em um período de horas ou dias após a reirrigação e constitui-se em a folha recuperar a turgescência e a reabertura dos estômatos; o segundo tem duração de vários dias e requer a síntese de novas proteínas fotossintéticas, uma vez que ela está ligada a danos na maquinaria fotossintética (Kirschbaum, 1988). A intensidade do estresse anterior e/ou a duração são fatores cruciais que afetam tanto a velocidade quanto a extensão da recuperação da fotossíntese (Miyashita et al., 2005).

A capacidade das plantas de recuperarem *A* após uma reidratação é de fundamental importância quanto à capacidade de evitar e/ou suportar uma seca e ditará a resistência delas a essa, além de impedir decréscimos na produtividade da cultura (Chaves et al., 2009; Pinheiro e Chaves, 2011). A

análise da recuperação de diferentes componentes fotossintéticos após a reirrigação a partir de diferentes intensidades de estresse hídrico é de grande importância para o entendimento dos processos fisiológicos que ocorrem durante a reidratação das plantas.

A análise do comportamento inicial de resposta à deficiência hídrica, bem como da recuperação após a reirrigação, de diferentes componentes fotossintéticos é de grande importância para o entendimento dos processos fisiológicos que ocorrem durante um ciclo de seca recuperação das plantas. Além disso, a compreensão desses processos é importante para o desenvolvimento de programas de irrigação e precisão das previsões de produtividade a partir de dados climáticos (Flexas et al., 2006), além de fornecer suporte fisiológico para indicação de cultivares para diferentes condições edafoclimáticas.

A colheita da macaúba é realizada de forma extrativista, em maciços de ocorrência natural, uma vez que não há plantio comercial em plena produção. Sendo assim de grande interesse dos setores produtivo e industrial o estabelecimento plantios comerciais aliados à busca por lançamentos de cultivares adaptadas a diferentes regiões edafoclimáticas do território brasileiro. Uma abordagem ecofisiológica é de suma importância para o conhecimento da adaptação dos cultivares. Frequentemente, os experimentos com seca são conduzidos em pequenos vasos (restrição ao crescimento radicular), impondo-se déficits hídricos de maneira relativamente rápida, não permitindo que as plantas se aclimatem à seca, o que dificulta sobretudo a extrapolação de dados experimentais para condições reais de campo.

A hipótese desse trabalho foi a de que acessos de macaúba possuem diferença de comportamento no potencial hídrico foliar e trocas gasosas, durante a suspensão da irrigação e na posterior reirrigação. Assim, o objetivo deste trabalho foi comparar acessos de macaúba, em resposta a um ciclo de seca/recuperação (SR), utilizando parâmetros de regressões lineares ajustadas às variáveis analisadas de potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}), *A*, *E* e *WUE*.

2 – Material e métodos

As sementes dos acessos de macaúba foram coletadas em plantas adultas, saudáveis e em plena produção, com altura variando de 7 a 12 m. As sementes foram germinadas e cultivadas até a idade de 10 meses, quando foram doadas pela empresa Acrotech Sementes e Reflorestamento Ltda., localizada no município de Viçosa-MG. As mudas recebidas são procedentes da região central do Estado de Minas Gerais. A identificação dos locais de coleta das sementes é mostrada na Tabela 1. Meios irmãos dos acessos utilizados nesse experimento fazem parte do Banco de Germoplasma de Macaúba da Universidade Federal de Viçosa. Ao serem recebidas, as mudas de macaúba foram transferidas para vasos com formato cônico e capacidade de 150 L, com diâmetro superior, inferior e altura de 0,7, 0,5 e 0,5 m, respectivamente, preenchidos com substratos contendo uma mistura de solo, areia e esterco bovino (3:1:1), onde foram cultivadas por um período de oito meses. A correção da fertilidade do solo e a adubação de manutenção foram feitas segundo Motoike et al. (2010).

O experimento foi conduzido em casa de vegetação na Unidade de Crescimento de Plantas da Universidade Federal de Viçosa (20°45'S, 42°52'W). As plantas foram irrigadas diariamente, para manter o teor de água no solo próximo à capacidade de campo (-9 kPa). Para determinação do potencial mátrico do substrato, foram coletadas amostras do substrato na profundidade de 0,4 m, e quantificada a umidade gravimétrica, com secagem a 105°C até massa constante, a umidade gravimétrica foi convertida a potencial mátrico, através da curva característica de retenção de água no solo. Para a construção da curva característica de retenção de água no solo, amostras do substrato foram saturadas com água e submetidas a diferentes pressões em câmara de Richards, segundo Richards (1948). Para obtenção do potencial mátrico nas amostras do substrato, foram utilizados os valores de umidade gravimétrica e a equação de van Genuchten (1980) ajustada aos pontos da curva característica de retenção de água no solo pelo software SWRC (Dourado-Neto et al., 2000). A temperatura máxima, média e mínima diária do

Tabela 1- Identificação dos quatro acessos de macaúba e descrição do local de coleta das sementes, utilizadas no experimento com um ciclo de suspensão da irrigação com posterior reirrigação.

Acesso	Cidade	Coordenadas geográficas		Altitude (m)	Dados meteorológicos médios anuais*		
		Latitude	Longitude		Temperatura (°C)		Precipitação (mm)
					Mínima	Máxima	
43	Belo Horizonte	19°52'33,6"S	43°52'23,5"W	709	16,7	27,1	1491
55	Abaeté	19°10'07,7"S	45°29'25,1"W	612	16,2	28,1	1349
57	Cedro do Abaeté	19°09'30,0"S	45°46'54,4"W	753	16,2	27,6	1412
63	Três Marias	18°19'48,4"S	45°06'28,3"W	733	16,3	28,7	1278

*<http://jornaldotempo.uol.com.br/>

ar e a radiação solar no interior da casa de vegetação foram medidas com um termistor não linear e um piranômetro LI-200SA (LI-COR, Biosciences, USA), respectivamente, ambos acoplados a um datalogger LI-1200 Data Set Recorder (LI-COR, Biosciences, USA). A umidade relativa do ar no interior da casa de vegetação foi medida com um termoigrógrafo, calibrado com um psicrômetro de bulbo úmido ventilado.

As mudas de macaúba com 18 meses de idade, nesse momento as plantas de possuíam de 6 a 7 folhas definitivas e completamente expandidas e altura de 1 a 1,5 m. As plantas em número de cinco repetições por acesso, foram submetidas à deficiência hídrica, com suspensão da irrigação até que a taxa da assimilação líquida de carbono (A) fosse similar a zero, sendo considerado esse o ponto de máximo estresse (PME). Nesse momento, as plantas foram reirrigadas e avaliadas novamente seis dias após o PME.

As medições foram realizadas em intervalos de aproximadamente 10 dias, em folíolos da região mediana da segunda folha completamente expandida. O potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) foi medido as 4h30 em um folíolo por planta, com uma câmara de pressão tipo Scholander (modelo Skye SKPM 1400, Skye Instruments, UK). Todas as medições foram realizadas em folíolos o mais próximo possível daquele utilizado para as avaliações de trocas gasosas, seguindo metodologia descrita por Milburn e Zimmermann (1977) e com modificações de Gomes et al. (2010). A pressão do interior da câmara de pressão foi aumentada lentamente, a uma taxa de $0,016 \text{ MPa s}^{-1}$, com nitrogênio comprimido.

As trocas gasosas que incluem a A e transpiração (E) foram avaliadas entre as 8h e 11h da manhã, com um sistema portátil de medição de fotossíntese LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA), para tais avaliações utilizou-se o mesmo folíolo durante todo o ciclo de seca/recuperação. A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e a temperatura do bloco de medição foram fixadas em $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e 28°C , respectivamente, usando os acessórios do equipamento. A RFA foi fornecida por uma fonte luminosa artificial (Azul/Vermelho, modelo 6400-02B, LI-COR, Biosciences, USA). A concentração atmosférica de CO_2 (C_a) oscilou de 380 a $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ durante as medições. As leituras foram estáveis em 3-4 minutos ($\text{CV} < 0,5\%$), quando registradas pelo equipamento. A eficiência no uso da água (WUE) foi calculada pela divisão de A por E .

Os procedimentos estatísticos foram realizados utilizando o programa computacional Statistical Analysis System 9.0 (2003). A regressão linear ajustada para as variáveis A , E , WUE e Ψ_{am} , em cada acesso, foi:

$$y = \alpha + \beta x + \delta x^2 + \theta e^x + \varepsilon \quad (\text{equação 1})$$

em que y é a variável A , E , WUE ou Ψ_{am} ; x , dias após a suspensão da irrigação; α , y no dia da suspensão da irrigação; β , inclinação da curva após a suspensão da irrigação; δ , efeito quadrático de x sobre y ; e θ , intensidade de recuperação de y . A relação entre A e Ψ_{am} e E e Ψ_{am} , para cada acesso, foi ajustada pela seguinte equação quadrática:

$$y_1 = a + bx + cx^2 \quad (\text{equação 2})$$

em que y_1 é A ou E , x é o potencial hídrico foliar na antemanhã e a é y_1 quando Ψ_{am} for igual a zero; b , inclinação da redução de y_1 em função do decréscimo do Ψ_{am} ; e c , convexidade da curva. Em cada variável, os parâmetros α , β e θ da equação 1 e a , b e c da equação 2 foram comparados entre os acessos de macaúba, utilizando testes de identidade de modelos (Regazzi 1993; Regazzi e Silva, 2004).

3 – Resultados

A duração do ciclo SR foi de 47 dias, sendo o período entre a suspensão da irrigação e a reirrigação de 41 dias. A umidade relativa no interior da casa de vegetação foi em média de 70% no decorrer do experimento; as temperaturas máxima, média e mínima do ar foram de 32,5, 24,3 e 18,8°C, respectivamente; e a radiação solar global média diária acumulada, de 13,2 MJ m⁻². O potencial mátrico do substrato de cultivo no PME não pôde ser estimado, pois ultrapassou os limites da metodologia utilizada, devendo estar, portanto, abaixo de -1,5 MPa. A umidade gravimétrica no PME não diferiu entre os acessos sendo a média de 14,1%, em potencial mátrico de -1,5 MPa foi de 14,6%.

As equações da regressão para o potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) são apresentadas na Figura 1, assim como o comportamento dos acessos durante o ciclo SR. Os parâmetros α , β e θ – que representam o Ψ_{am} no dia da suspensão da irrigação, a inclinação da queda inicial do Ψ_{am} após a suspensão da irrigação e a intensidade da recuperação do Ψ_{am} após a reirrigação, respectivamente – não apresentaram diferenças significativas ($p>0,05$) entre os acessos de macaúba quando submetidos a um ciclo SR (Tabela 2).

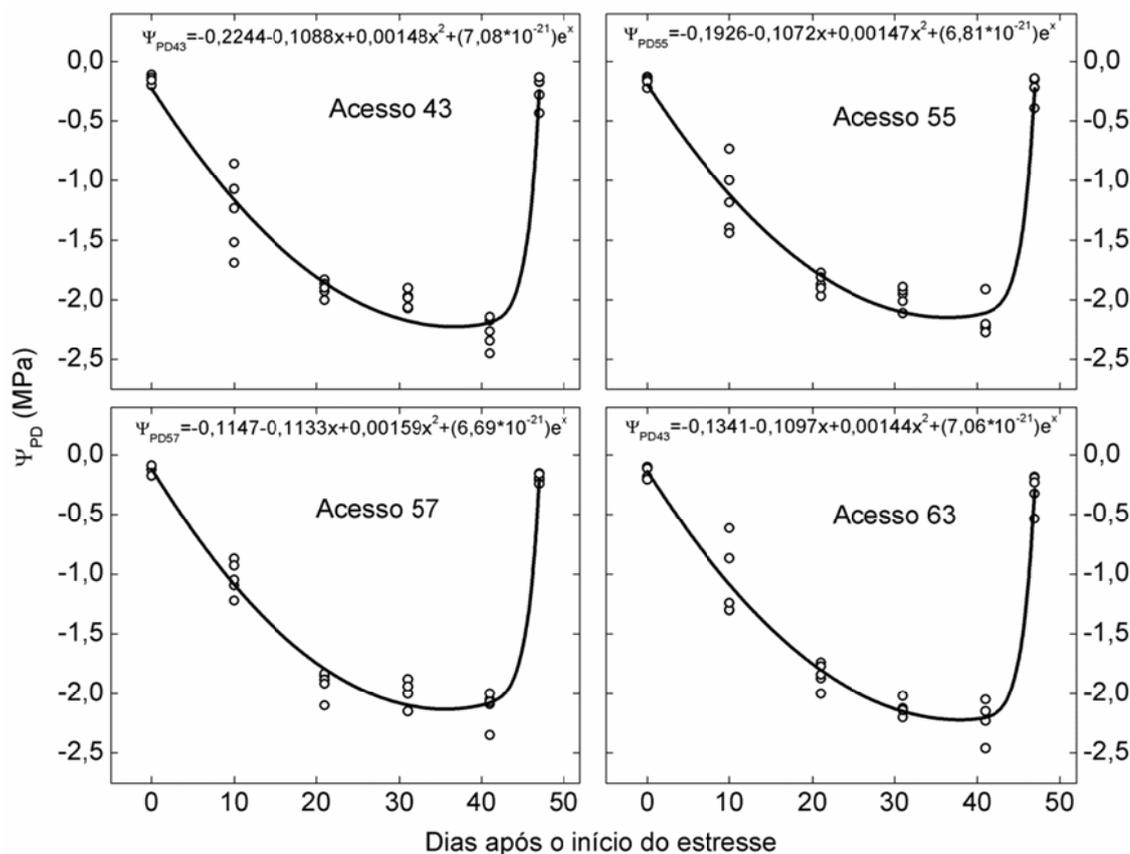


Figura 1 – Potencial hídrico foliar na antemã (Ψ_{am}) em quatro acessos de macaúba submetidos à suspensão da irrigação e posterior reirrigação e as respectivas equações ajustadas para cada acesso. As setas indicam o momento do início da reirrigação.

Tabela 2 - Resultado da comparação dos parâmetros α , β , δ e θ , das equações ajustadas para o potencial hídrico foliar na antemã (Ψ_{am}), em função do tempo de suspensão da irrigação e posterior reirrigação em quatro acessos de macaúba, pelo teste de identidade de modelos.

Acesso	Parâmetro			
	α	β	δ	θ
43	-0,2244a*	-0,1088a	0,00148a	$7,08 \cdot 10^{-21}a$
55	-0,1926a	-0,1072a	0,00147a	$6,81 \cdot 10^{-21}a$
57	-0,1147a	-0,1133a	0,00159a	$6,69 \cdot 10^{-21}a$
63	-0,1341a	-0,1097a	0,00144a	$7,06 \cdot 10^{-21}a$

*Em cada coluna, acessos seguidos da mesma letra não diferem ($p > 0,05$).

As equações ajustadas para A , E e WUE são apresentadas nas Figuras 2, 3 e 4, respectivamente, assim como o comportamento dos acessos durante o ciclo SR. A taxa fotossintética líquida (A) no dia da suspensão da irrigação, representada pelo parâmetro α da equação 1 ajustada ao ciclo SR, apresentou diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os acessos: os acessos 57 e 63 apresentaram A superior ao 43 (Tabela 3). Entretanto, decréscimo inicial de A após a suspensão da irrigação, representado pelo parâmetro β da equação ajustada ao ciclo SR, não diferiu ($p > 0,05$) entre os acessos; o mesmo ocorreu para a intensidade de recuperação de A após a reirrigação, representada pelo parâmetro θ (Tabela 3). E , igualmente a A , não apresentou diferença significativa ($p > 0,05$) entre os acessos para os parâmetros β e θ da equação ajustada ao ciclo SR (Tabela 4). Porém, apresentou diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os acessos, no dia da suspensão da irrigação, representada pelo parâmetro α da regressão, em que o acesso 57 apresentou E superior aos acessos 43 e 55 (Tabela 04). No WUE , somente o parâmetro θ apresentou diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre os acessos: o acesso 63 apresentou maior intensidade de recuperação do WUE após a reirrigação que o 55; já os parâmetros α e β não diferiram ($p > 0,05$) entre os acessos (Tabela 5). A recuperação de A , E e WUE , após a reirrigação, não apresentou diferenças significativas ($p > 0,05$) entre os acessos: a recuperação média dos acessos foi de 70% para A e E , e de 103% para WUE .

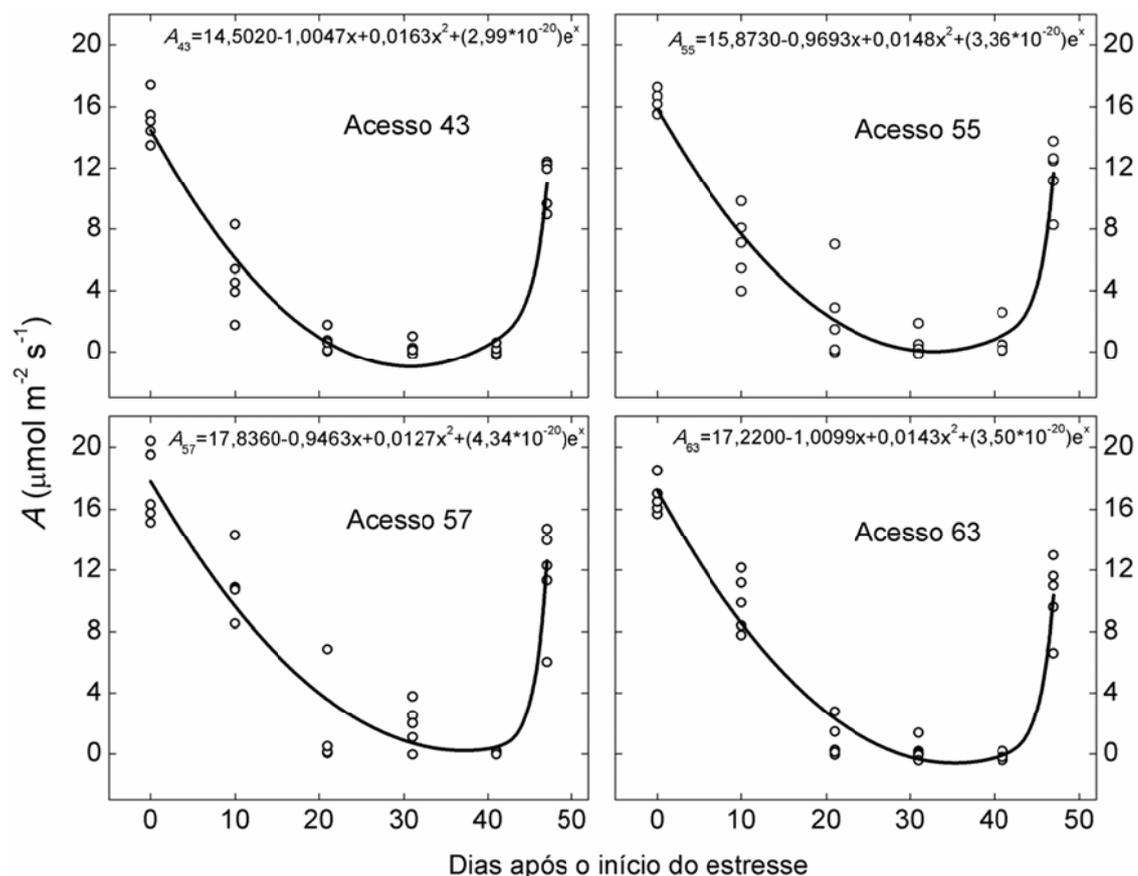


Figura 2 – Taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) em quatro acessos de macaúba submetidos a suspensão da irrigação e posterior reirrigação e as respectivas equações ajustadas para cada acesso. As setas indicam o momento do início da reirrigação.

Tabela 3 - Resultado da comparação dos parâmetros α , β , δ e θ das equações ajustadas para a taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) em função do tempo de suspensão da irrigação e posterior reirrigação, em quatro acessos de macaúba, pelo teste de identidade de modelos.

Acesso	Parâmetros			
	α	β	δ	θ
43	14,5a*	-1,0047a	0,0163a	2,99*10 ⁻²⁰ a
55	15,9ab	-0,9693a	0,0148a	3,36*10 ⁻²⁰ a
57	17,8b	-0,9463a	0,0127a	4,34*10 ⁻²⁰ a
63	17,2b	-1,0099a	0,0143a	3,50*10 ⁻²⁰ a

*Em cada coluna, acessos seguidos da mesma letra não diferem ($p > 0,05$).

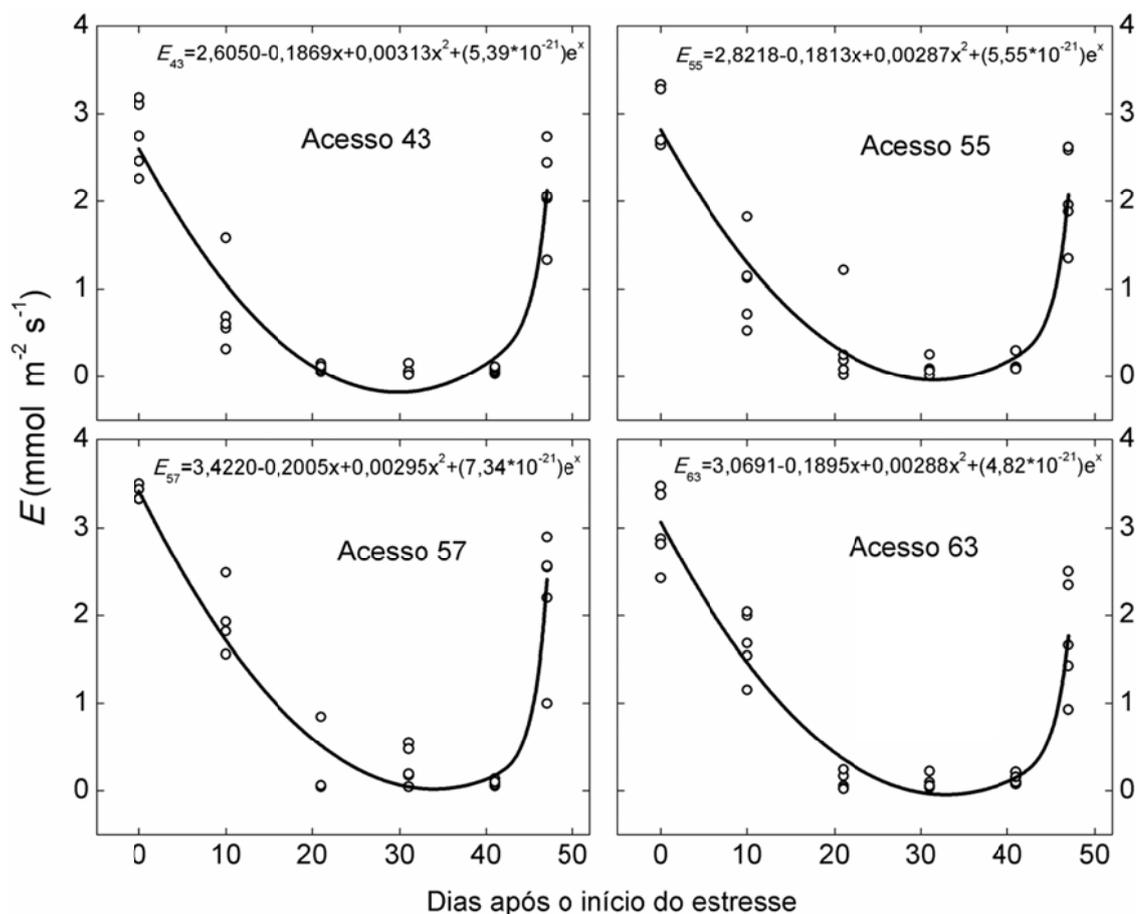


Figura 3 – Transpiração (E) em quatro acessos de macaúba submetidos a suspensão da irrigação e posterior reirrigação e as respectivas equações ajustadas para cada acesso. As setas indicam o momento do início da reirrigação.

Tabela 4 - Resultado da comparação dos parâmetros α , β , δ e θ das equações ajustadas para a transpiração (E) em função do tempo de suspensão da irrigação e posterior reirrigação, em quatro acessos de macaúba, pelo teste de identidade de modelos.

Acesso	Parâmetros			
	α	β	δ	θ
43	2,605a*	-0,1869a	0,0031a	$5,39 \cdot 10^{-21}a$
55	2,822a	-0,1813a	0,0029a	$5,55 \cdot 10^{-21}a$
57	3,422b	-0,2005a	0,0030a	$7,34 \cdot 10^{-21}a$
63	3,069ab	-0,1895a	0,0029a	$4,82 \cdot 10^{-21}a$

*Em cada coluna, acessos seguidos da mesma letra não diferem ($p > 0,05$).

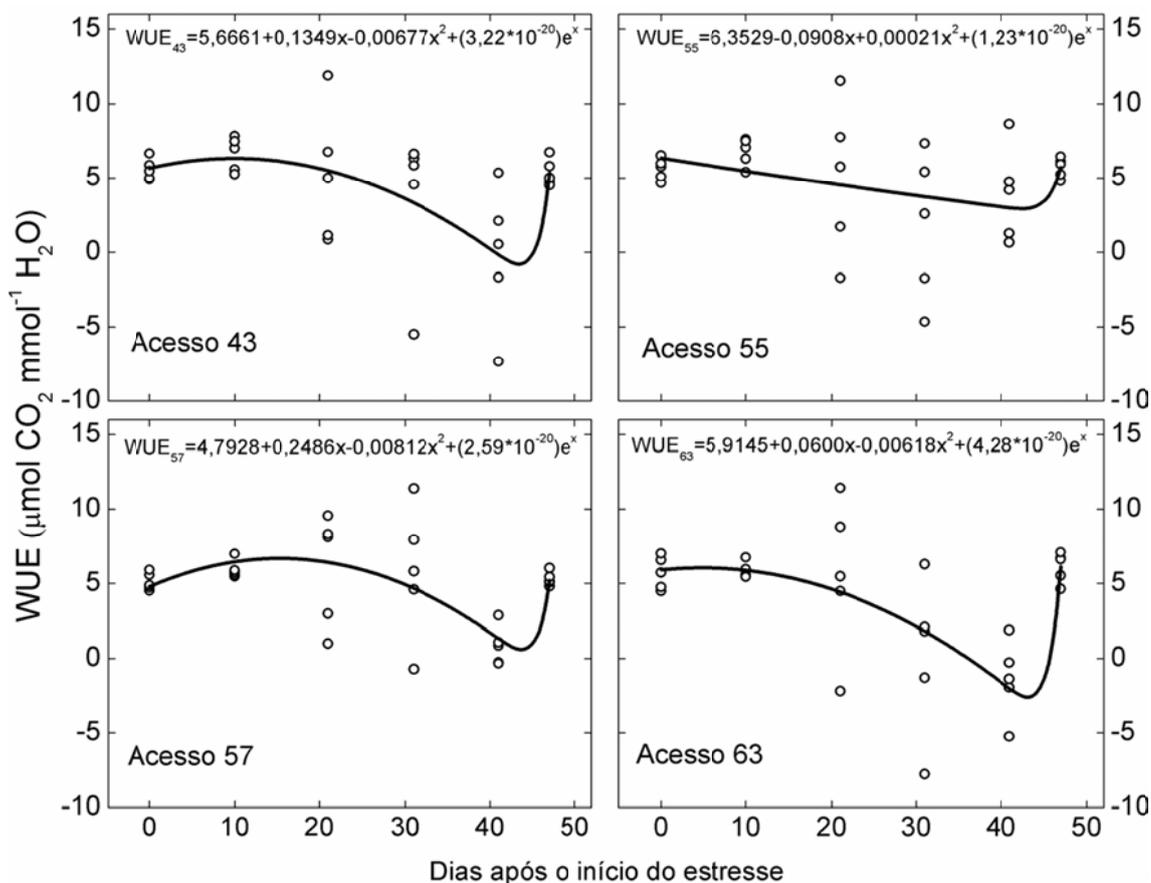


Figura 4 – Eficiência no uso da água (*WUE*) em quatro acessos de macaúba submetidos à suspensão da irrigação e posterior reirrigação e as respectivas equações ajustadas para cada acesso. As setas indicam o momento do início da reirrigação.

Tabela 5 - Resultado da comparação dos parâmetros α , β , δ e θ das equações ajustadas para a eficiência no uso da água (*WUE*) em função do tempo de suspensão da irrigação e posterior reirrigação, em quatro acessos de macaúba, pelo teste de identidade de modelos.

Acesso	Parâmetros			
	α	β	δ	θ
43	5,666a*	0,1349a	-0,0068a	$3,22 \cdot 10^{-20}$ ab
55	6,353a	-0,0908a	0,0002a	$1,23 \cdot 10^{-20}$ b
57	4,793a	0,2486a	-0,0081a	$2,59 \cdot 10^{-20}$ ab
63	5,915a	0,0600a	-0,0062a	$4,28 \cdot 10^{-20}$ a

*Em cada coluna, acessos seguidos da mesma letra não diferem ($p > 0,05$).

Ao plotar A e E versus Ψ_{am} , observa-se que a redução de A e E acompanha a redução do Ψ_{am} , com comportamento quadrático (Figuras 5 e 6). As equações da regressão linear ajustada para A e E em função do Ψ_{am} são apresentadas nas Figuras 5 e 6, respectivamente. Os valores de A e E quando o Ψ_{am} foi igual a zero, representado pelo parâmetro a da equação 2, não diferiram ($p > 0,05$) entre os acessos (Tabelas 6 e 7). Já a inclinação, representada pelo parâmetro b da equação da queda de A e E conforme o Ψ_{am} é reduzido, e a convexidade da regressão, representada pelo parâmetro c da regressão, apresentaram diferenças significativas ($p \leq 0,05$) entre os acessos (Tabelas 6 e 7). O acesso 57 apresentou menor inclinação da queda de A , em relação aos acessos 43 e 63; para E , o acesso 57 mostrou menor inclinação que o 43. Quanto à convexidade da regressão, o acesso 57 apresentou menor valor em relação ao acesso 43 para A e E (Tabelas 6 e 7). A redução de A e E em 50% ocorreu em Ψ_{am} de -1,28 e -1,18 MPa, respectivamente, para o acesso 57, sendo esses valores de Ψ_{am} mais negativos que os ocorridos nos demais acessos (Figuras 5 e 6).

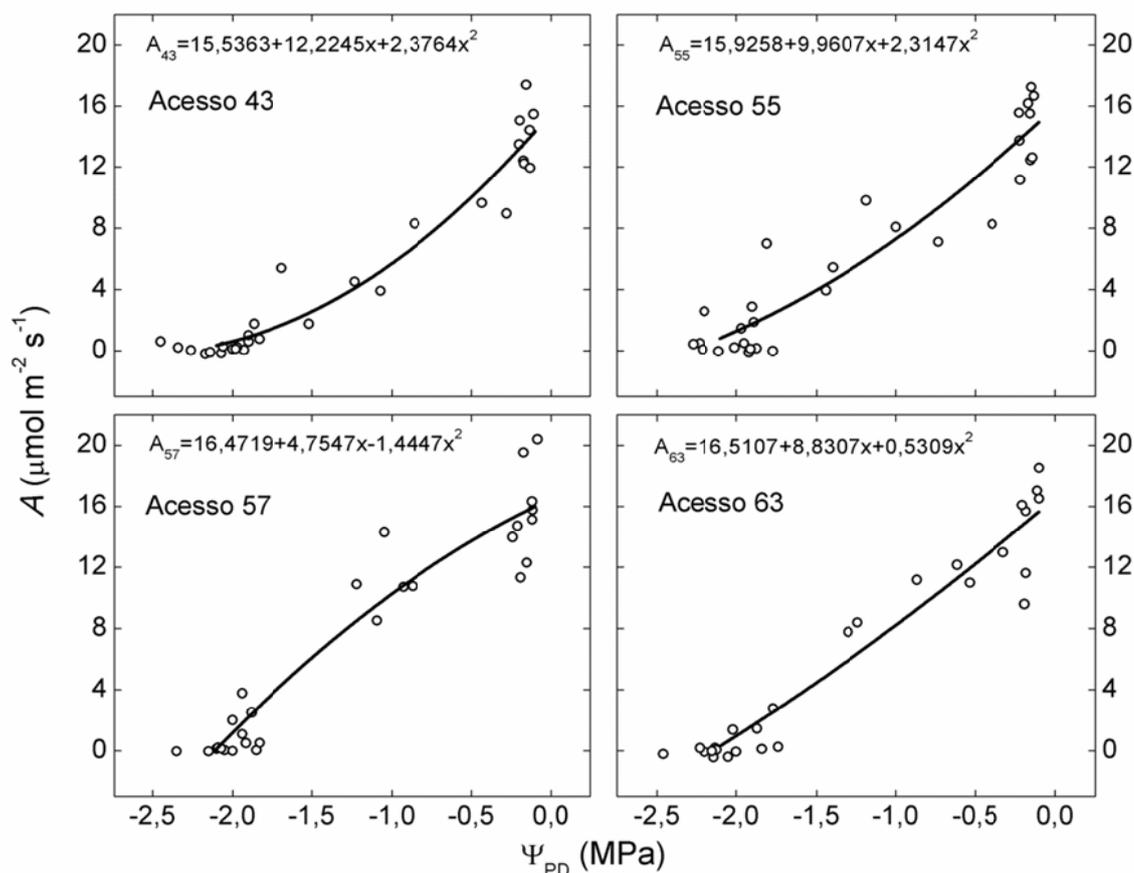


Figura 5 – Taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) em função do potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) em quatro acessos de macaúba e as respectivas equações ajustadas para cada acesso.

Tabela 6 - Resultado da comparação dos parâmetros a, b e c das equações ajustadas para a taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) em função do potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}), em quatro acessos de macaúba, pelo teste de identidade de modelos.

Acesso	Parâmetros		
	a	b	c
43	15,536a*	12,2245a	2,3764a
55	15,926a	9,9607ab	1,3147ab
57	15,893a	3,9313b	-1,7084b
63	16,511a	8,8307ab	0,5309ab

*Em cada coluna, acessos seguidos da mesma letra não diferem ($p > 0,05$).

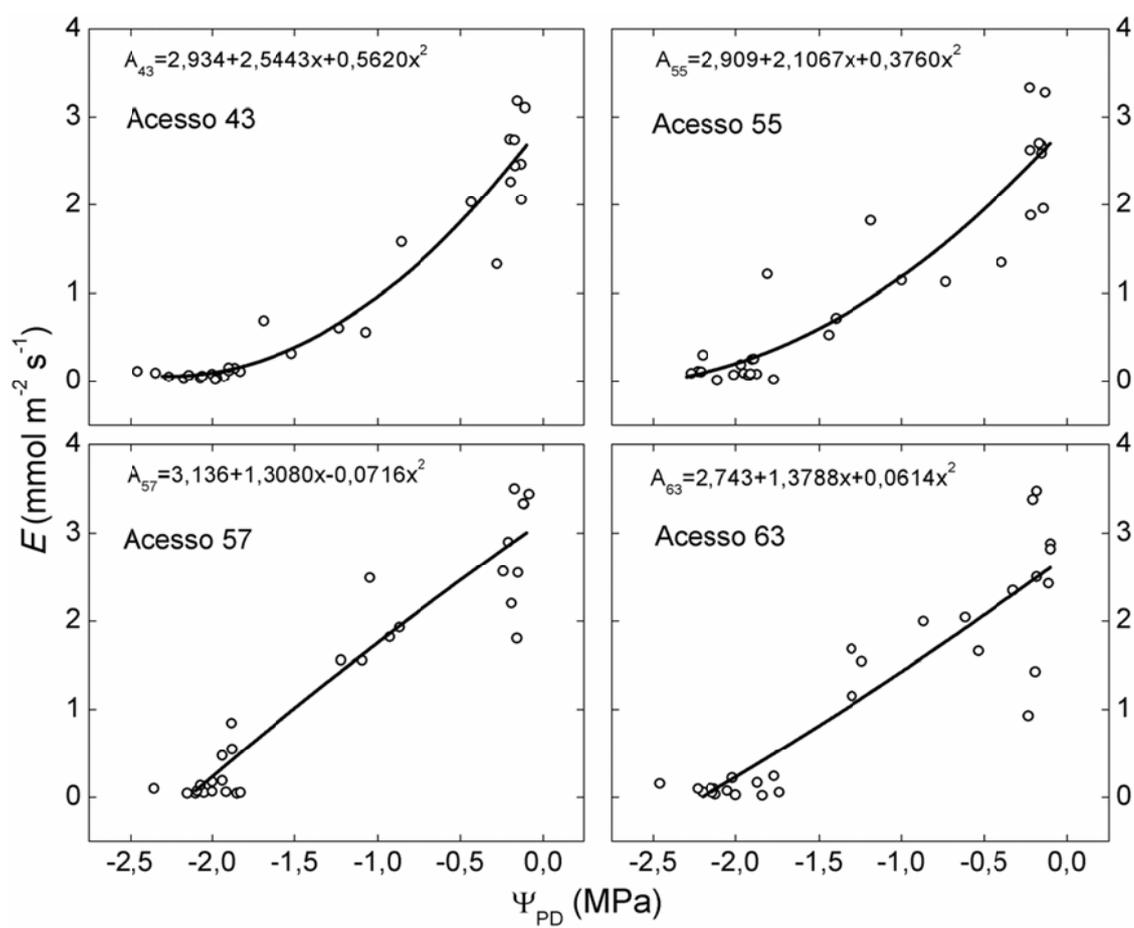


Figura 6 – Transpiração (E) em função do potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) em quatro acessos de macaúba e as respectivas equações ajustadas para cada acesso.

Tabela 7 - Resultado da comparação dos parâmetros a , b e c das equações ajustadas para a transpiração (E) em função do potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) em quatro acessos de macaúba, pelo teste de identidade de modelos.

Acesso	Parâmetros		
	a	b	c
43	2,934a*	2,5443a	0,5620a
55	2,909a	2,1067ab	0,3760ab
57	3,136a	1,3080b	-0,0716b
63	2,743a	1,3788ab	0,0614ab

*Em cada coluna, acessos seguidos da mesma letra não diferem ($p > 0,05$).

4 – Discussão

A principal diferença encontrada entre os acessos de macaúba em A e E , durante um ciclo SR, foi no dia da suspensão da irrigação, representado pelo parâmetro α da equação 1. Com isso, observou-se que o comportamento das curvas do ciclo SR foi similar entre os acessos; a diferença entre os acessos, representada por A e E antes da suspensão da irrigação, não influenciou na resposta dos acessos à deficiência hídrica.

O decréscimo inicial de A , após a suspensão da irrigação, representado pelo parâmetro β da equação 1 ajustada ao ciclo SR, indica que a limitação estomática pode ser a responsável pela redução de A nos primeiros estádios de deficiência hídrica. Segundo Calbo et al. (2000), e Chaves et al. (2003, 2004), para redução de A sob condições de deficiência hídrica moderada, é aceito que a limitação de A é causada pelo fechamento estomático, o que resulta em rápida recuperação de A após a reirrigação, visto que não há danos nos mecanismos bioquímicos e fotoquímicos. Todavia, a não recuperação total de A após a reirrigação pode estar relacionada a danos nesses mecanismos (Chaves et al., 2009; Pinheiro e Chaves, 2011).

A recuperação de A após a reirrigação é de suma importância para a resistência de plantas à deficiência hídrica, podendo sua intensidade ser verificada pelo parâmetro θ da equação 1 ajustada ao ciclo SR. Essa capacidade das plantas em recuperar A após a reidratação é de fundamental importância, tanto quanto a capacidade de evitar e/ou suportar um estresse hídrico, e ditará a resistência das plantas à seca, além de impedir decréscimos na produtividade da cultura (Chaves et al., 2009; Pinheiro e Chaves, 2011).

A recuperação de A em 70% ocorreu seis dias após a reirrigação em plantas jovens de macaúba. Essa recuperação foi superior à observada em açaí, que foi de 40% no quinto dia após a reirrigação (Calbo et al., 2000); recuperação incompleta de A também é relatada em coqueiro-anão (Gomes et al., 2008). No entanto, recuperação superior à da macaúba foi observada em buriti, que apresentou recuperação completa (100%) cinco dias após a reirrigação (Calbo et al., 1997). Uma rápida recuperação de A em plantas estressadas indica que tanto os mecanismos bioquímicos quanto os fotoquímicos não foram afetados pela deficiência hídrica, o que leva à

conclusão de que as reduções de A devem-se ao fechamento estomático (Cornic, 2000). Flexas et al. (2009), em estudos com híbrido de *Vitis* (*V. berlandieri* x *V. rotundifolia*), sugerem que a limitação de A após a reirrigação deve-se basicamente a limitações difusionais e não a limitações bioquímicas, particularmente pelo fechamento estomático, que se recupera mais lentamente que a condutância mesofílica. Gallé e Feller. (2007) sugerem que a completa recuperação de um estresse hídrico severo de *Fagus sylvatica*, após a reirrigação, é decorrente de ajustes fisiológicos e morfológicos (estômatos). Entretanto, deve-se ter cautela ao comparar níveis de recuperação, uma vez que a duração dos ciclos de seca/recuperação e as espécies utilizadas nos trabalhos foram diferentes, além de outros fatores que podem influenciar, como o déficit de pressão de vapor entre a atmosfera e a folha, as condições de cultivo (casa de vegetação ou em campo), o tamanho do vaso, entre outros (Lawlor e Tezara, 2009).

O valor de b da regressão quadrática, que representa a inclinação da queda de A e E em função da redução do Ψ_{am} , indica maior ou menor resistência à deficiência hídrica moderada. O menor valor de b , observado em A no acesso 57 em relação ao 43, e o de E , no acesso 57 em relação ao 43 e 55, demonstra que o acesso 57 apresenta maior resistência à deficiência hídrica moderada, uma vez que a redução de A em 50% ocorreu no Ψ_{am} de -1,28 MPa, que aparentemente é inferior aos demais. A menor resposta de A ao decréscimo do Ψ_{am} , representado por b , mostra que o acesso 57 pode ter melhor controle estomático em relação aos acessos 43 e 63, uma vez que a limitação estomática é responsável pela redução de A em potenciais hídricos menores (Cornic, 2000; Chaves et al., 2003, 2004).

Os parâmetros α , β e θ da equação 1 e a comparação pelo teste de identidade de modelos, utilizados no presente estudo para as variáveis fotossíntese e transpiração, podem ser empregados como ferramentas complementares para a diferenciação de acessos de macaúba quanto à resistência à deficiência hídrica. Já o parâmetro b da regressão quadrática, usada na relação da fotossíntese em função do potencial hídrico foliar, pode indicar a tendência de resistência de A em deficiência hídrica moderada.

5 – Conclusões

- O acesso 57 apresenta melhor resistência seca, seguido pelos acessos 55, 63 e 43;
- A recuperação de *A* e *E* após a reirrigação foi similar entre os acessos e ocorreu de forma satisfatória;
- Modelo matemático utilizado na equação 1, explicou o comportamento de um ciclo de seca/recuperação, assim como seus parâmetros apresentam significado biológico.

6 – Referências

- Anyia, A. O.; Herzog, H. (2004) Genotypic variability in drought performance and recovery in cowpea under controlled environment. **Journal Agronomy and Crop Science**, 109:151-159.
- Asprey, G. F.; Robbins, R. G. (1953) The vegetation of Jamaica. **Ecological Monographs**, 23:359-412.
- 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. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 9:117-123.
- Calbo, M. E. R.; Moraes, J. A. P. V. (2000) Efeitos da deficiência hídrica em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica**, 23:225-230.
- Chaves, M. M.; Flexas, J.; Pinheiro, C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, 103:551-560.
- Chaves, M. M.; Maroco, J. P.; Pereira, J. S. (2003) Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, 30:239-264.
- Chaves, M. M.; Oliveira, M. M. (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, 55:2365-2384.

- Cornic, G. (2000) Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Science**, 5:187-188.
- Dourado-Neto, D.; Nielsen, D. R.; Hopmans, J. W.; Reichardt, K.; Bacchi, O. O. S. (2000) Software to model soil water retention curves (SWRC, version 2.00). **Scientia Agricola**, 57:191-192.
- Feng, L. H.; Zhang, X. C. (2005) Quantitative expression on drought magnitude and disaster intensity. **Natural Hazards and Earth System Sciences**, 5:495-498.
- Flexas, J.; Barón, M.; Bota, J.; Ducruet, J. M.; Gallé, A.; Galmés, J.; Jiménez, M.; Pou, A.; Ribas-Carbó, M.; Sajnani, C.; Tomàs, M.; Medrano, H. (2009) Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. Berlandieri* x *V. rupestris*). **Journal of Experimental Botany**, 60:2361-2377.
- Flexas, J.; Bota, J.; Galmés, J.; Medrano, H.; Ribas-Carbó, M. (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, 127:343-352.
- Gallé, A.; Feller, U. (2007) Changes of photosynthetic traits beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. **Physiologia Plantarum**, 131:412-421.
- 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.; Oliva, M. A.; Mielke, M. S.; Almeida, A-A. F.; Aquino, L. (2010) Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. **Scientia Horticulturae**, 126:379-384.
- Kirschbaum, M. U. F. (1988) Recovery of photosynthesis from water stress in *Eucalyptus pauciflora* – a process in two stages. **Plant, Cell and Environment**, 11:685-694.
- Lambers, H.; Chapin, F. S.; Pons, T. L. (2008) **Plant Physiological Ecology**. Springer, New York, USA, 604p.

- Lawlor, D. W.; Tezara, W. (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**, 103:561-597,
- Lorenzi, G. M. A. C. (2006) **Acrocomia aculeata (Jacq. Lodd. ex Mart. – Arecaceae: Bases para o extrativismo sustentável**. Curitiba, 2006, 156p. Tese (Doutorado em Agronomia) Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Milburn, J. A.; Zimmermann, M. H. (1977) Preliminary studies on sapflow in *Cocos nucifera* L. I. Water relations and xylem transport. **New Phytologist**, 79:535-541.
- Miyashita, K.; Tanakamaru, S.; Maitani, T.; Kimura, K. (2005) Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, 53:205-214.
- Motoike, S. Y.; Carvalho, M.; Lopes, F. A.; Couto, F. A. A. (2010) **Produção de mudas de macaúba**. Boletim técnico. Disponível em: <http://www.acrotech.com.br/arquivos_internos/publicacoes/PRODUCAODEMUDASDEMACAUBA.pdf>. Acessado em: 26/12/2010.
- Motta, P. E. F.; Curi, N.; Oliveira-Filho, A. T.; Gomes, J. B. V. (2002) Ocorrência da macaúba em Minas Gerais: relação com atributos climáticos, pedológicos e vegetacionais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 37:1023-1031.
- Moura, E. F.; Ventrella, M. C.; Motoike, S. Y.; Sá Junior, A. Q.; Carvalho, M.; Manfio, C. E. (2008) Histological study of somatic embryogenesis induction on zygotic embryos of macaw palm (*Acrocomia Aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Martius). **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, 95:175-184.
- Nemani, R. R.; Keeling, C. D.; Hashimoto, H.; Jolly, W. M.; Piper, S. C.; Tucker, C. J.; Myrneni, R. B.; Running, S. W. (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. **Science**, 300:1560-1563.
- 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. **Scientia Agricola**, 59:59-63.
- Pinheiro, C.; Chaves, M. M. (2011) Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, 62:869-882.

- Regazzi, A. J. (1993) Teste para verificar a identidade de modelos de regressão e a igualdade de alguns parâmetros num modelo polinomial ortogonal. **Revista Ceres**, 40:176-195.
- Regazzi, A. J.; Silva, C. H. O. (2004) Teste para verificar a igualdade de parâmetros e a identidade de modelos de regressão não-linear. I. Dados no delineamento inteiramente casualizado. **Revista de Matemática e Estatística**, 22:33-45.
- 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. **Canadian Journal of Botany**, 75, 18-27.
- Richards, L. A. (1948) Porous plate apparatus for measuring moisture retention and transmission by soils. **Soil Science**, 66, 105–110.
- Rodrigues, P. M. S.; Nunes, Y, R. F.; Borges, G. R. A.; Rodrigues, D. A.; Veloso, M. D. M. (2008) Fenologia reprodutiva e vegetativa da *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae). In: **Simpósio nacional de cerrado**. 9, Brasília, 2008. Anais... Planaltina: EMBRAPA, CPAC. p. 1-6.
- Statistical Analysis System – SAS. (2003) **User's guide**. Cary, 1496p.
- Suresh, K.; Nagamani, C.; Ramachandrudu, K. Mathur, R. K. (2010) Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, 48, 430-436.
- Teixeira, L. C. (2005) Potencialidades de oleaginosas para produção de biodiesel. **Informe Agropecuário** 26, 18-27.
- Wandeck, F. A.; Justo, P. G. (1988) A macaúba, fonte energética e insumo industrial: sua significação econômica no Brasil. In: **Simpósio sobre o cerrado e savanas**, 6. 1988, Brasília. Anais... Planaltina: EMBRAPA, CPAC. p. 541-577.

CAPÍTULO 2

Respostas fotossintéticas da palmeira macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart., Arecaceae) ao déficit hídrico cíclico

Resumo

Com o objetivo de avaliar as relações hídricas, os parâmetros fotossintéticos e a capacidade de ajustamento osmótico em plantas jovens de macaúba submetidas à deficiência hídrica. Um experimento utilizando vasos com capacidade de 150 L foi conduzido em casa de vegetação, onde dez plantas foram submetidas a três ciclos sucessivos de seca/recuperação (SR) e outras dez foram irrigadas normalmente. Cada ciclo consistiu em suspender a irrigação até que a taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*) fosse inferior a 5% em relação às plantas sem deficiência hídrica (SD), retornando a irrigação até que *A* recuperasse no mínimo 85% em relação às plantas SD. Reduções de *A*, condutância estomática (*g_s*) e transpiração (*E*), acima de 95%, foram obtidas quando o potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) alcançou valor de -1,9 MPa, sendo o decréscimo de *A* precedido por *g_s* e *E*, isso na média dos três ciclo S/R, que não diferiram entre si. Após a reidratação, *g_s*, *E* e Ψ_{am} não apresentaram diferenças entre as plantas sem e com deficiência hídrica, o que não foi observado com *A*. A redução de *A* foi linear e proporcional à de Ψ_{am} , e a redução de *A* em 50% ocorreu em Ψ_{am} de -1,1 MPa. *g_s* apresentou o mesmo comportamento de *A* em relação ao Ψ_{am} , porém a redução de *g_s* em 50% ocorreu em Ψ_{am} de -0,8 MPa. O valor máximo de eficiência intrínseca no uso da água (*WUE_i*) ocorreu em Ψ_{am} de -1,5 MPa; para reduções abaixo desse valor, ocorre queda abrupta do *WUE_i*. A limitação mesofílica relativa no ponto máximo de estresse (PME) variou de 91 a 94%. As plantas SD apresentaram limitação estomática relativa entre 37 e 41%; já nas plantas CD o incremento de CO₂ não teve efeito sobre *A*. O limite entre a limitação estomática e a não estomática de *A* ocorre em Ψ_{am} de -1,5 MPa. A fluorescência mínima adaptada ao escuro (*F₀*) aumentou, e a eficiência quântica máxima do FSII (*F_v/F_m*) reduziu em estresse severo (PME), não apresentando recuperação após o

segundo ciclo. A taxa aparente de transporte de elétrons (TTE) e o rendimento quântico de conversão de energia fotoquímica do FSII (ϕ_{FSII}) mostraram redução em níveis moderados e severos de deficiência hídrica (DH), porém se recuperaram durante os períodos de reidratação. O rendimento quântico de dissipação regulada de energia não fotoquímica no FSII (ϕ_{NPQ}) apresentou aumento durante todo o experimento, exceto na primeira avaliação e durante o período de reidratação do primeiro ciclo. As plantas de macaúba não apresentaram ajustamento osmótico. Entretanto, houve acúmulo de prolina, com pico nos PME. O acúmulo de massa seca das plantas CD foi reduzido em 56 e 48% para raízes e parte aérea, respectivamente e a relação raiz/parte aérea não foi influenciada pela deficiência. Os valores das trocas gasosas atingiram valores de aproximadamente zero em Ψ_{am} de -1,9 MPa, sem apresentar ajustamento osmótico. A macaúba tem um eficiente mecanismo de dissipação não fotoquímica de energia não fotoquímica. Os três ciclos S/R não apresentaram diferenças entre si.

Abstract

The experiment was carried out to verify water relations, photosynthetic parameters and the osmotic adjustment capacity in macaúba seedlings submitted to water shortage. Macaúba plants were greenhouse grown in 150 L pots, ten plants were submitted to three drought/recovery (DR) cycles in sequence while other ten were regularly irrigated (RI). Each cycle included an interruption in irrigation until the net assimilation rate of CO₂ (*A*) was less than 5% as compared to RI plants. Irrigation was reestablished until a minimum of 85% recovery of *A* compared to the RI plants. Reductions of *A* and stomatal conductance (*g_s*) and transpiration (*E*) above 95% were obtained when the predawn leaf water potential (Ψ_{am}) reached -1.9 MPa, with the *A* decrease preceding the *g_s* and *E* in the average of three DR cycle, but no difference were verified among cycle. After rewatering, Ψ_{am} , *g_s* and *E* displayed no distinctions between water stressed and non-stressed plants, a scenario not observed in *A*. The *A* decrease was linear and proportional to Ψ_{am} and reduction of 50% in *A* was observed to Ψ_{am} -1.1 MPa. *g_s* behavior of *g_s* in *A* was similar to Ψ_{am} but 50% of reduction on *g_s* occurred in Ψ_{am} of -0.8 MPa. The maximum value to water efficiency use (*WEU*) occurred in Ψ_{am} of -1.5 MPa but to lower value

WUE fall abruptly. Relative mesophyll limitation in the maximum stress point (MSP) ranged between 91 and 94%. RI plants displayed relative stomatal limitation ranging between 37 and 41% while in DR plants, the CO₂ increment showed no effects on *A*. The borderline separating stomatal from non-stomatal falls on Ψ_{am} of -1.5 MPa. The minimum fluorescence determined in darkness (F_0) increased and the FSII maximum quantum efficiency (F_v/F_m) decreased in severe stress, MSP, with no sign of recovery after the second cycle. The apparent electron transport rate (ETR) and the FSII photochemical energy conversion quantum yield (ϕ FSII) displayed moderate and severe decrease levels in water deficiency that were recovered during the rewatering periods. The FSII non-photochemical energy regulated quenching quantum yield (ϕ NPQ) increased along the whole experiment, except for the first assessment and during the first cycle watering period. The macaúba plants displayed no osmotic adjustment. However, there was proline accumulation with PME peak. The dry matter accumulation in the RI plants was 56 and 48% for roots and shoots, respectively. The root/shoots ratio did not change with the deficiency. Gas exchange reached values of approximately zero at Ψ_{am} -1.9 MPa without osmotic adjustments. Macaúba has an efficient mechanism of dissipation of energy non-photochemical. Differences no were observed among cycles DR.

1 – Introdução

A seca é um estresse multidimensional que afeta as plantas em vários níveis de organização, desde células e órgãos até a planta inteira (Lambers et al., 2008). É um fenômeno climático natural, em que a precipitação é menor que o esperado para um determinado período de tempo (Feng e Zhang, 2005). O déficit hídrico causado pela seca (DH) induz diferentes respostas bioquímicas e fisiológicas nas plantas, representando o fator ambiental que mais influencia seu crescimento e produção, em escala mundial (Nemani et al., 2003).

O fechamento estomático é um dos primeiros processos a serem afetados pela deficiência hídrica em plantas, sendo a taxa de assimilação

líquida de CO₂ (*A*) afetada diretamente (Chaves et al., 2009). Grande sensibilidade de *A* em função da deficiência hídrica é observada em palmeiras, como pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth; Oliveira et al., 2002), açaí (*Euterpe oleracea* Mart.; Calbo et al., 2000), coqueiro-anão (*Cocos nucifera* L.; Gomes et al., 2008), buriti (*Mauritia vinífera* Mart.; Calbo et al., 1997) e dendê (*Elaeis guineenses* Jacq.; Suresh et al., 2010). Um dos primeiros efeitos do comprometimento de *A* reside na redução da produtividade primária, tendo como resultado a redução do crescimento e o acúmulo de massa seca (Chaves et al., 2009). A redução do crescimento e da produção de massa seca tem sido observada em palmeiras como pupunheira (Bovi, 1999) e tamareira (*Phoenix dactylifera* L.; Al-Khayri et al., 2004).

O comprometimento do crescimento associado com a redução da produtividade primária é seguido pela redução da produção de inflorescências, frutos e sementes (Chaves et al., 2009). Em coqueiro, períodos de seca são críticos durante o desenvolvimento dos frutos, reduzindo o seu tamanho final e diminuindo a produção de copra, que é mundialmente o principal produto econômico extraído e utilizado do coco (Repellin et al., 1997; Castro et al., 2008). Reduções do crescimento e da produção de matéria seca em coqueiro-anão também foram observadas por Gomes et al. (2008, 2010). Em dendê, DH provoca aborto de inflorescências e leva a menor número de cachos.

Além do comprometimento em *A*, em função da deficiência hídrica, outros parâmetros de trocas gasosas também são reduzidos em palmáceas, como condutância estomática (g_s) e transpiração (E) (Calbo et al., 1997, 2000; Repellin et al., 1997; Oliveira et al., 2002; Suresh et al., 2010; Gomes et al., 2008). O fechamento estomático é muitas vezes considerado uma resposta fisiológica antecipada ao DH que resulta em diminuição de *A*, através da limitação da disponibilidade de CO₂ no mesófilo (Repellin et al., 1994, 1997; Cornic, 2000). No entanto, há evidências de que, à medida que DH aumenta os processos da fotossíntese no mesófilo, como a atividade da ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP) carboxilase/oxigenase (Rubisco), regeneração da RuBP, fornecimento de ATP e eficiência de captura de luz nos fotossistemas são também prejudicados (Flexas e Medrano, 2002; Lawlor, 2002; Chaves e Oliveira, 2002; Grassi e Magnani, 2005). Baker e Rosenqvist (2004) observaram que as limitações impostas pela redução de g_s a *A* são

normalmente acompanhadas pela redução da relação entre a concentração intercelular e a atmosférica de CO_2 (C_i/C_a), sugerindo que o aparato fotossintético não foi afetado, apenas C_i foi reduzido. Contudo, em DH mais severos a relação C_i/C_a pode aumentar, indicando que, além da limitação estomática, o DH está limitando A em outros níveis fisiológicos e bioquímicos (Pessaraki, 2004; Chaves e Oliveira, 2002).

Danos ao fotossistema II (FSII) são relatados em condições de DH (Baker e Rosenqvist, 2004), bem como alterações no uso e dissipação da energia absorvida (Zhou et al., 2007; Lauriano et al., 1997). O aproveitamento energético representado pela eficiência quântica máxima do fotossistema II (FS II) (F_v/F_m) e o rendimento quântico de conversão de energia fotoquímica do FSII (ϕFSII) são afetados, principalmente este último, sob DH (Thomas e Turner, 2001; Naumann et al., 2007; Savitch et al., 2009). Sob condições de estresse, a diminuição de A pode levar à redução de ϕFSII ; conseqüentemente, a energia absorvida que seria utilizada para A será dissipada, pelo aumento da emissão de fluorescência da clorofila a e na forma de calor, representado principalmente pelo coeficiente de dissipação não fotoquímica (NPQ) (Papageorgiou e Govindjee, 2004; Calatayud et al., 2006). Todavia, o funcionamento do ciclo água-água e a fotorrespiração em condições de DH moderado podem manter a taxa de transporte de elétrons (TTE) e ϕFSII (Noctor et al., 2002; Ort e Baker, 2002).

As respostas bioquímicas a DH podem incluir, entre outros, aumento de poder redutor na cadeia de transporte de elétrons, que, após a redução do CO_2 intercelular em resposta ao fechamento estomático, leva à transferência de elétrons ao O_2 no FSI e o ciclo água-água (reação de Mehler). Isso pode levar a geração espécies reativas de oxigênio (ERO), como o radical superóxido, peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila, que podem levar à fotoxidação, caso as plantas não sejam eficazes na eliminação dessas EROs (Noctor et al., 2002; Chaves et al., 2009).

A capacidade das plantas de recuperarem A após uma reidratação é de fundamental importância quanto à capacidade de evitar e/ou suportar um estresse hídrico e ditará a resistência das plantas à seca, além de impedir decréscimo na produtividade da cultura (Chaves et al., 2009; Pinheiro e Chaves, 2011). Essa recuperação após um estresse severo é dividida em dois estádios: o primeiro ocorre em um período de horas ou dias após a reirrigação

e constitui em a folha recuperar a turgescência e a reabertura dos estômatos; o segundo tem duração de vários dias e requer a síntese de novas proteínas fotossintéticas, uma vez que ela está ligada a danos na maquinaria fotossintética (Kirschbaum, 1988). A intensidade do estresse anterior e/ou a duração são fatores cruciais que afetam tanto a velocidade quanto a extensão da recuperação da fotossíntese (Miyashita et al., 2005). A análise da recuperação de diferentes componentes fotossintéticos após a reirrigação a partir de diferentes intensidades de estresses hídricos é de grande importância para o entendimento dos processos fisiológicos que ocorrem durante a reidratação das plantas. Além disso, a compreensão desses processos é importante para o desenvolvimento de programas de irrigação, bem como para melhorar a precisão de previsões de produtividade a partir de dados climáticos (Flexas et al., 2006).

Mais frequentemente, os experimentos com seca são conduzidos em pequenos vasos (restrição ao crescimento radicular), impondo-se déficits hídricos de maneira relativamente rápida, não permitindo que as plantas se aclimatem à seca, o que dificulta sobretudo a extrapolação de dados experimentais para condições reais de campo. Ademais, muito poucos estudos têm avaliado a fase de recuperação após o déficit hídrico, um período que pode ser de grande importância para se avaliar a real capacidade de aclimação, uma vez que muitos dos danos metabólicos às plantas são manifestados exatamente nessa fase. Portanto, a intermitência da disponibilidade hídrica no solo, devido às constantes perdas e reposições de água causadas pela evapotranspiração e chuvas (e/ou irrigação), respectivamente, é de grande importância e muitas vezes ignorada em estudos sobre resistência e aclimação à seca. A simulação de períodos intermitentes de disponibilidade hídrica no solo pode ser obtida a partir de sucessivos ciclos de seca/recuperação, e, com o uso de grandes volumes de solo em casa de vegetação, é possível aproximar-se das condições de campo.

A hipótese desse trabalho foi a de que mudas de macaúba quando submetida à deficiência hídrica apresentem ajustamento osmótico e eficiente mecanismo de dissipação de energia não fotoquímica, e que as trocas gasosas são afetadas, e após a reidratação todos os mecanismos fotossintéticos sejam recuperados. Assim, este trabalho objetivou avaliar o impacto (e a posterior recuperação) de três ciclos repetitivos de seca/recuperação sobre relações

hídricas, ajustamento osmótico, trocas gasosas, parâmetros de fluorescência da clorofila a e acúmulo de matéria seca em plantas jovens de macaúba.

2 – Material e Métodos

As sementes de macaúba foram coletadas em plantas adultas, saudáveis, em plena produção, com altura variando de 7 a 10 m, procedentes do município de Florestal – MG (19°53'S, 44°25'W). As sementes foram germinadas, e as mudas, cultivadas até a idade de dez meses pela empresa Acrotech Sementes e Reflorestamento Ltda., localizada no município de Viçosa – MG, quando foram doadas para a execução do experimento.

O experimento foi conduzido em casa de vegetação na Unidade de Crescimento de Plantas da Universidade Federal de Viçosa (20°45'S, 42°52'W). Ao serem recebidas, as mudas de macaúba foram transferidas para vasos com formato cônico e capacidade de 150 L, com diâmetro superior, inferior e altura de 0,7, 0,5 e 0,5 m, respectivamente, preenchidos com substratos contendo uma mistura de solo, areia e esterco bovino (3:1:1); elas foram cultivadas nesses vasos por nove meses. A correção da fertilidade do solo e a adubação de manutenção foram feitas segundo Motoike et al. (2010). As plantas foram irrigadas diariamente, a fim de manter o teor de água no solo próximo à capacidade de campo (-9 kPa).

Para determinação do potencial mátrico do substrato no ponto de máximo estresse (PME), foram coletadas amostras na profundidade de 0,4 m e quantificada a umidade gravimétrica, com secagem a 105°C até massa constante. Para construção da curva característica de retenção de água no solo, amostras do substrato foram saturadas com água e submetidas a diferentes pressões em câmara de Richards, segundo Richards (1948). Para a obtenção do potencial mátrico nas amostras do substrato, foram utilizados os valores de umidade gravimétrica e a equação de van Genuchten (1980), ajustada aos pontos da curva característica de retenção de água no solo pelo software SWRC (Dourado-Neto et al., 2000). A temperatura máxima, média e mínima diária do ar e a radiação solar no interior da casa de vegetação foram medidas com um termistor não linear e um piranômetro LI-200SA, respectivamente – ambos acoplados a um datalogger LI-1200 Data Set

Recorder (LI-COR, Biosciences, USA). A umidade relativa do ar no interior da casa de vegetação foi medida com um termoigrógrafo, calibrado com um psicrômetro de bulbo úmido ventilado.

As mudas de macaúba com 19 meses de idade, em número de dez repetições por tratamento, foram submetidas à deficiência hídrica, com suspensão da irrigação até que a taxa da assimilação líquida de carbono (A) fosse próximo a zero, sendo considerado esse o ponto de máximo estresse (PME). Nesse momento, as plantas com deficiência hídrica (CD) foram reirrigadas até que a recuperação de A fosse superior a 85% em relação às plantas sem deficiência hídrica (SD). Esse procedimento foi repetido duas vezes, perfazendo um total de três ciclos de seca/recuperação (SR). As medições fisiológicas (ver a seguir) foram realizadas em intervalos de aproximadamente 10 dias, em folíolos da região mediana da segunda folha completamente expandida.

As trocas gasosas foram avaliadas entre os horários de 8 e 11h, com um sistema portátil de medição de fotossíntese LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA). A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e a temperatura do bloco de medição foram fixadas em $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 28°C , respectivamente, usando os acessórios do equipamento. A RFA foi fornecida por uma fonte luminosa artificial (Azul/Vermelho, modelo 6400-02B, Li-Cor Biosciences, USA). As leituras foram estáveis em 3-4 minutos (CV $<0,5\%$), quando registradas pelo equipamento. Nas curvas de resposta ao CO_2 ($A \times C_i$) realizadas no PME, as diferentes concentrações de CO_2 foram obtidas a partir de cartuchos contendo 12 g de CO_2 e controladas automaticamente pelo injetor de CO_2 do LI-6400 (6400-01 Li-Cor). A sequência de medidas foi iniciada em $50 \mu\text{mol mol}^{-1}$, incrementados para 100, 200, 400, 700, 1.000 e $1.500 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ de ar na câmara de medida em intervalos de 3-4 minutos (Escalona et al., 1999). As curvas $A \times C_i$ foram avaliadas no PME em cada ciclo de SR, e as equações utilizadas foram:

$$\text{Plantas CD: } A = a + b \times C_i + \varepsilon$$

$$\text{Plantas SD: } A = A_{\text{maxCO}_2} \times (1 - e^{(-k \times (C_i - \Gamma_{\text{CO}_2}))}) + \varepsilon$$

em que $A_{\max\text{CO}_2}$ é a taxa fotossintética saturada por CO_2 , k é uma constante de proporcionalidade e Γ_{CO_2} é o ponto de compensação de CO_2 (Escalona et al., 1999).

Na tomada de trocas gasosas de acompanhamento do estresse hídrico, a concentração atmosférica de CO_2 (C_a) oscilou de 380 a 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. A concentração intracelular de CO_2 (C_i) foi calculada a partir dos valores de A , g_s e E (von Caemmerer e Farquhar, 1981), assim como a relação entre a C_i e C_a (C_i/C_a). A limitação estomática relativa (L_s) foi calculada a partir das curvas $A \times C_i$, pela equação:

$$L_s = 100 \times \frac{(A_0 - A)}{A_0}$$

em que A e A_0 são A em C_a ambiente (400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) e em $C_i=C_a$, respectivamente (Farquhar e Sharkey, 1982). A limitação mesofílica relativa (L_m) foi calculada pela equação:

$$L_m = 100 \times \frac{(A_c - A_s)}{A_c}$$

em que A_c e A_s são A em CO_2 saturante ($C_i = 1.100 \mu\text{mol mol}^{-1}$) em plantas controle e estressadas, respectivamente (Jacob e Lawlor, 1991). A limitação estomática e mesofílica relativas foram medidas no PME.

As variáveis de fluorescência da clorofila *a* foram obtidas com o uso de um fluorômetro modulado Mini-PAM (Walz, Efeltrich, Alemanha). O rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) foi calculado a partir dos chamados parâmetros de escuro, pela equação:

$$F_v/F_m = \frac{(F_m - F_0)}{F_m}$$

em que F_0 e F_m são a fluorescência mínima e máxima, respectivamente, do tecido vegetal adaptado ao escuro, obtidos na antemanhã. F_0 foi obtido a partir da iluminação do tecido vegetal por uma luz vermelha modulada de baixa

intensidade ($0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), e F_m , por um pulso de luz saturante ($6.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) com duração de 0,8 s.

A taxa aparente de transporte de elétrons do FSII (TTE) foi obtida pela equação (Bilger et al., 1995):

$$TTE = \phi_{FSII} \times RFA \times a \times 0,5$$

em que ϕ_{FSII} é o rendimento quântico efetivo do FSII; a é a fração incidente de RFA, que é absorvida pelo tecido foliar, considerando-se um valor de 0,84 (Ehleringer, 1981); e o fator 0,5 é o valor que corresponde à fração da energia de excitação distribuída igualmente entre o FSII e FSI (Laisk e Loreto, 1996). O ϕ_{FSII} foi obtido a partir da equação:

$$\phi_{FSII} = \frac{(F_m' - F)}{F_m'}$$

em que F_m' e F são a fluorescência máxima e a fluorescência, respectivamente, quando o tecido vegetal está sob luz actínica com intensidade de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e duração de 50 s.

O rendimento quântico da dissipação regulada de energia não fotoquímica no FSII (ϕ_{NPQ}) e o rendimento quântico de dissipação não regulada de energia não fotoquímica do FSII (ϕ_{NO}) foram obtidos segundo Hendrickson et al. (2004), conforme as equações:

$$\phi_{NPQ} = \frac{F}{F_m'} - \frac{F}{F_m}$$

$$\phi_{NO} = \frac{F}{F_m}$$

O potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) foi medido às 4h30min em um folíolo por planta, com uma câmara de pressão tipo Scholander (modelo Skye SKPM 1400, Skye Instruments LTD., UK). Todas as medições foram realizadas em folíolos o mais próximo possível do folíolo utilizado para as avaliações de trocas gasosas, seguindo metodologia descrita por Milburn e

Zimmermann (1977) e com modificações de Gomes (2006). A pressão do interior da câmara de pressão foi aumentada lentamente, a uma taxa de $0,016 \text{ MPa s}^{-1}$, com nitrogênio comprimido.

O potencial osmótico nos folíolos foi medido nos PME de cada ciclo. As amostras foram coletadas e armazenadas em tubos tipo “falcon” a -20°C , sendo posteriormente descongeladas e prensadas através de prensa manual e centrifugadas a 2.500 g por 15 min ; o sobrenadante foi utilizado para determinação de potencial osmótico (Ψ_S), em número de cinco repetições por nível de irrigação. Devido à baixa quantidade de conteúdo celular obtido, foi feita uma diluição de quatro vezes, em todas as amostras. A determinação do Ψ_S foi realizada pelo método crioscópico, usando um Crioscópio Eletrônico Microprocessado (modelo MK 540, ITR Instrumentos Ltda., Brasil). Os valores de graus Hortvet ($^{\circ}\text{H}$) fornecidos pelo crioscópio foram transformados para graus Celsius ($^{\circ}\text{C}$) segundo Baer e Baldwin (1984) pela equação:

$$^{\circ}\text{C} = \frac{(0,1915 * ^{\circ}\text{H}) - (-0,0004785)}{0,199}$$

A transformação de $^{\circ}\text{C}$ para Osmol foi feita segundo Henriques e Rosado (1999), pela equação:

$$\text{Osmol} = \frac{-^{\circ}\text{C}}{1,86}$$

onde, $1,86$ é o ponto de congelamento de 1 mol de qualquer soluto. Considerando que 1 Osmol equivale a $-2,271 \text{ MPa}$, assim a transformação de Osmol para MPa foi obtida pela equação:

$$\text{MPa} = -2,271 * \text{Osmol}$$

Para evitar efeitos passivos associados à perda de água (Babu et al., 1999), os valores de Ψ_S (sem e com deficiência hídrica) foram multiplicados por um fator de correção (FC) obtido pela equação:

$$FC = \frac{MF - MS}{MS * [1/0,3 - 1]}$$

onde, *MF* e *MS* são a massa fresca e seca foliar, respectivamente. O *FC* é baseado na massa seca dos tecidos, que retorna a um potencial osmótico em um teor de água comum de 70% da massa fresca, para os dois tratamentos (Alves e Setter, 2004). O ajustamento osmótico (AO) foi calculado com a diferença de potencial osmótico corrigido (Ψ_{sc}) entre as plantas sem e com deficiência hídrica.

Os teores de pigmentos fotossintéticos por unidade de área foliar foram determinados em extratos obtidos a partir de discos foliares com dimetilsulfóxido (DMSO), conforme Hiscox e Israelstam (1979), com modificações. Foram coletados dois discos foliares (77 mm²) por repetição, os quais foram incubados em 5 mL de DMSO (saturado com CaCO₃) a 65°C por 36 horas; em seguida, procedeu-se à leitura de absorbância dos extratos em espectrofotômetro. Os teores de clorofilas e carotenoides foram calculados segundo Wellburn (1994).

Para análise de prolina, amostras de tecido vegetal foram coletadas na antemã e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas a -80°C. Posteriormente, foram liofilizadas a -60°C e armazenadas a -20°C, até o momento da análise. A concentração de prolina foi determinada pelo método de ninhidrina, segundo Bates et al. (1973).

Ao final do experimento foi quantificada a produção de massa seca de raízes, caule e folhas, nas plantas sem e com deficiência hídrica. Quanto à quantificação da massa seca, as plantas foram separadas em caule, raízes e folhas; as raízes foram lavadas em água corrente, para retirada do substrato aderido a elas. A secagem ocorreu em temperatura de 65°C, até atingir massa constante.

As plantas foram distribuídas em delineamento inteiramente casualizado, com dez repetições em cada tratamento (sem e com deficiência hídrica). Os dados de todas as variáveis foram submetidos à análise de variância (ANOVA), e o teste de Tukey a 5% de significância foi usado para discriminar as diferenças mínimas significativas (DMS) entre as médias dos ciclos. Os procedimentos estatísticos foram realizados utilizando o programa computacional Statistical Analysis System 9.0 (2003).

3 – Resultados

As durações dos ciclos SR foram de 51, 31 e 31 dias, e os respectivos períodos para a recuperação de *A* acima de 85% foram de 9, 10 e 7 dias, para os ciclos 1, 2 e 3, respectivamente. Os valores de temperatura máxima, média e mínima do ar foram mais elevados no ciclo 2, enquanto a umidade relativa do ar não apresentou diferença entre os ciclos SR. A radiação solar apresentou maior intensidade no ciclo 2 e menor no ciclo 3 (Tabela 1). O potencial mátrico do substrato de cultivo das plantas não pôde ser estimado, pois ultrapassou os limites da metodologia utilizada, devendo estar, portanto, abaixo de -1,5 MPa, nós PME. A umidade gravimétrica no PME não diferiu entre os ciclos e sendo a média dos 3 ciclo de 14,0%, em potencial mátrico de -1,5 MPa foi de 14,6%.

Tabela 1 – Valores de temperatura máxima (Tmax), mínima (Tmin) e média (Tmed) do ar, radiação solar (RS) e umidade relativa (UR) mensurados no interior da casa de vegetação, durante os ciclos de seca/recuperação. Médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p>0,05$)

Ciclos	Tmax	Tmin (°C)	Tmed	RS (MJ m ⁻² d ⁻¹)	UR (%)
1	30,5b ±0,5	19,6ab ±0,2	23,5b ±0,2	11,7b ±0,6	80,0a ±1,0
2	33,8a ±0,4	20,3a ±0,1	25,2a ±0,2	14,7a ±0,6	76,9a ±1,1
3	30,3b ±0,4	19,3a ±0,3	23,1b ±0,2	9,7c ±0,5	79,7a ±0,7

Nas plantas SD, o potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) foi em média de -0,20 MPa no decorrer do período experimental (Figura 1). O Ψ_{am} das plantas CD mostrou redução significativa aos 10 dias após a suspensão da irrigação, apresentando queda progressiva até atingir valor médio de -1,91 MPa nos PME, não havendo diferença significativa entre os ciclos (Figura 1). Após a reirrigação em cada ciclo, foi observada rápida recuperação do Ψ_{am} . O potencial osmótico corrigido (Ψ_{sc}) não apresentou diferença significativa entre

as plantas SD e CD nos PME em cada ciclo (Figura 2). Por outro lado, tanto as plantas SD como as CD apresentaram valores de Ψ_{sc} menores no primeiro ciclo, em relação aos demais. Em contrapartida, houve acúmulo de prolina com pico em cada PME, observando-se diferença significativa cerca de 20 dias antes do PME de cada ciclo SR. Com o avanço dos ciclos, houve tendência de redução da concentração nos picos de prolina (Figura 3).

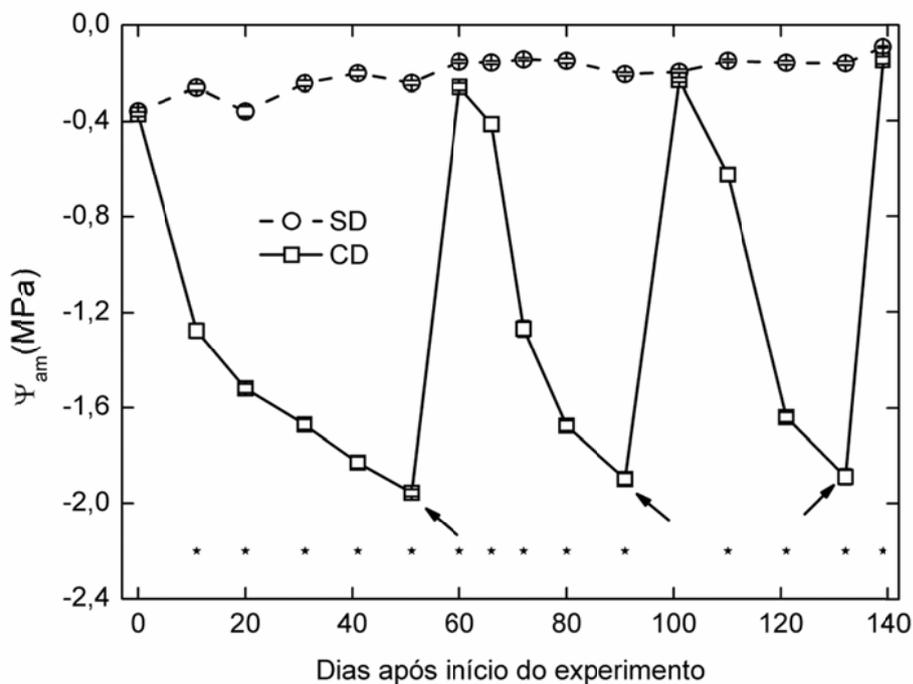


Figura 1 – Potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am}) em plantas jovens de macaúba. As barras de erro indicam os erros-padrão das médias. O símbolo * indica diferença significativa ($p \leq 0,05$), entre as plantas sem (SD) e com deficiência hídrica (CD). As setas indicam o momento da reirrigação.

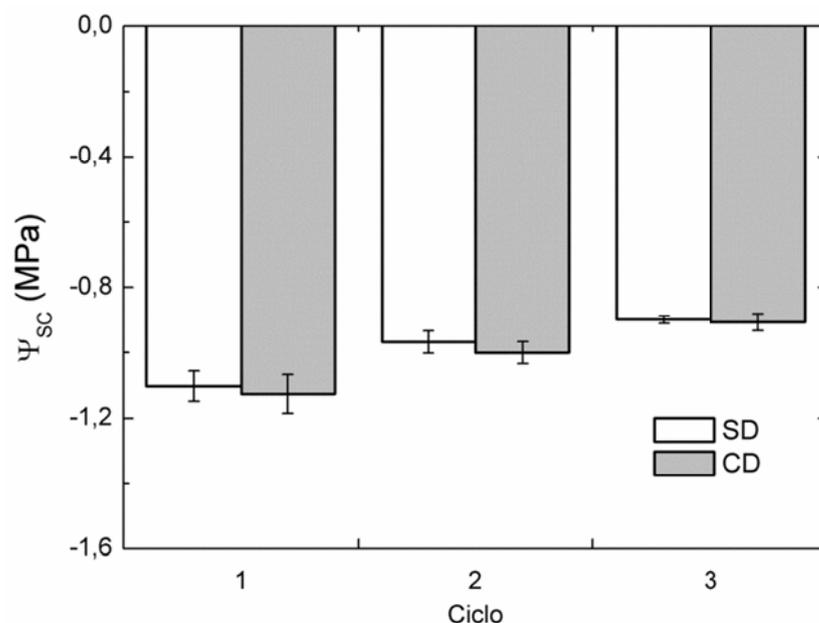


Figura 2 – Potencial osmótico corrigido (Ψ_{sc}) na antemã em plantas jovens de macaúba. As barras de erro indicam os erros-padrão da média. O símbolo * indica diferença significativa ($p \leq 0,05$), entre as plantas sem (SD) e com deficiência hídrica (CD). As setas indicam o momento da reirrigação.

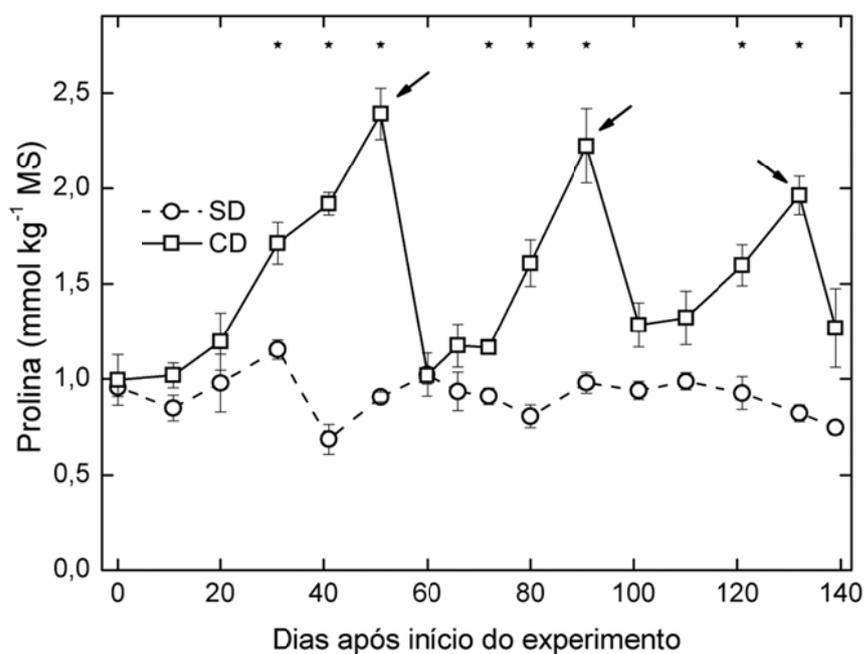


Figura 3 – Concentração de prolina na antemã em folíolos de plantas jovens de macaúba. As barras de erro indicam os erros-padrão da média. O símbolo * indica diferença significativa em ($p \leq 0,05$), entre as plantas sem (SD) e com deficiência hídrica (CD). As setas indicam o momento da reirrigação.

As plantas CD não apresentaram, alterações significativas na concentração de carotenoides (Caro) e clorofilas totais por unidade de área foliar, em relação às plantas SD (Figura 4). Cabe salientar que a área foliar específica não sofreu alterações durante o período experimental (dados não apresentados); portanto, não se esperam alterações nessas concentrações em base de massa seca entre os tratamentos.

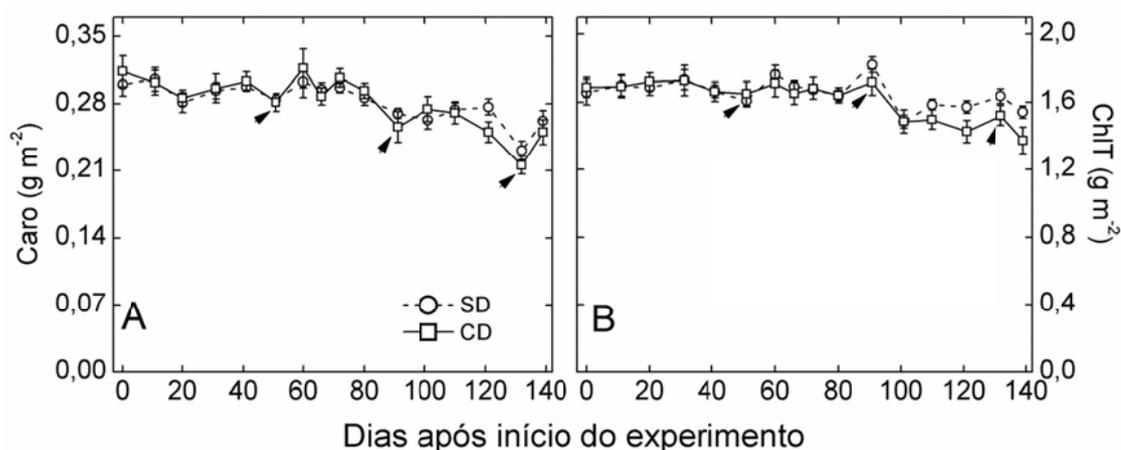


Figura 4 – Concentração de carotenoides (Caro, A) e teor de clorofilas totais (ChIT, B) mensurados em plantas jovens de macaúba. As barras de erro indicam os erros-padrão da média. O símbolo * indica diferença significativa ($p \leq 0,05$), entre as plantas sem (SD) e com deficiência hídrica (CD). As setas indicam o momento da reirrigação.

As plantas SD apresentaram A média dos três ciclos SR de $14,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, (Figura 5-A). Já as plantas CD sempre apresentaram valores de A significativamente menores em relação às plantas SD ($p \leq 0,05$), exceto no dia zero do período experimental, ou seja início do experimento. As plantas CD apresentaram valor de A próximo a zero no PME, nos três ciclos. A redução da velocidade de queda inicial de A após a suspensão da irrigação em cada ciclo de SR mostra que as plantas apresentaram aclimatação em estresse moderado nos ciclos 2 e 3, onde a queda de A foi menos abrupta em relação ao ciclo 1 (Figura 5-A).

Os valores de g_s e E nas plantas SD, durante os três ciclos SR, foram em média de $0,155 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $2,42 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. As plantas CD apresentaram significativa ($p \leq 0,05$) queda em g_s e E logo no início de cada ciclo SR, porém sempre se recuperando em cada período de reidratação. No PME, g_s e E foram reduzidas a menos de 5% nas plantas CD

em relação às SD, sem diferença entre os ciclos (Figura 5-B e C). A recuperação de A , g_s e E foi similar nos três ciclos, havendo tendência de a recuperação de g_s e E ser maior nos ciclos 2 e 3 (Figura 5).

A relação entre a concentração intercelular e a atmosférica de CO_2 (C_i/C_a) apresentou redução significativa nas plantas CD, em relação às SD ($p \leq 0,05$), no decorrer de todo o experimento, exceto no dia zero após o início do experimento, na reidratação e no PME de cada ciclo SR. No PME de cada ciclo SR, o C_i/C_a aumentou em relação aos demais dias de avaliação, principalmente nos ciclos 1 e 2, porém sem significância ($p > 0,05$), nas plantas CD em relação às SD (Figura 5-D). Com a repetição dos ciclos, houve tendência de redução dos valores de C_i/C_a na reidratação de cada ciclo SR, sendo essa mesma tendência apresentada por A , mas não por g_s e E nas plantas CD (Figura 5). A eficiência intrínseca do uso da água (WUE_i) teve significativo ($p \leq 0,05$) aumento nas plantas CD em relação às SD, logo após a suspensão da irrigação em cada ciclo, e apresentou valores inferiores nas plantas CD em relação às SD nos PME. A WUE_i durante o período de reidratação foi similar entre as plantas SD e CD (Figura 5-E).

Ao plotar A vs Ψ_{am} , é observado que a relação entre A e Ψ_{am} é linear, ou seja, conforme o déficit hídrico se intensifica, o valor de A é reduzido proporcionalmente. A redução de A em 50% ocorreu em Ψ_{am} de -1,1 MPa (Figura 6-A). Comportamento similar foi observado em g_s , conforme o Ψ_{am} é reduzido. Todavia, a redução de g_s em 50% ocorreu em Ψ_{am} de -0,8 MPa, mostrando que g_s é mais sensível à redução do potencial hídrico que A (Figura 6-B). A WUE_i teve incremento de 60% até Ψ_{am} de -1,5 MPa; após esse nível de estresse hídrico, ocorreu queda acentuada de aproximadamente 70% até Ψ_{am} de -1,95 MPa (Figura 6-E). A razão C_i/C_a apresentou queda acentuada até Ψ_{am} de -0,5 MPa, mantendo-se praticamente estável até Ψ_{am} de -1,5 MPa, quando ocorreu forte elevação (Figura 6-C). A redução de A foi acompanhada pela redução de C_i até A de aproximadamente $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; para reduções de A abaixo desse valor, o C_i apresentou elevação, o que pode indicar danos no aparato fotossintético (Figura 6-F).

A limitação mesofílica relativa (L_m) variou de 91,4 a 94,5% e não apresentou diferença significativa entre os ciclos SR. A limitação estomática relativa (L_s) nas plantas SD não mostrou diferença significativa entre os ciclos e

variou de 37,5 a 41,5%. Nas plantas CD o incremento de CO₂ não surtiu efeito nos valores de *A*, demonstrando, assim, grande limitação estomática da fotossíntese (Figura 7).

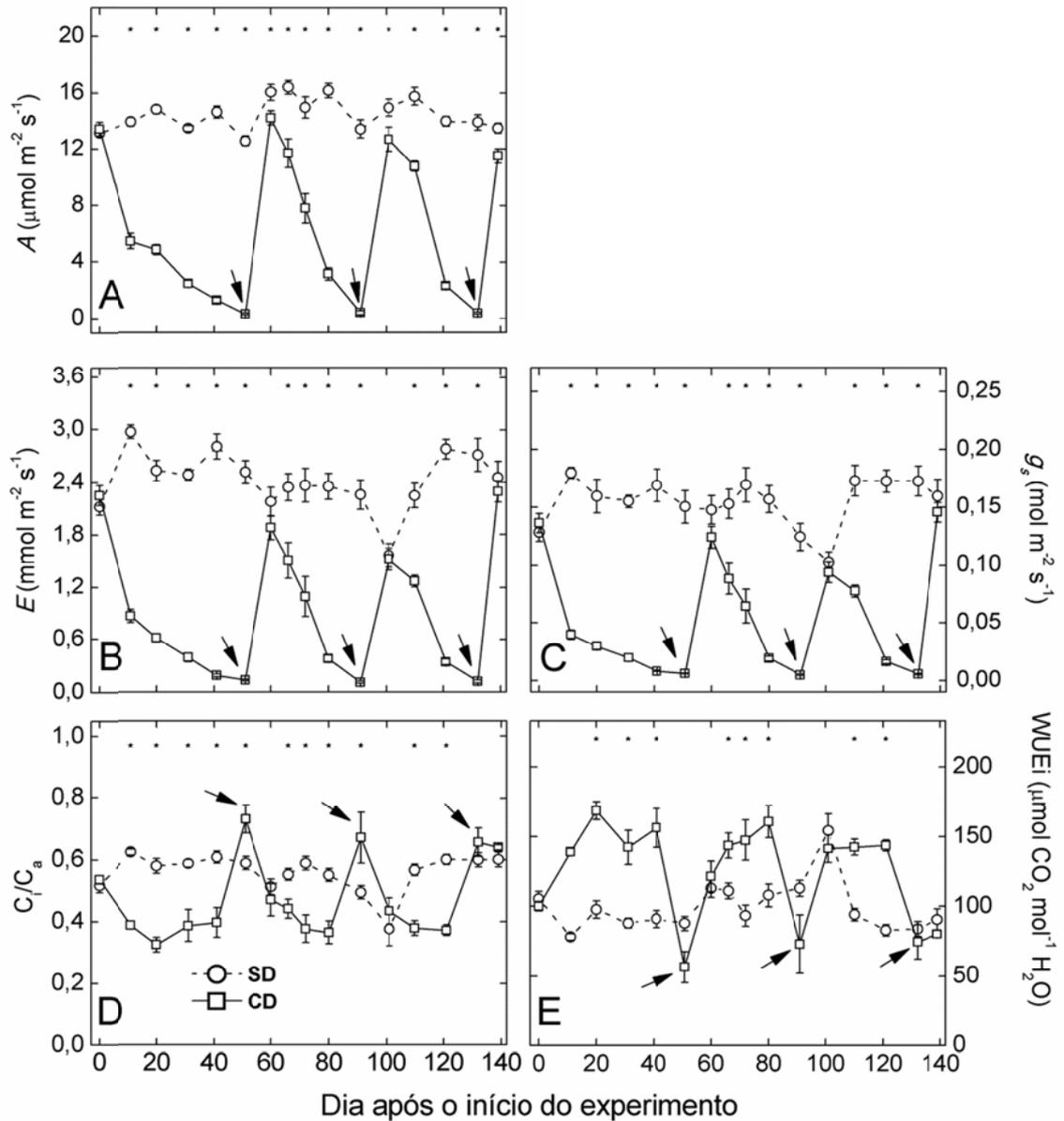


Figura 5 – Fotossíntese (*A*, *A*), transpiração (*E*, *B*), condutância estomática (g_s , *C*), razão entre concentração intercelular e atmosférica de CO₂ (C_i/C_a , *D*) e eficiência intrínseca do uso da água (WUE_i , *E*) em plantas jovens de macaúba. As barras de erro indicam o erro-padrão da média. O símbolo * indica diferença significativa ($p \leq 0,05$), entre as plantas sem (SD) e com deficiência hídrica (CD). As setas indicam o momento da reirrigação.

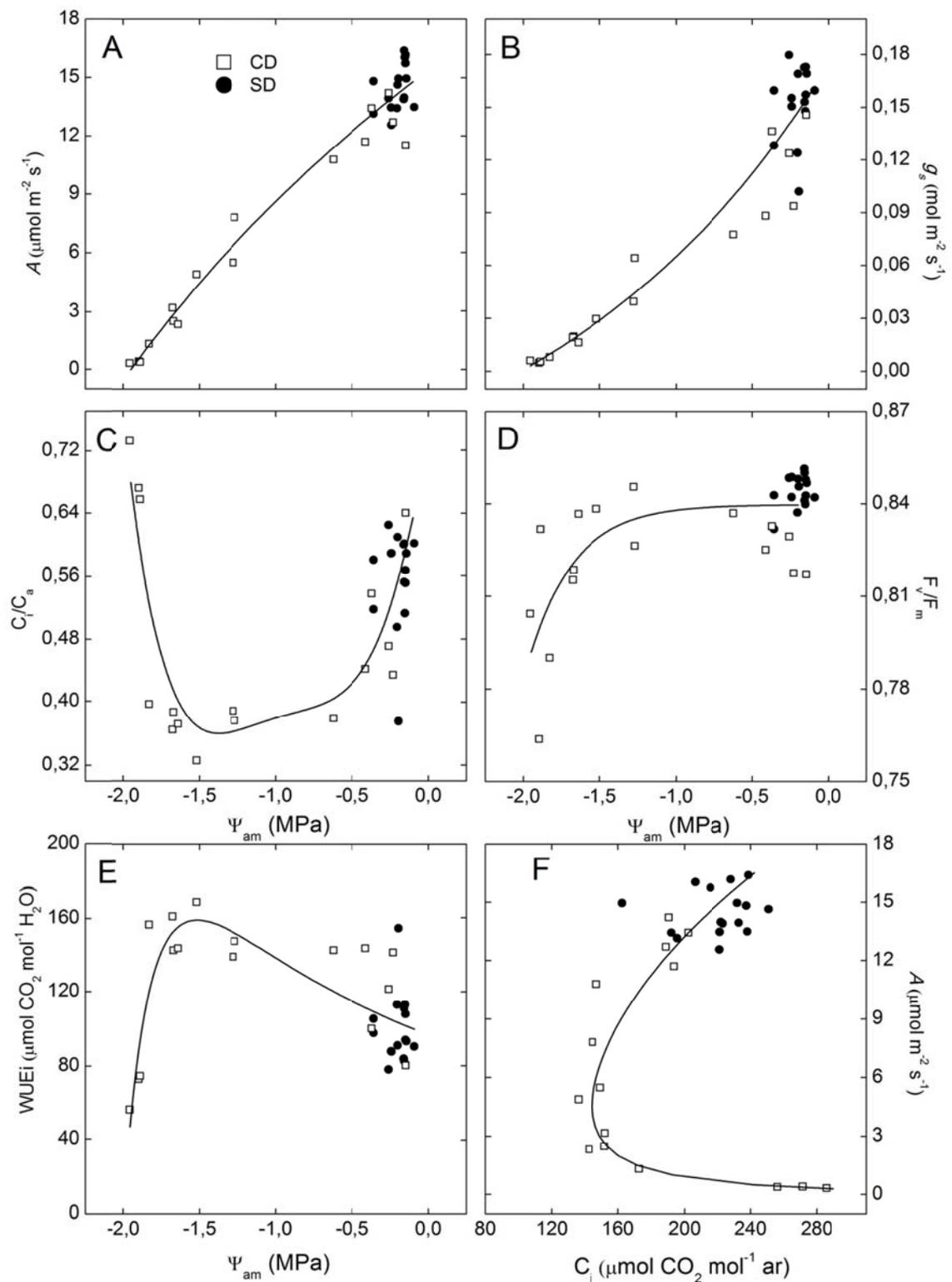


Figura 6 – Fotossíntese (A , A), condutância estomática (g_s , B), razão entre concentração intercelular e atmosférica de CO_2 (C_i/C_a , C), eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m , D) e eficiência intrínseca do uso da água (WUE_i , E) em função do potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) e fotossíntese (A) em função da concentração intercelular de CO_2 (C_i) (F), em plantas jovens de macaúba sem (SD) e com (CD) deficiência hídrica.

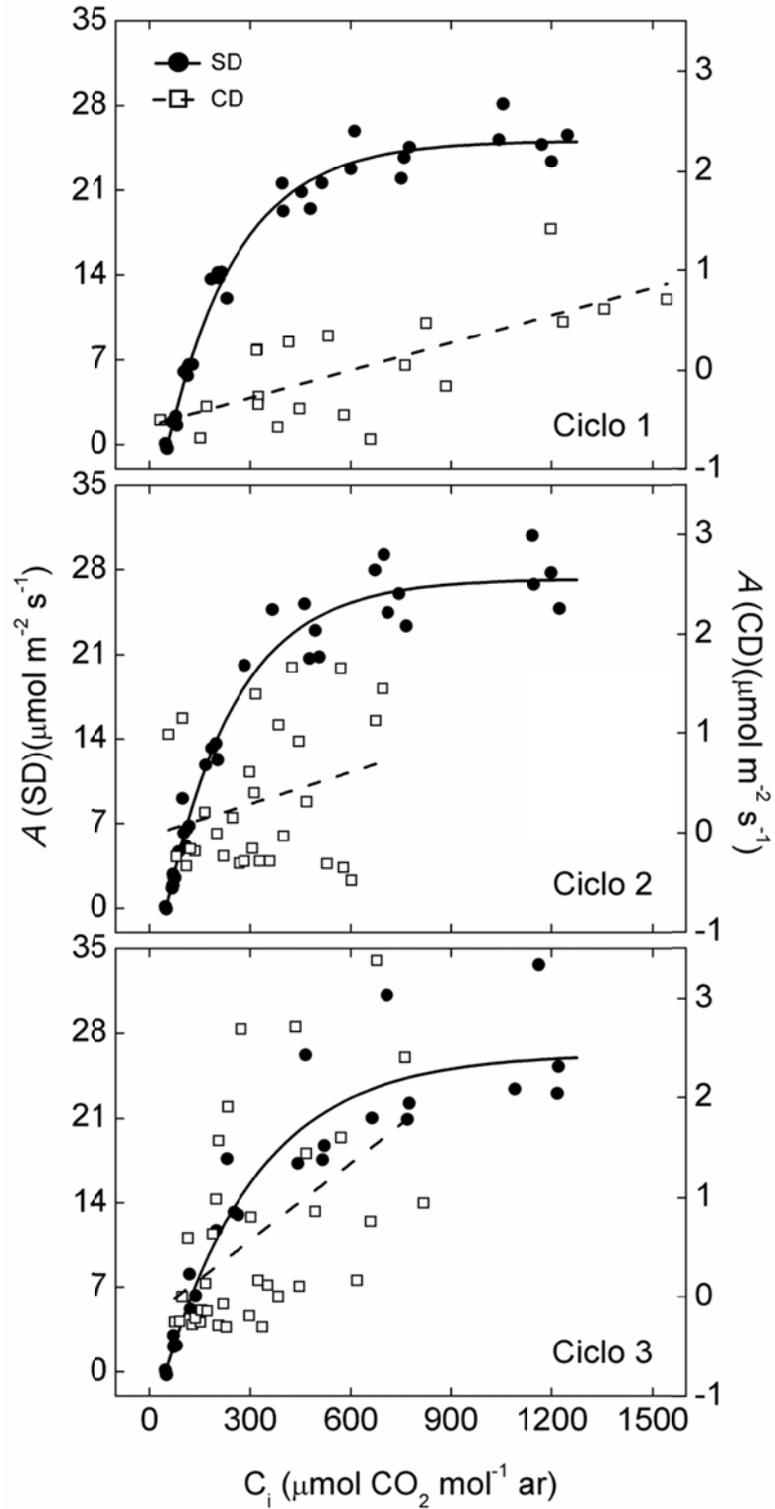


Figura 7 – Curvas de respostas da fotossíntese (A) à concentração intercelular de CO₂ (C_i), em plantas jovens de macaúba sem (SD) e com (CD) deficiência hídrica.

A fluorescência mínima adaptada ao escuro (F_0) aumentou nas plantas CD no período de maior estresse do primeiro ciclo e durante os demais ciclos SR, apresentando recuperação em relação às plantas SD somente na reidratação do primeiro ciclo SR (Figura 8-A).

A média da eficiência quântica máxima do FSII (F_v/F_m) nas plantas SD foi de 0,84 durante o período experimental. Já as plantas CD apresentaram redução significativa ($p \leq 0,05$) da F_v/F_m pouco antes da elevação do F_0 no primeiro ciclo SR, bem como recuperação durante a fase de reidratação deste ciclo; contudo, com o avanço dos ciclos SR a F_v/F_m foi significativamente menor nas plantas CD, em relação às SD (Figura 8-B). A relação F_v/F_m apresentou queda mais abrupta a partir de Ψ_{am} inferior a aproximadamente -1,5 MPa (Figura 6-D). A taxa aparente de transporte de elétrons (TTE) e o rendimento quântico de conversão de energia fotoquímica do FSII (ϕ_{FSII}) mostraram redução significativa ($p \leq 0,05$) nas plantas CD já nas primeiras avaliações após a imposição da deficiência hídrica. A TTE e o ϕ_{FSII} apresentaram maior depressão nos PME, com recuperação apenas nas reidratações do primeiro e terceiro ciclos (Figura 8-C e D). O rendimento quântico da dissipação regulada de energia não fotoquímica no FSII (ϕ_{NPQ}) aumentou significativamente ($p \leq 0,05$) nas plantas CD logo no início de cada ciclo, mostrando recuperação na reidratação do primeiro e terceiro ciclos, com pico em cada PME (Figura 8-E). Já o rendimento quântico da dissipação não regulada de energia não fotoquímica no FSII (ϕ_{NO}) não apresentou diferença entre as plantas SD e CD ao longo do período experimental (Figura 8-F).

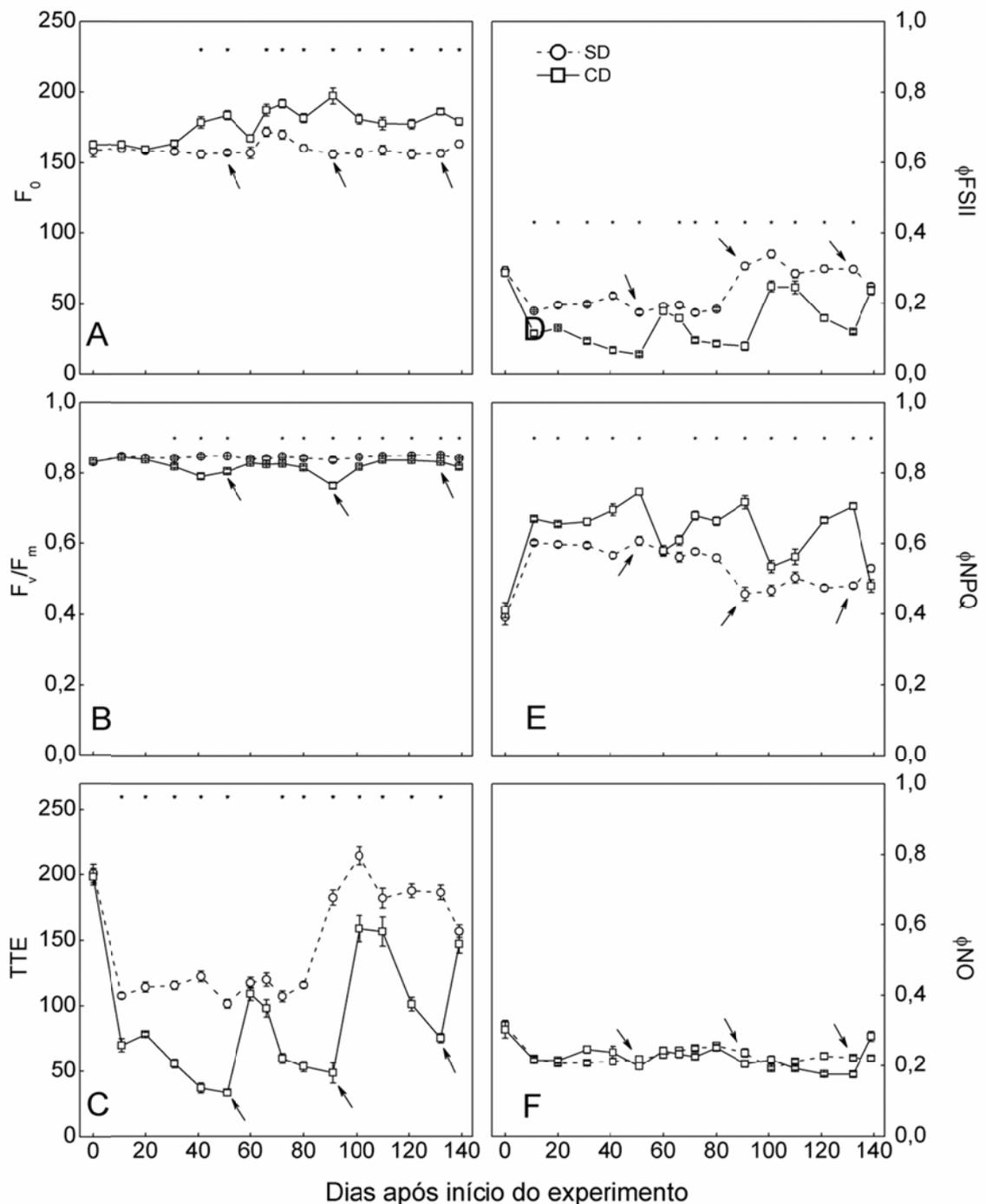


Figura 8 – Fluorescência mínima (F_0 , A), rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m , B), taxa de transporte de elétrons (TTE, C), rendimento quântico efetivo do FSII (ϕ_{FSII} , D), rendimento quântico da dissipação regulada de energia não fotoquímica (ϕ_{NPQ} , E) e rendimento quântico da dissipação não regulada de energia não fotoquímica no FSII (ϕ_{NO} , F), mensurados em plantas jovens de macaúba. As barras de erro indicam os erros-padrão da média. O símbolo * indica diferença significativa ($p \leq 0,05$), entre as plantas sem (SD) e com deficiência hídrica (CD). As setas indicam o momento da reirrigação.

A massa seca total das plantas CD foi reduzida em 50% pela deficiência hídrica, em relação às plantas SD. O acúmulo de massa seca foi reduzida significativa ($p \leq 0,05$) nas raízes (56%), estipe (21%), folhas (56%) e na parte aérea como um todo (48%), porém não houve influência da DH na relação raiz/parte aérea (Figura 9).

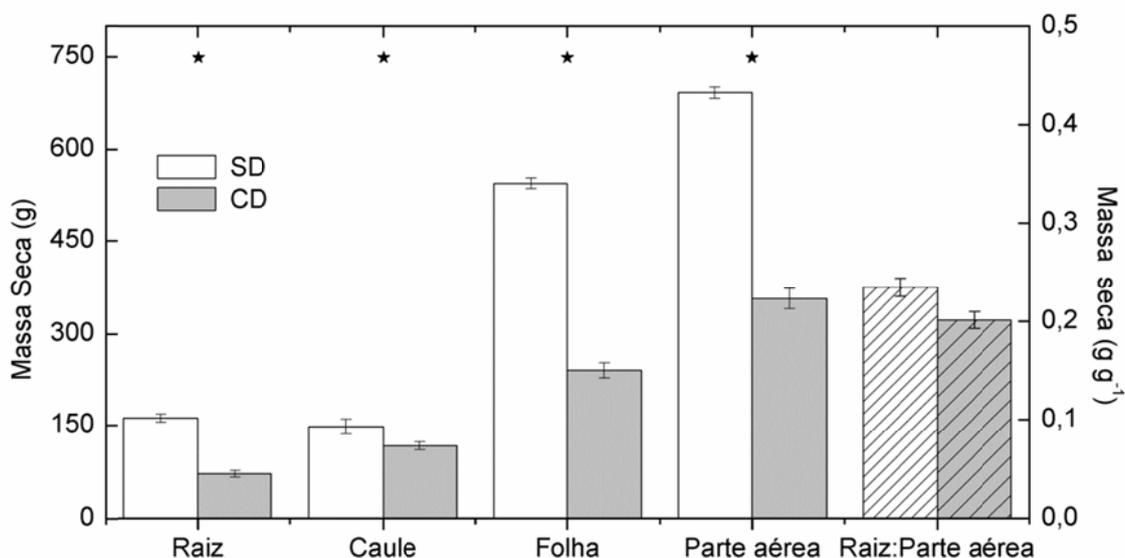


Figura 9 – Massa seca em diferentes órgãos e relação raiz/parte aérea em plantas de macaúba. As barras de erro indicam os erros-padrão da média. O símbolo * indica diferença significativa ($p \leq 0,05$), entre as plantas sem (SD) e com deficiência hídrica (CD). As setas indicam o momento da reirrigação.

4 – Discussão

As plantas de macaúba, ao longo da sucessão de três ciclos SR, apresentaram tendência de aclimação para A , E e g_s no início, ou seja, em estresse hídrico leve a moderado, dos ciclos 2 e 3, em relação ao primeiro ciclo. Entretanto, não se verificou ajustamento osmótico, a exemplo do observado em outras espécies, como trigo (*Triticum aestivum* L.; Izanloo et al., 2008), *Fuchsia magellanica* (Pagter et al., 2008), açaí (Calbo e Moraes, 2000), arroz (*Oryza sativa* L.; Lilley e Ludlow, 1996), mandioca (*Manihot esculenta*; Alves e Setter, 2004) e coqueiro-anão (Gomes et al., 2010). Em todo o caso, ciclos sucessivos de deficiência hídrica podem ser utilizados para estudar a capacidade de aclimação das plantas, de modo que simulem as condições naturais de campo, onde a ocorrência de secas é sobremodo comum. Com

efeito, a macaúba possui mecanismos de tolerância e aclimatação à seca, como discutido a seguir.

Uma vez que na macaúba o potencial mátrico do substrato nos pontos máximos de estresse (PME) foi inferior a -1,5 MPa e mesmo assim as plantas recuperaram a turgidez em menos de 10 dias após a reirrigação, sugere-se que o ponto de murcha permanente (PMP) (considerado o potencial mátrico do solo de -1,5 MPa; Smith e Mullins, 2005; Warrick, 2001; Ehlers e Goss, 2003; Kirkham, 2005) nessa espécie seja atingido em potenciais mátricos do solo inferiores a -1,5 MPa. Comportamento similar foi observado em oliveiras (*Olea europaea* L.) cultivadas em campo e submetidas à deficiência hídrica (Greven et al., 2009). Cabe salientar que o conceito de PMP de -1,5 MPa foi desenvolvido a partir de plantas jovens de girassol (*Helianthus annuus* L.), com cerca de três folhas e cultivadas em vasos (Ehlers e Goss, 2003; Kirkham, 2005), o que resulta em desidratação mais rápida, comparada à das plantas cultivadas em campo, onde não há limitação às raízes para a exploração do solo. Assim, ressalta-se a importância de utilizar grande volume de solo em experimentos de deficiência hídrica, como o utilizado neste trabalho.

As plantas de macaúba apresentaram grande redução do Ψ_{am} nos PME, atingindo -1,9 MPa quando A foi reduzida a valores próximos de zero. Entretanto, após a reirrigação, as mudas de macaúba apresentaram recuperação da turgidez. Gomes et al. (2008) também relatam recuperação satisfatória da turgidez após a reidratação em coqueiro-anão. Em estudos com outras espécies de palmeiras submetidas à deficiência hídrica, foram encontrados valores mais negativos de Ψ_{am} que os do presente estudo, quando A foi reduzida a próximo de zero, com no caso do açaí, -2,5 MPa (Calbo e Moraes, 2000), buriti, -2,1 MPa (Calbo e Moraes, 1997), e pupunheira, -1,9 MPa (Oliveira et al., 2002), porém os autores não citam se as medições foram feitas no período da antemanhã. Valores superiores de Ψ_{am} para A reduzida a próximo de zero, em relação a este estudo, também são relatados em palmeira, como no caso do coqueiro-anão: -1,2 MPa (Gomes et al., 2008).

O ajustamento osmótico para a macaúba (0,01 - 0,02 MPa) é bem inferior ao encontrado para outras espécies de palmeira, como açaí, 0,36 MPa (Calbo e Moraes, 2000), e coqueiro-anão, 0,05 - 0,24 MPa (Gomes et al., 2008). Entretanto, ocorreu significativo acúmulo de prolina nas plantas CD em

relação às SD, nos períodos de maior estresse. Aumento de prolina sem ajustamento osmótico significativo também foi observado em ecotipos de coqueiro-anão submetidos à deficiência hídrica (Gomes et al., 2010). O aumento de 143% nos níveis de prolina na média dos três ciclos pode estar associado a outros aspectos bioquímicos e fisiológicos, como proteção de membranas e proteínas (Mansour, 1998; Simova-Stoilova, et al., 2008), proteção do metabolismo em condições de estresse (Roger, 2001), regulação do pH citossólico (Roger, 2001), armazenamento de nitrogênio e carbono (Roger, 2001; Matysik et al., 2002), funções antioxidantes (Matysik et al., 2002; Simova-Stoilova et al., 2008; Tatar e Gevrek, 2008) e redução da quantidade de nitrogênio incorporado à fração proteica (Lee et al., 2009).

Os valores de A , g_s e E foram tão reduzidos pela deficiência hídrica, que se tornaram negligenciáveis no PME em cada ciclo. As reduções de A e g_s foram praticamente lineares em resposta à redução do Ψ_{am} , sendo de 50% em Ψ_{am} de -1,1 e -0,8 MPa, respectivamente, o que demonstra que as reduções em A foram precedidas por decréscimo em g_s , fato também observado em pupunheira (Oliveira et al., 2002) e em buriti (Calbo e Moraes, 1997). No PME de cada ciclo ocorreu forte limitação estomática (L_s), em que o incremento de CO_2 na câmara de medição não se traduziu em resposta significativa nas taxas de A ; além disso, a limitação mesofílica (L_m) de A foi bastante elevada, estando acima de 90%. Em coqueiro-anão, Gomes et al. (2008) obtiveram valores de L_s e L_m , durante o período de recuperação do estresse hídrico, inferiores a 20 e 30%, respectivamente, porém os autores não mencionam o período exato de medição após o reinício da irrigação. O pequeno incremento de A em resposta à elevação da concentração de CO_2 na câmara de medição provavelmente seja devido à difusão do CO_2 através da cutícula. Calbo e Moraes (1997) levantam a possibilidade da transpiração cuticular em buriti. O fluxo de gases através da cutícula, apesar de pequeno, é citado na literatura e ganha importância principalmente quando A e g_s se tornam negligenciáveis (Cornic, 2000; Pessaraki, 2004; Lambers et al., 2008).

Em reduções de Ψ_{am} abaixo de -1,5 MPa, deu-se início a um rápido decréscimo de WUE_i e aumento acentuado de C_i , o que sugere ocorrência de estresse hídrico severo (Gomes et al., 2009). Incrementos de C_i paralelamente a reduzidos valores de g_s causados pelo estresse hídrico são observados em outras palmeiras, como pupunha (Oliveira et al., 2002) e coqueiro-anão

(Gomes et al., 2009). Esse aumento de C_i contribui para a sugestão de que fatores não estomáticos foram preponderantes na limitação de A em baixo g_s .

No Ψ_{am} de -1,5 MPa inicia-se uma queda mais acentuada de F_v/F_m , indicando um fotodano no aparato fotossintético (Baker e Rosenqvist, 2004). Um fator que contribui para a redução do F_v/F_m é a elevação do F_0 , o que sugere aumento da perda da energia de excitação durante a transferência desta entre os pigmentos-antena e o centro de reação (Krause e Weis, 1991). Reduções significativas de F_v/F_m sob DH foram observadas em coqueiro-anão (Gomes et al., 2009) e outras espécies, como amendoim (*Arachis hypogaea* L.; Lauriano et al., 1997), caju (*Anacardium occidentale* L.; Blaikie e Chacko, 1998), banana (*Musa* sp.; Thomas e Turner, 2001), arroz (*Oryza sativa* L. subsp. *indica*; Zhou et al., 2007) e espirradeira (*Nerium oleander* L.; Niu et al., 2008).

Pode-se considerar que as plantas de macaúba foram expostas a um DH moderado até o Ψ_{am} de -1,5 MPa, resultando em redução de g_s , seguida por reduções de A e C_i/C_a ; essa redução de C_i/C_a em DH moderado demonstra que o aparato fotossintético está em atividade, porém com consumo de ATP e NADPH, o que reflete em redução da TTE (Baker e Rosenqvist, 2004; Papageorgiou e Govindjee, 2004). Já um DH severo pode ser observado em Ψ_{am} abaixo de -1,5 MPa, onde C_i/C_a apresentou elevação acentuada, demonstrando que a utilização do CO_2 intercelular (C_i) foi reduzida na fase de carboxilação da fotossíntese (Pessaraki, 2004).

O funcionamento do ciclo água-água e a fotorrespiração em condições de deficiência hídrica auxiliam na manutenção de TTE (Noctor et al., 2002; Ort e Baker, 2002), o que é observado nos PME, onde A foi praticamente zero e TTE se manteve em taxas em torno de 33% das observadas nas plantas SD. Essa manutenção de TTE nos PME indica que, apesar de haver limitação não estomática da fotossíntese, o transporte de elétrons está ativo (Pessaraki, 2004). A redução do TTE está relacionada a alterações do balanço energético, uma vez que a redução de ϕ_{FSII} reduz proporcionalmente o TTE. O déficit hídrico promove alterações no balanço energético nos folíolos de macaúba, reduzindo o ϕ_{FSII} e elevando o ϕ_{NPQ} , o que representa um redirecionamento da energia absorvida no FSII para a dissipação regulada de energia não fotoquímica do FSII, em vez da utilização desta como energia fotoquímica. Isso demonstra que a energia que era direcionada para a fotoquímica foi reduzida e

pode estar ligada à redução de seu uso no ciclo de Calvin (Chaves et al., 2009). Como consequência, o ϕ NPQ apresentou incrementos, o que é indicativo de uma capacidade fotoprotetora do aparato fotossintético (Baraldi et al., 2008; Klughammer e Scheriber, 2008), a qual é observada com a recuperação de *A* após a reidratação.

A participação do ϕ NPQ na dissipação da energia total absorvida envolve a dissipação na forma de calor pelo ciclo das xantofilas (Baraldi et al., 2008), onde a protonação do lúmen do tilacoide ativa esse ciclo, acarretando desepoxidação da violaxantina, que formará a anteraxantina, e esta por sua vez formará a zeaxantina (Demmig-Adams e Adams, 1992). A capacidade de dissipação de energia e proteção metabólica contra os efeitos danosos de EROs, gerados pela transferência de elétrons ao O₂ no FSI ou através da reação de Mehler, pode constituir-se numa característica-chave para a sobrevivência das plantas em condições de seca (Chaves et al., 2009).

Os ciclos SR influenciaram fortemente o acúmulo de massa seca nas plantas CD, tendo como resultado ao final dos ciclos SR, massa seca total de apenas 50% em comparação à das plantas SD. Os menores acúmulos de massa seca nas plantas CD podem ser atribuídos, em parte, à redução em *A*, bem como à redução do potencial hídrico nos tecidos, diminuindo a expansão e divisão celular (Lambers et al., 2008). A redução da área foliar para captação de radiação solar, associada às características de para-heliotropismo e ausência de lançamento de novas folhas, também contribuem para a limitação de acúmulo de massa seca. As raízes e as folhas foram os órgãos mais afetados pela deficiência hídrica ao final dos três ciclos SR, ambos com redução de 56% nas plantas CD em relação às SD, enquanto a parte aérea como um todo foi reduzida em 48%; resultado similar foi verificado por Gomes (2006) em coqueiro-anão, com redução de 60 e 48% para raízes e parte aérea, respectivamente. O órgão menos afetado pela deficiência hídrica foi a estipe, com redução de 21% nas plantas CD em relação às SD. Os resultados de acúmulo da massa seca demonstram que houve redução da relação raiz/parte aérea, em contraste com os resultados esperados, visto que, mais amiúde, ocorre aumento da partição de biomassa para o sistema radicular em condições de DH (Lambers et al., 2008).

5 – Conclusões

- Períodos intermitentes de seca podem promover a aclimação de fotossíntese em macaúba sob estresse hídrico moderado;
- Durante o período de reidratação os valores de trocas gasosas apresentaram recuperação;
- O potencial hídrico foliar na antemanhã de -1,5 MPa pode indicar um limiar entre a ocorrência de déficits hídricos moderado e severo em macaúba;
- A macaúba apresenta eficiente mecanismo de dissipação de energia não fotoquímica, representado pelo ϕ NPQ;
- No ponto máximo de estresse a taxa de transporte de elétrons é mantida em um terço;
- A macaúba não apresentou ajustamento osmótico em resposta a deficiência hídrica, porém foi constatado acúmulo significativo de prolina;

6 – Referências

- Al-Khayri, J. M.; Al-Bahrany, A. M. (2004) Growth, water content, and proline accumulation in drought-stressed callus of date palm. **Biologia Plantarum**, 48: 105-108.
- Alves, A. A. C.; Setter, T. L. (2004) Abscisic acid accumulation and osmotic adjustment in cassava under water deficit. **Environmental and Experimental Botany**, 51: 259-271.
- Asprey, G. F.; Robbins, R. G. (1953) The vegetation of Jamaica. **Ecological Monographs**, 23: 359-412.
- Babu, R. C.; Pathan, M. S.; Blum, A.; Nguyen, H. T. (1999) Comparison of measurements methods of osmotic adjustment in rice cultivars. **Crop Science**, 39: 150-158.
- Baer, R. J.; Baldwin, K. A. (1984) Freezing points of bulking agents used in manufacture of low-calorie frozen desserts. **Journal of Dairy Science**, 67: 2860-2862.
- Baker, N. R.; Rosenqvist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, 55: 1607-1621.

- Baraldi, R.; Canaccini, F.; Cortes, S.; Magnani, F.; Rapparini, F.; Zamboni, A. (2008) Role of the xanthophyll cycle-mediated photoprotection in *Arbutus unedo* plants exposed to water stress during the Mediterranean summer. **Photosynthetica**, 46: 378-386.
- Bates, L.; Waldren, R. P.; Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. **Plant and Soil**, 39: 205-207
- Bilger, W.; Schreiber, U.; Bock, M. (1995) Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia**, 102: 425-432.
- Blaikie, S. J.; Chacko, E. K. (1998) Sap flow, leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence of container-grown cashew (*Anacardium occidentale* L.) trees subjected to repeated cycles of soil drying. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, 38: 305-311.
- Bovi, M. L. A. Manejo agrônômico da pupunheira: Conhecimentos atuais e necessidades. In. **Seminário do Agronegócio**. 1, Porto Velho, 1999. Anais... Porto Velho: Embrapa, CPAF. P.44-56.
- Calatayud, A.; Roca, D.; Martinez, P.F. (2006) Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. **Plant Physiology and Biochemistry**, 44: 564-573.
- 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. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 9: 117-123.
- Calbo, M. E. R.; Moraes, J. A. P. V.; (2000) Efeitos da deficiência hídrica em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica**, 23: 225-230.
- Castro, P. R. C.; Kluge, R. A.; Sestari, I. (2008) **Manual de fisiologia vegetal: fisiologia de cultivos**. Ceres, Piracicaba, Brasil, 864p.
- Chaves, M. M.; Flexas, J.; Pinheiro, C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, 103: 551-560.
- Chaves, M. M.; Oliveira, M. M. (2002) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, 55: 2365-2384.

- Corley, R. H. V.; Tinker, P. B. (2003) **The Oil Palm**. Blackwell, Oxford, UK, 562p.
- Cornic, G. (2000) Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Science**, 5: 187-188.
- Demmig-Adams, B; Adams, 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.
- Dourado-Neto, D.; Nielsen, D. R.; Hopmans, J. W.; Reichardt, K.; Bacchi, O. O. S. (2000) Software to model soil water retention curves (SWRC, version 2.00). **Scientia Agricola**, 57: 191-192.
- Ehleringer, J. (1981) Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. **Oecologia**, 102: 366-370.
- Ehlers, W.; Goss, M. (2003) **Water dynamics in plant production**. CAB, 273p.
- Escalona, J. M.; Flexas, J.; Medrano, H. (1999) Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. **Australian Journal of Plant Physiology**, 26: 421-433.
- Farquhar, G. D.; Sharkey, T. D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, 33: 317-345.
- Feng, L. H.; Zhang, X. C. (2005) Quantitative expression on drought magnitude and disaster intensity. **Natural Hazards and Earth System Sciences**, 5: 495-498.
- Flexas, J.; Bota, J.; Galmés, J.; Medrano, H.; Ribas-Carbó, M. (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, 127: 343-352.
- Flexas, J.; Medrano, H.; (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, 89: 183-189.
- Gomes, F. P. (2006) **Trocas gasosas em coqueiro anão-verde submetido a ciclos de deficiência hídrica**. Viçosa, 2006, 66p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- 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.; Oliva, M. A.; Mielke, M. S.; Almeida, A-A, F.; Leite, H. G.; Aquino, L. A. (2009) Is abscisic acid involved in the drought responses of Brazilian green dwarf coconut? **Experimental Agriculture**, 45: 189-198.
- Gomes, F. P.; Oliva, M. A.; Mielke, M. S.; Almeida, A-A. F.; Aquino, L. (2010) Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. **Scientia Horticulturae**, 126: 379-384.
- 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 Environment**, 28: 834-849.
- Greven, M.; Neal, S.; Green, S.; Dichio, B.; Clothier, B. (2009) The effects of drought on the water use, fruit development and oil yield from young olive trees. **Agricultural Water Management**, 96: 1525-1531.
- Hendrickson, L.; Furbank, R. T.; Chow, W. S. (2004) A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. **Photosynthesis Research**, 82: 73-81.
- Henriques, G. S.; Rosado, G. P. (1999) Formulação de dietas enteras artesanais e determinação da osmolalidade pelo método crioscópico. **Revista de Nutrição**, 12: 225-232.
- Hiscox, J. D.; Israelstam, G. F. (1979) A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany**, 57: 1332-1334.
- Izanloo, A.; Condon, A. G.; Langridge, P.; Tester, M.; Schnurbusch, T. (2008) Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. **Journal of Experimental Botany**, 59: 3327-3346.
- Jacob, J.; Lawlor, D. W. (1991) Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. **Journal of Experimental Botany**, 42: 1003-1011.
- Kirkham, M. B. (2005) **Principles of soil and plant water relations**. Elsevier Academic Press. California, USA. 500p.

- Kirschbaum, M. U. F. (1988) Recovery of photosynthesis from water stress in *Eucalyptus pauciflora* – a process in two stages. **Plant, Cell and Environment**, 11: 685-694.
- Klughammer, C.; Schreiber, U. (2008) Complementary PSII quantum yield calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and saturation pulse method. **PAM Application**. 1: 27-35.
- Krause, G. H.; Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant physiology and Plant Molecular Biology**, 42: 313-349.
- Laisk, A.; Loreto, F. (1996) Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. **Plant Physiology**, 110: 903-912.
- Lambers, H.; Chapin, F. S.; Pons, T. L. (2008) **Plant Physiological Ecology**. Springer, New York, USA, 604p.
- Lauriano, J. A.; Camos, P. S.; Ramalho, J. C.; Lidon, F. C.; Guedes, M.E.; Céu Matos, M. (1997) Partial decline of *Arachis hypogaea* L. photosynthesis triggered by drought stress. **Photosynthetica**, 33: 81-90.
- Lawlor, D. W. (2002) Limitation to photosynthesis in water stressed leaves: stomata versus metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, 89: 871-885.
- Lee, B.R.; Jin, Y.L.; Avice, J.C.; Cliquer, J.B.; Ourry, A.; Kim, T.H. (2009) Increased proline loading to phloem and its effects on nitrogen uptake and assimilation in water-stressed white clover (*Trifolium repens*). **New Phytologist**, 182: 654-663.
- Lilley, J. M.; Ludlow, M. M. (1996) Expression of osmotic adjustment and dehydration tolerance in diverse rice lines. **Field Crops Research**, 48: 185-197.
- Matysik, J.; Alia; Bhalu, B.; Mohanty, P. (2002) Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. **Current Science**, 82: 525-532.
- Milburn, J. A.; Zimmermann, M. H.; (1977) Preliminary studies on sapflow in *Cocos nucifera* L. I. Water relations and xylem transport. **New Phytologist**, 79: 535-541.
- Miyashita, K.; Tanakamaru, S.; Maitani, T.; Kimura, K. (2005) Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in

- kidney bean following drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, 53: 205-214.
- Motoike, S. Y.; Carvalho, M.; Lopes, F. A.; Couto, F. A. A. (2010) **Produção de mudas de macaúba**. Boletim técnico. Disponível em: <http://www.acrotech.com.br/arquivos_internos/publicacoes/PRODUCAODEMUDASDEMACAUBA.pdf>. Acessado em: 26/12/2010.
- Naumann, J. C.; Young, D. R.; Anderson, J. E. (2007) Linking leaf chlorophyll fluorescence properties to physiological responses for detection of salt and drought stress in coastal plant species. **Physiologia Plantarum**, 131: 422-433.
- Nemani, R. R.; Keeling, C. D.; Hashimoto, H.; Jolly, W. M.; Piper, S. C.; Tucker, C. J.; Myneni, R. B.; Running, S. W. (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. **Science**, 300: 1560-1563.
- Niu, G. H.; Rodriguez, D. S.; Mackay, W. (2008) Growth and physiological responses to drought stress in four oleander clone. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, 133: 188-196.
- Noctor, G.; Veljovic-Jovanovic, S.; Driscoll, S.; Novitskaya, L.; Foyer, C. (2002) Drought and oxidative load in the leaves of C3 plants: a predominant role for photorespiration? **Annals of Botany**, 89: 841-850.
- 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. **Scientia Agricola**, 59: 59-63.
- Ort, D. R.; Baker, N. R. (2002) A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? **Current Opinion in Plant Biology**, 5: 193-198.
- Pagter, M.; Petersen, K. K.; Liu, F.; Jensen, C. R. (2008) Drought Adaptation in *Fuchsia magellanica* and its effect on freezing tolerance. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, 133: 11-19.
- Papageorgiou, G. C.; Govindjee. (2004) **Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis**. Springer, 2004, 818p.
- Pessarakli, M. (2004) **Handbook of Photosynthesis**. CRC Press, 928p.

- Pinheiro, C.; Chaves, M. M. (2011) Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, 62: 869-882.
- 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. **Canadian Journal of Botany**, 75: 18-27.
- Richards, L. A. (1948) Porous plate apparatus for measuring moisture retention and transmission by soils. **Soil Science**, 66: 105–110.
- Roger, M.R. **Handbook of Plant Ecophysiology Techniques**. Springer, 2001, 458p.
- Savitch, L. V.; Ivanov, A. G.; Gudynaite-Savitch, L.; Huner, N. P. A.; Simmond, J. (2009) Effects of low temperature stress on excitation energy partitioning and photoprotection in *Zea mays*. **Functional Plant Biology**, 36: 37-49.
- Simova-Stoilova, L.S.; Demirevska, K.; Petrova, T.; Tsenov, N.; Feller, U. (2008) Antioxidative protection in wheat varieties under severe recoverable drought at seedling stage. **Plant Soil Environment**, 54: 529-536.
- Smith, K. A.; Mullins, C. E. (2005) **Soil and environmental analysis: physical methods**. Marcel Dekker, 637p.
- Statistical Analysis System – SAS. (2003) **User's guide**. Cary, 1496p.
- Suresh, K.; Nagamani, C.; Ramachandrudu, K. Mathur, R. K. (2010) Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, 48: 430-436.
- Tatar, O.; Gevrek, M.N. (2008) Influence of water stress on proline accumulation, lipid peroxidation and water content of wheat. **Asian Journal of Plant Sciences**, 7: 409-412.
- Thomas, D. S.; Turner, D. W. (2001) Banana (*Musa* sp.) leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to soil drought, shading and lamina folding. **Scientia Horticulturae**, 90: 93-108.
- von Caemmerer, S.; Farquhar, G. D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, 153: 376-387.

- Warrick, A. W. (2001) **Soil physics companion**. CRC Press, 389p.
- Wellburn, A. R.; (1994) The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, 144: 307-3134.
- Zhou, Y.; Lam, H. M.; Zhang, J. (2007) Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in Rice. **Journal of Experimental Botany**, 58: 1207-1217.

Conclusões gerais

- As variáveis de trocas gasosas (A , E e g_s), de fluorescência, potencial hídrico foliar e teores de clorofilas e prolina foram avaliadas pela primeira vez no presente trabalho para a espécie *Acrocomia aculeata* e, por que não dizer, para o gênero *Acrocomia*;
- Os valores de A demonstram que as plantas jovens de macaúba possuem taxa fotossintética mais elevada que a de outras espécies de Arecaceas, podendo atingir valores de até $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em condições normais, ou seja, sem estresses ambientais;
- O acesso 57 apresenta melhor resistência seca, seguido pelo acesso 55, 63 e 43;
- Modelo matemático utilizado na equação 1, explicou o comportamento de um ciclo de seca/recuperação, assim como seus parâmetros apresentam significado biológico.
- Durante o período de reidratação os valores de trocas gasosas apresentaram recuperação;
- Períodos intermitentes de seca podem promover a aclimatação de fotossíntese em macaúba sob estresse hídrico moderado;
- O potencial hídrico foliar na antemanhã de $-1,5 \text{ MPa}$ pode indicar um limiar entre a ocorrência de déficits hídricos moderado e severo em macaúba;
- A macaúba apresenta eficiente mecanismo de dissipação de energia não fotoquímica, representado pelo ϕNPQ ;
- A macaúba não apresentou ajustamento osmótico em resposta a deficiência hídrica, porem foi constatado acúmulo significativo de prolina;