

ADRIEL NOGUEIRA DIAS

**CAPACIDADE DE ACLIMATAÇÃO À LUZ NO ESTABELECIMENTO INICIAL
DE MACAÚBA (*Acrocomia aculeata* (JACQ.) LOOD. EX MART.) EM
CONDIÇÕES DE VIVEIRO E EM CAMPO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

FLORESTAL
MINAS GERAIS – BRASIL
2015

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca da Universidade Federal
de Viçosa - Câmpus Florestal

T

Dias, Adriel Nogueira, 1979-

D541c
2015

Capacidade de aclimatação à luz no estabelecimento inicial de Macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.) em condições de viveiro e em campo / Adriel Nogueira Dias. – Florestal, MG, 2015.

x, 72f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Eduardo Gusmão Pereira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Macaúba. 2. Aclimatação. 3. Sazonalidade. 4. Trocas gasosas. 5. *Acrocomia aculeata*. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários. II. Título.

CDD 22. ed. 633.851

ADRIEL NOGUEIRA DIAS

**CAPACIDADE DE ACLIMATAÇÃO À LUZ NO ESTABELECIMENTO INICIAL
DE MACAÚBA (*Acrocomia aculeata* (JACQ.) LOOD. EX MART.) EM
CONDIÇÕES DE VIVEIRO E EM CAMPO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 29 de julho de 2015.

João Paulo de Souza
(Coorientador)

Kacilda Naomi Kuki

Advanio Inácio Siqueira Silva

Eduardo Gusmão Pereira
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela presença em minha vida nos momentos difíceis e pela graça concedida para cumprir mais esta etapa, que com certeza só vai acrescentar em minha vida.

À Universidade Federal de Viçosa – *Campus* Florestal, ao Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde e ao programa de Pós-Graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, pela oportunidade para a execução deste trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG, pela concessão da bolsa de estudo, dando assim suporte para a realização do curso.

Ao Professor Eduardo Gusmão Pereira, pela sua orientação e dedicação para a realização deste trabalho, bem como as sábias palavras nos momentos difíceis durante este período.

Ao Professor João Augusto Alves Meira Neto, pelo empréstimo do equipamento de fotografia hemisférica, o qual foi fundamental para as avaliações de campo.

Ao bolsista de Pós-Doutorado Advanio Inácio Siqueira Silva, pela presteza em ajudar sempre que lhe foi solicitado para a coleta de dados dos experimentos.

Ao parceiro de trabalho Alessandro Halfeld, presente em todas as etapas de desenvolvimento deste trabalho.

Aos colegas do Grupo de Botânica, pelas experiências trocadas, trabalho em equipe e oportunidade de aprendizado proporcionado.

À Empresa Acrotech, em especial a Mychelle Carvalho, pela doação das mudas de macaúba e insumos necessários para a realização do projeto.

Aos meus pais, pelo apoio incondicional para conseguir atingir o objetivo mediante todos os problemas enfrentados por nós durante esta etapa.

Ao meu filho, Adriel Nogueira Dias Filho, por entender os momentos de ausência com amor e carinho.

BIOGRAFIA

Adriel Nogueira Dias nasceu em João Monlevade – MG, Brasil, em 26 de julho de 1979. Em dezembro de 2003, conclui o curso de Engenharia Agrônômica na Universidade Federal de Viçosa, Viçosa – MG. Em agosto de 2013, iniciou os estudos no curso de Mestrado em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, na Universidade Federal de Viçosa – *Campus Florestal*, Florestal – MG.

SUMÁRIO

SÍMBOLOS E ABREVIATURAS.....	vi
RESUMO.....	vii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REFERÊNCIAS.....	5
CAPÍTULO I - AVALIAÇÃO DA CAPACIDADE DE ACLIMATAÇÃO LUMINOSA DA MACAÚBA (<i>Acrocomia aculeata</i> (JACQ.) LOOD. EX MART.) EM DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUZ EM VIVEIRO	9
RESUMO.....	9
ABSTRACT	11
1. INTRODUÇÃO	13
2. MATERIAL E MÉTODOS	15
2.1. Variáveis avaliadas	16
2.1.1. Avaliação das trocas gasosas	16
2.1.2. Variáveis da fluorescência da clorofila <i>a</i>	17
2.1.3. Avaliação dos teores de pigmentos fotossintéticos	19
2.1.4. Avaliações morfológicas	19
2.1.5. Análise estatística	20
3. RESULTADOS	20
4. DISCUSSÃO	35
5. CONCLUSÕES	40
6. REFERÊNCIAS.....	41
CAPÍTULO II - INFLUÊNCIA DA SAZONALIDADE E DE DIFERENTES NÍVEIS DE LUZ EM CAMPO NO ESTABELECIMENTO INICIAL DA MACAÚBA (<i>Acrocomia aculeata</i> (JACQ.) LOOD. EX MART.).....	47
RESUMO.....	47
ABSTRACT	48
1. INTRODUÇÃO	49
2. MATERIAL E MÉTODOS	50
2.1. Variáveis avaliadas	51
2.1.1. Variáveis climatológicas	51
2.1.2. Avaliação da abertura do dossel	52

2.1.3. Avaliação das trocas gasosas	52
2.1.4. Avaliação de teor relativo de água da folha.....	52
2.1.5. Avaliação dos pigmentos fotossintéticos	53
2.1.6. Variáveis de fluorescência da clorofila a	53
2.1.7. Avaliação da fertilidade e umidade do solo	54
2.1.8. Análise estatística	54
3. RESULTADOS	55
4. DISCUSSÃO	65
5. CONCLUSÕES	67
6. REFERÊNCIAS.....	68
7. CONCLUSÕES GERAIS.....	72

SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

- A = taxa de assimilação líquida de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- AF = área foliar
- AFE = área foliar específica
- Car = carotenoides
- C_i/C_a = razão entre as concentrações interna e ambiente de CO_2
- $DMSO$ = dimetilsulfóxido
- E = taxa de transpiração
- ERO 's = espécies reativas de oxigênio
- ETR = taxa aparente do transporte de elétrons do FSII
- F_0 = fluorescência inicial
- F_m = fluorescência máxima
- FSI = fotossistema I
- $FSII$ = fotossistema II
- F_v/F_m = eficiência quântica máxima do FSII
- g_s = condutância estomática
- MS = massa seca
- NPQ = coeficiente de extinção não-fotoquímico
- qE = quenching dependente de energia
- qI = quenching fotoinibitório
- qL = quenching fotoquímico do FSII
- qN = quenching não-fotoquímico
- qT = quenching do estado de transição do FSII
- $Rubisco$ = Ribulose 1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase
- ϕ_{FSII} = rendimento quântico efetivo do FSII
- ϕ_{NO} = rendimento quântico de dissipação não-regulada de energia não-fotoquímica do FSII
- ϕ_{NPQ} = rendimento quântico de dissipação regulada de energia não-fotoquímica do FSII

RESUMO

DIAS, Adriel Nogueira, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Julho de 2015. **CAPACIDADE DE ACLIMATAÇÃO À LUZ NO ESTABELECIMENTO INICIAL DE MACAÚBA (*Acrocomia aculeata* (JACQ.) LODD. EX MART.) EM CONDIÇÕES DE VIVEIRO E EM CAMPO.** Orientador: Eduardo Gusmão Pereira. Coorientadores: João Paulo de Souza e Sérgio Yoshimitsu Motoike.

A intensidade de luz a qual uma planta é submetida afeta o seu desenvolvimento vegetativo ao exercer efeitos diretos sobre a fotossíntese, abertura estomática, síntese de clorofila, entre outros aspectos fisiológicos. A capacidade de uma espécie vegetal em responder de forma relativamente rápida às alterações do meio, seja como forma de maximizar o seu aproveitamento e/ou garantir a sua permanência, revela sua capacidade de aclimação, geralmente relacionada às características do grupo ecológico. Apesar da importância ambiental e econômica atribuída à macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Martius), suas respostas ecofisiológicas às variações ambientais ainda são pouco conhecidas. Desta forma, foram executados três experimentos com o objetivo de avaliar a extensão da capacidade de aclimação de macaúba, em condições de viveiro e campo, sob diferentes ambientes contrastantes quanto às intensidades de luz. No primeiro experimento foi avaliada a capacidade de aclimação de plântulas jovens de macaúba expostas a alterações do ambiente luminoso e a extensão do processo fotoinibitório. As plântulas com 60 dias após a germinação foram expostas a diferentes condições em casa de vegetação: pleno sol, sombreamento 50%, rustificação (que consiste no sombreamento das plântulas somente no período do dia de maior irradiância) e transferência direta das plântulas do sombrite a pleno sol. No segundo experimento foi avaliada a resposta morfofisiológica das plântulas de macaúba ao longo do seu desenvolvimento em diferentes condições de luminosidade: pleno sol, sombreamento a 30%, sombreamento a 50% e sombreamento a 70%. No terceiro experimento as mudas de macaúba com um ano e meio de idade foram plantadas em uma mata estacional decidual, localizada no *Campus* UFV-Florestal, e avaliadas quanto às respostas sazonais à disponibilidade hídrica e sombreamento. A macaúba possui mecanismos de ajuste rápido, apresentando

alta capacidade de aclimatação quando exposta a alta intensidade luminosa. Além de possuir um mecanismo eficiente de dissipação de energia que minimiza os danos em seu aparato fotossintético sob condição de estresse hídrico imposto pela sazonalidade. Foi observado apenas fotoinibição dinâmica quando exposta a condição de estresse luminoso. Esses fatores possibilitam que a macaúba, mesmo sendo considerada heliófita, se estabeleça em diversos ambientes com rápida aclimatação em função da disponibilidade de luz.

ABSTRACT

DIAS, Adriel Nogueira, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2015. **ACCLIMATION CAPACITY TO LIGHT IN THE INITIAL ESTABLISHMENT OF MACAW PALM (*Acrocomia aculeata* (JACQ.) LODD. EX MART.) IN NURSERY CONDITIONS AND IN THE FIELD.** Adviser: Eduardo Gusmão Pereira. Co-Advisers: João Paulo de Souza and Sérgio Yoshimitsu Motoike.

The light intensity to which a plant is subjected affects their vegetative growth by exerting a direct effect on photosynthesis, stomatal conductance, chlorophyll synthesis, and other physiological aspects. The ability of a species to respond relatively quickly to environmental changes, either as a way to maximize their use and/or ensure their permanence, reveals his acclimatization capacity, usually related to the characteristics of the ecological group. Despite the environmental and economic importance attached to macaw palm (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Martius), their ecophysiological responses to environmental variations are still little known. Thus, three experiments were performed in order to assess the extent of acclimatization ability to macaw palm under nursery and field conditions under different contrasting environments as the light intensities. In the first experiment was to evaluate the acclimation capacity of macaw palm of young seedlings exposed to changes in the light environment and the extent of photoinhibitory process. The seedlings 60 days after germination were exposed to different conditions in a greenhouse: full sun, 50% shading, hardening (consisting of shading seedling only in the highest irradiance day of the period) and direct transfer of shading seedlings to full sun. In the second experiment evaluated the response of macaw palm morphophysiological seedlings throughout their development in different lighting conditions: full sun, shading and 30% shading and 50% shading and 70%. In the third experiment the macaw palm seedlings a year and a half old were planted in a seasonal deciduous forest, located at UFV-Campus Florestal, and evaluated for response to seasonal water availability and shading. The macaw palm has fast adjustment mechanisms, with high capacity for acclimatization when exposed to high light intensity. Besides having an efficient mechanism of energy dissipation which minimizes damage to its photosynthetic apparatus under water stress condition imposed by seasonality. It was only observed

dynamic photoinhibition when exposed to light stress condition. These factors enable the macaw palm even being considered heliophytic be established in different environments with fast acclimatization to the availability of light.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.) é uma palmeira arborescente perene, frutífera nativa das florestas tropicais, sendo considerada uma das espécies de palmeiras mais evidentes no Brasil (Morcote-Rios e Bernal, 2001). É encontrada naturalmente em grandes populações no Brasil, ocorrendo em áreas do domínio do cerrado (Lorenzi e Negrelle, 2006). Seus frutos são oleaginosos em cachos que podem pesar mais de 25 kg, em condições naturais (Wandeck e Justo, 1988; Scariot et al., 1995). Devido a sua alta produtividade, seus frutos têm sido considerados como um material de potencial para a produção de biodiesel (Cargnin et al., 2008) e o aproveitamento integral dos frutos, pode gerar diversos produtos e subprodutos. Estima-se que com manejo adequado, uma plantação comercial pode render de 16.000 a 25.000 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de frutos e produzir até 6.200 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de óleo, 11.500 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de polpa e 3.000 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de carvão vegetal (CETEC, 1983; Wandeck e Justo, 1988; Cargnin et al., 2008).

Apresenta utilidade ambiental reconhecível, havendo possibilidade de seu uso na reabilitação de pastagens degradadas ou de práticas agroflorestais (Motoike e Kuki, 2009). Apesar de suas perspectivas econômicas, a macaúba ainda é selvagem, sendo explorada de maneira extrativista (Pires et al., 2013).

A macaúba é classificada como espécie pioneira com maior dispersão em formações secundárias como capoeiras e capoeirões (Lorenzi, 1996). Em geral, espécies pioneiras têm altas taxas fotossintéticas e de acúmulo de biomassa, alta condutância estomática e taxa transpiratória, além de melhor eficiência do uso da água e baixa susceptibilidade à fotoinibição em comparação às espécies clímax (Nogueira et al., 2004; Silvestrini et al., 2007).

Quando exposta alta intensidade de luz a macaúba apresenta elevada eficiência fotossintética (Pires et al., 2013). Espécies arbóreas tropicais e pioneiras, como a macaúba, são em geral, muito eficientes na assimilação de CO₂ para o processo fotossintético (Dos Anjos et al., 2012). Espécies de plantas que possuem essas características podem apresentar investimento constante em crescimento, reserva ou acúmulo de biomassa, resultando em grande produtividade (Mialet-Serra et al., 2005).

As plantas apresentam mecanismos fisiológicos eficientes que permitem tolerar a curto ou longo prazo os fatores de estresse do ambiente como excesso de luz, temperaturas extremas e escassez de água (Oelze et al., 2012). O aparato fotossintético das plantas é sensível às alterações do ambiente, no que diz respeito à quantidade e qualidade da radiação incidente (Murchie e Horton, 1997).

O ambiente luminoso influencia diretamente nos aspectos do crescimento e desenvolvimento vegetal. As respostas dos vegetais em relação à luz não se dão somente em função de sua presença ou ausência, mas também quanto à variação da intensidade luminosa incidente sobre as plantas (Kendrick e Frankland, 1981). A intensidade da luz afeta fortemente a fotossíntese, se a luz estiver em excesso pode atuar como fator estressante resultando em efeito danoso à planta (Ort, 2001). Quando a luz absorvida pelas plantas for além da sua capacidade fotossintética pode desencadear uma condição de estresse conhecida como fotoinibição (Adir et al., 2003).

A intensidade da fotoinibição pode ser inferida pela diminuição na eficiência quântica máxima do fotossistema II (FSII), determinada pela razão F_v/F_m (Maxwell e Johnson, 2000). Assim, a intensidade da fotoinibição está sob influência de vários fatores ambientais (luz, temperatura, água, CO_2 e O_2 , entre outros), genotípicos (ex. plantas de sol ou sombra), morfológicos (ex. inclinação da folha) e fisiológicos (ex. metabolismo do carbono). A associação de fatores estressantes adicionais durante a exposição à alta irradiância agrava os efeitos adversos do excesso de luz (Long et al., 1994). Segundo Critchley (1998), a fotoinibição pode ser: i) fotoinibição dinâmica – quando os mecanismos fotoprotetores das plantas garantem a dissipação da energia excessiva, ii) fotoinibição crônica – quando os mecanismos fotoprotetores das plantas são incapazes de dissipar efetivamente a energia luminosa em excesso, o que ocasiona danos no FSII. Na fotoinibição dinâmica, a planta se recupera do estresse ao longo do dia, quando a irradiância diminui ou durante a noite. Já a fotoinibição crônica está relacionada a danos no FSII em que a planta necessita de, ao menos, 24 horas para se recuperar do estresse fotoinibitório (Dias e Marengo, 2006). Um dos mecanismos de fotoproteção mais conhecidos está relacionado à dissipação da energia absorvida na forma de calor,

presumidamente via ciclo das xantofilas, o que diminui o risco de dano ao FSII (Demmig-Adams e Adams, 1992).

A capacidade do vegetal de tolerar ou responder às alterações do meio, seja como forma de maximizar o seu aproveitamento e/ou garantir a sua sobrevivência, revela sua capacidade de aclimação (Vieira et al., 2011). A expressão fenotípica do genótipo em relação às condições ambientais é conhecida como plasticidade fenotípica (Sultan, 2003; Valladares et al., 2005). De acordo com as diferentes condições luminosas, as plantas apresentam ajustes fenotípicos durante sua aclimação, principalmente na regulação da fotossíntese, que permite a manutenção do balanço positivo de carbono. (Kitajima, 1994; Krause et al., 2001). De acordo com Chazdon et al. (1996) e Pigliucci (2001) a plasticidade fenotípica é geralmente definida como uma expressão de genótipos individuais para produzir diferentes fenótipos, que permite as plantas se aclimatarem a diferentes condições ambientais. A homeostase na resposta biológica às mudanças ambientais permite que os organismos mantenham um equilíbrio dinâmico, com suas respostas variando entre os limites de tolerância e a capacidade do sistema de regressar ao seu estado inicial após uma perturbação externa (Kauffman, 1993).

A aclimação das plantas às condições de radiação do ambiente ocorre principalmente durante o crescimento e a diferenciação dos órgãos de assimilação. É caracterizada por alterações morfoanatômicas, ultraestruturais e bioquímicas (Lambers et al., 1998). A aclimação luminosa pode ser considerada em dois níveis: ao nível do cloroplasto e ao nível da folha (Murchie e Horton, 1997). A aclimação ao nível do cloroplasto refere-se a variações no conteúdo de proteínas nos tilacoides, pigmentos, enzimas do ciclo de Calvin, entre outros (Anderson et al., 1995; Murchie e Horton, 1997). Quando ocorrem alterações na relação de clorofila *a/b*, a razão de FSII/FSI, ou de taxa fotossintética (*A*) por unidade de clorofila, são indicativos de aclimação em nível do cloroplasto. A aclimação no nível de folha parece em grande parte ser controlada por sinais percebidos pelas folhas maduras e transferida para as folhas jovens desenvolvendo na nova condição luminosa (Yano e Terashima, 2001; Oguchi et al., 2003), ocorrendo modificações morfoanatômicas em resposta ao sombreamento, tais como aumento da área, diminuição da

espessura, redução do número de células do mesófilo, por unidade de área, etc. (Barreiro et al., 1992).

Perante o exposto, acredita-se que a macaúba possua grande capacidade de aclimação e plasticidade fenotípica, com ajuste rápido para tolerar ou responder às condições de luminosidade do ambiente.

Assim, o trabalho teve como objetivo avaliar as respostas ecofisiológicas da macaúba, quanto a sua capacidade de aclimação sob diferentes intensidades de luz em condições de viveiro e campo.

2. REFERÊNCIAS

- ADIR, N.; SHOCHAT, S.; OHAD, I. Photoinhibition: a historical perspective. **Photosynthesis Research**, v. 76, p. 343-376, 2003.
- ANDERSON, J. M.; CHOW, W. S.; PARK, Y. I. The grand design of photosynthesis: acclimation of the photosynthetic apparatus to environmental cues. **Photosynthesis Research**, v. 46, n. 1-2, p. 129-139, 1995.
- BARREIRO, R.; GUIAMÉT, J. J.; BELTRANO, J.; MONTALDI, E. R. Regulation of the photosynthetic capacity of primary bean leaves by the red: far-red ratio and photosynthetic photon flux density of incident light. **Physiologia Plantarum**. Copenhagen, v. 85, p. 97-101, 1992.
- CETEC: Centro Tecnológico de Minas Gerais/Ministério Indústria e Comércio – STI. **Produção de combustíveis líquidos a partir de óleos vegetais**. Série Documentos16, 364, 1983.
- CARGNIN, A. C., JUNQUEIRA, N. T. V., FOGAÇA, A. C. M., COSTA, C. J., AGUIAR, J. D. **Potencial da macaubeira como fonte de matéria prima para produção de biodiesel**. In: Anais do IX Simpósio Nacional do Cerrado e II Simpósio Internacional de Savanas Tropicais, EMBRAPA Cerrados, Brasília, p. 6, 2008.
- CHAZDON, R. L.; PEARCY, R. W.; LEE, D. W.; FETCHER, N. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. (Eds.). **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. New York: Chapman and Hall, p. 5-55, 1996.
- CRITCHLEY, C. **Photoinhibition**. In **Photosynthesis, a comprehensive treatise**. In RAGHAVENDRA, A. S. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, p.264-272, 1998.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.**, v. 43, p. 599-626, 1992.
- DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Photoinhibition of photosynthesis in *Mimosa guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica**, v. 44, p. 235-240, 2006.
- DOS ANJOS, L.; OLIVA, M. A.; KUKI, K. N. Fluorescence imaging of light acclimation of brasilian atlantic forest tree species. **Photosynthetica**, v. 50, n. 1, p. 95-108, 2012.
- KAUFFMAN, S. A. **The origins of order**. Oxford University Press, New York, 1993.

- KENDRICK, R. E.; FRANKLAND, B. **Fitocromo e crescimento vegetal**. Temas de Biologia. Ed. Pedagógica e Universitária Ltda., São Paulo, v. 25, 1981.
- KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v. 98, p. 419-428, 1994.
- KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W.; WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 1345-1352, 2001.
- LAMBERS, H.; CHAPIM III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, p. 540, 1998.
- LONG, S. P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P. G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual review of plant biology**, v. 45, n. 1, p. 633-662, 1994.
- LORENZI, G. A. M. C.; NEGRELLE, R. R. B. **Acrocomia aluleata (Jacq.) Lodd. Mart.: Aspectos ecológicos, usos e potencialidades**, 2006. Disponível em: <<http://ojs.c3sl.ufpr.br/ojs2/index.php/academia/article/viewFile/9021/6314>>. Acessado em: 23/08/2014.
- LORENZI, H. **Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas**. Editora Plantarum. São Paulo, Brasil, p. 303, 1996.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659-668, 2000.
- MIALET-SERRA, I. CLEMENT, A.; SONDEREGGER, N.; ROUPSARD, O.; JOURDAN, C.; LABOISSE, J. P.; DINGKUHN, M. Assimilate storage in vegetative organs of coconut (*Cocos nucifera*). **Experimental Agriculture**, v. 41, n. 2, p. 161-174, 2005.
- MORCOTE-RIOS, G.; BERNAL, R. Remains of palms (Palmae) at archaeological sites in the New World: a review. **The Botanical Review**, New York, v.67, n.3, p.309-350, 2001.
- MOTOIKE, S. Y. ; CARVALHO, M.; PIMENTEL, L. D.; KUKI, K. N.; PAES, J. M. V.; DIAS, H. C. T.; SATO, A. Y. ; **A cultura da macaúba: implantação, manejo de cultivos racionais**. Viçosa, MG. Editora UFV, 61p. il. 2013.
- MURCHIE, E. H., HORTON, P. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: Chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 438-448, 1997.

- NOGUEIRA, A.; MARTINEZ, C. A.; FERREIRA, L. L.; PRADO, C. H. B. A. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. **Photosynthetica**, v. 42, n. 3, p. 351-356, 2004.
- OELZE, M. L.; VOGEL, M. O.; ALSHARAF, K.; KAHMANN, U.; VIEHHAUSER A.; MAURINO, V. G.; DIETZ K. J. Efficient acclimation of the chloroplast antioxidant defence of *Arabidopsis thaliana* leaves in response to a 10- or 100-fold light increment and the possible involvement of retrograde signals. **Journal of Experimental Botany**, n. 63, p. 1297-1313, 2012.
- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, cell e environment**, v. 26, n. 4, p. 505-512, 2003.
- ORT, D. R. When there is too much light. **Plant Physiology**, v. 125, p. 29-32, 2001.
- PIGLIUCCI, M. **Phenotypic Plasticity**. In FOX, C. W.; ROFF, D. A.; FAIRBAIRN, D. J. (Eds.). *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford: University Press., p. 58-69, 2001.
- PIRES, T. P.; DOS SANTOS, E. S.; KUKI, N. K.; MOTOIKE, S. Ecophysiological traits of the macaw palm: A contribution towards the domestication of a novel oil crop. **Industrial Crops e Products**, v. 44, p. 200-210, 2013.
- SCARIOT, A.; LERAS, E., HAY, J. D. Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. **Biotropica**, v.27, p.168-173, 1995.
- SILVESTRINI, M.; VÁLIO, I. F. M.; MATTOS, E. A. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian Semideciduous Tropical Forest. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 3, p. 463-474, 2007.
- SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution e Development**, v. 5, n. 1, p. 25-33, 2003.
- VALLADARES, F.; ARRIETA, S.; ARANDA, I.; LORENZO, D.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; TENA, D.; SUÁREZ, F.; PARDOS, J. A. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. **Tree Physiology**, v. 25, p. 1041-1052, 2005.
- VIEIRA, T. O.; LAGE-PINTO, F.; RIBEIRO, D. R. et al. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades de luz. **Vértices**, v. 13, n. 3, p. 129-142, 2011.

WANDECK, F. A.; JUSTO, P. G. **A macaúba, fonte energética e insumo industrial: sua significação econômica no Brasil.** In: SIMPOSIO SOBRE O CERRADO, SAVANA, Brasília. Embrapa, CPAC, p. 541–577, 1988.

YANO, S.; TERASHIMA, I. Separate localization of light signal perception for sun and shade type chloroplast and palisade tissue differentiation in *Chenopodium album*. **Plant Cell Physiology**, v. 42, n. 12, p. 1301-1310, 2001.

CAPÍTULO I

AVALIAÇÃO DA CAPACIDADE DE ACLIMATAÇÃO LUMINOSA DA MACAÚBA (*Acrocomia aculeata* (JACQ.) LOOD. EX MART.) EM DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUZ EM VIVEIRO

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas ecofisiológicas da macaúba, quanto a sua capacidade de aclimação sob diferentes intensidades de luz em condições de viveiro. Os experimentos foram conduzidos no viveiro do Laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais da Universidade Federal de Viçosa/Campus Florestal (19°52'S, 44°25'W). No primeiro experimento, as plântulas foram expostas aos seguintes tratamentos durante 30 dias: i) pleno sol (ps) - as plântulas permaneceram expostas ao sol no interior da casa de vegetação ao longo de todo o experimento (irradiância máxima de 1030 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ii) sombreamento 50% (p50) - as plântulas permaneceram sob sombrite de 50%, em estrutura totalmente fechada de 2,10 m de altura x 1,80 m de largura, ao longo de todo o experimento (irradiância máxima de 320 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), iii) rustificação (pr) – as plântulas permaneceram sob sombrite de 50% entre 10 às 16 horas e transferidas para a condição de pleno sol no restante do dia, iv) transferência direta (pt) – após 30 dias, metade das plântulas do tratamento de sombrite de 50 % foram expostas diretamente para a condição de pleno sol. No segundo experimento as mudas foram transplantadas para sacolas de polietileno (5 litros), com substrato composto de solo: areia: esterco de gado (2: 1: 1). As plantas foram avaliadas ao longo de seu desenvolvimento por 265 dias em diferentes condições de luz em viveiro: i) pleno sol (ps) - as mudas permaneceram expostas ao sol no interior da casa de vegetação ao longo de todo o experimento (irradiância máxima de 1030 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ii) sombreamento de 30% (p30) - irradiância máxima de 435 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, iii) sombreamento de 50% (p50) - irradiância máxima de 340 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, iv) sombreamento de 70% (p70) - irradiância máxima de 235 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Sendo avaliado as trocas gasosas, fluorescência da clorofila a, teores de pigmentos fotossintéticos, área foliar específica e variáveis

de crescimento. Os experimentos foram montados em blocos casualizados com cinco repetições, sendo cada planta representando uma unidade experimental. Mesmo com a transferência para alta irradiância, as plântulas de macaúba não apresentaram variações da taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração e razão C_i/C_a ao longo do tempo de exposição a diferentes condições luminosas. As plantas no tratamento sombrite 50% (p50) apresentaram maiores valores de eficiência quântica máxima do FSII (F_v/F_m) independentemente do período de avaliação. Houve interação significativa entre os tratamentos ao longo do tempo para a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR), coeficiente de extinção não-fotoquímica (NPQ) e para os índices de clorofila *b* e clorofila total. As plantas do tratamento (p50) possuem uma resposta mais eficiente na recuperação após o processo fotoinibitório. Ao longo do seu desenvolvimento, mesmo no início da expansão foliar a macaúba apresentou altos valores de F_v/F_m em função dos teor de clorofila total. Foi verificado maior investimento na dissipação não fotoquímica dependente de energia (qE) nas plantas do tratamento pleno sol em relação aos demais tratamentos (p50) e (p70). A macaúba possui eficiente mecanismo de dissipação da energia não-fotoquímica e a alta capacidade de transporte de elétrons em condições de alta irradiância, diminuindo assim os riscos de danos fotoinibitórios. Também é capaz de manter alta eficiência fotossintética em ambiente sombreado, sendo capaz de responder rapidamente às variações na condição luminosa do ambiente. A eficiente resposta fotossintética da macaúba possivelmente possibilita o estabelecimento em ambientes com distinta disponibilidade de luz.

Palavras-chave: *Acrocomia aculeata*, aclimatação, trocas gasosas, fluorescência, pigmentos fotossintéticos.

ABSTRACT

The objective of this study was to evaluate the ecophysiological responses macaw palm, as their acclimatization capacity under different light intensities in nursery conditions. The experiments were conducted in the nursery of the Tissue Culture Laboratory vegetables, Universidade Federal de Viçosa/*Campus Florestal* (19°52'S, 44°25'W). In the first experiment, the seedlings were exposed to the following treatments for 30 days: i) full sun (ps) - the seedlings remained exposed to the sun inside the greenhouse throughout the experiment (maximum irradiance of 1030 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ii) 50% shading (p50) - shading seedlings remained under 50%, in an enclosed 2.10 m height x 1.80 m wide structure throughout the experiment (maximum irradiance of 340 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), iii) hardening (pr) - the seedlings remained under shading 50% between 10 to 16 hours and transferred to the condition of full sun the rest of the day, iv) transfer direct (pt) - after 30 days, half of the seedlings treatment sombrite 50% were exposed directly to the condition of full sun. In the second experiment the seedlings were transplanted into polyethylene bags (5 liters) with a mixture of soil: sand: cattle manure (2: 1: 1). The plants were evaluated over the course of its development by 265 days under different conditions of light in the nursery: i) full sun (ps) - the seedlings remained exposed to the sun inside the greenhouse throughout the experiment (maximum irradiance 1030 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ii) shading of 30% (p30) - maximum irradiance of 435 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, iii) 50% shading (p50) - maximum irradiance of 340 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, iv) the 70% shading (p70) - maximum irradiance of 235 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Being evaluated gas exchange, chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments content, specific leaf area and growth variables. The experiments were set up in randomized blocks with five replications, each plant being representing an experimental unit. Even with the transfer to high irradiance, the seedlings of macaw palm showed no changes in photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration and Ci/Ca during the time of exposure to different light conditions. The plants in shading treatment 50% (p50) showed higher values of maximum quantum efficiency of PSII (F_v/F_m) regardless of the evaluation period. There was a significant interaction between treatments over time to the relative electron transport rate (ETR), non-photochemical quenching

(NPQ) and chlorophyll b and total chlorophyll contents. The treatment plans (p50) have a more efficient response recovery after photoinhibitory process. Throughout its development, even at the beginning of leaf expansion macaw palm showed high values of F_v/F_m depending on the total chlorophyll content. It was found higher investment in non-photochemical dissipation dependent on energy (qE) in full sun treatment plants in the other treatments (p50) and (p70). The macaw palm has efficient dissipation mechanism of non-photochemical energy and high electron transport capacity in high irradiance conditions, thereby decreasing the risk of photoinhibitory damage. It is also capable of maintaining high photosynthetic efficiency under shade, being able to respond quickly to variations in light condition environment. The efficient photosynthetic response of macaw palm possibly allows for the establishment in environments with distinct light availability.

Keywords: *Acrocomia aculeata*, acclimation, gas exchange, fluorescence, photosynthetic pigments.

1. INTRODUÇÃO

A intensidade e a duração da radiação luminosa em que as plantas são expostas constituem os fatores mais importantes que influenciam seu crescimento e desenvolvimento. As plantas têm a habilidade de desenvolver alterações anatômicas foliares em resposta a diferentes condições luminosas (Nery et al., 2007). As folhas apresentam plasticidade de resposta em função do estágio de desenvolvimento da planta e das condições ambientais (Espírito-Santo e Pugialli, 1999; Justo et al., 2005). Entre as principais respostas das plantas à redução na disponibilidade luminosa destacam-se o aumento da relação parte aérea: raiz, o alongamento de caules, pecíolos e entrenós, o alongamento da lâmina foliar em gramíneas, a redução da ramificação e do perfilhamento, o aumento da área foliar específica e as alterações na relação folha: caule e no ângulo de inclinação das folhas (Lambers et al., 1998).

Podem ocorrer alterações anatômicas e fisiológicas nas folhas quando expostas em diferentes condições de luminosidade. Folhas em ambientes sombreados geralmente apresentam maior concentração de clorofila por unidade de massa, o que nem sempre é verificado por unidade de área, devido ao investimento em moléculas do chamado complexo antena, em detrimento das moléculas que compõem os centros de reação (Lichtenthaler e Burkart, 1999). Por outro lado, folhas expostas ao sol apresentam grande número de cloroplastos nas células do mesofilo (Pandey e Kushwaha, 2005). Estas folhas também possuem maior número de camadas de células do parênquima paliádico e conseqüentemente mesofilo mais espesso (Paiva et al., 2003).

O aparato fotossintético é altamente sensível às alterações na quantidade e qualidade da radiação fotossinteticamente ativa (Murchie e Horton, 1997). O aumento da intensidade luminosa acima da capacidade de utilização pela fotossíntese pode resultar em fotoinibição (Barber e Anderson, 1992). No caso da fotoinibição, verifica-se diminuição do rendimento quântico máximo da fotossíntese (F_v/F_m) resultante de alterações nas atividades do FSII, sendo detectadas modificações na emissão de fluorescência (Krause e Weis, 1991). Sendo assim, o funcionamento do fotossistema FSII é um indicador muito eficiente de estresse em plantas (Ball et al., 1994).

Segundo Oguchi et al. (2003), o aumento da capacidade fotossintética em condições de alta irradiância pode ser devido a alguns fatores como: o incremento na atividade e concentração da enzima ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (Rubisco) nos cloroplastos e no número e volume dos cloroplastos.

A alta capacidade fotossintética em plantas de sol está relacionada com a maior espessura da folha, proveniente do maior número de cloroplastos nas células do mesofilo (Terashima et al., 2011), com grande investimento de nitrogênio em enzimas fotossintéticas solúveis no cloroplasto (Boardman, 1977; Björkman, 1981).

As plantas expostas a ambientes com elevadas intensidades luminosas, geralmente estão aptas a utilizar melhor a radiação disponível e, dessa forma, conseguem maiores ganhos fotossintéticos (Larcher, 2004). As plantas de ambiente sombreado atingem um ganho fotossintético igual à metade ou até um terço em relação às plantas de sol. A estratégia de menor ganho fotossintético desenvolvida pelas plantas onde a radiação fotossinteticamente ativa é limitada permite um aumento da eficiência de captação e uso da radiação disponível, porém resulta em baixas taxas de crescimento (Lüttige, 1997).

A súbita exposição a elevada irradiância em plantas de ambiente sombreado pode induzir a fotoinibição da fotossíntese e possivelmente ocasionar danos no aparato fotossintético (Houter e Pons, 2005). O aumento da taxa fotossintética em plantas de ambiente sombreado é limitado pela menor atividade da Rubisco em resposta à exposição em ambientes de alta irradiância. Isto é devido às plantas desenvolvidas à sombra investirem mais em complexos coletores de luz (Laisk et al., 2005).

A macaúba (*Acrocomia aculeata*) é uma espécie classificada como pioneira (Lorenzi, 1996), além de ser encontrada em locais onde o solo apresentava maior fertilidade natural, a planta também se desloca junto à vegetação primitiva de fisionomia florestal (Motta et al., 2002). Desta forma, é provável que a macaúba apresente alta capacidade de aclimação e baixa susceptibilidade a fotoinibição em resposta a diferentes condições de luminosidade em viveiro.

Assim, o trabalho teve como objetivo avaliar as respostas ecofisiológicas da macaúba, quanto a sua capacidade de aclimatação sob diferentes intensidades de luz em condições de viveiro.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Plântulas recém germinadas de macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.) procedentes da região central do Estado de Minas Gerais, foram doadas pela empresa Acrotech Sementes e Reflorestamento Ltda., localizada no município de Viçosa-MG. As plântulas foram plantadas em tubetes com capacidade de 180 cm³ (63 mm de diâmetro e 130 mm de comprimento e 8 estrias) em substrato comercial Tropstrato HT (Hortaliças – 25 Kg) + 1 kg de adubo super simples/m³ substrato. As plântulas permaneceram sob sombrite de 50 % durante 30 dias, quando ocorre o surgimento e início da expansão do primeiro eófilo.

Foram conduzidos dois experimentos no viveiro do Laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais da Universidade Federal de Viçosa/*Campus* Florestal (19°52'S, 44°25'W). No primeiro experimento as plântulas foram expostas aos seguintes tratamentos durante 30 dias: i) pleno sol (ps) - as plântulas permaneceram expostas ao sol no interior da casa de vegetação ao longo de todo o experimento (irradiância máxima de 1030 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ii) sombreamento 50% (p50) - as plântulas permaneceram sob sombrite de 50%, em estrutura totalmente fechada de 2,10 m de altura x 1,80 m de largura, ao longo de todo o experimento (irradiância máxima de 320 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), iii) rustificação (pr) – as plântulas permaneceram sob sombrite de 50% no período de maior irradiância, entre 10 às 16 horas e transferidas para a condição de pleno sol no restante do dia. Após os primeiros trinta dias, parte das plantas que permaneceram sob sombreamento 50% foram expostas a um novo tratamento: iv) transferência direta (pt) – exposição das plântulas do tratamento de sombrite de 50 % diretamente para a condição de pleno sol.

Durante nove dias após a transferência das plântulas do tratamento (pt) para a condição de pleno sol, foram feitas avaliações de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, teores de pigmentos fotossintéticos e avaliações morfológicas em todos os tratamentos (item 2.1). O experimento foi montado

em blocos casualizados, com cinco repetições, considerando cada plântula como uma unidade amostral.

No segundo experimento as mudas foram transplantadas para sacolas de polietileno com capacidade de aproximadamente 5 litros (30 cm altura x 25 cm largura x 8 cm laterais), com substrato composto de solo: areia: esterco de gado, na proporção de 2: 1: 1, enriquecido com 1 kg/m³ de calcário dolomítico, 6 kg/m³ de superfosfato simples, 1kg/m³ de sulfato de amônio e 0,30 kg/m³ de cloreto de potássio. O experimento teve duração de 265 dias e foi constituído por quatro tratamentos com diferentes condições de luz em viveiro: i) pleno sol (ps) - as mudas permaneceram expostas ao sol no interior da casa de vegetação ao longo de todo o experimento (irradiância máxima de 1030 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), ii) sombreamento de 30% (p30) - as mudas permaneceram nessa condição em estrutura totalmente fechada de 2,10 m de altura x 1,80 m de largura, ao longo de todo experimento (irradiância máxima de 435 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), iii) sombreamento de 50% (p50) - as mudas permaneceram nessa condição em estrutura totalmente fechada de 2,10 m de altura x 1,80 m de largura, ao longo de todo experimento (irradiância máxima de 340 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), iv) sombreamento de 70% (p70) - as mudas permaneceram nessa condição em estrutura totalmente fechada de 2,10 m de altura x 1,80 m de largura, ao longo de todo experimento (irradiância máxima de 235 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Ao longo do período de exposição das plantas aos tratamentos, foram avaliadas as variáveis: fluorescência da clorofila *a*, teores de pigmentos fotossintéticos, área foliar específica e variáveis de crescimento (item 2.1). O experimento foi montado em blocos casualizados com cinco repetições, sendo cada planta representando uma unidade experimental.

2.1. Variáveis avaliadas

2.1.1. Avaliação das trocas gasosas

No primeiro experimento foram feitas avaliações do desempenho fotossintético: taxa fotossintética (*A*); condutância estomática (*g_s*); transpiração (*E*) e razão entre a concentração interna e externa de CO₂ (*C_i/C_a*). Foram avaliadas com o auxílio de um analisador de gases no infravermelho IRGA,

modelo LI-6400XT (Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska, EUA). A concentração de CO₂ utilizada foi de 400 µmol CO₂ mol⁻¹ e irradiância de 1000 µmol m⁻² s⁻¹. As avaliações foram realizadas na segunda folha totalmente expandida na condição de cada tratamento.

As curvas de saturação luminosa da taxa fotossintética foram avaliadas no primeiro experimento, em folíolos da parte mediana de folhas totalmente expandidas e completamente maduras, emitidas após as plantas serem submetidas aos tratamentos de sombreamento. As curvas de saturação de luz foram realizadas entre as 8 e 12 h entre 13 e 14 dias após a transferência. As medições foram realizadas em diferentes níveis de radiação luminosa incidente na superfície foliar (0, 20, 50, 100, 500, 1000, 1500 e 2000 µmol fótons m⁻² s⁻¹), iniciando as sequências sempre dos valores superiores para os inferiores. O tempo mínimo pré-estabelecido para a estabilização das leituras em cada nível de radiação luminosa foi de 60 segundos. O CO₂ atmosférico no interior da câmara foliar foi mantido constante durante as determinações das curvas de saturação de luz com valores de 400 µmol CO₂ mol⁻¹.

2.1.2. Variáveis da fluorescência da clorofila a

Em ambos os experimentos, as variáveis de fluorescência da clorofila a foram obtidas com o auxílio do fluorômetro de pulso modulado Mini-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Germany). No primeiro experimento as avaliações foram realizadas no folíolo totalmente expandido na condição de cada tratamento durante nove dias após a transferência das mudas do tratamento (pt) para a condição de pleno sol. No segundo experimento, as avaliações foram realizadas ao longo do desenvolvimento foliar em cada um dos tratamentos com diferentes níveis de sombreamento.

Os folíolos foram aclimatados no escuro por 30 minutos. Posteriormente os tecidos foliares foram expostos a um fraco pulso de luz vermelho (<1 µmol fótons m⁻² s⁻¹), para a determinação da fluorescência inicial (F₀) e a um pulso de luz saturante de (12000 µmol fótons m⁻² s⁻¹) por 0,8s, para determinar a fluorescência máxima (F_m). Os resultados foram utilizados para estimar a eficiência quântica máxima do FSII ($F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$) (Kitajima e Buter, 1975). Assim o folíolo foi exposto por 40 segundos à radiação

fotossinteticamente ativa (PAR) de $500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e logo ap\u00f3s o pulso saturante para a determina\u00e7\u00e3o das vari\u00e1veis: F (fluoresc\u00eancia em *steady state*, antes do pulso de luz saturante), F_m' (fluoresc\u00eancia m\u00e1xima aclimatado a luz). Foram calculadas as vari\u00e1veis: $\phi\text{FSII} = (F_m' - F)/F_m'$, rendimento qu\u00e2ntico efetivo do FSII aclimatado a luz; $\phi\text{NPQ} = F_s/F_m' - F_s/F_m$, rendimento qu\u00e2ntico de dissipa\u00e7\u00e3o regulada de energia do FSII; $\phi\text{NO} = F_s/F_m$ rendimento qu\u00e2ntico de dissipa\u00e7\u00e3o n\u00e3o-regulada de energia do FSII (Genty et al., 1989); quenching fotoqu\u00edmico $q_L = ((F_m' - F)/(F_m' - F_0)) \times (F_0'/F)$, quenching n\u00e3o-fotoqu\u00edmico $\text{NPQ} = F_m - F_m'/F_m'$ (Bilger e Bj\u00f6rkman, 1990), taxa aparente do transporte de el\u00e9trons do FSII ($\text{ETR} = \phi\text{FSII} \times \text{PAR} \times 0,5 \times I_A$) onde 0,5 \u00e9 a propor\u00e7\u00e3o de f\u00f3tons destinados aos dois fotossistemas (Melis et al., 1987) e I_A \u00e9 a absorv\u00eancia foliar. A fluoresc\u00eancia m\u00ednima do tecido aclimatado (F_0') foi estimada de acordo com o fator de aproxima\u00e7\u00e3o de Oxborough e Baker (1997).

No primeiro experimento foram feitas avalia\u00e7\u00f5es do processo de fotoinibi\u00e7\u00e3o da fotoss\u00edntese ap\u00f3s 20 dias da transfer\u00eancia das mudas do tratamento (PT) para a condi\u00e7\u00e3o de pleno sol, na folha desenvolvida naquela condi\u00e7\u00e3o. O rendimento qu\u00e2ntico do FSII foi monitorado em rela\u00e7\u00e3o \u00e0 dura\u00e7\u00e3o da fotoinibi\u00e7\u00e3o (minutos). Ap\u00f3s a determina\u00e7\u00e3o inicial de F_v/F_m , os fol\u00edolos de maca\u00fab\u00e7a foram submetidos a intensidade de luz de $50 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 5 minutos e logo ap\u00f3s, foi dado um pulso de luz para determina\u00e7\u00e3o do rendimento qu\u00e2ntico efetivo do FSII. Em seguida as folhas foram expostas \u00e0 condi\u00e7\u00e3o fotoinibit\u00f3ria com intensidade luminosa de $3000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com aplica\u00e7\u00e3o de pulsos ap\u00f3s 10, 20, 30 e 40 minutos de exposi\u00e7\u00e3o \u00e0 condi\u00e7\u00e3o fotoinibit\u00f3ria. Posteriormente foi feita a avalia\u00e7\u00e3o da recupera\u00e7\u00e3o na condi\u00e7\u00e3o de escuro, com determina\u00e7\u00e3o de F_v/F_m realizada aos 1, 15 e 30 min. de recupera\u00e7\u00e3o. No dia seguinte, ap\u00f3s 24 horas do processo de fotoinibi\u00e7\u00e3o, foi realizada nova avalia\u00e7\u00e3o de F_v/F_m para caracterizar a extens\u00e3o da fotoinibi\u00e7\u00e3o.

Foi feito o desmembramento de quenching n\u00e3o fotoqu\u00edmico para todas as plantas do segundo experimento. Na antemanh\u00e3 foi feita a determina\u00e7\u00e3o de F_0 , conforme descrito anteriormente. No in\u00edcio da manh\u00e3 as folhas foram expostas \u00e0 intensidade de $3000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 2 minutos e 30 segundos. Ap\u00f3s 1, 5, 20 e 90 minutos de exposi\u00e7\u00e3o \u00e0 alta irradi\u00e2ncia, foi feita a leitura de F_0 e F_m . Esta cin\u00e9tica permite estimar os componentes do coeficiente de extin\u00e7\u00e3o n\u00e3o-fotoqu\u00edmico. Assumindo que q_N consiste nos componentes (q_E) quenching

dependente de energia; (qT) quenching do estado de transição e (qI) quenching fotoinibitório, de acordo com Lichtenthaler et al. (2005) estes três componentes possuem tempo de relaxamento diferentes, sendo o qE o mais rápido (2-4 min.) indica a dissipação na forma de calor, qT tempo de relaxamento intermediário (10-20 min.) indica dissipação por transição de energia entre os dois fotossistemas, qI tempo de relaxamento lento (> 40 min.) indica o grau de dissipação por mecanismo fotoinibitório.

2.1.3. Avaliação dos teores de pigmentos fotossintéticos

As medidas dos índices de clorofila em ambos os experimentos foram feitas com o medidor portátil de clorofila ClorofiLOG (modelo CFL 1030, FALKER, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil). No primeiro experimento as avaliações foram realizadas em folíolos totalmente expandidos na condição de cada tratamento durante nove dias após a transferência das mudas do tratamento (pt) para a condição de pleno sol. No segundo experimento, as avaliações foram realizadas ao longo do desenvolvimento foliar em cada um dos tratamentos com diferentes níveis de sombreamento.

No segundo experimento também foi feita a extração de pigmentos foliares utilizando dimetil-sulfóxido (DMSO) como extrator. Foram retirados discos foliares de cada repetição avaliada, com área total de 1,62 cm² e colocados em recipientes contendo 5mL de DMSO saturado em CaCO₃. Posteriormente foi feita a extração em banho-maria a 65°C por 36 horas (Mota, 2011) e realizada leitura no espectrofotômetro (UV-Vis Genesys 10S, Thermo Scientific Madison, USA) a 480; 649,1 e 665,1 nm. Os pigmentos (clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides) foram determinados segundo a equação proposta por Wellburn (1994).

2.1.4. Avaliações morfológicas

A área foliar total foi determinada com o auxílio de medidor portátil (LI 3000 C, Li-Cor Inc., EUA). No primeiro experimento a avaliação foi realizada 27 dias após transferência das plântulas de macaúba do tratamento transferência direta (pt) para a condição de pleno sol. No segundo experimento a área foliar

foi avaliada quinzenalmente ao longo de todo experimento. Neste experimento, foram avaliados também o diâmetro do caule e altura da planta, com o auxílio de um paquímetro analógico (150 x 0,02 mm/16”), e régua milimetrada, respectivamente.

Para a avaliação da área foliar específica (AFE) foi coletado um folíolo de cada planta de todos os tratamentos do segundo experimento. Em seguida, foi determinada a sua área foliar (AF) e massa seca (MS), após secagem em estufa à 75°C, por 48h. A área foliar específica foi calculada de acordo com Hunt (2003), através da fórmula:

$$AFE = \frac{AF}{MS} \text{ (mm}^2 \text{ mg}^{-1}\text{)}$$

2.1.5. Análise estatística

Os experimentos foram analisados sob delineamento em blocos casualizados, com cinco repetições. Cada unidade experimental foi composta por uma plântula de macaúba. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância, e as médias foram submetidas ao teste de homogeneidade de variâncias de Breusch-Pagan e o teste de normalidade de resíduos de Shapiro-Wilk, ambos os testes a 5% de probabilidade, utilizando-se o programa estatístico R, versão R i386 3.1.2. Comparações entre as médias foram testadas pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

3. RESULTADOS

As plântulas de macaúba não apresentaram variações significativas da taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e razão C_i/C_a ($p > 0,05$) quando expostas aos diferentes tratamentos no primeiro experimento (Fig. 1). Porém, foi observado decréscimo nas variáveis de trocas gasosas (A , g_s e E) ao longo do tempo de avaliação, ocorrendo uma estabilização nesses valores em todos os tratamentos no final do período.

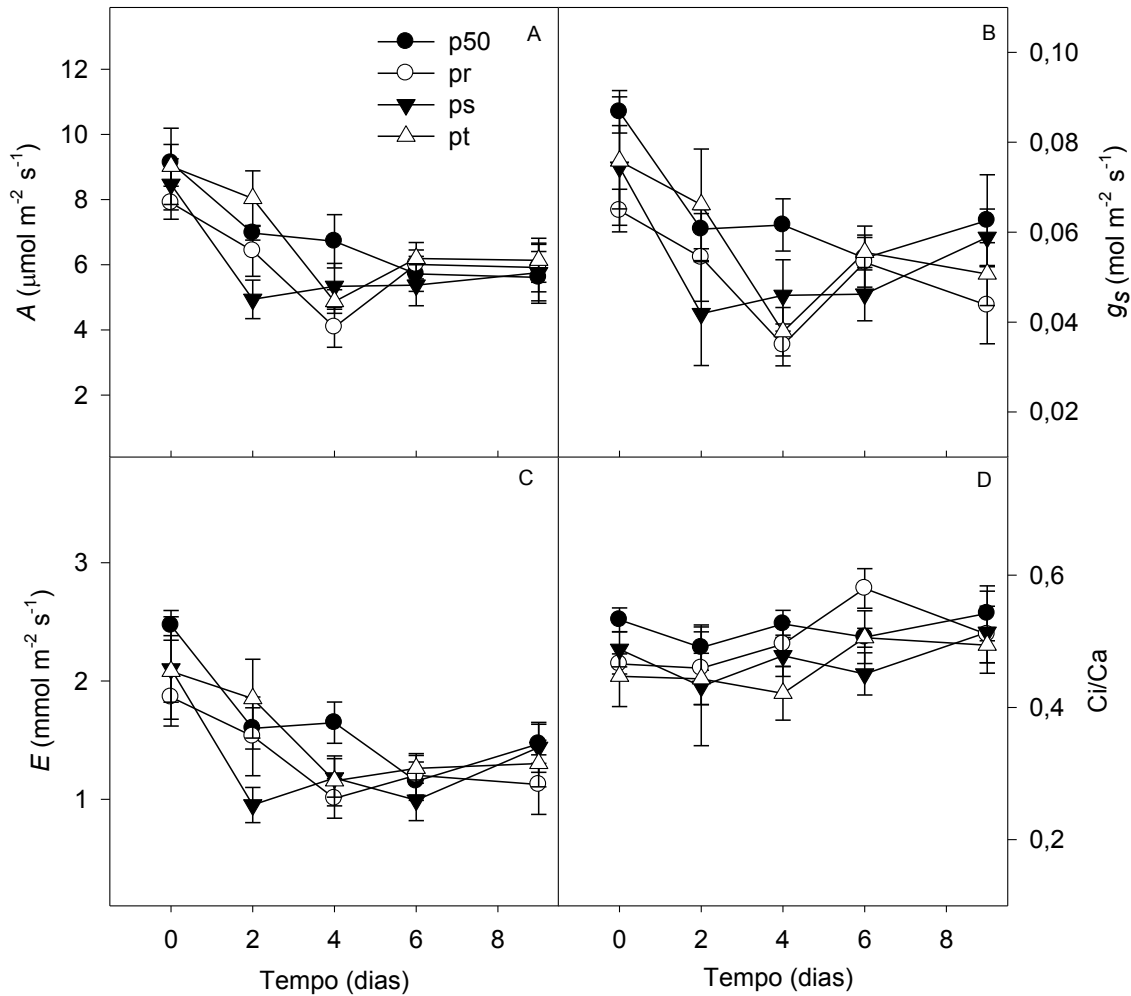


Figura 1: (A) A – fotossíntese; (B) g_s - condutância estomática; (C) E - transpiração e (D) C_i/C_a - razão entre concentração intercelular e ambiente de CO_2 em plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob sombrite de 50% (p50), rustificação (pr), pleno sol (ps) e transferência direta (pt). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições.

Para os valores de fluorescência inicial (F_0), no geral o tratamento transferência direta (pt) e sombrite de 50% (p50) diferiram significativamente dos tratamentos pleno sol e rustificação (pr). Foi observado incremento em F_0 para todas as plantas, ao longo do experimento (Fig. 2 A).

As plântulas de macaúba do tratamento sombrite 50% (p50) apresentaram maiores valores de eficiência quântica máxima do FSII (F_v/F_m) independentemente do período de avaliação (Fig. 2 B). A partir do primeiro dia após a transferência das plântulas para condição de pleno sol, foi observado

decréscimo nos valores de F_v/F_m neste tratamento (pt). Em geral houve queda dos valores de F_v/F_m em todos os tratamentos, com posterior incremento nesses valores a partir do sétimo dia de avaliação.

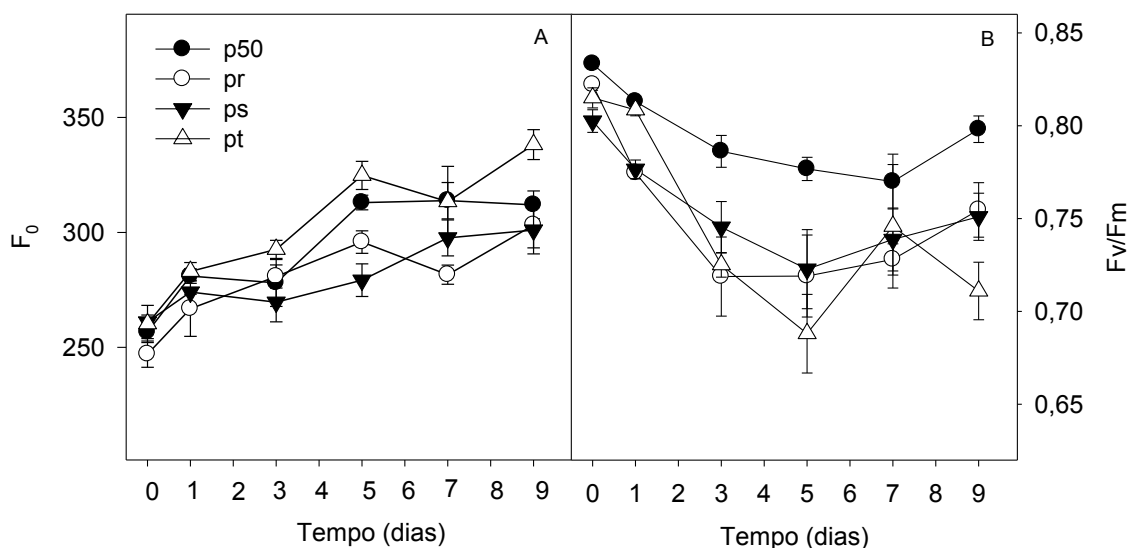


Figura 2: (A) F_0 - fluorescência inicial; e (B) F_v/F_m - eficiência quântica máxima do FSII em plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob sombrite de 50% (p50), rustificação (pr), pleno sol (ps) e transferência direta (pt). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições.

Com relação às demais variáveis de fluorescência da clorofila *a*, houve interação significativa ao longo do tempo nos diferentes tratamentos para a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR; Fig. 3 A) e coeficiente de extinção não-fotoquímica (NPQ; Fig. 3 C). As plântulas do tratamento transferência direta (pt) apresentaram menores valores de ETR e NPQ em relação aos demais no dia da transferência. As plântulas transferidas também apresentaram menores valores de ETR e NPQ aos 7 e 9 dias, respectivamente. No nono dia de avaliação as plântulas do tratamento sombrite 50% (p50) apresentaram menores valores de ETR em relação aos demais. No sétimo dia as plântulas do tratamento p50 apresentaram menores valores de NPQ em relação ao tratamento pleno sol (ps). No geral as plântulas de macaúba dos tratamentos pleno sol e tratamento de rustificação apresentaram maiores valores de q_L em relação aos tratamentos sombrite 50% e transferência direta.

Após sete dias da transferência as plântulas do tratamento pt apresentaram menores valores de rendimento quântico efetivo do FSII (ϕ_{FSII} ; Fig. 3 D) em relação aos demais tratamentos. No dia da transferência e no nono dia, as plântulas do tratamento transferência direta apresentaram maiores valores de rendimento quântico de dissipação não-regulada de energia não-fotoquímica do FSII (ϕ_{NO} ; Fig. 3 E) e menores valores de rendimento quântico de dissipação regulada de energia não-fotoquímica do FSII (ϕ_{NPQ} ; Fig. 3 F) em relação aos demais tratamentos. Já no sétimo dia após a transferência as plântulas do tratamento p50 apresentaram menor valor de ϕ_{NPQ} em relação aos demais.

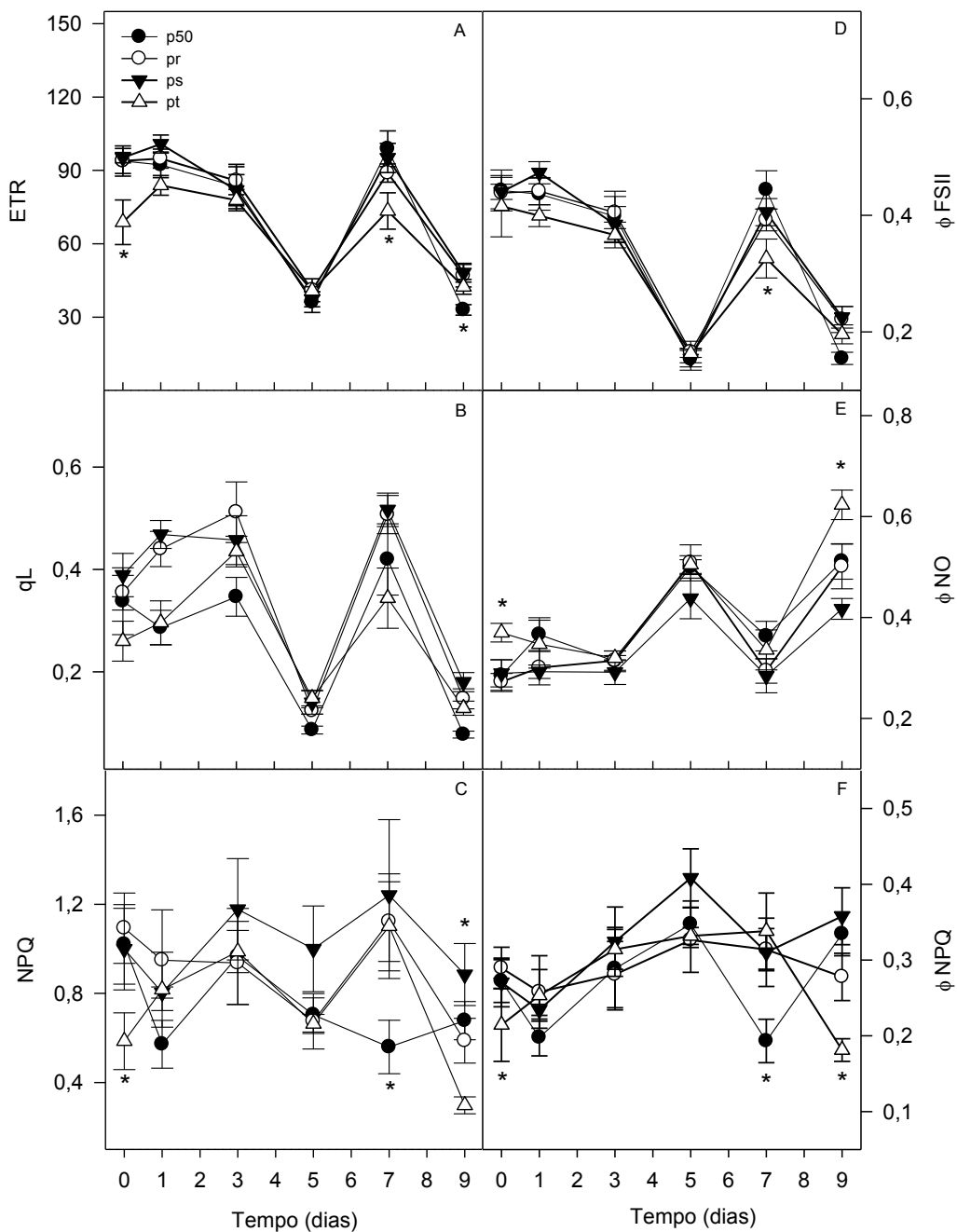


Figura 3: (A) ETR - taxa relativa do transporte de elétrons; (B) qL - quenching fotoquímico do FSII; (C) NPQ - coeficiente de extinção não-fotoquímica; (D) ϕ_{FSII} - rendimento quântico efetivo do FSII; (E) ϕ_{NO} - rendimento quântico de dissipação não-regulada de energia não-fotoquímica do FSII e (F) ϕ_{NPQ} - rendimento quântico de dissipação regulada de energia não-fotoquímica do FSII em plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob sombrite de 50% (p50), rustificação (pr), pleno sol (ps) e transferência direta (pt). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições e o asterisco indica diferença significativa pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

Para os índices de clorofila *a* e razão clorofila *a/b* não houve diferença significativa entre os tratamentos ao longo do tempo (Fig. 4 A e C). Houve interação significativa ao longo do tempo, para os índices de clorofila *b* e clorofila total nos diferentes tratamentos. No primeiro dia da transferência, as plântulas do tratamento transferência direta apresentaram maiores valores de clorofila *b* e clorofila total em relação às plantas do tratamento a pleno sol. Após dois e quatro dias houve também diferença significativa entre as plantas do tratamento pt e p50 em relação as plantas mantidas em pleno sol (Fig. 4 B e D).

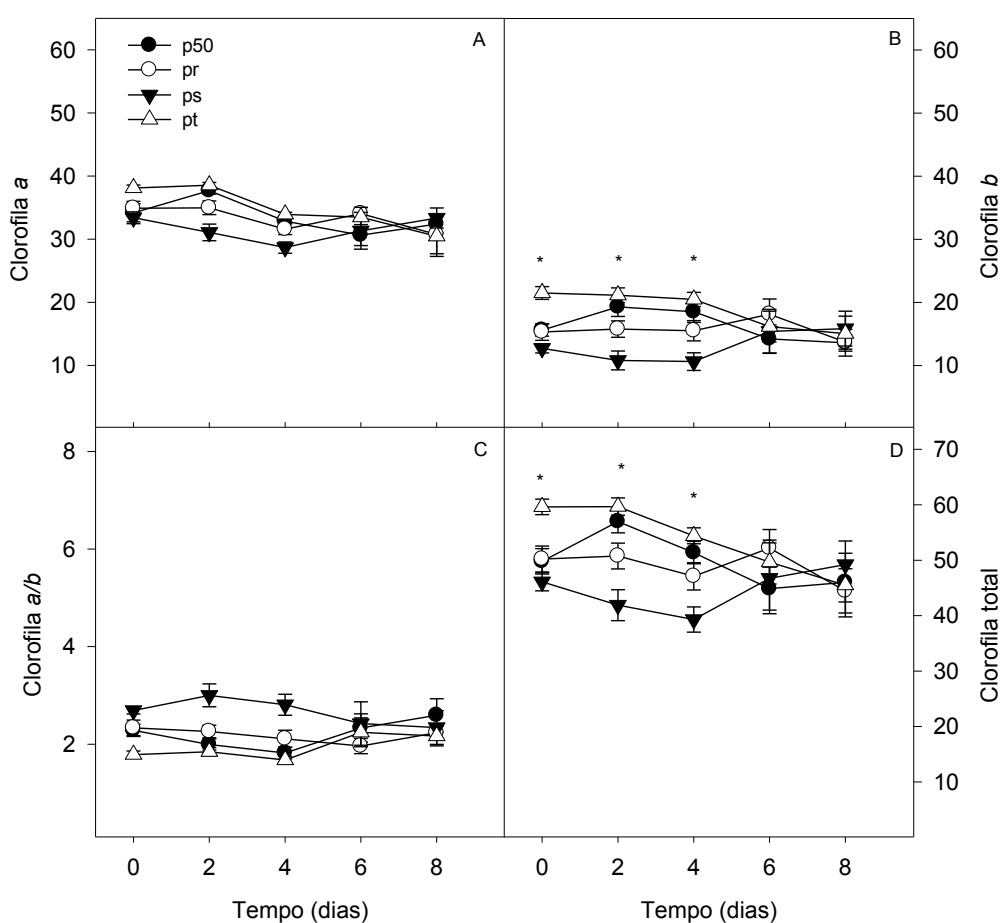


Figura 4: Índices de clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), razão clorofila *a/b* (C) e clorofila total (D) em plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob sombrite de 50% (p50), rustificação (pr), pleno sol (ps) e transferência direta (pt). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições e o asterisco indica diferença significativa pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

Através da resposta à curva de luz foi observado aumento da taxa fotossintética de forma similar em todos os tratamentos, mas não sendo evidente o ponto de saturação luminoso (Fig. 5 A). As plântulas de macaúba em todos os tratamentos apresentaram elevada eficiência quântica na fixação de carbono em baixa irradiância (até $200 \mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Não houve diferença significativa entre os tratamentos para a taxa de transporte de elétrons (ETR) (Fig. 5 B), sendo observado aumento do ETR em função do aumento da irradiância. Em baixas irradiâncias (abaixo de $500 \mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) houve diferença significativa com relação ao rendimento quântico efetivo do FSII (ϕFSII) entre as plântulas do tratamento p50 em relação ao tratamento pleno sol (Fig. 5 C).

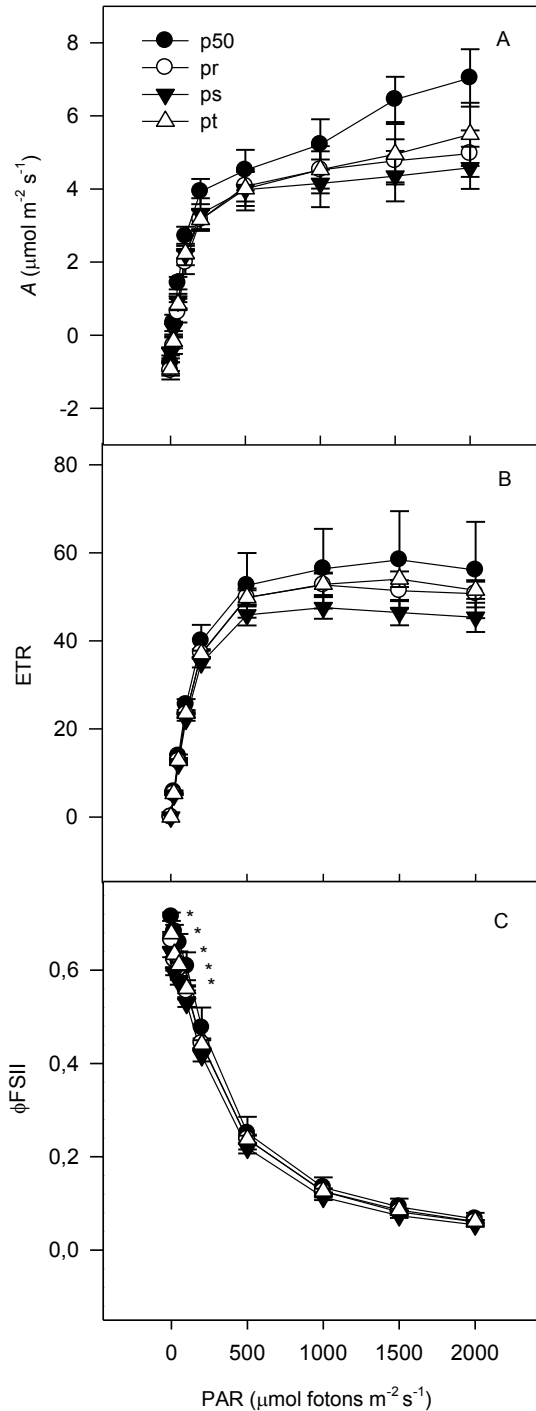


Figura 5: (A) A - taxa fotossintética; (B) ETR - taxa relativa do transporte de elétrons e (C) rendimento quântico efetivo do FSII em plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob sombrite de 50% (p50), rustificação (pr), pleno sol (ps) e transferência direta (pt). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições e o asterisco indica diferença significativa pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

Durante todo o processo fotoinibitório não houve diferença significativa entre os tratamentos (Fig. 6). Após período de recuperação das plantas por 30 minutos na condição de escuro, os valores de F_v/F_m permaneceram abaixo dos encontrados anteriormente evidenciando a fotoinibição. Na avaliação do dia seguinte após o processo fotoinibitório, foi observado recuperação nos valores de F_v/F_m em todos os tratamentos, entretanto, as plantas do tratamento p50 apresentaram valores significativamente maiores de F_v/F_m em relação ao demais.

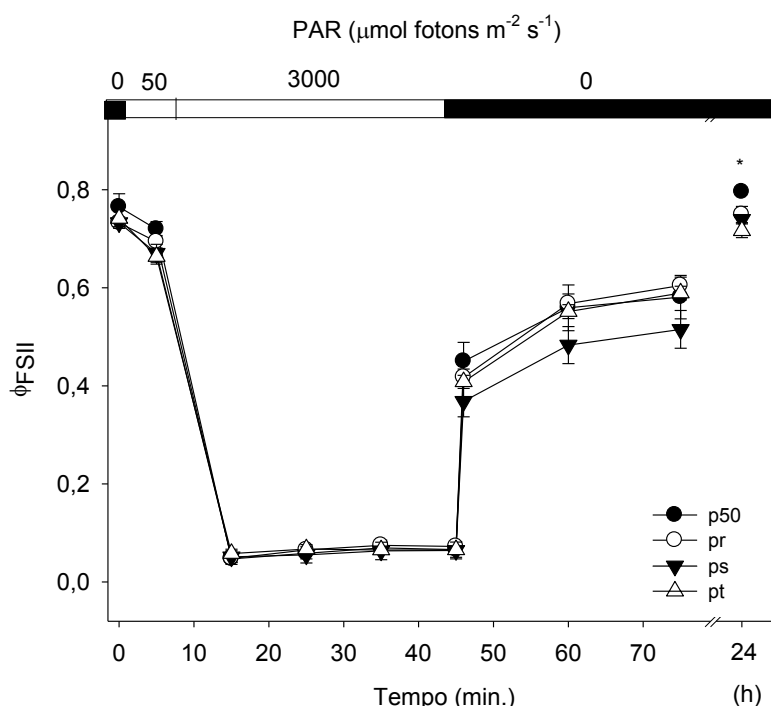


Figura 6: Resposta de plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob sombrite de 50% (p50), rustificação (pr), pleno sol (ps) e transferência direta (pt) à condição de fotoinibição. As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições e o asterisco indica diferença significativa pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

Ao final do primeiro experimento, foi avaliada a área foliar total em todas as plântulas (Fig. 7). As plântulas de macaúba no tratamento sombrite 50% (p50), apresentaram maior média de área foliar em relação aos demais tratamentos e as plântulas do tratamento transferência direta apresentaram valores semelhantes ao tratamento pleno sol. Após 30 dias, as plantas transferidas

para a condição de pleno sol (pt) já apresentaram área foliar total semelhante às plantas que permaneceram no tratamento pleno sol (ps).

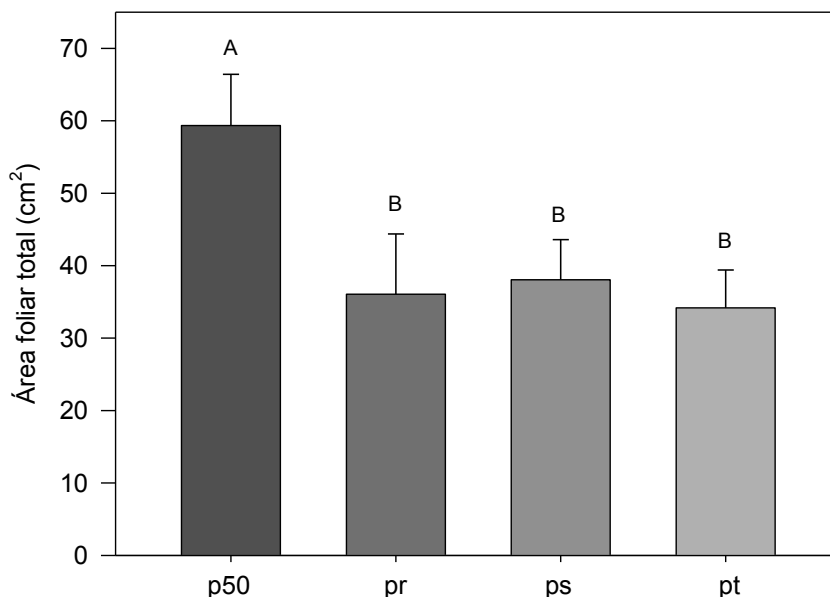


Figura 7: Área foliar total em plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob sombrite de 50% (p50), rustificação (pr), pleno sol (ps) e transferência direta (pt). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições. Letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

A área foliar das plantas de macaúba também foi avaliada ao longo dos 265 dias no segundo experimento (Fig. 8). Houve incremento da área foliar ao longo do tempo, porém não houve diferença significativa entre os tratamentos (Fig. 8).

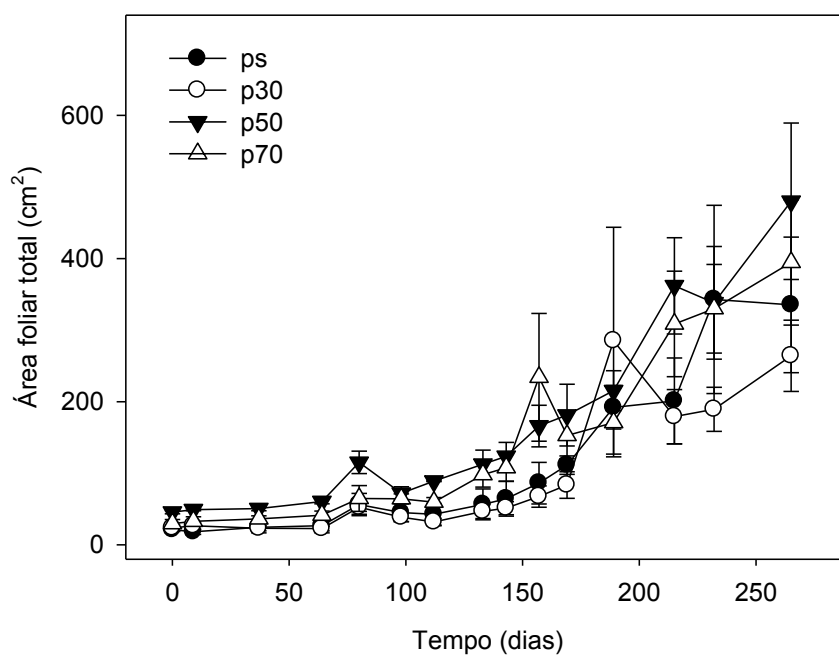


Figura 8: Área foliar total em plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob pleno sol (ps), sombrite 30% (p30), sombrite de 50% (p50) e sombrite 70% (p70). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições.

O diâmetro e altura do estipe das plantas de macaúba ao longo do experimento também foram avaliados, entretanto não houve diferença significativa entre os tratamentos (Fig. 9 A e B).

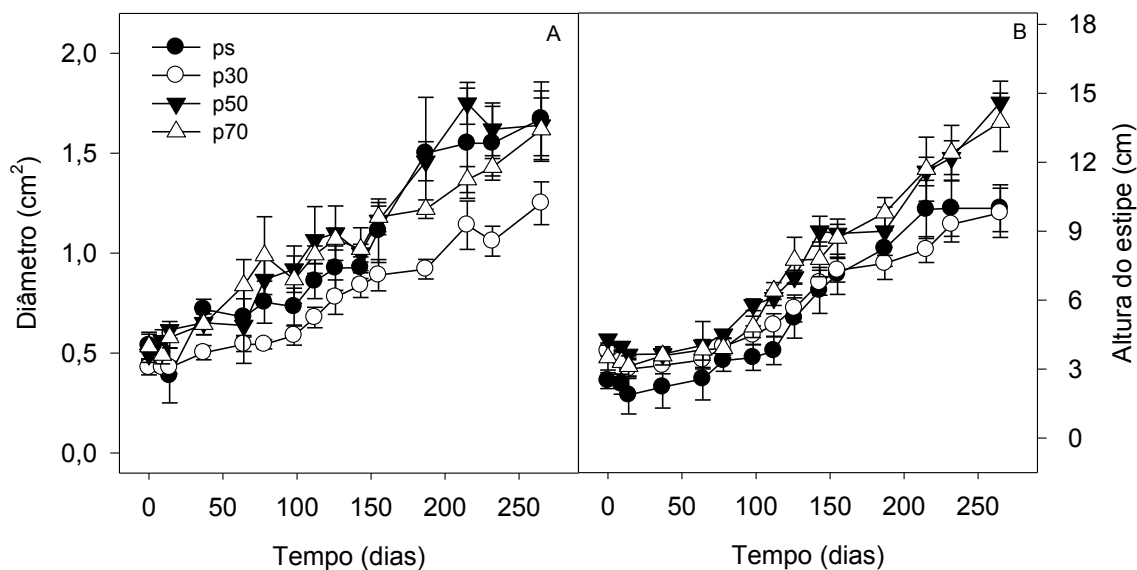


Figura 9: Avaliação fenológica de diâmetro (cm²) e altura do estipe (cm) em condição de viveiro sob pleno sol (ps), sombrite 30% (p30), sombrite de 50% (p50) e sombrite 70% (p70). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições.

Não houve diferença significativa entre os tratamentos para a área foliar específica (AFE) (Fig. 10).

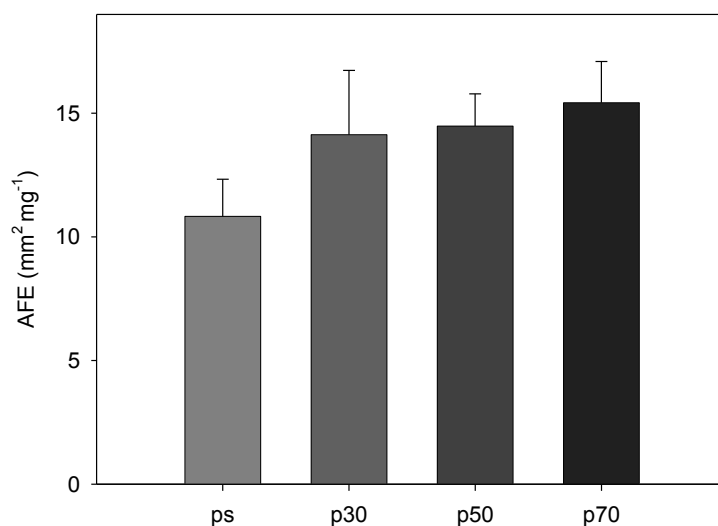


Figura 10: Área foliar específica em (mm² mg⁻¹) em mudas de macaúba cultivadas após 265 dias em condição de viveiro sob pleno sol (ps), sombrite 30% (p30), sombrite de 50% (p50) e sombrite 70% (p70). As barras o erro-padrão da média de cinco repetições.

A eficiência fotoquímica máxima do FS II (F_v/F_m ; Fig. 11 A) e o teor de clorofila total (Fig. 11 B) foram avaliadas em função do incremento na área foliar. Mesmo no início da expansão foliar a macaúba apresentou altos valores de F_v/F_m e de clorofila total, entretanto, não houve diferença significativa entre os diferentes tratamentos.

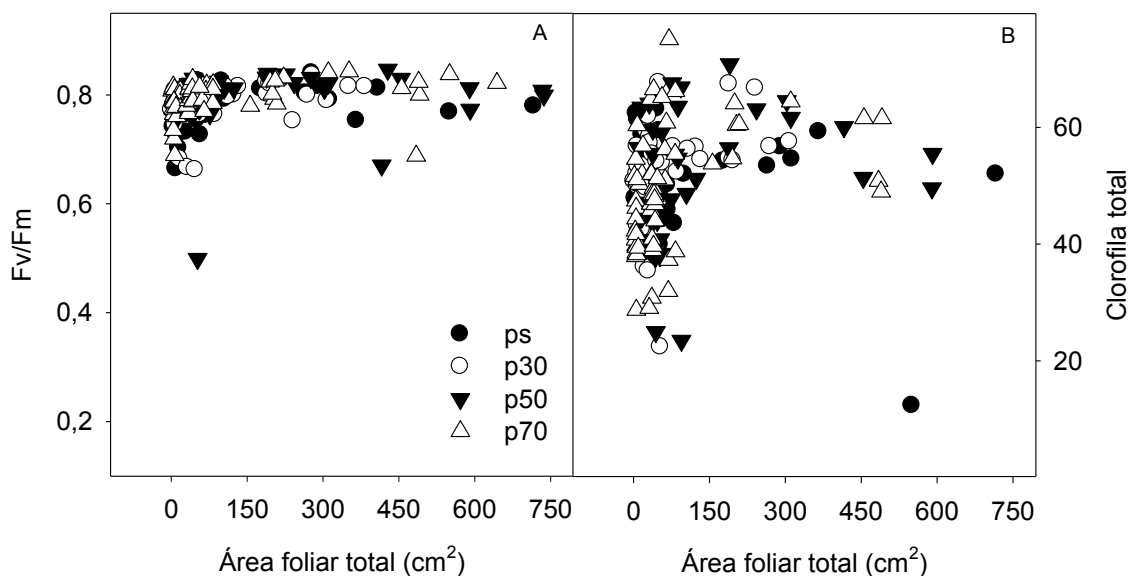


Figura 11: Relação entre a eficiência fotoquímica máxima do FSII (F_v/F_m) e o índice de clorofila total em função da expansão da área foliar total em mudas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob pleno sol (ps), sombrite 30% (p30), sombrite de 50% (p50) e sombrite 70% (p70). Cada ponto indica a média de cinco repetições.

De forma complementar aos índices de clorofila, ao final do segundo experimento foi avaliado também teores de pigmentos foliares, expressos em relação à massa seca, os quais não apresentaram diferença significativa entre as plantas expostas aos diferentes níveis de luz.

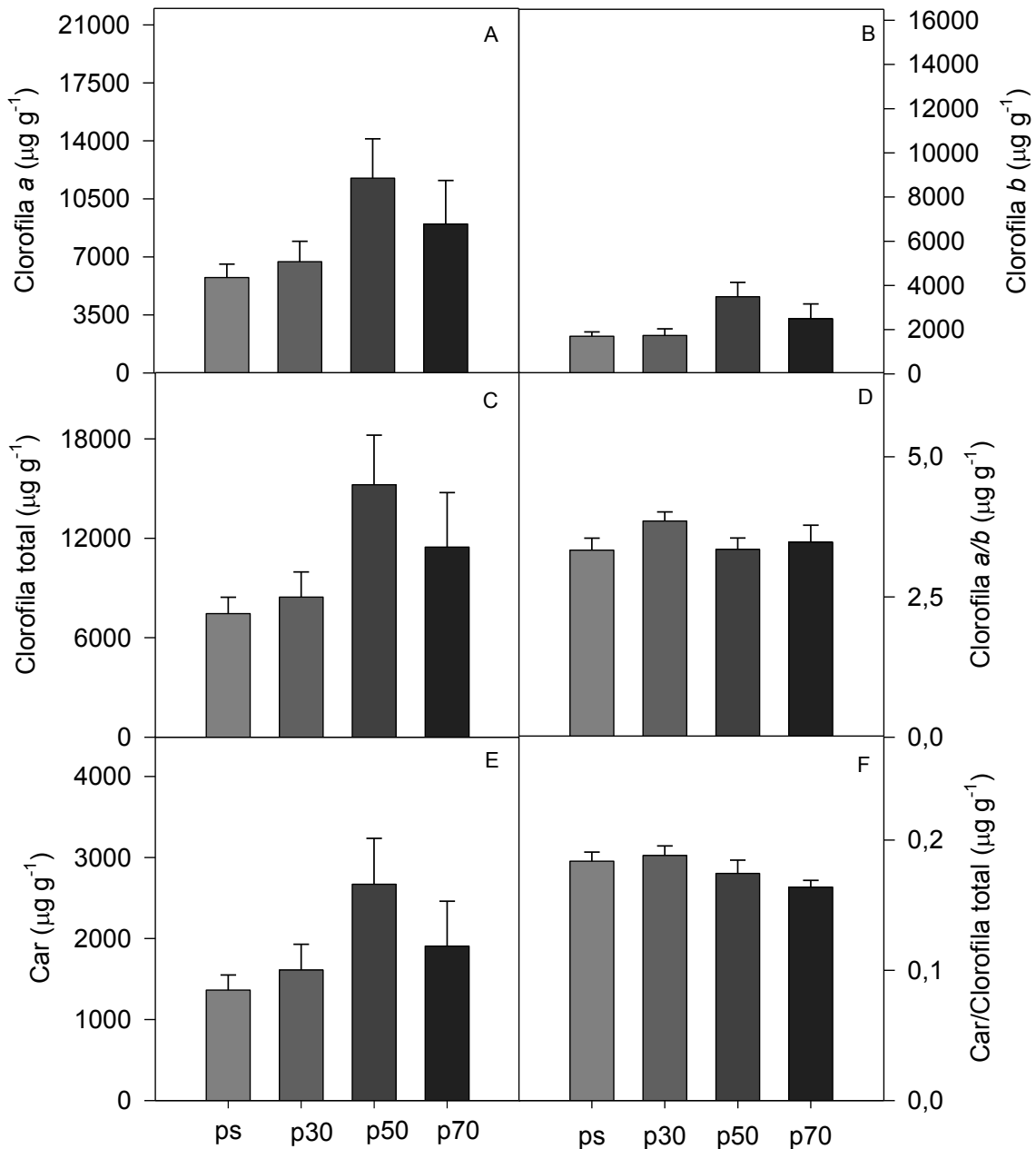


Figura 12: Teores de clorofila *a*, *b* e total ($\mu\text{g g}^{-1}$ de massa seca) e relação clorofila *a/b* e teores de carotenóides totais, em folhas de plantas de macaúba em condição de viveiro sob pleno sol (ps), sombrite 30% (p30), sombrite de 50% (p50) e sombrite 70% (p70). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições.

Através da avaliação da resposta à curva de luz (Fig. 13) não houve diferença significativa entre os tratamentos com relação às variáveis ϕFSII , ϕNO , ϕNPQ , $q\text{L}$ e NPQ . Entretanto para os valores de ETR houve diferença

significativa a partir de 750 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no tratamento pleno sol (ps) para os tratamentos com maiores n\u00edveis de sombreamento (p50 e p70).

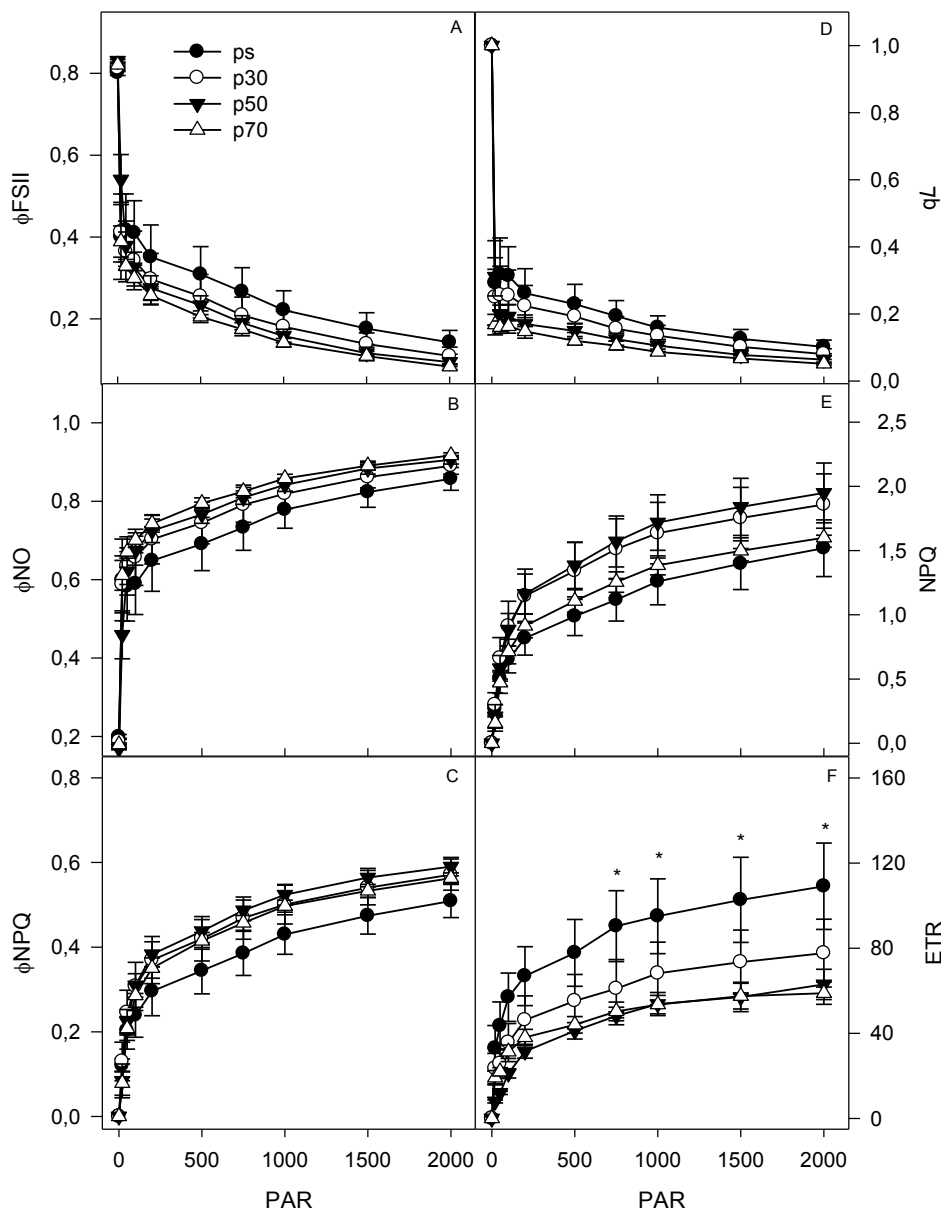


Figura 13: (A) ϕFSII - rendimento qu\u00e2ntico efetivo do FSII, (B) ϕNO - rendimento qu\u00e2ntico de dissipac\u00e3o n\u00e3o-regulada de energia n\u00e3o-fotoqu\u00edmica do FSII, (C) ϕNPQ - rendimento qu\u00e2ntico de dissipac\u00e3o regulada de energia n\u00e3o-fotoqu\u00edmica do FSII, (D) q_L - quenching fotoqu\u00edmico, (E) NPQ - coeficiente de extin\u00e7\u00e3o n\u00e3o-fotoqu\u00edmico e (F) ETR - taxa relativa do transporte de el\u00e9trons em mudas de maca\u00fabas cultivadas em condi\u00e7\u00e3o de viveiro sob pleno sol (ps), sombrite 30% (p30), sombrite de 50% (p50) e sombrite 70% (p70). As barras indicam o erro-padr\u00e3o da m\u00e9dia de cinco repeti\u00e7\u00f5es e o asterisco indica diferen\u00e7a significativa pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

As mudas de macaúba do tratamento pleno sol (ps) apresentaram valor de quenching não fotoquímico (qN) significativamente superior em relação ao tratamento p70, com os demais tratamentos apresentando valores intermediários (Fig. 14 A). Com relação ao desmembramento do qN, houve diferença significativa no quenching dependente de energia (qE), entre o tratamento ps em relação aos tratamentos p50 e p70 (Fig. 14 B). Indicando que houve maior perda de energia das plantas do tratamento pleno sol na forma de calor em relação aos demais tratamentos. Não houve diferença significativa entre os tratamentos com relação às variáveis do quenching do estado de transição do FSII (qT) e quenching fotoinibitório (qI).

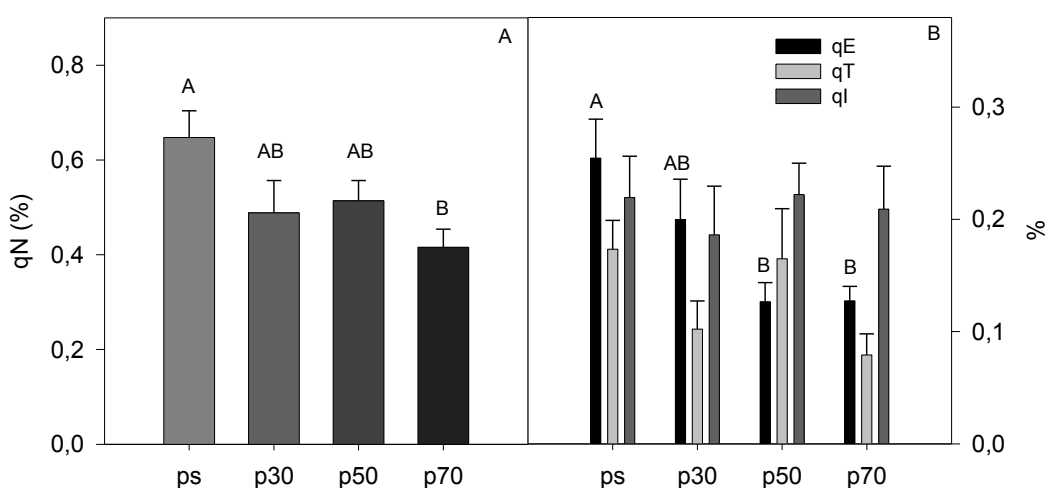


Figura 14: (A) qN - quenching não-fotoquímico e seus três componentes: (B) qE - quenching dependente de energia; qT - quenching do estado de transição do FSII e qI - quenching fotoinibitório em plântulas de macaúba cultivadas em condição de viveiro sob pleno sol (ps), sombrite 30% (p30), sombrite de 50% (p50) e sombrite 70% (p70). As barras indicam o erro-padrão da média de cinco repetições. Letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

4. DISCUSSÃO

O desempenho fotossintético uniforme das plântulas de macaúba nos diferentes tratamentos (Fig. 1) evidencia a capacidade de resposta da planta em alta irradiância ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Os resultados observados na curva de

resposta à luz (Fig. 5) corroboram com esta observação e confirmam a elevada eficiência fotossintética independentemente da variação no ambiente luminoso durante o crescimento inicial nos diferentes tratamentos.

Para os organismos fotossintetizantes é de extrema importância a eficiência na utilização de todos os fótons para a produção de CO₂ e a capacidade de remoção do excesso de energia contida nos fótons que não foram utilizados, sem que ocorra a transferência da energia de excitação para as potencialmente tóxicas espécies reativas de oxigênio (Demming-Adams et al., 2012 e Adams et al., 2013). Esta capacidade de regulação eficiente otimiza a produtividade e garante o estabelecimento da planta sob diferentes mudanças no ambiente, como observado para a macaúba neste estudo.

Os resultados de resposta à curva de luz encontrados por Pires et al., 2013 em macaúba, evidenciaram da mesma maneira a alta taxa fotossintética em altas irradiâncias (> 2000 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Estes autores sugerem que a macaúba segue o padrão de planta com metabolismo C3, entretanto com alta eficiência fotossintética na utilização da luz (Pires et al., 2013). E como observado, a macaúba consegue iniciar o processo de assimilação de carbono em condição de baixa irradiância, com ponto de compensação luminoso correspondente a plantas de sombra (Taiz e Zeiger, 2013), mantendo baixa taxa respiratória. Quando o ponto de compensação luminoso está associado com taxa de assimilação de CO₂ rápida e crescente pode ser um indicativo da alta eficiência na captura de luz para o processo fotossintético (Singsaas et al., 2001; Sage e Kubien, 2007; Pallardy, 2008). Estas respostas ocorrem em plantas que apresentam constante investimento em crescimento, reserva ou acúmulo de biomassa, possivelmente levando à grande produtividade (Pires et al., 2013).

Além da elevada eficiência fotossintética, as plântulas de macaúba potencialmente minimizam a perda de água por meio da transpiração, com eficiente controle estomático. Além disso, a cutícula espessa como observada em macaúba (De Oliveira, 2014), contribui para minimizar a perda de água pela folha e atua na proteção contra o excesso de luminosidade (Strauss-DeBenedetti e Berlyn, 1994).

Segundo Anderson (1986), as plantas de ambiente sombreado apresentam menor razão dos centros de reação do FS II/FSI, se comparado com plantas de

sol, o que proporciona maiores valores de F_v/F_m em ambiente sombreado. Da mesma maneira os resultados para a macaúba apresentaram correlação entre os teores de clorofila e o aumento da eficiência fotoquímica máxima do FSII para os tratamentos de sol e sombra (Fig. 2. e Fig. 4). Os maiores valores de clorofila total encontrados para a macaúba em ambientes sombreados durante o período de aclimação luminosa se assemelham aos citados em outros trabalhos (Boardman 1977; Ellsworth e Reich 1992; Mendes et al., 2001), o que também contribui para maiores valores de F_v/F_m . Entretanto, ao final do primeiro experimento todas as plantas apresentaram teores de clorofila similares, indicando ajuste fisiológico em nível de cloroplasto à condição luminosa.

A macaúba possui um mecanismo eficiente de dissipação do excesso de energia evitando danos no FSII, possibilitando eficiência no uso da energia fotoquímica para a fotossíntese mesmo sobre variação no ambiente luminoso. O incremento nos valores de ϕ_{NO} logo após a transferência pode indicar um efeito prejudicial na dissipação da energia luminosa ou na utilização desta para a fotossíntese, evidente com o decréscimo de ETR no dia da transferência. Ao longo do tempo a macaúba conseguiu reverter esse efeito, sendo que a partir do terceiro dia após a transferência as plantas deste tratamento apresentaram valores de F_v/F_m similares às plantas mantidas em pleno sol.

O aumento da taxa de transporte de elétrons (ETR) em função do aumento da irradiância em todas as plantas cultivadas sob diferentes intensidades luminosas indica sua capacidade em utilizar a luz para a fotossíntese de forma eficiente (Rosenqvist, 2001). De acordo com Zivcak (2014) plantas de sol apresentam valores elevados do rendimento quântico efetivo do FSII (ϕ_{FSII}) e diminuição do quenching fotoquímico (q_L) em relação as plantas de sombra, o que não foi observado em macaúba devido as elevados teores de clorofila *a* entre as plantas expostas aos diferentes níveis de luz.

Geralmente a proporção dos teores de clorofila *a* e *b* mudam em função da intensidade luminosa, ocorrendo maiores valores em plantas sujeitas à redução da intensidade luminosa, com proporcional decréscimo na razão clorofila *a/b* (Engel e Poggiani, 1991). A maior proporção de clorofila *b* em plantas sombreadas possibilita maior captação de energia luminosa devido ao aumento da proporção e tamanho do complexo coletor de luz (Boardman, 1977).

Entretanto, os diferentes níveis de luminosidade durante o crescimento inicial da macaúba não influenciaram na concentração de clorofila e carotenoides, evidenciando que a macaúba possui mecanismo eficiente de captação de luz onde este recurso possa ser um fator limitante para outras plantas.

A dissipação térmica do excesso de luz via ciclo de xantofila é um mecanismo de fotoproteção extremamente importante para a aclimatação de plantas em altas irradiâncias (Demmig-Adams e Adams 1992; Demmig-Adams e Adams, 2006) e está associado com a acidificação do lúmen dos tilacoides (Baker, 2008). As plantas sob fotoinibição dinâmica possuem mecanismo eficiente de dissipação do excesso de luz, principalmente via ciclo das xantofilas, sendo possível a recuperação dos efeitos do estresse luminoso algumas horas após a condição fotoinibitória, diminuindo assim os riscos de danos no FSII (Demmig-Adams e Adams 1992). Plantas sujeitas à fotoinibição crônica apresentam danos no sistema fotossintético, diminuição da eficiência quântica máxima, na taxa fotossintética e está associado à degradação e substituição da proteína D1 do centro de reação do FSII (Long, 1994). Os efeitos da fotoinibição crônica geralmente são longos, podendo persistir por semanas ou meses (Araújo e Deminics, 2008). As plantas de macaúba em ambiente sombreado apresentaram os maiores valores de NPQ a partir de 400 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 13 E) o que caracteriza a sua eficiência na dissipação da energia não fotoquímica na forma de calor, evitando assim que ocorra fotoinibição crônica quando submetida à alta irradiância. Esse ajuste fisiológico pode contribuir para que a macaúba em condição de baixa irradiância consiga se estabelecer quando exposta a alta intensidade luminosa.

Além da elevada eficiência fotossintética, após 30 dias da transferência das plantas para a condição de pleno sol as mudas do tratamento transferência direta apresentaram área foliar total semelhante ao tratamento pleno sol, evidenciando também um ajuste morfológico em nível de folha (Murchie e Horton, 1997). Segundo Pooter (1999) há uma tendência no aumento da área foliar, alocação de biomassa para as folhas e na quantidade de folhas com o sombreamento. Fato também observado por Lenhard et al. (2013), em que mudas de *Caesalpinia ferrea* apresentaram maior área foliar no sombreamento 50% em relação ao tratamento pleno sol. O investimento em área foliar nessa condição de sombreamento permite às plantas ampliação da superfície

fotossintetizante e maximização da absorção de luz (Scalon et al., 2001). Entretanto, com as avaliações em longo prazo, com o crescimento da macaúba por 265 dias em distintas condições de sombreamento o investimento em área foliar não foi significativamente evidente.

As diferentes condições de luz não influenciaram no diâmetro, altura do estipe e área foliar total em macaúba ao longo do seu crescimento. Resultados encontrados por Carvalho et al. (2006) com plantas de *Syagrus coronata* Mart. Becc. relatam maior altura da estipe em sombreamento de 72% e área foliar total. Já para o diâmetro não houve variação com o sombreamento. Segundo Dale (1998) a área foliar de plantas que não estão adaptadas ao sombreamento aumenta em ambientes com maior disponibilidade de luz, e espécies tolerantes ao sombreamento a área foliar aumenta em condição de baixa luminosidade. Entretanto, Dalmolin et al. (2015) trabalhando com a espécie pioneira *Curatella americana* L. encontrou variações no diâmetro, altura e área foliar em função do sombreamento, onde plantas submetidas ao sombreamento apresentaram menor diâmetro do caule, maior altura das mudas e maior área foliar.

As plantas que possuem estratégias morfológicas para compensar a deficiência de luz imposta pelo sombreamento, apresentam aumento da área foliar, resultando no aumento da área fotossintetizante (Gordon, 1989). Já em ambientes onde a luz não é fator limitante, ocorre diminuição da área foliar, evitando assim possíveis danos causados pelo excesso de luz (Claussen, 1996). A plasticidade fenotípica permite as plantas se aclimatarem a diferentes condições ambientais (Pigliucci, 2001). Em todo ambiente, ocorre variação na intensidade do fluxo de fótons temporalmente e espacialmente, tornando-se um desafio para as plantas desenvolver capacidade de aclimação e mecanismos de plasticidade para garantir seu estabelecimento (Zhang et al., 2003). Em contrapartida a macaúba mesmo submetida a diferentes níveis de luminosidade não apresentou variação na área foliar total, diâmetro e altura do estipe. Apresentando um ajuste rápido da taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e razão C_i/C_a , caracterizando plasticidade fisiológica mediante as alterações no meio. Estes ajustes são dinâmicos além de demandar menor gasto energético se comparado com os ajustes morfológicos.

Geralmente as plantas sob condição de sombreamento possuem folhas delgadas e maior AFE (Lambers et al., 1998). Isto está associado com as alterações anatômicas como, cutículas e epiderme mais delgadas, menor espessura de mesofilo e menor proporção de parênquima paliçádico, maior proporção de espaços intercelulares e menor densidade estomática (Berlyn e Cho, 2000). De acordo com Evans e Pooter (2001), o aumento da AFE é de extrema importância na maximização do ganho de carbono por unidade de massa foliar, sob condições de baixa luminosidade, como observado em plantas de licuri (*Syagrus coronata* Mart. Becc.) que, apresentaram maior área foliar específica com a redução de luminosidade (Carvalho et al., 2006). Geralmente as plantas que não apresentam essa variação, como observado em macaúba, são menos tolerantes a sombra (Pooter, 1999), entretanto, os resultados do presente trabalho evidenciam que a macaúba possui estratégia distinta para tolerar o sombreamento, investindo em ajustes fisiológicos que permitem rápida resposta em função de modificações no ambiente luminoso.

5. CONCLUSÕES

Pode-se concluir que a macaúba mantém um ajuste nas variáveis de fotossíntese, condutância estomática, transpiração e nos parâmetros de fluorescência quando exposta à alta irradiância. Isto possibilita que ocorre um favorecimento para o seu estabelecimento em diversos ambientes, além de apresentar plasticidade fisiológica, permitindo o seu desenvolvimento em ambientes com baixa disponibilidade de luz.

Ao longo do crescimento das mudas de macaúba em condição de viveiro sob diferentes níveis de luminosidade não foram observadas variações significativas na área foliar, diâmetro, altura do coleto e área foliar específica entre os diferentes tratamentos. Entretanto, as plantas foram capazes de manter a alta eficiência fotoquímica do FSII em função dos teores de clorofila total mesmo no início da expansão da área foliar. O eficiente mecanismo de dissipação da energia não-fotoquímica e a alta capacidade de transporte de elétrons em condições de alta irradiância diminuíram os riscos de danos fotoinibitórios.

6. REFERÊNCIAS

- ADAMS , W. W.; MULLER, O.; COHU, C. M.; DEMMIG-ADAMS, B. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity? **Photosynthesis research**, v.117, p. 31-44, 2013.
- ANDERSON, J. M. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 37, p. 93-136, 1986.
- BALL, M. C.; BUTTERWORTH, J. A.; RODEN, J. S.; CHRISTIAN, R.; EGERTON, J. J. G. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 311-319, 1994.
- BARBER, J.; ANDERSON, B. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. **Trends in Biochemical Science**, v. 17, p. 61-66, 1992.
- BERLYN, G. P.; CHO, J. Light, moisture, and nutrient use by plants. In: ASHTON, M. S.; MONTAGNINI, F. (Eds.). **The silvicultural basis for agroforestry systems**. Boca Raton: CRC Press, p. 9-39, 2000.
- BILGER, W.; BJÖRKMAN, O. Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. **Photosynth Res.**, v. 25, p. 173-185, 1990.
- BJÖRKMAN, O.; LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, C. B.; ZEIGLER, H. **Responses to different quantum flux densities**. In Encyclopedia of Plant Physiology. New Series, Springer, Berlin, v. 12a, p. 57–107, 1981.
- BOARDMAN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 355-377, 1977.
- CARVALHO, N. O. S., PELACANI, C. R., RODRIGUES, M. D. S., CREPALDI, I. C. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. **Revista Árvore**, v.30, n.3, p.351-357, 2006.
- DALMOLIN, A. C., DE OLIVEIRA, S. E. T.; DE ALMEIDA, B. C., ORTIZ, C. E. R. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, n.13, v.1, 2015.
- DE OLIVEIRA, D. A. S. **Respostas ecofisiológicas e morfoanatômicas de licuri e macaúba sob condições de campo**. Recife, 2014, p. 53. Dissertação (Mestrado em Ecologia Vegetal). Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.**, v. 43, p. 599–626, 1992.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. **New Phytol.**, v. 172, p. 11–21, 2006.
- MENDES, M. M.; GAZARINI, L. C. RODRIGUES, M. L. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments-effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. **Environmental and Experimental Botany**, v. 45, p. 165-178, 2001.
- ELLSWORTH, D. S.; REICH, P. B. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. **Functional Ecology**, v. 6, p. 423-435, 1992.
- DEMMIG-ADAMS, B.; COHU, C. M.; MULLER, O.; ADAMS, W. W. Modulation of photosynthetic energy conversion efficiency in nature: from seconds to seasons. **Photosynthesis Research**, v. 113, n. 1-3, p.75-88, 2012.
- DO CARMO, A.; SAULO, A.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 7, n. 4, 2009.
- ENGEL, V. L.; POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 3, n. 1, p. 39-45, 1991.
- GORDON, J. C. Effect of shade on photosynthesis and dry weight distribution in yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) seedlings. **Ecology**, v. 50, n. 5, p. 924-926, 1989.
- CLAUSSEN, J. W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. **Forest Ecology and Management**, v. 80, p. 245:255, 1996.
- ESPÍRITO-SANTO, A. E.; PUGIALII, H. R. L. 1999. Estudo da plasticidade anatômica foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J. M. A. Braga (Marantaceae) em dois ambientes de Mata Atlântica. **Rodriguésia**, v. 50, p. 109-124, 1999.
- EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 755-767, 2001.

- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 990, p. 87–92, 1989.
- HOUTER, N.C.; PONS, T.L. Gap size effects on photoinhibition in understory saplings in tropical rainforest. **Plant Ecology**, v.179, p.43-51, 2005.
- HUNT, R. **Growth analysis, individual plants**. Encyclopaedia of applied plant sciences. Academic Press, p. 579-588, 2003.
- JUSTO, C. F., SOARES, A. M.; GRAVILANES, M. L.; CASTRO, E. M. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 1, p. 111-123, 2005.
- KITAJIMA, M.; BUTER, W. L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 376, p. 105–115, 1975.
- KLICH, M. G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 44, p. 171-183, 2000.
- KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, p. 313-349, 1991.
- LAISK, A.; EICHELMANN, H.; OJA, V.; RASULOV, B.; PADU, E.; BICHELE, I.; PETTAI, H.; KULL, O. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. **Plant, Cell e Environment**, v. 28, p. 375-388, 2005.
- LAMBERS, H.; CHAPIM III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, p. 540, 1998.
- LARCHER, W. **A Planta sob Estresse. Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima Artes e Textos, p. 341-478, 2004.
- LENHARD, N. R. et al. Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, n. 2, p. 178-186, 2013.
- LICHTENTHALER, H. K.; BURKART, S. Photosynthesis and high light stress. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, n. 25, v. 3, p. 3-16, 1999.
- LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C.; KNAPP, M. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the PAM fluorometer. **Photosynthetica**, v. 43, n. 3, p. 379-393, 2005.

- LONG, S. P.; HUMPHRIES, S. FALKOWSKI, P. G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 45, p. 633-662, 1994.
- LÜTTIGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Berlin: Springer, p.384, 1997.
- MELIS, A.; SPANGFORT, M.; ANDERSSON, B. Light-absorption and electron-transport balance between photosystem II and photosystem I in spinach chloroplasts. **Photochemistry and Photobiology**, v.45, p.129-136, 1987.
- MOTA, C. S. **Características fotossintéticas da palmeira macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.) submetidas ao déficit hídrico**. Viçosa, 2011, p.85. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- MOTTA, P. E. F. et al. Ocorrência da macaúba em Minas Gerais: relação com atributos climáticos, pedológicos e vegetacionais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 37, n. 7, p. 1023-1031, 2002.
- MURCHIE, E. H.; HORTON, P. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: Chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 438-448, 1997.
- NERY, F. C.; ALVARENGA, A. A.; JUSTO, C. F.; CASTRO, E. M. SOUZA, G. S.; ALVES, E. Aspectos anatômicos de folhas de plantas jovens de *Calophyllum brasiliense* Cambess. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 2, p. 129-131, 2007.
- NUCCI, S. M. **Desenvolvimento, caracterização e análise da utilidade de marcadores microssatélites em genética de população de macaúba**. 2007. 90 f. Dissertação (Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical) – Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, 2007.
- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, cell e environment**, v. 26, n. 4, p. 505-512, 2003.
- OXBOROUGH, K.; BAKER, R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components – calculation of qP and Fv'/Fm' without measuring F0'. **Photosynthesis Research**, v. 54, p. 135-142, 1997.
- PAIVA, E. A. S.; ISAÍAS, R. M. S.; VALE, F. H. A.; QUEIROZ, C. G .S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, n. 4, p. 617-624, 2003.

- PALLARDY, S. G. **Physiology of Woody Plants**, 3rd ed. Academic Press, New York, p. 464, 2008.
- PANDEY, S. E.; KUSHWAHA, R. Leaf anatomy and photosynthetic acclimation in *Valeriana jatamansi* L. grown under high and low irradiance. **Photosynthetica**, v. 43, n.1, p. 85-90. **Plant Physiology**, v. 90, p. 1233-1238, 2005.
- PIGLIUCCI, M. Phenotypic Plasticity. In FOX, C. W.; ROFF, D. A.; FAIRBAIRN, D. J. (Eds.). **Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies**. Oxford: University Press. p. 58-69, 2001.
- POOTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, Oxford, v. 13, n. 3, p. 396 - 410, 1999.
- ROÇAS, G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**. v. 11, p. 469-473, 1997.
- ROSENQVIST, E. Light acclimation maintains the redox state of the PSII electron acceptor QA within a narrow range over a broad range of light intensities. **Photosynth. Res.**, v. 70, p. 299–310, 2001.
- SAGE, R. F., KUBIEN, D. S., 2007. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. **Plant Cell Environ.**, v.30, p.1086–1106, 2007.
- SCALON, S. D. P.; MUSSURY, R. M.; RIGONI, M. R.; VERALDO, F. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista árvore**, v. 26, n.1, p. 1-5, 2002.
- SCALON, S. D. P.; SCALON FILHO, H.; RIGONI, M. R.; VERALDO, F. Germinação e crescimento de mudas de pitangueira (*Eugenia uniflora* L.) sob condições de sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 23, n.3, p. 652-655, 2001.
- SCHREIBER, U.; SCHLIWA U.; BIBER, W. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. **Photosynth. Res.**, p.1051–62, 1986.
- SINGSAAS, E. L., ORT, D. R., DE LUCIA, E. H. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. **Oecologia**, v. 128, p. 15–23.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BERLYN, G. P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany**, p. 1582- 1591, 1994.

- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5ª Edição, Porto Alegre- Ed. Artmed. p. 954, 2013.
- TERASHIMA, I.; HANBA, Y. T.; THOLEN, D.; NIINEMETS, Ü. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 155, n. 1, p. 108-116, 2011.
- WELLBURN, A. R. 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**, v.144, p.307-313, 1994.
- ZHANG, S.; MA, K.; CHEN, L. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. **Environmental and Experimental Botany**, v. 49, n. 2, p. 121-133, 2003.
- ZIVCAK, M.; BRESTIC, M.; KALAJI, H. M. Photosynthetic responses of sun- and shade-grown barley leaves to high light: is the lower PSII connectivity in shade leaves associated with protection against excess of light? **Photosynthesis research**, v. 119, n. 3, p. 339-354, 2014.

CAPÍTULO II

INFLUÊNCIA DA SAZONALIDADE E DE DIFERENTES NÍVEIS DE LUZ EM CAMPO NO ESTABELECIMENTO INICIAL DA MACAÚBA (*Acrocomia aculeata* (JACQ.) LOOD. EX MART.)

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas ecofisiológicas da macaúba, quanto ao seu estabelecimento inicial em campo sob diferentes intensidades de luz e sob os efeitos da sazonalidade. O experimento foi conduzido em uma mata estacional decidual, situada nas coordenadas de 19°52'S 44°24'O, a uma altitude de aproximadamente 795 m, localizada na UFV *Campus* Florestal. Mudanças de macaúba com 1 ano e meio de idade, foram plantadas na estação chuvosa em transectos ao longo de gradiente de luminosidade de uma área de pastagem exposta a pleno sol em direção a borda e interior da mata. Foram feitas avaliações de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, índice de pigmentos fotossintéticos, teor relativo de água do folíolo e determinação de umidade do solo nas estações seca e chuvosa em função da abertura do dossel. Mesmo o solo apresentando menor teor de umidade na estação seca, não houve alterações no teor relativo de água da macaúba entre as estações. Houve diferença significativa entre as variáveis de taxa fotossintética (*A*), condutância estomática (*g_s*) e transpiração (*E*) com maiores valores na estação chuvosa em relação a estação seca. Não houve alterações significativas nos teores de pigmentos fotossintéticos, independentemente das condições de luminosidade ou da sazonalidade. Quanto à avaliação da fluorescência da clorofila *a*, não houve diferença significativa entre as estações seca e chuvosa para as variáveis F_v/F_m e $\phi FSII$. Na estação chuvosa as plantas de macaúba apresentaram valores significativamente menores de NPQ e maiores valores de ETR se comparado com a estação seca. A eficiência nos ajustes fisiológicos permite o estabelecimento da macaúba em campo sob diferentes níveis de luminosidade e déficit hídrico.

Palavras-chave: *Acrocomia aculeata*, sazonalidade, déficit hídrico, trocas gasosas.

ABSTRACT

The objective of this study was to evaluate the ecophysiological responses macaw palm in the field, as their acclimatization capacity under different light intensities under the effects of seasonality. The experiment was conducted in a seasonal deciduous forest, located at coordinates 19 ° 52'S 44 ° 24'O at an altitude of approximately 795 m, located in the UFV *Campus Florestal*. Seedlings macaw palm 1 year and a half old, were planted in the rainy season in transects along brightness gradient of a pasture area exposed to full sun toward the edge and inside the forest. Reviews of gas exchange were made, chlorophyll fluorescence, index of photosynthetic pigments, relative water content of leaves and determination of soil moisture in dry and rainy seasons due to the opening of the canopy. Even the soil presenting lower moisture content in the dry season, there were no changes in the relative water content macaw palm between stations. There were significant differences between the variables of photosynthetic rate (A), stomatal conductance (g_s) and transpiration (E) with higher values in the rainy season compared to the dry season. There were no significant changes in the contents of photosynthetic pigments, regardless of lighting conditions or seasonality. The assessment of chlorophyll a fluorescence, there was no significant difference between the dry and rainy seasons for the F_v/F_m and $\phi FSII$ variables. In the rainy season the macaw palm plants had significantly lower values of NPQ and ETR higher values compared to the dry season. The efficiency of physiological adjustments allows the establishment of macaw palm field under different lighting conditions and drought.

Keywords: *Acrocomia aculeata*, seasonality, drought, gas exchange.

1. INTRODUÇÃO

A disponibilidade de luz em ambientes florestais afeta diretamente o desenvolvimento das plantas. Entretanto, é pouco estudado o efeito dos níveis de sombreamento no desenvolvimento de plantas tropicais em florestas estacionais, onde ocorre a adição de diferentes graus de abertura do dossel proporcionando um gradiente de luz ao longo do ano, originado pela caducifolia (Fetene e Feleke, 2001). A capacidade de algumas espécies se estabelecerem em ambientes com diferentes disponibilidades luminosas consiste na eficiência e no ajuste morfofisiológico, que permite maximizar a aquisição de recursos nesses ambientes (Dias Filho, 1997). Dentre os ajustes fisiológicos, cabe destacar o aumento das taxas fotossintéticas líquidas sob baixas irradiâncias, diminuição na razão clorofila *a/b*, e também ajustes morfológicos, como maior área foliar específica, maiores razões de massa e área foliar, dentre outros, que proporcionam melhor aproveitamento da radiação luminosa limitante (Pooter, 1999).

Um dos processos mais afetados pelo déficit hídrico sazonal é a taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*) (Chaves et al., 2009) e demais variáveis de trocas gasosas, 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). Em ambiente sombreado os efeitos do déficit hídrico podem ser mais severos devido a intensa competição entre as plantas por luz, e por geralmente ocorrer maior investimento em superfície fotossintetizante do que raiz (Tielbörger e Kadmon, 2000).

O déficit hídrico é um fator capaz de causar alterações em plantas desde o nível celular até em nível de planta inteira (Lambers et al., 2008), influenciando diretamente na redução da produção e crescimento vegetal (Nemani et al., 2003). A seca é um fator climático natural, ocorrendo menor precipitação do que o esperado num determinado espaço de tempo (Feng e Zhang, 2005). Uma das primeiras respostas das plantas ao déficit hídrico é o fechamento estomático, este processo afeta diretamente a *A* (Chaves et al., 2009), como também observado em oleaginosas da família *Arecaceae* (Suresh et al., 2010).

A macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.), importante palmeira para produção de biodiesel, é considerada resistente a períodos de

seca sazonal por sua ocorrência em regiões onde as estações de seca e chuvosa são bem definidas (Lorenzi, 2006; Moura et al., 2008). Segundo Lorenzi (1996), a macaúba ocorre predominantemente em vales e encostas de floresta mesófila semidecídua (floresta tropical subcaducifólia). No entanto, em campo poucos estudos foram realizados sobre a fisiologia dessas plantas para o manejo adequado em plantios comerciais visando à produção de biodiesel. Portanto, esses estudos são de extrema importância para se conhecer a ecofisiologia da espécie em campo.

Assim, o trabalho teve como objetivo avaliar as respostas ecofisiológicas da macaúba em campo, quanto a sua capacidade de resposta ao déficit hídrico sazonal sob diferentes intensidades de luz.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em uma mata estacional decidual, situada nas coordenadas de 19°52'S 44°24'O, a uma altitude de 795 m, localizada na UFV *Campus* Florestal, em Florestal, MG. Na estação chuvosa (em fevereiro de 2014) foram plantadas 45 mudas de macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.) com 1 ano e meio de idade, em 5 transectos com 9 plantas distantes 10 m entre si, totalizando 90 m cada transecto (Fig. 1). A distância entre cada transecto foi de 2 m. A primeira linha de plantio foi localizada em uma área de pastagem exposta a pleno sol, sendo as demais linhas no sentido em direção a borda e interior da mata (Fig. 1).

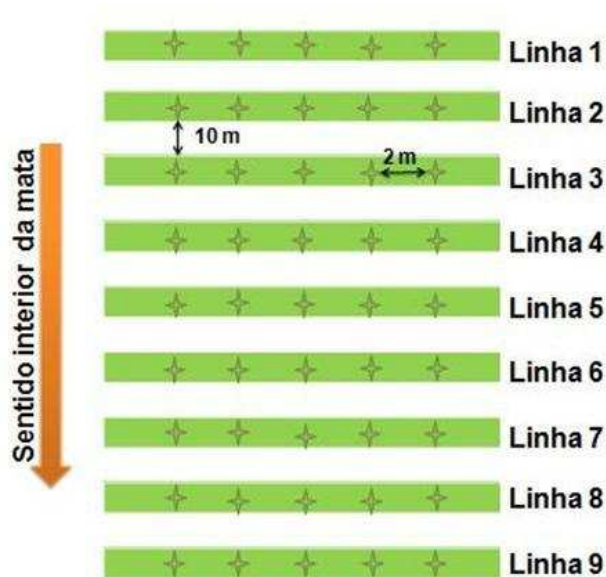


Figura 1: Croqui de plantio das mudas de macaúba em campo. A primeira linha representa uma área de pastagem exposta a pleno sol e as demais linhas no sentido em direção a borda e interior da mata.

Na estação seca (16/07/2014) e na estação chuvosa (16/03/2015) foram feitas avaliações de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, índice de pigmentos fotossintéticos, teor relativo de água do folíolo e determinação de umidade do solo em função da abertura do dossel. As avaliações foram feitas em folhas totalmente expandidas aclimatadas aquela condição.

2.1. Variáveis avaliadas

2.1.1. Variáveis climatológicas

As variáveis climatológicas de temperatura máxima e precipitação foram obtidas através de dados fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia – INMET, obtidos pela estação meteorológica de Florestal – MG, localizada na Universidade Federal de Viçosa/*Campus* Florestal (OMM: 83581; lat. -19,89 e lon. -44,42).

2.1.2. Avaliação da abertura do dossel

As fotografias hemisféricas foram obtidas com auxílio de câmera fotográfica digital (Coolpix 950, Nikon, Tokyo, JP) e lente conversora olho de peixe Nikon FC-E8 na estação seca (16/07/2014) e na estação chuvosa (18/03/2015). Foram tomadas três imagens por ponto, com diferentes aberturas da lente (-1; 0; +1) e posicionamento da câmera a 1 m acima do nível do solo em cada planta, para estimar as variações na abertura do dossel. As fotografias foram analisadas utilizando-se o programa Gap Light Analyzer, Versão 2.0 (Frazer et al. 1999), obtendo-se a porcentagem de abertura do dossel, de acordo com a média das três imagens. As fotografias foram realizadas a partir das 17 horas, preferencialmente sob condição de céu nublado.

2.1.3. Avaliação das trocas gasosas

Foram feitas avaliações do desempenho fotossintético: taxa fotossintética (A); condutância estomática (g_s); transpiração (E) e razão entre a concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a), com o auxílio de um analisador de gases no infravermelho modelo LI-6400XT (Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska, EUA). A concentração de CO_2 utilizada foi de $400 \mu\text{mol } CO_2 \text{ mol}^{-1}$ e irradiância de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. As leituras foram realizadas no folíolo totalmente expandido na estação seca (16/07/2014) e estação chuvosa (16/03/2015).

2.1.4. Avaliação de teor relativo de água da folha

Para determinação do teor relativo de água (TRA), foi coletado um folíolo de cada planta na estação seca e chuvosa, e retirado discos foliares de $1,62 \text{ cm}^2$. Após a determinação do peso fresco (PF), os discos foliares foram colocados em placa de Petri, embebidos com água destilada por 24 h e determinado o peso túrgido (PT). Posteriormente, os discos foram secos em estufa a 75°C por 72h para determinação do peso seco (PS). O TRA foi obtido usando a relação entre a diferença de peso fresco e seco com a diferença de peso túrgido e seco, de acordo com Smart e Bingham (1974), utilizando-se a fórmula:

$$\text{TRA} = (\text{PF} - \text{PS}) / (\text{PT} - \text{PS}) \times 100$$

2.1.5. Avaliação dos pigmentos fotossintéticos

Os índices de clorofila foram determinados com o medidor portátil de clorofila ClorofiLOG (modelo CFL 1030, FALKER, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil). Foram realizadas três medições em folíolos totalmente expandidos localizados na porção central da raque em cada planta. As leituras foram realizadas na estação seca (16/07/2014) e estação chuvosa (16/03/2015).

2.1.6. Variáveis de fluorescência da clorofila *a*

As variáveis de fluorescência da clorofila *a* foram obtidas com o auxílio do fluorômetro de pulso modulado Mini-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Germany). As medidas foram feitas na região central da raque, em folíolos completamente expandidos e sem sintomas de injúrias.

Os folíolos foram aclimatados no escuro com auxílio de pinça por 30 minutos. Posteriormente os tecidos foliares foram expostos a um fraco pulso de luz vermelho ($<1 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), para a determinação da fluorescência inicial (F_0) e a um pulso de luz saturante de ($12000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por 0,8s, para determinar a fluorescência máxima (F_m). Os resultados foram utilizados para estimar a eficiência qu\u00e2ntica m\u00e1xima do FSII ($F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$) (Kitajima e Buter, 1975). Assim o fol\u00edolo foi exposto por 40 segundos \u00e0 radia\u00e7\u00e3o fotossinteticamente ativa (PAR) de $1000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e logo ap\u00f3s o pulso saturante para a determina\u00e7\u00e3o das vari\u00e1veis: F (fluoresc\u00eancia em *steady state*, antes do pulso de luz saturante), F_m' (fluoresc\u00eancia m\u00e1xima aclimatado a luz), rendimento qu\u00e2ntico efetivo do FSII aclimatado a luz ($\phi\text{FSII} = (F_m' - F)/F_m'$), rendimento qu\u00e2ntico de dissipac\u00e3o regulada de energia do FSII ($\phi\text{NPQ} = F/F_m' - F/F_m$), rendimento qu\u00e2ntico de dissipac\u00e3o n\u00e3o-regulada de energia do FSII ($\phi\text{NO} = F/F_m$) (Genty et al., 1989), quenching fotoqu\u00edmico ($q_L = (F_m' - F)/(F_m' - F_0) \times F_0'/F$) (Kramer et al., 2004), quenching n\u00e3o-fotoqu\u00edmico ($\text{NPQ} = F_m - F_m'/F_m'$) (Bilger e Bj\u00f6rkman, 1990), taxa aparente do transporte de el\u00e9trons do FSII ($\text{ETR} = \phi\text{FSII} \times \text{PAR} \times 0,5 \times I_A$), onde 0,5 \u00e9 a propor\u00e7\u00e3o de f\u00f3tons destinados aos dois fotossistemas (Melis et al., 1987) e I_A \u00e9 a

absorbância foliar. A fluorescência mínima do tecido aclimatado à luz ($F_0' = F_0/(F_v/F_m + F_0/F_m')$) foi estimada de acordo com o fator de aproximação de Oxborough e Baker (1997). As medições foram realizadas na estação seca (16/07/2014) e estação chuvosa (16/03/2015).

2.1.7. Avaliação da fertilidade e umidade do solo

As amostras de solo do foram coletadas a uma profundidade de 5 cm, próximo a base de cada planta, totalizando 45 amostras. Logo após foi obtida 9 amostras compostas, de acordo com as linhas de plantio. Foram avaliadas as seguintes características de fertilidade do solo (Álvarez et al., 1999): pH (potencial hidrogeniônico em H₂O, relação 1:2,5), P (fósforo disponível, extrator Melich - 1), K (potássio disponível, extrator Melich - 1), Ca²⁺ (cálcio trocável, extrator KCL 1 mol/L), Mg²⁺ (magnésio trocável, extrator KCL 1 mol/L), H + Al (acidez potencial, extrator acetato de Cálcio 0,5 mol/L – pH 7,0), SB (soma de bases), t (capacidade de troca catiônica efetiva), T (capacidade de troca de cátions a pH 7), V (saturação por bases), m (índice de saturação por alumínio) e P-Rem (fósforo remanescente).

A avaliação do teor de umidade do solo, foi realizada através da coleta de amostras de solo nas estações seca e chuvosa, a uma profundidade de 5 cm na região localizada na base de cada planta. Em seguida as amostras foram pesadas para determinação do seu peso fresco (PF) e secas em estufa à 105°C por 24h para obter o peso seco (PS). A determinação do teor de umidade do solo (TUS) foi feita de acordo com EMBRAPA (1997), segundo a fórmula:

$$TUS = [(PF - PS) / PS] \times 100$$

2.1.8. Análise estatística

Inicialmente foi realizada uma análise de agrupamento por histograma de todas as plantas em função da abertura do dossel nas estações seca e chuvosa. Os valores semelhantes foram agrupados numa mesma classe e utilizados para a comparação de médias. Os dados obtidos foram submetidos

ao teste de homogeneidade de variâncias de Breusch-Pagan e ao teste de normalidade de resíduos de Shapiro-Wilk, ambos os testes a 5% de probabilidade, a análise de variância foi efetuada utilizando-se o programa estatístico R, versão R i386 3.1.2. Comparações entre as médias foram testadas pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade.

3. RESULTADOS

Conforme as variáveis climatológicas de temperatura máxima e precipitação durante o experimento de campo (Fig. 2), no período de plantio das mudas, (26/02/2014 se estendendo até 26/04/2014), houve constante precipitação que proporcionou oferta de água para estabelecimento das mudas de macaúba. A partir de 26/04/2014 até 23/07/2014 ocorreu período de seca, compreendendo o período das avaliações (16/07/2014). Na semana de 23/07/2014 a 29/07/2014, ocorreu evento isolado de precipitação, seguido de longo período de estiagem até 17/10/2014 associado com aumento da temperatura máxima. O período da estação chuvosa teve início a partir de 18/10/2014, compreendendo o período das avaliações, em 16/03/2015.

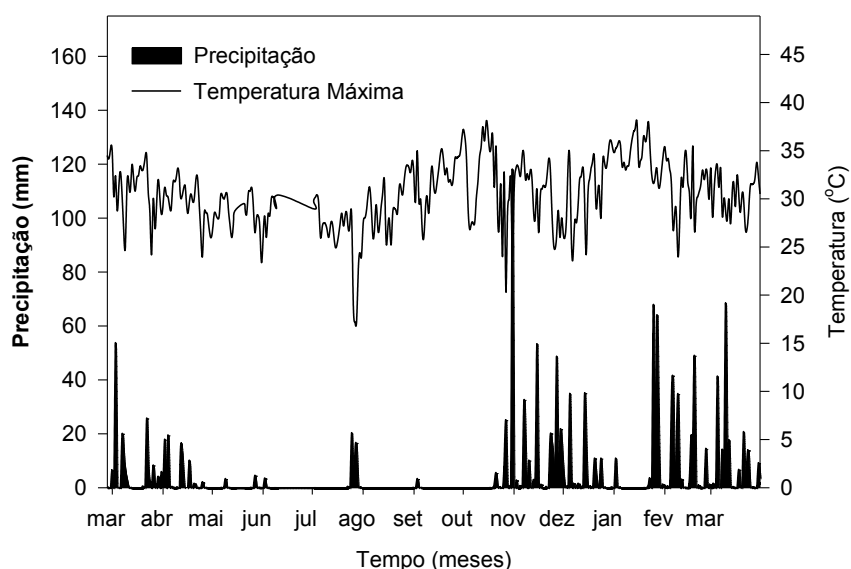


Figura 2: Variáveis climáticas de precipitação e temperatura máxima ao longo do experimento no campo, entre março de 2014 a março de 2015. Dados disponibilizados pelo INMET, estação OMM: 83581; lat. -19,89 e lon. -44,42.

Na floresta estacional decídua onde foi realizado o experimento, pode-se observar a maior abertura do dossel na estação seca, resultante da queda das folhas nesta estação (Fig. 3). No interior da mata a variação na disponibilidade de luz entre as estações foi maior do que em área de pastagem adjacente.

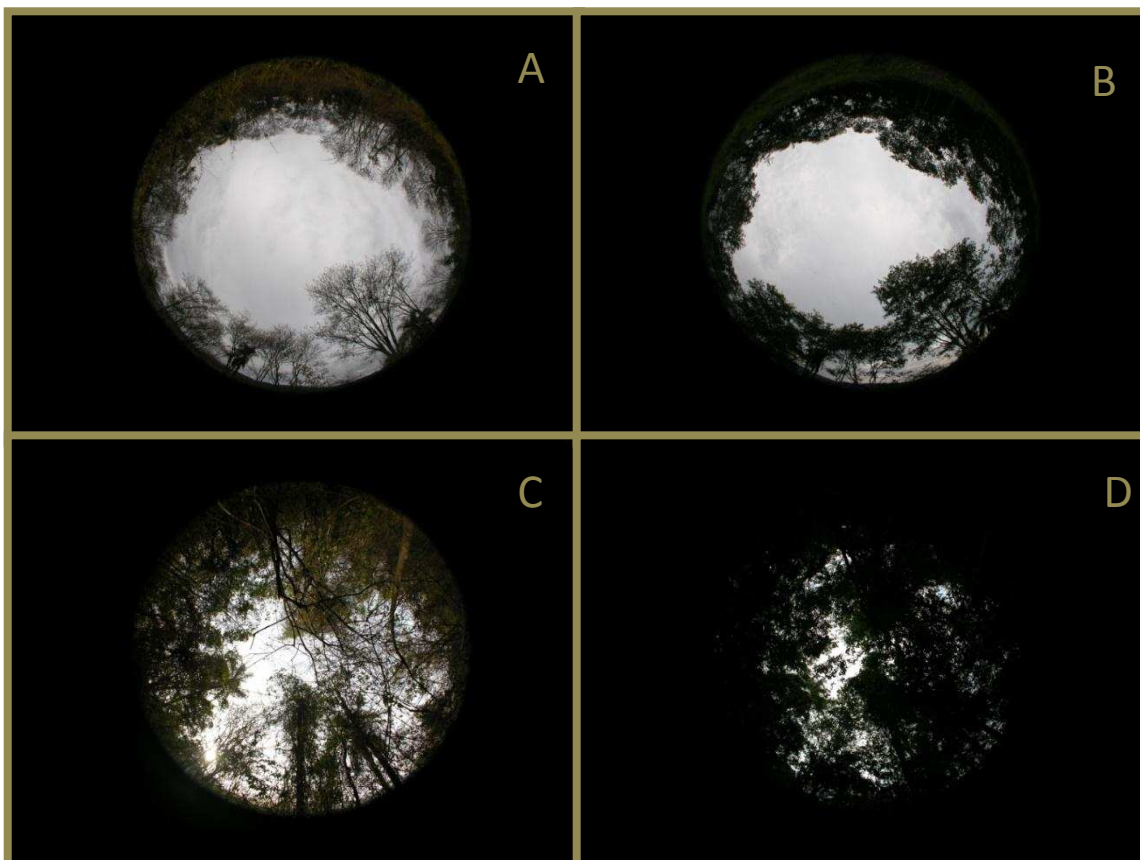


Figura 3: Fotografia hemisférica sobre mudas de macaúba na condição de pleno sol (A e B) e em ambiente sombreado (C e D) na estação seca (A e C) e chuvosa (B e D).

Ao longo do transecto da área de pastagem em direção ao interior da mata houve variação da abertura do dossel nas estações seca e chuvosa (Fig. 4). Na estação seca a abertura do dossel variou de 24,9% a 56,2%. A estação chuvosa apresentou variação de 2,8% a 49,8% na abertura do dossel. O nível de abertura do dossel em função da sazonalidade foi utilizado para comparar as demais variáveis.

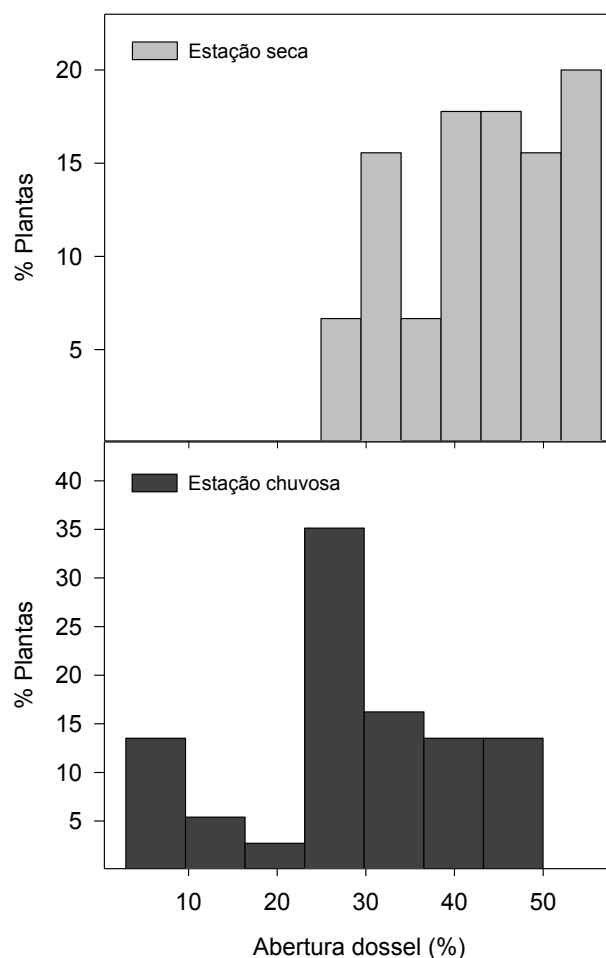


Figura 4: Avaliação da abertura do dossel (%) em campo na estação seca e chuvosa.

O pH do solo apresentou acidez média, variando de 5,5 a 6,5 (Tabela 1). Foi observado incremento dos teores de fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca^{2+}) e magnésio (Mg^{2+}) da área de pastagem (linha 1) até o interior da mata (linha 9). No interior da mata (linhas 8 e 9) em geral, o solo apresentou maior fertilidade natural em relação a área de pastagem.

O sombreamento proporcionado pela vegetação arbórea no interior da mata associado ao estresse ocasionado pela seca resultou em morte de algumas mudas de macaúba.

Na estação seca foi observado o ataque das mudas de macaúba por gafanhotos (*Rhammatocerus* sp.) que ocasionou um sério dano às mudas (Fig. 5) e conseqüentemente prejudicou na avaliação da área foliar.

Tabela 1: Análise de fertilidade do solo nas linhas de plantio em campo, sendo linha 1 (condição de maior abertura do dossel) e linha 9 (condição de menor abertura do dossel), pH (potencial hidrogeniônico em H₂O), P (fósforo disponível), K (potássio disponível), Ca²⁺ (cálcio trocável), Mg²⁺ (magnésio trocável), H + Al (acidez potencial), SB (soma de bases), t (capacidade de troca catiônica efetiva), T (capacidade de troca de cátions a pH 7), V (saturação por bases), m (índice de saturação por alumínio) e P-Rem (fósforo remanescente).

Linha	pH H ₂ O	P	K	Ca ²⁺	Mg ²⁺	H + Al	SB	t	T	V	m	P-Rem
		mg/dm ³	mg/dm ³	cmol _c /dm ³	cmol _c /dm ³	cmol _c /dm ³	cmol _c /dm ³	cmol _c /dm ³	cmol _c /dm ³	cmol _c /dm ³	%	%
1	5,53	9,2	84	2,83	0,61	4,8	3,66	3,66	8,46	43,3	0,0	37,4
2	5,63	7,8	99	3,36	0,74	4,6	4,35	4,45	8,95	48,6	2,2	38,5
3	5,72	7,0	125	4,16	0,89	5,1	5,37	5,47	10,47	51,3	1,8	33,8
4	5,65	13,5	131	3,67	0,79	4,5	4,80	4,90	9,30	51,6	2,0	38,9
5	5,77	13,6	133	3,55	0,80	5,3	4,69	4,69	9,99	46,9	0,0	34,7
6	6,00	11,8	155	5,60	1,04	2,1	7,04	7,04	9,14	77,0	0,0	39,0
7	6,03	10,9	197	7,17	1,49	3,0	9,17	9,17	12,17	75,3	0,0	39,6
8	6,34	22,8	209	8,10	1,96	5,4	10,60	10,60	16,00	66,2	0,0	35,6
9	6,47	11,3	189	9,41	2,22	3,8	12,11	12,11	15,91	76,1	0,0	34,5
Média	5,9	12	146,89	5,32	1,17	4,3	6,86	6,89	11,15	59,59	0,7	36,89
Desv.Pad	0,33	4,66	43,85	2,38	0,58	1,12	3,05	3,03	2,93	13,90	1,00	2,25
Var.	0,11	21,71	1922,61	5,65	0,34	1,25	9,33	9,18	8,57	193,24	1,01	5,05



Figura 5: Dano ocasionado nas mudas de macaúba em campo por *Rhammatocerus* sp. na estação seca.

Na estação da seca além do aumento da radiação luminosa no interior da mata ocorreu também déficit hídrico, conforme os resultados de teor de umidade do solo (Fig. 6 A). Na estação seca o ambiente mais sombreado (com abertura do dossel menor que 33%) apresentou maior teor de umidade do solo diminuindo as condições de estresse hídrico nessa estação. Para a estação chuvosa (Fig. 6 B) não houve diferença significativa para o teor de umidade do solo em função da abertura do dossel não sendo a disponibilidade de água um fator limitante. Comparando-se o teor de umidade do solo nas duas estações foram observadas diferenças significativas, apresentando a estação chuvosa (Fig. 6 B) maior incremento deste fator.

Mesmo o solo apresentando menor teor de umidade na estação seca (Fig. 6 A), não houve diferença significativa para o teor relativo de água nas folhas de macaúba, independentemente da condição de sombreamento ou sazonalidade (Fig. 6 C e D).

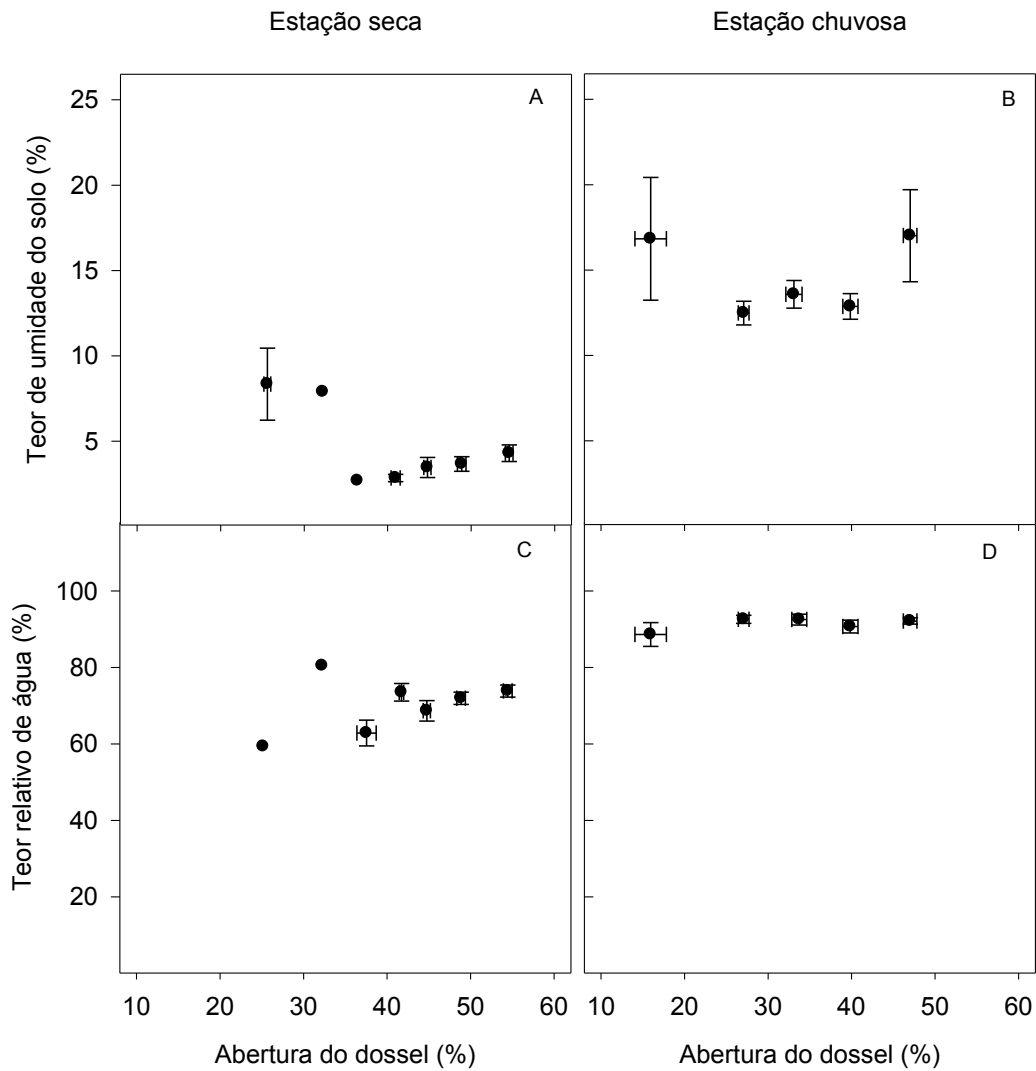


Figura 6: Teor de umidade do solo e teor relativo de água na estação seca (A e C) e chuvosa (B e D) de acordo com a abertura do dossel. As barras indicam o erro-padrão da média em função da abertura do dossel.

Na estação chuvosa houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre as variáveis de A , g_s e E em relação a estação seca (Fig. 7). Para a razão C_i/C_a não houve diferença significativa entre as duas estações.

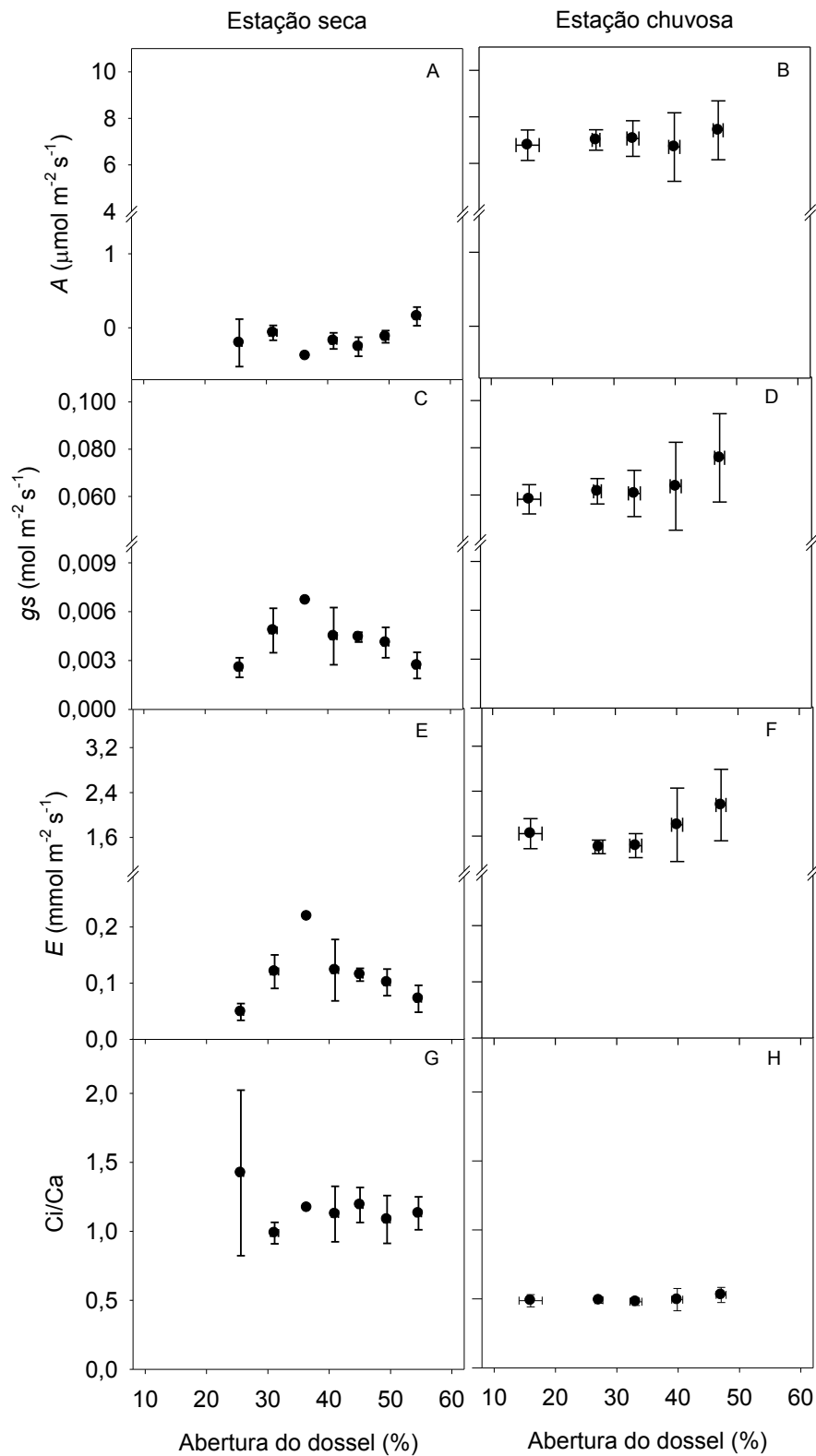


Figura 7: Taxa de fotossíntese (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e razão entre concentração intercelular atmosférica de CO_2 (Ci/Ca) em mudas de macaúba cultivadas em campo, na estação seca (A, C, E e G) e chuvosa (B, D, F e H) de acordo com a abertura do dossel. As barras de erro indicam o erro-padrão da média.

Não houve diferença significativa quanto aos índices de pigmentos fotossintéticos entre a estação seca e chuvosa (Fig. 8).

Quanto à avaliação da fluorescência da clorofila *a*, não houve diferença significativa entre as estações seca e chuvosa para as variáveis F_v/F_m (Fig. 9, A e B) e ϕ_{FSII} (Fig. 9, C e D). Na estação chuvosa as plantas de macaúba apresentaram valores significativamente menores de NPQ (Fig. 9 F) e maiores valores de ETR (Fig. 9 H) se comparado com a estação seca (Fig. 9 E).

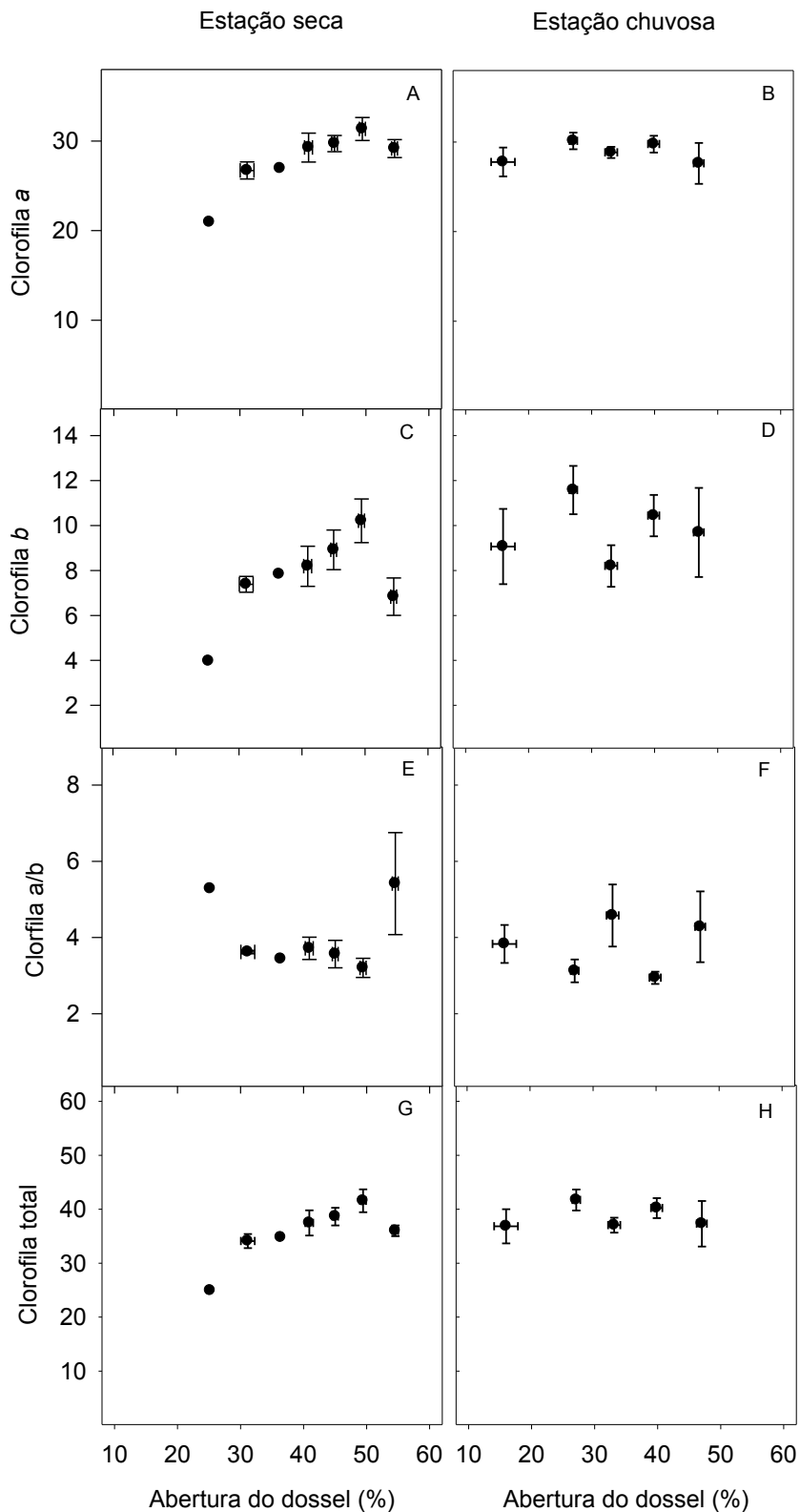


Figura 8: Índices de clorofila *a*, clorofila *b*, razão clorofila *a/b* e clorofila total em mudas de macaúba cultivadas em campo, na estação seca (A, C, E e G) e chuvosa (B, D, F e H) de acordo com a abertura do dossel. As barras de erro indicam o erro-padrão da média do agrupamento em função da abertura do dossel.

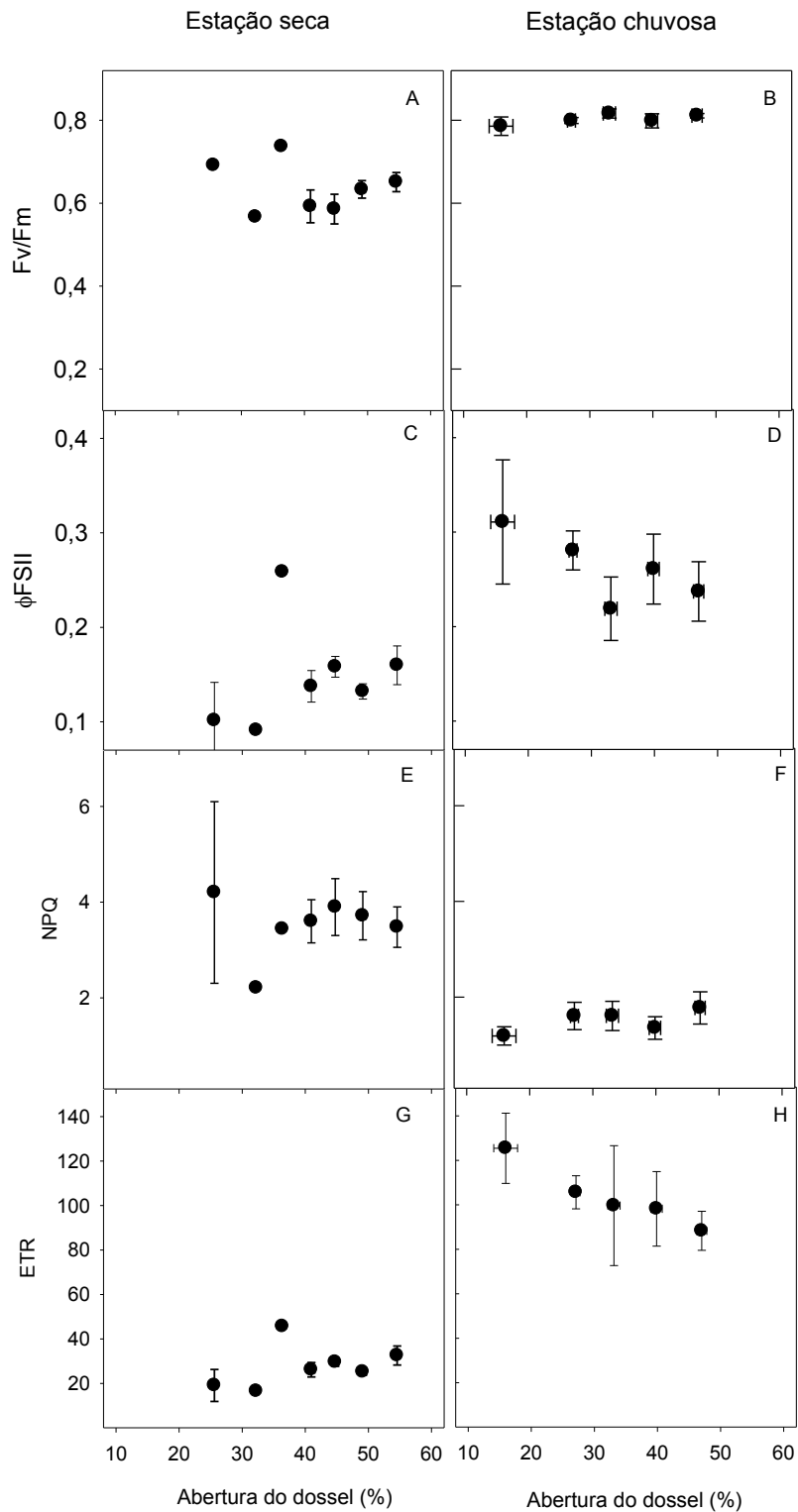


Figura 9: Eficiência fotoquímica máxima do FSII (F_v/F_m), rendimento quântico efetivo do FSII (ϕ_{FSII}), coeficiente de extinção não-fotoquímico (NPQ) e taxa relativa do transporte de elétrons (ETR) em mudas de macaúba cultivadas em campo, na estação seca (A, C, E e G) e chuvosa (B, D, F e G) de acordo com a abertura do dossel. As barras de erro indicam o erro-padrão da média do agrupamento em função da abertura do dossel.

4. DISCUSSÃO

Os resultados encontrados com relação à análise do solo, não podem ser considerados limitantes para o desenvolvimento das mudas de macaúba. De acordo com Motoike et al. (2013) a macaúba ocorre em solos eutróficos, de textura média a argilosa, com pH médio de 5,5 e saturação de bases de 60%, sendo portanto tolerante a acidez do solo. Para as linhas de plantio na condição de pleno sol (1 a 5) o solo apresentou-se mais profundo possibilitando um melhor desenvolvimento radicular oferecendo melhores condições para absorção de nutrientes e água. Já para as linhas sombreadas (6 a 9) encontrou-se solo raso com presença de rochas além de maior concentração de vegetação herbácea aumentando a competição por água, luz e nutrientes.

A herbivoria ocorrida na estação seca pode ter sido ocasionada pela baixa oferta de alimento nesta estação em área de pastagem. Segundo Gallo et al. (2002), os ortópteros, em geral, são de hábitos terrestres e fitófagos, sendo algumas espécies pragas de gramíneas, hortaliças, mudas de cafeeiro, de eucaliptos, entre outras. Isto é um fator importante a ser observado em plantio comercial, podendo ocasionar sérios danos ao desenvolvimento das mudas de macaúba nos períodos de seca prolongada. Devido a isso não foi possível estimarmos o incremento de área foliar ao longo do tempo.

A macaúba, assim como outras plantas resistentes ao déficit hídrico possui eficiente mecanismo de fechamento dos estômatos sob condição de seca sazonal (Larcher, 2004), permitindo a manutenção do teor relativo de água nas folhas. Isto está relacionado com a capacidade das células em detectar rapidamente sinais no ambiente. Os sinais gerados pelo tecido exposto ao estresse desencadeiam respostas metabólicas primárias (ajuste osmótico) e/ou secundárias na produção de hormônios (ex. ácido abscísico, etileno, citocininas) (Chaves, et al., 2009). Entretanto, o sombreamento associado ao déficit hídrico na estação seca pode se tornar um fator limitante para o estabelecimento da macaúba no campo, como observado pela morte de algumas plantas no interior da mata.

No período de seca, o estreitamento do poro estomático a fim de amenizar a perda de água pela transpiração, pode limitar também a difusão de CO₂ para a câmara subestomática, proporcionando menores taxas de fotossíntese

líquida e aumento da temperatura foliar (Smith,1989; Prado et al., 2001). O fechamento estomático é uma das primeiras respostas das plantas em condição de déficit hídrico, quando prolongado também pode afetar a produtividade (Chaves et al., 2009).

Na macaúba a fotossíntese (A) foi afetada em função do fechamento estomático no período de seca, entretanto sem ocasionar danos severos à etapa fotoquímica da fotossíntese, como observado pelos valores de F_v/F_m . A redução da A em função do déficit hídrico também foi encontrado em outras palmeiras cultivadas em campo em condição de pleno sol, como a pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth; Oliveira et al. 2002), açai (*Euterpe oleracea* Mart.; Calbo et al., 2000), coqueiro-anão (*Cocus nucifera* L.; Gomes et al., 2008), buriti (*Mauritia vinifera* Mart.; Calbo et al., 1997) e dendê (*Elleis guineenses* Jacq.; Suresh et al., 2010).

A relação clorofila a/b tende a diminuir com a redução da intensidade luminosa devido a uma maior proporção relativa de clorofila b em ambiente com menor incidência de luz. Para a macaúba a manutenção dos teores de pigmentos fotossintéticos encontrados em diferentes condições de luminosidade e condições ambientais oriundas da sazonalidade demonstra o nível de resistência da planta ao estresse hídrico, pois o que se observa de maneira geral para as plantas é uma queda do teor de pigmentos na estação seca (Inoue et al., 2006).

Segundo Engel e Poggiani (1991), a eficiência fotossintética está ligada ao teor de clorofila das plantas, que afeta diretamente o desenvolvimento e aclimação das mesmas aos diversos ambientes. Na presença da luz a clorofila é constantemente sintetizada e destruída pelo processo da fotooxidação, sendo que a velocidade de decomposição está diretamente ligada à intensidade luminosa.

Geralmente quando ocorre variações dos fatores do ambiente como alta incidência luminosa, competição por luz e auto sombreamento do dossel, ocorre comprometimento do rendimento quântico efetivo do FSII (Schreiber et al., 1995). Rossatto et al. (2010) observou que em folhas de ambientes com alta luminosidade apresentaram maior rendimento quântico do FSII, em contrapartida folhas de ambiente com baixa luminosidade apresentaram baixa capacidade de transferência de energia do FSII limitando o processo

fotossintético. A macaúba apresentou-se tolerante ao sombreamento, com alta plasticidade fisiológica quanto às variações de luminosidade do ambiente.

Se a planta absorve mais luz do que pode ser utilizada na etapa fotoquímica da fotossíntese, ocorre acúmulo de elétrons no interior da maquinaria fotossintética, aumentando a pressão parcial de O_2 . Como a cadeia de transporte de elétrons está sobrecarregada, há uma tendência de transferência de energia para o O_2 (Niyogi, 1999). Assim quantidades excessivas de energia são transferidas das clorofilas ao O_2 , ocorrendo formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Nyshiyama et al., 2006). O maior valor de NPQ na estação seca em macaúba está relacionado à menor taxa relativa de transporte de elétrons (ETR). Isto possibilita a dissipação da energia na forma de calor, permitindo a proteção do sistema fotossintético e auxiliando na aclimação das plantas a ambientes com baixa disponibilidade de água e alta intensidade de luz (Baker e Rosenqvist, 2004).

As plantas desenvolveram mecanismos celulares de tolerância à energia luminosa excedente sob estresse hídrico para eliminá-los rapidamente. A dissipação térmica (NPQ) da energia luminosa absorvida em excesso, pelo complexo antena do FSII é um dos mecanismos regulatórios mais importantes prevenindo a fotoinibição (Holt et al., 2004)

5. CONCLUSÕES

As mudas de macaúba em condição de campo em diferentes níveis de abertura do dossel em função da sazonalidade conseguiram manter o teor relativo de água na estação seca, mesmo apresentando menor teor de umidade do solo. A baixa taxa fotossintética na estação seca ocorreu em função de redução na condutância estomática e, conseqüentemente da transpiração. O eficiente controle estomático proporcionou a diminuição da perda de água e manutenção dos teores de clorofilas.

A macaúba possui um eficiente mecanismo de dissipação de calor que proporciona a proteção do sistema fotossintético, auxiliando na aclimação das plantas a ambientes com baixa disponibilidade de água e alta intensidade de luz. Devido a sua plasticidade fisiológica a macaúba demonstrou-se

tolerante ao sombreamento, favorecendo o seu desenvolvimento em diferentes condições de luminosidade.

6. REFERÊNCIAS

- ÁLVAREZ V., V. H.; RIBEIRO, A. C. Calagem. In: RIBEIRO, A. C.; GUIMARÃES, P. T. G.; ÁLVAREZ V., V. H. (Eds). **Recomendação para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais. 5ª aproximação**. Viçosa: Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais, 1999.
- ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.
- BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 1607–1621, 2004.
- BILGER, W.; BJÖRKMAN, O. Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. **Photosynth Res.**, v. 25, p. 173-185, 1990.
- CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 3, p. 225-230, 2000.
- CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e ajuste osmótico de plantas de buriti submetidas ao estresse hídrico. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 9, p. 117-123, 1997.
- CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, p. 551-560, 2009.
- CORLEY, R. H. V.; TINKER, P. B. The palm oil. **World Agriculture Series**, 2003.
- CORNIC, G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Science**, v. 5, p. 187-188, 2000.
- DE OLIVEIRA, M. A. J.; BOVI, M. L. A.; MACAHDO, E. C.; GOMES, M. M. A.; HABERMANN, G.; RODRIGUES, J. D. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 1, p. 59-63, 2002.

- DIAS FILHO, M. B. Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. to contrasting light environments. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, n. 32, p. 789-796, 1997.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Manual de métodos de análise de solo**. 2.ed. Rio de Janeiro, 1997. 212p.
- ENGEL, V. L.; POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 3, n. 1, p. 39-45, 1991.
- FENG, L. H.; ZHANG, X. C. Quantitative expression on drought magnitude and disaster intensity. **Natural Hazards and Earth System Science**, v. 5, n. 4, p. 495-498, 2005.
- FETENE, M.; FELEKE, Y. Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry Tropical afro-montane forest. **Journal of Tropical Ecology**, v.17, p. 269-283, 2001.
- FRAZER, G. W.; CANHAM, C. D. LERTZMAN, K. P. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, **British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies**, Millbrook, New York. <http://www.ecostudies.org/gla> (acesso em 04/03/2015).
- GALLO, D.; NAKANO, O.; NETO, S. S.; CARVALHO, R. P. L.; BAPTISTA, G. C.; FILHO, E. B.; PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. A.; ALVES, S. B.; VENDRAMIM, J. D.; MARCHINI, L. C.; LOPES, J. R. S.; OMOTO, C. **Entomologia Agrícola**. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba – SP, v. 10, p. 433- 450, 2002.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M, BAKER, R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 990, p. 87–92, 1989.
- GOMES, F. P.; OLIVA, M. A.; MIELKE, M. S.; DE ALMEIDA, A. A. F.; LEITE, H. G.; AQUINO, L. A. 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**, v. 62, n. 3, p. 195-204, 2008.
- HOLT, N. E.; FLEMING, G. R.; NIYOGI, K. K. Toward an understanding of the mechanism of nonphotochemical quenching in green plants. **Biochemistry**, v. 43, n. 26, p. 8281-8289, 2004.

- INOUE, M. T.; MARTINS, E. G. Variação sazonal da fotossíntese e clorofila em progênies de *Grevillea robusta* Cunn. **Revista Ciências Exatas e Naturais**, v. 8, n. 1, 2006.
- KITAJIMA, M.; BUTER, W. L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 376, p. 105-115, 1975.
- KRAMER, D. M.; JOHNSON, G.; KIIRATS, O.; EDWARDS, G. E. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. **Photosynthesis Research**, v. 79, n. 2, p. 209-218, 2004.
- LAMBERS, H.; CHAPIM III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, p. 540, 1998.
- LARCHER, W. **A Planta sob Estresse**. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: Rima Artes e Textos, p.341-478, 2004.
- LORENZI, G. M. A. C. **Acrocomia aculeata** (Jacq. Lodd. ex Mart. – **Arecaceae: Bases para o extrativismo sustentável**. Curitiba 2006, 156 p. Tese (Doutorado em Agronomia). Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- LORENZI, H. **Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas**. Editora Plantarum. São Paulo, Brasil, p. 303, 1996.
- MARTINS, E. G.; RIBASKI, J.; NEVES, E. J. M. Comportamento da clorofila em procedências de grevilea (*Grevillea robusta* Cunn.) no Noroeste do Paraná. Bol. de Pesquisa e Desenvolvimento - **Embrapa Florestas**, n. 9, 2002.
- MELIS, A.; SPANGFORT, M.; ANDERSSON, B. Light-absorption and electron-transport balance between photosystem II and photosystem I in spinach chloroplasts. **Photochemistry and Photobiology**, v.45, p.129-136, 1987.
- MOTOIKE, S. Y. ; CARVALHO, M.; PIMENTEL, L. D.; KUKI, K. N.; PAES, J. M. V.; DIAS, H. C. T.; SATO, A. Y. ; **A cultura da macaúba: implantação, manejo de cultivos racionais**. Viçosa, MG. Editora UFV, 61p. il. 2013.
- MOURA, E. F.; VENTRELLA, M. C.; MOTOIKE, S. Y.; DE SÁ JÚNIOR, A. Q.; CARVALHO, M.; MANFIO, C. E. Histological study of somatic embryogenesis induction on zygotic embryos of macaw palm (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Martius). **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v. 95, n. 2, p. 175-184, 2008.
- NEMANI, R. R.; KEELING, C. D.; HASHIMOTO, H.; JOLLY, W. M.; PIPER, S. C.; TUCKER, C. J.; MYNENI, R. B.; RUNNING, S. W. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. **Science**, v. 300, p. 1560-1563, 2003.

- NISHIYAMA, Y.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; MURATA, N. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1757, n. 7, p. 742-749, 2006.
- NIYOGI, K. K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. **Annual review of plant biology**, v. 50, n. 1, p. 333-359, 1999.
- OXBOROUGH, K.; BAKER, R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components-calculation of qP and F_v'/F_m' without measuring F_0' . **Photosynthesis Research**, v. 54, p. 135 - 142, 1997.
- POOTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, Oxford, v. 13, n. 3, p. 396-410, 1999.
- PRADO, C. H. B. A.; PASSOS, E. E. M.; MORAES, J. A. P. V. Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. **South African Journal of Botany**, v. 67, p.169-176, 2001.
- REPELLIN, A.; LAFFRAY, D.; DANIEL, BRACONNIER, S.; ZUILY-FODIL, Y. Water relations and gas exchange in young coconut palm (*Cocos nucifera* L.) as influenced by water deficit. **Canadian Journal of Botany**, v. 75, p. 18-27, 1997.
- ROSSATTO, D. R.; TAKAHASHI, F. S. C.; SILVA, L. C. R.; FRANCO, A. C. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 3, p. 640-647, 2010.
- SCHREIBER, U.; HORMANN, H.; NEUBAUER, C.; KLUGHAMMER, C. Assessment of photosystem II photochemical quantum yield by chlorophyll fluorescence quenching analysis. **Functional Plant Biology**, v. 22, n. 2, p. 209-220, 1995.
- SMART, R. E.; BINGHAM, G. E. Rapid estimates of relative water content. **Plant Physiology**, v. 53, n. 2, p. 258-260, 1974.
- SMITH, B. G. The effect of soil water and atmospheric vapour pressure deficit on stomatal behaviour and photosynthesis in the oil palm. **Journal of Experimental Botany**, v. 40, n. 215, p. 647-651, 1989.
- SURESH, K.; NAGAMANI, C.; RAMACHANDRUDU, K.; MATHUR, R. K. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 430-436, 2010.
- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, n. 75, p. 81-86, 1988.

TIELBÖRGER, K.; KADMON, R. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. **Ecology**, v. 81, n. 6, p. 1544-1553, 2000.

7. CONCLUSÕES GERAIS

A eficiente resposta fotossintética da macaúba possibilita o seu estabelecimento em ambientes com distintas disponibilidades de luz. Ao longo do crescimento das mudas de macaúba sob diferentes níveis de luminosidade em viveiro, não ocorreram alterações morfológicas significativas na área foliar, diâmetro e altura do caule. Entretanto, foi observado ajuste fisiológico relacionado a alta eficiência fotoquímica do FSII em função dos teores de clorofila total mesmo no início da expansão da área foliar. O eficiente mecanismo de dissipação da energia não-fotoquímica e a alta capacidade de transporte de elétrons em resposta a exposição à alta irradiância diminuiram os riscos de danos fotoinibitórios.

Em condição de campo em diferentes níveis de abertura do dossel em função da sazonalidade conseguiram manter o teor relativo de água na estação seca, mesmo apresentando menor teor de umidade do solo. A baixa taxa fotossintética na estação seca ocorreu em função de redução na condutância estomática e, conseqüentemente da transpiração. O eficiente controle estomático proporcionou a diminuição da perda de água e manutenção dos teores de clorofilas.

A macaúba possui um eficiente mecanismo de dissipação de calor que proporciona a proteção do sistema fotossintético, auxiliando na aclimação das plantas á ambientes com baixa disponibilidade de água e alta intensidade de luz. Devido a sua plasticidade fisiológica a macaúba demonstrou-se tolerante ao sombreamento, favorecendo o seu desenvolvimento em diferentes condições de luminosidade

A alta capacidade de aclimação e plasticidade fisiológica possibilita o seu estabelecimento em condições de viveiro e campo sob diferentes condições de luminosidade.