

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



MARIA LUIZA SANT'ANNA TUCCI

**VARIAÇÃO ESTACIONAL DO CRESCIMENTO E DE
TROCAS GASOSAS EM PUPUNHEIRA (*Bactris
gasipaes* Kunth)**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
MARIA LUIZA SANT'ANNA TUCCI
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
para a obtenção do Título de Doutor em
Biologia Vegetal

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Eduardo Caruso Machado".

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Caruso Machado

Co-orientadora: Profa. Dra. Marilene Leão Alves Bovi

2004

i

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNIDADE	PC
Nº CHAMADA	T/Unicamp T79v
V	EX
TOMBO BC/	59135
PROC.	16-117-04
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	22/07/04
Nº CPD	

CM00200888-0

Bibid:317753

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

T79v

Tucci, Maria Luiza Sant'Anna

Varição estacional do crescimento e de trocas gasosas em pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth) / Maria Luiza Sant'Anna Tucci. -- Campinas, SP: [s.n.], 2004.

Orientador: Eduardo Caruso Machado

Co-orientadora: Marilene Leão Alves Bovi

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas .
Instituto de Biologia.

1. Fotossíntese. 2. Fluorescência. 3. Clorofila. 4. Clima. I. Machado, Eduardo Caruso. II. Bovi, Marilene Leão Alves. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Data da Defesa: 01/04/2004

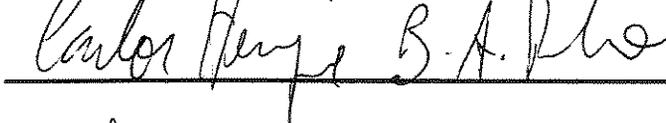
Banca Examinadora

Titulares:

Prof. Dr. Eduardo Caruso Machado (Orientador)



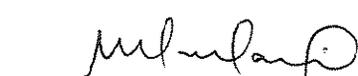
Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado



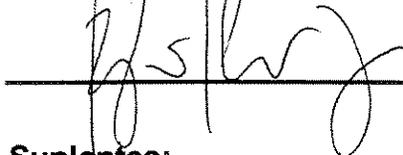
Prof. Dr. Paulo Mazzafera



Prof. Dr. Pedro Roberto Furlani



Prof. Dr. Ricardo Ferraz de Oliveira



Suplentes:

Prof. Dr. Carlos Alberto Labate

Prof. Dr. Jorge Vega

Prof. Dr. Odair Alves Bovi

*Dedicado à memória de Paulina e Julio Tucci,
meus pais.*

AGRADECIMENTOS

Este trabalho representa a concretização de um sonho, acalentado durante anos e teria sido impossível realizá-lo sem o apoio das instituições e pessoas a quem menciono a seguir, com muita gratidão.

Instituto Agronômico (IAC)

FAPESP

Agradecimentos e carinhos especiais vão para meus orientadores: Dr. Eduardo Caruso Machado, meu orientador, e Dra. Marilene Leão Alves Bovi, minha co-orientadora. Nesta longa e enriquecedora jornada que agora se encerra, ambos foram meus companheiros de todas as horas. Foi realmente um privilégio ser orientada por vocês.

Do Centro de Ecofisiologia e Biofísica do IAC, agradeço aos pesquisadores Dr. Flávio Bussmeyer Arruda e Dr. Marcelo Bento Paes de Camargo.

Do Centro de Fitossanidade do IAC, agradeço aos pesquisadores Dr. José Polese Soares Novo e Dr. Édson Possidônio Teixeira.

Do Centro de Horticultura do IAC – Plantas Aromáticas e Medicinais, agradeço ao Dr. Odair Alves Bovi.

Do Centro de Solos e Recursos Agroambientais, agradeço ao Dr. Heitor Cantarella.

Dr. Gentil Godoy Jr., pelo apoio e hospitalidade recebidos durante os trabalhos realizados na Estação Experimental de Ubatuba.

Dr. Fernando Hass (*in memoriam*), do laboratório LAGRO.

Do Centro de Horticultura do IAC – Plantas Tropicais, agradeço carinhosamente à bióloga Sandra Heiden Spiering da Cruz, ao Engº Agrº Fernando Vinicio Armas Vega, ao mestrando Carlos Alberto Baca Maldonado, doutoranda Roberta P. Uzzo e aos funcionários Armando Buratto e Maria Aparecida Franceschini Setto.

Agradecimento e carinho especiais vão também ao Severino Silva Nogueira, funcionário do Centro de Ecofisiologia e Biofísica do IAC, que acompanhou minuto a minuto toda a parte experimental deste trabalho. Não consigo mesmo imaginar a execução das medidas de campo, sem a presença constante do Severino.

Menciono também carinhosamente, duas grandes amigas. Maria Cristina Sanches, inicialmente colega de disciplinas, que veio a se tornar minha grande amiga e incentivadora. Marinalda da Silva Soares, doutoranda da FEA/UNICAMP, que além de amiga tornou-se minha professora de dança.

Agradeço com todo o carinho do mundo a toda minha família, sempre tão querida e tão presente e a todos os meus amigos.

ÍNDICE

BANCA EXAMINADORA.....	III
AGRADECIMENTOS.....	VII
LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS	XI
RESUMO	XIII
SUMMARY	XV
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS.....	4
3. REVISÃO DA LITERATURA.....	6
3.1. A PUPUNHEIRA.....	6
3.1.1. <i>Origem, classificação botânica e características</i>	8
3.1.2. <i>Clima e Solo</i>	8
3.1.3. <i>Crescimento e produção</i>	9
3.2. CRESCIMENTO E FATORES CLIMÁTICOS	12
3.3. NUTRIÇÃO MINERAL DE PLANTAS E TROCAS GASOSAS	13
3.4. TROCAS GASOSAS	15
3.5. FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA A.....	21
4. MATERIAL E MÉTODOS	25
4.1. EXPERIMENTO REALIZADO EM CAMPINAS, SP.....	25
4.1.1. <i>Local</i>	25
4.1.2. <i>Material vegetal, delineamento experimental e condições de cultivo</i>	25
4.1.3. <i>Adubação e monitoramento do estado nutricional do substrato e das plantas</i>	31
4.1.4. <i>Avaliação do desenvolvimento vegetativo</i>	34
4.1.5. <i>Monitoramento do estado hídrico do solo</i>	34
4.1.6. <i>Monitoramento do estado hídrico das folhas</i>	35
4.1.7. <i>Medidas de trocas gasosas</i>	36
4.1.8. <i>Curva de resposta à luz</i>	37
4.1.9. <i>Medidas da cinética de emissão de fluorescência da clorofila a</i>	38
4.1.10. <i>Dados climáticos</i>	38
4.1.11. <i>Análise estatística</i>	40
4.2. EXPERIMENTO CONDUZIDO EM UBATUBA, SP.....	41
4.2.1. <i>Local</i>	41
4.2.2. <i>Material vegetal e condição de cultivo</i>	43
4.2.3. <i>Medidas de trocas gasosas</i>	43
4.2.4. <i>Medidas da cinética de emissão de fluorescência da clorofila a</i>	43
4.2.5. <i>Análise estatística</i>	43
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	46
5.1. ANÁLISE DO DESENVOLVIMENTO VEGETATIVO.....	46
5.1.1. <i>Altura</i>	47
5.1.2. <i>Perímetro da haste principal</i>	57
5.1.3. <i>Número de perfilhos</i>	60
5.1.4. <i>Número de folhas</i>	62
5.1.5. <i>Comprimento da ráquis foliar</i>	65

5.1.6. <i>Perfilhos</i>	66
5.2. ESTADO HÍDRICO DAS PLANTAS	69
5.3. TROCAS GASOSAS	72
5.3.1. <i>Clima</i>	72
5.3.2. <i>Curva de resposta à luz</i>	77
5.3.3. <i>Variação diária e estacional das trocas gasosas</i>	85
5.3.4. <i>Relações entre A, g_s, $DFFF$, $DPV_{folha-ar}$ e temperatura foliar em função da estação do ano e período do dia</i>	109
5.3.5. <i>Variação estacional e diária das razões A/g_s e A/C_i</i>	119
5.4. EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA	122
5.5. MEDIDAS REALIZADAS EM UBATUBA, SP	131
5.5.1. <i>Variação diária e estacional de trocas gasosas</i>	131
5.5.2. <i>Eficiência fotoquímica</i>	141
6. CONCLUSÕES	147
7. LITERATURA CITADA	149

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

A	Taxa de assimilação de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
A_{max}	Taxa de assimilação máxima de CO_2 na saturação ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
A/E	Eficiência instantânea do uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
A/C_i	Eficiência aparente de carboxilação ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
A/g_s	Eficiência intrínseca do uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
ATP	Adenosina 5-trifosfato
C_i	Concentração intercelular de CO_2 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{ar}$)
$DFFF$	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
DPV_{ar}	Déficit de pressão de vapor do ar (kPa)
$DPV_{\text{folha-ar}}$	Diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar (kPa)
E	Taxa de transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
F_0	Fluorescência basal após adaptação ao escuro (unidade relativa)
F_0'	Fluorescência basal após excitação do fotossistema I (unidade relativa)
F_m	Fluorescência máxima após adaptação ao escuro (unidade relativa)
F_m'	Fluorescência máxima em presença de luz (unidade relativa)
F_s	Fluorescência em estado de equilíbrio dinâmico em presença de luz (unidade relativa)
F_v	Fluorescência variável após adaptação ao escuro (unidade relativa)
F_v/F_m	Eficiência quântica potencial do fotossistema II
$\Delta F/F_m'$	Eficiência quântica efetiva do fotossistema II
g_s	Condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
IRGA	Analisador de gases por infra-vermelho
NADPH	Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato (reduzido)

FSI	Fotossistema I
FSII	Fotossistema II
Rubisco	Ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase
RuBP	Ribulose 1,5-bisfosfato
TCA	Taxa de crescimento absoluto (cm dia ⁻¹)
T _{ar}	Temperatura do ar
T _{folha}	Temperatura da folha
Ψ	Potencial da água da folha (MPa)
ΦCO ₂	Eficiência quântica da assimilação de CO ₂ (μmol CO ₂ μmol fótons ⁻¹)
ΦFSII _{potencial}	Idem F _v /F _m
ΦFSII _{efetiva}	Idem ΔF/F _m '

RESUMO

A palmeira amazônica pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth) está sendo cultivada para produção de palmito de qualidade, e atualmente há no Estado de São Paulo 30.000 ha plantados, 70% dos quais em produção. A inexistência de dados sobre trocas gasosas em pupunheiras adultas levou à concepção deste trabalho, conduzido em Campinas, SP, e a falta de termos de comparação na literatura, para que se pudesse balizar os resultados obtidos, fez com que se decidisse por realizar medidas de trocas gasosas também em pupunheiras cultivadas em Ubatuba, SP. Essa região foi escolhida porque dentre todas as regiões do Estado de São Paulo é a que apresenta as condições climáticas mais apropriadas ao cultivo da pupunheira para palmito, prescindindo de irrigação. Os objetivos deste trabalho foram investigar: a) a variação estacional do crescimento de pupunheiras, durante dois anos, portanto, desde o plantio até o início da produção de palmito; b) a extensão com que a assimilação líquida de CO₂, a condutância estomática, a taxa de transpiração, a eficiência do uso da água e a fluorescência da clorofila *a* são afetadas em pupunheiras por variações estacionais das condições ambientais (temperatura, déficit de pressão de vapor do ar e radiação solar); c) a dinâmica da resposta das mesmas variáveis ao longo dos dias, durante um ano, verificando possíveis diferenças entre os períodos da manhã e da tarde; d) a dinâmica estacional das trocas gasosas de plantas de experimento conduzido em Campinas (SP), comparando-a com aquela observada em plantas cultivadas em Ubatuba (SP). Verificou-se que as pupunheiras apresentaram estacionalidade de crescimento para altura, perímetro da base, comprimento da ráquis foliar, bem como para altura e diâmetro dos perfilhos, com maiores taxas de crescimento absoluto nos meses de

temperaturas mais elevadas. Taxas mais altas de crescimento absoluto foram observadas no segundo ano. Foi observada variação estacional das variáveis de trocas gasosas, com maiores taxas de assimilação de CO₂ bem como de condutância estomática e transpiração, no verão e na primavera, coincidindo com a maior demanda de fotoassimilados para fazer frente a maiores taxas de crescimento. No verão e na primavera as taxas de assimilação média de CO₂ foram respectivamente 8,4 e 6,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto no outono e no inverno as taxas foram 51% inferiores às do verão. Em todas as estações foi verificada influência do déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}) sobre a taxa de assimilação de CO₂ e sobre a condutância estomática (g_s). O padrão diário de assimilação observado foi típico das espécies arbóreas tropicais C3, com um pico no meio da manhã seguido de declínio. Taxa máxima de assimilação de CO₂ foi observada entre 8:00 e 10:00 horas, correspondendo a 14,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no verão e 13,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na primavera. Em Ubatuba houve variação significativa entre as estações para as variáveis de trocas gasosas, com maior taxa de assimilação de CO₂ verificada no outono, entre 9:00 e 11:00 horas, respectivamente 14,2 e 13,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A comparação dos resultados obtidos nos dois locais indicou que para mesmos valores de densidade de fluxo fotossintético de fótons (*DFFF*), a assimilação de CO₂ foi mais alta em Ubatuba que em Campinas, e que a queda da assimilação de CO₂ no período da tarde em Ubatuba foi menos intensa que em Campinas. Em Campinas a eficiência quântica máxima e a eficiência quântica efetiva do fotossistema II variaram significativamente nas estações, com valores mais baixos na primavera, respectivamente 0,70 e 0,35. As plantas apresentaram fotoinibição protetora nas horas mais quentes do dia, mais intensa na primavera e no verão. Em Ubatuba, o declínio da eficiência quântica máxima do fotossistema II – F_v/F_m – foi menor ao

longo do dia que em Campinas, e a eficiência quântica efetiva do fotossistema II - $\Delta F/F_m'$ - caiu mais lentamente ao longo do dia em Ubatuba que em Campinas, recuperando-se mais rapidamente no fim do dia.

SUMMARY

The Amazonian peach palm (*Bactris gasipaes* Kunth) has been grown for high quality heart-of-palm production, and currently there are, about 30.000 ha cultivated with the crop, in São Paulo State, Brazil, of which 70% are under harvesting. The lack of researches dealing with gas exchanges in peach palms, has led to the conception of this work, carried out in Campinas, SP, Brazil. Some gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements were accomplished also in peach palms grown in Ubatuba, SP, Brazil. This site was chosen because it has the most suitable climatic conditions in São Paulo State, for peach palm growing for heart-of-palm production, prescindig irrigation. The purposes of this work were to investigate: a) the seasonal variation of peach palms growth, throughout two years, from planting to first heart-of-palm harvesting; b) the extent to which net CO₂ assimilation rate, stomatal conductance, transpiration rate, water use efficiency and chlorophyll a fluorescence in peach palms, respond to seasonal variations in environmental conditions (air temperature, vapour pressure deficit and irradiance); c) the dynamics of responses of these parameters throughout the days, verifying possible differences between morning and afternoon; d) the seasonal variation in gas exchanges of plants from experiment carried out in Campinas, SP, Brazil, comparing it with data measured from plants growing in Ubatuba, SP, Brazil. The study showed that peach palms presented seasoning in growth for height, stem girth, leaf raquis length, as well as

height and diameter of offshoots, with higher absolute growth rates in months of higher air temperatures. Higher absolute growth rates were observed in second year after planting. Seasonal variation in gas exchange parameters was observed, with higher CO₂ assimilation rates, as well as stomatal conductance and transpiration in summer and spring, matching with higher demand for photoassimilates to cope with higher growth rates. In summer and spring the average CO₂ assimilation rates were 8.4 e 6.8 μmol m⁻² s⁻¹, respectively, while in autumn and in winter they were 51% lower than in summer. Effects of vapour pressure deficit (VPD_{air}) on CO₂ assimilation and on stomatal conductance (g_s) were observed in all seasons. The daily pattern of CO₂ assimilation was typical for tropical forest tree species C3, with a peak in the middle of morning followed by a decrease. Maximum CO₂ assimilation rate was recorded between 8:00 and 10:00 a.m. corresponding to 14.3 μmol m⁻² s⁻¹ in summer and 13.0 μmol m⁻² s⁻¹ in spring. There was significant variation among seasons for gas exchange parameters in Ubatuba, with higher CO₂ assimilation rate observed in autumn, between 9:00 and 11:00 a.m., respectively 14.2 and 13.2 μmol m⁻² s⁻¹. A comparison between sites showed that for equivalent photosynthetic photon flux density (PPFD) CO₂ assimilation was higher in Ubatuba than in Campinas, and that the decrease in CO₂ assimilation in the afternoon in Ubatuba was less intense than in Campinas. The potential quantum yield and the effective quantum yield of photosystem II (PSII) varied significantly among seasons in Campinas, showing lower values in spring, 0.70 and 0.35, respectively. Plants showed protector photoinhibition under higher temperatures and VPD_{air} in the afternoon, more accentuated in spring and summer. The decrease in the potential quantum yield of PSII II – Fv/Fm – was lower throughout the day in Ubatuba than in Campinas, and the effective quantum

yield of PSII - $\Delta F/F_m'$ – showed a slower reduction during the course of the day in Ubatuba than in Campinas, and a faster full recovery was achieved.

1. INTRODUÇÃO

O Brasil é o maior produtor, exportador e consumidor mundial de palmito, com produção de 100 mil toneladas/ano. Palmeiras do gênero *Euterpe* ainda representam 92% do palmito produzido no país, com o Estado do Pará, cuja produção é proveniente da espécie *Euterpe oleracea* Mart., nativa da região, como primeiro produtor, seguido por São Paulo, região em que a espécie nativa é *Euterpe edulis* Mart. (Tonet *et al.*, 1999; Bezerra, 2002).

O início dos anos 80 do século passado, foram marcados pelo interesse de empresários agrícolas em cultivar para produção de palmito a pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth), espécie amazônica que produz palmito de qualidade (Bovi, 1998), e que já havia despertado a atenção de instituições brasileiras de pesquisa, que desde o início da década de 70. O interesse de empresários agrícolas em cultivar a pupunheira em larga escala para produção de palmito, foi impulsionado pelos resultados iniciais, bastante favoráveis obtidos pela pesquisa com material sem espinho e partir de 1988, o cultivo da pupunheira para palmito no Brasil teve expansão considerável, assumindo caráter empresarial (Bovi, 1998). Na realidade, o uso racional de palmeiras para a produção de palmito, tem sido importante alternativa para diminuir a pressão de exploração sobre as espécies nativas tradicionais, e embora a pupunheira não seja a única alternativa para o cultivo de palmeiras produtoras de palmito (Tabora Jr. *et al.*, 1993), apresenta-se bastante adequada para ser cultivada para produção de palmito, devido a certas características da espécie: é precoce, entrando em produção muito mais cedo que as palmeiras tradicionais, é rústica, apresentando alta sobrevivência no campo (Bovi,

1998). Pelo fato de produzir perfilhos, tem caráter de cultivo permanente, podendo em certas regiões constituir-se em nova opção, em substituição aos cultivos tradicionais (Bovi, 1998).

Atualmente a área cultivada para produção de palmito no Estado de São Paulo com a pupunheira, pode ser estimada em 30.000 ha, 70% dos quais já em produção. Da área total, 60% está implantada no litoral e Vale do Ribeira onde a cultura se estabeleceu primeiro, e o restante, na região do planalto paulista (Levantamento Censitário de Unidades de Produção Agrícola do Estado de São Paulo, 1997).

Em comparação a outras palmeiras de importância econômica, sobretudo coqueiro (*Cocos nucifera* L.) e dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.), a pupunheira tem sido pouco estudada, tanto no Brasil, quanto nos demais países produtores. No Estado de São Paulo, nos últimos 25 anos, a partir dos trabalhos pioneiros de Germek (1978), Germek *et al.* (1981) e Bovi *et al.* (1988), a pupunheira vem sendo estudada especialmente com respeito ao melhoramento genético (Bovi *et al.*, 1992; 1993ab; 1994; Sawazaki *et al.*, 1998; Barbosa, 1998), técnicas culturais (Sudo *et al.*, 1996; Bovi, 1998; 1999), nutrição mineral e orgânica (Cantarella & Bovi, 1995; Teixeira *et al.*, 1995; 1996; Bovi & Cantarella, 1996; Mancin *et al.*, 1997; Bovi *et al.*, 1998 e 1999), irrigação e manejo de solo (Bovi *et al.*, 1997; Ramos *et al.*, 2002), fitossanidade (Ribeiro *et al.*, 1986), tecnologia e qualidade do produto (Ferreira *et al.*, 1982ab; 1990; 1993).

A pupunheira em sua região de origem está submetida a condições climáticas, praticamente constantes durante o ano, enquanto no Estado de São Paulo, a espécie está sendo cultivada em latitude superior a 21°S, o que condiciona variação estacional no clima, especialmente na temperatura e precipitação pluviométrica, com

possíveis consequências no padrão fisiológico das plantas, parecendo necessário conhecê-las, a fim de se poder avaliar seus efeitos no desenvolvimento da cultura e portanto na produção.

Desde décadas passadas, pesquisadores têm ressaltado a necessidade de se realizar pesquisas no âmbito da fisiologia da pupunheira. Clement *et al.* (1988), em suas considerações sobre informações biológicas importantes ao apoio de um programa de melhoramento genético, mencionaram com destaque as medidas de crescimento e dos parâmetros fisiológicos, enfatizando acreditar que a importância desses fatores seria tão grande para o melhoramento genético da pupunheira, como havia sido até então, para o dendezeiro.

Mais recentemente, vários autores, dentre os quais Mora-Urpí *et al.* (1997), mencionaram em suas considerações sobre a necessidade de pesquisa futura com a pupunheira, a necessidade de trabalhos sobre a fisiologia da espécie, envolvendo a inter-relação entre crescimento, parâmetros climáticos e fisiológicos e produtividade.

Nilsen & Orcutt (1996), em suas considerações sobre a regulação do crescimento de plantas, observaram que processos de crescimento são intimamente ligados às condições ambientais, e assim, as inter-relações entre crescimento vegetal e parâmetros climáticos, tais como temperatura e diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar são de central importância. Agroclimatologistas têm adquirido considerável conhecimento no desenvolvimento de modelos cultivo-clima, para muitas espécies (Peiris *et al.*, 1995).

Por sua vez, as variáveis relacionadas às trocas gasosas foliares, como assimilação de carbono, condutância estomática, transpiração, respondem às condições de clima, e sua mensuração fornece elementos para a compreensão do balanço de carbono na planta. O conhecimento dessas variáveis e suas inter-

relações também propiciam respostas para a necessidade crescente de dados para simulação de modelos de produção, baseados no conhecimento do funcionamento fisiológico das espécies (Lamade & Setyio, 1996).

Nesse contexto, visando estudar a dinâmica das trocas gasosas em pupunheira, bem como suas relações com o crescimento e os efeitos impostos por alguns parâmetros climáticos, foi concebido e executado este trabalho, cujos objetivos são expostos a seguir.

Antes, é importante mencionar que a falta de termos de comparação na literatura, para que se pudesse balizar os resultados obtidos no experimento principal, realizado em Campinas, SP, fez com que se decidisse realizar medidas de trocas gasosas também em pupunheiras cultivadas em Ubatuba, SP. Essa região foi escolhida porque no Estado de São Paulo, apresenta as condições climáticas mais apropriadas ao cultivo da pupunheira para palmito, prescindindo de irrigação.

2. OBJETIVOS

Os objetivos deste trabalho foram investigar:

- a) A variação estacional do crescimento de pupunheiras, durante dois anos, portanto, desde o plantio até o início da produção de palmito.
- b) A extensão com que a assimilação líquida de CO₂, a condutância estomática, a taxa de transpiração, a eficiência do uso da água e a fluorescência da clorofila *a*, são afetadas por variações estacionais das condições ambientais (temperatura, déficit de pressão de vapor do ar e radiação solar).
- c) A dinâmica da resposta dos mesmos parâmetros ao longo dos dias, verificando possíveis diferenças entre os períodos da manhã e da tarde.

d) A dinâmica estacional das trocas gasosas de plantas de experimento conduzido em Campinas (SP), comparando-a com aquela observada em plantas cultivadas em Ubatuba (SP).

3. REVISÃO DA LITERATURA

3.1. A pupunheira

A partir da década de 60 do último século, a exploração predatória das palmeiras *Euterpe oleracea* Mart. e *Euterpe edulis* Mart. sem o correspondente replantio, chegou a colocá-las na relação das espécies ameaçadas de extinção (Bovi, 1998). Essa grave ameaça, fez com que o início dos anos 80, fossem marcados pelo interesse de empresários agrícolas em cultivar para produção de palmito a pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth), espécie amazônica que desde tempos remotos era consumida pelos nativos da América tropical, que envolveram sua origem em lendas e mitos. Na época pré-colombiana era valorizada sobretudo por seus frutos, que possivelmente tenham sido o principal alimento de numerosas tribos (Fernandez-Piedra *et al.*, 1995).

Essa palmeira, além de frutos nutritivos, produz palmito de boa qualidade (Bovi, 1998), tendo despertado a atenção de instituições brasileiras de pesquisa, que desde o início da década de 70, iniciaram trabalhos sobre o cultivo da espécie. O interesse de empresários agrícolas em cultivar a pupunheira em larga escala para produção de palmito, foi impulsionado pelos resultados iniciais bastante favoráveis, obtidos pela pesquisa com material sem espinho e partir de 1988, o cultivo da pupunheira para palmito no Brasil teve expansão considerável, assumindo caráter empresarial (Bovi, 1998). Na realidade, o uso racional de palmeiras para a produção de palmito, tem sido importante alternativa para diminuir a pressão de exploração sobre as espécies nativas tradicionais, e embora a pupunheira não seja a única alternativa para o cultivo de palmeiras produtoras de palmito (Tabora Jr. *et al.*, 1993), apresenta-se bastante adequada para ser cultivada para produção de palmito, devido

a certas características da espécie: é precoce, entrando em produção muito mais cedo que as palmeiras tradicionais, é rústica, apresentando alta sobrevivência no campo (Bovi, 1998). Pelo fato de produzir perfilhos, tem caráter de cultivo permanente, podendo em certas regiões constituir-se em nova opção, em substituição aos cultivos tradicionais (Bovi, 1998). Além disso, o fato de o palmito não escurecer depois de colhido (Ferreira *et al.*, 1982), pode proporcionar ao agricultor outras formas de comercialização, que poderão agregar valor ao produto final.

Segundo Mora-Urpí *et al.* (1997), somente cerca de 20% do palmito exportado pelos países produtores em 1995 foi proveniente de pupunheiras cultivadas. Mas os autores consideram perspectivas que apontam para rápida alteração dessa situação, uma vez que, além de a legislação proteger as espécies nativas, consumidores nacionais e internacionais, imbuídos de espírito conservacionista, estão começando a preferir o produto cultivado. Para Villachica (1996), os mercados para palmitos provenientes de pupunheiras cultivadas estão em ascensão e alguns países estão expandindo a produção, especialmente a Costa Rica e o Brasil.

A pupunheira desde os tempos pré-colombianos tem sido cultivada em ampla área, estendendo-se desde a Bolívia Central até o nordeste de Honduras, dentro de faixa situada aproximadamente entre as latitudes 17°S e 16°N (Mora-Urpí *et al.*, 1997). Em sua região de origem, a espécie está portanto submetida a condições climáticas, especialmente temperatura e precipitação pluviométrica praticamente constantes durante o ano.

Segundo Bovi (2000), a pupunheira é encontrada em condições silvestres em baixa densidade populacional, nas matas úmidas do neotrópico, com precipitação

pluviométrica anual igual ou superior a 2.500 mm/ano e temperatura média anual acima de 24°C. No entanto, o cultivo dessa espécie para a produção de palmito é feito de forma adensada (5.000 a 6.600 plantas/ha) e tem ocupado as mais diversas regiões agrobioclimáticas. Segundo Clement & Bovi (2000), devido à precocidade e ao farto perfilhamento da espécie, que permite cortes constantes de palmito, a touceira está sempre em estágio vegetativo e os fatores abióticos da produção, tais como luz, temperatura, água e fertilizantes, devem ser otimizados para maximizar a produção e aumentar a vida útil do cultivo.

3.1.1. Origem, classificação botânica e características

A pupunheira pertence à família Palmae (Arecaceae). É originária da América Latina, tendo sido domesticada pelos povos nativos da América tropical que a distribuíram através de grande parte da Bacia Amazônica, noroeste da região andina e América Central (Mora-Urpí *et al.*, 1997). Dentre as raças e ecotipos de pupunheira, o tipo inerme tem chamado a atenção de pesquisadores e interessados no seu cultivo para palmito (Bovi, 1998).

A pupunheira é planta perene, apresentando estipes múltiplos, gerados a partir de gemas axilares basais (Mora-Urpí *et al.*, 1997), ainda que possam ocorrer plantas de estipe único. As principais características da pupunheira que interessam para a produção de palmito são o perfilhamento, uma vez que o corte contínuo de palmito baseia-se nessa característica de regeneração permanente, e a ausência de espinhos (Bovi, 1998).

3.1.2. Clima e Solo

Maior desenvolvimento vegetativo (refletido em precocidade de produção) e maior peso em palmito por planta e por área, vêm sendo obtidos em regiões de clima

quente e úmido, com temperatura média anual acima de 22°C, sem ocorrência de geadas e precipitação pluviométrica anual acima de 1.600 mm, bem distribuída, sem períodos de déficit hídrico (Bovi, 1998).

Embora não seja exigente em solos, a pupunheira apresenta melhor desenvolvimento em solos mais férteis, e a produção de palmito em áreas de baixa fertilidade deve-se basear na prática de calagem e na reposição de nutrientes através de adubações anuais parceladas. As propriedades físicas do solo são mais importantes que as químicas para esse cultivo, e solos mais leves, com menor densidade aparente, propiciam melhor crescimento e perfilhamento (Bovi, 1998).

3.1.3. Crescimento e produção

Segundo Nilsen & Orcutt (1996), o crescimento é um dos mais apropriados índices para avaliar as respostas das plantas ao ambiente e aos eventuais estresses abióticos e bióticos, e pesquisas sobre processos de fisiologia de estresse vegetal deveriam envolver algum índice de crescimento ou desenvolvimento. Na realidade, análise quantitativa de crescimento é o primeiro passo da análise da produção de comunidades vegetais, podendo ser usada para investigar a adaptação de culturas a novos ambientes, a competição entre espécies, os efeitos de manejo e a identificação da capacidade produtiva de diferentes genótipos (Pereira & Machado, 1987). Têm sido implementados com êxito para várias espécies, programas de melhoramento para selecionar genótipos com altos potenciais de taxa de crescimento (Nilsen & Orcutt, 1996). Como o crescimento é avaliado através de variações em tamanho de partes da planta em função do acúmulo de fotoassimilados, a fotossíntese passa a ser o aspecto fisiológico de maior importância (Benincasa, 1988). Segundo Clement & Bovi (2000), o estudo conjunto

das variáveis de crescimento e produção e das variáveis fisiológicas, pode propiciar melhor compreensão da resposta das plantas às condições ambientais, possibilitando a comparação direta entre genótipos e ambiente.

Pesquisas sobre crescimento das palmeiras, têm sido realizadas no âmbito do melhoramento genético, fisiologia da produção, relações hídricas, nutrição mineral e aspectos fitossanitários. As palmeiras de importância econômica, dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.), coqueiro (*Cocos nucifera* L.), tamareira (*Phoenix dactylifera* L.), açazeiro, pupunheira, sagu (*Metroxylon sagu* Rottb.), são espécies tropicais, perenes, e segundo Corley (1983), grandes produtividades e produção de matéria seca têm sido observadas para esses cultivos, uma vez que as temperaturas nos trópicos são uniformemente quentes durante o ano, e o hábito perene permite um contínuo dossel, tirando vantagem da longa estação de crescimento.

O crescimento do dendezeiro tem sido bastante estudado nas últimas décadas. Medidas mensais de matéria seca e teor de nutrientes em mudas (Lucas, 1979), bem como dados de crescimento e produção (Breure, 1988), foram usados para estimar a partição de assimilados. Medidas não destrutivas tais como número de folhas, altura da planta, diâmetro do colo, correlacionaram-se com a massa seca das plantas, sugerido que essas variáveis deveriam ser consideradas na seleção de progênies (Lucas, 1980; Hirsch, 1980). Gerritsma & Soebagyo (1999) utilizaram na elaboração de modelos matemáticos, medidas de crescimento de partes da planta que permitem determinar a evolução da área foliar e o momento do fechamento do dossel.

Para as palmeiras produtoras de palmito como a pupunheira, é preciso levar em consideração outro aspecto importante, observado por Clement & Bovi (2000): devido à colheita periódica e constante de palmitos, as plantas apresentam-se em

permanente estágio vegetativo, e a velocidade com que a fitomassa é repostada, torna-se um indicador da produtividade e da vida econômica da cultura. Assim, para essas palmeiras as mensurações das variáveis relacionadas ao crescimento e precocidade da planta são fundamentais.

Dentre as palmeiras produtoras de palmito as espécies do gênero *Euterpe*, também tem sido bastante estudadas quanto ao crescimento. Para o açazeiro, pesquisa foi realizada com o objetivo de identificar caracteres não destrutivos, que pudessem ser utilizados na seleção de plantas superiores no programa de melhoramento genético (Bovi *et al.*, 1990), e foram estimados coeficientes de correlação de natureza fenotípica entre os caracteres vegetativos relacionados com a produção de palmito (Bovi *et al.*, 1991). Análise de crescimento também foi realizada para avaliar desenvolvimento de mudas em casa de vegetação, cultivadas em distintos tipos de substrato e tamanho de recipientes (Bovi *et al.*, 1994). Para o juçara, foram realizados trabalhos com o objetivo de encontrar subsídios ao desenvolvimento de equações visando estimar o rendimento industrial de palmito, em função de características fenotípicas não destrutivas (Fantini *et al.* 1997) e com o objetivo de caracterizar as taxas de incremento do palmiteiro, em área florestal (Reis *et al.*, 1999).

Com relação à palmeira real australiana (*Archontophoenix spp.*), Uzzo *et al.* (2002) estimaram as correlações fenotípicas entre caracteres relacionados ao crescimento e a produção de palmito, de forma a identificar aqueles mais facilmente mensuráveis, que pudessem ser utilizados na determinação de plantas aptas à colheita, bem como para a seleção daquelas fenotipicamente superiores, a serem deixadas como plantas matrizes. Para a mesma espécie, análise de crescimento envolvendo mensurações periódicas da altura e diâmetro do estipe, número e

tamanho de folhas, foi empregada por Bovi *et al.* (2001), em pesquisa realizada para determinar a época adequada para colheita de palmito, do ponto de vista de maximizar a produção e minimizar o período de crescimento.

Para a pupunheira, Clement & Bovi (2000) estudaram métodos para análise de crescimento e produção, propondo a padronização de medidas a serem usadas em experimentos agrônômicos e genéticos visando a produção de palmito. Os autores classificaram as medidas em vegetativas e produtivas. As medidas vegetativas essenciais são altura, número de folhas e número de perfilhos, enquanto as opcionais são diâmetro da planta, área foliar e biomassa foliar. As medidas produtivas essenciais são número de palmitos colhidos, peso e comprimento do palmito.

3.2. Crescimento e fatores climáticos

Nilsen & Orcutt (1996), observaram que processos de crescimento são intimamente ligados às condições ambientais, não surpreendendo, portanto, que variações nos modelos de crescimento, sejam tanto mecanismos adaptativos a um estresse ambiental, quanto um sintoma desse mesmo estresse. Assim, as inter-relações entre crescimento vegetal e parâmetros climáticos são de central importância e agroclimatologistas têm adquirido considerável conhecimento no desenvolvimento de modelos cultivo-clima para muitas espécies (Peiris *et al.*, 1995).

Segundo Prasada Rao (1995), desde a década de 50, autores têm enfatizado a influência de fatores estacionais e climáticos nas diferentes fases do desenvolvimento do coqueiro, tais como produção e queda de folhas, produção de inflorescências, queda de botões e produção. De acordo com Peiris *et al.* (1995), o efeito das condições ambientais sobre essa espécie poderia ser estudado pelo

desenvolvimento de modelos de simulação da cultura, requerendo para tanto, trabalho multidisciplinar, envolvendo fisiologistas vegetais e agroclimatologistas.

Para o dendezeiro, análises de regressão foram feitas entre máximas produções obtidas e características de solo e clima dos locais de produção (Foster & Chang, 1989), e um modelo foi elaborado, explicando os processos de crescimento e formação da produção, a partir dos processos de fotossíntese, respiração e partição de assimilados, em função de dados climáticos (Van Kraalingen *et al.*, 1989).

Para a palmeira areca (*Areca catechu* L.) foi estudado o efeito de parâmetros climáticos na produção, empregando-se análise de regressão para prever a produção (Reddy & Vijayakumar, 1993).

Bovi *et al.* (2001) realizaram pesquisa com o objetivo de comparar o crescimento relativo médio de famílias de palmeira real australiana, bem como verificar a influência de alguns fatores climáticos, sobre seu crescimento.

Para a pupunheira, Vega (2003) observou que a fitomassa aérea e o perfilhamento apresentaram correlações positivas com as médias acumuladas de temperatura média, pluviosidade e excedente hídrico, de 5 a 6 meses anteriores às medidas.

3.3. Nutrição mineral de plantas e trocas gasosas

Nutrição mineral adequada é importante para a expressão do potencial genético das espécies cultivadas, para máximas produções (Lawlor, 2001), e sabe-se que as palmeiras apresentam altas demandas de nutrientes minerais (Hartley, 1977).

Na realidade, o metabolismo do carbono é afetado direta e indiretamente pelo estado nutricional das plantas e assim, deficiências em macro e micronutrientes, bem

como desequilíbrio nutricional, podem reduzir a taxa de assimilação (Taiz & Zeiger, 1998; Marshner, 1999; Larcher, 2000; Lawlor, 2001).

Os efeitos dos nutrientes minerais sobre a fotossíntese são complexos e podem atuar desde a síntese de clorofila até a formação do cloroplasto, neste caso, tanto para a síntese de proteínas, membranas dos tilacóides ou pigmentos. Com efeito, em células foliares até 75% do nitrogênio orgânico total está localizado nos cloroplastos principalmente como enzimas (Marshner, 1999).

Além disso, nutrientes minerais são fundamentais tanto na fase fotoquímica como na fase bioquímica do processo fotossintético. Com respeito à primeira, vários deles estão diretamente envolvidos na cadeia de transporte eletrônico fotossintético. No fotossistema II e fotossistema I (FSII e FSI), moléculas de clorofila apresentam átomos de magnésio em seu núcleo, e absorvem fótons, iniciando o fluxo eletrônico. A fotólise da água é mediada por um complexo enzimático, ligado ao FSII no qual está presente o manganês. Citocromos (Cyt b-f) com seu átomo central de ferro mediam o fluxo eletrônico entre FSII e FSI. A plastocianina, um dos aceptores eletrônicos, contém cobre em sua estrutura (Marschner, 1999).

Relativamente à fase bioquímica, uma deficiência em nutrientes minerais pode reduzir a fotossíntese líquida, tanto pela influência na reação de fixação de CO₂, como na entrada de CO₂ através dos estômatos. Finalmente, tanto a síntese de amido nos cloroplastos como o transporte de açúcares através na membrana do cloroplasto ao citossol, são diretamente controlados pela concentração de fosfato inorgânico (Marschner, 1999).

A nutrição mineral influencia indiretamente o metabolismo do carbono devido à sua influência no crescimento e na morfogênese (crescimento, tamanho e estrutura das folhas, dos ramos e das raízes) (Larcher, 2000). Sob deficiência nutricional, a

taxa de crescimento foliar e portanto o índice de área foliar (IAF) podem ser limitados por baixas taxas de assimilação líquida ou insuficiente expansão celular ou ambos fatores. Efeitos paralelos da deficiência de nutrientes minerais decrescem não apenas a fotossíntese e IAF mas também a duração da área foliar, que representa o tempo no qual as folhas fonte suprem de fotossintatos os drenos (Marschner, 1999).

É igualmente importante mencionar que especialmente para plantas perenes, como é o caso da pupunheira, ainda que a concentração de cada elemento possa variar dentro de uma faixa razoavelmente ampla sem alterar significativamente a taxa de fotossíntese, esta comumente pode ser reduzida mesmo quando sintomas da deficiência não são evidentes (Koslowsky & Pallardi, 1997). Isso é bastante importante em palmeiras, devido principalmente à demora na emissão e expansão das folhas. Em pupunheiras às vezes a planta está com deficiência em nutrientes, com reflexos significativos na taxa de crescimento e expansão das folhas internas, mas a folha teste ainda apresenta níveis de nutrientes dentro da faixa adequada (Bovi, M.L.A., comunicação pessoal).

3.4. Trocas gasosas

Muitos fatores ambientais influenciam a fotossíntese, incluindo luz, temperatura, concentração de CO₂ do ar, disponibilidade de água (Corley, 1983), umidade do ar, fertilidade do solo, salinidade, poluentes, aplicação de químicos, insetos, doenças e várias interações entre eles (Koslowski & Pallardy, 1997). A fotossíntese também responde a práticas culturais tais como, densidade de plantio, podas, fertilizações e irrigações, que alteram o regime ambiental das plantas (Koslowski & Pallardy, 1997).

A dependência do processo fotossintético das condições ambientais é de interesse para fisiologistas vegetais, pela necessidade de se compreender como o processo responde a essas condições. É importante também para engenheiros agrônomos, porque a produção da planta e portanto a produtividade da cultura, dependem fortemente das taxas fotossintéticas predominantes em um ambiente dinâmico (Taiz & Zeiger, 1998). No entanto, segundo Lawlor (2001), ainda que os processos fotossintéticos primários alicercem a produção vegetal, é a forma como eles se integram com todos os outros processos no desenvolvimento, crescimento e reprodução, que é crítica.

Koslowski & Pallardy (1997), em suas considerações a respeito do grande interesse demonstrado pelo uso de taxas de fotossíntese como índices de crescimento potencial de espécies e genótipos de plantas arbóreas perenes, chamam atenção para o fato de correlações altas, baixas e mesmo negativas, entre capacidade fotossintética e crescimento haverem sido observadas. Para os autores, medidas instantâneas da capacidade fotossintética não seriam apropriadas para estimar o crescimento potencial, uma vez que além das taxas fotossintéticas propriamente ditas, pelo menos quatro outras importantes características fisiológicas determinam o crescimento: padrão estacional de fotossíntese, relação entre fotossíntese e respiração, partição de fotoassimilados dentro da árvore e quantidade de folhas produzidas. Em função disso, Lawlor (2001) observa que padronização adequada das mensurações, acompanhamento da variação da fotossíntese ao longo dos dias, além de mensurações estacionais, poderiam propiciar correlações melhores com a produção.

No entanto, a despeito das mencionadas dificuldades em se relacionar capacidade fotossintética e crescimento (produção de fitomassa), mensurações de

taxas fotossintéticas podem ser bastante úteis em melhoramento genético de espécies vegetais, uma vez que a capacidade fotossintética frequentemente varia bastante entre espécies e genótipos (Koslowski & Pallardy, 1997).

As palmeiras são plantas perenes, sequestrando quantidades significativas de carbono em seus estipes e raízes, existindo, segundo Jayasekara & Jayasekara (1995), grande potencial para aumentar sua produtividade em ecossistemas naturais e agrícolas, pela compreensão de seu comportamento fisiológico.

Nas duas últimas décadas foram realizadas pesquisas sobre trocas gasosas envolvendo palmeiras de importância econômica, sobretudo coqueiro e dendezeiro. Reduções na fotossíntese devido a estresses abióticos e bióticos puderam ser observadas nessas espécies, bem como alterações ocasionadas por fatores estomáticos e não-estomáticos.

Léon *et al.* (1996) observaram para coqueiros sob efeito de estresse biótico, decréscimos das taxas de fotossíntese, com a participação tanto de fatores estomáticos, como de não-estomáticos. Repellin *et al.* (1997) por sua vez, verificaram em coqueiros sob deficiência hídrica do solo, decréscimos na taxa fotossintética líquida dependentes da abertura estomática, e também de fatores não estomáticos.

Uma vez que déficit hídrico é a principal limitação climática à produção do coqueiro (Repellin *et al.*, 1997), a grande maioria dos trabalhos envolvendo trocas gasosas, tem focado seleção para tolerância à seca. Assim, foi estudado o efeito de seca edáfica sobre o estado hídrico, trocas gasosas e composição lipídica da membrana em folhas, com a finalidade de determinar a validade desses parâmetros fisiológicos, como critério de melhoramento do coqueiro para resistência à seca (Repellin *et al.*, 1994). Para identificar precocemente parâmetros para resistência à

seca, respostas fisiológicas ao déficit hídrico foram investigadas em três variedades de coqueiro por Repellin *et al.* (1997), que não observaram diferença entre as variedades para taxas fotossintéticas, concluindo que esse parâmetro não pode ser usado como carácter indireto para avaliação de resistência à seca em genótipos de coqueiro.

Interação genótipo-ambiente foi encontrada por Voleti *et al.* (1993), entre genótipos de coqueiro sob estresse hídrico. Prado *et al.* (2001) estudaram as variações na condutância estomática, fotossíntese e transpiração em genótipos de coqueiro na estação chuvosa e seca, encontrando variações estacionais nesses parâmetros para todos os genótipos estudados.

Sobre trocas gasosas em coqueiro também merecem destaque os trabalhos de Eschbach *et al.* (1982) sobre influência de luz, temperatura e nutrição mineral, de Krishnamurthy & Rajachidambaram (1986) sobre influência de material poluente nas folhas, de Moss (1992) sobre métodos para mensuração de radiação fotossinteticamente ativa através das copas, de Braconnier (1998), sobre mensuração de trocas gasosas por meio de IRGAs, de Rival *et al.* (1996) e Triques *et al.* (1997a) a respeito da atividade da enzima Rubisco, de Braconnier (1998) estudando as variações das trocas gasosas em função do estágio ontogenético das folhas, de Triques *et al.* (1997b) e Triques *et al.* (1998) avaliando trocas gasosas em plântulas e de Braconnier & Bonneau (1998), que estudaram a variação estacional de trocas gasosas em coqueiros deficientes em cloro.

Trocas gasosas em dendezeiro também têm sido bastante estudadas. Van Kraalingen *et al.* (1989), através de análise de modelo matemático, observaram que qualquer aumento na taxa de fotossíntese de dendezeiros devido ao genótipo ou ao

aprimoramento do manejo, resultava em aumento proporcional na produção de cachos.

A produção de matéria seca em dendezeiro é muito sensível às condições ambientais, sendo o fechamento estomático em situação de baixa disponibilidade de água e alto déficit de pressão de vapor atmosférico, um importante fator limitando a fotossíntese e portanto a produção (Smith, 1989). Esse autor utilizou dados de campo e de laboratório para elaborar um modelo de relações entre taxa de fotossíntese líquida e condutância estomática, e entre condutância estomática e variáveis ambientais, para avaliação do valor potencial de genótipos com baixa sensibilidade estomática, tanto ao DPV_{ar} quanto à água disponível no solo.

A alta sensibilidade da fotossíntese a fatores ambientais em dendezeiros, igualmente foi demonstrada por Dufrene & Saugier (1993) e Lamade & Setiyo (1996). Esses últimos autores também observaram diferenças entre clones para respostas fotossintéticas, mostrando a possibilidade de utilização desses parâmetros em programas de melhoramento.

Também merecem destaque em dendezeiro os estudos sobre a variação da assimilação líquida em função do estágio ontogenético das folhas (Corley, 1983), sobre as variações nas trocas gasosas relacionadas a doenças (Mepsted *et al.*, 1995), bem como método para determinação de trocas gasosas por meio de IRGAs (Lamade, 1996) e os estudos sobre a variação de parâmetros fotossintéticos durante propagação *in vitro* através de embriogênese somática (Rival *et al.*, 1997) e teores de Rubisco (Rival *et al.*, 1996; Rival *et al.*, 1998).

Além dessas palmeiras, estudos envolvendo vários aspectos de trocas gasosas foram realizados em *Washingtonia filifera* e *Serenoa repens* (Moraes, 1980); *Socratea durissima* (Oerst.) H. Wendl. e *Scheelea zonensis* Bailey (Hogan, 1988;

Araus & Hogan, 1994); *Chrysalidocarpus lutescens* Wendl. (Reyes, 1996); *Sabal palmetto* (Perry & Williams, 1996). Para palmeiras do gênero *Archontophoenix* spp., Downer & Hodel (2001), avaliaram a variação a campo da condutância estomática da espécie *A. cunninghamiana*. A importância desses trabalhos está em seu caráter pioneiro uma vez que representam as únicas referências encontradas na literatura consultada, para essas espécies de palmeiras. É interessante mencionar também a referência mais antiga encontrada sobre trocas gasosas em palmeiras, referente à variação da eficiência fotossintética de tamareiras (*Phoenix dactylifera* L.) em função do estágio ontogenético das folhas (Nixon & Wedding, 1956). Embora a tamareira tenha grande importância econômica em vários países, não foram encontrados na literatura pesquisada trabalhos recentes, relativos a trocas gasosas dessa espécie.

Das palmeiras brasileiras, existem estudos sobre trocas gasosas em açazeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) e em buritizeiro (*Mauritia vinifera* Mart.), apresentando resultados pioneiros sobre a fisiologia dessas espécies. Para o açazeiro a condutância estomática e a transpiração de mudas foram significativamente reduzidas devido à baixa disponibilidade de oxigênio no meio durante inundação do sistema radicular (Pelacani *et al.*, 1995). Fotossíntese, condutância estomática e transpiração foram estudadas em mudas de buritizeiro (*Mauritia vinifera* Mart.) submetidas a estresse hídrico (Calbo & Moraes, 1997) e a inundação (Calbo *et al.*, 1998).

Trocas gasosas em pupunheira, começaram a ser pesquisadas a partir do fim dos anos 90. Willis *et al.* (1998) estudaram, em condições de campo, assimilação líquida, transpiração, condutância estomática de 20 espécies de palmeiras, dentre as quais a pupunheira. Para essa palmeira, decréscimos nos valores da assimilação líquida foram relacionados ao fluxo de fótons fotossintéticos e ao fechamento parcial

dos estômatos (Tucci *et al.*, 2001a), bem como à idade das folhas (Tucci *et al.*, 2001b). Oliveira *et al.* (2002), trabalhando com mudas, em casa-de-vegetação, observaram decréscimo no potencial da água das folhas e nas trocas gasosas, quando a irrigação foi interrompida.

Segundo Lichtenthaler (1996), os métodos clássicos para estudos dos efeitos de condições de estresse na fotossíntese, baseados nas mensurações de taxas fotossintéticas e relações de trocas gasosas, são bastante apropriados. No entanto, o autor aponta para a possibilidade e necessidade de se realizar estudo ainda mais completo envolvendo alterações na fase fotoquímica da fotossíntese. Esse estudo se baseia na emissão de fluorescência pela clorofila *a*.

3.5. Fluorescência da clorofila *a*

A atividade fotossintética é muito sensível às condições ambientais. O efeito de condições ambientais adversas é geralmente observado como um decréscimo na assimilação líquida de CO₂ (Nilsen & Orcutt, 1996; Taiz & Zeiger, 1998). No entanto, é importante considerar que taxas mais baixas de assimilação de CO₂, provocadas por estresses ambientais, podem estar relacionadas tanto com decréscimos na difusão de CO₂ para os locais de carboxilação (devido ao parcial ou total fechamento dos estômatos), como com a inibição direta dos processos envolvidos na fase fotoquímica ou na fase bioquímica da fotossíntese, que ocorrem nos cloroplastos (Krause & Weiss, 1991; Baker, 1993).

Bjorkman & Powles (1984) mencionaram caso em que sob estresse hídrico houve inativação da atividade fotossintética como consequência de fatores estomáticos (declínio na condutância estomática), mas também de componentes não-estomáticos da fotossíntese, incluindo a taxa de assimilação de CO₂ e a

atividade do transporte eletrônico nos cloroplastos, indicando uma inativação da fotoquímica primária, associada ao fotossistema II (FSII).

A fluorescência da clorofila tem sido usada há muitos anos como forma de pesquisar a energia de excitação dentro do aparato fotossintético (Baker, 1993; Govindjee, 1995).

Em anos recentes tem havido notável progresso na compreensão e uso prático da fluorescência da clorofila em ciência vegetal, promovido de um lado, pela necessidade de maior compreensão do fenômeno fotossintético em plantas em distintos habitats e condições de cultivo (van Kooten & Snel, 1990), e de outro, pelo desenvolvimento de instrumentação e métodos apropriados (van Kooten & Snel, 1990; Baker, 1993). Desse modo, a análise da fluorescência da clorofila, que no passado era utilizada como método pioneiro em pesquisa básica de fotossíntese, evoluiu ao ponto de poder ser aplicada em estudos de fotossíntese *in vivo* sob condições de campo (Schreiber *et al.*, 1995).

A fluorescência da clorofila emitida pelas plantas verdes reflete a complexidade dos fenômenos envolvidos na atividade fotossintética (Krause & Weiss, 1991). A luz solar que incide nas folhas, é absorvida no aparato fotossintético pelos sistemas coletores (clorofilas *a* e *b*, xantofilas e carotenos) associados aos fotossistemas, e a energia de excitação é transferida para os centros de reação dos dois fotossistemas, onde conduzirá as reações fotoquímicas primárias, que iniciarão a conversão da energia fotossintética (Krause & Weiss, 1991).

Björkman & Demmig (1987) relataram que mais de 90% da luz absorvida é utilizada pela fotossíntese. No entanto, um processo competitivo paralelo de menor proporção, de desativação dos pigmentos excitados ocorre, correspondendo à emissão de fluorescência da clorofila, associada ao fotossistema II (PSII) (Krause &

Weiss, 1991). Assim, a energia absorvida pelo aparato fotossintético pode ser dissipada de três formas: fotoquimicamente, através da conversão fotossintética; pela emissão de fluorescência; ou ainda pela emissão de calor (Schreiber *et al.*, 1995). A emissão da fluorescência da clorofila é, portanto, um parâmetro bastante variável, sendo extinguida devido à competição da reação fotoquímica com outras rotas de de-excitação (Krause & Weiss, 1991).

A eficiência do PSII analisada conjuntamente com as taxas de assimilação de CO₂, irá refletir a interdependência entre as reações das fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese (Matos, 1998).

Uma vez que o PSII é sensível a uma ampla faixa de condições ambientais, seu funcionamento, é um dos mais precisos indicadores de estresses ambientais em plantas (Ball *et al.*, 1994; Matos, 1998). Com efeito, medidas da fluorescência da clorofila, têm sido amplamente usadas em estudos sobre os efeitos de estresses ambientais, tais como causados por exposição à luz excessiva (fotoinibição) (Björkman & Demmig, 1987; Schreiber & Bilger, 1987), altas temperaturas, além de estresse causado por deficiência hídrica do solo (Schreiber & Bilger, 1987).

Em todos esses casos, os métodos de fluorescência têm sido valiosos na caracterização de alterações induzidas pela situação estressora, refletindo tanto alterações em membranas como no desempenho fotossintético geral. Ball *et al.* (1994) mencionam ainda a possibilidade de se poder relacionar certas características da emissão de fluorescência da clorofila *a* com a variação diurna e estacional da fotossíntese, crescimento vegetal e dinâmica de comunidades, indicando grande potencial para sua utilização em ecologia florestal.

Na última década, estudos sobre a fluorescência da clorofila *a* foram amplamente realizados, envolvendo cultivos agrícolas como cacaueteiro (Santos *et al.*,

1998); soja e girassol (Guidi & Soldatini, 1997); milho e bananeira (Rodrigues, 1996) e espécies florestais (Ball *et al.*, 1994; Matos, 1998; Lobo-Faria, 1998; Prior *et al.*, 1997; Lemos Filho 2000). Esses estudos propiciaram maior compreensão das respostas do aparato fotossintético dessas espécies sob distintas condições ambientais.

Em palmeiras, estudos com várias espécies utilizaram parâmetros de fluorescência da clorofila, especialmente para elucidar efeitos de vários estresses abióticos: coqueiro (Mannan *et al.*, 1986; Yamada *et al.*, 1996); *Trachycarpus fortunei* (Larcher *et al.*, 1991); e bióticos: palmeira areca (Chowdappa & Balasimha, 1994). Em dendezeiro (Rival *et al.*, 1997) e coqueiro (Triques *et al.*, 1997; Triques *et al.*, 1998) a variação no padrão de emissão da fluorescência da clorofila foi utilizada em trabalhos envolvendo micropropagação. Merece destaque o trabalho de Araus & Hogan (1994), que estudaram, a campo, o curso diário de F_v/F_m para as palmeiras *Socratea exorrhiza* e *Scheelea zonensis* (Araus & Hogan, 1994). Assim, de toda literatura consultada, esse trabalho com palmeiras foi o que mais se relacionou ao nosso estudo.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Experimento realizado em Campinas, SP.

4.1.1. Local

O experimento foi conduzido no Centro Experimental de Campinas, do Instituto Agrônomo (IAC), localizado em Campinas (SP), a 22°54'S; 47°05'O e 674 m a.n.m. A área enquadra-se na região que de acordo com a classificação de Köppen é Cwa, apresentando uma estação quente e chuvosa, de outubro a março, com temperatura média entre 22 e 24° C e precipitação pluviométrica de 1.057 mm; e uma estação mais seca, de abril a setembro, com temperatura entre 18 e 22° C, com 325 mm de precipitação, excedente hídrico anual normal de 320 mm e deficiência hídrica anual normal de 14 mm (Ortolani *et al.*, 1995).

Na Figura 1 estão apresentadas as normais climatológicas (1961-1990) mensais de temperaturas máximas, mínimas e médias e radiação solar (a), precipitação pluviométrica e umidade relativa normais (b) (Departamento Nacional de Meteorologia, 1992) e balanço hídrico normal (c) (Centro de Ecofisiologia e Biofísica do IAC), da região de Campinas, SP.

4.1.2. Material vegetal, delineamento experimental e condições de cultivo

Foram estudadas pupunheiras inermes, provenientes de sementes de Yurimaguas, Peru. As mudas para o experimento a campo foram formadas no período de junho de 1999 a junho de 2000, segundo as recomendações gerais propostas por Bovi (1998), com substrato composto por três partes de solo e uma parte de esterco de curral curtido, porém em recipientes grandes com capacidade para 5L de substrato.

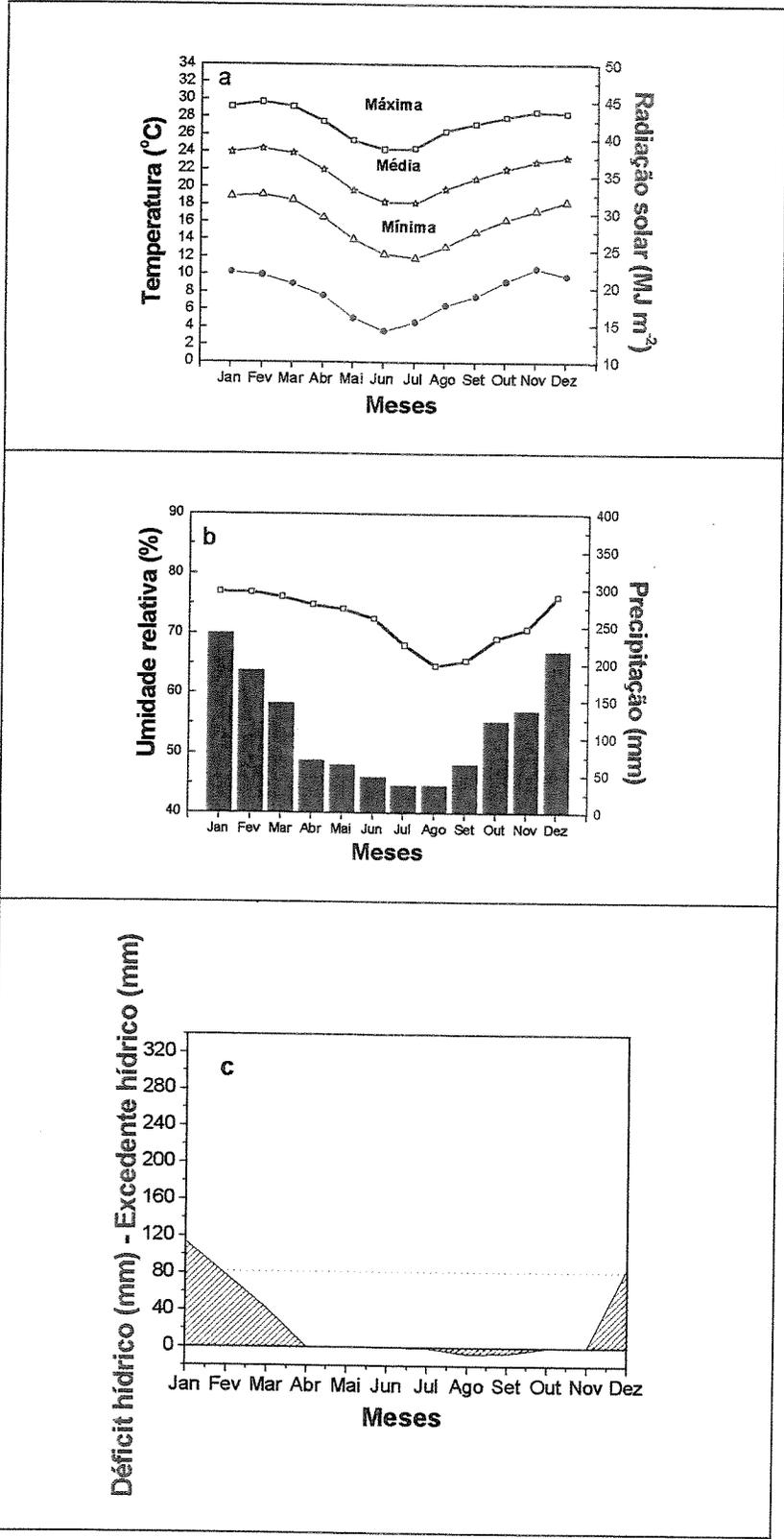


Figura 1. Normais climatológicas (1961-1990) mensais de temperaturas máximas, médias e mínimas e radiação solar (a), precipitação pluviométrica e umidade relativa (b) (Departamento Nacional de Meteorologia, 1992) e extrato do balanço hídrico normal (c) (Centro de Ecofisiologia e Biofísica do IAC), de Campinas, SP.

Mantiveram-se as plantas em casa-de-vegetação, até o transplante. A partir de fevereiro de 2000, as mudas começaram a ser adubadas quinzenalmente, com 1 g de nitrato de potássio e 150 mL de esterco de curral curtido por recipiente.

Em junho de 2000, as plantas foram transplantadas em tambores plásticos de 80 L de capacidade (115 kg de substrato), cortados na porção superior e parte inferior apresentando orifícios para permitir a drenagem da água, facilitada pela colocação de 10 cm de brita no fundo.

O substrato constou de mistura de partes iguais em volume de terra, areia e esterco, cujas características físicas e químicas estão representada nas Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Tabela 1. Características físicas do substrato usado para o plantio de pupunheiras em tambores.

Características	Valores
Areia grossa (%)	41,0
Areia fina (%)	26,0
Limo (%)	11,0
Argila (%)	22,0
Cascalho (%)	10,6
Densidade aparente (g cm ⁻³)	1,2
Densidade real (g cm ⁻³)	2,5
Porosidade (%)	49,9

Tabela 2. Características químicas (macro e micronutrientes) do substrato usado para plantio de pupunheiras em tambores de 80 L.

Características	Valores
pH (CaCl ₂)	5,5
pH (água)	6,2
Matéria orgânica (g/dm ³)	28,0
Al (mmol/dm ³)	—
H (mmol/dm ³)	18,0
CTC (mmol/dm ³)	73,7
V (%)	75,6
Macronutrientes	
P* (mg/dm ³)	64,6
P** (mg/dm ³)	117,6
K (mmol/dm ³)	20,7
Ca (mmol/dm ³)	27,0
Mg (mmol/dm ³)	8,0
Micronutrientes	
S (mg/dm ³)	16,1
Na (mg/dm ³)	116,0
Fe (mg/dm ³)	98,0
Mn (mg/dm ³)	72,0
Cu (mg/dm ³)	5,4
Zn (mg/dm ³)	13,0
B (mg/dm ³)	0,3

Extratores: * - Melich

** - Resina aniônica

A área do experimento foi limpa e aplainada, colocando-se placas de cimento sobre as quais foram colocados os tambores. O plantio das mudas nos tambores foi realizado em junho de 2000. As plantas foram conduzidas em espaçamento 2 x 1 m, dispostas em quatro linhas de dez plantas cada, totalizando 40 plantas (Figura 2, a, b, c). O delineamento empregado foi inteiramente casualizado.

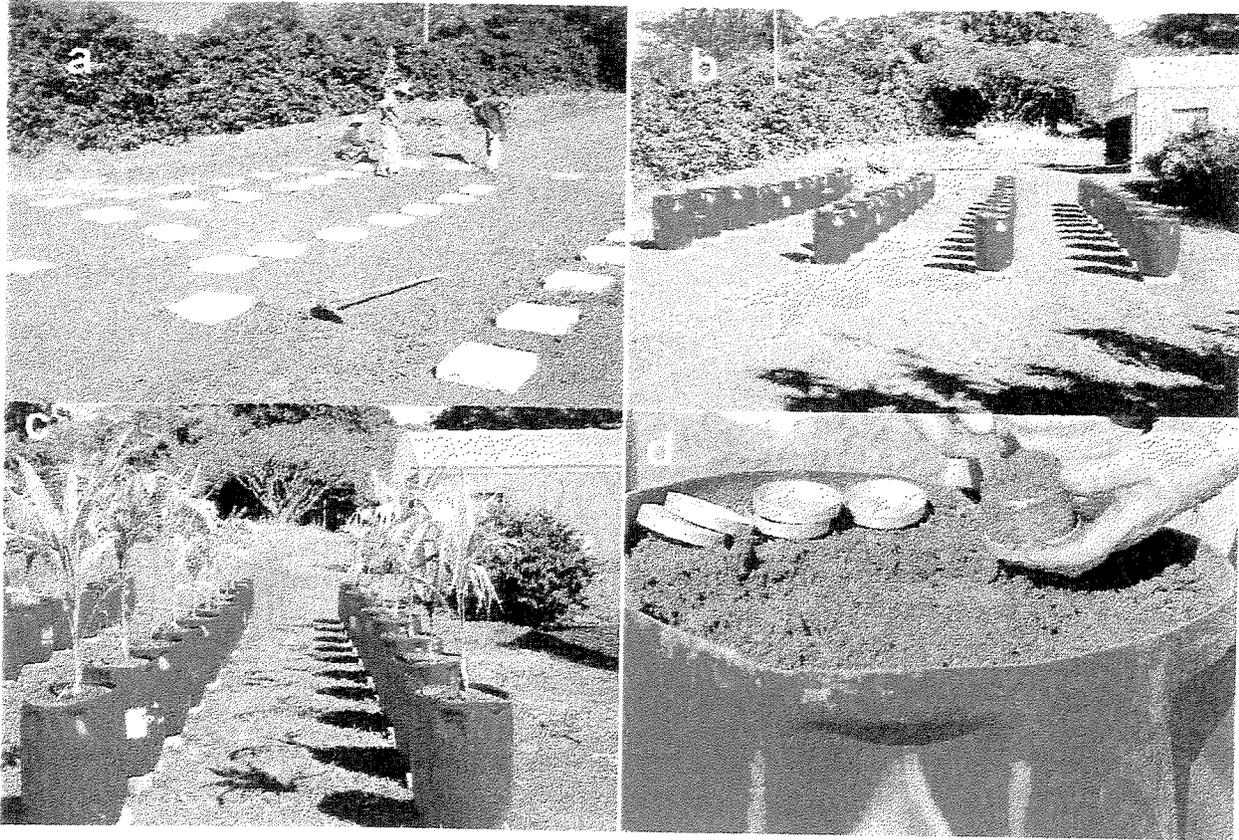


Figura 2. Aspectos da instalação do experimento. Marcação do espaçamento e instalação das placas (a), tambores com o substrato (b), plantas recém-plantadas (c) e coleta de substrato para elaboração da curva de retenção de água (d), Campinas, SP, 2000/2001.

A condução do experimento envolveu irrigação diária, retirada de ervas daninhas, coleta, identificação e controle de insetos e microorganismos fitopatogênicos além de adubações periódicas para manutenção das plantas em estado nutricional adequado.

Devido ao grande crescimento das plantas a partir de dezembro de 2000, foi necessário construir andaime de madeira entre as duas linhas centrais do experimento, para permitir a realização de todas as avaliações (Figura 3).



Figura 3. Aspecto do experimento em abril de 2001, com andaime de madeira instalado entre as duas linhas centrais, Campinas, SP, 2000/2002.

4.1.3. Adubação e monitoramento do estado nutricional do substrato e das plantas

Após o plantio nos tambores as mudas foram adubadas, a cada 15 dias, com 2 g de nitrato de potássio por planta, até março de 2001. A partir de abril de 2001 foi estabelecido um cronograma de adubação completa, incluindo os micronutrientes zinco e boro, com base na previsão de acúmulo de fitomassa para período de um

mês. Para tanto, plantas de um cultivo comercial em diferentes tamanhos foram amostradas, bem como plantas em condições de viveiro. As plantas foram avaliadas quanto ao diâmetro, altura e número de folhas. Após as mensurações foi feita análise destrutiva, pesando-se massa fresca e seca das diferentes partes. Por meio de ajuste de curva estabeleceu-se a relação existente entre a altura da haste principal e a biomassa aérea seca (dados não apresentados). Dados periódicos que vinham sendo tomados nas plantas constantes do experimento foram analisados, estabelecendo-se uma relação linear entre altura e meses de avaliação. Por meio dessa relação estimou-se que o crescimento médio em altura no período estava em torno de 10 cm por mês. Com base nessa estimativa e de acordo com o preconizado no boletim 100 para o cultivo da pupunheira (Bovi & Cantarella, 1996), estabeleceram-se os nutrientes e as quantidades dos mesmos a serem aplicados periodicamente, de forma a manter a taxa de crescimento estimada para o período.

Assim, com base na estimativa mencionada, que indicou incorporação de fitomassa de 160 g de matéria seca ao mês, a partir de abril de 2001 foi iniciada a aplicação de adubação completa, que consistiu basicamente de três aplicações mensais dos seguintes adubos, nas respectivas quantidades por planta: primeira aplicação – 12 g de sulfato de amônio, 2,5 g de cloreto de potássio, 0,25 g de ácido bórico e 0,25 g de sulfato de zinco; segunda aplicação – 7,5 g de nitrato de amônio, 2,5 g de cloreto de potássio, 0,25 g de ácido bórico e 0,25 g de sulfato de zinco; terceira aplicação – 7,5 g de nitrato de amônio. As aplicações foram realizadas a cada dez dias.

Em novembro de 2001 foi escarificada a superfície dos tambores e colocado 1,5 kg de esterco de curral curtido em cobertura. Tal procedimento foi repetido em maio de 2002.

A estimativa de crescimento foi revista a cada estação para ajustar os dados de crescimento às exigências nutricionais das plantas. Análises do substrato dos tambores foram feitas periodicamente, visando monitorar adequadamente o estado nutricional das plantas.

Visando monitorar a composição química do substrato e o estado nutricional das plantas, foi realizada amostragem de substrato e de tecido foliar para diagnose (macro e micronutrientes) em quatro épocas por ano: julho de 2001 (inverno), outubro de 2001 (primavera), janeiro de 2002 (verão) e abril de 2002 (outono).

Para as análises do substrato, foram amostrados os 16 tambores centrais, tendo sido colhidas amostras correspondentes a 0-20 cm e 0-50 cm de profundidade. Para a análise foliar, foram coletados e enviados ao laboratório, seis folíolos da porção média das folhas (de +1 a +6). A folha +1 corresponde à folha mais jovem completamente expandida, e assim sucessivamente (Tomlinson, 1990). Macro e micronutrientes foram determinados segundo método proposto por Bataglia *et al.* (1983). Em todas as coletas, foi estimado também o teor de clorofila nos mesmos folíolos, usando-se equipamento SPAD-Meter, Minolta, Co., Ltd., Japan. Os teores de clorofila foram estimados antes da coleta dos folíolos, em sua porção mediana. As medidas foram realizadas às 10:00 horas.

De modo geral, durante o experimento as plantas apresentaram níveis de nutrientes dentro das faixas adequadas à espécie (van Raij & Cantarella, 1996), não tendo sido observadas deficiências nutricionais que pudessem comprometer o crescimento e as relações de trocas gasosas.

4.1.4. Avaliação do desenvolvimento vegetativo

O desenvolvimento vegetativo foi avaliado aproximadamente a cada 30 dias, em todas as plantas, através de medidas das seguintes variáveis: altura da planta (medida do colo até o local de inserção da folha mais jovem completamente expandida); perímetro da haste principal (medido na altura do colo); número de folhas fotossinteticamente ativas; comprimento da ráquis das folhas +1, +2 e +3; e emissão de folhas novas. Foram também avaliados o número de perfilhos (Figura 4) e sua altura, diâmetro e número de folhas.



Figura 4. Aspecto de um dos tambores mostrando haste principal de pupunheira circundada por perfilhos. Campinas, SP, 2000/2002.

4.1.5. Monitoramento do estado hídrico do solo

Após o transplante, os tambores foram irrigados diariamente, até drenagem. A partir de março de 2001 foi iniciado o monitoramento do estado hídrico do substrato dos 16 tambores centrais, com o analisador de umidade do solo modelo

Trase System I da SoilMoisture Equipment Corp. (1990), pela técnica da reflectometria no domínio do tempo (TDR, Time Domain Reflectometry). O substrato dos tambores foi mantido durante todo o transcorrer do experimento na capacidade de campo avaliada segundo dados obtidos em experimento paralelo (Arruda *et al.*, 2002), que levou em consideração a curva de retenção de água do substrato (Richards *et al.*, 1956), medidas com o sistema Trase para calibração e elaboração de curvas.

A partir do monitoramento da umidade do substrato com o sistema Trase, a irrigação passou a ser feita através de fornecimento de volumes calculados de água, gotejando através de garrafas plásticas de 2L de capacidade, duas por tambor, apoiadas em suporte de arame (Figura 5).

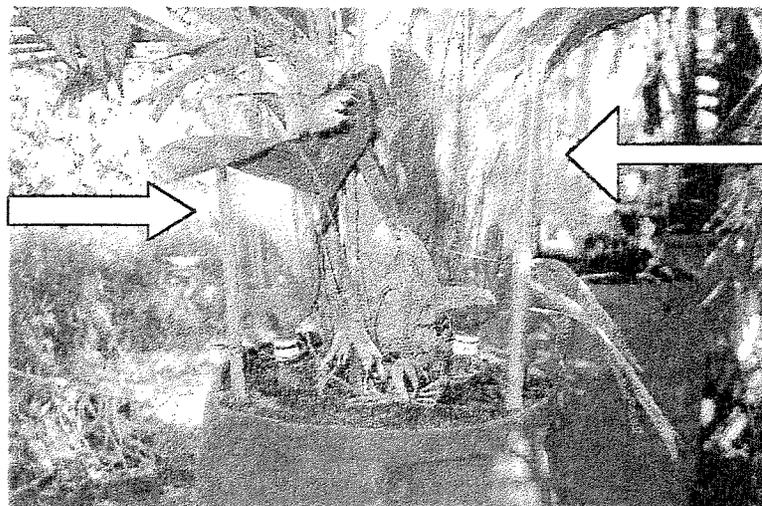


Figura 5. Sistema de irrigação dos tambores. Campinas, SP, 2000/2002.

4.1.6. Monitoramento do estado hídrico das folhas

O potencial da água das folhas (ψ , MPa), foi avaliado no mesmo dia e nas mesmas plantas e nas mesmas folhas nas quais foram avaliados os parâmetros

relacionados às trocas gasosas. ψ foi determinado na porção apical de um folíolo planófilo e ensolarado, localizado na porção mediana da folha, utilizando-se câmara de pressão (Scholander *et al.*, 1965). As determinações foram realizadas às 5:30 horas e às 13:00 horas.

4.1.7. Medidas de trocas gasosas

As mensurações das trocas gasosas foram realizadas aproximadamente a cada 30 dias, entre junho de 2001 e junho de 2002, entre 7:00 e 18:00 horas. Para cada mês, as variáveis relativas a trocas gasosas foram avaliadas ao longo de um dia, com medidas realizadas em intervalos aproximadamente de duas horas, entre 7:00 e 18:00 horas.

Foram avaliadas oito plantas centrais do experimento. As medidas foram realizadas na porção mediana de um folíolo localizado na parte média da folha mais jovem completamente expandida (folha +1) e durante o transcorrer do experimento, foram avaliadas as folhas desse mesmo estágio ontogenético (Figura 6).

Foram medidas a assimilação líquida de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$), a taxa de transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) e a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). As duas últimas variáveis foram medidas através dos sensores do equipamento. Foi calculada a eficiência do uso da água (A/E , $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$). Para a realização das medidas utilizou-se equipamento portátil para medidas de trocas gasosas (CO_2 e H_2O) por radiação infravermelha, modelo LCA-4, da ADC, BioScientific Ltd., England.



Figura 6. Medidas de trocas gasosas na parte mediana de folíolo de pupunheira localizado na porção média de uma folha +1. Campinas, SP, 2001/2002.

4.1.8. Curva de resposta à luz

Em março de 2002, foi executada curva de resposta de A à luz em três das plantas utilizadas nas mensurações das trocas gasosas. As medidas foram realizadas com equipamento portátil para medidas de trocas gasosas modelo LCA-4, acoplado a equipamento de controle do microclima dentro da câmara foliar (ADC, BioScientific Ltd., England). À câmara foi acoplada a unidade de luz (Portable Light Unity) que permitiu o trabalho a densidades de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) fixas, pré-estabelecidas. A elaboração da curva de resposta à luz teve início às 8:30 horas, realizando-se para cada planta três medidas para cada valor de $DFFF$. As medidas começaram a $2.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e foram efetuadas a intervalos de fluxo de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, até $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e a partir dessa densidade a 100, 50, 30 e $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As medidas foram realizadas na parte média de um folíolo, localizado na parte mediana da segunda folha (folha +2).

Os dados foram ajustados à seguinte equação: $A = A_{\max} * (1 - e^{-\alpha (x - \Gamma)})$, onde: A_{\max} = assimilação líquida máxima, α = constante de proporcionalidade, x = radiação fotossinteticamente ativa e Γ = ponto de compensação lumínica (Prado & Moraes 1997). A eficiência quântica aparente foi estimada por $\Phi = (\alpha \cdot A_{\max}) e^{(\alpha \cdot \Gamma)}$. Também estimou-se a eficiência quântica aparente pelo coeficiente angular da equação da reta ajustada à porção linear da curva de resposta da fotossíntese à luz (Taiz & Zeiger, 1998).

4.1.9. Medidas da cinética de emissão de fluorescência da clorofila *a*

As medidas de fluorescência da clorofila *a* foram efetuadas em folíolos das mesmas plantas, nos mesmos dias e horários das medidas de trocas gasosas, com uma medida adicional às 6:00 horas. Foi utilizado fluorômetro modulado (PAM-2000 da Walz, Effeltrich, Alemanha). A fibra de emissão de luz/sensor do fluorômetro permitiu medidas de *DFFF* e da temperatura na superfície foliar. Foram feitas as seguintes determinações (Bilger *et al.*, 1995): eficiência quântica potencial do fotossistema II, $\Phi_{potencial} FSII (F_v/F_m, F_v=F_m-F_0)$ e eficiência quântica efetiva, $\Phi_{efetiva} FSII \{[(F_m'-F)/F_m'] = \Delta F/F_m'\}$. F_0 , F_m e F_v indicam, respectivamente, fluorescência mínima, fluorescência máxima e fluorescência variável determinadas após escuro, F_m' indica fluorescência máxima à luz e F fluorescência no estado de equilíbrio dinâmico.

F_m e F_0 foram medidos às 6:00 horas em folhas adaptadas ao escuro por uma noite e depois, em intervalos de 2 horas, em folhas adaptadas ao escuro por 30 minutos.

4.1.10. Dados climáticos

Os dados de temperaturas máximas, médias e mínimas do ar, bem

como precipitação pluviométrica e insolação empregados nas correlações com as variáveis de crescimento foram obtidos em estação meteorológica convencional, instalada a 300 metros do local do ensaio (Centro de Pesquisa e Desenvolvimento em Ecofisiologia e Biofísica do IAC).

Dados de temperatura e umidade relativa do ar, foram também obtidos em estação meteorológica automática (Centro de Pesquisa e Desenvolvimento em Ecofisiologia e Biofísica do IAC). A temperatura da folha (°C) e o *DFFF*, foram medidos, respectivamente, pelo termopar e pelo sensor de *DFFF* da câmara foliar do LCA-4.

O déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}) foi calculado pela equação:

$$DPV_{ar} = es_{ar} - ea_{ar} \quad (1)$$

sendo que,

$$es_{ar} = 0,61365 * \exp [17,502 * T_{ar} / (240,97 + T_{ar})] \quad (2)$$

$$ea_{ar} = (es_{ar} * UR)/100 \quad (3)$$

onde, es_{ar} é a pressão saturante de vapor do ar e ea_{ar} é a pressão atual de vapor do ar em kPa e UR a umidade relativa e T_{ar} a temperatura do ar.

Para o cálculo da diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar ($DPV_{folha-ar}$) considerou-se que:

$$DPV_{folha-ar} = (es_{Tf} - ea_{Tar}) \quad (4)$$

sendo que,

$$es = 0,61365 * \exp [17,502 * T_f / (240,97 + T_f)] \quad (5)$$

onde es é a pressão saturante de vapor na folha, e T_f a temperatura da folha, em °C.

4.1.11. Análise estatística

Os dados de crescimento foram analisados segundo o delineamento inteiramente casualizado, usando-se como fonte de variação principal o fator épocas. Foi realizada análise univariada, com médias comparadas pelo teste de Newman-Keuls a 5% de probabilidade (Steel & Torrie, 1980). Foram feitas análises de correlação linear simples (método de Pearson a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade) entre as medidas de crescimento entre si, bem como das taxas de crescimento absoluto e relativo e do número de folhas e de perfilhos, com os dados de clima, correspondentes ao período de um a quatro meses anteriores às medidas, bem como com as médias de 30 dias defasadas de 30 e 60 dias. Para os ajustes de curva não foram consideradas as medidas da fase de aclimatação para nenhuma das variáveis de crescimento estudadas.

Para as medidas de trocas gasosas foi realizada análise de variância, considerando-se três fontes de variação: épocas, estações e horas do dia. Para melhor analisar as relações entre A e g_s , $DFFF$, DPV_{ar} , $DPV_{folha-ar}$ e temperatura foliar, o ano foi dividido nas quatro estações convencionais: outono (abril, maio, junho); inverno (julho, agosto, setembro); primavera (outubro, novembro, dezembro); verão (janeiro, fevereiro, março) e o dia foi dividido em manhã (antes das 12:00 horas) e tarde (após 12:00 horas).

Todos os dados foram empregados na determinação da resposta de A a $DFFF$. Para todas as outras análises foram utilizadas somente as medidas nas quais FFF excedeu $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, fluxo correspondente à saturação da fotossíntese pela luz. Foi empregado o programa Statgraphics 6.0 (Statistical Graphics Corporation) para as análises estatísticas. Análises de correlação entre as variáveis foram efetuadas pelo método de Pearson (Steel & Torrie, 1980) a 5, 1 e 0,1% de

probabilidade. Análises de regressão foram realizadas, com a definição de modelos, escolhidos pelo valor de R^2 e significado biológico, e ajuste de curva efetuados pelo programa Microcal Origin 6.0.

4.2. Experimento conduzido em Ubatuba, SP

4.2.1. Local

O experimento foi conduzido na Estação Experimental do Instituto Agrônomo (IAC), em Ubatuba, SP, a 23° 27'S, 45° 04'W, 6m a.n.m., temperatura média anual 20,8°C, precipitação pluviométrica 2841 mm; deficiência hídrica nula; evapotranspiração potencial normal de 992 mm e excedente normal de 1849 mm (Centro de Pesquisa e Desenvolvimento em Ecofisiologia e Biofísica do IAC).

Na Figura 7 são apresentadas as normais climatológicas (1961-1990) mensais de temperaturas máximas, mínimas e médias e radiação solar (a), precipitação pluviométrica e umidade relativa normais (b) (Departamento Nacional de Meteorologia, 1992) e balanço hídrico normal (c) (Centro de Pesquisa e Desenvolvimento em Ecofisiologia e Biofísica do IAC), da Estação Experimental de Ubatuba, SP.

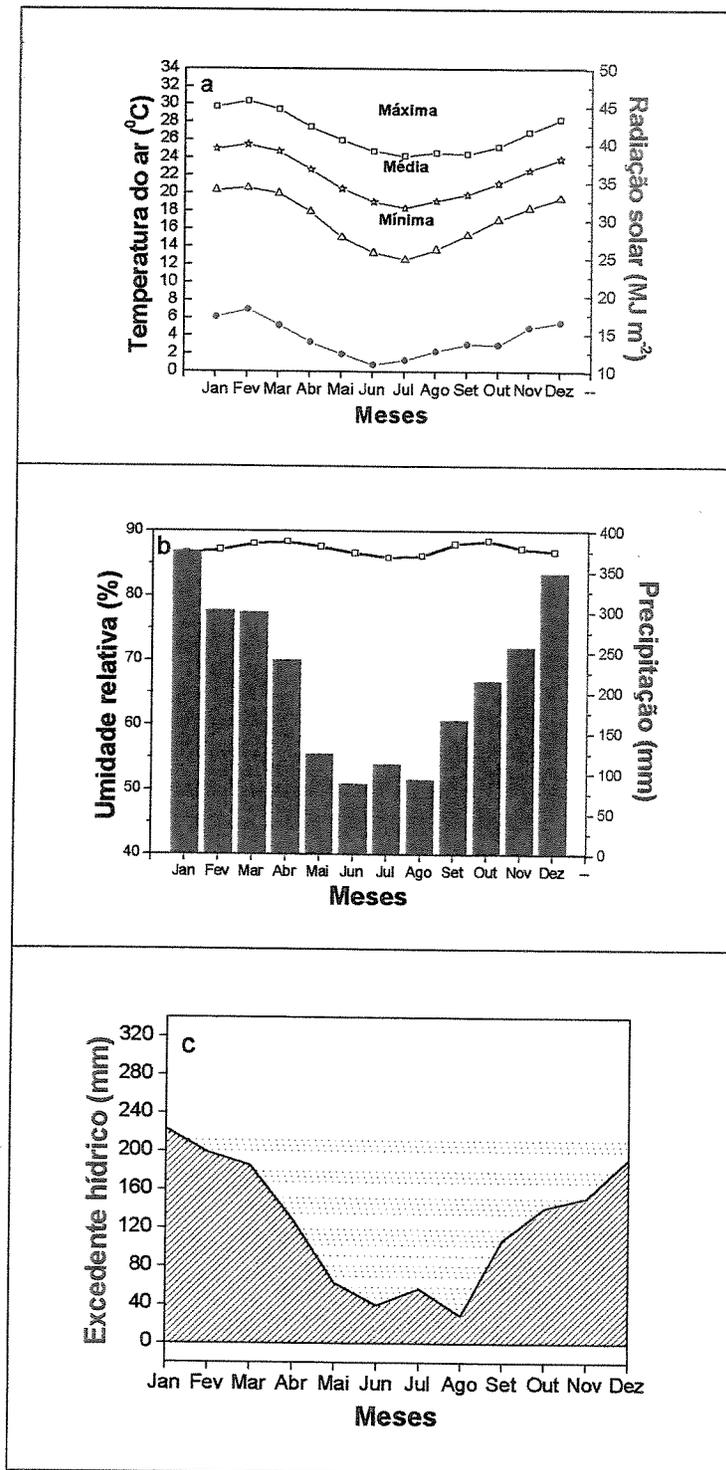


Figura 7. Normais climatológicas (1961-1990) mensais de temperaturas máximas, médias e mínimas e radiação solar (a), precipitação pluviométrica e umidade relativa (b) (Departamento Nacional de Meteorologia, 1992) e extrato do balanço hídrico normal (c) (Centro de Pesquisa e Desenvolvimento em Ecofisiologia e Biofísica do IAC), de Ubatuba, SP.

4.2.2. Material vegetal e condição de cultivo

Foram estudadas pupunheiras da raça "microcarpa", provenientes de sementes do Pará, Brasil. As medidas foram realizadas em perfilhos de touceiras de pupunheiras de 12 anos de idade, que vinham sendo colhidas regularmente para produção de palmito. Os perfilhos estudados, na ocasião das medidas apresentavam desenvolvimento semelhante ao das plantas cultivadas em tambores. À época das primeiras medidas, em julho de 2001, os perfilhos mensurados apresentavam as seguintes médias: 159 cm de altura, 14,6 cm de diâmetro da haste e 7 folhas funcionais.

Na Figura 8 são apresentados aspectos do experimento onde se encontram as plantas medidas.

4.2.3. Medidas de trocas gasosas

As medidas das variáveis relativas a trocas gasosas foram realizadas em quatro épocas: julho de 2001 (inverno); novembro de 2001 (primavera); janeiro de 2002 (verão); e maio de 2002 (outono). O método empregado, bem como o equipamento utilizado foram idênticos ao expresso em 4.1.7.

4.2.4. Medidas da cinética de emissão de fluorescência da clorofila a

O método empregado, bem como o equipamento utilizado foram idênticos ao expresso em 4.1.9.

4.2.5. Análise estatística

Foi realizada análise de variância univariada, com médias comparadas pelo teste de Newman-Keuls a 5%. Para as análises de correlação foi utilizado o método de Pearson a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade (Steel & Torrie, 1980). As análises foram efetuadas com o auxílio do programa Statgraphics 6.0. Análises de regressão

foram realizadas, com a definição de modelos e ajuste de curva efetuados pelo programa Microcal Origin 6.0.



Figura 8. Aspectos de experimento com pupunheiras em Ubatuba, SP, no qual foram realizadas em algumas plantas, medidas de trocas gasosas. Ubatuba, SP, 2001/2002.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Análise do desenvolvimento vegetativo

Segundo Tomlinson (1990), a maioria das palmeiras cresce em climas não estacionais ou moderadamente estacionais, nos quais é possível iniciação e expansão gradual e ordenada de partes. Assim, as palmeiras são caracterizadas por ontogenia contínua, não passando portanto por série de transições metamórficas facilmente reconhecidas. Em vez disso, as flutuações observadas são especialmente em taxas de crescimento e determinadas pelo ambiente (Tomlinson, 1990), sendo que, em regiões em que as condições são favoráveis ao crescimento durante o ano todo, as palmeiras crescem continuamente (Larcher, 2000).

O Estado de São Paulo, ao contrário da região de origem da pupunheira, apresenta estacionalidade climática, nos parecendo muito importante, em um estudo sobre variação estacional de trocas gasosas em plantas da espécie, estudar concomitantemente a variação estacional do crescimento.

O crescimento foi avaliado através de mensurações de variáveis que apresentam correlações positivas e significativas com a produção de palmito em pupunheiras (Bovi *et al.*, 2002).

Nas Figuras 9, 13, 14, 15 estão apresentadas as curvas de crescimento obtidas para, altura e perímetro da haste principal, número de folhas e perfilhos, e comprimento das ráquis +1, +2, +3, bem como as respectivas equações de ajuste e parâmetros.

Das funções usadas para descrever as relações de crescimento dos vegetais as assintóticas são bastante apropriadas. Uma das equações mais utilizadas para ser aplicada aos dados primários é a função de Richards, cujos parâmetros conferem

maior significado biológico aos dados (Beadle, 1993). A função de Richards é flexível, descrevendo na realidade uma família de curvas de crescimento incluindo a logística, a Gompertz e a Boltzman. Os dados de crescimento foram ajustados pela função de Boltzmann, com exceção do número de folhas que foi ajustado pela função de Richards.

Com exceção do número de folhas e número de perfilhos, os dados correspondentes às demais variáveis de crescimento foram estrategicamente divididos em duas etapas, propiciando na realidade dois ajustes, evidenciando os efeitos de certos eventos climáticos sobre o crescimento. Assim, as curvas e equações em vermelho nas figuras, representam o crescimento durante o primeiro ano de medidas, até o início das medidas de trocas gasosas. Aquelas em preto, representam o crescimento desde o início do o segundo ano, até o fim do experimento.

5.1.1. Altura

Em palmeiras o crescimento de cada haste é contínuo, ainda que a taxa de crescimento possa flutuar estacionalmente ou segundo certas variações ambientais casuais. O crescimento em extensão é precedido pelo aumento em diâmetro, sendo este inteiramente primário, uma vez que não há meristema secundário (câmbio) (Tomlinson, 1990).

A curva de crescimento em altura (Figura 9) mostra claramente a ocorrência de dois ciclos de crescimento mais intenso correspondentes aos meses mais quentes, e um período de crescimento menos intenso, correspondente aos meses de inverno, período esse no qual tiveram início as medidas de trocas gasosas. Ao fim do experimento, em junho de 2002, as plantas apresentavam altura média ao redor de

230 cm. É interessante mencionar que em cultivos comerciais para produção de palmito as plantas são cortadas quando apresentam entre 160 cm e 180 cm de altura (Bovi, 1998). A altura verificada foi compatível com aquela observada por Ramos *et al.* (2002), em plantas de mesma idade cultivadas a campo em experimento de irrigação, indicando que ainda que as plantas tenham sido cultivadas em tambores durante todo o experimento, não houve restrição ao seu crescimento que pudesse comprometer os resultados das medidas de trocas gasosas.

A altura da planta é uma variável importante pois está altamente correlacionada com a fitomassa e a área foliar (Clement, 1995) e com a produção de palmito (Bovi *et al.*, 1992). É uma das características mais fáceis de mensurar em experimentos de produção de palmito, sendo um dos caracteres de menor variabilidade, com coeficientes de variação abaixo de 20% (Bovi *et al.*, 1992). A altura da planta é considerada medida vegetativa essencial em análises de crescimento e produção de pupunheiras (Clement & Bovi, 2000).

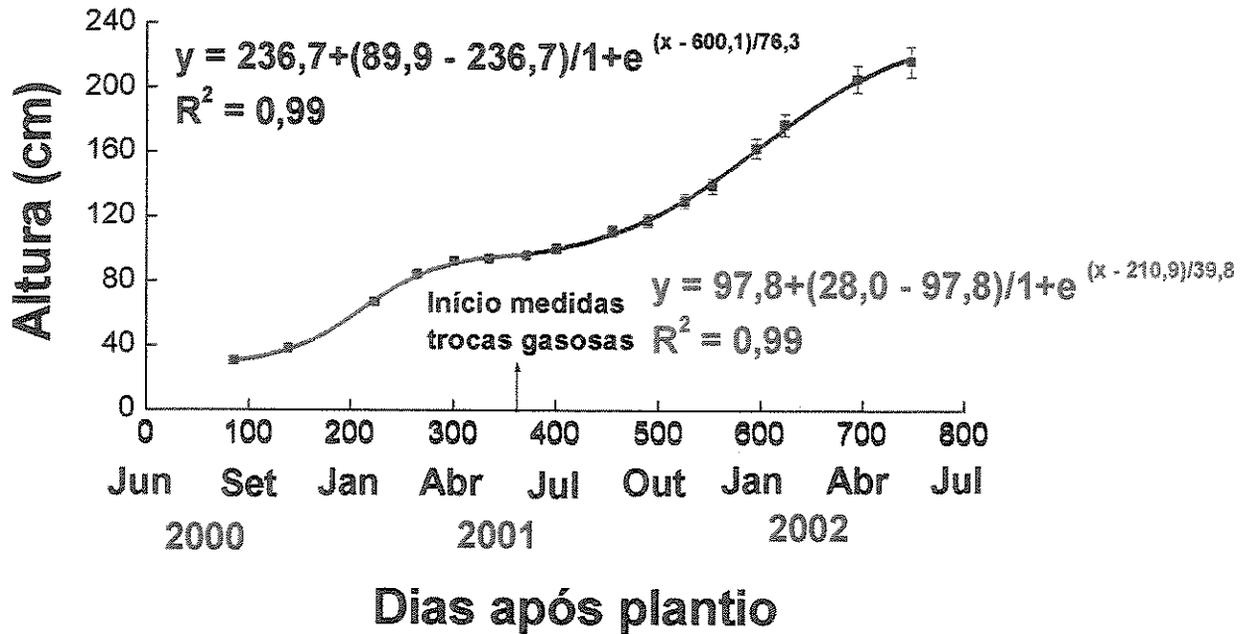


Figura 9. Crescimento em altura da haste principal em pupunheiras cultivadas em tambores. Cada ponto representa média de 16 plantas. Barras verticais representam o erro padrão da média. Campinas, SP, 2001/2002.

As fases de crescimento mais intenso em altura ficam bem evidenciadas pelas taxas de crescimento absoluto (Figura 10a). Maiores taxas de crescimento em altura foram observadas no início do segundo período de verão (ano de 2002), correspondendo a cerca de $0,6 \text{ cm dia}^{-1}$, equívalendo portanto a 18 cm mês^{-1} , compatível com a taxa verificada a campo para plantas de mesma idade (Ramos, 2002).

As taxas negativas de crescimento absoluto em altura observadas nos primeiros meses após o plantio podem ter sido devidas ao fato de que entre os meses de junho (transplante) e setembro de 2001, ou seja o período crucial de aclimação das plantas às condições de pleno sol, as condições climáticas foram

bastante adversas. Além de temperaturas do ar mais baixas, características para essa época do ano, sobretudo as mínimas que atingiram por volta de 10°C (Figura 11), as plantas recém-transplantadas foram submetidas durante esse período a ventos forte por pelo menos 60 dias. Além disso, alta densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*DFFF*) nas horas mais quentes do dia durante a fase de aclimação, podem ter acarretado foto-oxidação, com danos às folhas. Durante essa fase as plantas, cujo aspecto pode ser apreciado na Figura 2c, apresentaram amarelecimento das folhas com queda subsequente, mas apenas uma morreu, tendo que ser substituída.

Outro evento interessante cuja observação pôde ser propiciada pela análise das taxas de crescimento absoluto (Figura 10a), foi a ocorrência de taxas mais altas de crescimento, durante a fase de crescimento mais lento, no inverno de 2001, entre julho e setembro. Esse evento pode ser relacionado à resposta do crescimento em altura da pupunheira à adubação, uma vez que em abril de 2001 as plantas começaram a receber adubação completa, com base em acréscimo de matéria seca.

A influência dos fatores climáticos sobre o crescimento em altura da pupunheira foi evidenciada através da análise de correlação entre a altura (Tabela 3) e as médias de temperaturas máximas médias e mínimas, horas de insolação e precipitação pluviométrica, vigentes nos períodos correspondentes a 30, 60, 90 e 120 dias e quando defasados de 30 e 60 dias anteriores às medidas. Os valores médios dos parâmetros climáticos estão apresentados nas Figuras 11 e 12, nas quais pode também ser observada sua estacionalidade.

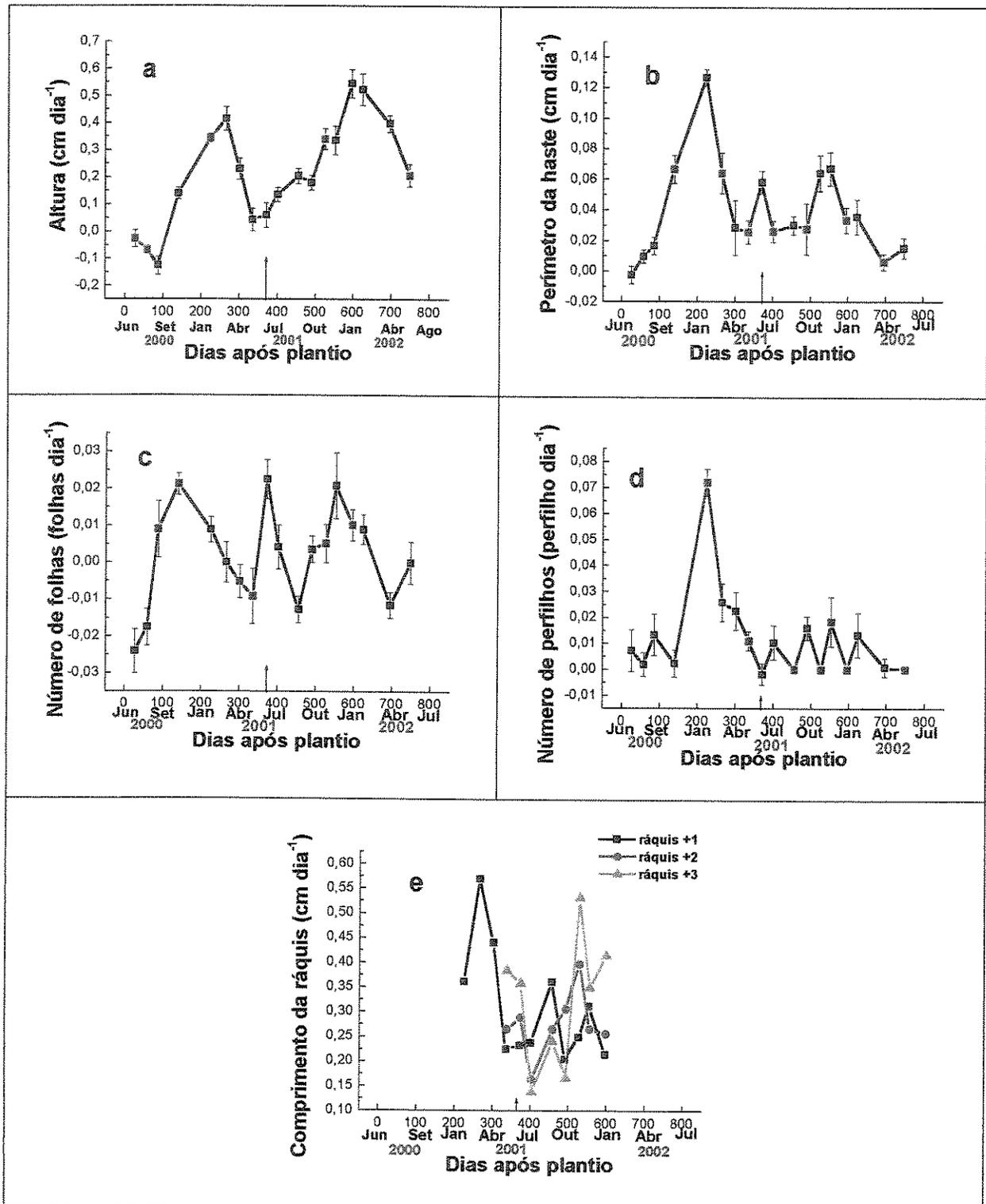


Figura 10. Taxas de crescimento absoluto em altura (a), perímetro da haste (b), número de folhas (c), número de perfilhos (d) e comprimento da ráquis (e), de pupunheiras cultivadas em tambores. Cada ponto representa média de 16 plantas. Campinas, SP, 2000/2002.

Tabela 3. Estimativa de coeficientes de correlação e níveis de significância entre a taxa de crescimento absoluto (TCA) em altura, perímetro da haste, comprimento da ráquis +1 e +2, o número de folhas e número de perfilhos de pupunheiras cultivadas em tambores e as médias de temperaturas máximas, médias e mínimas, horas de insolação e precipitação, observadas 30, 60, 90, 120 e defasadas de 30 e 60 dias anteriores aos dias de medidas.

	TCA em altura	TCA em Perímetro da haste	Número folhas	Número perfilhos	TCA em comprimento ráquis +1	TCA em comprimento ráquis +3
Tmax30	0,637**	0,520*	ns	ns	0,648*	0,714*
60	0,714***	0,489*	0,482*	ns	0,607*	0,746*
90	0,673**	ns	0,540*	0,501*	ns	ns
120	0,617**	ns	0,577*	0,538*	ns	ns
-30	0,632**	ns	0,495*	0,543*	ns	ns
-60	ns	ns	ns	Ns	ns	ns
Tmin 30	0,790***	0,545*	0,563*	Ns	ns	ns
60	0,841***	0,485*	0,661**	0,557*	ns	0,740*
90	0,780***	ns	0,679**	0,576*	ns	ns
120	0,680**	ns	0,654*	0,578*	ns	ns
-30	0,789***	ns	0,689**	0,632**	ns	ns
-60	0,504*	ns	0,570*	0,502*	ns	ns
Tmed30	0,738***	0,545*	0,500*	Ns	ns	0,710*
60	0,800***	0,494*	0,594**	0,520*	ns	0,765*
90	0,744***	ns	0,629**	0,551*	ns	0,723*
120	0,658**	ns	0,626*	0,565*	ns	ns
-30	0,739***	ns	0,621**	0,608**	ns	ns
-60	ns	ns	0,520*	0,474*	ns	ns
Insol 30	0,617**	ns	ns	ns	ns	ns
60	0,623**	ns	ns	ns	ns	ns
90	0,534*	ns	ns	ns	ns	ns
120	0,476*	ns	ns	ns	ns	0,724*
-30	0,590**	ns	0,490*	ns	ns	ns
-60	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Prec 30	0,521*	ns	ns	ns	ns	ns
60	0,655**	ns	ns	ns	ns	ns
90	0,740***	ns	0,496*	ns	ns	ns
120	0,670**	ns	0,484*	ns	0,599*	ns
-30	0,714***	ns	0,600**	0,504*	ns	ns
-60	0,584*	ns	0,464*	ns	0,654*	ns

*, **, ***, significativo a 5, 1 e 0,1%, respectivamente; ns, não significativo.

Foram observadas correlações positivas significativas entre as taxas de crescimento absoluto em altura e todos os parâmetros climáticos (Tabela 3). Coeficientes de correlação de maior magnitude foram observados entre as taxas de crescimento absoluto e as médias das temperaturas vigentes nos 60 dias anteriores às medições ($r = 0,71$, $r = 0,80$, $r = 0,84$, respectivamente para as médias de temperaturas máximas, médias e mínimas). Esses valores demonstram a importância da temperatura para o crescimento da pupunheira, que sendo uma espécie amazônica é mais produtiva a temperaturas médias acima de 24°C (Mora-Urpí *et al.*, 1997). Na realidade, a temperatura é o mais importante fator determinante do crescimento de uma cultura, sendo fator significativo nos modelos de mudanças climáticas (Beadle, 1993).

Também o crescimento e a produção do dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.) e do coqueiro são afetados diretamente pela variação estacional das condições climáticas (Carvalho, 2000; Passos, 1998).

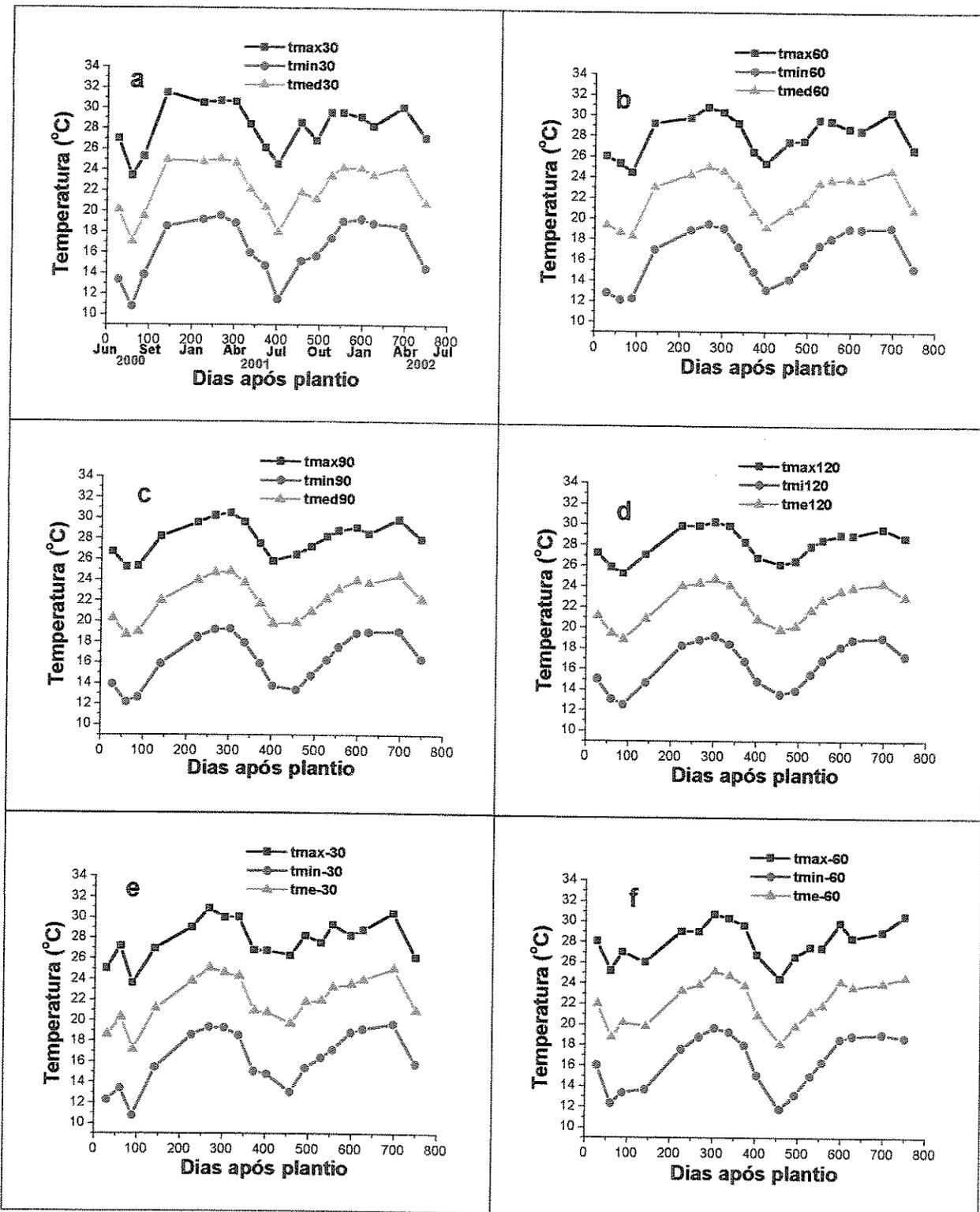


Figura 11. Médias de temperaturas máximas, médias e mínimas dos 30 (a), 60 (b), 90 (c) e 120 (d) e defasados em 30 (e) e 60 (f) dias anteriores às mensurações de crescimento de pupunheiras cultivadas em tambores, e as mesmas variáveis. Campinas, SP, 2000/2002.

Ramos (2002) verificou em pupunheiras a campo sob distintos sistemas de irrigação e adubação nitrogenada, taxas mais altas de crescimento em altura nos meses de verão. Correlação positiva entre crescimento em fitomassa em pupunheiras e temperaturas médias acumuladas nos seis meses anteriores à mensuração foram relatadas por Vega (2003). Para a palmeira areca (*Areca catechu* L.), temperaturas mínimas ocorridas dois anos antes da colheita correlacionaram positivamente com a produção de frutos (Reddy & Vijayakumar, 1993).

As taxas de crescimento absoluto em altura correlacionaram positivamente com o número de horas diárias de insolação. Segundo Mora-Urpí *et al.* (1997), pupunheiras cultivadas requerem luz solar plena para produção ótima tanto de palmito como de flores, frutos e perfilhos. No local de origem pupunheiras ocorrem em ecossistemas alterados por ação antrópica, principalmente ao longo de leitos de rios e em clareiras de florestas primárias, geralmente espalhadas e relativamente isoladas ou em baixa densidade em pequenos grupos, não tendo sido reportados extensos maciços naturais (Mora-Urpí *et al.*, 1997).

Para o dendezeiro o total de 1.800 horas/ano de insolação é considerado ideal, enquanto valores abaixo de 1.500 horas/ano são considerados limitantes (Carvalho, 2000). Também o coqueiro é altamente exigente em luz, não se desenvolvendo bem sob condições de baixa luminosidade, necessitando 2.000 horas anuais com, no mínimo, 120 horas mensais (Passos, 1998). Não foi encontrada na literatura consultada, referência a valores de horas de insolação/ano, considerados adequados à pupunheira.

Foram também observadas correlações positivas significativas entre TCA em altura e a precipitação pluviométrica das épocas anteriores às medidas (Tabela 3), ainda que as plantas tenham sido irrigadas durante o transcorrer do experimento.

Esse fato poderia ser atribuído à influência da precipitação pluviométrica no déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}), que tem efeito direto sobre as trocas gasosas, e, portanto, sobre o crescimento.

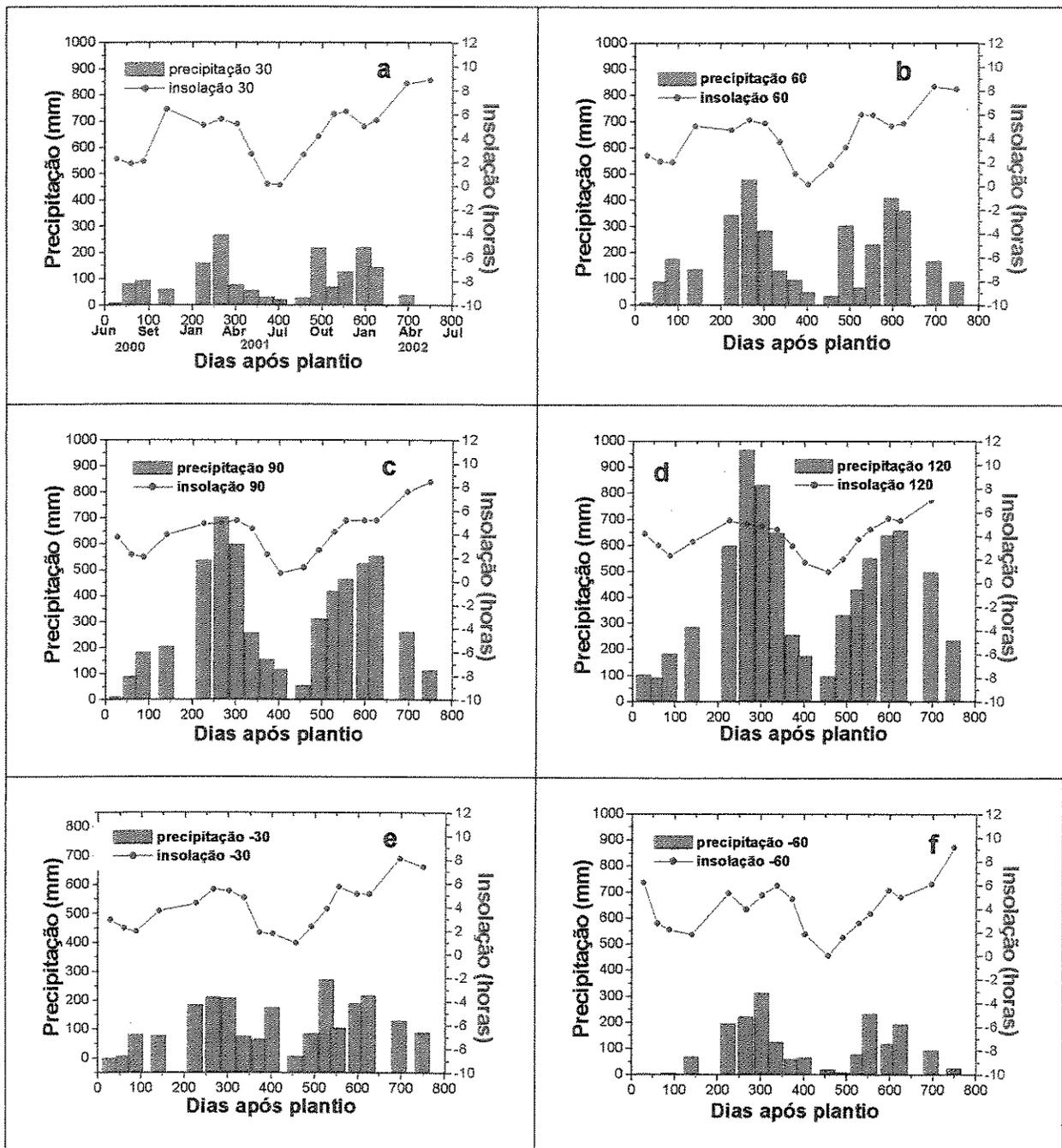


Figura 12. Médias de horas diárias de insolação e precipitação dos 30 (a), 60 (b), 90 (c) e 120 (d) dias e defasados em 30 (e) e 60 (f) dias anteriores às mensurações de crescimento de pupunheiras cultivadas em tambores. Campinas, 2000/2002.

5.1.2. Perímetro da haste principal

O perímetro da base da haste principal está altamente correlacionado com o peso do palmito (Bovi *et al.*, 1992) e com a biomassa total (Clement & Bovi, 2000),

mas como é difícil de ser mensurado com precisão em condição de campo devido à presença de perfilhos, é considerado uma medida opcional em trabalhos de análise de crescimento e produção de palmito em pupunheiras (Clement & Bovi, 2000). É também variável utilizada na estimativa do ponto de colheita (Bovi, 1998).

Tal como observado para a altura, a curva de crescimento em perímetro da base da haste principal (Figura 13a), mostra duas fases de crescimento mais intenso separadas por fase de crescimento mais lento, correspondente ao inverno de 2001. O início das medidas de trocas gasosas, em junho de 2001, correspondeu a essa fase de crescimento menos intenso. Ao fim do experimento as plantas estavam apresentando em média 45 cm de perímetro de base.

Pela Figura 10b, observa-se que taxas de crescimento absoluto mais altas ocorreram na primeira fase de crescimento rápido, no verão de 2001, com máximo de $0,13 \text{ cm dia}^{-1}$, equivalente a $3,90 \text{ cm mês}^{-1}$. Tal como havia sido notado para a altura, pode-se observar pico de crescimento em perímetro da base, em pleno verão, que pode ser atribuído à adubação. No entanto, pode-se observar que a resposta do perímetro à adubação foi mais rápida que a da altura, contrariamente ao que havia sido observado por Ramos (2002), em seu trabalho sobre efeitos de níveis de adubação nitrogenada em pupunheiras.

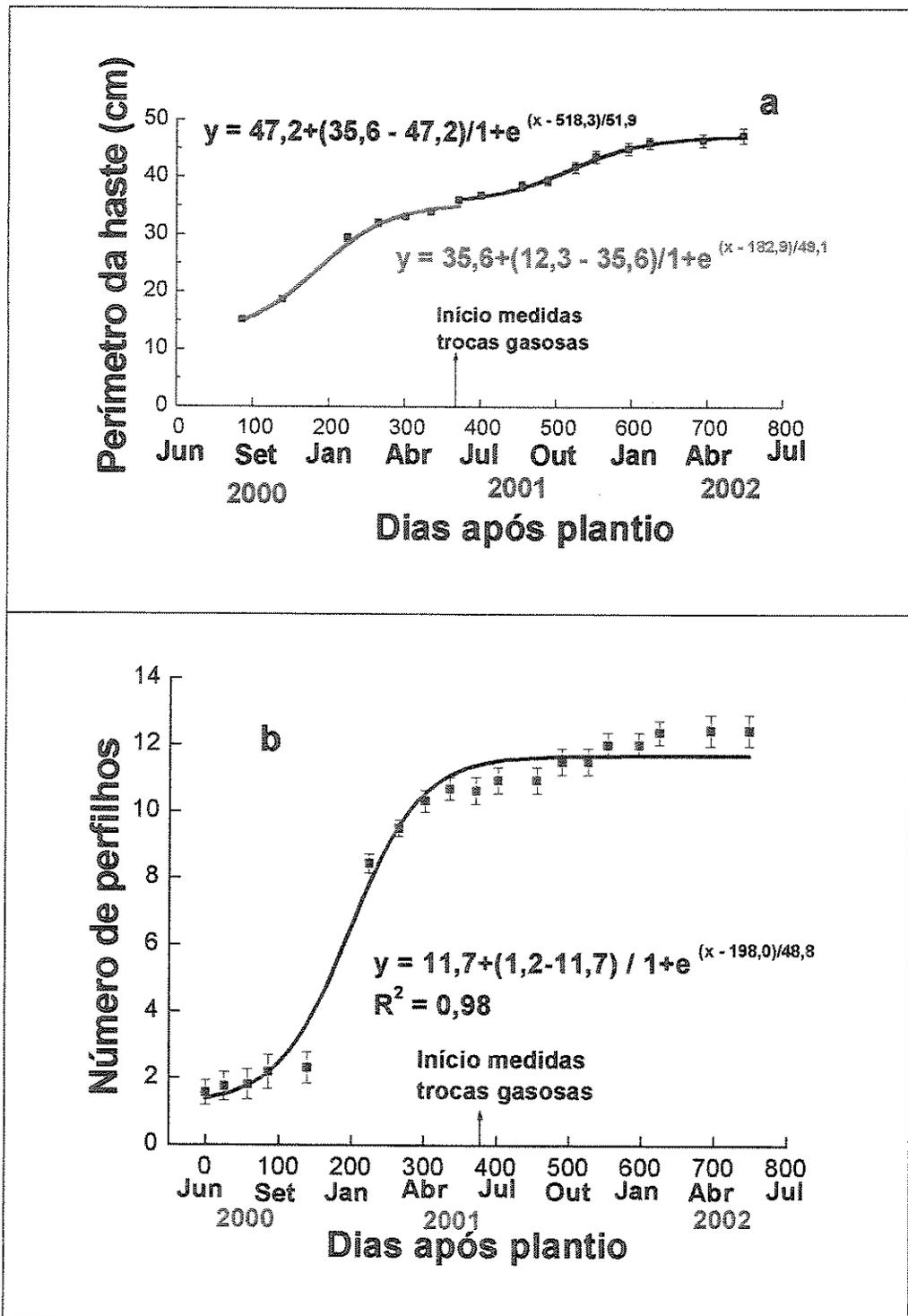


Figura 13. Crescimento em perímetro da haste principal (a) e número de perfilhos (b) de pupunheiras cultivadas em tambores. Cada ponto representa média de 16 plantas. Campinas, SP, 2000/2002.

Os resultados de perímetro da base da haste principal mostraram que o desenvolvimento das plantas cultivadas em tambores deste experimento esteve compatível com as pupunheiras a campo, em experimento de adubação (Ramos, 2002), indicando, tal como havia sido observado para a altura da planta, não ter havido restrições ao crescimento.

Foram observadas correlações positivas significativas entre a TCA do perímetro da base e as temperaturas máxima, média e mínima dos meses anteriores às medidas, mas de menor magnitude que aquelas observadas para a altura.

O perímetro da base correlacionou positiva e significativamente com o número de folhas ($r = 0,90$), com o número de perfilhos ($r = 0,98$) e com o comprimento das ráquis das folhas +1, +2 e +3, com os coeficientes de correlação 0,98, 0,99 e 0,99, respectivamente.

5.1.3. Número de perfilhos

Em palmeiras multicaule como a pupunheira, o hábito da planta é determinado pelo perfilhamento basal, processo resultante do desenvolvimento de gemas, na axila de folhas, com o processo se iniciando usualmente na fase de desenvolvimento da planta. Os perfilhos desenvolvem-se próximos à planta-mãe, produzindo característica touceira de estipes (Tomlinson, 1990). Tal como a altura da planta, o número de perfilhos foi listado por Clement & Bovi (2000) entre as medidas vegetativas essenciais em análises de crescimento e produção de pupunheiras, uma vez que está diretamente relacionado com a duração econômica do cultivo e com a capacidade de regeneração da touceira após a colheita. Em amostra de pupunheiras avaliadas por Bovi *et al.* (1992), o número de perfilhos mostrou grande variabilidade, com coeficiente de variação superior a 46%.

Pela análise da curva de crescimento (Figura 13b) observa-se número baixo de perfilhos entre junho e setembro de 2000 e em seguida a partir de outubro, aumento abrupto, com estabilização a partir de junho de 2001, com média máxima de 11,7 perfilhos por planta. Esse número de perfilhos é maior que o relatado por Bovi *et al.* (2002), em experimento a campo, indicando que o cultivo em tambores não restringiu o perfilhamento das pupunheiras. Pode também estar relacionado ao fato de que as plantas receberam mais luz do que em cultivos comerciais. As características do perfilhamento das plantas podem ser observadas na Figura 4.

Através da análise da TCA pode-se observar valores máximos no início do verão de 2001 com taxa máxima ao redor de $0,075$ perfilhos dia^{-1} , equivalendo a $2,25$ perfilhos mês^{-1} , mais alto que o relatado por Ramos (2002) em experimento a campo. É interessante notar alternância entre TCA mais altas e mais baixas de números de perfilhos. Visto que as medidas foram realizadas nas mesmas plantas, esse fato pode significar que a emissão de perfilhos após o primeiro ano de estabelecimento da planta ocorre em pulsos, o que faz sentido, uma vez que os perfilhos estão geralmente na base de folhas mais velhas, expondo-se quando estas tornam-se senescentes.

O número de perfilhos correlacionou com as médias de temperaturas máximas, médias e mínimas (Tabela 3). Coeficientes de correlação mais altos foram observados nas correlações com as temperaturas mínimas, mostrando a importância de temperaturas apropriadas para o perfilhamento da espécie.

Foi observada correlação positiva significativa ($r = 0,98$) entre o perímetro da haste principal e o número de perfilhos. Levando em consideração que perfilhamento é um caráter juvenil, esse resultado parece estar relacionado ao bom estado de desenvolvimento das plantas, uma vez que Bovi *et al.* (1992) relataram que o

perímetro da base da planta-mãe correlacionou negativamente com o número de perfilhos, atribuindo esse fato à competição dentro da touceira por assimilados. Segundo Jansen (1991) considera-se que o número e o tamanho inicial dos perfilhos estejam também relacionados à taxa de fotossíntese em relação à demanda por carboidratos para a manutenção e crescimento da haste principal.

5.1.4. Número de folhas

Segundo Tomlinson (1990) o número de folhas das palmeiras constitui-se em marcador bem acessível para eventos de crescimento, uma vez que as folhas são únicas em cada nó, sendo produzidas em ordem acropétala regular, com bainhas que circundam completamente o perímetro da haste. Folhas mais jovens são envolvidas por folhas mais velhas, visíveis de tal forma que a população de folhas na copa inclui uma série de folhas não expostas e uma série de folhas expostas. A folha mais jovem visível, não expandida, é a folha flecha.

Em análise de crescimento o número de folhas inclui apenas as folhas verdes completamente expandidas, da haste principal, não sendo consideradas folhas amareladas ou mortas, pois não são fotossinteticamente ativas (Clement & Bovi, 2000). Esses autores citam o número de folhas entre as medidas vegetativas essenciais em análises de crescimento e produção de pupunheiras, pois trata-se de característica relacionada à produção de palmito.

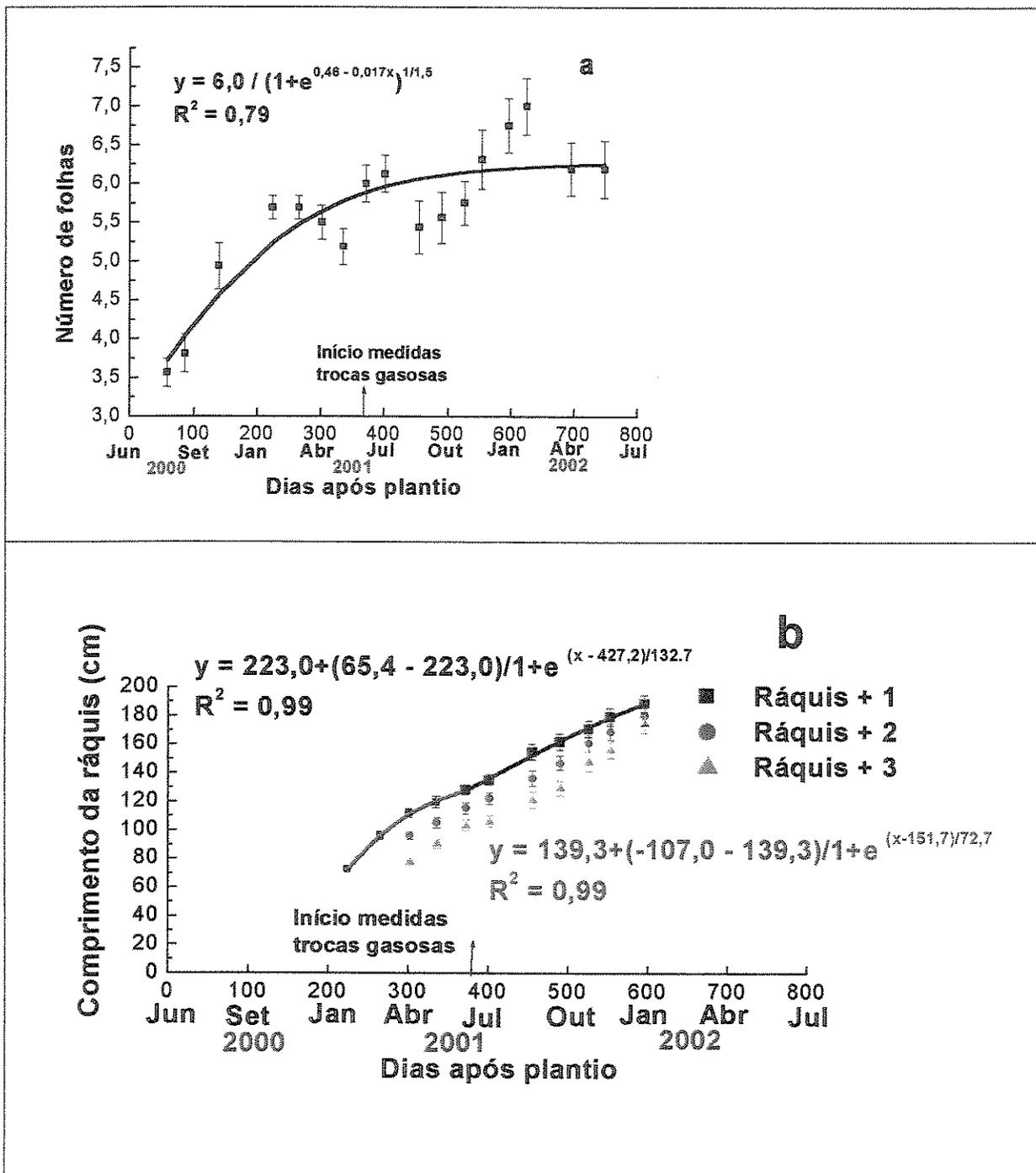


Figura 14. Número de folhas (a) e comprimento das ráquis +1, +2, +3 (b) de pupunheiras cultivadas em tambores. Cada ponto representa a média de 16 plantas. Barras verticais representam o erro padrão da média. Campinas, SP, 2000/2002.

Pela análise da curva de crescimento (Figura 14a) observa-se aumento de folhas funcionais, de três folhas ao início do experimento até estabilização ao redor de seis folhas, a partir do inverno de 2001, justamente quando tiveram início as medidas de trocas gasosas. Esse número de folhas está dentro da faixa considerada normal por Ares *et al.* (2002), sob as condições de cultivo comercial de pupunheiras para produção de palmito.

Nota-se pela análise de TCA (Figura 10c), a existência de duas fases de aumento mais intenso do número de folhas, correspondentes aos meses mais quentes dos verões. Segundo Passos (1998), baixas temperaturas também reduziram o ritmo de emissão foliar de coqueiros jovens. No entanto, pode-se também observar taxas de crescimento igualmente altas em pleno inverno de 2001. Esses resultados parecem coerentes tanto com aqueles expressos na Tabela 3, pelos altos coeficientes de correlação positivos observados entre o número de folhas e as temperaturas, como com o relato de Clement & Bovi (2000), segundo o qual o número de folhas funcionais tende a decrescer em situação de deficiência nutricional. Assim, o aumento na taxa de crescimento no inverno poderia ser explicado, tal como foi visto anteriormente para a altura e o perímetro, como resposta à adubação.

É importante notar que o número de folhas é dado pelo balanço entre as emitidas e as senescentes e assim, maiores taxas de emissão e de senescência intercalam-se (Figura 10c) e o número de folhas cresce em pulsos.

5.1.5. Comprimento da ráquis foliar

O comprimento da ráquis foliar é medida bastante utilizada em análise de crescimento de pupunheiras e segundo Bovi *et al.* (1992), mostrou-se positivamente correlacionado com o peso do palmito. Segundo esses autores esse é um dos caracteres de baixa variabilidade, com coeficientes de variação abaixo de 20%.

Através da análise da curva de crescimento (Figura 14b), pode-se observar para as ráquis das três folhas mais jovens, tal como havia sido observado com outras variáveis, a existência de duas fases de crescimento mais intenso correspondentes aos dois verões, separadas por fase de crescimento mais lento no inverno de 2001. Com efeito foram observadas correlações positivas significativas entre o comprimento da ráquis +1 e +2 e as temperaturas vigentes nos meses anteriores às medidas (Tabela 3).

As duas fases de crescimento mais acentuado ficam claras pela observação da Figura (10e), na qual pode-se observar também um possível efeito da adubação no comprimento das três folhas estudadas. Não foi realizado ajuste de curva para as ráquis +2 e +3 pois essas medidas começaram a ser efetuadas meses após o início das medidas da folha +1. No entanto, pode-se observar uma tendência semelhante. A propósito, é importante mencionar que durante o transcorrer do experimento, o comprimento da folha +1 foi sempre maior que o das duas folhas mais velhas, indicando bom estado vegetativo das plantas, pois segundo Clement & Bovi (2000), cada folha mais jovem na coroa será mais longa que a mais velha subsequente, se as plantas estiverem adequadamente nutridas. Esse é mais um indicativo de que as pupunheiras cultivadas em tambores não apresentaram, até o fim do experimento, qualquer restrição ao crescimento.

5.1.6. Perfilhos

A partir de fevereiro de 2001, todos os perfilhos apresentando pelo menos uma folha completamente expandida foram identificados individualmente e medidos quanto à altura (cm), diâmetro da base (mm) e número de folhas. As curvas de crescimento (Figura 15) foram ajustadas da mesma forma que as medidas das mesmas variáveis para as plantas-mães.

Tanto o crescimento em altura como em diâmetro foram mais acentuados durante o verão. As últimas medidas dos perfilhos foram realizadas em abril de 2002, dois meses antes do encerramento do experimento. Nessa ocasião os perfilhos apresentavam altura média de 43,9 cm, diâmetro médio de 30 mm e 3,6 folhas funcionais.

Os resultados não puderam ser comparados aos de outros experimentos, uma vez que na literatura consultada não foi encontrada menção a trabalhos sobre análise de crescimento realizada em perfilhos de pupunheiras em fase de crescimento, antes da colheita.

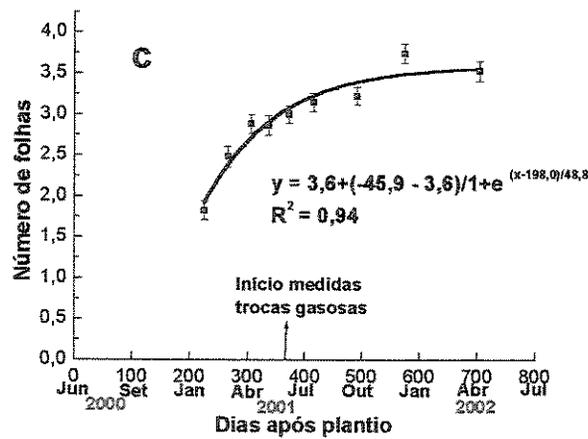
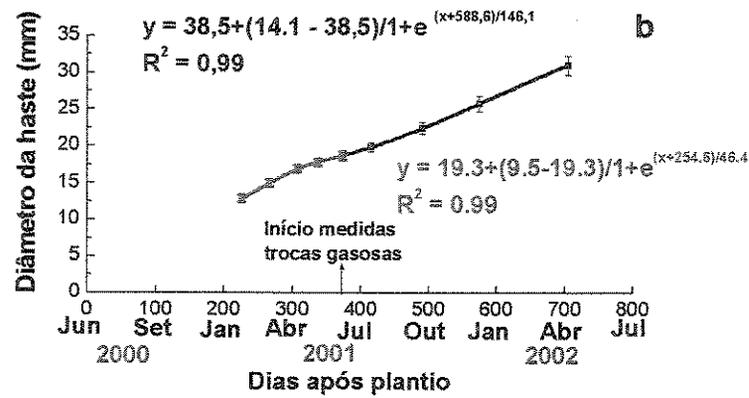
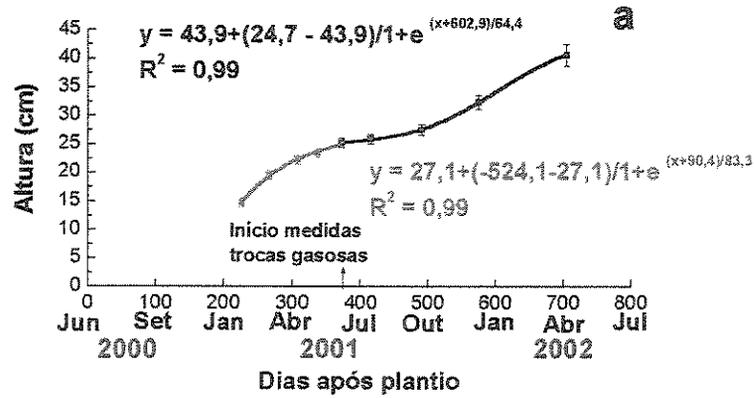


Figura 15. Crescimento em altura (a), diâmetro do colo (b) e número de folhas (c) de perfilhos de pupunheiras cultivadas em tambores. Cada ponto representa média de todos os perfilhos com pelo menos uma folha expandida, de pupunheiras cultivadas em tambores. Campinas, SP, 2000/2002.

Em junho de 2002, ao fim do experimento foi colhido o palmito das hastes principais. O aspecto das plantas antes da colheita pode ser observado na Figura 16.



Figura 16. Aspecto apresentado pelas plantas ao fim do experimento em junho de 2002. Campinas, SP. 2000/2002.

Em geral, palmeiras são cultivadas em tambores de diferentes capacidades para fins ornamentais (Meerow, 1994). Além disso, a literatura faz menção a um experimento na Costa do Marfim, conduzido a bom termo, em que coqueiros foram cultivados em tambores de 50L por 18 meses para estudo de trocas gasosas (Repellin et al., 1997).

No presente trabalho pupunheiras puderam ser cultivadas em tambores até a colheita de palmito, apresentando em todas as fases, desenvolvimento compatível com plantas de experimentos convencionais a campo, sem que se tenha observado

qualquer restrição ao crescimento que pudesse se traduzir em alterações na dinâmica diária e estacional das trocas gasosas das plantas.

Não foram realizadas correlações entre as variáveis de crescimento da pupunheira e as taxas de assimilação de CO₂. Para vários autores (Corley *et al.*, 1973; Nilsen & Orcutt, 1996; Koslowski & Pallardi, 1997; Ishii, 2000) medidas instantâneas da capacidade fotossintética não seriam apropriadas para estimar o crescimento potencial, uma vez que para plantas arbóreas perenes como é o caso da pupunheira, correlações altas, baixas e mesmo negativas, entre capacidade fotossintética e crescimento, têm sido observadas (Koslowski & Pallardi, 1997). Para Nilsen & Orcutt (1996), a medida da fotossíntese deveria ser executada em nível do dossel para que fosse possível prever crescimento. Segundo Smith (1993) essa questão poderia ser pesquisada, estudando-se pameiras ainda jovens, antes de haver competição entre elas por luz.

5.2. Estado hídrico das plantas

Dentre os processos vegetais que mais respondem à disponibilidade de água está a fotossíntese. Déficits hídricos reduzem a assimilação de carbono pelo fechamento de estômatos, decréscimo na eficiência dos processos de fixação de carbono, supressão da formação e expansão de folhas, e indução de queda de folhas (Koslowski & Pallardi, 1997).

Para a pupunheira reconhece-se pela prática alta exigência em água quando cultivada para palmito, recomendando-se irrigação complementar quando o plantio é feito em regiões com déficit hídrico (Bovi, 1998). Apesar disso, os primeiros resultados de experimentos de irrigação em pupunheiras no Estado de São Paulo são bem recentes (Ramos *et al.*, 2002; Ramos, 2002). Nas outras regiões produtoras

de pupunheiras para produção de palmito, a ausência de resultados de pesquisas sobre a influência da irrigação se deve a que em sua grande maioria essas regiões (Amazonas, Pará, Rondônia, Acre) apresentam elevados índices pluviométricos.

No presente trabalho, a impossibilidade de se reproduzir a variação estacional da precipitação pluviométrica da região estudada, pelas peculiaridades das condições de cultivo, fez com que se optasse pela manutenção das plantas em condição homogênea de disponibilidade hídrica, na capacidade de campo. A princípio parecia tratar-se de um ponto negativo mas afinal a situação apresentou pontos positivos, uma vez que estudos básicos sobre as trocas gasosas da pupunheira foram efetuados sem os efeitos das interações tão intrincadas das variáveis estudadas, com a disponibilidade hídrica do solo.

Os potenciais de água das folhas (Figura 17) durante o transcorrer do experimento foram mantidos em uma faixa entre $-0,2$ e $-0,4$ MPa, antes do amanhecer e entre $-0,8$ e $-1,1$ MPa, às 13:00 horas. Entre agosto e dezembro de 2001, os pontos correspondentes não constam da Figura 17, uma vez que durante esse período não foram realizadas avaliações do potencial da água das folhas.

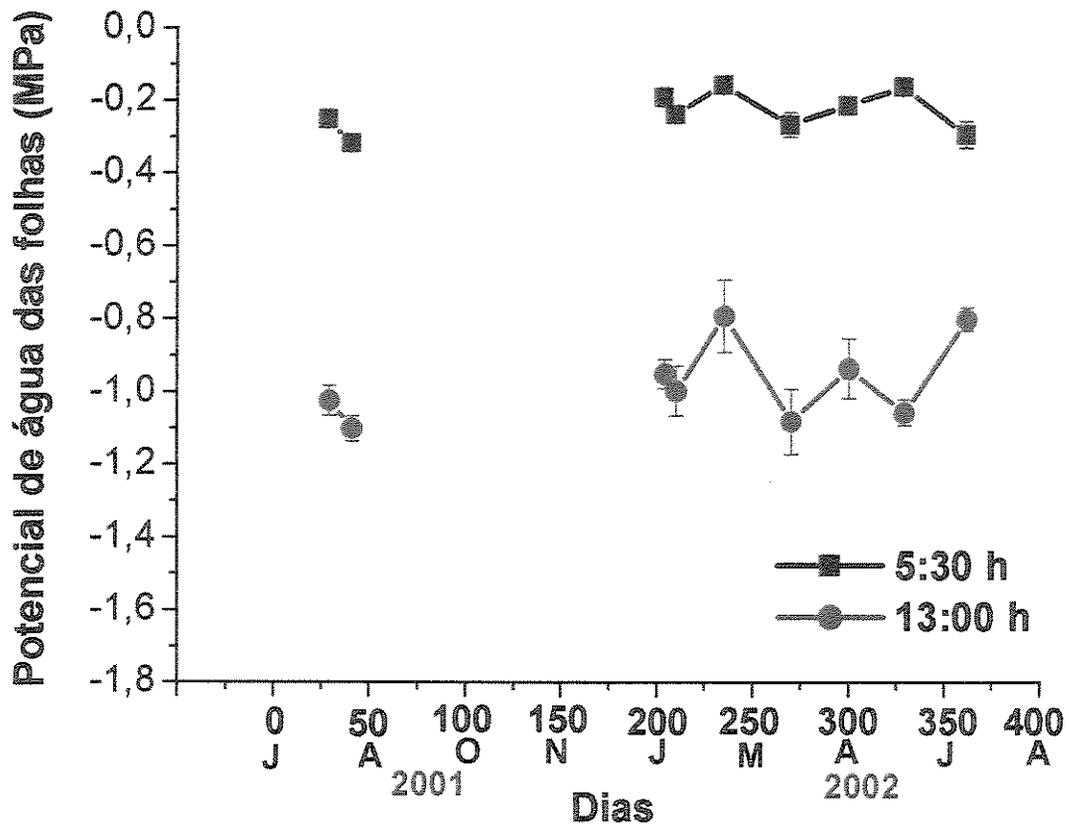


Figura 17. Potencial de água (Ψ , MPa) medidos às 5:30 horas e às 13:00 horas, em folhas de pupunheiras cultivadas em tambores. Cada ponto representa média de 8 plantas. Barras representam erro padrão da média. Campinas, SP, 2001/2002.

Os valores de Ψ encontrados estiveram dentro da faixa observada por vários pesquisadores para folhas de palmeiras mantidas sem restrição hídricas. Prado *et al.* (2001) encontraram em folhas de coqueiros a campo, valores de Ψ ao meio dia entre $-1,6$ e $-2,0$ MPa, enquanto Repellin *et al.*, (1997) encontraram valores entre $-0,67$ e $-0,77$ MPa, antes do amanhecer em coqueiros cultivados em tambores. Para açazeiro Carvalho *et al.* (1998) verificaram valores de $-0,1$ MPa antes do amanhecer e $-2,0$ MPa, ao meio-dia. Em plantas de cerrado, Prado & Moraes (1997)

consideraram bem hidratadas, plantas que apresentaram Ψ entre $-0,1$ e $-0,66$ MPa no começo do dia.

5.3. Trocas gasosas

5.3.1. Clima

De julho de 2000 a junho de 2001, primeiro ano do experimento, a faixa anual de variação de temperatura máxima foi de $7,5^{\circ}\text{C}$ (Figura 18), faixa mais ampla que a observada para as normais climatológicas, com pico em outubro cuja média, de $31,5^{\circ}\text{C}$, foi $3,5^{\circ}\text{C}$ acima da normal. Por sua vez, as médias mensais mínimas apresentaram amplitude de variação mais alta, de $8,9^{\circ}\text{C}$, com valor mínimo em julho, cerca de 1°C abaixo da normal para o período. Quanto à precipitação pluviométrica o total foi $1.515,9$ mm, superior a normal em cerca de 135 mm.

O segundo ano do experimento, de julho de 2001 a junho de 2002, período de mensurações das trocas gasosas, foi considerado bastante atípico (Alfonsi *et al.*, 2002). Mais seco que o período anterior, totalizou $1.262,1$ mm, cerca de 120 mm menos que a normal. As médias de temperaturas foram equivalentes às do período anterior, $28,3$, $16,5$ e $22,3^{\circ}\text{C}$, respectivamente para temperaturas máximas, mínimas e médias, todas mais altas que as normais, devendo-se destacar ainda um pico de $30,7^{\circ}\text{C}$ pouco comum no mês de abril. Segundo Salinger *et al.* (2000), algumas das principais causas do aumento da variabilidade climática e das alterações climáticas têm sido uma mistura de fatores internos e externos ao sistema climático, sendo que no século passado, a intensificação do efeito-estufa, tenha sido provavelmente a causa mais importante.

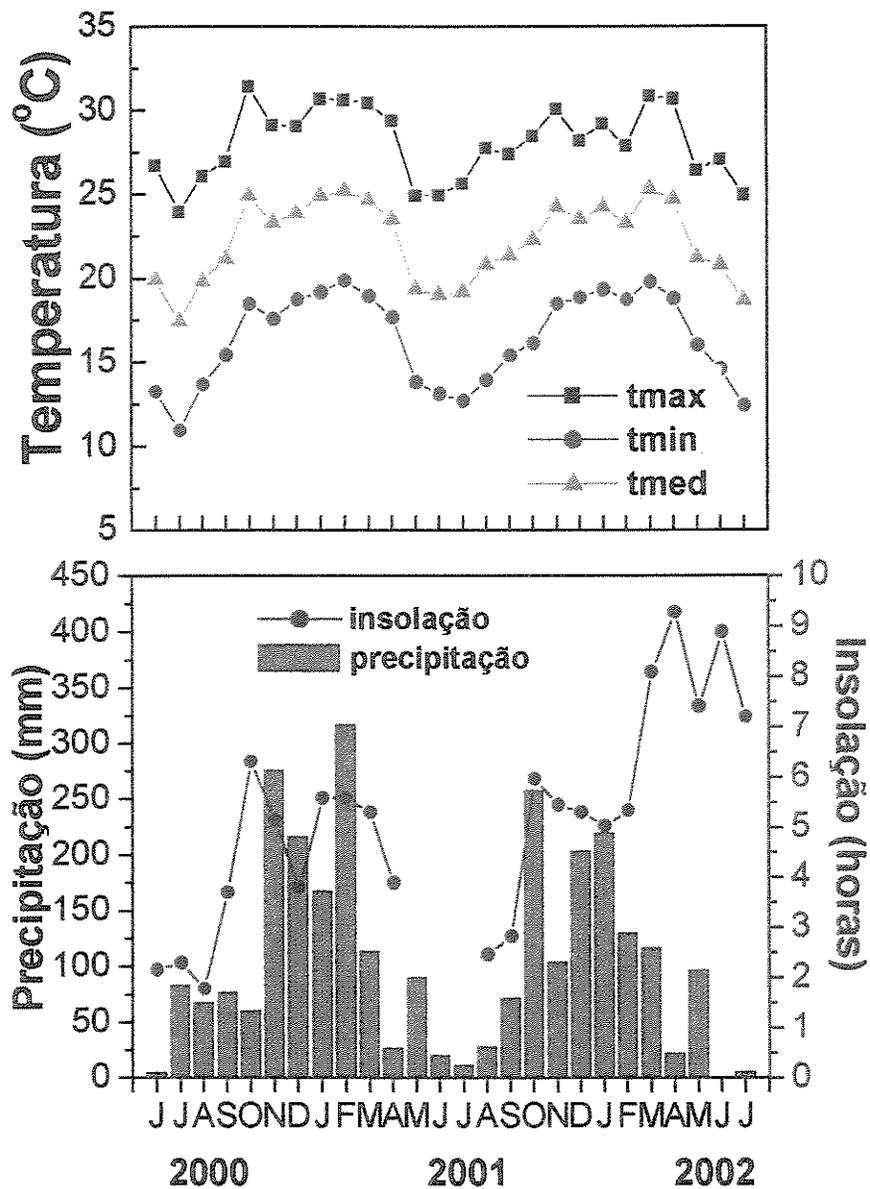


Figura 18. Médias mensais de temperaturas máximas, médias e mínimas (a) precipitação mensal total e total mensal de horas de insolação (b) para o período do estudo (Centro de Ecofisiologia e Biofísica do IAC).

Foram observadas diferenças significativas entre as estações ($P \leq 0,001$) para temperaturas, máximas, médias e mínimas, precipitação e insolação (Tabela 4).

Tabela 4. Análise de variância com valores de F e níveis de significância para temperatura máxima, média e mínima, precipitação total e horas de insolação, umidade relativa, temperatura média e DPV_{ar}, para o período do experimento, segundo as causas de variação consideradas (Centro de Ecofisiologia e Biofísica do IAC).

Fatores	Causas de variação		CV (%)
	Estação	Hora	
GL	3	1	
Temperatura máxima (°C)	64,4 ***	–	12,7
Temperatura média (°C)	155,2 ***	–	14,2
Temperatura mínima (°C)	229,6 ***	–	20,3
Precipitação (mm)	14,4 ***	–	
Insolação (horas dia ⁻¹)	27,2 ***	–	77,7
Temperatura (°C)	41,9 ***	496,7***	16,4
Umidade relativa (%)	7,8 ***	438,4***	28,1
DPV _{ar} (kPa)	0,2 ns	608,9 ***	61,1

*** - significativo a 0,1% de probabilidade; ns – não significativo.

Pela Figura 19a verifica-se que temperaturas mais altas ocorreram no verão com máxima de 30°C e mínima de 13,5°C no inverno. Maior número de horas de insolação foi observado na primavera e verão, não diferindo entre si significativamente, da mesma forma que a precipitação pluviométrica.

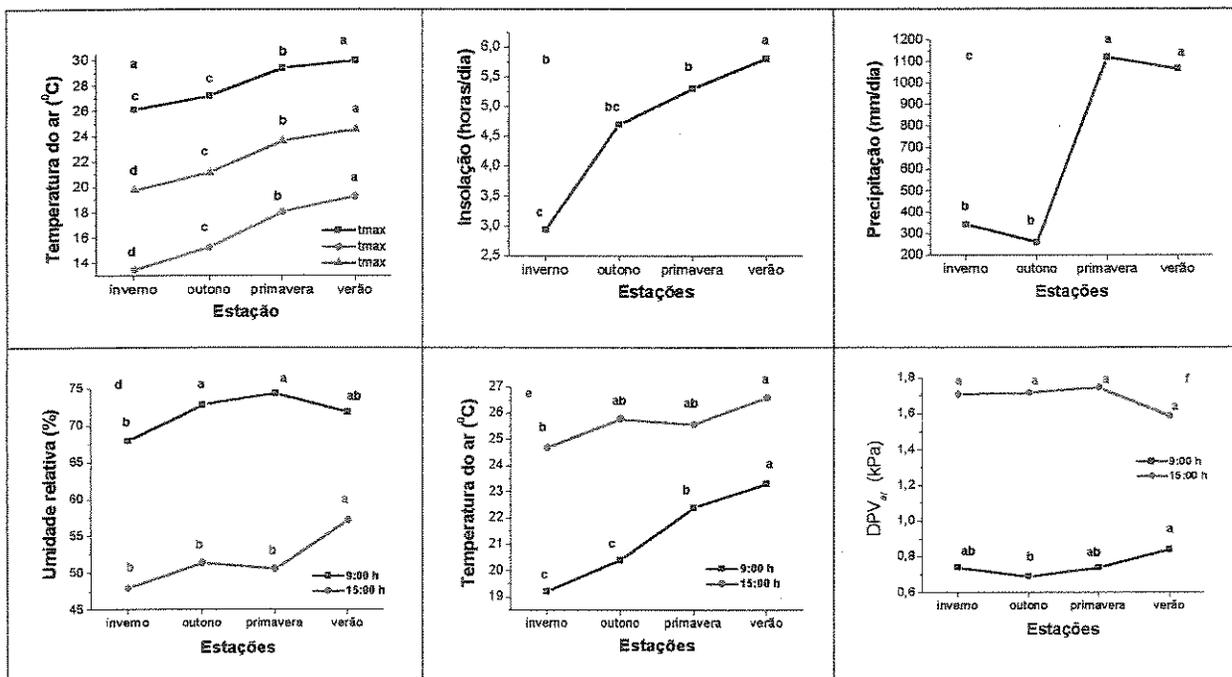


Figura 19. Valores médios de temperaturas máxima, média e mínima (a), insolação (horas/dia) (b), precipitação total (c), umidade relativa às 9:00 e às 15:00 horas (d), temperatura do ar às 9:00 e às 15:00 horas e DPV_{ar} às 9:00 e às 15:00 horas (e), segundo as estações do ano, para o período do experimento. Campinas, SP. 2000/2002.

Com relação às três variáveis cujos dados foram provenientes de estação automática, foram considerados apenas os valores mensurados em dois períodos do dia, o meio da manhã (9:00 horas) e o meio da tarde (15:00 horas). Assim, para essas variáveis, além das estações como causa de variação, foram também considerados esses dois períodos, chamados horas na Tabela 7. Para a temperatura e a umidade relativa do ar foram verificadas diferenças significativas ($P \leq 0,001$), tanto para estações como para os dois períodos do dia considerados. As médias nas estações e nos períodos considerados podem ser observadas na Figura 19 d,e, notando-se temperaturas bem mais altas no período da tarde, contrariamente ao observado com a umidade relativa.

Com respeito ao DPV_{ar} observa-se diferença significativa ($P \leq 0,001$) entre os dois períodos considerados, sendo que quando se considerou apenas as estações,

as diferenças não foram significativas entre elas. No entanto, quando se realizou análise de variância separadamente para 9:00 e 15:00 horas, dentro de cada hora houve diferenças significativas entre estações, para os dados medidos às 9:00 horas, como pode ser observado na Figura 19f. Às 9:00 horas, valores mais altos de DPV_{ar} foram observados no verão, 0,84 kPa, e menores no outono com 0,69 kPa. Às 15:00 horas os valores variaram entre 1,59 kPa no verão e 1,75 kPa na primavera, não diferindo estatisticamente entre si.

Melhor visão geral da dinâmica dessas três variáveis climáticas, tão relacionadas às trocas gasosas, pode ser conseguida pela observação da Figura 20, na qual estão representadas as médias mensais de temperatura média do ar, umidade relativa do ar e DPV_{ar} , às 9:00 e às 15:00 horas por todo o período em que foram efetuadas as medidas de trocas gasosas. Fica evidente a marcante variação estacional, dessas variáveis, com picos de DPV_{ar} nos meses mais quentes.

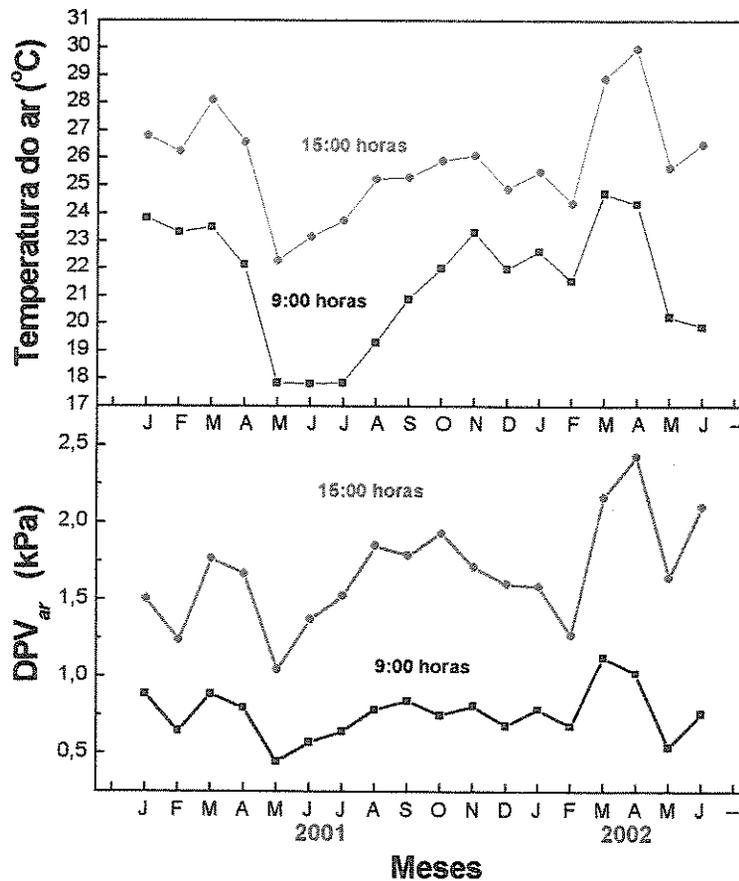


Figura 20. Valores médios mensais de temperatura do ar (°C) e déficit de pressão de vapor do ar DPV_{ar} (kPa), às 9:00 e às 15:00 horas para o período de mensurações das trocas gasosas. Dados provenientes de estação automática (Centro de Ecofisiologia e Biofísica do IAC). Campinas, SP, 2001/2002.

5.3.2. Curva de resposta à luz

As curvas de resposta da fotossíntese à luz fornecem informações úteis sobre as propriedades fotossintéticas das folhas (Taiz & Zeiger, 1998). Segundo Lawlor (2001), a hipérbole retangular é freqüentemente usada para expressar esse tipo de curva de resposta à luz, que é então descrita por essa função matemática, rica em significado biológico, freqüentemente usada em modelagem da fotossíntese.

Segundo Nielsen & Orcutt (1996), a fotossíntese aumenta com o aumento de *DFFF* de uma maneira previsível e a curva de resposta da fotossíntese à luz tem propriedades gerais que são uniformes entre espécies. Contudo, a despeito dessa similaridade básica, mesmo quando plantas C3 e C4 são comparadas, há diferenças entre curvas de resposta dependendo da espécie, das condições de crescimento e do ambiente durante a mensuração (Lawlor, 2001).

Na Figura 21 está apresentada a curva de resposta obtida para a taxa de assimilação líquida de CO₂, em função do *DFFF*. A assimilação máxima foi 11,3 μmol m⁻² s⁻¹, o ponto de compensação lumínica ocorreu a 47,7 μmol m⁻² s⁻¹. Valores de *DFFF* entre 800 e 1000 μmol m⁻² s⁻¹, foram saturantes.

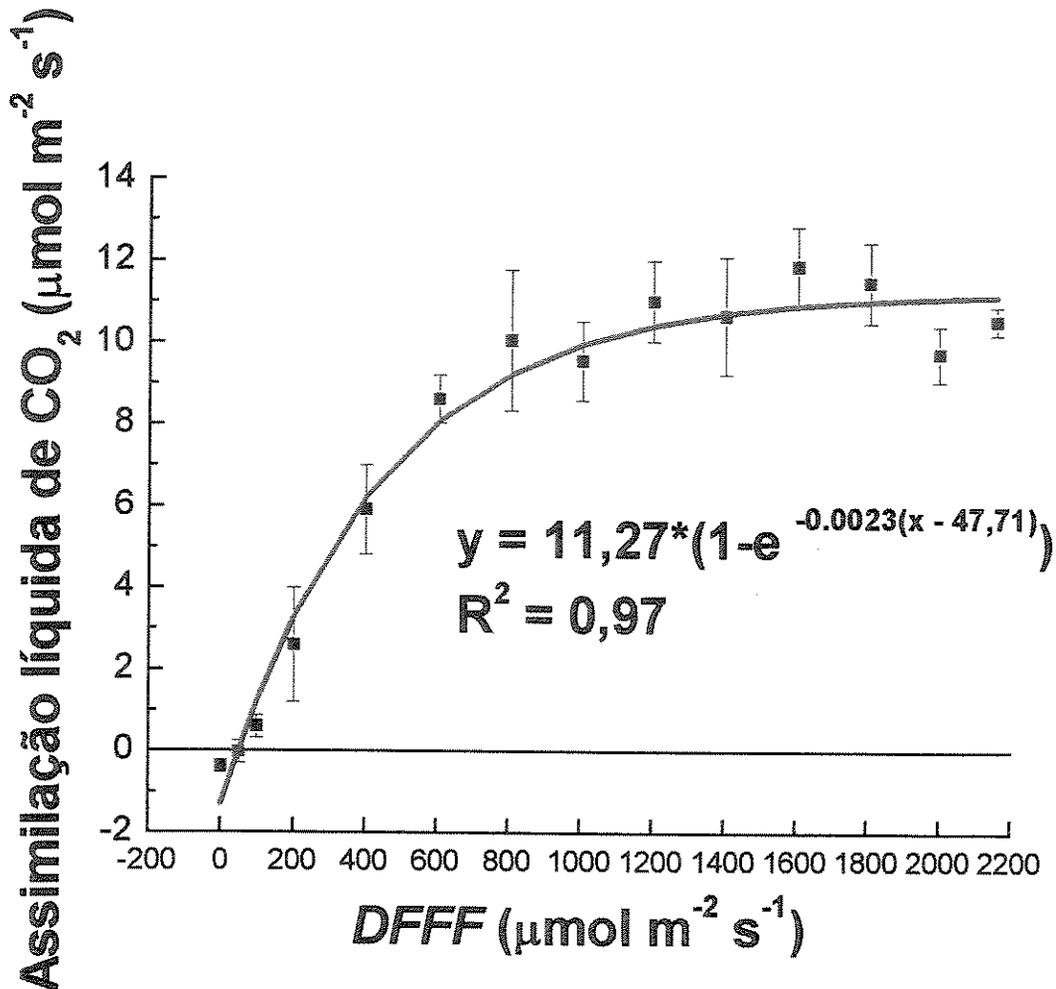


Figura 21. Taxas de fotossíntese líquida em folhas de pupunheiras em função da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*DFFF*). Cada ponto representa média de três plantas, medindo-se um folíolo por planta. As barras verticais representam o erro padrão da média. Campinas, SP, 2002.

Quatro fases da curva de resposta à luz permitem a compreensão de pontos básicos importantes da fisiologia de uma espécie. Primeiramente o ponto de compensação lumínica, ou seja o valor de *DFFF* em que a fotossíntese bruta contrabalança a soma da respiração e fotorrespiração e, portanto, a fotossíntese líquida é igual a zero. O ponto de compensação lumínica encontrado para a pupunheira, 47,7 μmol m⁻² s⁻¹ foi superior aos valores mencionados por Larcher (2000), tanto para folhas de sol de árvores de floresta tropical (entre 15-25 μmol m⁻²

s⁻¹), como para plantas cultivadas C3 (20-40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Curiosamente, está dentro da faixa de 20-50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, indicada pelo mencionado autor para plantas herbáceas cultivadas C4.

O ponto de compensação lumínica depende da fotossíntese bruta, fotorrespiração e respiração que são, por sua vez, afetadas por diferentes condições e também de fatores ambientais tais como nutrição e estado hídrico das folhas (Lawlor, 2001). Além disso, segundo Koslowski & Pallardi (1997), varia com a espécie e genótipo, tipo de folha (se de sol ou sombra), idade da folha, concentração de CO₂ no ar, e temperatura do ar.

Não há na literatura dados a respeito do ponto de saturação lumínica de folhas de pupunheiras adultas. No entanto, em experimento com pupunheiras de 12 meses de idade, de mesma origem genética que as do presente experimento, conduzido em casa-de-vegetação, portanto, sob condição de *DFFF* mais baixo que o presente experimento, folhas de mesmo estágio ontogenético que as do presente experimento apresentaram ponto de compensação lumínica em 41,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tucci, M.L.S., dados não publicados). Em mudas jovens de pupunheira mantidas em casa de vegetação, Oliveira (2000) observou ponto de compensação lumínica em 26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. No entanto, as pupunheiras desse experimento apresentavam as folhas ainda bífidas, que além de ser morfologicamente diferentes das folhas adultas, pinadas, apresentam também, em relação a essas últimas, diferenças anatômicas. Sabe-se (Tucci *et al.*, 2000), que a frequência estomática na superfície abaxial de folhas bífidas e pinadas de pupunheiras varia significativamente, correspondendo a 100 estômatos mm^{-2} nas pinadas e 55 estômatos mm^{-2} nas bífidas. Na superfície adaxial não há diferença entre os estádios e ambos apresentam 9 estômatos mm^{-2} .

Para o dendezeiro foram observados pontos de compensação lumínica variando entre $41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na Costa do Marfim (Dufrêne, 1989, citado por Lamade & Setiyo, 1996) e $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na Indonésia (Lamade & Setiyo, 1996).

O ponto de compensação lumínica no presente experimento foi alto, talvez pela elevada temperatura durante a medição. Segundo Larcher (2000), como a respiração aumenta mais rápido que a fotossíntese com o aumento da temperatura, o ponto de compensação lumínica também aumenta, atingindo valores bem altos em temperaturas acima de 30°C . Tanto a curva de resposta à luz no presente experimento, como naquele em casa de vegetação, foram elaboradas em temperaturas acima de 30°C . A respiração foi de $0,38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, portanto, abaixo da faixa de variação entre 1,7 e 2,23 observada para dendezeiro (Lamade & Setiyo (1996).

Outro ponto importante da curva de resposta da fotossíntese à luz é a eficiência quântica máxima aparente. Com aumento no fluxo de fótons a assimilação aumenta linearmente enquanto o transporte de elétrons for proporcional aos fótons capturados e houver uma estequiometria fixa de transporte eletrônico para síntese de ATP e NADPH e consumo desses para assimilação de CO_2 (Lawlor, 2001). O coeficiente angular dessa reta é considerado como sendo a máxima eficiência quântica aparente da fotossíntese – ΦCO_2 (Long & Hallgren, 1993), definida como número de moles de CO_2 fixados, por mol de quanta absorvido pela folha, determinada em *DFFF* limitante (Furbank, 2000), e mostra a habilidade do sistema fotossintético em utilizar fótons para fixação de CO_2 em sua maior eficiência (Lawlor, 2001).

A qualificação “aparente” é importante, uma vez que a estimativa é baseada na luz incidente e não absorvida. Se a luz refletida e transmitida são levadas em

consideração, a verdadeira eficiência quântica máxima pode ser obtida (Long & Hallgren, 1993).

No caso presente, Φ_{CO_2} foi obtida de duas formas: através da primeira derivada da equação utilizada para descrever a curva de resposta da fotossíntese à luz, e através do coeficiente angular da parte linear da curva. Os valores encontrados foram, respectivamente, $0,023 \mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol fótons}$ ($43 \mu\text{mol fótons} / \mu\text{mol CO}_2$) e $0,019 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mol fótons}$. Valores mais baixos de Φ_{CO_2} obtidos pelo modelo linear foram também observados por Lamade & Setiyo (1996), trabalhando com dendezeiro. A baixa Φ_{CO_2} para a pupunheira observada no presente trabalho pode ter sido devida ao número exíguo de pontos entre 0 e $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fótons. Esses valores podem não estar corretos, uma vez que em condições atmosféricas, a Φ_{CO_2} de plantas C3 tipicamente varia ao redor de 0,05 (Taiz & Zeiger, 1998). Em plantas C3, em condições ambientes, a Φ_{CO_2} é cerca de 0,04-0,05 (1 mol de CO_2 fixado por 20-25 moles de fótons absorvidos). Eficiência quântica real para diferentes espécies é bastante constante, em torno de $0,08 \mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol fótons}$, para uma ampla faixa de plantas sob condições padronizadas (Lawlor, 2001).

Outra hipótese a respeito dos baixos valores observados para a Φ_{CO_2} , seria a alta temperatura durante a medida. Sabe-se que Φ_{CO_2} depende de todas as condições vigentes no momento das medidas (Lawlor, 2001). Assim, a temperatura e seu impacto na fotorrespiração causam mudanças na eficiência quântica nas plantas C3 (Nielsen & Orcutt, 1996). Abaixo de 30°C a Φ_{CO_2} de plantas C3 é geralmente mais alta que em plantas C4, e acima dessa temperatura a situação se inverte (Taiz & Zeiger, 1998).

Para o dendezeiro foram observados Φ_{CO_2} tão díspares como $0,051 \text{ mol mol}^{-1}$ na Costa do Marfim (Dufrêne, 1989, citado por Lamade & Setiyo, 1996) e $0,081$

mol mol⁻¹ na Indonésia (Lamade & Setiyo, 1996).

O conhecimento da ΦCO_2 da espécie com que se trabalha é crucial, uma vez que como é mais fácil interpretar mudanças na sua magnitude que mudanças na taxa de assimilação máxima de CO_2 na saturação, comparações entre espécies e ou locais são frequentemente feitas com base em ΦCO_2 (Nielsen & Orcutt, 1996).

A terceira característica importante que se depreende da curva de resposta à luz é o ponto de saturação lumínica, o *DFFF* correspondente ao ponto em que a assimilação líquida não aumenta com o aumento da luz (Nielsen & Orcutt, 1996). Uma vez que o ponto de saturação é alcançado, acréscimos adicionais no fluxo de fótons não mais afetam as taxas fotossintéticas, indicando que fatores tais como reações do transporte eletrônico, atividade da Rubisco ou o metabolismo de triosefosfatos tornaram-se limitantes. A partir desse ponto, a capacidade enzimática do metabolismo do CO_2 torna-se limitante em relação à energia luminosa absorvida (Taiz & Zeiger, 1998).

O valor encontrado para as pupunheiras do presente experimento, entre 800 e 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, está coerente com a faixa de 600 a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mencionada por Larcher (2000) para folhas de sol de árvores de floresta tropical. Pupunheiras do mencionado experimento em casa de vegetação apresentaram *DFFF* saturante mais baixo, ao redor de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Valor mais baixo de saturação lumínica, entre 600-700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foi observado por Oliveira (2000) para mudas de pupunheira de folhas ainda bífidias em casa-de-vegetação. Respostas fotossintéticas à luz podem variar entre plantas crescendo a pleno sol e aquelas crescendo em casas de vegetação ou em câmaras de ambiente controlado. As altas taxas de assimilação das folhas a céu aberto, foram atribuídas a mais tecido fotossintetizante por unidade de área foliar (Koslowski & Pallardi, 1997).

Em experimento sob condições controladas de luz e temperatura, Tucci *et al.* (2003b) observaram variação da saturação lumínica em função da temperatura, em mudas de pupunheira de folhas ainda bífidas. Valor mais alto de saturação lumínica ocorreu a 23°C, correspondendo a $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, seguido de $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 18°C e mínimo de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a 39°C.

A quarta característica importante depreendida da curva de resposta à luz é a taxa de assimilação máxima (A_{max}) na luz saturante, que pode ser considerada como uma medida da capacidade fotossintética da folha (Long & Hällgren, 1993). A taxa de assimilação máxima na saturação é dependente da capacidade da cadeia de transporte eletrônico produzir ATP e NADPH, da disponibilidade de P_i , da eficiência do ciclo de Calvin, do nível de atividade da Rubisco, da concentração de nitrogênio e da taxa na qual triosefosfato é usada pelas células (Nielsen & Orcutt, 1996).

O valor de A_{max} de $11,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ encontrado no presente experimento, compatível com as plantas C3, foi mais alto que aquele encontrado em casa de vegetação para plantas jovens (mas em franco crescimento vegetativo), correspondente a $10,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (dado não publicado da autora). Foi também mais alto que aquele verificado por Oliveira (2000) para mudas com folhas ainda bífidas, em casa de vegetação, correspondente a $9,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Sabe-se (Long & Hallgren, 1993) que, em contraste com ΦCO_2 , A_{max} varia marcadamente tanto entre quanto dentro de espécies C4 e C3, respondendo a quase todas as variáveis ambientais que influenciam a fotossíntese. Variação considerável variação em A_{max} pode ser encontrada também entre genótipos e entre estádios ontogenéticos de folhas. Segundo Lawlor (2001), A_{max} na saturação é de considerável importância, uma vez que determina a assimilação máxima que uma planta sob alta $DFFF$ pode alcançar, sendo o fator limitante na eficiência da produção

da planta, quando outras condições ambientais estão em níveis adequados.

O valor de A_{\max} observado para a pupunheira no presente experimento está compatível com as observações de Jayasekara & Jayasekara (1995), em cuja opinião, ainda que radiação não seja um fator limitante na região tropical do globo, de onde provém a maioria das palmeiras, estas apresentam capacidade fotossintética moderada, abaixo de $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Apesar disso, Lamade & Setiyo (1996) encontraram para três clones de dendezeiro cultivados na Indonésia valores de A_{\max} ao redor de $31,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, bem mais altos que aqueles que haviam sido observados por Dufrêne (1989) na Costa do Marfim, para clones locais. Comparando essas duas situações, Lamade & Setiyo (1996) ponderaram se as diferenças teriam sido devidas a efeito ambiental ou à expressão genética de um material com desempenho superior. Na opinião dos autores, ainda que não fosse possível responder à questão proposta, parecia altamente provável que o ambiente desempenhasse um papel crucial na expressão da plasticidade fenotípica de um material genético.

Essa perspectiva indica amplas possibilidades de pesquisa em fotossíntese com a pupunheira, uma vez que a espécie apresenta alta variabilidade genética e plasticidade fenotípica para caracteres relacionados ao crescimento (Clement, 1995) e por outro lado, seu cultivo visando a produção de palmito está distribuído nas mais diversas regiões agrobioclimáticas.

5.3.3. Variação diária e estacional das trocas gasosas

Pela análise de variância conjunta de todos os dados foram observadas diferenças significativas ($P \leq 0,001$) entre as 18 épocas estudadas para todas as variáveis, bem como para as horas do dia. Para as épocas agrupadas em estações

foram também verificadas diferenças significativas entre elas ($P \leq 0,001$) para todas as variáveis. Entre plantas foram verificadas diferenças significativas para temperatura foliar e eficiência do uso da água (A/E) ($P \leq 0,001$), e condutância estomática ($P \leq 0,05$). Não foram observadas diferenças significativas entre plantas para $DFFF$ e taxa de assimilação de CO_2 (Tabela 5).

Valores médios para todas as variáveis relacionadas às trocas gasosas podem ser observados na Figura 22. Considerando apenas as épocas, maiores valores de $DFFF$ foram observados em maio correspondente a $1.400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e mínimos em janeiro, com $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A temperatura foliar foi mais baixa no início e no fim do experimento, correspondendo aos meses de outono e inverno, e foi máxima em fevereiro com 37°C .

Tabela 5. Análise de variância com valores de F e significância para fluxo fotossintético de fótons, temperatura foliar, taxa de fotossíntese, taxa de transpiração, condutância estomática, concentração interna de CO₂, eficiência do uso da água, em pupunheiras cultivadas em tambores. Campinas, SP, 2001/2002.

Causas de variação	GL	DFFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Temperatura foliar (°C)	Fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Concentração interna CO ₂ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A/E CO ₂ mmol^{-1} H ₂ O)
Época	17	13,9***	74,3***	20,1***	26,2***	5,7***	15,3***	42,4***
Estação	3	5,5***	233,4***	75,0***	82,9***	13,9***	39,5***	76,6***
Hora	12	91,1***	191,9***	71,2***	30,9***	17,7***	65,5***	12,5***
Plantas	7	0,2 ns	5,6***	1,7 ns	6,2***	2,1 *	1,3 ns	6,7 ***
CV%		68,1	19,8	65,6	83,3	147,7	29,8	60,7

***, *significativo a 0,1 e 5%, respectivamente; ns – não significativo.

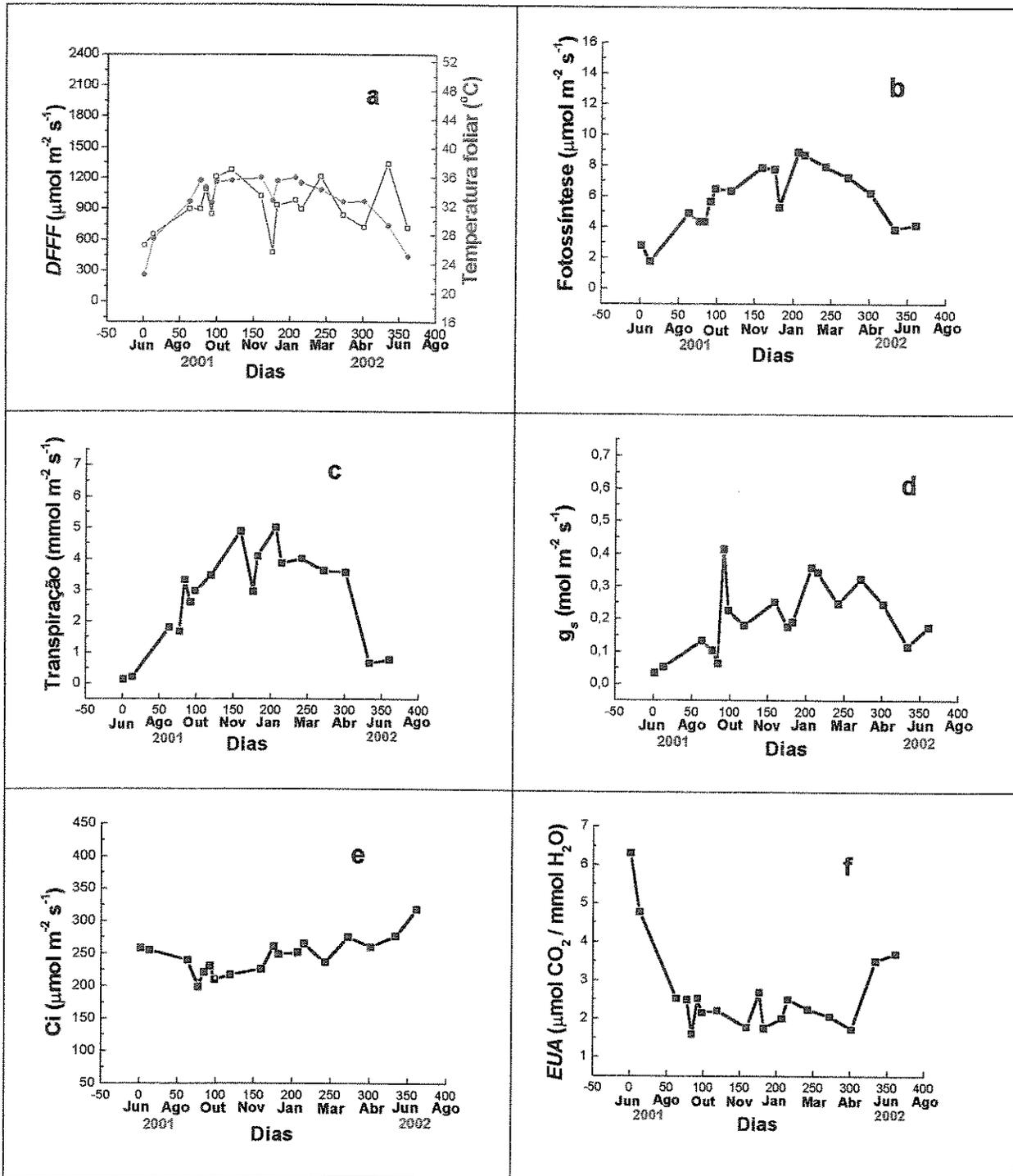


Figura 22. Densidade de fluxo de fótons fotossintético média (*DFFF*) e temperatura foliar média (a), taxa média de assimilação de CO_2 (*A*) (b), taxa de transpiração (*E*) (c), condutância estomática (g_s) média (d), concentração interna de CO_2 (C_i) média (e) e eficiência do uso da água (*EUA*) média, medidos em 18 épocas em pupunheiras cultivadas em tambores em Campinas, SP, 2001/2002.

Para a fotossíntese o maior valor médio foi observado em janeiro, correspondendo a $9,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e valor mínimo de $3,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, verificado em julho. Pode-se observar na Figura 22b a tendência geral da variação da fotossíntese durante todo o experimento, com valores mais elevados nos meses mais quentes.

Com respeito à transpiração (Figura 22c), tal como para a fotossíntese, a média mais alta foi observada em janeiro, com $5,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a tendência geral foi para valores mais altos nos meses mais quentes.

A condutância estomática (Figura 22d), seguiu o padrão da fotossíntese e da transpiração, com valor médio máximo observado em janeiro, correspondente a $0,38 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Valores menores foram da mesma forma que para a fotossíntese e transpiração, observados nos meses mais frios.

A concentração interna de CO_2 (C_i) (Figura 22e) mostrou tendência contrária à fotossíntese, com valores maiores nos meses mais frios do ano, $310,6 \mu\text{mol mol}^{-1}$ em junho de 2002, mostrando clara tendência de ser menor nos meses de maior taxa de fotossíntese.

A razão A/E foi maior nos meses mais frios, junho e julho de 2001 e maio e junho de 2002, respectivamente, 6,6, 4,9, 3,4 e 3,8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, evidenciando a tendência das plantas a aumentar a eficiência do uso da água, ao fechar parcialmente os estômatos. No entanto, como neste experimento as plantas não foram submetidas a déficit hídrico do solo, esses resultados sugerem que a abertura estomática medida pela condutância, tenha sido afetada pelas condições do ambiente, afetando por sua vez, A e E .

Com relação às horas do dia, uma vez que para cada hora estão consideradas médias de todas as épocas, podem ser observadas na Figura 23, tendências gerais da dinâmica de trocas gasosas das pupunheiras, no curso diário.

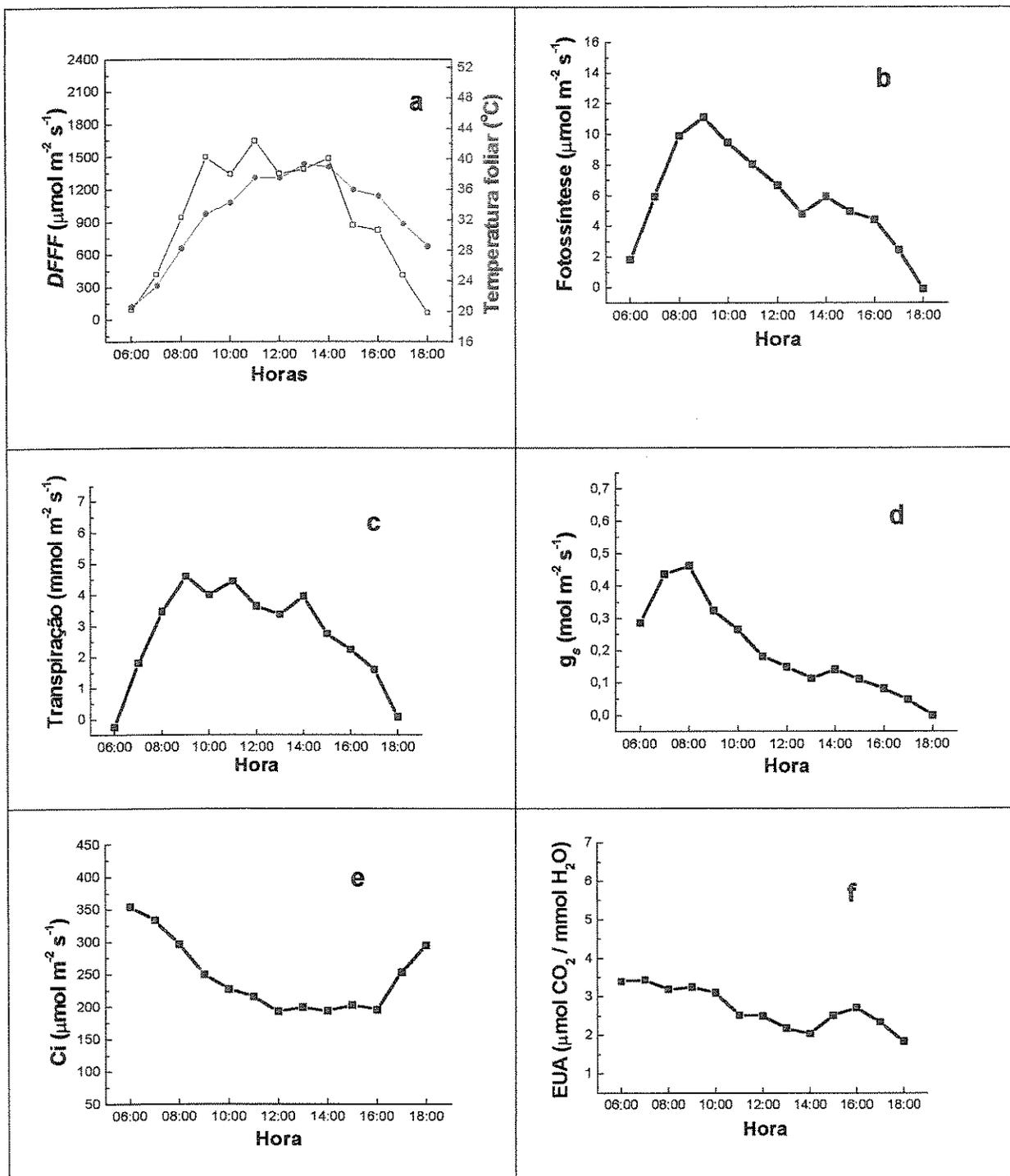


Figura 23. Curso diário do fluxo fotossintético de fótons (*FFF*) e temperatura foliar (a), taxa de assimilação de CO_2 (b), taxa de transpiração (c), condutância estomática (g_s) (d), concentração interna de CO_2 (C_i) (e) e eficiência do uso da água (*EUA*) (f) em pupunheiras cultivadas em tambores em Campinas, SP, 2001/2002. Cada ponto representa a média de todas as épocas. Campinas, SP, 2001/2002.

A *DFFF* (Figura 23a) variou obviamente no transcorrer dos dias, aumentando a partir do amanhecer, atingindo um platô no meio do dia com valor máximo ao redor de $1650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ às 11:00 horas e declinando até o início da noite.

A temperatura foliar aumentou (Figura 23a), de 21°C às 6:00, até atingir pico de $39,3^{\circ}\text{C}$ às 13:00 horas, declinando em direção ao início da noite, com valor de 28°C .

A tendência observada para a fotossíntese no transcorrer dos dias (Figura 23b) foi a de apresentar aumentos progressivos a partir de $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ às 6:00 horas até atingir valores máximos correspondentes a cerca de $10,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, entre 9:00 e 10:00 horas. Até esse momento, os aumentos na taxa de assimilação de CO_2 foram compatíveis com aumentos em *DFFF*, à semelhança do que foi observado na curva de resposta da fotossíntese à luz, até a saturação (Figura 21). A partir de então a assimilação não respondeu mais à *DFFF*, declinando significativamente a partir das 11:00 horas, até o fim do período de luz, não sendo observada recuperação no fim da tarde. É importante observar que entre 11:00 e 16:00 horas aproximadamente, o *DFFF* foi suficiente para saturar luminicamente a fotossíntese (Figura 23a), de acordo com o ponto de saturação lumínica determinado pela Figura 21. Assim, pode-se relacionar a queda da fotossíntese ao início de ocorrência de temperatura e DPV_{ar} mais elevados durante a tarde, em todos os meses (Figura 20). Esse padrão de resposta da pupunheira, já foi observado para outras palmeiras como coqueiro (Prado *et al.*, 2001), e outras espécies arbóreas como citros (Machado *et al.*, 2001) e eucalipto (Prior *et al.*, 1997).

A transpiração (Figura 23c) apresentou o mesmo padrão da fotossíntese, com aumento progressivo até 10:00 horas, atingindo valores máximos entre 8:00 e 10:00 horas, correspondendo a cerca de $4,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. No entanto, diferentemente da fotossíntese, manteve valores altos, não significativamente distintos até 14:00, a partir de quando começou a declinar até as 18:00 horas. A transpiração manteve-se alta quando as taxas de fotossíntese já haviam declinado, possivelmente devido ao aumento do DPV_{ar} à tarde haver compensado o fechamento parcial dos estômatos nesse mesmo período.

A condutância estomática começou a aumentar a partir dos primeiros albos da manhã, atingindo máximo entre 7:00 e 8:00 horas, correspondente a $0,47 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A partir de então declinou, até o início da noite, sem apresentar, tal como observado com a fotossíntese, recuperação no fim da tarde. No início da manhã, até cerca de 8:00 horas, a transpiração não acompanhou a condutância estomática, uma vez que nas primeiras horas da manhã, a alta concentração de água dos tecidos vegetais e o baixo DPV_{ar} , não favorecem a transpiração.

Valores mais altos de C_i (Figura 23e), foram observados entre 6:00 e 9:00 horas, variando de $250,7$ a $350,0 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$ e a partir das 16:00, com valor de $277,0 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$ às 18:00 horas. Entre 11:00 e 16:00 horas as taxas permaneceram ao redor de $200,0 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$. A dinâmica da variação de C_i está compatível com observações de Nilsen & Orcutt (1996), segundo os quais quando a assimilação de CO_2 aumenta, os valores de C_i decrescem, uma vez que se trata de uma variável regulada primariamente pelas relações entre a difusão atmosférica de CO_2 para dentro da folha e a demanda por CO_2 pela fotossíntese.

A razão A/E foi maior nas primeiras horas da manhã entre 6:00 e 9:00 horas, com valores não distintos significativamente, ao redor de $3,4 \text{ } \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$,

declinando em seguida, atingindo um mínimo entre 11:00 e 14:00 horas, coincidindo com as maiores taxas de transpiração e queda da taxa de fotossíntese, ou seja, com o fechamento parcial dos estômatos, a queda de A foi relativamente maior que a queda de E , entre 10:00 e 14:00 horas. Pode-se observar uma recuperação da razão A/E entre 15:00 e 17:00 horas, correspondendo ao declínio da transpiração. Os valores de A/E verificados no início da manhã, podem ser comparados com aqueles observados em outras palmeiras. Gomes *et al.* (2002) observaram que o coqueiro anão pode ser considerado relativamente eficiente no uso da água, de $3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, comparado com outros cultivares e híbridos. Kasturi Bai *et al.* (1996) observaram valores de A/E na faixa de 1,68 a 1,94 em variedades e híbridos de coqueiro gigante e anão.

Com respeito às respostas da pupunheira nas estações (Figura 24), pode-se observar uma tendência geral, uma vez que os pontos do gráfico correspondentes às estações representam a média de todas as horas do dia.

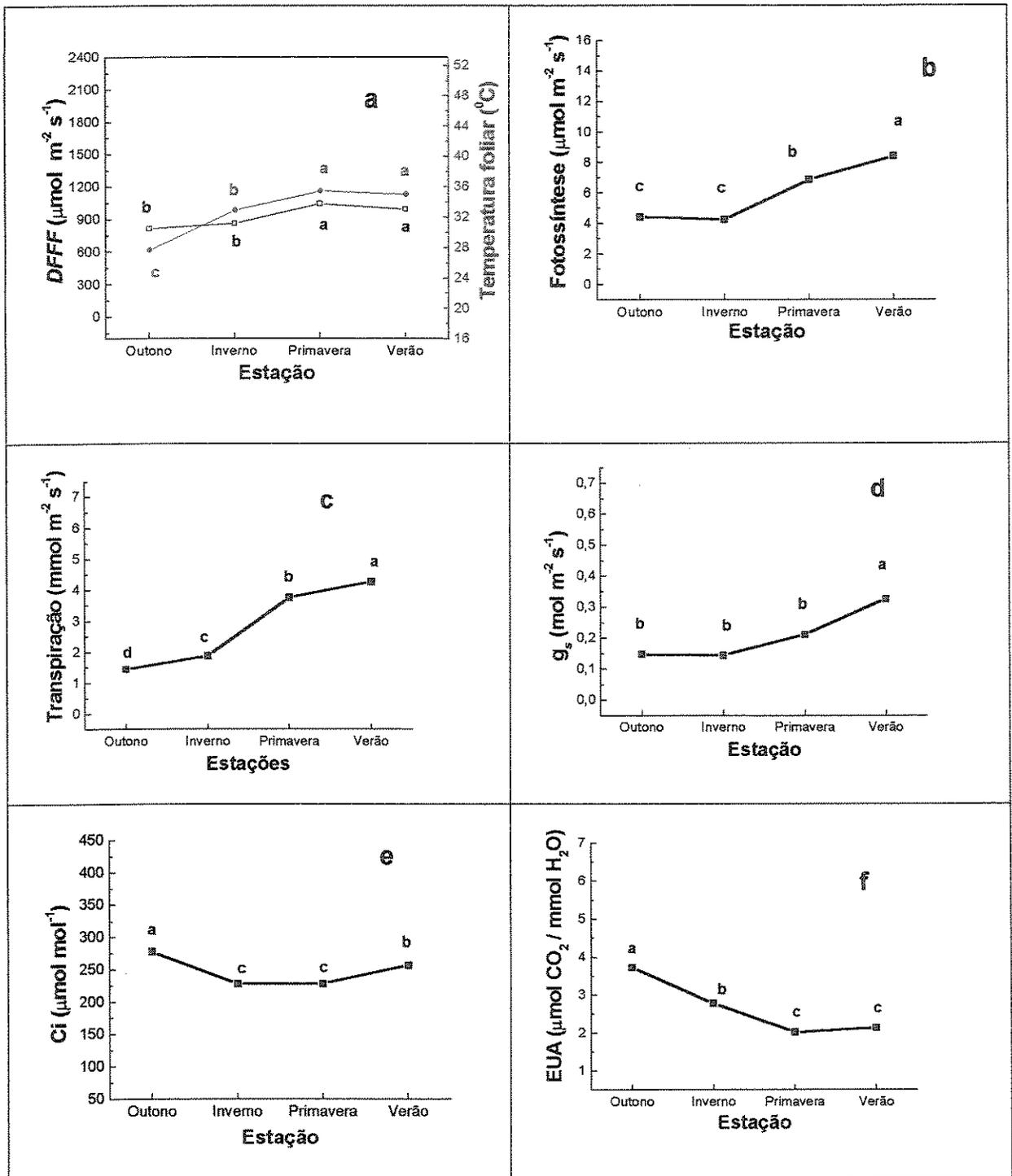


Figura 24. Valores médios de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) e temperatura foliar (a), fotossíntese (b), transpiração (c), condutância estomática (g_s) (d), concentração interna de CO_2 (C_i) (e) e eficiência instantânea do uso da água (EUA) (f), em pupunheiras, nas estações do ano. Campinas, SP, 2001/2002.

As médias dos valores de *DFFF* (Figura 24a) foram maiores na primavera e verão, respectivamente 1044,7 e 994,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, não diferindo entre si estatisticamente. No outono e inverno foram menores, respectivamente 813,9 e 861,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, também não diferindo entre si estatisticamente.

A temperatura foliar acompanhou a tendência de *DFFF*, com valores maiores na primavera e verão, 35,4 e 35,0°C, respectivamente, e menores no outono e inverno que diferiram entre si, com valores de 27,7 e 32,9°C, respectivamente.

A condutância estomática foi coerente com a assimilação e a transpiração, apresentando-se mais elevada no verão e primavera, distintos significativamente entre si, respectivamente 0,33 e 0,21 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A condutância estomática na primavera não diferiu estatisticamente dos valores mais baixos observados no outono e inverno, respectivamente, 0,15 e 0,14 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

A assimilação de CO_2 seguiu a tendência observada para *DFFF* e temperatura foliar, com valores mais altos na primavera e verão, respectivamente 6,8 e 8,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, distintos significativamente entre si, e valores mais baixos no inverno e outono, não distintos entre si, com valores de 4,2 e 4,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

A transpiração acompanhou a assimilação nas estações, com valores mais altos na primavera e verão, distintos entre si estatisticamente, correspondendo a 3,8 e 4,3 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e valores mais baixos no inverno e outono, também distintos entre si, correspondendo a 1,9 e 1,4 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Valores de C_i foram maiores no verão e outono, 256 e 277 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente e mais baixos no inverno e primavera, ambos com 227 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Valores mais altos de A/E foram observados no outono e inverno, distintos entre si estatisticamente, 3,72 e 2,78 $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$, respectivamente, e mais baixos na primavera e verão, respectivamente 2,0 e 2,1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, estações em que as taxas de transpiração foram mais elevadas.

Análise de variância foi também realizada separadamente para cada estação (Tabela 6) para todas as variáveis. No outono foram observadas diferenças significativas ($P \leq 0,001$) para horas do dia para todas as variáveis analisadas. Entre as plantas foram observadas diferenças significativas para E ($P \leq 0,001$) e também para a fotossíntese ($P \leq 0,001$), diferentemente do observado na análise geral dos dados, e para temperatura foliar e g_s ($P \leq 0,05$). Não houve diferenças significativas entre plantas para $DFFF$, C_i e A/E .

Tabela 6. Análise de variância com valores de F e significância para a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), temperatura foliar, assimilação de CO₂ (A), taxa de transpiração (E), condutância estômática (g_s), concentração interna de CO₂ (Ci) e eficiência intrínseca do uso da água (A/E), nas estações do ano, em pupunheiras cultivadas em tambores. Campinas, SP, 2001/2002.

Causas de variação	GL	DFFF ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Temperatura foliar (°C)	A ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	g _s ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Ci ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	A/E (μmolCO_2 $\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$)
Outono								
Hora	10	69,7 ***	67,5 ***	44,5 ***	11,3 ***	10,6 ***	34,7 ***	7,7 ***
Planta	7	0,2 ns	2,1 *	3,8 ***	4,9 ***	2,1 *	1,7 ns	1,4 ns
CV%		71,1	24,6	68,1	100,2	126,1	27,4	60,5
Inverno								
Hora	11	72,9 ***	169,9 ***	15,8 ***	10,1 ***	2,7 *	25,9 ***	5,5 ***
Planta	7	1,3 ns	4,9 ***	1,8 ns	0,5 ns	1,5 ns	0,1 ns	1,7 ns
CV%		68,2	23,2	69,2	82,8	180,6	39,3	58,0
Primavera								
Hora	12	47,9 ***	100,0 ***	32,3 ***	10,2 ***	6,2 ***	25,7 ***	
Planta	7	0,4 ns	3,0 *	1,4 ns	1,8 ns	1,1 ns	2,4 *	
CV%		60,4	15,3	59,8	75,0	145,9	28,8	47,2
Verão								
Hora	11	20,3 ***	49,6 ***	34,5 ***	14,6 ***	6,9 ***	27,9 ***	6,8 ***
Planta	7	0,4 ns	2,1 ns	0,4 ns	5,1 ***	1,0 ns	1,6 ns	4,7 ***
CV%		75,2	13,8	58,4	66,3	125,9	21,0	47,4

***, **, significativo a 0,1 e 5%, respectivamente; ns – não significativo.

No inverno houve diferenças significativas com respeito às horas do dia para todas as variáveis. Com exceção da temperatura foliar, para as outras variáveis as plantas não diferiram significativamente entre si.

Diferenças significativas para todas as variáveis foram observadas para as horas do dia na primavera ($P \leq 0,001$). As plantas, à exceção de temperatura foliar e C_i ($P \leq 0,05$), não diferiram significativamente entre si.

No verão, tal como para as outras estações, houve diferenças significativas para todas as variáveis entre as horas do dia ($P \leq 0,001$) e com exceção de E e A/E , para as outras variáveis as plantas não diferiram significativamente entre si.

Em geral, trocas gasosas em plantas são fortemente afetadas por flutuações diurnas e estacionais em luz, água, e disponibilidade de nutrientes (Arntz & Delph, 2001). Dentre as causas de variação consideradas neste trabalho, variações estacionais nas trocas gasosas (Figura 22 e 24) eram esperadas, uma vez que fatores ambientais como irradiância, temperatura do ar e DVP_{ar} , também variaram estacionalmente (Figura 20). Como foi discutido, também o crescimento das pupunheiras apresentou estacionalidade, e a esse respeito, Koslowski & Pallardi (1997) chamaram atenção para o fato de que em plantas perenes, ao longo das estações a fotossíntese também é regulada pelo ambiente, através de alterações no tamanho do dossel.

Com relação às respostas ao longo do dia (Figura 23), a variação observada para a pupunheira seguiu aquela mencionada por Koslowski & Pallardi (1997) para árvores tropicais, ou seja, a taxa de assimilação de CO_2 foi baixa no começo da manhã, associada com baixa intensidade luminosa e baixa temperatura, a despeito do alto potencial de água das folhas e altas concentrações de CO_2 nos espaços

intercelulares das folhas (Ci). Conforme *DFFF* aumenta e o ar se aquece abrem-se mais os estômatos e aumenta a produção de redutor (NADPH) e ATP devido às reações fotoquímicas e a fotossíntese líquida aumenta rapidamente, podendo atingir um máximo antes ou próximo do meio dia, a partir do qual ocorre um decréscimo até o fim da tarde. Por causa das variações ambientais de um dia para o outro e dentro do mesmo dia, qualquer modelo diurno, frequentemente se desvia consideravelmente das tendências descritas acima. Koslowski & Pallardi (1997) apontam causas distintas para as variações diurnas na fotossíntese, incluindo influências ambientais como efeitos de luz e umidade na abertura estomática, efeitos de luz e temperatura na capacidade fotossintética do mesófilo e fatores endógenos afetando somente os estômatos ou a capacidade fotossintética do mesófilo. Durante os dois primeiros minutos de iluminação a regeneração da ribulose 1,5 bisfosfato é o principal fator limitante à fotossíntese. Após cerca de dois minutos, a abertura estomática e a ativação da Rubisco pela luz são os fatores primários que regulam a taxa de fotossíntese. Ainda que alguns investigadores tenham atribuído a redução da fotossíntese ao meio dia ao fechamento estomático causado pela excessiva perda de água, o real mecanismo parece ser mais complexo, podendo ser devido também a decréscimo na eficiência de carboxilação. Para as pupunheiras do presente trabalho, além das diferenças significativas entre estações e horas do dia, foram observadas diferenças significativas entre plantas, em algumas estações, para a maioria das variáveis estudadas (Tabela 9). Essas diferenças, eram de certa forma previstas, sendo bastante compreensíveis, uma vez que, a pupunheira é uma espécie de domesticação recente, apresentando alta variabilidade genética (Clement, 1995), como já foi mencionado em outros capítulos deste trabalho para o crescimento e para a eficiência do uso de nutrientes.

Segundo Koslowski & Pallardi (1997), a capacidade fotossintética de várias espécies freqüentemente varia entre genótipos. Ainda segundo os mesmos autores, a despeito da importância da diferença em fotossíntese por unidade de área foliar, as variações genótípicas em fotossíntese por planta, frequentemente refletem diferenças nas taxas de produção foliar, mais do que taxas mais altas por unidade de folha. Pode-se observar para as pupunheiras esse tipo de resposta no capítulo referente ao crescimento, verificando-se que as altas taxas de crescimento coincidiram com altas taxas de fotossíntese e dimensão do aparelho fotossintético.

Em palmeiras, diferenças na capacidade fotossintética entre genótipos têm sido estudadas em coqueiro (Prado *et al.*, 2001) e dendezeiro (Lamade & Setiyo, 1996).

Sobre a variabilidade genética em taxas fotossintéticas, hipóteses interessantes foram aventadas por Arntz & Delph (2001), em cuja opinião, estudos de diferenciação fisiológica entre populações mostram que divergência evolutiva em caracteres fotossintéticos é comum dentro de espécies, tendo um padrão que suporta muitas hipóteses adaptativas. Segundo os autores, estudos que têm quantificado variação genética dentro de populações, mostraram que níveis de variação herdável (genotípica) podem ser ajustados por meio de mudanças evolutivas em caracteres relacionados à atividade fotossintética.

A dinâmica durante o curso diário de todas as variáveis estudadas, considerando as estações do ano está apresentada nas Figuras 25 e 26.

Em todas as estações o curso diário de *DFFF* (Figura 25) esteve dentro do previsto, com pontos de valores mais baixos correspondentes à passagem de nuvens. Ainda que se tenha buscado trabalhar em dias ensolarados característicos para a estação representada, a passagem de nuvens durante certas horas de alguns

dias foi inevitável. Pode-se observar que em todas as estações os valores de *FFF* entre 7:00 e 8:00 horas haviam atingido o nível de saturação lumínica ao redor de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, determinado para as pupunheiras do experimento (Figura 21).

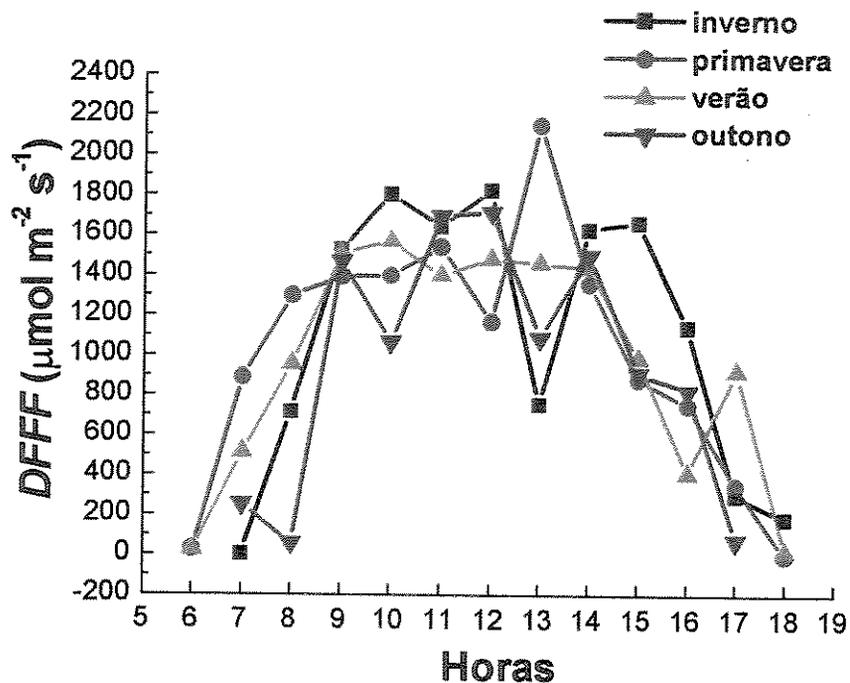


Figura 25. Densidade média de fluxo de fótons fotossintéticos (*DFFF*) nas estações climáticas em Campinas, SP, 2001/2002.

Com relação à temperatura foliar (Figura 26a), em todas as estações esta superou os 30°C entre 11:00 e 16:00 horas. Na primavera valor extremamente alto de temperatura (50°C) foliar foi registrado às 13:00 horas, acompanhando o aumento de *DFFF* no mesmo período.

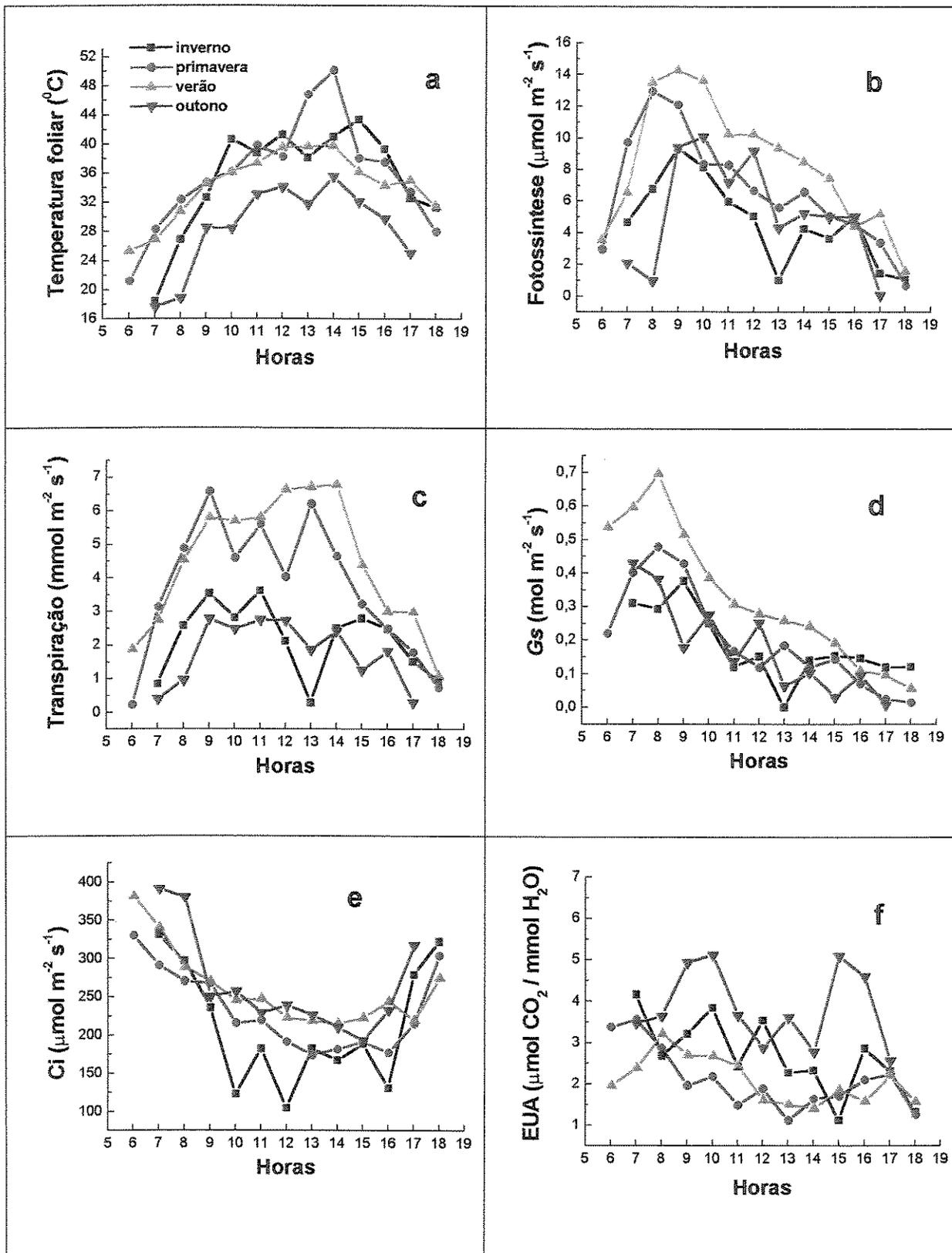


Figura 26. Curso diário da temperatura foliar (a), fotossíntese (b), transpiração (c), condutância estomática (G_s) (d), concentração interna de CO_2 (C_i) (e), eficiência do uso da água (EUA) (f), em pupunheiras nas estações climáticas em Campinas, SP, 2001/2002.

Com relação à assimilação de CO₂ (Figura 26b), em todas as estações foi observado que a pupunheira apresentou a mesma dinâmica de variação ao longo dos dias, que aquela observada na Figura 23b, na qual cada ponto representava os dados de todas as estações, para determinada hora. Até a saturação lumínica a assimilação respondeu às variações em *DFFF*, e a partir de então ocorreu decréscimo na assimilação, correspondendo ao decréscimo em *g_s*, não havendo recuperação no fim da tarde.

Taxas maiores de assimilação de CO₂ foram observadas no verão, com os valores médios mais altos observados entre 8:00 e 10:00 horas, correspondendo respectivamente a 13,5 e 14,3 μmol m⁻² s⁻¹, não diferindo estatisticamente entre si. Esses foram os valores médios máximos registrados em todo o transcorrer do experimento, sendo mais altos que o maior valor médio observado em um dia ensolarado de janeiro de 2001, no qual foi realizada padronização do método de trabalho, por Tucci *et al.* (2001b), em uma planta deste mesmo experimento, que correspondeu a 11,5 μmol m⁻² s⁻¹, registrado às 9:00 horas, sob fluxo saturante de 1200 μmol m⁻² s⁻¹.

Os valores médios de assimilação verificados no presente trabalho correspondem também aos mais altos registrados na literatura para pupunheiras adultas a campo, uma vez que a única referência encontrada (Willis *et al.*, 1998), menciona assimilação de 6,0 μmol m⁻² s⁻¹. Esse valor foi obtido em uma medida realizada em uma planta, entre 9:00 e 11:30 horas, durante o verão, na Flórida, sob condições de *DFFF* entre 1250 e 1790 μmol m⁻² s⁻¹, concentração externa de CO₂ entre 340 e 350 μmol mol⁻¹, temperatura do ar entre 31 e 33°C e DPV_{ar} entre 1,48 e 1,83 kPa. Os autores não mencionam o estágio ontogenético da folha medida, condição importante, uma vez que foi relatada em pupunheira (Tucci *et al.*, 2001a)

correlação negativa significativa entre a fotossíntese e o estágio ontogenético das folhas.

Em termos de valores absolutos, a assimilação máxima registrada durante o experimento ocorreu na primavera, em uma determinada planta que a cada época de medida em praticamente todas as horas do dia apresentou assimilação mais elevada que as outras. A assimilação foi de $19,47 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a essa medida correspondeu um valor igualmente alto de transpiração e uma condutância estomática superior a $2,0 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

É interessante mencionar que a planta que apresentou a assimilação máxima absoluta, fazia parte de um grupo de plantas, que a partir das 11:00, quando as outras começavam a mostrar declínio da condutância estomática, apresentavam comportamento bem distinto. Seus folíolos começavam a se dobrar em relação à nervura principal, alguns assumindo a forma enrolada como se fosse um tubo, impedindo assim que a superfície abaxial da folha, onde estão 90% dos estômatos (Tucci *et al.*, 2000), estivesse sob a influência de temperatura e DPV_{ar} elevados. Tal fato foi também observado pela autora em visita realizada a experimento de irrigação e adubação nitrogenada em pupunheiras conduzido na ESALQ, Piracicaba, em algumas plantas, mesmo em parcelas de tratamentos recebendo irrigação e adubação em níveis altos. No entanto, tal comportamento não foi visualizado no experimento de Ubatuba, SP, em nenhuma das plantas observadas. Tais plantas do presente experimento não foram analisadas separadamente, uma vez que o fato foi observado casualmente, fugindo portanto dos objetivos do projeto inicial. Esse tema poderá no entanto se mostrar interessante, para futuras pesquisas.

Os valores máximos absolutos deste experimento ainda que bastante altos foram ainda inferiores aos valores médios reportados na literatura para o dendezeiro,

com assimilação de $31,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Lamade & Setiyo, 1996). Na realidade, as taxas de fotossíntese de folhas maduras de dendezeiro estão entre as mais altas já relatadas para árvores (Celeumans & Saugier, 1991).

A primavera além de ter propiciado maior taxa absoluta de assimilação de CO_2 ($19,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), apresentou valores médios logo abaixo do verão, observados entre 8:00 e 9:00 horas, correspondentes a $13,0$ e $12,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, não diferindo significativamente entre si.

A condutância estomática apresentou valores mais altos no verão e na primavera, compatíveis com altos valores de assimilação. Em ambas as estações a condutância estomática aumentou dos primeiros momentos após o amanhecer até atingir valores máximos de $0,69$ e $0,48 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, as 8:00 horas, respectivamente para o verão e a primavera. A resposta estomática parece muito importante na dinâmica das relações de trocas gasosas da pupunheira ao longo dos dias.

Tal como a condutância estomática, as taxas de transpiração foram maiores na primavera e verão, atingindo valores mais altos entre 9:00 e 14:00 horas, alcançando cerca de $6,7 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nota-se que nessas estações o declínio na condutância estomática começou a ocorrer a partir das 8:00 horas. No entanto, altos DPV_{ar} nas horas mais quentes do dia (Figura 20) contribuíram para as elevadas taxas de transpiração até as 14:00 horas, mesmo após fechamento parcial dos estômatos.

É interessante analisar a Figura 26b,d comparando as taxas de assimilação e a condutância estomática mais altas do verão e primavera com as taxas mais baixas do outono e inverno. Como as medidas de trocas gasosas foram sempre feitas em folhas de mesmo estágio ontogenético, e a umidade do substrato foi mantida sempre em condições adequadas, pode-se supor que as variações nas taxas de assimilação

de CO₂ estejam relacionadas às variáveis climáticas e/ou ao estágio fisiológico das plantas na ocasião das medidas. Assim, comparando-se as estações, observa-se que os valores de *DFFF* foram saturantes para todas no período do dia em que a pupunheira apresenta assimilação máxima de CO₂, entre 8:00 e 10:00 horas (Figura 25). A variação do DPV_{ar} entre as estações, no período da manhã (Figura 20) não foi acentuada a ponto de causar as variações observadas nas trocas gasosas entre as estações. Não poderia ter havido efeito do potencial da água das folhas, uma vez que estas apresentaram hidratação homogênea durante o experimento (Figura 17). As temperaturas mínimas observadas na Figura 19a ocorrem geralmente durante a noite. Na realidade temperaturas noturnas de cerca de 13°C ocorreram em noites de inverno e outono (dados não apresentados). Em experimento com mudas de pupunheira sob condição de temperatura controlada, Tucci *et al.* (2003b) encontraram a temperatura ótima para a assimilação de CO₂ em 23°C. Assim pode ser que a ocorrência de temperaturas noturnas baixas no inverno possa ter resultado em abaixamento da assimilação e da condutância estomática. No entanto não foram encontradas na literatura referências ao efeito de temperaturas noturnas sobre assimilação de CO₂ em palmeiras.

Por outro lado, pode ter ocorrido efeito do estágio fisiológico das plantas sobre a fotossíntese. Como foi apresentado (Figura 9), a pupunheira apresenta estacionalidade de crescimento com maiores taxas de crescimento absoluto (Figura 10a) durante o verão e o outono, havendo portanto maior demanda por fotoassimilados nos drenos. A relação da atividade fonte/dreno afeta a fotossíntese (Taiz & Zeiger, 1998). A hipótese de a assimilação de CO₂ responder à relação fonte/dreno, foi aventada por Machado *et al.* (2002) em citros.

As altas taxas de transpiração na primavera e no verão entre 9:00 e 15:00

horas propiciaram baixos valores de A/E nesses períodos (Figura 26f).

Em todas as estações altos valores de C_i , entre 350 e 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ foram observados no início da manhã e fim da tarde, sob condições de baixa condutância estomática, tal como foi observado por Reppelin *et al.* (1997) para coqueiro.

5.3.4. Relações entre A , g_s , $DFFF$, $DPV_{\text{folha-ar}}$ e temperatura foliar em função da estação do ano e período do dia

A fim de alcançar maior compreensão a respeito de pontos importantes nas relações de trocas gasosas da pupunheira foram estudadas certas relações, clássicas em estudos de trocas gasosas em plantas, considerando-se as estações climáticas e os períodos da manhã e da tarde.

A resposta de A a $DFFF$ para cada estação do ano e período do dia está apresentada na Figura 27. No verão, época de taxas de assimilação mais altas, $DFFF$ saturante foi cerca de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e na primavera que apresentou taxas de assimilação quase tão altas quanto o verão, cerca de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. No inverno $DFFF$ saturante foi mais baixo, cerca de $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. No outono apesar de não existir um ponto de inflexão evidente o $DFFF$ esteve ao redor de $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, de manhã e à tarde.

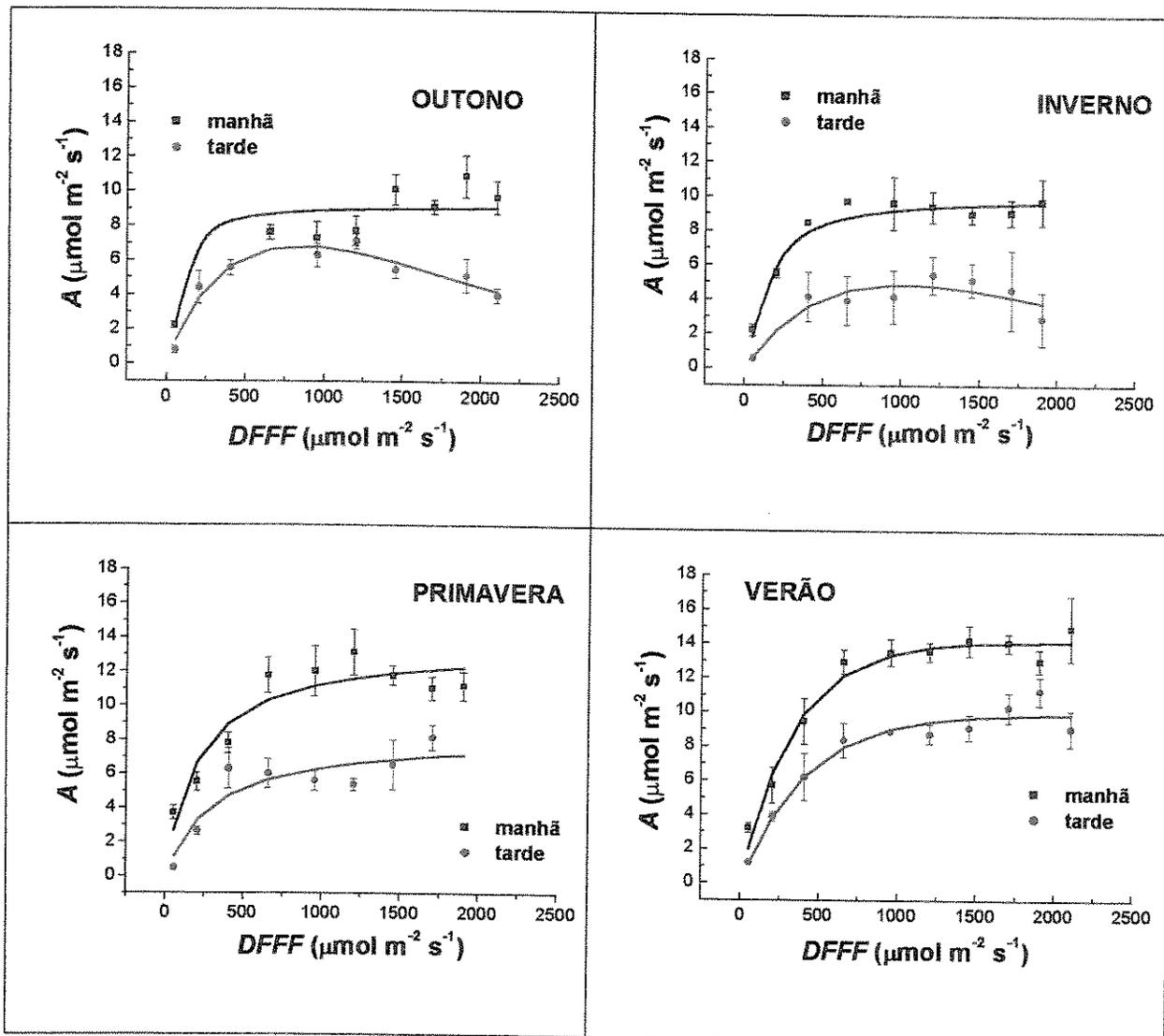


Figura 27. Relação entre taxa de assimilação de CO_2 (A) e a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($DFFF$) em pupunheira, para os períodos da manhã e da tarde nas quatro estações do ano. Cada símbolo representa a média de todos os pontos em um particular intervalo de $DFFF$ e barras indicam erro padrão da média. Campinas, SP, 2001/2002.

Para um determinado $DFFF$, A foi mais alta no período da manhã que à tarde, em todas as estações do ano, mas a diferença foi menos acentuada no outono. À tarde a condutância estomática foi bem menor e esse fato sugere que a queda da taxa de assimilação esteve relacionada com o fechamento parcial dos estômatos. Medina *et al.* (1999), em medidas efetuadas em janeiro em citrus, também observaram taxas de fotossíntese mais altas no período da manhã. O mesmo foi relatado para outras espécies arbóreas (Eamus & Cole, 1997; Prior *et al.*, 1997). A

queda da fotossíntese no período da tarde em relação ao período da manhã pode estar relacionada com a variação da temperatura durante o dia, uma vez que as temperaturas à tarde foram bem mais elevadas que durante a manhã, em todas as estações (Figura 23). Tucci *et al.* (2003b) demonstraram para mudas de pupunheira sob condições controladas, que a curva de resposta de A em função de $DFFF$ atinge valores máximos a 23°C diminuindo drasticamente em temperaturas maiores e menores. Sabe-se também que o $DFFF$ de saturação também varia com a temperatura (Larcher, 2000). Tucci *et al.* (2003b) observaram ainda que o $DFFF$ de saturação foi menor em temperaturas acima e abaixo de 23°C . Sabe-se que em temperaturas mais elevadas a fotorrespiração aumenta significativamente afetando o $DFFF$ saturante. Outras possíveis causas da queda da fotossíntese no período da tarde em relação à manhã podem dizer respeito ao DPV_{ar} , bem maior à tarde (Figura 20), à umidade do solo (Oliveira *et al.*, 2002; Tucci *et al.*, 2003a) ou ainda ao ciclo circadiano da fotossíntese (Machado *et al.*, 2002). No caso presente a umidade do solo foi mantida sempre em níveis não limitantes e portanto esse fator pode ser desconsiderado. No entanto, Ψ às 13:00 horas esteve durante todo o experimento entre $-0,8$ e $-1,1$ MPa, contra uma faixa de $-0,1$ a $-0,3$ antes do amanhecer (Figura 17). Em relação ao ciclo circadiano não se tem informação sobre sua influência em palmeiras.

A relação entre A e g_s mostrou variação entre as estações e os períodos do dia (Figura 28). Em todas as estações, para uma dada g_s , A foi mais alta no período da manhã que à tarde. Os dados sugerem que em todas as estações a taxa de fotossíntese em condutâncias até cerca de $0,5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ tenha sido controlada pela abertura estomática. Em valores mais altos de g_s , processos relacionados com o mesófilo (bioquímicos ou fotoquímicos), devam ter interferido e limitado maiores

aumentos na fotossíntese. A razão A/g_s é um parâmetro importante de trocas gasosas, representando a eficiência intrínseca do uso da água e logicamente situações climáticas que afetem de forma mais acentuada a abertura estomática que a taxa de assimilação, propiciarão eficiências mais altas.

Também pode-se observar na Figura 28 que os valores máximos de g_s no período da tarde foram menores que aqueles observados pela manhã. Esse fato possivelmente esteja relacionado ao potencial de água da folha mais negativo à tarde (Figura 17) e também com a maior demanda atmosférica (alta temperatura, alto DPV_{ar} à tarde em todas as estações) (Figura 20), causando maior perda de água pela folha e fechamento estomático.

Foi verificada correlação positiva significativa entre A e g_s ($r = 0,780^{***}$). Essa correlação foi também observada em dendezeiro (Dufrene, 1989; Smith, 1989; Smith, 1993). Pode-se prever que a disponibilidade de água desempenhe papel crucial na dinâmica dessa relação, daí a semelhança entre as quatro estações, uma vez que durante todo o experimento a água no substrato não foi limitante. De fato, as diferenças estacionais observadas por Prior *et al.* (1997) na relação entre A e g_s em eucalipto foram devidas principalmente à ocorrência de estação marcadamente seca. Esse tipo de resposta também foi verificado em cafeeiro e laranjeira (Barros *et al.*, 1999; Machado *et al.*, 2002).

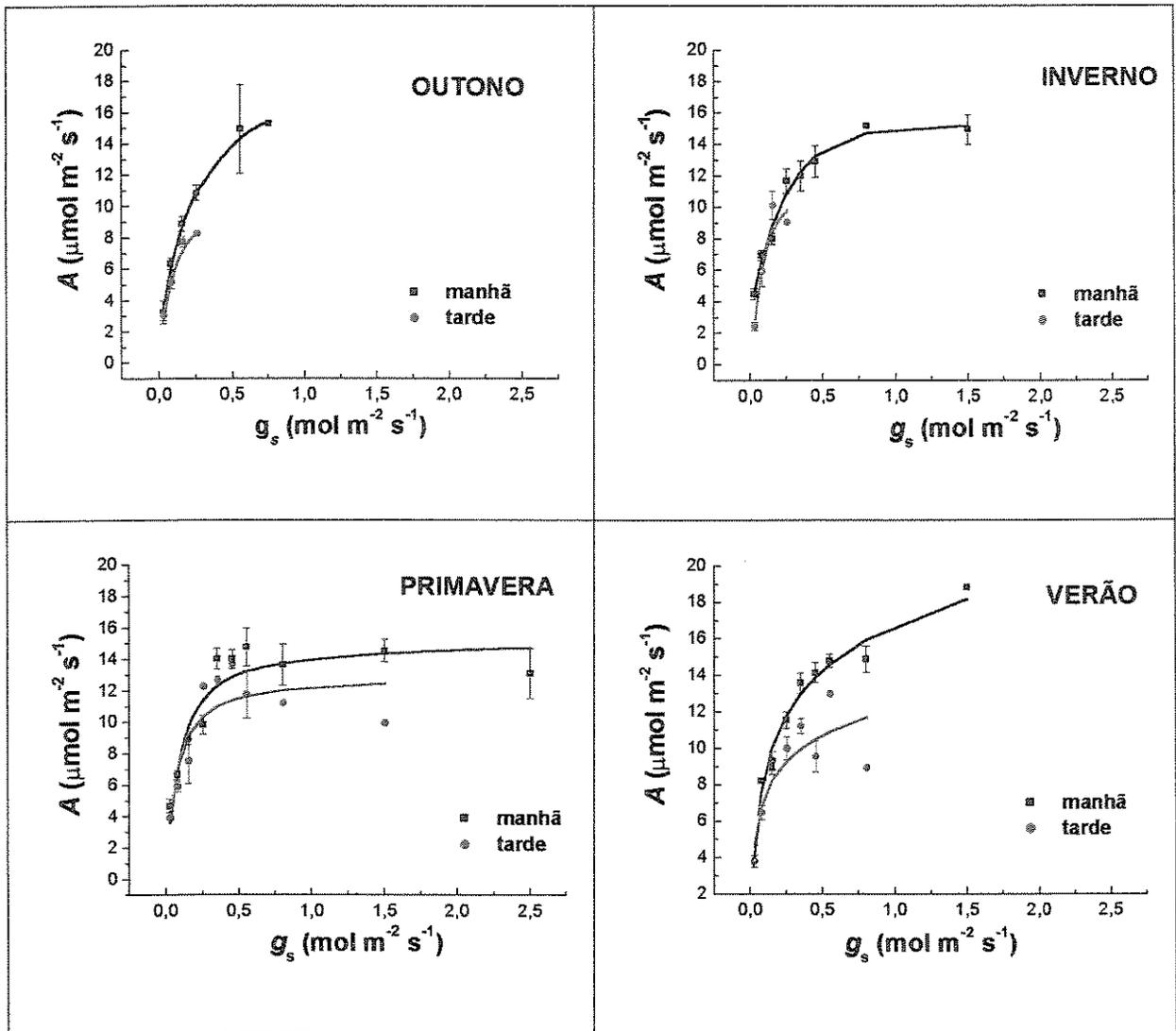


Figura 28. Relação entre taxa de assimilação de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s) em pupunheiras, para os períodos da manhã e da tarde, nas quatro estações do ano. Cada ponto representa a média de todos os dados em um intervalo particular de g_s , e barras indicam erro padrão da média. Campinas, SP, 2001/2002.

A relação entre A e temperatura foliar está apresentada na Figura 29, podendo-se verificar em todas as estações aumento na taxa de assimilação de CO_2 no período da manhã com a temperatura, até ao redor de 30°C no inverno e na primavera e até temperatura um pouco mais alta no verão. No outono não foi observada queda na assimilação acima de 30°C . Para uma mesma temperatura foliar valores mais altos de assimilação foram observados na primavera e verão. Durante as horas mais quentes do dia, a temperatura foliar apresentou-se sempre

mais elevada que a temperatura do ar (ao redor de 3°C). A mesma situação foi observada em aceroleiras, cujas folhas durante a estação seca apresentaram ao meio-dia temperaturas 3,75°C mais altas em relação à temperatura do ar (Nogueira *et al.*, 2000). No presente trabalho, a análise de correlação que não havia mostrado correlação significativa entre assimilação e temperatura do ar, mostrou no entanto correlação negativa significativa entre assimilação e temperatura da folha ($r = -0,237^*$), embora de baixa magnitude. A resposta fotossintética de clones de dendezeiro mostrou ser altamente sensível à temperatura foliar, em relação direta com a condutância estomática. Máxima fotossíntese e condutância estomática foram observadas para três clones, abaixo de 33°C (Lamade & Setiyo, 1996).

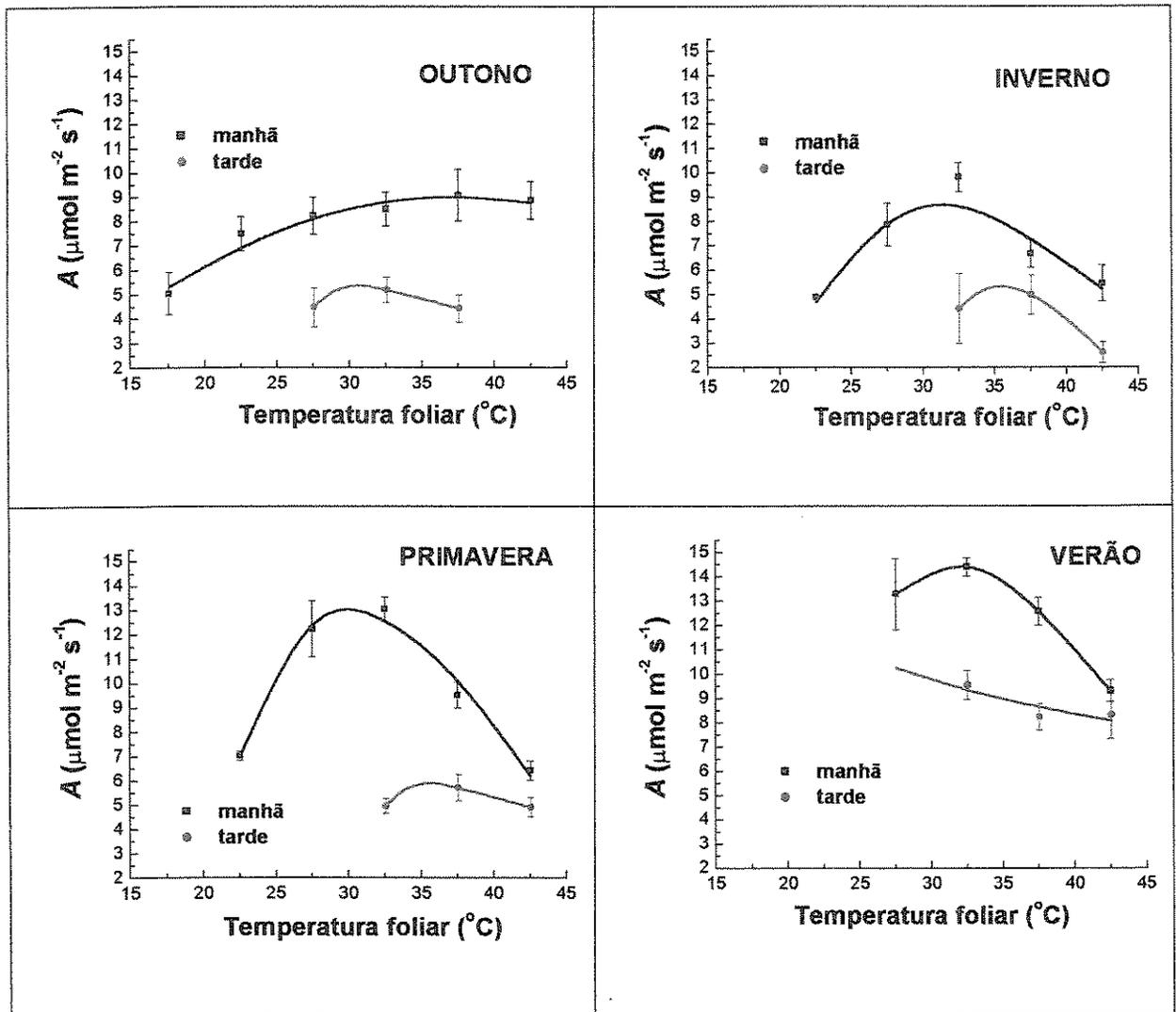


Figura 29. Relação entre taxa de assimilação de CO₂ (A) e temperatura foliar em pupunheiras para os períodos da manhã e tarde nas quatro estações do ano. Cada símbolo representa a média de todos os pontos em um intervalo particular de temperatura foliar e barras indicam erro padrão da média. Campinas, SP, 2001/2002.

O estado hídrico da atmosfera expresso através do DPV_{ar} tem influência sobre a condutância ao vapor d'água nas folhas, e conseqüentemente sobre a fotossíntese (Koslowski & Pallardi, 1997; Larcher, 2000). Nas pupunheiras foi observado declínio nas taxas de assimilação de CO₂ em função do aumento do $DPV_{folha-ar}$ em todas as estações (Figura 30). Considerando-se todas as estações houve correlação negativa significativa ($r = -0,43^{***}$) entre a taxa de assimilação de CO₂ e o $DPV_{folha-ar}$.

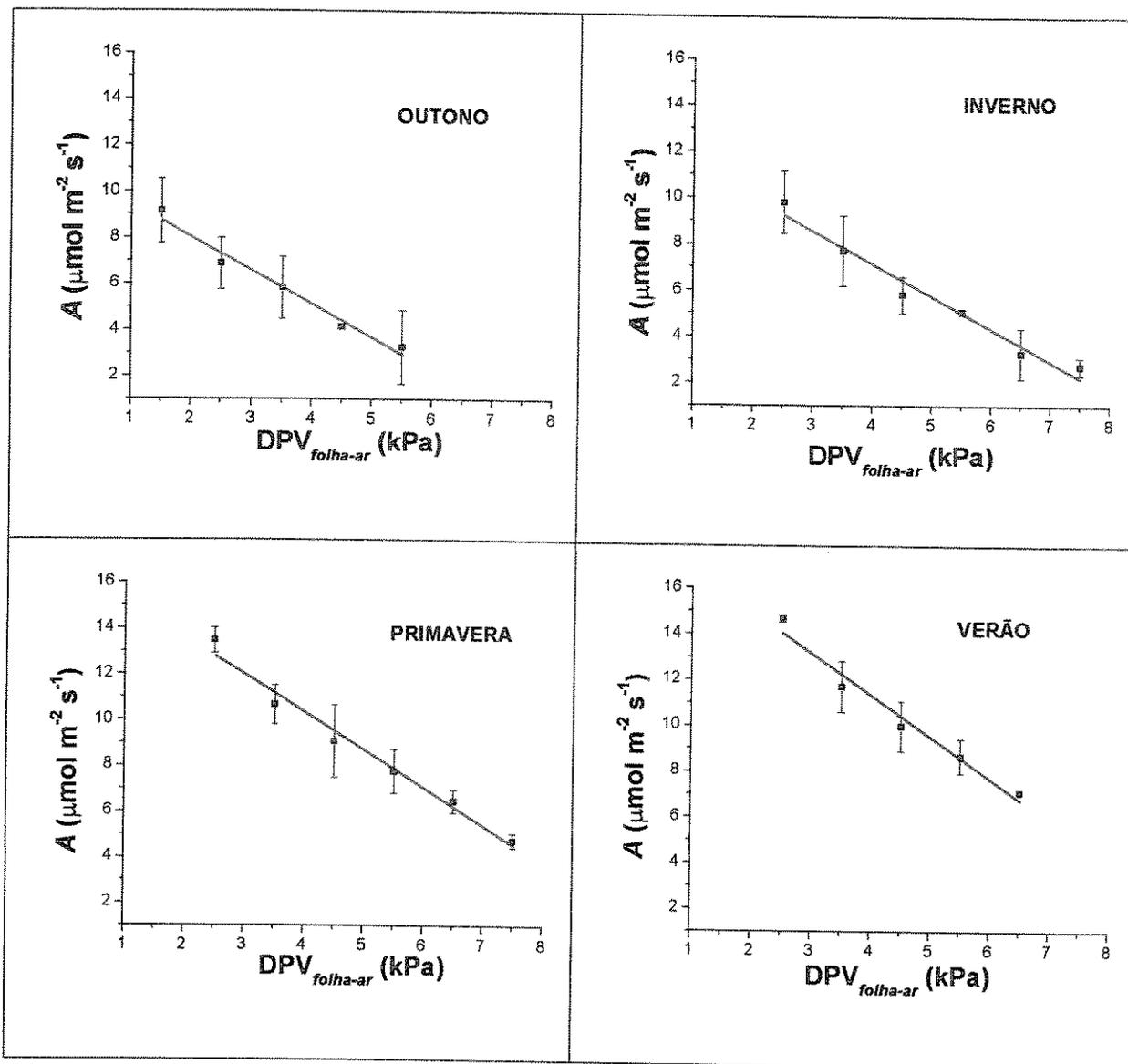


Figura 30. Relação entre taxa de assimilação de CO₂ (A) e o DPV_{folha-ar} em pupunheiras nas quatro estações do ano. Cada símbolo representa a média de todos os pontos em um intervalo particular de DPV_{folha-ar} e barras indicam erro padrão da média. Campinas, SP, 2001/2002.

O DPV_{folha-ar} é altamente determinado pelas condições ambientais, mas é também modificado pela planta através de hábito de crescimento (ângulo foliar e auto-sombreamento), bem como pela transpiração (Prior *et al.*, 1997). Assim, ainda que o DPV_{ar} tenha sido mais alto no fim do verão e começo do outono tanto em 2001 como em 2002 (Figura 23), DPV_{folha-ar} foi mais alta no inverno e na primavera, chegando a 7,5 kPa (Figura 30).

Correlações entre taxa de assimilação de CO₂ e DPV_{ar} têm sido estudadas para outras palmeiras de importância econômica. Em dendezeiro, Dufrene & Saugier (1993) mostraram que a assimilação máxima foi limitada por DPV_{ar} a partir de 1,8 kPa, enquanto Lamade & Setiyo (1996) relataram diferenças significativas entre clones na relação entre assimilação máxima de CO₂ e DPV_{ar}.

Os estômatos responderam ao DPV_{ar} em todas as estações (Figura 31). Considerando-se todas as estações, tal como havia ocorrido para a taxa de assimilação de CO₂, observou-se correlação negativa significativa ($r = -0,42^{***}$) entre g_s e o DPV_{folha-ar}.

No outono e inverno o efeito da DPV_{folha-ar} sobre g_s foi menos pronunciado que nas outras estações (Figura 34). No outono, em uma faixa de DPV_{folha-ar} entre 0,5 e 5,5 kPa, g_s passou de 0,15 a 0,05 mol m⁻² s⁻¹, enquanto no inverno g_s passou de 0,2 a 0,05 mol m⁻² s⁻¹, entre 2,5 e 7,5 kPa.

Na primavera e verão, épocas de taxas de assimilação e g_s mais elevadas, a influência do DPV_{folha-ar} foi mais acentuada (Figura 31). Na primavera, em uma faixa de DPV_{folha-ar} entre 2,5 e 7,5 kPa, g_s variou entre 0,5 e 0,05 mol m⁻² s⁻¹, enquanto no verão o efeito foi ainda mais acentuado. Para a mesma faixa de variação de DPV_{folha-ar} menor que na primavera g_s declinou de 0,6 a 0,1 mol m⁻² s⁻¹.

Esses resultados permitiram observar que mesmo na ausência de déficit hídrico do solo, ou seja, com as plantas bem hidratadas, pôde-se constatar a influência do DPV_{ar} sobre g_s portanto sobre A das pupunheiras, parecendo estas estar aclimatadas para fazer frente a déficits atmosféricos. Na realidade, essa parece ser uma condição inerente às palmeiras. De fato, em dendezeiros, Dufrene *et al.* (1990) observaram alta sensibilidade estomática ao DPV_{ar} mesmo em ausência de deficiência hídrica do solo, que levou a rápido fechamento estomático, acima de 1

kPa. Dufrene & Saugier (1993) observaram que um pequeno aumento no DPV_{ar} induziu rápido fechamento estomático, sendo requerido no entanto, DPV_{ar} maior que 1,8 kPa para que a assimilação de CO_2 fosse reduzida via fechamento estomático no caso de plantas crescendo em solo com adequado suprimento de água.

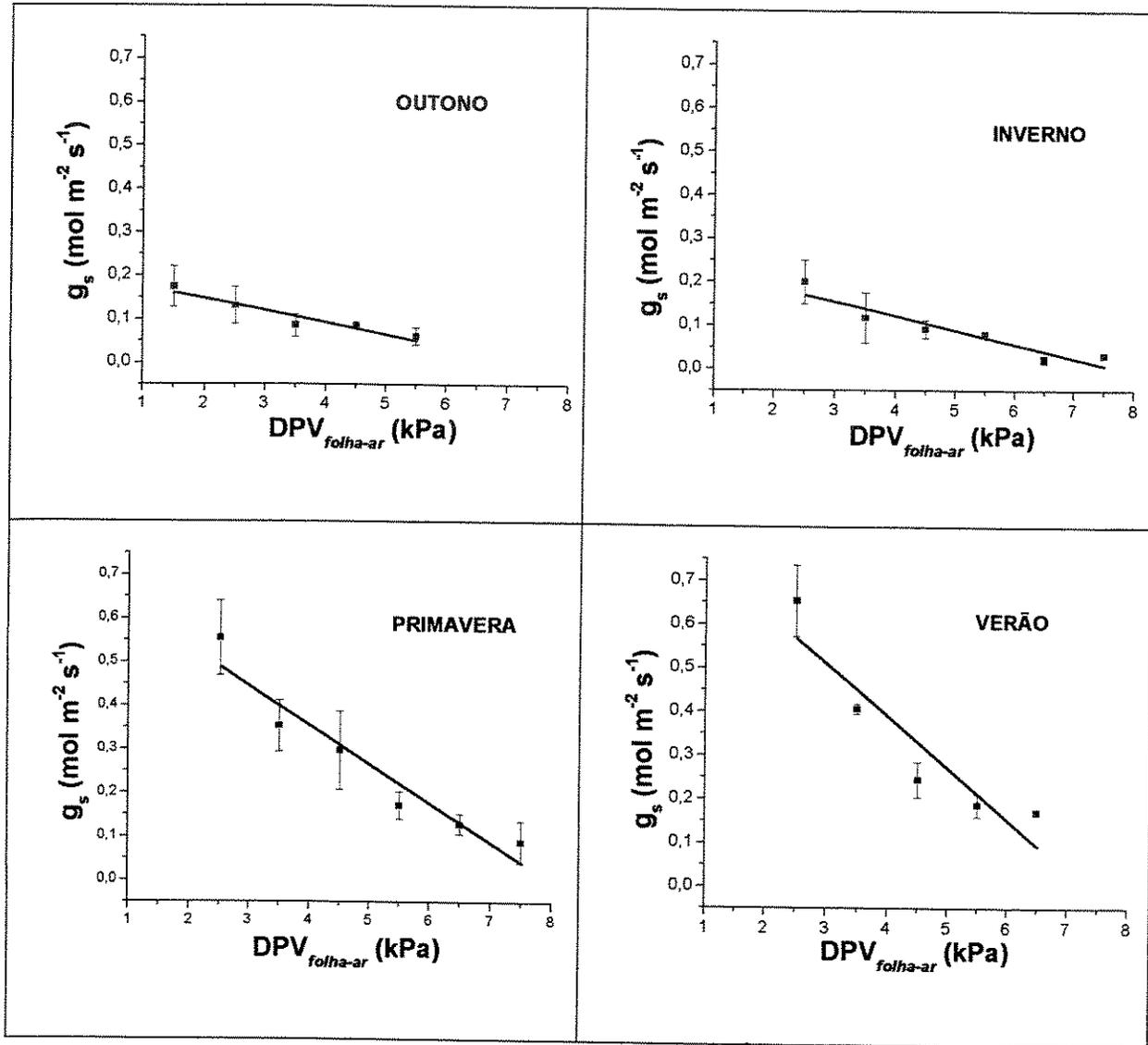


Figura 31. Relação entre condutância estomática (g_s) e o $DPV_{folha-ar}$ em pupunheiras nas quatro estações do ano. Cada símbolo representa a média de todos os pontos em um intervalo particular de $DPV_{folha-ar}$ e barras indicam erro padrão da média. Campinas, SP, 2001/2002.

Em coqueiros jovens por sua vez, Repellin *et al.* (1997) verificaram pela primeira vez, que respostas estomáticas em plantas bem irrigadas podiam ser desencadeadas pela variação do DPV_{ar} , concluindo que as plantas pareciam bem aclimatadas para evitar déficits atmosféricos. Segundo esses autores, tal fenômeno tinha sido previamente descrito para muitas espécies e considerado como resposta exclusivamente a baixos teores de umidade do solo.

5.3.5. Variação estacional e diária das razões A/g_s e A/C_i

A razão A/g_s é uma estimativa da eficiência de absorção de CO_2 da folha para um dado valor de g_s e ela tende a aumentar sob condições de estresse (Koslowski & Pallardi, 1997). Para as pupunheiras A/g_s (Figura 32a) variou entre 35 e 80 $\mu\text{mol } CO_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, mostrando tendência a apresentar valores mais baixos, a partir da primavera de 2001, quando a condutância estomática aumentou proporcionalmente mais que a assimilação de CO_2 , propiciando taxas de transpiração mais altas (Figura 22 b,c,d). Uma vez que as pupunheiras não estavam submetidas a déficit hídrico do solo, esses resultados indicaram que condições atmosféricas também influenciam a razão A/g_s . Os resultados verificados estiveram dentro da faixa observada para coqueiro anão não submetido a déficit hídrico (Gomes *et al.*, 2002).

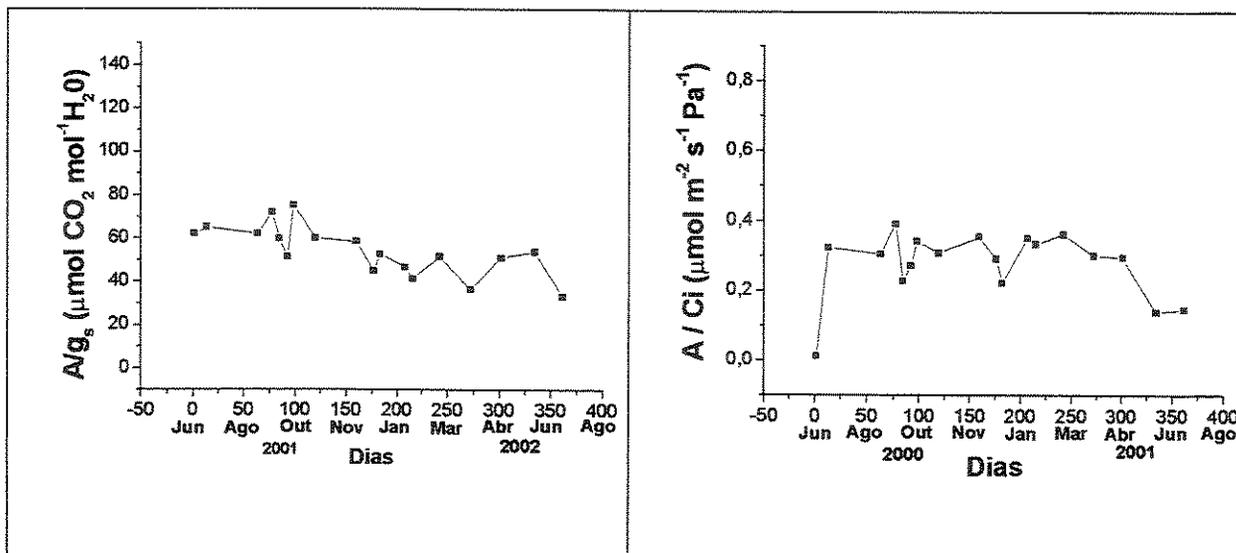


Figura 32. Variação estacional da razão A/g_s (a) e da razão A/C_i (b), na saturação lumínica ($FFF \geq 700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em pupunheiras cultivadas em tambores, em Campinas, SP, 2001/2002.

Para cinco genótipos de coqueiro gigante Prado *et al.* (2001) observaram aumento de até 126% em A/g_s na estação seca, indicando que o déficit hídrico impôs sérias restrições ao balanço de água e carbono.

Esses resultados indicam a importância da realização de futuros trabalhos com a pupunheira em regiões do Estado de São Paulo sujeitas a déficits hídricos estacionais.

A variação anual da eficiência aparente de carboxilação (A/C_i) seguiu aproximadamente a variação anual da taxa de assimilação de CO_2 (Figura 25b), com médias mais altas, ao redor de $0,40 \text{ mol mol}^{-1}$, na primavera e verão, quando a assimilação foi mais alta.

Segundo Lawlor (2001), quando a principal causa do declínio da taxa de assimilação de CO_2 é estomática, espera-se que A/C_i não seja afetada ou seja somente ligeiramente reduzida. Ao contrário, problemas com componentes do ciclo de Calvin como a rubisco levarão a um aumento em C_i e portanto baixo A/C_i . Assim,

pode-se depreender, a partir dos valores anuais de A/C_i para as pupunheiras, que as taxas mais baixas de assimilação de CO_2 observadas no outono e inverno possam ter sido em parte devidas à menor capacidade de carboxilação no mesófilo. Com efeito, a limitação da fotossíntese pelo mesófilo em plantas não estressadas pode, sob certas circunstâncias, como temperaturas do ar mais baixas, exceder as limitações estomáticas, em uma ampla variedade de plantas C3 (Koslowski & Pallardi, 1997).

O padrão diário de variação da razão A/g_s e da razão A/C_i está apresentado na Figura 33. A/g_s foi mais baixa no início da manhã, aumentando entre 8:00 e 10:00 horas, período do dia em que a assimilação de CO_2 é máxima, atingindo um platô entre 12:00 e 16:00 horas, período em que ambos, A e g_s declinam e finalmente declinando acentuadamente a partir das 16:00 horas, com a queda drástica na assimilação de CO_2 . A razão A/C_i por sua vez foi máxima, cerca de $0,045 \text{ mol mol}^{-1}$ entre 9:00 e 12:00 horas. Os valores baixos observados entre 6:00 e 8:00 horas são compreensíveis, uma vez que nesse período o $DFFF$ é baixo, propiciando baixa atividade fotoquímica do aparato fotossintético, correspondendo portanto a baixos teores de ATP e NADPH.

É interessante verificar que entre 8:00 e 16:00 horas não houve um decréscimo drástico em A/C_i , havendo portanto forte indicação de que o padrão de A e E das pupunheiras tenha sido determinado durante o dia, por g_s .

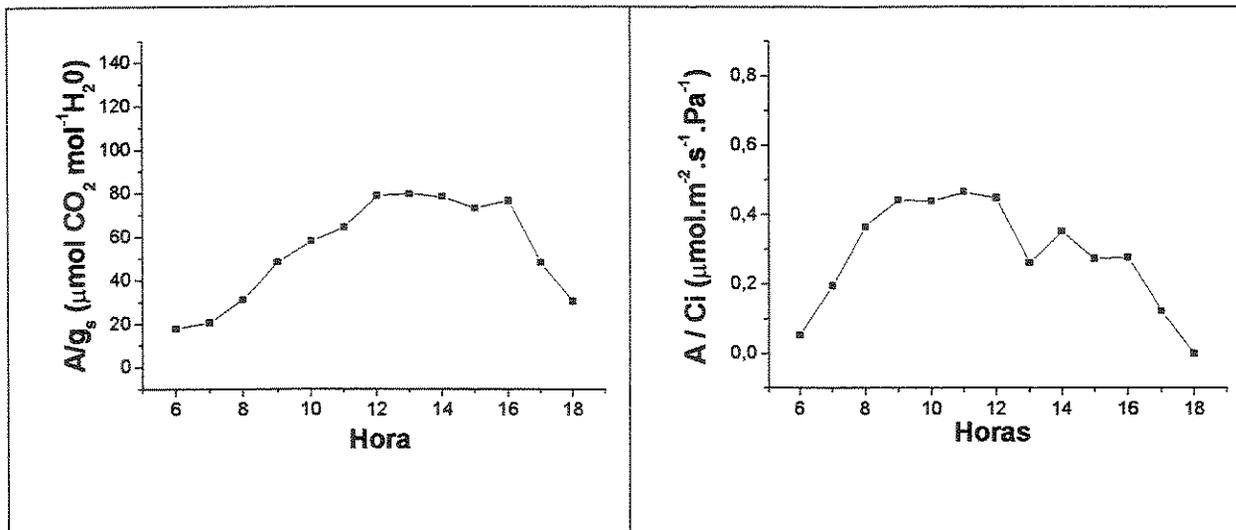


Figura 33. Variação diária média da razão A/g_s (a) e da razão A/C_i (b) na saturação lumínica ($FFF \geq 700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em pupunheiras cultivada em tambores, em Campinas, SP, 2001/2002.

5.4. Eficiência fotoquímica

Foram estudadas a variação estacional e a variação ao longo dos dias da eficiência quântica máxima ($\Phi_{PSII_{m\acute{a}xima}}$) e efetiva ($\Phi_{PSII_{efetiva}}$) do fotossistema II. Para ambas foram observadas diferenças significativas entre épocas de medidas, estações e horas do dia ($P \leq 0,001$). Variações significativas entre plantas somente foram observadas para $\Phi_{PSII_{m\acute{a}xima}}$ ($P \leq 0,01$) (Tabela 7). O alto coeficiente de variação verificado para Φ_{PSII} ($\Phi_{efetiva}$) indica o maior intervalo de variação dessa variável nos diferentes horários, que Φ_{PSII} ($\Phi_{m\acute{a}xima}$).

Tabela 7. Resumo da análise de variância com valores de F e níveis de significância para eficiência quântica máxima do PSII ($\Phi_{m\acute{a}xima}$) e eficiência quântica efetiva do PSII ($\Phi_{efetiva}$) em pupunheiras cultivadas em tambores. Campinas, SP, 2001/2002.

Causas de variação	GL	Φ_{PSII} ($\Phi_{m\acute{a}xima}$)	Φ_{PSII} ($\Phi_{efetiva}$)
Época	14	23,6 ***	27,5 ***
Estação	3	43,9 ***	26,9 ***
Hora	12	30,4 ***	164,3 ***
Planta	7	2,7 **	1,02 ns
CV (%)		9,3	51,4

***, ** - significativo a 0,1 e 1% respectivamente; ns – não significativo

$\Phi_{PSII_{m\acute{a}xima}}$ dada pela relação F_v/F_m (Genty *et al.*, 1989) é uma medida de eficiência intrínseca ou máxima do FSII, ou seja a eficiência quântica quando todos os centros de reação do FSII estão abertos (Maxwell & Johnson, 2000). $\Phi_{PSII_{efetiva}}$, é a eficiência fotoquímica efetiva, calculada como $(F'_m - F_t) / F'_m$ (Genty *et al.*, 1989), e mede a proporção da luz absorvida pela clorofila associada ao FSII, usada na fotoquímica (Maxwell & Johnson, 2000).

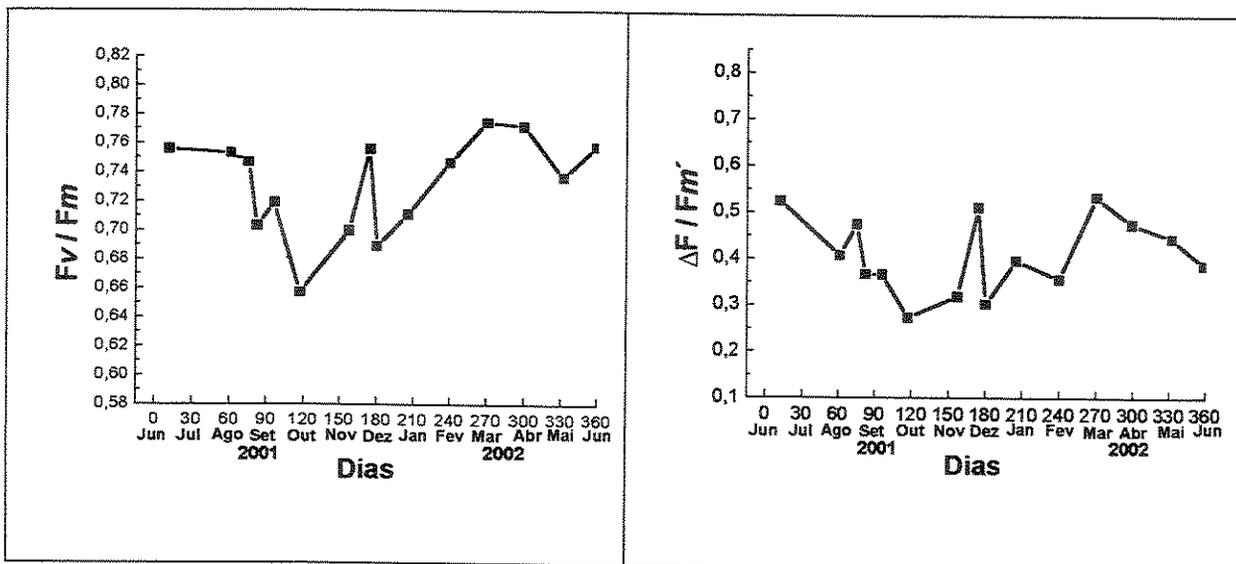


Figura 34. Variação mensal da eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) (a) e variação mensal da eficiência quântica efetiva média do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) (b), em pupunheiras cultivadas em tambores, Campinas, SP, 2001/2002. Cada ponto corresponde a um dia de medidas, representando os valores integrados de todas as horas do dia para 8 plantas. Campinas, SP, 2001/2002.

Valores mais altos de F_v/F_m foram observados entre junho e agosto de 2001, correspondendo a cerca de 0,75, e entre março e junho de 2002, que estiveram dentro de uma faixa entre 0,74 e 0,77. Essas medidas corresponderam ao inverno de 2001 e outono de 2002, meses com temperaturas mais baixas. No entanto, outono e inverno diferiram entre si significativamente (Figura 35a). Valores mais baixos foram observados na primavera e verão, épocas de temperatura (Figura 19a) e $DFFF$ (Figura 24) mais altos. Em outubro, portanto na primavera, que diferiu significativamente das demais estações, foi observada a menor razão F_v/F_m .

É interessante observar que em dezembro de 2001, o valor de F_v/F_m foi 0,76, devido a que esse dia foi parcialmente nublado, portanto com $DFFF$ médio mais baixo que nos outros dias de medida (Figura 22a). Nesse dia de medida foram observados valores mais baixos de assimilação de CO_2 , temperatura foliar, transpiração, g_s (Figura 22a,b,c,d) e aumento em C_i e A/E (Figura 22e,f). Estudo

sobre variação de F_v/F_m nas estações foi realizado em citros (Machado *et al.*, 2001). Os autores também observaram queda de F_v/F_m nos meses de temperatura e DPV_{ar} mais altos.

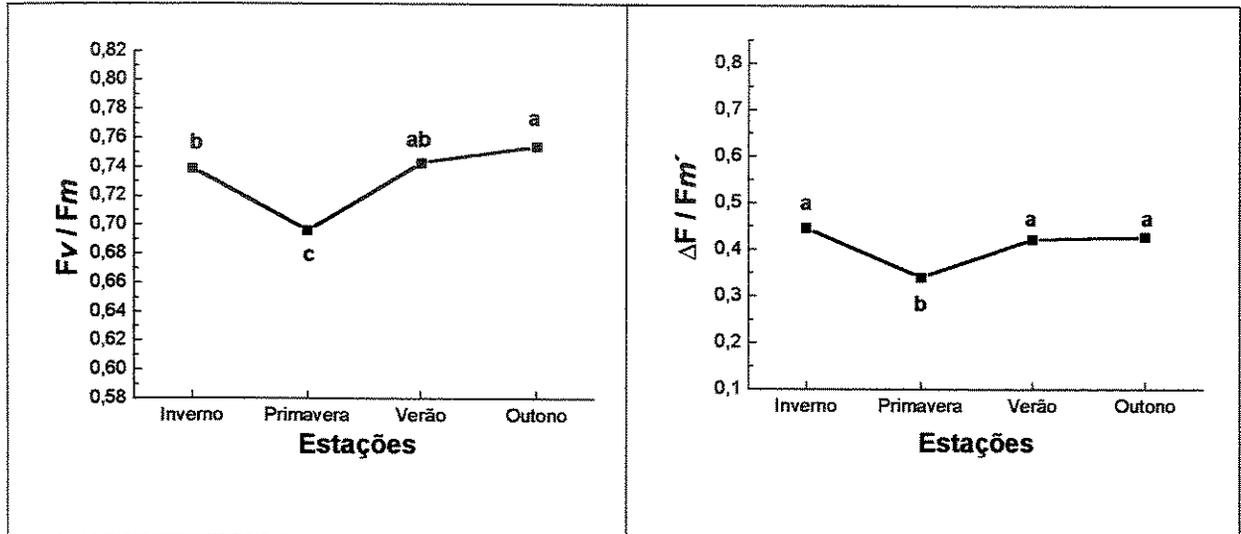


Figura 35. Variação da eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) (a) e da eficiência quântica efetiva média do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) (b), nas estações do ano, em pupunheiras cultivadas em tambores, Campinas, SP, 2001/2002. Cada ponto corresponde às médias de todas as horas do dia para cada estação.

Valores de $\Delta F/F_m'$ (Figura 35b) foram mais altos no outono e inverno, chegando a 0,5 e mais baixos na primavera, atingindo 0,3. Esse mesmo valor foi observado por Machado *et al.* (2001) em citros em mês de alta temperatura e irradiância. Pode-se observar também o valor mais alto em dezembro de 2001, devido à queda de temperatura no dia da medida.

A dinâmica da variação diária de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ pode ser observada na Figura 36 a,b.

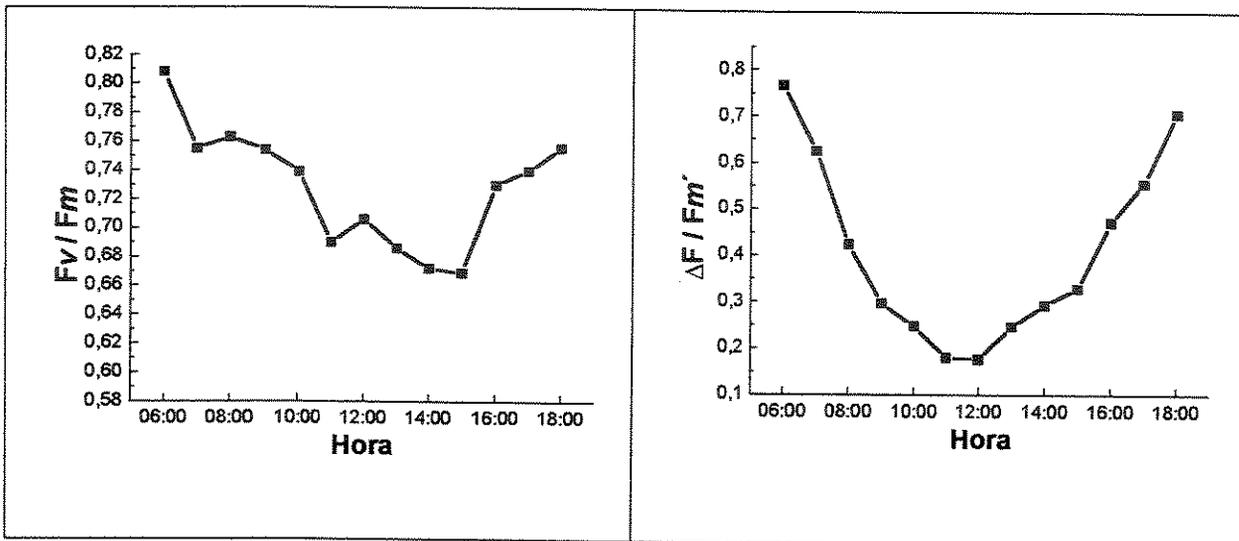


Figura 36. Variação diária média da eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) (a) e da eficiência quântica efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) (b), em pupunheiras cultivadas em tambores, Campinas, SP, 2001/2002. Cada ponto representa as médias integradas de todas as épocas para cada hora do dia.

Essas figuras mostram tendências gerais das respostas da espécie, uma vez que cada ponto representa as médias integradas de todas as épocas para cada hora do dia. Verificou-se que as pupunheiras ao longo do dia apresentaram valores ótimos da razão F_v/F_m na primeira medida antes do amanhecer, após 12 horas de escuro, correspondente a cerca de 0,81 (Figura 36a). Valores de F_v/F_m em plantas adaptadas ao escuro são usados como um indicador sensível da resposta fotossintética da planta, com valores ótimos para a maioria das espécies na faixa entre 0,80 e 0,83 (Björkman & Demmig, 1987; Johnson *et al.*, 1993). Valores mais baixos que essa faixa são observados quando plantas estão submetidas a estresses, indicando em particular o fenômeno de fotoinibição (Maxwell & Johnson, 2000).

A partir das 6:00 horas F_v/F_m declinou, atingindo mínimo de 0,67 às 15:00 horas. Decréscimos na razão F_v/F_m ao longo do dia, foram também observados em eucalipto (Prior *et al.*, 1997), citros (Machado *et al.*, 2001) e várias espécies de cerrado (Franco & Lüttge, 2002). Esses decréscimos são indicativos de fotoinibição,

verificada quando a radiação interceptada pelo aparato fotossintético excede a capacidade da utilização nas reações fotoquímicas e sob essas condições, uma diminuição da eficiência do FSII é observada. Esse fenômeno, observado nas pupunheiras, mais acentuado nas horas mais quentes do dia e de maior *DFFF*, pode ser considerado como fotoinibição protetora (Osmond, 1994), de natureza dinâmica, uma vez que os valores de F_v/F_m foram altos no início da manhã, recuperando-se no fim da tarde (Figura 36a). Na fotoinibição protetora, os decréscimos na eficiência fotoquímica mantêm o balanço entre o fluxo de elétrons e as necessidades de redutores, tanto para a carboxilação como para a oxigenação da RuBP (Krause & Weiss, 1991).

A fotoinibição protetora verificada nas pupunheiras deste trabalho existe, em contraposição à fotoinibição crônica estabelecida por exemplo quando da ocorrência simultânea de alta radiação e déficits hídricos pronunciados. Nesse caso valores de F_v/F_m seriam baixos às 6:00 horas (Matos, 1998). Segundo Demmig-Adams & Adams III (1992), na fotoinibição crônica, a proteína D1 do FSII é danificada pelo excesso de radiação e a recuperação da fotoinibição pode ser dependente de síntese dessa proteína. De acordo com Critchley (2000), essa é a única proteína do cloroplasto (incluindo os complexos de transporte eletrônico, bem como as enzimas do ciclo de Calvin), a apresentar a propriedade de ser reciclada mais rapidamente.

É importante lembrar que as pupunheiras do presente estudo não estavam submetidas a déficit hídrico do solo. Fotoinibição crônica com possível dano ao FSII foi observada em experimento com pupunheiras em casa-de-vegetação submetidas a déficit hídrico do solo, a partir de seis dias após a suspensão da irrigação (M.L.S. Tucci, dados não publicados). Esse fenômeno deve ser considerado em futuros trabalhos realizados com pupunheiras plantadas em regiões de déficit hídrico

elevado. Além de estresse causado por déficit hídrico, estresses causados por outros fatores como baixo suprimento de nitrogênio, altas ou baixas temperaturas, podem também reduzir a eficiência quântica sob alta radiação, por fotoinibição (Pearcy, 2000).

O aumento da ocorrência de mecanismos de dissipação não radiativa de energia nas horas mais quentes do dia refletiram em $\Delta F/F_m'$ (Figura 36b). Esta que se mostrou alta no início da manhã, decresceu com a exposição a níveis saturantes de $DFFF$, mantendo-se baixa entre 8:00 e 16:00 horas, atingindo valor abaixo de 0,2 entre 11:00 e 12:00 horas.

A dinâmica da variação de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ no curso dos dias para as quatro estações está apresentada na Figura 37. No verão e outono valores de F_v/F_m (Figura 37a) nas primeiras horas da manhã foram mais altos, correspondendo a cerca de 0,80. Essa variável correspondeu a valores entre 0,76 e 0,78 no inverno e na primavera. Como já foi mencionado, valores de F_v/F_m abaixo de 0,80 são observados quando plantas estão submetidas a estresses (Maxwell & Johnson, 2000). No caso presente poder-se-ia tentar relacionar os valores mais baixos verificados, com o fato de no inverno e na primavera as plantas terem apresentado estado nutricional inferior às outras estações com respeito a micronutrientes (Figura 19). Também o teor de clorofila das folhas, no inverno e na primavera foi significativamente inferior ao verificado no verão e outono (dados não apresentados). Essa superioridade do estado nutricional das pupunheiras no verão e outono de 2002, foi traduzida na sensível melhora do aspecto visual das plantas a partir de janeiro de 2002, que pôde ser observada no manejo cotidiano do experimento.

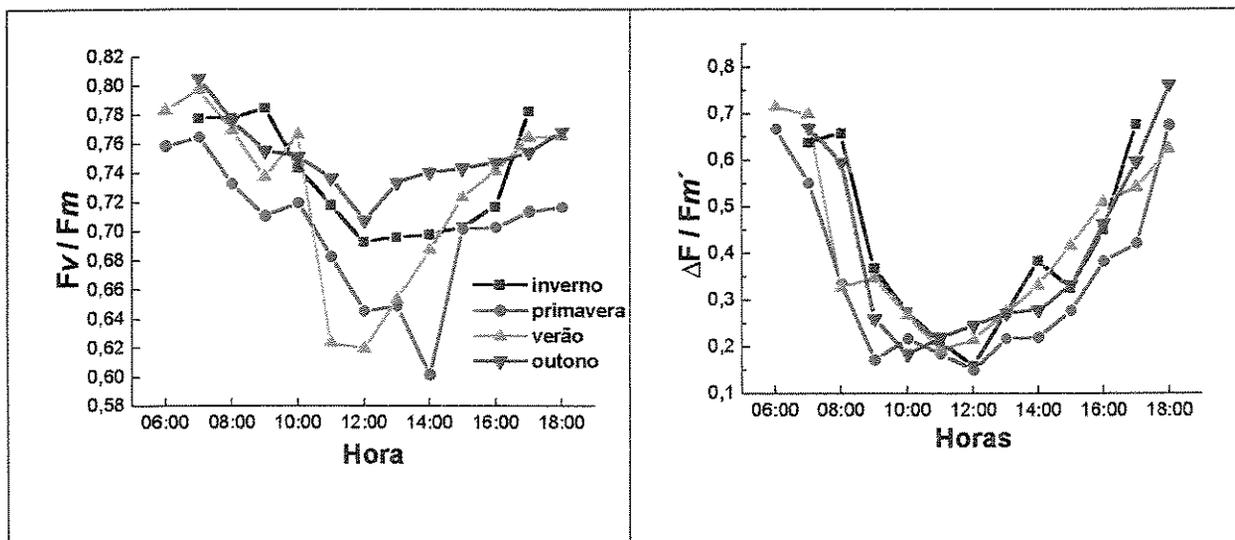


Figura 37. Variação diária média da eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) (a) e da eficiência quântica efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F'_m$) (b), nas estações do ano, em pupunheiras cultivadas em tambores, Campinas, SP, 2001/2002. Cada ponto representa a média de 8 plantas para todos os meses de cada estação.

Valores de F_v/F_m (Figura 36a) atingiram níveis mais baixos na primavera e no verão, entre 11:00 e 14:00 horas, indicando fotoinibição mais intensa em temperaturas e DPV_{ar} mais elevados. É importante lembrar que nesses horários havia ocorrido fechamento parcial dos estômatos e queda na taxa de fotossíntese líquida, e assim o alto fluxo de fótons pode ter provocado fotoinibição.

No entanto em todas as estações, a razão F_v/F_m recuperou-se, a partir das 16:00 horas, com o decréscimo do $DFFF$ e da temperatura, indicando fotoinibição dinâmica, protetora. Esse fato também indica que as folhas da pupunheira estão bem adaptadas a altas intensidades luminosas. A mesma observação foi feita para eucalipto em duas estações por Prior *et al.* (1997). No inverno a recuperação foi mais rápida que nas demais estações. Intensidades distintas de fotoinibição dinâmica nas estações foram também observadas em citros por Machado *et al.* (2001) e Medina *et al.* (2002), indicando uma resposta do FSII a um excesso de energia luminosa para evitar dano à integridade funcional do aparato fotoquímico.

A fotoinibição dinâmica é associada com a dissipação de energia em forma de calor, principalmente, e fluorescência, o chamado decaimento não fotoquímico (Schreiber *et al.*, 1994), que resultam no decréscimo da fotoquímica do FSII.

Esse decréscimo pode ser observado na Figura 37b, pelos valores mais baixos da razão ($\Delta F/F_m'$) em todas as estações entre 9:00 e 14:00 horas. Esses valores indicam que durante a maior parte do dia as folhas das pupunheiras estiveram saturadas. Em todas as estações, as temperaturas das folhas estiveram nas horas mais quentes do dia, acima de 30°C (Figura 25a). Em temperaturas elevadas há significativo aumento da fotorrespiração, com conseqüente queda no ganho líquido de carbono (Maxwell & Johnson, 2000).

Assim em todas as estações não parece ter ocorrido limitações no nível fotoquímico, uma vez que a fotoinibição observada foi dinâmica, fotoprotetora, com valores de F_v/F_m reduzidos apenas transitoriamente devido ao consumo de elétrons por outros processos que não a assimilação do carbono. Segundo Maxwell & Johnson (2000), esses processos poderiam ter sido a fotorrespiração e/ou a redução de O_2 no FSI, no processo conhecido como reação de Mehler.

A impossibilidade de encontrar na literatura consultada trabalhos sobre trocas gasosas e dinâmica da fluorescência da clorofia em pupunheiras a campo, cujos resultados pudessem ser comparados aos obtidos neste trabalho, fez com que se realizassem algumas medidas em pupunheiras cultivadas em Ubatuba, SP, região que apresenta características climáticas consideradas adequadas ao cultivo da espécie. Os dados obtidos em Ubatuba permitiram balizar de alguma forma os resultados obtidos em Campinas, propiciando além disso melhor compreensão a respeito da influência do clima sobre o aparato fotossintético da pupunheira.

5.5. Medidas realizadas em Ubatuba, SP.

As medidas realizadas em Ubatuba, ainda que tenham sido pontuais e realizadas em perfilhos de pupunheiras de origem genética diferente daquelas estudadas em Campinas, foram bastante importantes por haver propiciado um certo termo de comparação, para os dados obtidos com essa espécie tão pouco estudada.

5.5.1. Variação diária e estacional de trocas gasosas

Tendo em vista o fato de a pupunheira a campo não ter sido até então estudada quanto a trocas gasosas, sentiu-se falta de um termo de comparação que pudesse de alguma forma balizar os resultados verificados no experimento conduzido em Campinas, SP. Assim, decidiu-se por realizar algumas mensurações, uma correspondente a cada estação do ano, em pupunheiras conduzidas em Ubatuba, SP.

A escolha do local recaiu em Ubatuba porque essa região, dentre todas do Estado de São Paulo, apresenta as mais favoráveis condições climáticas ao cultivo da pupunheira (Bovi, 1998). A região apresenta temperaturas compatíveis com aquelas verificadas em Campinas. No entanto, ainda que apresente estacionalidade de chuvas (Figura 7), tanto as médias mensais de precipitação, como a precipitação anual, são muito altas, igualando-se às regiões amazônicas, de onde a espécie se originou.

Além da precipitação pluviométrica, outra diferença deve ser mencionada entre Ubatuba e Campinas, a radiação solar. Médias históricas de radiação solar são mais altas em Campinas em todos os meses do ano, devido ao maior número de dias nublados em Ubatuba.

Na Tabela 8 está apresentada a análise de variância para as variáveis

estudadas, segundo as causas de variação consideradas. Foram observadas diferenças significativas entre as estações para todas as variáveis e não houve variação significativa entre plantas, para nenhuma delas.

Tabela 8. Análise de variância com valores de F e significância para fluxo fotossintético de fótons, temperatura foliar, taxa de assimilação de CO₂, taxa de transpiração, condutância estomática, concentração interna de CO₂ e eficiência do uso da água (A/E) em pupunheiras cultivadas a campo em Ubatuba, SP, 2001/2002.

Fatores	Causas de variação		CV%
	Estação	Planta	
GL	3	7	
<i>DFFF</i> (μmol m ⁻² s ⁻¹)	11,2 ***	0,2 ns	92,6
Temperatura foliar (°C)	49,5 ***	0,5 ns	18,0
<i>A</i> (μmol m ⁻² s ⁻¹)	3,5 *	0,4 ns	64,9
<i>E</i> (mmol m ⁻² s ⁻¹)	14,7 ***	1,1 ns	76,9
<i>g_s</i> (mol m ⁻² s ⁻¹)	6,2 ***	0,7 ns	82,7
<i>C_i</i> (μmol m ⁻² s ⁻¹)	7,0 ***	0,2 ns	22,4
<i>A/E</i> (μmolCO ₂ mmol ⁻¹ H ₂ O)	2,5 ns	0,8 ns	64,8

***, * - significativo a 0,1 e 5%, respectivamente; ns – não significativo.

As médias de *DFFF* para as estações (Figura 38), considerando-se todas as horas do dia foram mais altas para a primavera e outono, 840,8 e 634,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Médias mais baixas foram observadas no verão, com 361,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, devido à medida de janeiro, correspondente ao verão ter sido realizada em dia parcialmente nublado, bastante característico para a região no mês de janeiro.

A temperatura foliar foi mais alta na primavera e verão, respectivamente 33,3 e 33,1°C, e mais baixa no inverno, 24,4°C.

A taxa de assimilação de CO_2 foi mais alta no outono e na primavera, correspondendo a 7,83 e 6,74 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

A transpiração foi mais alta na primavera e outono, ambas 3,1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e menor no inverno, acompanhando a temperatura foliar e a condutância estomática variou entre 0,23 e 0,48 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente no verão e outono.

A concentração interna de CO_2 variou entre 272,0 e 331,0 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, respectivamente para a primavera e o outono e a eficiência instantânea do uso da água variou entre 2,3 e 6,9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, respectivamente para o outono e o inverno.

A análise de variância para as variáveis estudadas, dentro das estações, considerando-se como causas de variação as horas de medidas e as repetições, está apresentada na Tabela 9. As variáveis estudadas diferiram significativamente entre as horas do dia em todas as estações. Diferenças significativas entre plantas apenas foram observadas para transpiração, em todas as estações, assimilação na primavera, temperatura foliar no outono e na primavera, condutância estomática na primavera e verão e eficiência do uso da água na primavera.

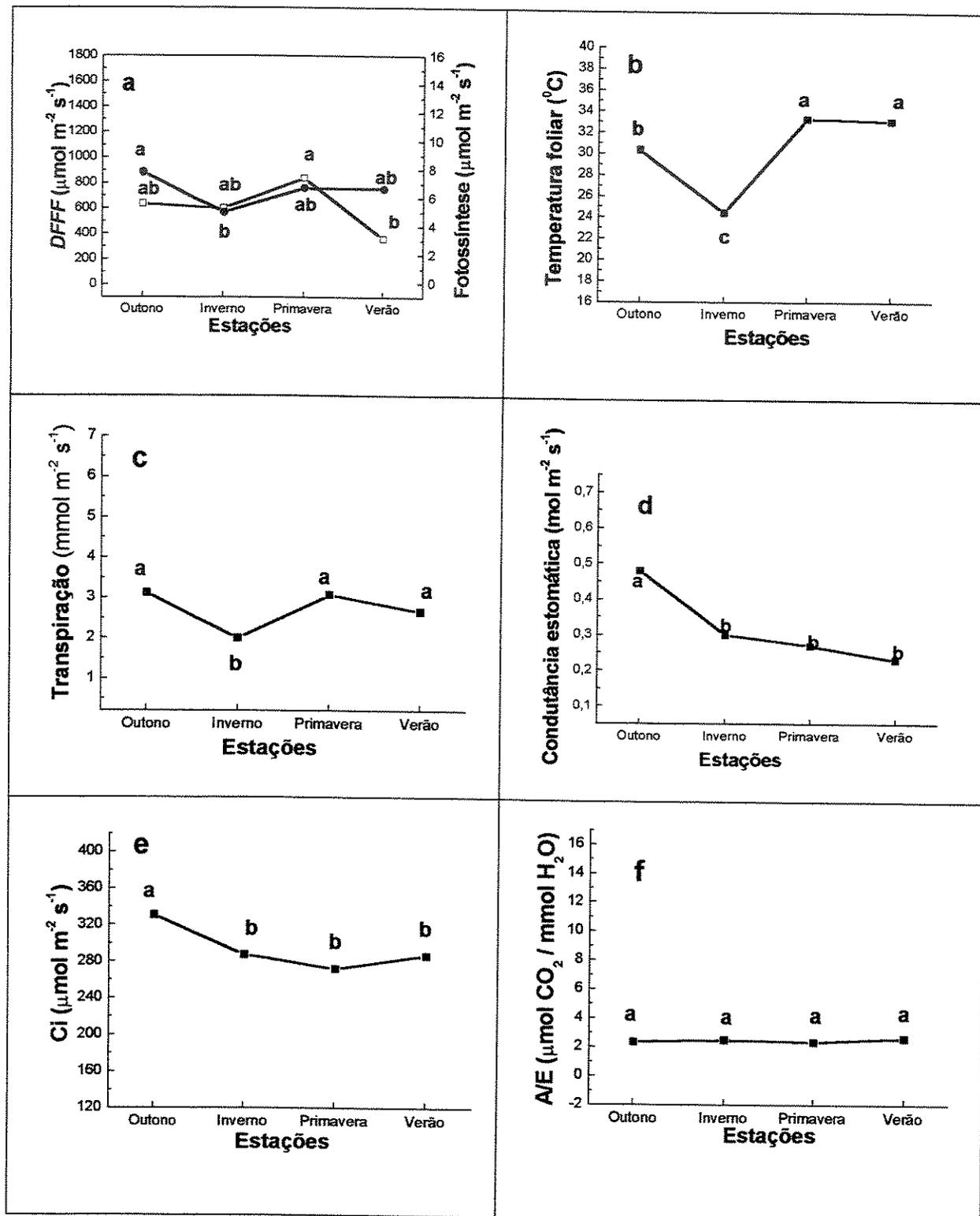


Figura 38. Fluxo fotossintético de fótons médio (*DFFF*) e taxa média de assimilação de CO_2 (a), temperatura foliar média (b), taxa média de transpiração (c), condutância estomática média (d), concentração interna de CO_2 (Ci) média (g) e eficiência do uso da água (EUA) média nas estações climáticas em pupunheiras cultivadas em Ubatuba (SP), 2001/2002.

Tabela 9. Análise de variância com valores de F e significância para fluxo fotossintético de fótons (DFFF), temperatura foliar, taxa de assimilação de CO₂ (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (Gs), concentração interna de CO₂ (Ci) e eficiência do uso da água (A/E) em pupunheiras cultivadas a campo em Ubatuba, SP, 2001/2002, considerando-se as estações.

Causas de variação	GL	DFFF ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Temperatura foliar (°C)	A ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Ci ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	A/E ($\mu\text{molCO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)
Outono								
Hora	5	533,3 ***	148,9 ***	68,2 ***	72,1 ***	14,2 **	146,5 ***	15,6 ***
Planta	7	1,1 ns	3,8 **	0,94 ns	3,2 *	1,1 ns	0,98 ns	1,4 ns
CV%		106,1	16,4	72,1	72,1	60,6	18,7	46,6
Inverno								
Hora	5	541,2 ***	279,5 ***	101,5 ***	47,4 ***	33,0 ***	35,7 ***	21,6 ***
Planta	7	0,41 ns	1,1 ns	0,65 ns	2,8 **	1,8 ns	1,4 ns	1,2 ns
CV%		72,2	14,9	68,9	65,6	100,5	30,8	68,9
Primavera								
Hora	7	66,9 ***	94,6 ***	42,1 ***	60,3 ***	16,3 ***	40,0 ***	15,7 ***
Planta	7	1,8 ns	6,2 ***	2,2 *	4,3 ***	3,3 **	0,51 ns	4,6 ***
CV%		84,4	13,6	58,0	66,0	82,6	16,8	34,4
Verão								
Hora	4	86,6 ***	163,9 ***	52,3 ***	68,6 ***	21,8 ***	60,3 ***	13,5 **
Planta	7	1,2 ns	0,8 ns	2,0 ns	4,7 *	6,2 ***	1,5 ns	1,9 ns
CV%		73,4	8,2	52,7	52,9	52,7	15,8	36,2

***, **, * - significativo a 0,1, 1 e 5%, respectivamente; ns - não significativo.

Valores de *DFFF* (Figura 39) variaram mais entre as estações do que o verificado em Campinas. Tratava-se em Ubatuba de apenas um dia de medida para cada estação, sem possibilidade de permanência no local por mais tempo, ou volta na mesma estação para se conseguir dias claros e ensolarados. No entanto, pode-se considerar que as medidas foram realizadas em dias com variáveis climáticas típicas para cada estação. Valores de *DFFF* na primavera se aproximaram mais do padrão de variação diária, superando a saturação para a pupunheira entre 8:00 e 15:00 horas. No outono valores acima de $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foram observados apenas entre oito e 11:00 horas, mas valores saturantes se mantiveram até ao redor das 13:00 horas. No inverno *DFFF* foi baixo ao longo do dia, mas valores saturantes foram observados entre 8:00 e 16:00 horas, enquanto no verão o dia esteve parcialmente nublado, somente se observando *DFFF* próximo da saturação entre 11:00 e 13:00 horas.

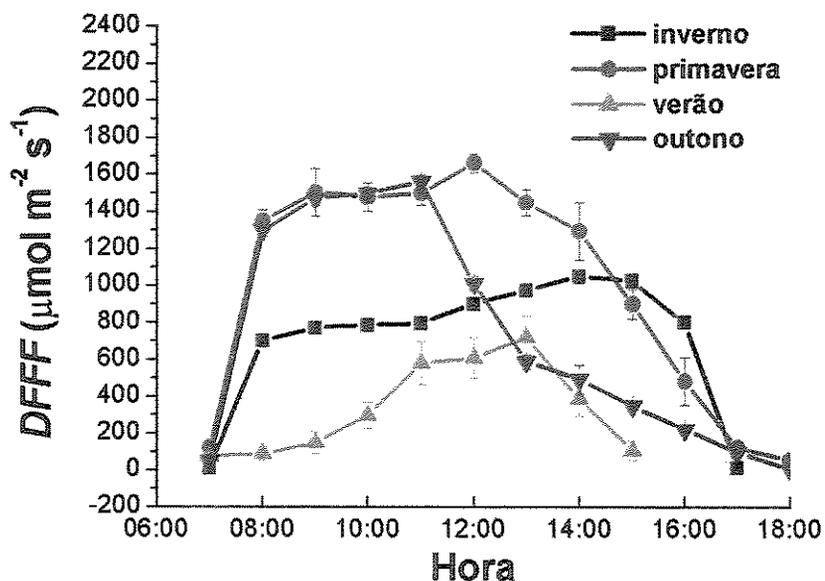


Figura 39. Curso diário da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos média (*DFFF*) nas estações climáticas, em Ubatuba, SP, 2001/2002.

Temperaturas foliares mais altas foram observadas na primavera, verão e outono, acima de 30°C nas horas de maior radiação (Figura 40 a).

A taxa de assimilação de CO₂ (Figura 40 b) foi mais alta no outono e na primavera, de forma compatível com *DFFF* observado nessas estações. Para essas estações pôde ser observada em Ubatuba a mesma dinâmica de variação ao longo do dia da assimilação de CO₂, que aquela observada em Campinas, caracterizada por assimilação ascendente a partir das primeiras horas da manhã, respondendo ao *DFFF*, atingindo máximo entre 9:00 e 11:00 horas, seguida de decréscimo a partir de então até o fim da tarde, sem recuperação.

No outono maior assimilação ocorreu entre 9:00 e 11:00 horas, respectivamente 14,2 e 13,2 μmol m⁻² s⁻¹. Tal como havia ocorrido em Campinas na

primavera, a máxima assimilação individual em Ubatuba foi $19,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, verificada no outono, correspondendo a uma determinada planta, que em todas as estações e todos os horários mostrou assimilação mais alta que as outras. Assimilação máxima absoluta na primavera foi de $14,32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

No verão, assimilações mais altas ocorreram somente entre 11:00 e 13:00 horas, no período do dia em que foram registradas *DFFF* saturantes para a espécie. No entanto, esse período correspondeu à fase do dia em que a assimilação começa a declinar, no período da tarde. Assim, em dia nublados, mesmo com as outras variáveis climáticas favoráveis à assimilação, características do verão em Ubatuba, como altas temperaturas e baixo DPV_{ar} , não foi observado o pico característico de assimilação da pupunheira no período da manhã. Os valores mais altos foram 9,7 e $10,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, entre 11:00 e 13:00 horas.

No inverno a assimilação seguiu *DFFF* com valores máximos entre 13:00 e 15:00 horas, variando entre 7,3 e $9,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

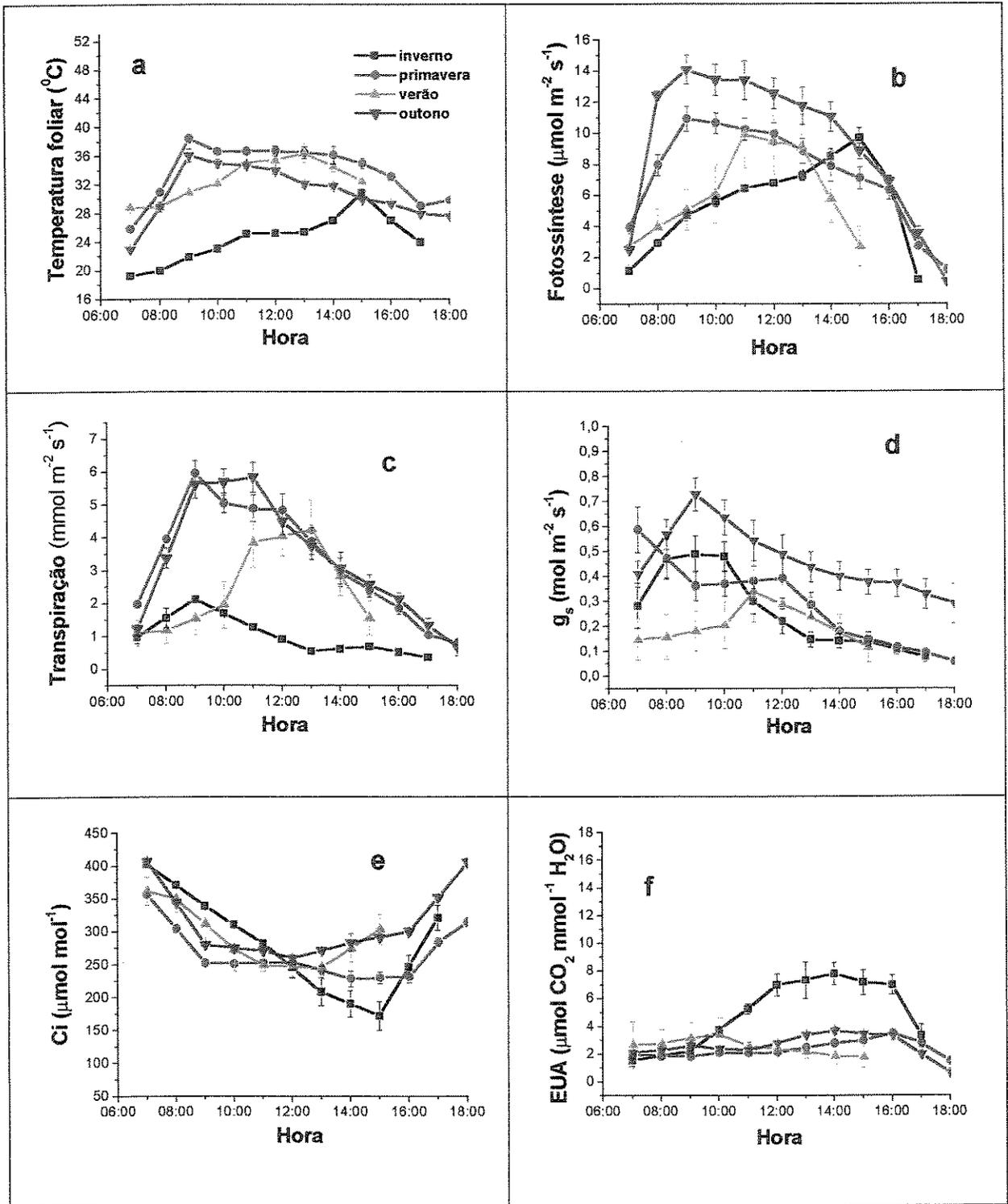


Figura 40. Temperatura foliar média (a), taxa de assimilação de CO₂ (b), taxa de transpiração (c), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO₂ (C_i) e eficiência do uso da água (EUA) em pupunheiras cultivadas em Ubatuba, SP, 2001/2002.

É interessante comparar a assimilação de CO₂ verificada em Ubatuba (Figura 40b) com aquela observada em Campinas (Figura 29b), e com os respectivos *DFFF* (Figuras 39 e 25). Os resultados indicam que para mesmos *DFFF*, a assimilação de CO₂ é mais alta em Ubatuba que em Campinas, e a condutância estomática é também mais elevada (Figura 40 d). Esta, apresentou valores mais altos no outono (Figura 40 d), compatíveis com os altos valores da taxa de assimilação de CO₂, correspondendo a 0,75 mol m⁻² s⁻¹, às 9:00 horas.

Outra observação importante depreendida da comparação entre as Figuras 40b e 26b é que a queda da assimilação de CO₂ no período da tarde em Ubatuba é menos intensa que em Campinas. Esse fato pode ter sido devido a que com valores de DPV_{ar} (dado não apresentado) mais baixos durante o ano todo em Ubatuba, a condutância estomática permanece alta por mais tempo, durante o dia, em relação a Campinas. Como foi visto no capítulo anterior, o declínio da taxa de assimilação da pupunheira no período da tarde em Campinas, foi relacionado à g_s.

Essa situação torna evidente a influência favorável das condições climáticas de Ubatuba sobre as trocas gasosas da pupunheira, o que por certo irá se refletir no crescimento e conseqüentemente na produção.

5.5.2. Eficiência fotoquímica

Assim como para Campinas, foram estudadas as variações entre as estações e ao longo dos dias de medidas de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ para Ubatuba. Para ambas foram observadas diferenças significativas entre estações e horas do dia ($P \leq 0,001$) (Tabela 10). Para nenhuma das variáveis foram observadas diferenças significativas entre plantas. Coeficiente de variação alto para Φ_{PSII} ($\Phi_{efetiva}$) é devido ao grande intervalo de variação dessa variável, nos diferentes horários, que Φ_{PSII} ($\Phi_{máxima}$).

Tabela 10. Resumo da análise de variância com valores de F e níveis e níveis de significância para eficiência quântica máxima do PSII ($\Phi_{máxima}$) e eficiência quântica efetiva do PSII ($\Phi_{efetiva}$) em pupunheiras cultivadas em Ubatuba (SP).

Causas de variação	GL	Φ_{PSII} ($\Phi_{máxima}$)	Φ_{PSII} ($\Phi_{efetiva}$)
Estação	3	18,6 ***	5,8 ***
Hora	9	19,1 ***	49,5 ***
Planta	7	0,1 ns	1,2 ns
CV (%)		6,0	44,8

*** - significativo a 0,1%; ns – não significativo.

Considerando os valores médios de F_v/F_m para todas as horas de um dia de medidas, valores mais altos foram observados tal como em Campinas, em julho e abril, respectivamente inverno e outono, indicando fotoinibição menos intensa sob temperatura e $DFFF$ mais baixos (Figura 41a). Os valores de F_v/F_m , 0,77 e 0,79 respectivamente para o inverno e o outono foram mais altos que os observados em Campinas. F_v/F_m relativamente alto no verão pode ter sido devido a que o dia de medida em janeiro de 2002, se apresentou parcialmente nublado e portanto com $DFFF$ mais baixo (Figura 39).

$\Delta F/F_m'$ (Figura 41b) mais alto foi observado no verão, correspondendo a 0,6, diferindo significativamente das demais estações que não diferiram entre si. Em todas as estações os valores foram mais altos que Campinas. Tal fato pode ter sido devido às condições climáticas vigentes nos dois locais nos dias de medida. Pelas Figuras 25 e 39 e Figuras 26a e 40a, pode-se observar que em geral, em Campinas ocorreram médias de $DFFF$ e temperatura foliar mais altas nas estações que em Ubatuba podendo esse fato justificar a tendência a haver ocorrido maior fotoinibição em Campinas. Também o DPV_{ar} foi menor em Ubatuba (dados não apresentados), e devido a esses fatores, relacionados com a umidade do ar, os resultados indicaram, como já foi mencionado, que para as mesmas intensidades de $DFFF$, a taxa de assimilação de CO_2 em Ubatuba foi maior, daí os valores mais altos de $\Delta F/F_m'$.

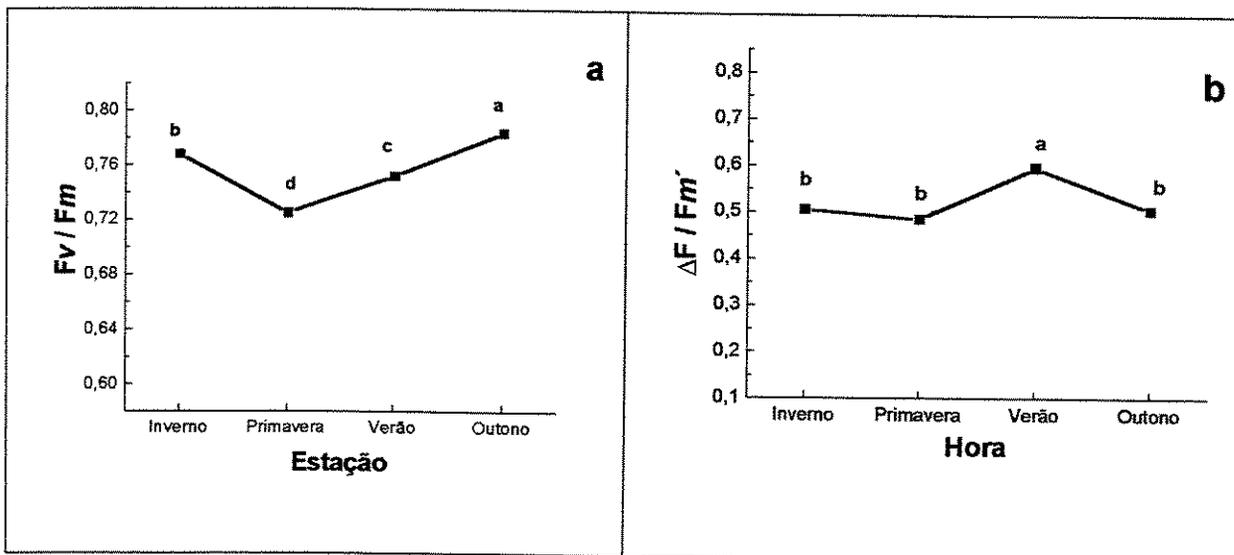


Figura 41. Variação da eficiência quântica máxima do FS II (F_v/F_m) (a) e da eficiência quântica efetiva média do FSII ($\Delta F/F_m'$) (b) nas estações do ano, em pupunheiras cultivadas a campo, Ubatuba, SP, 2001/2002. Cada ponto corresponde às médias de todas as horas do dia para cada estação.

A dinâmica da variação diária de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ pode ser observada na

Figura 42a,b. As tendências de ambas as variáveis reproduziram aquelas observadas em Campinas, com valor mais alto da razão F_v/F_m na primeira medida antes do amanhecer, após 12 horas de escuro, correspondendo a 0,80 (Figura 42a). Esse valor foi ligeiramente inferior ao observado em Campinas, e igualmente dentro da faixa considerada ótima para a maioria das espécies por Bjökman & Demmig (1987). A partir dessa medida F_v/F_m declinou atingindo o mínimo ao redor de 0,71 entre as 12:00 e as 13:00 horas. O valor mínimo de F_v/F_m registrado neste caso foi mais alto que aquele de 0,68 verificado às 15:00 horas em Campinas, mas, tal como já foi mencionado, esse fato pode ter sido devido a condições climáticas menos favoráveis à fotoinibição verificadas nos dias de medida em Ubatuba.

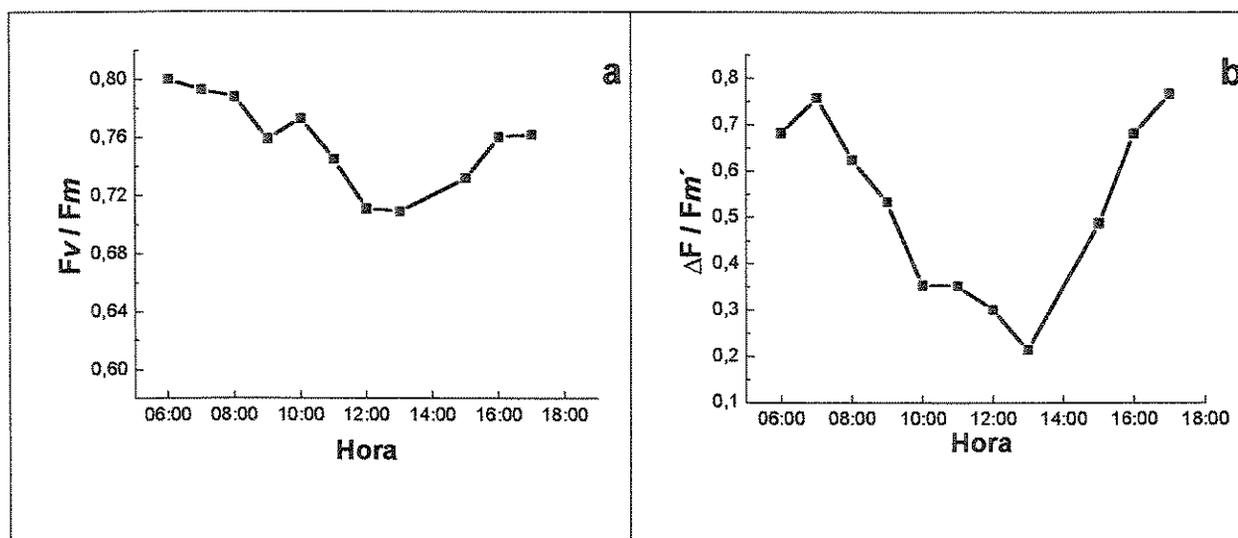


Figura 42. Variação diária média da eficiência quântica máxima do FSII (F_v/F_m) (a) e da eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_m'$) (b) em pupunheiras cultivadas a campo, Ubatuba, SP, 2001/2002. Cada ponto representa as médias integradas de todas as épocas para cada hora do dia.

Tal como havia sido observado em Campinas a fotoinibição verificada em Ubatuba nas horas mais quentes do dia foi de natureza protetora, uma vez que os valores da razão F_v/F_m mostraram tendência a se recuperar a partir de 16:00 horas.

O aumento da ocorrência de mecanismos de dissipação não radiativa de energia nas horas mais quentes do dia, evidenciados pelo declínio de F_v/F_m refletiu em $\Delta F/F_m'$ (Figura 42b), que foi entre 0,7 e 0,8 no início da manhã, declinando em seguida, atingindo 0,2 às 13:00 horas, valor ligeiramente mais alto que o observado em Campinas. É interessante observar que $\Delta F/F_m'$ caiu mais rapidamente em Campinas que em Ubatuba, em relação à hora do dia (Figuras 36b e 42b, respectivamente), e além disso essa razão recuperou-se mais rapidamente em Ubatuba que em Campinas.

A dinâmica da variação de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ no curso dos dias para as quatro estações está apresentada na Figura 43.

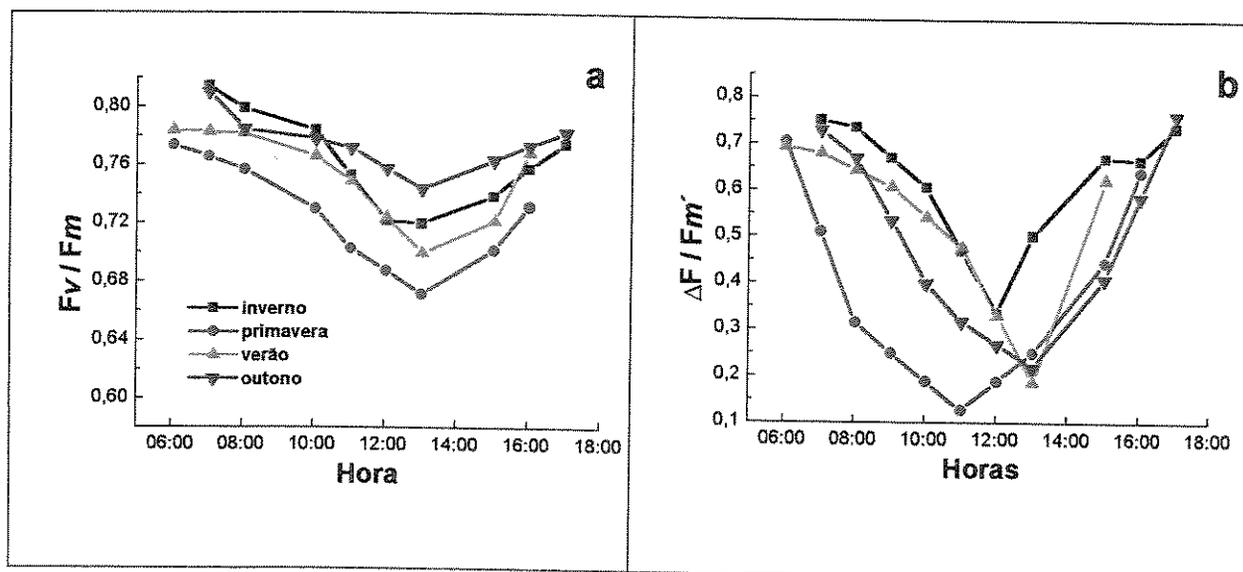


Figura 43. Variação diária média da eficiência quântica máxima do FSII (F_v/F_m) (a) e da eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_m'$), em pupunheiras cultivadas a campo em Ubatuba, SP, 2001/2002. Cada ponto representa a média de 8 plantas.

Nas primeiras horas da manhã, após 12 horas de escuro, valores de Fv/Fm foram mais altos no outono e inverno, estando acima de 0,80 (Figura 43a). Após essa medida os valores declinaram, atingindo mínimo correspondente a uma faixa entre 0,72 e 0,74 entre 12:00 e 13:00 horas, indicando fotoinibição. Para o verão e a primavera valores de Fv/Fm corresponderam a cerca de 0,78, estando, portanto, abaixo do valor considerado ótimo.

É importante lembrar que as pupunheiras em Ubatuba não estavam sendo irrigadas. Irrigação não é necessária naquela região para os plantios de pupunheiras para palmito, uma vez que historicamente a região apresenta excedentes hídricos em todos os meses do ano (Figura 6). No entanto, o ano agrícola 2001/2002 foi tão atípico (Alfonsi *et al.*, 2002) do ponto de vista climático, como foi anteriormente mencionado no capítulo referente a clima, que durante o período, foi registrada a ocorrência de déficit hídrico, mesmo em Ubatuba, em vários meses. Dentre esses, estão o mês de novembro de 2001 e uma faixa do mês de janeiro de 2002 (Vega, 2003).

Justamente nesses meses foram realizadas as medidas correspondentes respectivamente à primavera e ao verão. Pode-se supor que nesses meses as pupunheiras possam ter sido submetidas a certo nível de déficit hídrico do solo, daí os valores mais baixos da razão Fv/Fm na medida antes do amanhecer, para ambos os meses. Com efeito, dentre todas as épocas o aspecto físico das plantas foi considerado menos exuberante em novembro e janeiro. Em abril de 2002, portanto no outono seguinte, as plantas novamente apresentavam bom aspecto e uma razão Fv/Fm de cerca de 0,82.

No entanto, em todos os meses a fotoinibição verificada nas horas mais quentes do dia pode ser considerada protetora, uma vez que os valores de Fv/Fm

apresentaram tendência a se elevar, a partir das 16:00 horas, aos níveis observados no início do dia, o que caracteriza fotoinibição dinâmica.

O decréscimo na fotoquímica do FSII pode ser observado na Figura 43b, pelos valores mais baixos da razão $\Delta F/F_m'$ em todas as estações. Novamente valores mais baixos foram observados em novembro de 2001, portanto na primavera, com mínimo ao redor de 0,15 às 11:00 horas. Além disso, $\Delta F/F_m'$ na primavera começou a declinar logo a partir das 7:00 horas, ao contrário das demais estações.

Assim, os resultados das análises estacional e diária da variação de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ nas pupunheiras cultivadas em Ubatuba, tal como havia sido observado para as trocas gasosas, e de forma compatível, vêm confirmar a importância das condições climáticas vigentes nessa região para o bom desempenho da espécie, atestado pelos resultados superiores que vêm sendo observados para o crescimento e a produção.

6. CONCLUSÕES

As pupunheiras apresentaram estacionalidade de crescimento para altura, perímetro da base, comprimento da ráquis foliar, bem como para altura e diâmetro dos perfilhos, com maiores taxas de crescimento absoluto nos meses de temperatura mais elevada. Foi evidenciado efeito da adubação em todas as variáveis.

Foi observada variação estacional das variáveis de trocas gasosas, com maiores taxas de assimilação de CO₂ bem como de condutância estomática e transpiração, no verão e na primavera, coincidindo com a maior demanda de fotoassimilados para fazer frente a maiores taxas de crescimento. No verão e na primavera as taxas de assimilação média de CO₂ foram respectivamente 8,4 e 6,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto no outono e no inverno as taxas foram 51% inferiores às do verão.

A eficiência quântica máxima e a eficiência quântica efetiva do fotossistema II variaram significativamente nas estações, com valores mais baixos na primavera, respectivamente 0,70 e 0,35. Em todas as estações foi verificada influência do déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}) sobre a taxa de assimilação de CO₂ e a condutância estomática (g_s).

O padrão diário de assimilação de CO₂ observado foi típico das espécies arbóreas tropicais C3, com um pico no meio da manhã seguido de declínio. Taxa máxima de assimilação de CO₂ foi observada entre 8:00 e 10:00 horas, correspondendo a 14,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no verão e 13,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na primavera.

As plantas apresentaram fotoinibição protetora nas horas mais quentes do dia, mais intensa na primavera e no verão. Esse fato indicou que a espécie mostra estar aclimatada às condições de luz a que foi exposta.

Em Ubatuba houve variação significativa entre as estações para as variáveis de trocas gasosas, com maior taxa de assimilação de CO₂ verificada no outono, entre 9:00 e 11:00 horas, respectivamente 14,2 e 13,2 μmol m⁻² s⁻¹. A comparação dos resultados verificados nos dois locais indicou que para mesmos valores de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*DFFF*), a assimilação de CO₂ foi mais alta em Ubatuba que em Campinas, e que a queda da assimilação de CO₂ no período da tarde em Ubatuba foi menos intensa que em Campinas.

O declínio da eficiência quântica máxima do fotossistema II – F_v/F_m – foi menor ao longo do dia em Ubatuba que em Campinas, e a eficiência quântica efetiva do fotossistema II - $\Delta F/F_m'$ - caiu mais lentamente ao longo do dia em Ubatuba que em Campinas, recuperando-se mais rapidamente no fim do dia.

7. LITERATURA CITADA

- Alfonsi, R.R., Camargo, M.B.P., Bardin, L., 2002. Resenha agroclimatológica: balanço hídrico de janeiro a dezembro de 2002. *O agrônomo*, 54:46-47.
- Araus, J.L., Hogan, K.P., 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. *Am. J. Bot.*, 81: 726-738.
- Ares, A., Quesada, J.P., Boniche, J., Yost, R.S., Molina, E., Smyth, J., 2002. Allometric relationships in *Bactris gasipaes* for heart-of-palm production agroecosystems in Costa Rica. *J. Agric. Sci.*, 138:285-292.
- Arntz, A.M., Delph, L.F., 2001. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia* 127:455-467.
- Arruda, F.B.; Tucci, M.L.S.; Bovi, M.L.A.; Pires, R. C. 2002. Calibração da umidade do solo pela técnica TDR em vasos cultivados com pupunheiras. IN: XII Congresso Nacional de Irrigação e Drenagem, Uberlândia, Brasil, CD- ROM.
- Baker, N.R., 1993. Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. IN: *Water deficits plant responses from cell to community* (J.A.C Smith and H. Griffiths, eds), Bios Scientific Publishers, New York , pp.221-235.
- Ball, M.C., Butterworth, J.A., Roden, J.S., Christian, R., Egerton, F.G., 1994. Applications of Chlorophyll Fluorescence to Forest Ecology. *Aust. J. Plant Physiol.* 22:311-319.

- Barbosa, A.M.M., 1998. Análise da variabilidade genética em progênies de pupunha (*Bactris gaispaes* H.B.K.) por caracteres agronômicos e RAPD. Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, Brasil, tese de Mestrado.
- Bataglia, O.C.; Furlani, A.M.C.; Teixeira, J.P.F.; Furlani, P.R.; Gallo, J.R. 1983. Métodos de análise química de plantas. Bol. Téc. 78 Instituto Agrônômico, 48p.
- Beadle, C.L., 1993. Growth analysis. IN: Photosynthesis and production in a changing environment (D.O. Hall, J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhàr-Nordenkampf, R.C. Leegood and S.P. Long, eds), Chapman and Hall, London, pp.36-46.
- Benincasa, M.M.P., 1988. Análise de crescimento de plantas (noções básicas). Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, SP, Brasil. 41 pp.
- Bezerra, J.A., 2002. Todos no mesmo barco: como extrair palmito e salvar a juçara. Revista Globo Rural, 197:39-44.
- Bilger, W., Schreiber, U., Bock, M., 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia* 102:425-432.
- Björkman, O., Demmig, B., 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170:489-504.
- Björkman, O., Powles, S.B., 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta* 161:490-504.
- Bovi, M.L.A., 1998. Palmito pupunha: informações básicas para cultivo. Boletim Técnico, 173. Instituto Agrônômico, Campinas, Brasil, 50p.
- Bovi, M.L.A., 1999. Manejo agrônômico da pupunheira: conhecimentos atuais e necessidades. IN: Seminário do Agronegócio, 1. Palmito de Pupunha na Amazônia, Porto Velho, Brasil, anais, p.44-56.

- Bovi, M.L.A., 2000. O agronegócio palmito de pupunha. *O Agrônomo* 52:10-12.
- Bovi, M.L.A., Cantarella, H., 1996. Pupunha para extração de palmito. IN: Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo. Boletim Técnico, 100 (Instituto Agrônomo), 2ª Edição, Campinas, Brasil, pp. 240-242.
- Bovi, M.L.A., Godoy Jr, G., Saes, L.A., 1988. Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agrônomo de Campinas. IN: Palmito: I Encontro de Pesquisadores, Curitiba, Brasil, pp.1-43.
- Bovi, M.L.A., Godoy Jr. G., Spiering, S.H., Camargo, S.B., 1990. Relação entre caracteres da planta e do palmito de açazeiros. *Bragantia* 49:69-81.
- Bovi, M.L.A., Godoy Jr, G., Saes, L.A., 1991. Correlações fenotípicas entre caracteres da palmeira *Euterpe edulis* Mart. e produção de palmito. *Rev. Bras. Gen.* 14:105-121.
- Bovi, M.L.A., Germek, E.B., Godoy Jr, G., Saes, L.A., Martins, A.L.M., Gallo, P.B., Santos, R.R., Camargo, A.P., Paulo, E.M., Bortoletto, N., Martins, F.P., Kanthac, R.A.D., Landell, M.G.A., Campana, M.P., 1992. A potencialidade da pupunheira para a produção de palmito. Folheto técnico, (Instituto Agrônomo), Campinas, Brasil.
- Bovi, M.L.A., Godoy Jr., G., Camargo, S.B., Spiering, S.H., 1993a. Caracteres indiretos na seleção de pupunheiras inermes (*Bactris gasipaes* H.B.K.) para palmito. IN: IV Congresso Internacional Sobre Biologia, Agronomia e Industrialização Del Pijuayo, Iquitos, Peru, anais, pp.163-176.
- Bovi, M.L.A., Godoy Jr., G., CAMARGO, S.B., SPIERING, S.H., 1993b. Seleção precoce em pupunheiras (*Bactris gasipaes* H.B.K.) para produção de palmito. IN: IV Congresso Internacional Sobre Biologia, Agronomia e Industrialización del Pijuayo, Iquitos, Peru, anais, p.177-195.

- Bovi, M.L.A., Tedrus, P.F., Spiering, S.H., 1994. Nursery growth of *Euterpe oleracea* as a function of substrate and container size. *Acta Hort.* 360:195-209.
- Bovi, M.L.A., Vieira, S.R., Spiering, S.H., Monteiro, S.M.G., Gallo, P.B., 1997. Relações entre crescimento de pupunheiras e alguns parâmetros físicos do solo. IN: XXVI Congresso Brasileiro de Ciência do Solo, Rio de Janeiro, Brasil, CD-ROM.
- Bovi, M.L.A., Basso, L.C., Tucci, M.L.S., 1998. Avaliação da atividade *in vitro* da fosfatase ácida e do crescimento de progênies de pupunheira cultivada em duas doses de nitrogênio e fósforo. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* 22:427-434.
- Bovi, M.L.A., Spiering, S.H., Barbosa, A.M.M., 1999. Densidade radicular de progênies de pupunheira em função de adubação NPK. *Hort. Bras.* 17:186-193.
- Bovi, M.L.A., Saes, L.A., Spiering, S.H., 2001a. Taxas de crescimento de duas espécies de palmeira real australiana (*Archontophoenix* spp.). IN: VII Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, Ilhéus, Brasil, CD-ROM.
- Bovi, M.L.A., Saes, L.A., Uzzo, R.P., Spiering, S.H., 2001b. Adequate timing for heart-of-palm, harvesting in King palm. *Hort. Bras.* 19:135-139.
- Bovi, M.L.A., Godoy Jr., G., Spiering, S.H., 2002. Respostas do crescimento da pupunheira à adubação NPK. *Sci. Agric.* 59:161-166.
- Braconnier, S., 1998. Measuring leaf gas exchanges in coconut. *Plantations, recherche, developpement* 5:269-278.
- Braconier, S., d'Auzac, J., 1990. Chloride and stomatal conductance in coconut. *Plant Physiol. Bioch.* 28:105-111.
- Braconnier, S., Bonneau, X., 1998. Effects of chlorine deficiency in the field on leaf gas exchanges in the PB121 coconut hybrid. *Agronomie* 18:563-572.

- Breure, C.J., 1988. The effect of palm age and planting density on the partitioning of assimilates in oil palm (*Elaeis guineensis*). *Exp. Agric.* 24:53-66.
- Calbo, M.E.R., Moraes, J.A.P.V., 1997. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e ajustamento osmótico de plantas de buriti submetidas a estresse hídrico. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 9:117-123.
- Calbo, M.E.R., Moraes, J.A.P.V., Calbo, A.G., 1998. Crescimento, condutância estomática, fotossíntese e porosidade do buriti sob inundação. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 10:51-58.
- Cantarella, H., Bovi, M.L.A., 1995. Extração e reciclagem de nutrientes em plantas de pupunha. IN: XXV Congresso Brasileiro de Ciência do Solo, Viçosa, Brasil, resumos expandidos, pp.788-790.
- Carvalho, C.J.R., 2000. Ecofisiologia do dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.). IN: A cultura do dendezeiro na amazônia brasileira (I.J.M. Viégas, A.A. Müller eds), Embrapa – Amazônia Ocidental, Manaus, pp.89-124.
- Carvalho, C.J.R.; Rombold, J.; Nepstad, D.C.; Sá, T.D.A., 1998. Relações hídricas do açazeiro em mata de várzea do estuário do Amazonas. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 10:213-218.
- Ceulemans, R.J., Saugier, B., 1991. Photosynthesis. IN: *Physiology of trees* (A.S. Rhagavendra ed), J. Wiley & Sons Inc., New York, pp. 21-50.
- Chowdappa, P., Balasimha, D., 1994. Chlorophyll fluorescence characteristics of arecanut palms affected with yellow disease. *Indian phytopathol.* 47:87-88.
- Clement, C.R. 1995. Growth and analyses of pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae) in Hawaii. University of Hawaii, Honolulu, USA, thesis Ph.D.

- Clement, C.R., Bovi, M.L.A., 2000. Padronização de medidas de crescimento e produção em experimentos com pupunheiras para palmito. *Acta Amazonica* 30:349-362.
- Clement, C.R., Chavez, W.B., Gomes, J.B.M., 1988. Considerações sobre a pupunha (*Bactris gasipaes* H.B.K.) como produtora de palmito. IN: 1º Encontro Nacional de Pesquisadores em Palmito, Curitiba, Brasil, anais, pp.225-247.
- Corley, R.H.V., 1983. Photosynthesis and age of oil palm leaves. *Photosynthetica* 17:97-100.
- Corley, R.H.V., Hardon, J.J., Ooi, S.C., 1973. Some evidence for genetically controlled variation in photosynthesis rate of oil palm seedlings. *Euphytica* 22:48-55.
- Critchley, C., 2000. Photoinhibition. IN: *Photosynthesis: a comprehensive treatise* (A.S. Raghavendra, ed), Cambridge University Press, Cambridge, pp.264-272.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W.W., 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.* 43:599-626.
- Departamento Nacional de Meteorologia. 1992. Normais climatológicas (1961/1990). Ministério da Agricultura e Reforma Agrária, Brasília, 84p.
- Downer, J., Hodel, D., 2001. The effects of mulching on establishment of *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Becc., *Washingtonia robusta* H. Wendl. and *Archontophoenix cunninghamiana* (H. Wendl.) H. Wendl. & Drude in the landscape. *Sci. Hort.* 87:85-92.
- Dufrêne, E., Saugier, B., 1993. Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Funct. Ecol.* 7:97-104.
- Dufrêne, E., Ochs, R., Saugier, B., 1990. Photosynthèse et productivité du palmier à huile en liaison avec les facteurs climatiques. *Oléagineux* 45:345-355.

- Eamus, D., Cole, S., 1997. Diurnal and seasonal comparisons of assimilation, phyllode conductance and water potential of three *Acacia* and one *Eucalyptus* species in the wet-dry tropics of Australia. *Aust. J. Bot.* 45:275-290.
- Eschbach, J.M., Massimino, D., Mendoza, A.M.R., 1982. Effect of a chlorine deficiency on the germination, growth and photosynthesis of coconut. *Oléagineux* 37:115-125.
- Fantini, A.C., Nodari, R.O., Reis, M.S., Mantovani, A., Odorizzi, J., Ribeiro, R.J., 1997. Estimativa da produção de palmito em plantas de palmitreiro (*Euterpe edulis* Mart.) a partir de características fenotípicas. *Ver. Arvore* 21:49-57.
- Fernández-Piedra, M., Blanco-Metzler, A., Mora-Urpí, J., 1995. Contenido de ácidos grasos en cuatro poblaciones de pejibaye, *Bactris gasipaes* (Palmae). *Rev. Biol. Trop.* 43:61-66.
- Ferreira, V.L.P., Graner, M., Bovi, M.L.A., Draetta, I.S., Paschoalino, J.E., Shirose, I., 1982a. Comparação entre os palmitos de *Guilielma gasipaes* Bailey (pupunha) e *Euterpe edulis* Mart. (juçara). I - Avaliações físicas, organolépticas e bioquímicas. *Coletânea ITAL* 12:255-272.
- Ferreira, V.L.P., Graner, M., Bovi, M.L.A., Figueiredo, I.B., Angelucci, E., Yokomizo, Y., 1982b. Comparação entre os palmitos de *Guilielma gasipaes* Bailey (pupunha) e *Euterpe edulis* Mart. (juçara). II - Avaliações físicas e químicas. *Coletânea ITAL* 12:273-282.
- Ferreira, V.L.P., Bovi, M.L.A., Carvalho, C.R.L., Mantovani, D.M.B., 1990. Composição química e curvas de titulação de acidez do palmito pupunha (*Bactris gasipaes* H.B.K.) de diversas localidades. *Coletânea ITAL* 20:96-104.
- Ferreira, V.L.P., Bovi, M.L.A., Iadrozza, M., Shirose, I., 1993. Características de qualidade do palmito da palmeira *Bactris gasipaes* H.B.K. de diferentes regiões

- do Estado de São Paulo. IN: IV Congresso Internacional sobre Biologia, Agronomia e Industrialización del Pijuayo, Iquitos, Peru, anais, pp. 403-432.
- Foster, H.L., Chang, K.C., 1989. Factors limiting maximum oil palm yields in Peninsular Malaysia. *Oléagineux* 44:1-7.
- Franco, A.C., Lüttge, U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Öcologia* 131:356-365.
- Furbank, R.T., 2000. C4 pathway. IN: *Photosynthesis a comprehensive treatise* (A.S. Raghavendra, ed), Cambridge University Press, Cambridge, pp.123-135.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochem. Biophys. Acta* 990:87-92.
- Germek, E.B., 1978. A cultura experimental da pupunha no Estado de São Paulo. IN: 4º Congresso Brasileiro de Fruticultura, Salvador, Brasil, anais, pp.409-411.
- Germek, E.B., Arruda, H.V., Santos, R.R., Cione, J., Scaranari, H.J., Martins, F.P., 1981. Comportamento da palmeira pupunha (*Guilielma gasipaes* (H.B.K.) Bailey) em três localidades do Estado de São Paulo. IN: 6º Congresso Brasileiro de Fruticultura, Recife, Brasil, anais, pp. 1119-1206.
- Gerritsma, W., Soebagyo, F.X., 1999. An analysis of the growth of leaf area of oil palms in Indonésia. *Exp. Agric.* 35:293-308.
- Gomes, F.P., Mielke, M.S., Almeida, A.F., 2002. Leaf gas exchange of green dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. var. *nana*) in two contrasting environments of the Brazilian north-east region. *J. Hort. Sci. Biotech.* 77:766-772.
- Govindjee., 1995. Sixty-three years since Kautsky: Chlorophyll a Fluorescence. *Aust. J. Plant Physiol.* 22:131-160.

- Guidi, L., Soldatini, G.F., 1997. Chlorophyll fluorescence and gas exchanges in flooded soybean and sunflower plants. *Plant Physiol. Bioch.* 35:713-717.
- Hartley, C.W.S., 1977. The oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). 2nd Edition, (Tropical Agriculture Series), Longman, London, 806p.
- Hirsch, P.J., 1980. Relationship between the vegetative apparatus and production in the oil palm in the Ivory Coast. *Oléagineux* 35:234-239.
- Hogan, K.P., 1988. Photosynthesis in two neotropical palm species. *Funct. Ecol.* 2:371-377.
- Ishii, R., 2000. Leaf/canopy photosynthesis and crop productivity. IN: *Photosynthesis: a comprehensive treatise* (A.S. Raghavendra, ed), Cambridge University Press, Cambridge, pp.215-225.
- Jansen, D., 1993. Simulation of growth and production of palmito (*Bactris gasipaes* H.B.K.). IN: *IV Congresso Internacional Sobre Biologia, Agronomia e Industrialização Del Pijuayo*, Iquitos, Peru, anais, pp.199-207.
- Jayasekara, C., Jayasekara, K.S., 1995. Photosynthetic characteristics of tropical tree species with special reference to palms. *Ener. Conver. Manag.* 36:919-922.
- Johnson, G.N., Young, A.J., Scholes, J.D., Horton, P., 1993. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant, Cell Environ.* 16:673-679.
- Kasturi Bai, K.V., Rajagopal, V., Prabha, C.D., Ratnambal, M.J., 1996. Evaluation of coconut cultivars and hybrids for dry matter production. *J. Plant. Crops* 24:23:28.
- Krause, G.H., Weis, E., 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:313-349.
- Krishnamurthy, K.V., Rajachidambaram, C., 1986. Factors associated with reduction in photosynthetic oxygen evolution in cement dust coated leaves. *Photosynthetica* 20:164-168.

- Koslowski, T., Pallardy, S.G., 1997. Photosynthesis. IN: Physiology of Woody Plants. 2nd Edition, Academic Press, Inc., New York, Academic Press, Inc. pp. 87-132.
- Krause, G.H., Weis, E., 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The Basics. *Annu. Ver. Plant Physiol. Mol. Biol.* 42:313-349.
- Lamade, E., 1996. Oil palm: measuring photosynthesis and respiration. *Plantations, recherche, développement* 3:23-30.
- Lamade, E., Setiyo, E., 1996. Variation in maximum photosynthesis of oil palm in Indonesia: comparison of three morphologically contrasting clones. *Plantations, recherche, développement* 3:429-438.
- Larcher, W., 2000. A planta sob estresse. IN: *Ecofisiologia Vegetal*. RiMa, São Carlos, pp.341-378.
- Larcher, W., Meindl, V., Ralsler, E., Ishikawa, M., 1991. Persistent supercooling and silica deposition in cell walls of palm leaves. *J. Plant Physiol.* 139:146-154.
- Lawlor, D.W., 2001. Photosynthesis, plant production and environment. IN: *Photosynthesis*, Springer-Verlag Inc., New York, pp.355-377.
- Lemos Filho, J.P., 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*), na estação seca e na chuvosa. *Rev. Bras. Bot.* 23:45-50.
- León, R., Santamaría, J.M., Alpizar, L., Escamilla, J.A., Oropeza, C., 1996. Physiological and biochemical changes in shoots of coconut palms affected by lethal yellowing. *New Phytol.* 134:227-234.
- Levantamento Censitário de Unidades de Produção Agrícola do Estado de São Paulo (LUPA). 1997. São Paulo: IEA, CATI, SAA. 4v.
- Lichtenthaler, H.K., 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *J. Plant Physiol.* 148:4-14.

- Lobo-Faria, P.C. 1998. Estratégias adaptativas de espécies arbóreas típicas de ambiente do solo hidricamente saturado: uma abordagem morfológica, bioquímica e ecofisiológica. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil, tese de Doutorado.
- Long, S.P., Hälgren, J-E., 1993. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. IN: Photosynthesis and production in a changing environment (D.O. Hall, J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhàr-Nordenkampf, R.C. Leegood and S.P. Long, eds), Chapman and Hall, London, pp.129-167.
- Lucas, E.O. 1980. Relations between growth parameters in oil palm seedlings grown in polybags. *Exp. Agric.* 16:275-277.
- Lucas, E.O., Ataga, D.O., Thomas, G.O., 1979. Partitioning of dry matter nutrients in oil palm seedlings grown in polybags. *Exp. Agric.* 15:361-368.
- Machado, E.C., Oliveira, R.F., Medina, C.L., Souza, R.P., Ribeiro, R.V., Silva, J.A.B., Stuchi, E.S., Pavani, L.C., 2001. Respostas fisiológicas em laranjeira 'Natal' com clorose variegada dos citros (CVC) sob irrigação em condições de campo, em diferentes meses do ano. IN: VIII Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, Ilhéus, Brasil, CD-ROM.
- Machado, E.C., Medina, C.L., Gomes, M.M.A., Habermann, G., 2002. Variação sazonal da fotossíntese, condutância estomática e potencial da água na folha de laranjeira 'Valência'. *Sci. Agric.* 59:53-58.
- Mancin, G.R., Ribeiro, G.B.C., Teixeira, N.T., Maciel, C.A.C., Bovi, M.L.A., Consolini, F., 1997. Boro na formação de mudas de pupunha (*Bactris gasipaes* H.B.K.). *Ecossistema* 22:87-89.

- Mannan, R. M., Periysnan, S., Kulandaivelu, G., Bose, S., 1986. Species specific chlorophyll a fluorescence-temperature profile at high temperatures in the leaves. *Photosynthesis Res.* 8:87-92.
- Marschner, H., 1999. Yield and the source-sink relationships. IN: Mineral nutrition of higher plants. 2nd Edition, Academic Press, London, pp.129-183.
- Matos, E.A. 1998. Perspectives in comparative ecophysiology of some brazilian vegetation types: leaf CO₂ and H₂O gas exchange, chlorophyll a fluorescence and carbon isotope discrimination. IN: Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics (F.R. Scarano And A.C. Franco eds), Vol. IV, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, pp.1-22.
- Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51:659-668.
- Medina, C.L., Machado, E.C., Gomes, M.M.A., 1999. Condutância estomática, transpiração e fotossíntese de laranjeira Valência sob deficiência hídrica. *Rer. Bras. Fisiol. Veg.* 11:29-34.
- Medina, C.L., Souza, R.P., Machado, E.C., Ribeiro, R.V., Silva, J.A.B., 2002. Photosynthetic response of citrus grown under reflective aluminized polypropylene shading nets. *Sci. Hort.* 96:115-125.
- Meerow, A.W., 1994. Container production of palms. *Acta Hort.* 360:173-193.
- Mepsted, R., Flood, J., Cooper, R.M., 1995. Fusarium wilt of oil palm. II. Stunting as a mechanism to reduce water stress. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 46:373-387.
- Moraes, J.A.P.V., 1980. CO₂-Gas exchange parameters of palm seedlings (*Washingtonia filifera* and *Serenoa repens*). *Öecologia Plantarum* 15:299-305.

- Mora-Urpí, J., Weber, J.C., Clement, C.R., 1997. Peach palm *Bactris gasipaes* Kunth. Promoting the conservation and use of underutilized crops. 20. Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Rome, Italy, 83p.
- Moss, J.R., 1992. Measuring light interception and the efficiency of light utilization by the coconut palm (*Cocos nucifera* L.). *Exp. Agric.* 28:273-285.
- Nilsen, E.T., Orcutt, D.M., 1996. The physiological basis of growth. IN: Physiology of plants under stress – abiotic factors. John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 13-49.
- Nixon, R.W., Wedding, R.T., 1956. Age of date leaves in relation to efficiency of photosynthesis. *Am. Soc. Hort. Sci.* 67:165-169.
- Nogueira, R.J.M.C., Moraes, J.A.P.V., Burity, H.A., 2000. Curso diário e sazonal das trocas gasosas e do potencial hídrico foliar em aceroleiras. *Pesq. Agropec. Bras.* 35:1331-1342.
- Oliveira, M.A.J., 1999. Respostas de alguns parâmetros fisiológicos da pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth) sob deficiência hídrica. Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Brasil, tese de Doutorado.
- Oliveira, M.A.J., Bovi, M.L.A., Machado, E.C., Gomes, M.M.A., Habermann, G., Rodrigues, J.D., 2002. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. *Sci. Agric.* 59:59-63.
- Oliveira, A.P., Souza, A.P., Alves, A.U., Nascimento, J.T., 2002. Comprimento e diâmetro do estipe da pupunheira cultivada com fertilizante orgânico e mineral. *Hort. Bras.* 20:55-56.
- Ortolani, A.A.; Camargo, M.B.P.; Pedro Junior, M.J. 1995. Normais climatológicas dos postos meteorológicos do Instituto Agrônomo: 1. Centro Experimental de Campinas. *Bol. Téc. Instituto Agrônomo*, 13p.

- Osmond, C.B., 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. IN: Photoinhibition of photosynthesis – from molecular mechanisms to the field (N.R. Baker and J.R. Bowyer, eds), Scientific Publishers, Lancaster, pp.1-24.
- Passos, E.M.P., 1998. Ecofisiologia do coqueiro. IN: A cultura do coqueiro no Brasil (J.M.S. Ferreira *et al.* eds), Embrapa, Brasília, pp.65-72.
- Pearcy, R.W., 2000. Acclimation to sun and shade. IN: Photosynthesis: a comprehensive treatise (A.S. Raghavendra, ed), Cambridge University Press, Cambridge, pp.250-263.
- Peiris, T.S.G., Thattil, R.O., Mahindapala, R., 1995. An analysis of the effect of climate and weather on coconut (*Cocos nucifera* L.). *Exp. Agric.* 31:451-460.
- Pelacani, C.R., Oliveira, L.E.M., Soares, A.M., Cruz, J.L., 1995. Relações hídricas de algumas espécies florestais em substratos inundados. *Rev. Árvore* 19:548-558.
- Pereira, A.R.; Machado, E.C., 1987. Análise quantitativa do crescimento de comunidades vegetais. *Bol. Téc. do Instituto Agrônômico* no. 114. 33 pp.
- Perry, L., Williams, K., 1996. Effects of salinity and flooding on seedlings of cabbage palm (*Sabal palmetto*). *Ecologia* 105:428-434.
- Prado, C.H.B.A.; Moraes, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33:103-112.
- Prado, C.H.B.A., Passos, E.E.M., Moraes, J.A.P.V., 2001. Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. *South African J. Bot.* 67:169-176.
- Prasada Rao, G.S.L.H.V., 1995. Agrometeorological aspects in relation to coconut production. *J. Plant. Crops* 19.

- Prior, L.D., Eamus, D., Duff, G.A., 1997. Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential in *Eucalyptus tetrodonta* saplings in a wet-dry savanna in Northern Australia. *Aust. J. Bot.* 45:241-258.
- Ramos, A., 2002. Análise do desenvolvimento vegetativo e produtividade da palmeira pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth) sob níveis de irrigação e adubação nitrogenada. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, tese de Doutorado.
- Ramos, A., Bovi, M.L.A., Folegatti, M.V., 2002. Desenvolvimento vegetativo da pupunheira irrigada por gotejamento em função de diferentes níveis de depleção de água no solo. *Hort. Bras.* 20:28-33.
- Reddy, V.M., Vijayakumar, K., 1993. Effect of weather parameters on arecanut (*Areca catechu* L.) yield in West Bengal. *J. Plant. Crops* 21:35-40.
- Reis, M.S., Conte, R., Fantini, A.C., Nodari, R.O., 1999. Caracterização do incremento em diametro de *Euterpe edulis* Mart. e implicações para o seu manejo em formações florestais secundárias. *Revista Árvore* 23:413-422.
- Reppelin, A., Daniel, C., Zuily-Fodil, Y., 1994. Intérêt des tests physiologiques dans la caractérisation du comportement de différentes variétés de cocotier soumis à la sécheresse. *Oléagineux* 49:155-169.
- Repellin, A., Laffray, D., Daniel, C., Braconnier, S., Zuily-Fodil, Y., 1997a. Water relations and gas exchange in young coconut palms (*Cocos nucifera* L.) as influenced by water deficit. *Can. J. Bot.* 75:18-27.
- Reyes, T., Nell, T.A., Barrett, J.E., Conover, C.A., 1996. Testing the light acclimatization potential of *Chrysalidocarpus lutescens* Wendl. *Hort Sci.* 31:1203-1206.

- Ribeiro, I.J.A., Bovi, M.L.A., Castro, L.H.S.M., Godoy Jr., G., 1986. Ocorrência de *Ceratocystis paradoxa* (De Seynes) Moreau em frutos de pupunheira (*Bactris gasipaes* H.B.K.). 8º Congresso Brasileiro de Fruticultura, Brasília, Brasil, anais, pp.459-462.
- Richards, L.A.; Gardner, W.R.; Ogata, G., 1956. Physical processes of determining water loss from soil. Soil Science Society of American Proceedings 20:310-314.
- Rival, A., Beulé, T., Nato, A., Lavergne, D., 1996. Etude immunologique de la Rubisco chez le palmier à huile et le cocotier. Plantations, recherche, développement 3:418-428.
- Rival, A., Beulé, T., Lavergne, D., Nato, A., Havaux, M., Puard, M., 1997. Development of photosynthetic characteristics in oil palm during in vitro micropropagation. J. Plant Physiol. 150:520-527.
- Rival, A., Beulé, T., Lavergne, D., Nato, A., Noirot, M., 1998. Growth and carboxilase activities in in vitro micropropagated oil palm plantlets during acclimatisation: comparison with conventionally germinated seedlings. Adv. Hort. Sci. 12:111-117.
- Rodrigues, L.S., 1996. Efeito de fungos endofíticos no metabolismo fotossintético de plantas de banana (*Musa cavendish*) e milho (*Zea mays* L.). Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, dissertação de Mestrado.
- Salinger, M.J., Stigter, C.J., Das, H.P., 2000. Agrometeorological adaptation strategies to increasing climate variability and climate change. Agric. Forest Meteorol. 103:167-184.
- Santos, I.C.F., Almeida, A.F., Valle, R.R., 1998. Chlorophyll fluorescence parameters characterizing the development of two cacao genotypes infected by witches broom. Photosynthetica 35:29-39.

- Sawazaki, H.E., Bovi, M.L.A., Sodek, L., Colombo, C.A., 1998. Diversidade genética em palmeiras através de isoenzimas e RAPD. *Ver. Bras. Biol.* 58:681-691.
- Scholander, P.F.; Hammel, H.T.; Bradstreet, E.D.; Hemmingsen, E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148:339-346.
- Schreiber, U., Bilger, W., 1987. Rapid assessment of stress effects on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. IN: *Plant response to stress* (J.D. Tenhunen; F.M. Catarino; O.L. Lange; W.C. Oechel eds), Springer-Verlag, Berlin, pp.27-53.
- Schreiber, U., Bilger, W., Neubauer, C., 1994. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assesment of in vitro photosynthesis. IN: *Ecophysiology of Photosynthesis* (E.D. Schulze and M.M. Caldwell eds), Springer, Berlin, pp.40-70.
- Smith, B.G., 1989. The effects of soil water and atmosferic vapour pressure deficit on stomatal bahaviour and photosynthesis in the oil palm. *J. Exp. Bot.* 40:647-651.
- Smith, B.G., 1993. Correlations between vegetative and yield characteristics and photosynthetic rate and stomatal conductance in the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Elaeis* 5:12-26.
- Steel, R.G.; Torrie, J.H. 1980. *Principles and procedures of statistics*. MacGraw-Hill, New York, 632 p.
- Sudo, A., Silva, E.M.R., Bovi, M.L.A., Almeida, D.L., Cozzolino, K., 1996. Produção de mudas de pupunheira colonizadas por fungos micorrízicos arbusculares. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* 20:529-532.
- Tabora Jr., P.C., Balick, M.J., Bovi, M.L.A., Guerra, M.P., 1993. Hearts of palm (*Bactris*, *Euterpe* and others). IN: *Pulses and vegetables*. (J.T. Williams, ed), Chapman and Hall, London, pp.193-218.

- Taiz, L., Zeiger, E., 1998. Photosynthesis: Physiological and ecological considerations. IN: Plant Physiology. 2nd Edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, pp.227-249.
- Teixeira, N.T., Stephano, R., Torraca, J.P.C., Maciel, C.A.C., Bovi, M.L.A., Serafini, F., 1995. Extração de nutrientes no período de formação de mudas de pupunha. IN: XXV Congresso Brasileiro de Ciência do Solo, Viçosa, Brasil, resumos expandidos, pp.1245-1246.
- Teixeira, N.T., Mancini, G.R., Ribeiro, G., Maciel, C.A.C., Bovi, M.L.A., Serafini, F., 1996. Boro na formação de mudas de pupunha. IN: XIII Congresso Latino Americano de Ciência do Solo, Águas de Lindóia, Brasil, CD-ROM.
- Thiele, A., Krause, G.H., Winter, K., 1998. *In situ* study of photoinhibition of photosynthesis and xanthophyll cycle activity in plants growing in natural gaps of the tropical forest. Aust. J. Plant. Physiol. 25:189-195.
- Tomlinson, P.B., 1990. The structural biology of palms. Clarendon Press, Oxford, 463p.
- Tonet, R.M., Ferreira, L.G.S., Otoboni, J.L.M., 1999. A cultura da pupunha. Bol. Téc. CATI, nº 237, Campinas, Brasil, 26p.
- Triques, K., Rival, A., Beulé, T., Dussert, S., Hocher, V., Verdeil, J.L., Hamon, S., 1997a. Developmental changes in carboxylase activities in *in vitro* cultured coconut zygotic embryos: comparison with corresponding activities in seedlings. Plant Cell, Tissue and Organ Culture 49:227-231.
- Triques, K., Rival, A., Beule, T., Puard, M., Roy, J., Nato, A., Lavergne, D., Havaux, M., Verdeil, J.L., Sangare, A., Hamon, S., 1997b. Photosynthetic ability of *in vitro* grown coconut (*Cocos nucifera* L.) plantlets derived from zygotic embryos. Plant Sci. 127:39-51.

- Triques, K., Rival, A., Morcillo, F., Hocher, V., Verdeil, J.L., Hamon, S., 1998. Changes in photosynthetic parameters during in vitro growth and subsequent acclimatization of coconut (*Cocos nucifera* L.) zygotic embryos. *Acta Hort.* 461:275-282.
- Tucci, M.L.S., Bovi, M.L.A., Machado, S., Spiering, S.H., 2000. Stomatal frequency and size in leaves of peijibaye (*Bactris gasipaes* Kunth). *Acta Hort.* 516:145-154.
- Tucci, M.L.S., Bovi, M.L.A., Machado, E.C., Freitas, J.G., Spiering, S.H., Oliveira, L.B., 2001a. Variação de parâmetros fotossintéticos em pupunheira em função do estágio ontogenético das folhas. IN: VII Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, Ilhéus, Brasil, CD-ROM.
- Tucci, M.L.S., Machado, E.C., Bovi, M.L.A., Oliveira, L.B., 2001b. Trocas gasosas em pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth). IN: VII Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, Ilhéus, Brasil, CD-ROM.
- Tucci, M.L.S., Machado, E.C., Bovi, M.L.A., 2003a. Efeito da deficiência hídrica do solo nas trocas gasosas de pupunheiras. IN: IX Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, Atibaia, Brasil, resumos, p.355.
- Tucci, M.L.S., Bovi, M.L.A., Machado, E.C., 2003b. Efeito combinado da luz e temperatura sobre trocas gasosas em pupunheiras. IN: IX Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, Atibaia, Brasil, resumos, p.355.
- Uzzo, R.P., Bovi, M.L.A., Spiering, S.H., Saes, L.A., 2002. Correlações fenotípicas entre caracteres vegetativos e de produção de palmito da palmeira real australiana. *Sci. Agric.* 59:505-511.
- Van Kooten, O., Snel, J.F.H., 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Res.* 25:147-150.

- Van Kraalingen, D.W.G., Breure, C.J., Spitters, C.J.T., 1989. Simulation of oil palm growth and yield. *Agric. For. Meteorol.* 46:227-244.
- Van Raij, B., Cantarella, H., 1996. Outras culturas industriais.. IN: Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo. Boletim Técnico, 100 (Instituto Agrônômico), 2ª Edição, Campinas, Brasil, pp. 233-236.
- Vega, F.V.A. 2003. Uso de lodo de esgoto na implantação da cultura da pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth). Instituto Agrônômico (IAC), Campinas, Brasil, dissertação de Mestrado.
- Villachica, H.L., 1996. Cultivo del pijuayo (*Bactris gasipaes* Kunth) para palmito en la Amazonia. Secretaría Pro-Tempore, tratado de cooperación amazónica. Lima, Peru.
- Voleti, S.R., Kasturibai, K.V., Rajagopal, V., Nambiar, C.K.B., 1993. Influence of soil type on the development of moisture stress in coconut (*Cocos nucifera* L.) genotypes. *Oléagineux* 48:505-509.
- Willis, L.E., Marler, T.E., Hubbuch, C., 1998. Leaf gas exchange of 20 palm species under field conditions. *J. Trop. Forest Sci.* 10:346-356.
- Yamada, M., Hidaka, T., Fukamachi, H., 1996. Heat tolerance in leaves of tropical fruit crops as measured by chlorophyll fluorescence. *Sci. Hort.* 67:39-48.