



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

LORENA OLIVEIRA CORREA

**LIMITAÇÕES ESTOMÁTICAS E NÃO ESTOMÁTICAS DA FOTOSÍNTESE EM
PLANTAS DE PALMA DE ÓLEO SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO**

BELÉM

2020

LORENA OLIVEIRA CORREA

**LIMITAÇÕES ESTOMÁTICAS E NÃO ESTOMÁTICAS DA FOTOSSÍNTESE EM
PLANTAS DE PALMA DE ÓLEO SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia para obtenção do título de mestre.

Área de Concentração: Agronomia

Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro

BELÉM

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Bibliotecas da Universidade Federal Rural da Amazônia
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

C824l Correa, Lorena Oliveira
Limitações estomáticas e não-estomáticas da fotossíntese em plantas de palma de óleo submetidas ao déficit hídrico / Lorena Oliveira Correa. - 2020.
49 f. : il.

Dissertação (Mestrado) - Programa de PÓS-GRADUAÇÃO em Agronomia(PPGA),
Campus Universitário de Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém, 2020.
Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro

1. Elaeis guineensis. 2. Curva A-Ci. 3. Estresse hídrico. I. Pinheiro, Hugo Alves, orient.
II. Título

CDD 581.1

LORENA OLIVEIRA CORREA

**LIMITAÇÕES ESTOMÁTICAS E NÃO ESTOMÁTICAS DA FOTOSSÍNTESE EM
PLANTAS DE PALMA DE ÓLEO SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, para obtenção do título de mestre. Área de Concentração: Agronomia

17 de fevereiro de 2020

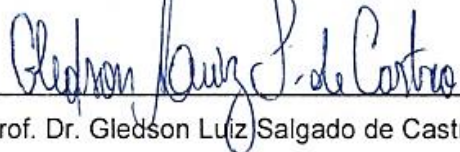
Banca Examinadora



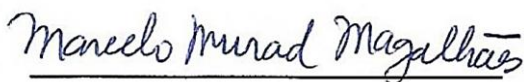
Profa. Dra. Gisele Barata da Silva – Presidente
(Coordenadora PGAGRO – UFRA)



Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro – Orientador
(Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA)



Prof. Dr. Gledson Luiz Salgado de Castro
(Universidade Federal Rural da Amazônia - UFRA)



Dr. Marcelo Murad Magalhães
(Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA)



Profa. Dra. Denimora Gomes de Araújo
(Universidade Federal Rural da Amazônia - UFRA)

RESUMO

Do fruto palma de óleo se extrai um óleo cujo é utilizado nas indústrias alimentícia, farmacêutica, cosmética e energética. Essa palmeira apresenta considerável sensibilidade ao déficit hídrico, reduzindo significativamente as taxas de assimilação líquida de CO₂ (*A*). Assim, objetivou-se avaliar como a *A* em plantas jovens de palma de óleo pode ser negativamente regulada por limitações estomáticas e não estomáticas durante o progresso do déficit hídrico. Para isso, plantas de palma de óleo da variedade Tenera, foram distribuídas em dois tratamentos: Controle, no qual as plantas foram mantidas plenamente irrigadas; e déficit hídrico, cuja irrigação foi suspensa para a indução progressiva do estresse. Cada tratamento contou com cinco repetições distribuídas em delineamento inteiramente casualizado. As avaliações foram realizadas no momento da diferenciação dos tratamentos (dia 0) e após sete (dia 7) e 21 dias (dia 21) da diferenciação dos tratamentos, caracterizando diferentes severidades de déficit hídrico. O potencial hídrico foliar foi reduzido de -0,13 MPa para -1,56 MPa no dia 7 e para -2,55 MPa no dia 21. Sob déficit hídrico moderado, potencial hídrico foliar igual a -1,56 MPa, a *A* foi reduzida em 85%, ao passo que a concentração de CO₂ diminuiu em 70% e a condutância mesofílica em 84%. Sob déficit hídrico severo, potencial hídrico foliar igual a -2,44 MPa, a diminuição em *A* foi de 117%, enquanto velocidade máxima de carboxilação da rubisco e eficiência de carboxilação reduziram em 120 e 114%, respectivamente, e a fotorrespiração aumentou em 44%; além disso, a eficiência potencial do fotossistema II reduziu em 45%. De tal modo, pode-se inferir que sob déficit hídrico moderado a regulação negativa da fotossíntese é originada por limitações estomáticas ou difusivas, enquanto sob déficit hídrico severo, a redução da fotossíntese é decorrente de limitações não-estomáticas.

Palavras-chave: *Elaeis guineensis*, Curva *A-C_i*, Estresse hídrico.

ABSTRACT

From palm oil is extracted an oil which is applied in the food, pharmaceutical, cosmetic and energy industries. This palm tree has considerable sensitivity to water deficit, and exhibits reduced net CO₂ assimilation rates (*A*) under drought. Thus, the aim of this research was to evaluate how *A* in young plants of oil palm can be negatively regulated by stomatal and non-stomatal limitations during the progress of water deficit. For this, oil palm plants were distributed in two treatments namely: Control, in which the plants were kept fully irrigated; and Water Deficit, whose irrigation was suspended for progressive stress induction. Each treatment was composed by five replicates distributed in a completely randomized design. The evaluations were performed at the time of differentiation of treatments (day 0) and after seven (day 7) and 21 days (day 21) of the differentiation of treatments, characterizing different severities of water deficit. Leaf water potential was reduced from -0.13 MPa to -1.56 MPa on day 7th and to -2.55 MPa on the 21st day. Under moderate water deficit, leaf water potential equal to -1.56 MPa, *A* was reduced by 85%, while chloroplastidic CO₂ concentration decreased by 70% and mesophyll conductance by 84%. Under severe water deficit, leaf water potential equal to -2.44 Mpa, *A* decreased by 117%, while maximum carboxylation velocity and carboxylation efficiency reduced by 120 and 114%, respectively, and photorespiration increased by 44%; in addition, potential activity of photosystem II decreased by 45%. Thus, it can be inferred that under moderate water deficit the downregulation of photosynthesis is due to stomatal or diffusive limitations, while under severe water deficit, the downregulation of photosynthesis is originated by non-stomatal limitations.

Keywords: *Elaeis guineensis*, *A-C_i* curve, Water stress.

SUMÁRIO

| | |
|--|-----------|
| 1.1 CONTEXTUALIZAÇÃO | 7 |
| 1.2. REVISÃO DE LITERATURA | 10 |
| 1.2.1 A palma de óleo | 10 |
| 1.2.2 A palma de óleo sob déficit hídrico | 11 |
| 1.2.3 Limitações estomáticas e não-estomáticas da fotossíntese em plantas sob estresse hídrico | 13 |
| 1.2.4 Fluorescência da clorofila <i>a</i> e respostas fotoquímicas em plantas estressadas | 14 |
| 1.2.5 Curva $A-C_i$ | 16 |
| REFERÊNCIAS | 18 |
| 2. LIMITAÇÕES ESTOMÁTICAS E NÃO ESTOMÁTICAS DA FOTOSSÍNTESE EM PLANTAS DE PALMA DE ÓLEO SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO | 25 |
| 2.1 Introdução | 25 |
| 2.2 Material e métodos | 27 |
| 2.2.1 Material vegetal e delineamento experimental | 27 |
| 2.2.2 Status hídrico da planta | 29 |
| 2.2.3 Trocas gasosas | 29 |
| 2.2.4 Fluorescência da clorofila <i>a</i> | 29 |
| 2.2.5 Curva $A-C_i$ | 30 |
| 2.2.6 Análise estatística | 31 |
| 2.3 Resultados | 32 |
| 2.3.1 Potencial hídrico e trocas gasosas | 32 |

| | |
|--|-----------|
| 2.3.2 Fluorescência da clorofila <i>a</i> | 32 |
| 2.3.3 Parâmetros procedentes da curva $A-C_i$ | 35 |
| 2.4 Discussão | 38 |
| 2.4.1 Limitações estomáticas relacionadas à diminuição em <i>A</i> | 38 |
| 2.4.2 Limitações não-estomáticas relacionadas à diminuição em <i>A</i> | 40 |
| 2.5 Conclusão | 43 |
| REFERÊNCIAS | 44 |

1.1 CONTEXTUALIZAÇÃO

A palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.) é uma palmeira originária da costa oriental da África pertencente à família Arecaceae (CORLEY & TINKER, 2015). Seu fruto dá origem ao óleo de palma e de palmiste, utilizados majoritariamente na indústria alimentícia, e em menor escala nas indústrias farmacêutica, cosmética e energética (MBA et al., 2015, ABRAPALMA, 2016).

O Brasil é o nono maior produtor de óleo de palma no mundo, só no ano de 2016 apresentou produção igual a 395 mil t; do qual 92% foi produzido pelo estado do Pará (IBGE 2016, FAOSTAT, 2016). Apesar dos plantios de palma de óleo no Pará estarem instalados em uma região com relativa abundância hídrica anual, os mesmos estão sujeitos à ocorrência de períodos de deficiência hídrica do solo em consequência da redução temporal das chuvas e pelo aumento da temperatura do ar no período mais seco do ano (de julho a novembro), situação que se agrava em anos de ocorrência de fenômenos climáticos como o *El Niño* (CAI et al., 2014; RAZA et al., 2019; SILVA et al., 2019). Portanto, o déficit hídrico é um importante fator abiótico de estresse que impacta negativamente a cultura da palma de óleo, alterando o comportamento fisiológico da planta e, conseqüentemente, a sua produção (JAZZAYERI et al., 2015; PATERSON & LIMA, 2017).

Pesquisas com plantas de palma de óleo submetidas ao déficit hídrico evidenciam a redução na assimilação líquida de CO₂ (A), na condutância estomática (g_s), na transpiração (E), na eficiência do uso da água (WUE), assim como aumentos na concentração intercelular de CO₂ (C_i) (SURESH et al., 2010; SURESH et al., 2012; JAZZAYERI et al., 2016; SILVA et al., 2016). Além disso, o déficit hídrico ocasiona alterações nas atividades de diferentes enzimas associadas ao metabolismo do carbono e sistema antioxidante, tais como rubilose1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), NAD⁺-malato desidrogenase, glicolato oxidase, superóxido dismutase, ascorbato peroxidase, catalase e glutathione redutase, ADP-glicose pirofosforilase e sacarose-fosfato sintase (SILVA et al., 2016; SILVA et al. 2017).

A regulação negativa da A durante o progresso do déficit hídrico pode estar associada às limitações estomáticas e difusivas ao influxo de CO₂ até os cloroplastos e/ou às limitações nas fases fotoquímicas e bioquímicas do processo de

assimilação de CO₂ (BELLASIO et al., 2018; GIMENO et al., 2019). Esses fatores regulam diferencialmente a fotossíntese em uma resposta que varia de acordo com a espécie, conforme demonstrado em arroz, trigo e milho (PERDOMO et al. 2017).

Em geral, as limitações estomáticas ocorrem em plantas sob déficit hídrico brando a moderado, quando os estômatos reduzem sua abertura e reduções na condutância mesofílica ao CO₂ são observadas, diminuindo a concentração de CO₂ nos cloroplastos (WANG et al., 2018). A baixa concentração de CO₂ nos cloroplastos reduz a atividade de carboxilação da rubisco e aumenta sua atividade de oxigenação, promovendo o aumento da fotorrespiração e resultando no declínio da fotossíntese (JIAO et al., 2017; SARABI et al, 2019).

Com a intensificação do estresse, é possível haver um desequilíbrio entre as fases bioquímica e fotoquímica da fotossíntese, pois o consumo de ATP e NADPH no ciclo de Calvin tendem a diminuir. Por outro lado, os fotossistemas continuam sendo excitados, de forma que a energia de excitação luminosa se torna superior à energia utilizada no processo fotossintético. Consequentemente, a cadeia transportadora de elétrons se torna sobrecarregada, favorecendo a formação de espécies reativas de oxigênio que, por sua vez, desencadeiam danos oxidativos tanto à estrutura do aparato fotossintético (FOYER et al., 2012) como a lipídeos de membranas (LIU et al., 2019). Com isto, o fluxo de elétrons do PSII para o PSI é reduzido, comprometendo, dessa forma, a síntese de ATP e NADPH necessários ao ciclo de Calvin (SILVEIRA & CARVALHO, 2016). Como consequência, observa-se uma redução na assimilação de CO₂, caracterizando a limitação não-estomática do processo fotossintético (PILON et al., 2018, LAWRENCE et al., 2018).

Em um trabalho prévio, em que dois híbridos de palma de óleo foram submetidos ao déficit hídrico progressivo até que o potencial hídrico do solo chegasse a aproximadamente -4,0 MPa, Silva et al. (2016) demonstraram que a *A*, a *g_s* e a atividade da rubisco são reduzidas em diferentes magnitudes no decorrer do estresse. Segundo os autores, a *A* é diferencialmente regulada por fatores estomáticos, difusivos, fotoquímicos e bioquímicos ao longo do estresse, contudo, os efeitos fotoquímicos e as limitações difusivas não foram esclarecidas a contento.

Diante do exposto, esta pesquisa foi desenvolvida para testar a hipótese que, em palma de óleo sob déficit hídrico, a regulação negativa da fotossíntese por

limitações estomáticas e difusivas ocorrem na fase inicial do estresse (déficit hídrico brando e moderado), enquanto as limitações não-estomáticas ao processo fotossintético são preponderantes sob déficit hídrico mais severo. Para isso, plantas de palma de óleo foram submetidas ao déficit hídrico progressivo com o objetivo de examinar os efeitos de diferentes severidades do estresse nos parâmetros de trocas gasosas, de fluorescência da clorofila *a* e parâmetros derivadas de curvas A-C_i.

1.2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.2.1 A palma de óleo

A palma de óleo ou dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.) é uma palmeira originária da costa oriental da África (Golfo da Guiné), pertencente à família Arecaceae, com suas variedades classificadas de acordo com a espessura do endocarpo – Dura, Pisífera e Tenera – sendo este último um híbrido entre Dura e Pisífera (VIÉGAS & MULLER, 2000; RIOS et al. 2012; CORLEY & TINKER, 2015).

Essa cultura apresenta boa adaptabilidade em regiões tropicais, com desenvolvimento ótimo em áreas com precipitação média anual de 1800 a 2000 mm e boa distribuição pluviométrica ao longo do ano; níveis de radiação solar entre 1500 e 2000 h ano⁻¹; temperatura entre 24 e 28 °C; e solos profundos, bem aerados, com textura franca-argilosa e com equilíbrio dos nutrientes (RAMALHO FILHO, 2010; MAPA, 2018).

O desenvolvimento da palma de óleo é dividido em duas fases: vegetativa, que dura entre dois e quatro anos; e reprodutiva, que inicia no terceiro ano, estabiliza a partir do sétimo ano e se estende por duas e três décadas, de acordo com as condições edafoclimáticas e material genético (MÜLLER & ANDRADE, 2010).

A longevidade da palma de óleo e sua capacidade de promover o sequestro de carbono em grande quantidade tanto em sua parte aérea quanto ao longo do perfil do solo a caracteriza como uma cultura com potencial para ser cultivada em áreas agrícolas consideradas degradadas (MONTEIRO & HOMMA, 2014; VALENCIA-BOTERO et al., 2014; FONSECA et al., 2018). A competitividade dessa oleaginosa perene é acentuada por sua produtividade de 4 a 6 t de óleo ha⁻¹ e pela geração de empregos (FAOSTAT, 2016; SEDAP, 2017, MAPA; 2018).

O óleo extraído do fruto da palma pode ser de dois tipos: o óleo de palma, obtido a partir do mesocarpo; e o óleo de palmiste, obtido a partir da amêndoa. Ambos os óleos são majoritariamente utilizados na indústria alimentícia, para a produção de margarinas, sorvetes, biscoitos, chocolates, recheios, substitutos de manteiga de cacau e óleo de cozinha (OIL WORLD, 2014; ABRAPALMA, 2016). Em adição, podem ser utilizados na fabricação de produtos de limpeza e higiene,

cosméticos, fármacos, lubrificantes, assim como biocombustível (FEROLDI et al., 2014; MBA et al., 2015). Após o processamento, o resíduo dos frutos forma a torta de palmiste que é utilizada na para a alimentação animal (LUNSIN, 2018); enquanto o cacho vazio, a fibra e as cascas das amêndoas podem ser utilizadas como combustíveis de caldeiras (ABRAPALMA, 2016; LUNSIN., 2019), e juntamente como o efluente do processamento do óleo, podem ser utilizados como adubo (LOH, et al. 2019).

O Brasil é o nono maior produtor de óleo de palma no mundo, só no ano de 2016 apresentou produção igual a 395 mil t; do qual 92% foi produzido pelo estado do Pará (IBGE 2016, FAOSTAT, 2016). A ampla presença de plantios de palma de óleo no Pará deve-se, principalmente, às condições edafoclimáticas locais as quais são favoráveis ao desenvolvimento da cultura (RAMALHO FILHO, 2010).

Apesar dos plantios de palma de óleo no Pará serem instalados em uma região com relativa abundância hídrica anual, os mesmos estão sujeitos à ocorrência de períodos de deficiência hídrica do solo em consequência da redução temporal das chuvas e pelo aumento da temperatura do ar no período mais seco do ano (de julho a novembro), o que se agrava em anos de ocorrência de fenômenos climáticos como o *El Niño* (CAI et al., 2014; RAZA et al., 2019; SILVA et al., 2019). Portanto, o déficit hídrico é um importante fator abiótico de estresse que impacta negativamente a cultura da palma de óleo, alterando o comportamento fisiológico da planta e conseqüentemente a sua produção (JAZZAYERI et al., 2015; PATERSON & LIMA, 2017).

1.2.2 Palma de óleo sob déficit hídrico

As reações primárias da palma de óleo ao déficit hídrico ocorrem a nível celular. São mudanças no âmbito fisiológico e bioquímico que, conforme a severidade do estresse, levam a exteriorização dos sintomas em escala visual (HOPPER et al., 2014; YONO et al., 2019).

Pesquisas com plantas de palma de óleo submetidas ao déficit hídrico evidenciam a redução na A , na g_s , na E , e no WUE ; e aumentos na C_i (SURESH et al., 2010; SURESH et al., 2012; JAZZAYERI et al., 2016; SILVA et al., 2016). Além

disso, o estresse leva a alterações nas atividades de diferentes enzimas associadas ao metabolismo do carbono e sistema antioxidante, tais como rubilose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), NAD⁺-malato desidrogenase, glicolato oxidase, superóxido dismutase, ascorbato peroxidase, catalase e glutathione redutase, ADP-glicose pirofosforilase e sacarose-fosfato sintase (SILVA et al., 2016; SILVA et al. 2017).

Quando o déficit hídrico é severo e/ou prolongado, a sensibilidade da palma de óleo também se manifesta por meio de alterações no comportamento morfológico, em geral causado pela redução da produção de fotoassimilados (CORLEY et al., 2018; VIANA et al.; 2019). Neste contexto, reduções no crescimento da parte aérea e do sistema radicular e o alongamento, encurvamento, acúmulo e/ou expansão precoce da folha flecha foram reportados em plantas submetidas ao déficit hídrico (MÉNDEZ et al. 2012). Sob déficit hídrico progressivo, os híbridos BRS Manicoré (M) e BRS C 2501 (C) apresentaram reduções significativas na área foliar total (M ~37%, C ~45%); na massa seca de pecíolo e bulbo (M ~54%, C ~44%); na massa seca de folhas flechas, folhas expandidas e raiz (M ~42%, C ~58%); aumento no comprimento de raiz (12%) e decréscimo no número de folhas flechas (11%) independentemente do híbrido (SILVA et al., 2017). Além disso, o déficit hídrico leva a uma emissão irregular de folhas flechas; assim como a maior formação de inflorescências masculinas e abortamento de cachos (YEHOUESSI et al., 2019).

Através de monitoramento climático e produtivo em plantação de palma de óleo no município de Tailândia-PA, foi feito um levantamento de dados de produção em função do déficit hídrico durante o período de 1997 e 2015, em que se observaram reduções de 10 e 11% na produtividade de frutos quando o déficit hídrico anual foi de 355,4 e 581 mm, respectivamente. Notou-se, também, o efeito retardado do déficit hídrico, isto é, consequências negativas na produção nas colheitas dos anos seguintes ao da ocorrência do evento de déficit hídrico (ABRAPALMA, 2016).

As consequências do déficit hídrico na produção da palma de óleo acontecem a curto, médio e longo prazo. Sob limitação hídrica ocorre o aborto de 12% dos cachos formados em plantas jovens e de 8 a 10% em plantas adultas, aborto de 10% de cachos verdes e de 48% das inflorescências, queda de 25% no peso médio

do cacho e de 17% na taxa de extração de óleo de palma (ABRAPALMA, 2016). A queda na produção perdura com o aborto das inflorescências durante os seis meses seguintes e 24 meses após o estresse (ABRAPALMA, 2016; BAYONA-RODRIGUEZ et al., 2019).

Viana et al. (2019) ao analisarem a relação fotossíntese em função do número de cachos frescos nas épocas chuvosa e seca, observaram que a redução na produção de cachos não é reflexo da sazonalidade em si, mas da regulação negativa da fotossíntese influenciada pela limitação hídrica, pois com irrigação a taxa fotossintética na época seca foi igual a taxa fotossintética da plantas sem irrigação na época chuvosa. Assim, a redução significativa da A pode ser considerada como a principal consequência da limitação hídrica do solo nas plantas de palma de óleo, pois impacta o crescimento e desenvolvimento das plantas e produção de frutos.

1.2.3 Limitações estomáticas e não-estomáticas da fotossíntese em plantas sob estresse hídrico

A regulação negativa da A durante o progresso do déficit hídrico pode estar relacionada às limitações estomáticas e difusivas ao influxo de CO_2 até os cloroplastos e/ou às limitações nas fases fotoquímicas e bioquímicas do processo de assimilação de CO_2 (BELLASIO et al., 2018; GIMENO et al., 2019). Esses fatores regulam diferencialmente a fotossíntese em uma resposta que varia de acordo com a espécie, conforme demonstrado em arroz, trigo e milho (PERDOMO et al., 2017).

Em geral, as limitações estomáticas ocorrem em plantas sob déficit hídrico brando a moderado, quando os estômatos reduzem a sua abertura e a C_i diminui, ou em virtude do decaimento da condutância mesofílica (g_m) que, por sua vez, leva a uma redução da concentração de CO_2 cloroplastídico (C_c) (WANG et al., 2018). A baixa concentração de CO_2 compromete a atividade de carboxilação da Rubisco, a qual passa a realizar oxigenação, promovendo o aumento da fotorrespiração e resultando no declínio da fotossíntese (JIAO et al., 2017; SARABI et al., 2019).

Com a intensificação do estresse, é possível haver um desequilíbrio entre as fases bioquímica e fotoquímica da fotossíntese, pois o consumo de ATP e NADPH

no ciclo de Calvin tendem a diminuir. Por outro lado, os fotossistemas continuam sendo excitados, de forma que a energia de excitação luminosa se torna superior à energia utilizada no processo fotossintético. Conseqüentemente, a cadeia transportadora de elétrons se torna sobrecarregada, favorecendo a formação de espécies reativas de oxigênio, como radicais superóxido (O_2^-), hidroxila (OH^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), oxigênio singlete (1O_2); que, por sua vez, desencadeiam danos oxidativos tanto à estrutura do aparato fotossintético (FOYER et al., 2012) como a lipídeos de membranas (LIU et al., 2019). Com isto, o fluxo de elétrons do PSII para o PSI é reduzido, comprometendo, dessa forma, a síntese de ATP e NADPH necessários ao ciclo de Calvin (SILVEIRA & CARVALHO, 2016). Como consequência, observa-se uma redução na assimilação de CO_2 , caracterizando a limitação não-estomática do processo fotossintético (PILON et al., 2018, LAWRENCE et al., 2018).

1.2.4 Fluorescência da clorofila a e respostas fotoquímicas em plantas estressadas

As plantas utilizam energia luminosa para realizar fotossíntese. Essa energia excita as antenas dos fotossistemas, de maneira que parte dessa energia é convertida em reações fotoquímicas, parte é dissipada na forma de calor, e parte é dissipada na forma de fluorescência que, em síntese, é a re-emissão de fótons em um comprimento de onda maior do que incidiu na folha (TAIZ & ZEIGER, 2013).

Variáveis importantes na caracterização da fluorescência são a fluorescência máxima potencial (F_m), a fluorescência mínima (F_0), a fluorescência no estado estacionário (F_s), e a fluorescência máxima efetiva (F'_m). As determinações de fluorescência da clorofila a podem ser realizadas simultaneamente as determinações de trocas gasosas, visto que os analisadores de gases a infravermelho permitem o acoplamento do aparato de fluorescência, como é o caso do LiCor 6400 XT (LiCor 6400 XT, Lincoln, EUA). De tal modo, a magnitude da fluorescência pode ser estipulada submetendo a folha intacta, previamente adaptada ao escuro, a um dado comprimento de onda e medindo a quantidade de luz re-emitida num comprimento de onda maior (CAMPOSTRINI, 2001).

A partir das variáveis medidas diretamente pelo equipamento de análise de fluorescência, diversos parâmetros podem ser matematicamente estimados, representando diferentes significados no contexto das respostas fotoquímicas, conforme descrito na tabela 1.

Tabela 1 - Parâmetros matematicamente estimados de fluorescência da clorofila *a*.

| Parâmetro | Equação | Significado prático | Referência |
|---------------|------------------------------|--|---------------------------------|
| F_v/F_0 | F_v/F_0 | Atividade potencial do PSII | Schindler e Lichtenthaler, 1996 |
| F'_v/F'_m | $(F'_m - F'_0)/F'_m$ | Eficiência fotoquímica efetiva | Demmig-Adams et al., 1996 |
| qP | $(F'_m - F_s)/(F'_m - F'_0)$ | Coeficiente de dissipação fotoquímica | Schreiber et al., 1994 |
| qN | $1 - qP$ | Coeficiente de dissipação não-fotoquímica | Osmond, 1994 |
| NPQ | $(F_m/F'_m) - 1$ | Coeficiente de dissipação por calor | Björkman & Demmig-Adams, 1994 |
| Φ_{PSII} | $(F'_m - F_s)/F'_m$ | Rendimento quântico real do PSII | Genty et al., 1989 |
| F_0/F'_m | $(F'_v/F'_m)qN$ | Energia convertida em processos não-fotoquímicos | Demmig-Adams et al., 1996 |

Fonte: Autora, 2020.

Alterações nesses parâmetros são úteis para inferir a ocorrência de fotoinibição, seja dinâmica ou crônica (DIAS & MARENCO, 2006). A fotoinibição é um estado de estresse fisiológico que ocorre em todos os organismos fotossintetizantes que liberam oxigênio quando expostos à luz, que pode ser exacerbada via redução da capacidade fotossintética induzida por estresses ambientais (ARAÚJO & DEMICINIS, 2009).

A técnica de fluorescência da clorofila *a* tem sido muito utilizada não só para o entendimento da regulação da fotossíntese, pois acessa inúmeras respostas fotoquímicas com rapidez e precisão (CAMPOSTRINI, 2011); mas também como ferramenta para seleção de genótipos tolerantes a diversos tipos de estresse, tais como: baixa temperatura (PRADHAN et al., 2019), alta temperatura (NEVES et al., 2019), alagamento (WU et al., 2018), salinidade (KHATRI & RATHORE, 2019),

poluição ambiental (CHEN et al., 2019), deficiência nutricional (WU et al., 2019), doença (NIEVA et al., 2019), e déficit hídrico (OLIVEIRA et al., 2018).

1.2.5 Curva A-C_i

Segundo De Pury e Farquhar (1997), a fotossíntese é um processo dependente de fatores como a temperatura, a concentração de CO₂ no sítio de carboxilação, da luminosidade e de características bioquímicas da folha. E para a carboxilação, além dos fatores supracitados, existem três limitações importantes: I) concentração, atividade e cinética da rubisco; II) taxa de regeneração da RuBP; e III) e, disponibilidade de triose fosfato (FARQUHAR et al.; 1980; SHARKEY, 1985).

O modelo de Farquhar von Caemmerer e Berry (FvCB) (FARQUHAR et al., 1980) provê estimativas de parâmetros significativos, observados na tabela 2, que servem como indicadores de comportamento fisiológico e bioquímico da fotossíntese, tais como: velocidade máxima de carboxilação da rubilose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase, taxa máxima de transporte de elétrons utilizados na regeneração da RuBP, uso de triose fosfato, respiração no escuro, condutância mesofílica; cujas estimativas são calculadas utilizando-se dados da curva A-C_i, assim como dados de características da cinética da rubisco.

Tabela 2 - Parâmetros calculados a partir de dados de curva A-C_i.

| Parâmetro | Equação | Significado prático | Referência |
|------------|--|---|----------------------|
| V_{cmax} | $V_c(C/(C+K_C(1+O/K_O)) \cdot (R/(R+K'_r)))$ | Velocidade máxima de carboxilação da rubisco | Farquhar et al. 1980 |
| J_{max} | $V_{cmax}(C/(C+K_C(1+O/K)))$ | Taxa máxima de elétrons utilizados na regeneração da RuBP | Farquhar et al. 1980 |
| R_d | $V_{cmax}(C \cdot \Gamma / (C+K_C(1+O/K_O)) - A_n$ | Respiração no escuro | Farquhar et al. 1980 |
| ETR_A | $1/3(ETR+8(A_n+R_d))$ | Fluxo de elétrons voltado para assimilação de CO ₂ | Galmés et al., 2007 |
| ETR_P | $2/3(ETR-4(A_n+R_d))$ | Fluxo de elétrons voltado para fotorrespiração | Galmés et al., 2007 |
| C_C | $(ETR_A/ETR_P)(O/K_S)$ | Concentração de CO ₂ cloroplastídico | Ennahli & Earl, 2005 |

| | | | |
|-------|-----------------|------------------------|---------------------|
| g_m | $A_n/(C_i-C_c)$ | Condutância mesofílica | Flexas et al., 2008 |
| TPU | $(A_n-R_d)/3$ | Uso de triose fosfato | von Caemmerer, 2000 |

Fonte: Autora, 2020.

Esses parâmetros são determinados a partir da curva de resposta da taxa de assimilação líquida de CO₂ em função de diferentes concentrações de CO₂ intercelular. Segundo Daneluzzi (2018), os equipamentos disponíveis no mercado são sistemas abertos, portáteis, de fácil uso e permitem um alto grau de controle do ambiente foliar, incluindo concentração de CO₂, luz, umidade e temperatura, como é o caso do analisador de gases a infravermelho LiCor 6400 XT. Uma folha intacta conectada à planta é alocada em uma câmara hermética por onde passa ar com concentrações conhecidas de CO₂ e H₂O e vazão constante. A parcela de CO₂ e H₂O produzidos ou consumidos na câmara é medida como diferenças na absorvância nos analisadores por infravermelho, e assim o equipamento fornece simultaneamente medidas de assimilação de CO₂, entre outras variáveis (LiCor 6400 XT, Lincoln, EUA).

Ethier e Livingston (2004), além dos dados de A e C_i , utilizam dados de radiação fotossinteticamente ativa e de temperatura foliar para obter maior precisão quanto à cinética da rubisco. Duursma (2015), por sua vez, desenvolveu um pacote de linguagem de programação que é capaz de utilizar os dados da curva $A-C_i$ para determinar vários parâmetros bioquímicos da fotossíntese considerando peculiaridades experimentais. Stiziano et al. (2017) conseguiu reduzir em cinco vezes o tempo de realização da curva a partir do ajustamento da inflexão gerada entre a curva “tradicional” e a curva “rápida”. Bellasio et al. (2016) desenvolveram uma modelagem para curva $A-C_i$ que permite a estimativa de muito mais parâmetros para plantas C4.

Como é possível observar, atualmente existem diversas formas de abordagem da curva $A-C_i$ para calcular os parâmetros do modelo FvCB. O amplo uso da curva $A-C_i$ como ferramenta para levantar informações fisiológicas e bioquímicas de plantas dentre os mais diferentes tratamentos se deve ao método ser fácil, rápido, não-destrutivo, e barato, uma vez que o equipamento de análise já tenha sido adquirido (Sharkey, 2016).

REFERÊNCIAS

- ABRAPALMA - ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE PALMA DE ÓLEO. **Déficit hídrico e impacto na produção de óleo de palma**. Nota técnica, 001/2016.
- ARAÚJO, S.A.C.; DEMINICIS, B.B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 7, p. 463-472, 2009.
- BAYONA-RODRIGUEZ, C. J.; ROMERO, H. M. Physiological and agronomic behavior of commercial cultivars of oil palm (*Elaeis guineensis*) and OxG hybrids (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) at rainy and dry seasons. **Australian Journal of Crop Science**, v.13, n.03, p. 424-432, 2019
- BELLASIO, C.; QUIRK, J.; BEERLING, D.J. Stomatal and non-stomatal limitations in savanna trees and C4 grasses grown at low, ambient and high atmospheric CO₂. **Plant Science**, v. 274, p.181–192, 2018.
- BJÖRKMAN, O.; DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: SCHULZE, E.D., CALDWELL, M.M. (eds). **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin: Springer, v.100, p.17-47, 1994.
- CAEMMERER S. Biochemical Models of Leaf Photosynthesis, 2000. **Techniques in Plant Sciences** No. 2. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia.
- CAI, W.; BORLACE, S.; LENGAINNE, M.; VAN RENSCH, P.; COLLINS, M.; VECCHI, G.; TIMMERMANN, A.; SANTOSO, A.; MCPHADEN, M.J.; WU, L.; ENGLAND, M.H.; WANG, G.; GUILYARDI, E.; JIN, F. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. **Nature Climate Change**, v. 4, p. 111–116, 2014.
- CAMPOSTRINI E. Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas. UFNF, 2001. In: Rio de Janeiro. Acesso em 09 de outubro de 2019.
- CHEN, X.C.; HUANG, L.; CHANG, T.H.A.; ONG, B.L.; ONG, S.L.; HU, J. Plant traits for phytoremediation in the tropics. **Engineering**, v. 5, p. 841-848, 2019.
- CORLEY, J.H.; TINKER, P.B.H. **The Oil Palm**, 5ª Edição, 2015. John Wiley & Sons.
- CORLEY, R.H.V.; RAO, V.; PRAIWAN, T. Breeding for drought tolerance in oil palm. **Journal of Oil Palm Research**, v. 30, n. 1, p. 26-35, 2018.
- DANELUZZI, G.S.; CAPELIN, D.; OLIVEIRA, R.F.; SILVA, F.B.; SILVA, A.M.; MACEDO, F.C.O.; SILVA, A.R.; QUEIROZ, M.V.; BROETTO, F. Curva fotossintética de resposta ao CO₂ (curva A-C_i): Considerações teóricas e passo a passo para execução. In: O estresse das plantas cultivadas & Protocolos de análise, FEPAF, p.103-110, 2018.

DE PURY, D.G.G.; FARQUHAR, G.D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big leaf models. **Plant Cell Environmental**, v. 20, p. 537-557, 1997.

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

DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Photoinhibition of photosynthesis in *Mimosa pudica* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica**, v. 44, p. 235-240, 2006.

DUURSMA, R.A. Plantecophys - An R Package for Analysing and Modelling Leaf Gas Exchange Data. **PLoS ONE**, v. 10, n. 11, 2015.

ENNAHLI, S.; EARL, H.J. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. **Crop Science**, v. 45, p. 2374–2382, 2005.

ETHIER, G.J.; LIVINGSTON, N.J. On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar–von Caemmerer–Berry leaf photosynthesis model. **Plant, Cell and Environment**, v. 27, p. 137-153, 2004.

FAOSTAT. Área colhida, rendimento e produção de palma de óleo e óleo de palma em 2016. Disponível em: <<http://faostat.fao.org/>>. Acesso em: 02 de outubro de 2019.

FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Plants**, v. 149, p.78-90, 1980.

FEROLDI, M.; CREMONEZ, P.A.; ESTEVAM, A. Dende: palm crops to biodiesel production. **Revista Monografias Ambientais**, v.13, n.5, p.3800-3808, 2014.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M. DIAZ-ESPEJO, A.; GALMÉS, J.; MEDRANO, H. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.31, p. 602–621, 2008.

FONSECA, L.C.N.; ARAÚJO, A.C.; MANZI, A.O.; CARVALHO, C.J.R.; OLIVEIRA, L.R. Fluxos de CO₂ em plantio de palma de óleo no leste da Amazônia. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 33, n. 1, p. 181-192, 2018.

FOYER, C.H., NEUKERMANS, J., QUEVAL, G., NOCTOR, G., HARBINSON, J. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 1637–1661, 2012.

GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. **New phytologist**, doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02087.x, 2007.

GENTY, B., BRIANTAIS.; J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochim. Biophys. Acta**, v. 990, p. 87–92, 1989.

GIMENO, T.E.; SAAVEDRA, N.; OGÉE, J.; MEDLYN, B.E.; WINGATE, L. A novel optimisation approach incorporating non-stomatal limitations predicted stomatal behaviour on species from six plant functional types. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 5, p. 1639–1651, 2019.

HOPPER, D.W.; GHAN, R.; CRAMER, G.R. A rapid dehydration leaf assay reveals stomatal response differences in grapevine genotypes. **Horticulture Research**, (1,2), 2014.

IBGE. Anuário estatístico do Brasil: 2016.

JAZAYERI, S.M.; RIVERA, Y.D.; CAMPEROS-REYES, J.E.; ROMERO, H.M. Physiological effects of water deficit on two oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genotypes. **Agronomía Colombiana**, v. 33, n. 2, p. 164-173, 2015.

JIAO, L.; WANG, L.; ZHOU, Q.; HUANG, X. Stomatal and non-stomatal factors regulated the photosynthesis of soybean seedlings in the present of exogenous bisphenol A. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 145, p. 150–160, 2017.

KHATRI, K.; RATHORES, M.S. Photosystem photochemistry, prompt and delayed fluorescence, photosynthetic responses and electron flow in tobacco under drought and salt stress. **Photosynthetica**, v. 57, n. 1, p. 61-74, 2019.

LAWRENCE, E.H.; STINZIANO, J.R.; HANSON, D.T. Using the rapid A-Ci response (RACiR) in the Li-Cor 6400 to measure developmental gradients of photosynthetic capacity in poplar. **Plant, Cell and Environment**, v. 42, n.2, p. 740-750, 2019.

LIU, X.; MA, D.; ZHANG, Z.; WANG, S.; DU, S.; DENG, X.; YIN, L. **Environmental and Experimental Botany**, v. 165, p. 174-184, 2019.

LOH, S.K.; LAI, M.E.; NHATIMAN, M. Vegetative growth enhancement of organic fertilizer from anaerobically-treated palm oil mill effluent (POME) supplemented with chicken manure in food-energy-water nexus challenge. **Food and Bioproducts Processing**, v. 117, p. 95-104, 2019.

LUNSIN, R. Effect of oil palm meal on nutrient utilization and milk production in lactating dairy cows fed with urea-treated rice straw. **Agriculture and Natural Resources**, v. 52, n. 3, p. 285-289, 2018.

MAPA – Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, **Diagnóstico da produção sustentável da palma de óleo**. 2018.

MBA, O.I.; DUMONT, M.J.; NGADI, M. Palm oil: Processing, characterization and utilization in the food industry – A review. **Food Bioscience**, v. 10, p. 26-41, 2015.

MÉNDEZ, Y.D.R.; CHACÓN, L.M.; BAYONA, C.J.; ROMERO, H.M. Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis*

guineensis Jacq.) to water déficit. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 24, n. 4, p. 273-280, 2012.

MONTEIRO, K.F.G.; HOMMA, A.K.O. Diferentes sistemas de produção com palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.) e a participação do brasil no cenário internacional. **Observatorio de la Economía Latinoamericana**, v. 200, p. 1-17, 2014.

MÜLLER, A. A.; ANDRADE, E. B. D. Aspectos gerais sobre a fenologia da cultura da palma de óleo **Aspectos gerais sobre a fenologia da cultura da palma de óleo**. Embrapa Amazônia Oriental (CPATU), p.83-92, 2010.

NEVES, L.H.; SANTOS, R.I.N.; TEIXEIRA, G.I.S.; DE ARAÚJO, D.G.; SILVESTRE, W.V.D.; PINHEIRO, H.A. Leaf gas Exchange, photochemical responses and oxidative damages in assai (*Euterpe oleracea* Mart.) seedling subjected to high temperature stress. **Sciencia Horticulturae**, v. 257, 2019.

NIEVA, A.S.; VILAS, J.M.; GÁRRIZ, A.; MAIALE, S.J.; MENÉNDEZ, A.B.; ERBAN, A.; KOPKA, J.; RUIZ, O.A. The fungal endophyte *Fusarium solani* provokes differential effects on the fitness of two *Lotus* species. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 144, p. 100-109, 2019.

Oil World. Hamburg, Germany, 2017.

OLIVEIRA, H.O.; CASTRO, G.L.S.; CORREA, L.O.; SILVESTRE, W.V.D.; NASCIMENTO, S.V.; VALADARES, R.B.S.; OLIVEIRA, G.C.; SANTOS, R.I.N.; FESTUCCI-BUSELLI, R.A.; PINHEIRO, H.A. P. Coupling physiological analysis with proteomic profile to understand the photosynthetic responses of Young *Euterpe oleracea* palms to drought. **Photosynthesis Research**, v.140, n. 2, p. 189-205, 2019.

OSMOND, C.B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. En: Baker NR & JR Bowyer (eds) **Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field**, p. 1-24. BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, United Kingdom, 1994.

PATERSON, R.R.M.; LIMA, N. Climate change affecting oil palm agronomy, and oil palm cultivation increasing climate change, require amelioration. **Ecology and Evolution**, v. 8, p. 452–461, 2018.

PERDOMO, J.A.; CAPÓ-BAUÇÀ, S.; CARMO-SILVA, E.; GALMÉS, J. Rubisco and rubisco activase play an important role in the biochemical limitations of photosynthesis in rice, wheat, and maize under high temperature and water deficit. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, a. 490, 2017.

PILON, C.; SNIDER, J.L.; SOBOLEV, V.; CHASTAIN, D.R.; SORENSEN, R.B.; MEEKS, C.D.; MASSA, A.N.; WALK, T.; SINGH, B.; EARL, H.J. Assessing stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation under progressive drought in peanut (*Arachis hypogaea* L.). **Journal of Plant Physiology**, v. 231, p. 124–134, 2018.

PRADHAN, S.; GOSWAMI, A.K.; SINGH, S.K.; PRAKASH, J.; GOSWAMI, S.; CHINNUSAMY, V.; TALUKDAR, A.; MAURYA, N.K. Low temperature stress induced

physiological and biochemical alterations in papaya genotypes. **South African Journal of Botany**, v. 123, p. 133-141, 2019.

RAMALHO FILHO, A. **Zoneamento agroecológico, produção e manejo da cultura de palma de óleo na Amazônia** / editores: Ramalho Filho et al. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2010. 216 p.

RAZA, A.; RAZZAQ, A.; MEHMOOD, S.S.; ZOU, X.; ZHANG, X.; LV, Y.; XU, J. Impact of Climate Change on Crops Adaptation and Strategies to Tackle Its Outcome: A Review. **Plants**, v. 8, n. 2, p. 1-29, 2019.

RIOS, S.A.; CUNHA, R.N.V.; BARCELOS, E. **Recursos genéticos da palma de óleo (*Elaeis guineensis*) e caiaué (*Elaeis oleífera* (H.B.K.) Cortés)**. Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, Documentos 96, 39p., 2012.

SARABI, B.; FRESNEAU, C.; GHADERI, N.; BOLANDNAZAR, S.; STREB, P.; BADECK, F.W.; CITERNE, S.; TANGAMA, M.; DAVID, A.; GHASHGHAIE, J. Stomatal and non-stomatal limitations are responsible in down-regulation of photosynthesis in melon plants grown under the saline condition: Application of carbon isotope discrimination as a reliable proxy. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 141, p. 1–19, 2019.

SCHINDLER, C. and H. K. LICHTENTHALER: Photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field grown maple trees in the course of a sunny and a cloudy day. **Journal of Plant Physiology**, 148, in press, 1996.

SCHREIBER, U., BILGER, W., NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: SCHULZE, E.D., CALDWELL, M.M. (eds). **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin : Springer, v.100, p.49-70, 1994.

SEDAP – Secretaria de Desenvolvimento Agropecuário e da Pesca. **Panorama Agrícola do Pará 2010/2017**.

SHARKEY, T.D. O₂-insensitive photosynthesis in C₃ plants. Its occurrence and a possible explanation. **Plant Physiology**, v.78, p. 71–75, 1985.

SHARKEY, T.D. What gas exchange data can tell us about photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 39, n. 6, p. 1161–1163, 2016

SILVA, P.A.; COSME, V.S.; RODRIGUES, K.C.B.; DETMANN, K.S.C.; LEÃO, F.M.; CUNHA, R.L.; BUSELLI, R.A.F.; DAMATTA, F.M.; PINHEIRO, H.A. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 58, p. 1-12, 2017.

SILVA, P.A.; OLIVEIRA, I.V.; RODRIGUES, K.C.B.; COSME, V.S.; BASTOS, A.J.R.; DETMANN, K.S.C.; CUNHA, R.L.; BUSELLI, R.A.F.; DAMATTA, F.M.; PINHEIRO, H.A. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees**, v. 30, n. 1, p. 203–214, 2016.

SILVA, P.E.; SANTOS E SILVA, C.M.; SPYRIDES, M.H.C.; ANDRADE, L.M.B. Analysis of Climate Extreme Indices in the Northeast Brazil and the Brazilian Amazon in the Period from 1980 to 2013. **Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ**, v. 42-2, p. 137-148, 2019.

SILVEIRA, J.A.G., CARVALHO, F.E.L. Proteomics, photosynthesis and salt resistance in crops: An integrative view. **Journal of Proteomics**, v. 143, p. 24–35, 2016.b

STINZIANO, J.R.; MORGAN, P.B.; LYNCH, D.J.; SAATHOFF, A.J.; MCDERMITT, D.K.; HANSON, D.T. The rapid A–Ci response: photosynthesis in the proteomic era. **Plant, Cell and Environment**, v. 40, p. 1256–1262, 2017.

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; KANTHA, D.L.; KUMAR, M.K. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water déficit. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 549-556, 2012.

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; RAMACHANDRUDU, K.; MATHUR, R.K. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 430-436, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5.ed. Porto Alegre:Artemed, 954p.,2013.

VALENCIA-BOTERO, M.J.; RINCÓN-PÉREZ, L.E.; ALZATE, C.A.C. Efecto del cambio em el uso de la tierra devenido del cultivo de palma aceitera para producción de biodiesel em Colombia. **Ingeniería y Universidad**, v. 18, n.1, p. 91-102, 2014.

VIANA, J.L.; ZOLIN, C.A.; SILVA, V.Q.R.; SOUZA, A.P. Respostas fisiológicas e produtivas da palma de óleo irrigada em fase inicial de desenvolvimento. **Irriga**, n. 24, v. 2, p. 405-423, 2019.

VIÉGAS, I. de J. M.; MÜLLER, A. A. **A cultura do dendezeiro na Amazônia brasileira**. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental; Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 374 p., 2000.

WANG, X.; DU, T.; HUANG, J.; PENG, S.; XIONG, D. Leaf hydraulic vulnerability triggers the decline in stomatal and mesophyll conductance during drought in rice (*Oriza sativa*). **Journal of Experimental Botany**, v. 69, n. 16, p. 4033-4045, 2018.

WU, X.; TANG, Y.; LI, C.; MCHUGH, A.D.; LI, Z.; WU, C. Individual and combined effects of soil waterlogging and compaction on physiological characteristics of wheat in southwestern China. **Fields Crops Research**, v. 215, p. 163-172, 2018.

WU, Y.; LI, Q.; JIN, R.; CHEN, W.; LIU, X.; KONG, F.; KE, Y.; SHI, H.; YUAN, J. Effect of low-nitrogen stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of maize cultivars with different low-nitrogen tolerances. **Journal of Integrative Agriculture**, n. 6, v. 18, p. 1246-1256, 2019.

YEHOUESSI, L.W.; NODICHAO, L.; ADOUKONOU-SAGBADJA, H.; AHANHANZO, C. Genotypic variability in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) towards drought

damages in Benin (West Africa). **International Journal of Biological and Chemical Sciences**, v. 13, n. 3, p. 1737-1746, 2019.

YONO, D.; PURWANTI, E.; A SAHARA, A.; NUGROHO, Y.A.; TANJUNG, Z.A.; ADITAMA, R.; DEWI, C.; SIHOTANG, A.E.; UTOMO, C.; LIWANG, T. Physiology and genotyping of adaptive and sensitive oil palm progenies under unwatered stress condition. **IOP Conference Series: Earth and Environmental Science**, v. 293, 2019.

2. LIMITAÇÕES ESTOMÁTICAS E NÃO ESTOMÁTICAS DA FOTOSSÍNTESE EM PLANTAS DE PALMA DE ÓLEO SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO

2.1 INTRODUÇÃO

Dentre os processos afetados pelo déficit hídrico, destaca-se a fotossíntese, pois é o que sofre mais influência e o que é mais rapidamente afetado. A redução da fotossíntese em plantas submetidas a seca pode ser de ordem difusiva ou bioquímica (BELLASIO et al., 2018; GIMENO et al., 2019). As limitações de ordem difusiva ou estomática são efeitos negativos na fotossíntese em função da baixa concentração de CO₂ próximo ao sítio de carboxilação provocado pela baixa concentração de CO₂ cloroplastídico ou baixa condutância mesofilica (WANG et al., 2018).

A limitação estomática é resultado da redução da abertura estomática regulada pelo aumento da concentração de ABA sintetizado na raiz em resposta a baixa disponibilidade hídrica do solo, e costuma ocorrer sob déficit hídrico brando a moderado, com retomada da fotossíntese ao normal após reidratação (TAIZ & ZEIGER, 2013). Por outro lado, fatores limitantes de ordem bioquímica geralmente ocorrem sob estresse hídrico severo. Neste caso, a limitação da fotossíntese está associada ao comprometimento da síntese das moléculas de NADPH e ATP, assim como comprometimento da regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP), à desregulação da atividade da rubisco, e às consequências do estresse oxidativo provocados pela seca prolongada (FOYER et al., 2012; SILVEIRA & CARVALHO, 2016).

Pesquisas com plantas de palma de óleo submetidas ao déficit hídrico evidenciam a redução na assimilação líquida de CO₂, na condutância estomática, na transpiração, no uso eficiente da água, assim como aumentos na concentração intercelular de CO₂ (SURESH et al., 2010; SURESH et al., 2012; JAZZAYERI et al., 2016; SILVA et al., 2016). Além disso, o estresse leva a alterações nas atividades de diferentes enzimas associadas ao metabolismo do carbono e sistema antioxidante, tais como rubilose1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), NAD⁺-malato desidrogenase, glicolato oxidase, superóxido dismutase, ascorbato peroxidase,

catalase e glutationa redutase, ADP-glicose pirofosforilase e sacarose-fosfato sintase (SILVA et al., 2016; SILVA et al. 2017).

Quando o déficit hídrico é muito intenso e/ou prolongado, a sensibilidade da palma de óleo também se manifesta por meio de alterações no comportamento morfológico, em geral causado pela redução da produção de fotoassimilados (CORLEY et al., 2018; VIANA et al.; 2019). Da Silva et al. (2017), ao compararem o comportamento morfológico dos híbridos BRS Manicoré (M) e BRS C 2501 (C) submetidos ao déficit hídrico, mostraram redução na área foliar total (M ~37%, C ~45%); na massa seca de pecíolo e bulbo (M ~54%, C ~44%); na massa seca de folhas flechas, folhas expandidas e raiz (M ~42%, C ~58%); aumento no comprimento de raiz (12%) e decréscimo no número de folhas flechas (11%) independentemente do híbrido. Portanto, o déficit hídrico é um importante fator abiótico de estresse que impacta negativamente a cultura da palma de óleo (JAZZAYERI et al., 2015; PATERSON & LIMA, 2017).

O aumento da temperatura nas últimas décadas antevê um aquecimento global acelerado, seguido de alterações climáticas e mudanças no comportamento pluviométrico, como intensidade, intervalo e quantidade (IPCC, 2013). Diante disso, prevê-se um efeito negativo nas lavouras, como a ocorrência de deficiência hídrica mais intensa. No estado do Pará, onde estão instalados grandes plantios de palma de óleo, já se observa a redução temporal e maior intensidade das chuvas, assim como o aumento da temperatura no período mais seco do ano, especialmente nos anos de ocorrência de fenômenos climáticos como *El Niño* (CAI et al., 2014; SILVA et al., 2019).

O fruto da palma de óleo dá origem ao óleo de palma e palmiste, cuja utilização está na indústria alimentícia, farmacêutica, cosmética e energética (ABRAPALMA, 2016). O Brasil é o nono maior produtor de óleo de palma no mundo, só no ano de 2016 apresentou produção igual a 395 mil t; do qual 92% foi produzido pelo estado do Pará (IBGE 2016, FAOSTAT, 2016). Por isso, é crucial identificar aspectos detalhistas do efeito do déficit hídrico na cultura sob condições ambientais regionais.

Diante do exposto, esta pesquisa foi desenvolvida para testar a hipótese que, em palma de óleo sob déficit hídrico, a regulação negativa da fotossíntese por

limitações estomáticas e difusivas ocorrem na fase inicial do estresse (déficit hídrico brando e moderado), enquanto as limitações não-estomáticas ao processo fotossintético são preponderantes sob déficit hídrico mais severo. Para isso, plantas de palma de óleo foram submetidas ao déficit hídrico progressivo com o objetivo de examinar os efeitos de diferentes severidades do estresse nos parâmetros de trocas gasosas, de fluorescência da clorofila *a* e parâmetros derivadas de curvas A-C_i.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Material vegetal e delineamento experimental

O trabalho foi desenvolvido no período de 07 de agosto a 01 de setembro de 2019. Mudanças de palma de óleo (*Elaeis guineensis*, Arecaeae, variedade Tenera), com quatro meses de idade, produzidas a partir de sementes em sacos de polietileno de 20 L, foram alocadas em casa de vegetação na Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém-PA (01° 27' 19" de latitude Sul e 48° 26' 19" longitude a Oeste de Greenwich) para aclimação por 60 dias. Em seguida, as mudas foram transferidas para vasos de 50 L (49 cm de altura x 59 cm de diâmetro), preenchidos com mistura de Latossolo amarelo distrófico e composto orgânico curtido (preparado a partir de poda de mangueiras da cidade de Belém-Pa, poda de grama do campo de futebol do Estádio Leonidas Castro em Belém-Pa, e esterco de ovino criado pelo grupo CPCOP-UFRA) na proporção de 3:1 v/v. A acidez foi corrigida a partir análise de solo (tabela 3) de acordo com Franzini & Silva (2012), utilizando-se 30g de Plantei Calcário Dolomítico (Plantei Garden Center Ltda ME, Salto Grande, São Paulo, Brasil) por vaso.

Tabela 3 - Análise química do solo utilizado no substrato.

| Profundidade (cm) | pH | | C _{org} | M.O. | P | V |
|----------------------|------------------|-----------|--------------------|-------------|---------------------|---------------|
| | H ₂ O | KCl | g.Kg ⁻¹ | | mg.dm ⁻³ | % |
| 20 | 4,5 | 4,4 | 10,4 | 18 | 135,4 | 27,17 |
| K | Ca | Mg | Al | H+Al | SB | T(CTC) |

| cmol. dm ⁻³ | | | | | | |
|------------------------|-----|-----|-----|------|------|-------|
| 0,09 | 1,8 | 1,8 | 1,6 | 9,89 | 3,69 | 13,58 |

Foram realizadas adubações de acordo com Franzini & Silva (2012) com 10 g de Yara Mila Palmae (13% (N), 11% (P), 21% (K); Yara Brasil S.A, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil), 2,5 g sulfato de magnésio (9% (Mg); 12% (S); AgroAdubo, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil) e 1g de boro + cálcio YaraVita® CaBtrac™(3,9% (N); 5,5% (Ca); 0,8% (B); Yara Brasil S.A, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil) por vaso a cada 30 dias, e adubação foliar quinzenal com 20g/L Plant Prod 20-20-20 + Micro (20% (N); 20% (P); 20%(K); 0,1% (Fe); 0,05% (Mn); 0,05% (Zn); (0,05% (Cu); 0,02% (B); 0,01% (Mo); Plant Products Co. Ltd. – Canadá). A irrigação foi realizada diariamente para manter o solo próximo da capacidade da capacidade de campo (Klar, 1966).

Quando as plantas completaram 18 meses, foram selecionadas as 10 plantas mais uniformes em termos de morfologia de copa. Essas plantas apresentaram, em média, $21 \pm 1,77$ folhas expandidas; $2,5 \pm 0,53$ folhas flechas; $2,3 \pm 0,14$ m de altura e $16,24 \pm 0,58$ cm de diâmetro de coleto. Essas plantas foram utilizadas para a instalação do experimento, sendo as mesmas distribuídas em dois tratamentos: Controle (IRR), cujas plantas foram irrigadas plenamente durante todo o experimento; e Déficit hídrico (DH), no qual a irrigação foi completamente suspensa e o déficit hídrico se desenvolveu com o esgotamento da água do solo. O experimento foi instalado em delineamento inteiramente casualizado, com cinco repetições por tratamento. Uma planta por vaso foi considerada repetição experimental.

As avaliações foram realizadas no momento da diferenciação dos tratamentos (Dia 0) e após sete e 21 dias da diferenciação da irrigação, representando duas condições de estresse caracterizadas por um potencial hídrico foliar na antemanhã de aproximadamente -1,5 MPa (dia 7) e -2,5 MPa (dia 21). As avaliações de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e curvas *A-C_i* foram realizadas entre 8:00 e 10:30 h, de acordo com a curva diurna realizada previamente ao experimento, em folíolo do terço médio da 3ª folha expandida a partir do ápice. Durante as determinações fisiológicas, a temperatura média do ar e umidade relativa do ar no interior da casa de vegetação foram respectivamente 32 ± 1 °C e $67 \pm 6\%$. A média

de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e o déficit de pressão de vapor foram respectivamente de 671,14 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 2,73 kPa.

2.2.2 Status h\u00eddrico da planta

O status h\u00eddrico da planta foi determinado por meio de medi\u00e7\u00f5es de potencial h\u00eddrico foliar na antemanh\u00e3 (Ψ_{am}), entre 4:00 e 4:30 h, em fol\u00edolo do ter\u00e7o m\u00e9dio da 4^a folha expandida a partir do \u00e1pice, utilizando-se uma bomba de press\u00e3o tipo Scholander (m670, Pms Instrument Co., Albany, EUA) (Pinheiro et al. 2008).

2.2.3 Trocas gasosas

A taxa de assimila\u00e7\u00e3o l\u00edquida do CO_2 (A), a condut\u00e2ncia estom\u00e1tica ao vapor d'\u00e1gua (g_s), a transpira\u00e7\u00e3o (E) e a concentra\u00e7\u00e3o intercelular de CO_2 (C_i) foram determinadas por meio de um analisador port\u00e1til de gases a infravermelho (LiCor 6400 XT, Lincoln, EUA) sob concentra\u00e7\u00e3o de CO_2 de 400 μmol e PAR de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A efici\u00eancia instant\u00e2nea do uso da \u00e1gua (WUE) foi calculada pela raz\u00e3o entre A e E , e a efici\u00eancia de carboxila\u00e7\u00e3o (A/C_i) foi calculada pela raz\u00e3o entre A e C_i .

2.2.4 Fluoresc\u00eancia da clorofila *a*

As vari\u00e1veis de fluoresc\u00eancia da clorofila *a* foram avaliadas por meio de um fluor\u00f4metro acoplado \u00e0 c\u00e2mara do analisador de gases a infravermelho. Os fol\u00edolos do ter\u00e7o m\u00e9dio da terceira folha expandida foram adaptados ao escuro por 30 min (F_0). A satura\u00e7\u00e3o de pulso de luz branca de 6,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foi aplicada por 1 s para assegurar a emiss\u00e3o de fluoresc\u00eancia m\u00e1xima (F_m). As amostras foram ent\u00e3o iluminadas durante 480s com uma luz act\u00ednica cont\u00ednua de 900 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para se obter um rendimento de fluoresc\u00eancia no estado estacion\u00e1rio (F_s). Subsequentemente, pulsos saturantes de luz branca foram aplicados para atingir a m\u00e1xima fluoresc\u00eancia (F'_m). Em seguida, a luz act\u00ednica foi desligada e a radia\u00e7\u00e3o vermelha distante foi ligada para medir F_0 adaptada a luz (F'_0). A partir dos resultados, as demais vari\u00e1veis de fluoresc\u00eancia da clorofila *a* de interesse dessa pesquisa foram calculadas conforme tabela 4.

Tabela 4 - Tabela resumo de equações de parâmetros da fluorescência da clorofila *a*.

| Parâmetro | Equação | Significado prático | Referência |
|---------------|------------------------------|--|---------------------------------|
| F_v/F_0 | F_v/F_0 | Atividade potencial do PSII | Schindler e Lichtenthaler, 1996 |
| F'_v/F'_m | $(F'_m - F'_0)/F'_m$ | Eficiência fotoquímica efetiva | Demmig-Adams et al., 1996 |
| qP | $(F'_m - F_s)/(F'_m - F'_0)$ | Coeficiente de dissipação fotoquímica | Schreiber et al., 1994 |
| qN | $1 - qP$ | Coeficiente de dissipação não-fotoquímica | Osmond, 1994 |
| NPQ | $(F_m/F'_m) - 1$ | Coeficiente de dissipação por calor | Björkman & Demmig-Adams, 1994 |
| Φ_{PSII} | $(F'_m - F_s)/F'_m$ | Rendimento quântico real do PSII | Genty et al., 1989 |
| F_0/F'_m | $(F'_v/F'_m)qN$ | Energia convertida em processos não-fotoquímicos | Demmig-Adams et al., 1996 |

Fonte: Autora, 2020.

2.2.5 Curvas A-C_i

Foram realizadas utilizando-se um analisador de gases a infravermelho sob PAR de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O tempo de espera mínimo e máximo foram de 60 e 120 segundos/[CO₂] e as concentrações de CO₂ configuradas foram: 400, 300, 200, 150, 100, 50, 400, 500, 600, 700, 800, 900, 1000, 1100, 1200, 1500 e 1800 μmol . Sob estas mesmas concentrações, foram realizadas cinco curvas A-C_i com câmara vazia, das quais foi feita a média para verificar quaisquer vazamentos que possa ter ocorrido. Os dados obtidos foram subtraídos dos valores da taxa de assimilação líquida de CO₂ bruta (A_g), em seguida, foi gerado a taxa de assimilação líquida de CO₂ líquida (A_n).

Os parâmetros velocidade máxima de carboxilação da rubisco (V_{cmax}), taxa máxima de elétrons utilizados para a regeneração da RuBP (J_{max}), respiração no escuro (R_d) e fotorrespiração (R_p) foram obtidos por meio da metodologia adaptada de Ethier e Livingston (2004) e Medlyn et al.(2002), as quais utilizam os valores de A_n , C_i e PAR_{*i*} da curva A-C_{*i*}.

O fluxo de elétrons utilizado na assimilação de CO₂ (ETR_A) e na fotorrespiração (ETR_P) foram calculados conforme descrito por Galmés et al. (2007)

como sendo:

$$ETR_A = 1/3(ETR + 8(A_n + R_d))$$

$$ETR_P = 2/3(ETR - 4(A_n + R_d))$$

A concentração cloroplastídica de CO₂ (C_C) foi calculada por meio da equação de Ennahli e Earl (2005), como sendo $C_C = ETR_A/ETR_P \times O/K_S$, onde O é a concentração de oxigênio no cloroplasto (utiliza-se 0,21), e K_S é a especificidade de CO₂/O₂ da rubisco de acordo com a temperatura foliar.

A condutância mesofílica ao CO₂ (g_m) foi calculada conforme equação para C_C de Flexas et al. (2008) adaptada, como sendo:

$$g_m = A_n / (C_i - C_C)$$

O uso de triose fosfato (TPU) foi estimado a partir da equação de von Caemmerer (2000) adaptada, como sendo:

$$TPU = (A_n - R_d) / 3$$

Tabela 5 - Tabela resumo de equações de parâmetros vaiados da curva A-Ci.

| Parâmetro | Equação | Significado prático | Referência |
|-------------------|--|---|----------------------|
| V _{cmax} | $V_c(C/(C+K_C(1+O/K_O)) \cdot (R/(R+K'_r)))$ | Velocidade máxima de carboxilação da rubisco | Farquhar et al. 1980 |
| J _{max} | $V_{cmax}(C/(C+K_C(1+O/K)))$ | Taxa máxima de elétrons utilizados na regeneração da RuBP | Farquhar et al. 1980 |
| R _d | $V_{cmax}(C-\Gamma)/(C+K_C(1+O/K_O))-A_n$ | Respiração no escuro | Farquhar et al. 1980 |
| ETR _A | $1/3(ETR+8(A_n+R_d))$ | Fluxo de elétrons voltado para assimilação de CO ₂ | Galmés et al., 2007 |
| ETR _P | $2/3(ETR-4(A_n+R_d))$ | Fluxo de elétrons voltado para fotorrespiração | Galmés et al., 2007 |
| C _C | $(ETR_A/ETR_P)(O/K_S)$ | Concentração de CO ₂ cloroplastídico | Ennahli & Earl, 2005 |
| g _m | $A_n/(C_i-C_C)$ | Condutância mesofílica | Flexas et al., 2008 |
| TPU | $(A_n-R_d)/3$ | Uso de triose fosfato | von Caemmerer, 2000 |

Fonte: Autora, 2020.

2.2.6 Análise estatística

Os dados foram submetidos aos testes de normalidade e homogeneidade das variâncias pelos testes de Shapiro-Wilk e Barlett, respectivamente. Os dados referentes a ETR_A/ETR_P (dia 7), e C_i e F_d/F'_m (dia 21) precisaram ser transformados através da raiz quadrada para serem normalizados.

Após análise de variância, as comparações entre médias dos tratamentos foram realizadas pelo teste F ($p < 0,05$). Os procedimentos estatísticos foram realizados utilizando o software R (R Core Team, 2016).

2.3 RESULTADOS

Antes da diferenciação dos tratamentos (dia 0) não foram observadas diferenças entre as plantas selecionadas para o grupo controle e para o déficit hídrico em nenhuma das variáveis avaliadas (Figuras 1A,B,C,D,E; 2A,B,C,D,E,F; 3A,B,C,D,E; e 4A,B,C,D). Estes resultados são importantes para atestar a homogeneidade das plantas utilizadas no experimento, indicando que as diferenças observadas nessas variáveis nos dias 7 e 21 são, de fato, decorrentes do estresse que foi imposto.

2.3.1 Potencial hídrico e trocas gasosas

Após a diferenciação dos regimes hídricos, o Ψ_{am} nas plantas sob DH reduziu em média para -1,56 MPa no dia 7 e -2,44 MPa no dia 21 (Fig. 1A). A A , g_s e E e A/C_i foram reduzidas respectivamente em 85, 93, 95 e 85% no dia 7 e em 117, 100, 98, e 114% no dia 21 (Fig. 1B, D, E e G). A C_i aumentou em 56% no dia 7, e em 73% aos 21 dias (Fig. 1C), enquanto o WUE nas plantas estressadas aumentou em 184% no dia 7 e diminuiu em 647% no dia 21 (Fig. 1F).

2.3.2 Fluorescência da clorofila a

O déficit hídrico por sete dias não causou efeito no F_v/F_o , Φ_{PSII} , qP e qN , porém, induziu reduções significativas no F'_v/F'_m (24%) e F_s (36%) e aumentos no F_d/F'_m (83%) e NPQ em (148%) (Fig. 2). Quando o déficit hídrico se estendeu por 21 dias e o Ψ_{am} das plantas estressadas reduziu para -2,44 MPa, foram observadas reduções significativas no F_v/F_o (45%), F'_v/F'_m (27%), F_s (42%), Φ_{PSII} (74%) qP (60%) e qN (26%) e aumentos no F_d/F'_m (95%) e NPQ (138%) (Fig, 2).

Figura 1 - A. potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}), B. taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), C. concentração de CO_2 intercelular (C_i), D. condutância estomática (g_s), E. transpiração (E), F. eficiência instantânea do uso da água (WUE), G. eficiência de carboxilação (A/C_i) em plantas jovens de palma de óleo submetidas a plena irrigação (Controle) e déficit hídrico. Os tratamentos foram comparados antes da diferenciação dos regimes hídricos (Dia 0) e após sete e 21 dias da diferenciação dos tratamentos (Dia 7 e Dia 21, respectivamente). Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes denotam diferenças significativas entre médias dos diferentes tratamentos comparados em um mesmo tempo de avaliação (teste F, $p < 0,05$).

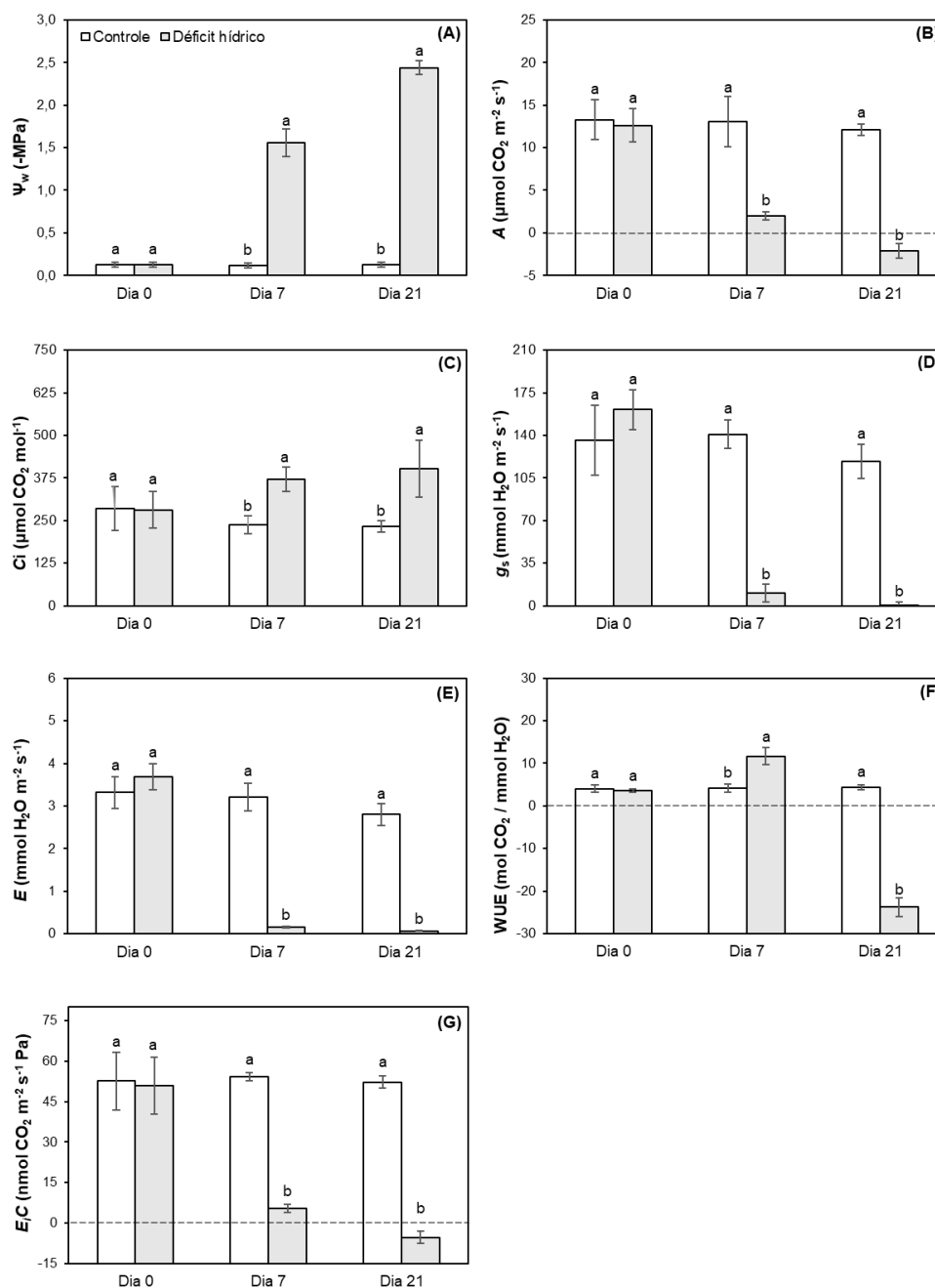
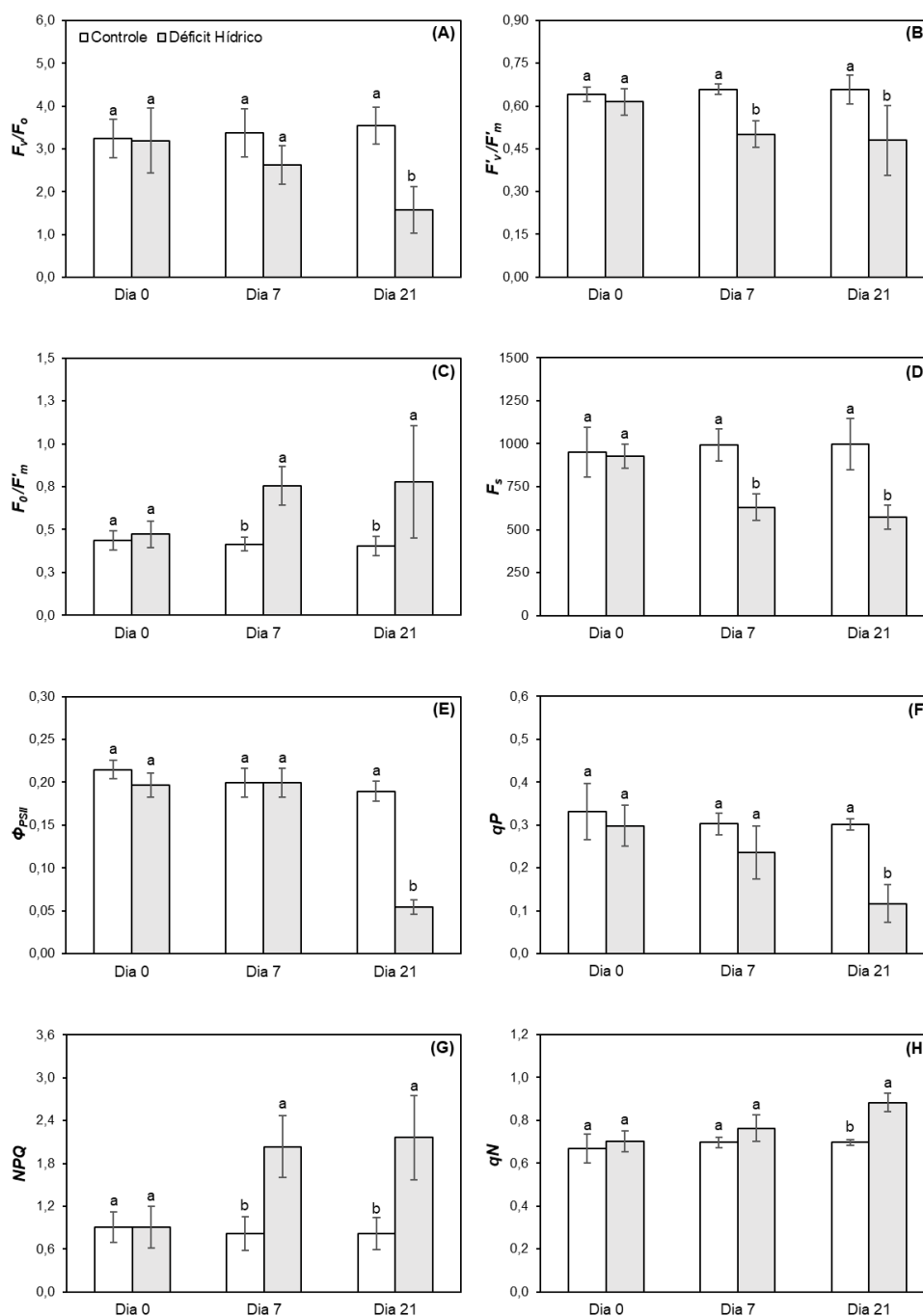


Figura 2. A. atividade potencial do fotossistema II (F_v/F_o), B. eficiência fotoquímica efetiva (F'_v/F'_m), C. Energia convertida em processos não-fotoquímicos (F_o/F'_m), D. fluorescência em estado estacionário (F_s), E. rendimento quântico real do fotossistema II (Φ_{PSII}), F. coeficiente de dissipação fotoquímica (qP), G. coeficiente de dissipação por calor (NPQ) e H. coeficiente de dissipação não-fotoquímica (qN) em plantas jovens de palma de óleo submetidas a plena irrigação (Controle) e déficit hídrico (Déficit Hídrico). Os tratamentos foram comparados antes da diferenciação dos regimes hídricos (Dia 0) e após sete e 21 dias da diferenciação dos tratamentos (Dia 7 e Dia 21, respectivamente). Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes denotam diferenças significativas entre médias dos diferentes tratamentos comparados em um mesmo tempo de avaliação (teste F, $p < 0,05$).



2.3.3 Parâmetros procedentes da curva A-C_i

Com exceção da R_p , que aumentou em 54%, e R_d , ETR_P e TPU , que não sofreram alterações, os demais parâmetros reduziram significativamente sob déficit hídrico moderado. Aos sete dias, foram observadas diminuições em V_{cmax} (54%), J_{max} (78%), g_m (84%), C_c (70%), J_{max}/V_{cmax} (57%), ETR_A (63%), e ETR_A/ETR_P (71%).

Aos 21 dias, sob déficit hídrico severo, todos os parâmetros tiveram seus valores reduzidos, com exceção de R_p e R_d que aumentaram em 44 e 200%, respectivamente. As reduções foram observadas em V_{cmax} (120%), J_{max} (100%), g_m (78%), C_c (87%), J_{max}/V_{cmax} (100%), ETR_A (91%), ETR_A/ETR_P (89%) e em TPU (78%).

Figura 3. A. velocidade máxima de carboxilação da rubisco (V_{cmax}), B. taxa máxima de elétrons utilizados para a regeneração da RuBP (J_{max}), C. concentração de CO_2 cloroplastídico (C_c), D. condutância mesofílica (g_m), E. relação entre velocidade máxima de carboxilação da rubisco e taxa máxima de transporte de elétrons (V_{cmax} / J_{max}) em plantas jovens de palma de óleo submetidas a plena irrigação (Controle) e déficit hídrico (Déficit Hídrico). Os tratamentos foram comparados antes da diferenciação dos regimes hídricos (Dia 0) e após sete e 21 dias da diferenciação dos tratamentos (Dia 7 e Dia 21, respectivamente). Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes denotam diferenças significativas entre médias dos diferentes tratamentos comparados em um mesmo tempo de avaliação (teste F, $p < 0,05$).

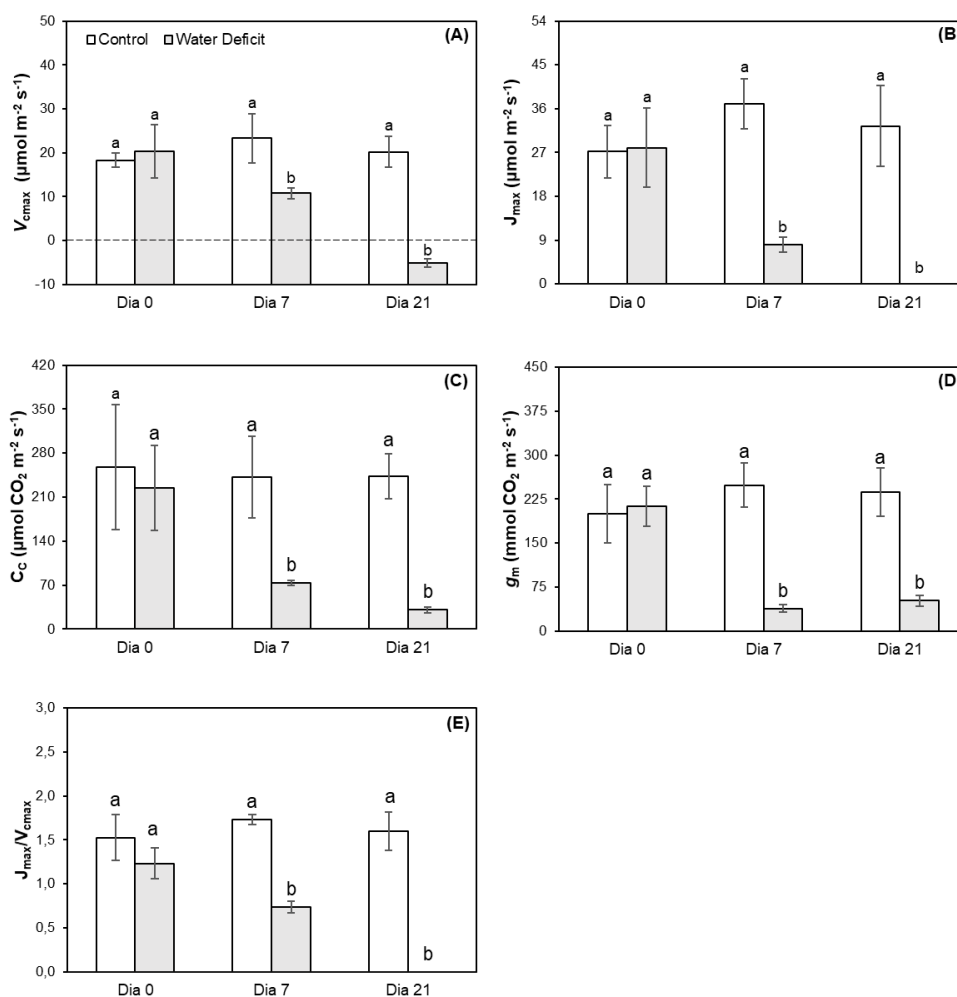
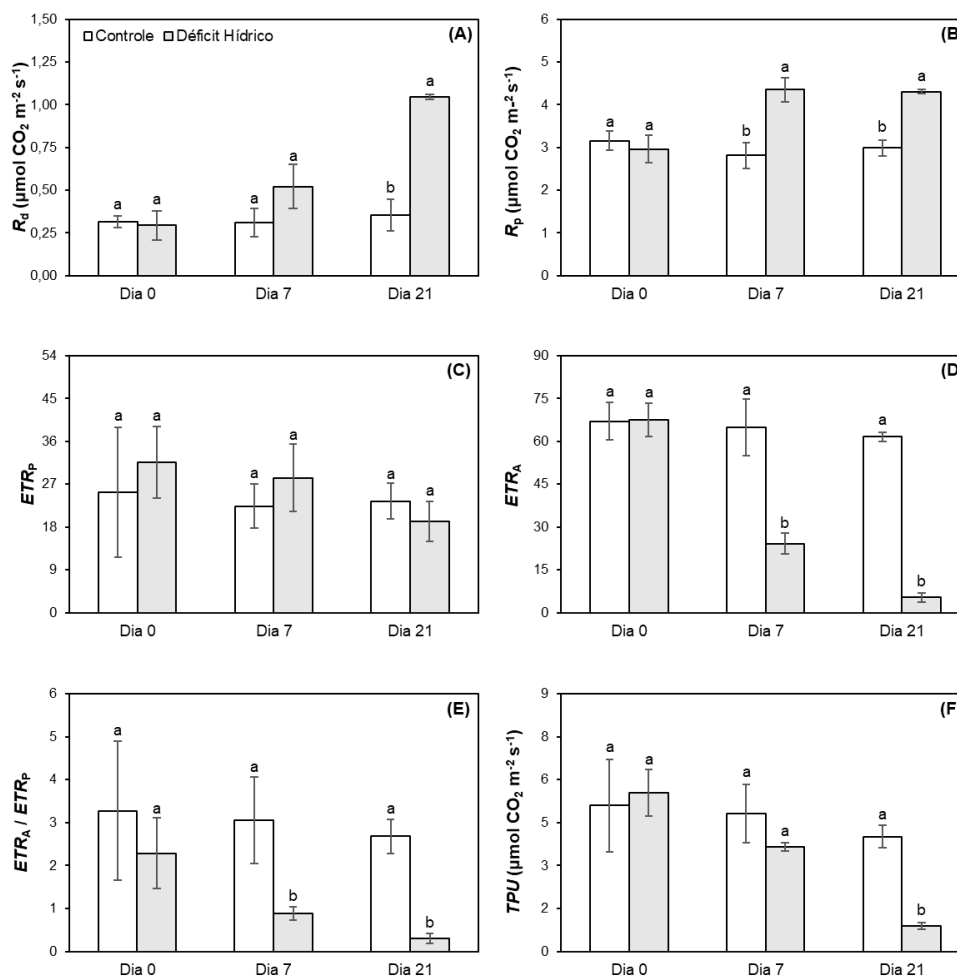


Figura 4. A. respiração no escuro (R_d), B. fotorrespiração (R_p), C. fluxo de elétron utilizado para fotorrespiração (ETR_p), D. fluxo de elétron utilizado para a assimilação de CO_2 (ETR_A), E. relação do fluxo de transporte de elétron entre assimilação de CO_2 e fotorrespiração (ETR_A/ETR_p), F. Uso de triose-fosfato (TPU) em plantas jovens de palma de óleo submetidas a plena irrigação (Controle) e déficit hídrico (Déficit Hídrico). Os tratamentos foram comparados antes da diferenciação dos regimes hídricos (Dia 0) e após sete e 21 dias da diferenciação dos tratamentos (Dia 7 e Dia 21, respectivamente). Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes denotam diferenças significativas entre médias dos diferentes tratamentos comparados em um mesmo tempo de avaliação (teste F, $p < 0,05$).



2.4 DISCUSSÃO

2.4.1 Limitações estomáticas relacionadas à diminuição de A

O déficit hídrico provocou redução na quantidade de água disponível para realização de trabalho nas células foliares das plantas avaliadas, observada através dos valores decrescentes do Ψ_{am} a partir da suspensão da irrigação. O estresse hídrico em plantas é provocado tanto por limitação hídrica no solo quanto por perda através da transpiração (RODRIGUES et al., 2019). Assim, como consequência para evitar perda de água por transpiração e para manter o conteúdo hídrico foliar, as plantas têm a abertura de seus estômatos reduzida em resposta ao déficit hídrico (TOMBESI et al, 2015). O fechamento estomático nas plantas estressadas foi regulado de maneira rápida e notável, sendo evidenciado por reduções significativas na E e g_s , ainda aos 7 dias de estresse. Essa súbita redução na transpiração e condutância estomática parece ser comum a palma de óleo, pois esse mesmo comportamento foi observado em cinco híbridos de Tenera submetidos ao estresse hídrico por Suresh et al. (2012).

As reduções observadas na E e g_s é comum em plantas submetidas ao déficit hídrico, isso porque estão estritamente relacionadas ao grau de abertura estomática (WANG et al., 2018; BIAN et al, 2019). Híbridos de palma de óleo sob déficit hídrico apresentaram o mesmo comportamento para essas variáveis, com tendência de decréscimo abrupto quando o potencial hídrico foliar reduziu para aproximadamente -1,5 MPa (SILVA et al., 2017).

Baixos valores de E e g_s resultam no aumento do WUE (LI et al., 2017). De fato, foi observado um aumento significativo no WUE no 7º dia de suspensão hídrica, apesar da A ter sofrido diminuição. Esse ligeiro aumento no WUE aponta que sob déficit hídrico de -1,56 Mpa, as plantas de palma de óleo apresentam capacidade de regular seu metabolismo a ponto de aproveitar a pouca água que tem disponível, como observado para as mudas do híbrido IRHO7010 sob deficiência hídrica (JAZAYERI et al., 2015). Zhou et al. (2015) sugerem que o aumento do WUE sob estresse moderado está associado ao ajustamento de pontos-chave do ciclo de Calvin, da cadeia transportadora de elétrons cloroplastídica, e da fotorrespiração; que permitem a prevenção da fotoinibição, a regulação da produção de espécies reativas de oxigênio e a manutenção do funcionamento do ciclo de Calvin.

Outro parâmetro vulnerável ao grau de fechamento dos estômatos é a C_i , a qual foi aumentada a intensificação do estresse. Os valores obtidos de C_i próximos à concentração de CO_2 atmosférico pode estar relacionado à difusão facilitada de CO_2 na fase gasosa entre a atmosfera e os espaços intercelulares (KALDENHOFF, 2012). Outra possível explicação para a manutenção dos valores de C_i pode estar relacionado ao baixo consumo de CO_2 paralelo ao aumento de processos fisiológicos que liberam CO_2 , como a redução da velocidade e eficiência de carboxilação e os aumentos na respiração fotorrespiração, respectivamente.

Quando concomitante com redução na E , g_s e C_i , o decréscimo na A pode estar associado à resistência ao influxo de CO_2 decorrente do fechamento estomático (FLEXAS et al., 2008). Contudo, o comportamento observado na C_i não permite inferir que a redução na A esteja associada à resistência estomática ao influxo de CO_2 .

Por outro lado, decréscimos na g_m e C_c apontam que a redução na A das plantas sob déficit hídrico moderado pode estar relacionada com fatores de ordem difusiva (PEGUERO-PINA et al., 2016; DEWAR et al., 2018). O inverso da g_m representa resistência à difusão do CO_2 desde espaço intercelular até o interior cloroplastídico, dessa forma, a parede celular, a membrana plasmática, e as membranas externa e interna do cloroplasto constituem barreiras físicas que limitam o influxo de CO_2 para próximo do sítio de carboxilação da rubisco, que está localizada no estroma (BERGHUIJS et al., 2016). Observou-se que C_c sofreu mais pelo déficit hídrico que C_i , resultados semelhantes aos obtidos por Pilon et al (2018) para a cultura do amendoim, indicando um certo grau de limitação difusiva. Desta forma, a C_c reduzida em função da baixa g_m pode provocar restrição na atividade de carboxilação da rubisco, regulando negativamente a A .

O comportamento observado para a relação F_v/F_o indica não ter havido danos foto-oxidativos nas plantas sob déficit moderado. No entanto, a energia luminosa que chega às antenas já se apresenta superior à energia empregada nos processos fotossintéticos, sendo essa superioridade evidenciada pelo aumento na dissipação de energia nas formas de calor e fluorescência juntamente com os valores de qP e Φ_{PSII} inalterados, neste caso, é possível que o mecanismo foto-protetor atuante seja o ciclo da xantofilas (BUCHNER et al., 2017).

Além disso, ainda sob déficit hídrico moderado, o breve decréscimo na F'_{ν}/F'_m em paralelo à diminuição de ETR_A denotam a redução da produção de NADPH e ATP. Tal redução pode estar relacionada à diminuição do consumo dessa molécula no ciclo de Calvin, fase bioquímica do processo fotossintético, observada pela redução em A .

2.4.2 Limitações não-estomáticas relacionadas à diminuição de A

O prolongamento da exposição das plantas de palma de óleo à seca provocou uma intensificação do estresse, culminando na redução do potencial hídrico aos 21 dias de déficit hídrico, alcançando -2,44 MPa, o que indica uma disponibilidade ainda menor de água para realizar trabalho em relação ao sétimo dia de estresse.

O decréscimo abrupto no WUE aos 21 dias de estresse aponta que as plantas sob déficit hídrico já não apresentam a mesma capacidade de ajustar seu metabolismo à baixa quantidade de água disponível (MEDRANO et al., 2015; BHATTACHARYA, 2019). Suresh et al. (2010) registraram o mesmo comportamento tendencial do WUE de mudas de dendezeiro sob seca, cujo atinge um patamar máximo e em seguida ocorre o decréscimo de maneira súbita. Isso pode indicar que o potencial hídrico igual a -2,44 MPa foi o limite crítico para a manutenção dos processos fisiológicos para a palma de óleo.

Nesse tempo de avaliação, os valores de E , g_s , g_m e C_c se mantiveram reduzidos na mesma proporção do dia 7. Contudo, o decréscimo em A foi mais acentuado, em torno de -120%, apontando supressão da atividade fotossintética. Silva et al. (2017) observaram redução da A a valores negativos quando o potencial hídrico foliar atingiu em torno de -2,75 Mpa em palma de óleo sob déficit hídrico.

Partindo da premissa que a A é o ganho líquido de CO_2 , quando este parâmetro apresenta valores abaixo de zero sob radiação fotossinteticamente ativa, pode ser inferido que está havendo a perda de CO_2 via fotorrespiração e/ou respiração (SAGE & KHOSHRAVESH, 2016), e pode estar relacionado à redução da atividade e concentração da rubisco, fotoinibição, taxa de transporte de elétrons e/ou redução da eficiência fotoquímica do PSII (FLEXAS & MENDRANO, 2002; LAWLOR & CORNIC, 2002).

Deveras, a redução observada em V_{cmax} sob saturação de CO_2 intercelular denota a anulação da função carboxilase da rubisco. Tal comportamento pode estar ligado a fatores como a baixa C_c , ao aumento da temperatura foliar, à taxa relativa de biossíntese e degradação, à regulação da rubisco ativase, e à disponibilidade da RuBP; individualmente ou de forma conjunta (SAGE & KHOSHRAVESH, 2016; POTTIER et al., 2018).

Com a V_{cmax} reduzida e a C_c baixa, o O_2 ganha na competição pelo sítio ativo da rubisco., que passa a realizar a função oxigenase e dá espaço para a fotorrespiração, um processo alternativo para a conversão de energia luminosa em reações químicas (TAIZ & ZEIGER, 2013). De fato, em paralelo ao decréscimo da A , observou-se uma acentuação na fotorrespiração.

Em primeira análise, a fotorrespiração pode ser benéfica para a manutenção do processo fotossintético, pois corrige a problemática originada pela oxigenação da rubisco, comum em espécies C3 (FENG et al., 2020). A alta taxa fotorrespiratória pode ser observada ainda na palma de óleo plenamente irrigada, a qual apresentou uma relação de aproximadamente 1e⁻ utilizado na fotorrespiração para cada 3e⁻ utilizados na assimilação líquida do CO_2 .

Sob déficit hídrico, a fotorrespiração ocorre de maneira mais dinâmica, porém, com a regulação negativa da A , a regeneração da RuBP é comprometida, interferindo desfavoravelmente no ciclo de Calvin. O comprometimento da regeneração da RuBP em palma de óleo submetida ao déficit hídrico pode ser verificado nos resultados obtidos para J_{max} , que reduziram em 100% quando o potencial hídrico foliar chegou em -2,44 Mpa.

Nesse mesmo tempo de avaliação foi observado um decréscimo acentuado no TPU , cujo está relacionado à baixa produção de triose-fosfato, possivelmente causada pelo desacoplamento do ciclo de Calvin originado pelo desvio do metabolismo do C. A baixa disponibilidade de fotoassimilados faz com que a planta passe a degradar reservas, como o amido, para suprir a demanda energética de manutenção do metabolismo. Esse comportamento na palma de óleo pode ser corroborado pelos resultados obtidos para R_d , que apresentou um demasiado aumento aos 21 dias. Bayona-Rodriguez et al. (2019) observaram a diminuição de açúcares reduzidos em diferentes magnitudes em estudo com 11 variedades de

palma de óleo submetidas ao déficit hídrico. Logo, o aumento em R_d em função da redução em TPU é uma hipótese consistente com resultados levantados na literatura.

No que refere à fase fotoquímica, o comportamento aos 21 dias foi completamente diferente do observado aos 7 dias. A desregulação envolvida na fase bioquímica da fotossíntese presumivelmente ocasionou o acúmulo de NADPH e ATP no estroma, conseqüentemente, indisponibilizando NADP e ADP para a recepção de elétrons da cadeia transportadora de elétrons, causando sua retroinibição e tornando-a saturada em elétrons, por conseguinte favorecendo a formação de espécies reativas de oxigênio (SILVEIRA & CARVALHO, 2016). Neste ponto, o desequilíbrio originado entre as fases bioquímica e fotoquímica da fotossíntese pode ser observado pela relação entre J_{max}/V_{cmax} .

Sob potencial hídrico foliar igual a -2,44 MPa, a palma de óleo apresentou dados de F_v/F_0 corroborativos com os resultados obtidos para mudas de dendezeiro sob estresse hídrico (SURESH et al., 2010). A diminuição dos valores de F_v/F_0 indica a ocorrência de danos foto-oxidativos no PSII nas plantas de palma de óleo sob submetidas ao déficit hídrico, possivelmente ocasionado por espécies reativas de oxigênio formadas em consequência da grande quantidade de energia luminosa que chega no PSII e não é dissipada em reações fotoquímicas (FOYER et al., 2012). O estresse oxidativo, ocasionado por espécies reativas de oxigênio, foi constatado por Silva et al, (2016) nos híbridos de palma de óleo BRS Manicoré e BRS C 2501, para os quais foi observado o aumento significativo na atividade de enzimas antioxidantes quando o potencial hídrico foi igual a -2,0 Mpa. Essas informações sugerem que sob déficit hídrico mais severo a A em palma de óleo pode sofrer influência negativa do estresse oxidativo induzido pela suspensão hídrica.

Segundo Araújo e Deminicis (2009) danos foto-oxidativos são relatados como mudanças nas propriedades físico-químicas das membranas do tilacóide e inatividade do transporte de elétrons, esses fatores causam a redução no rendimento quântico do PSII, aumento da dissipação do excesso de energia não fotoquímica e diminuição da eficiência da carboxilação. De fato, os resultados observados na palma de óleo sob 21 dias de seca ratificam esse comportamento, pois foi apresentada redução em Φ_{PSII} e A/C_i assim como aumento NPQ e q/N

simultaneamente ao decréscimo de F_v/F_0 .

Por fim, os danos foto-oxidativos testemunhados pela palma de óleo sob 21 dias de seca podem conferir à essa espécie menor capacidade de recuperação da A após reidratação como registrado por Silva et al. (2017), uma vez que torna necessário a síntese de novo de estruturas funcionais. Diante disso, estudos aprofundados sobre a reidratação são necessários para melhor esclarecimento e compreensão do efeito do déficit hídrico na A de palma de óleo.

2.5 Conclusão

A palma de óleo apresenta grande sensibilidade ao déficit hídrico, sendo a fotossíntese o processo de maior importância a ser fortemente influenciado por este fator. A fotossíntese foi regulada negativamente de diferentes formas de acordo com o nível de estresse imposto.

Sob déficit hídrico moderado, potencial hídrico foliar igual a -1,56 MPa, a A foi reduzida principalmente pela baixa C_c em consequência da redução da g_m . Sob déficit hídrico severo, potencial hídrico foliar igual a -2,44 Mpa, a diminuição em A parece ser decorrente da redução da atividade carboxilase da rubisco, evidenciado pela redução na V_{cmax} e A/C_i , e pelo aumento de R_p ; ainda, danos foto-oxidativos no aparato fotossintético parecem influenciar negativamente A .

De tal modo, pode-se inferir que sob déficit hídrico moderado a regulação negativa da fotossíntese é decorrente de limitações estomáticas ou difusivas, enquanto sob déficit hídrico severo, a redução da fotossíntese é originada por limitações não-estomáticas.

REFERÊNCIAS

- ABRAPALMA - ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE PALMA DE ÓLEO. **Déficit hídrico e impacto na produção de óleo de palma**. Nota técnica, 001/2016.
- ARAÚJO, S.A.C.; DEMINICIS, B.B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 7, p. 463-472, 2009.
- BAYONA-RODRIGUEZ, C. J.; ROMERO, H. M. Physiological and agronomic behavior of commercial cultivars of oil palm (*Elaeis guineensis*) and OxG hybrids (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) at rainy and dry seasons. **Australian Journal of Crop Science**, v.13, n.03, p. 424-432, 2019.
- BELLASIO, C.; QUIRK, J.; BEERLING, D.J. Stomatal and non-stomatal limitations in savanna trees and C4 grasses grown at low, ambient and high atmospheric CO₂. **Plant Science**, v. 274, p.181–192, 2018.
- BERGHUIJS, H.N.C.; YIN, X.; HO, Q.T.; DRIEVER, S.M.; RETTA, M.A.; NICOLAÏ, B.M.; STRUIK, P.C. Mesophyll conductance and reaction-diffusion models for CO₂ transport in C₃ leaves; needs, opportunities and challenges. **Plant Science**, v. 252, p. 62-75, 2016.
- BHATTACHARYA, A. Water-Use Efficiency Under Changing Climatic Conditions. **Changing Climate and Resource Use Efficiency in Plants**, capítulo 3, p 111–180, 2019.
- BIAN, Z.; ZHANG, X.; WANG, Y.; LU, C. Improving drought tolerance by altering the photosynthetic rate and stomatal aperture via green light in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) seedlings under drought conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 167, 2019.
- BJÖRKMAN, O.; DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: SCHULZE, E.D., CALDWELL, M.M. (eds). **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin: Springer, v.100, p.17-47, 1994.
- BUCHNER, O.; ROACH, T.; GERTZEN, J.; SCHENK, S.; KARADAR, M.; STÖGGL, W.; MILLER, R.; BERTEL, C.; NEUNER, G.; KRANNER, I. Drought affects the heat-hardening capacity of alpine plants as indicated by changes in xanthophyll cycle pigments, singlet oxygen scavenging, α -tocopherol and plant hormones. **Environmental and Experimental Botany**, v. 133, p.159-175, 2017.
- CAEMMERER S. Biochemical Models of Leaf Photosynthesis, 200. **Techniques in Plant Sciences** No. 2. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia.
- CAI, W.; BORLACE, S.; LENGAIGNE, M.; VAN RENSCH, P.; COLLINS, M.; VECCHI, G.; TIMMERMANN, A.; SANTOSO, A.; MCPHADEN, M.J.; WU, L.; ENGLAND, M.H.; WANG, G.; GUILYARDI, E.; JIN, F. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. **Nature Climate Change**, v. 4, p. 111–116, 2014.

CORLEY, R.H.V.; RAO, V.; PRAIWAN, T. Breeding for drought tolerance in oil palm. **Journal of Oil Palm Research**, v. 30, n. 1, p. 26-35, 2018.

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

DEWAR, J.C.; SMITH, D.D; MCCULLOH, K.A. A synthesis of the effects of atmospheric carbon dioxide enrichment on plant hydraulics> implications for whole-plant water use efficiency and resistance to drought. **Plant, Cell and Environment**, v. 40, 921-937, 2017.

ENNAHLI, S.; EARL, H.J. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. **Crop Science**, v. 45, p. 2374–2382, 2005.

ETHIER, G.J.; LIVINGSTON, N.J. On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar–von Caemmerer–Berry leaf photosynthesis model. **Plant, Cell and Environment**, v. 27, p. 137-153, 2004.

FAOSTAT. Área colhida, rendimento e produção de palma de óleo e óleo de palma em 2016. Disponível em: <<http://faostat.fao.org/>>. Acesso em: 02 de outubro de 2019.

FARQUHAR, G.D; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Plants**, v. 149, p.78-90, 1980.

FENG, B.H.; LI, G.Y.; ISLAM, M.; FU, W.M.; ZHOU, Y.Q; CHEN, T.T; TAO, L.X.; FU, G.F. Strengthened antioxidant capacity improves photosynthesis by regulating stomatal aperture and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant Science**, v. 290, p1-15, 2020.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Energy dissipation in C₃ plants under dry conditions **Functional Plant Biology**, v. 29, p. 1209-1215, 2002.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M. DIAZ-ESPEJO, A.; GALMÉS, J; MEDRANO, H. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.31, p. 602–621, 2008.

FOYER, C.H., NEUKERMANS, J., QUEVAL, G., NOCTOR, G., HARBINSON, J. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 1637-1661, 2012.

FRANZINI, V.I.; SILVA, A.R.B. Adubação fosfatada para palma de óleo. Embrapa Amazônia Oriental, Belém, 2012.

GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. **New phytologist**, doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02087.x, 2007.

GENTY, B., BRIANTAIS.; J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochim. Biophys. Acta**, v. 990, p. 87–92, 1989.

GIMENO, T.E.; SAAVEDRA, N.; OGÉE, J.; MEDLYN, B.E.; WINGATE, L. A novel optimisation approach incorporating non-stomatal limitations predicted stomatal behaviour on species from six plant functional types. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 5, p. 1639–1651, 2019.

IBGE. Anuário estatístico do Brasil: 2016.

IPCC. Painel Intergovernamental sobre alterações climáticas. Mudanças climáticas 2013: A base científica. In: Cambridge University Press, 2013.

JAZAYERI, S.M.; RIVERA, Y.D.; CAMPEROS-REYES, J.E.; ROMERO, H.M. Physiological effects of water deficit on two oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genotypes. **Agronomía Colombiana**, v. 33, n. 2, p. 164-173, 2015.

KALDENHOFF, R. Mechanisms underlying CO₂ diffusion in leaves. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 15, p. 276-281, 2012.

KLAR, A. E.; VILLA NOVA, N. A.; MARCOS, Z. Z.; CERVELLINI, A. Determinação da umidade do solo pelo método das pesagens. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, v.23, p.16-30, 1966.

LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant Cell Environmental**, v. 25, p. 275–294, 2002.

LI, Y.; LI, H.; LI, Y.; ZHANG, S. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. **The Crop Journal**, 2017. doi:10.1016/j.cj.2017.01.001.

MEDLYN, B.E.; DREYER, E.; ELLWORTH, D.; FORSTREUTER, M., HARLEY, P.C.; KIRSCHBAUM, M.U.F.; LE ROUX, X.; MONTPIED, P.; STRASSEMAYER, J.; WALCROFT, A.; WANG, K.; LOUSTAU, D. Temperature response of parameters of biochemically based modelo f photosynthesis: A review of experimental data. **Plant, Cell and Environmental**, v. 25, n. 9, p. 1167-1179.

MEDRANO, H.; TOMÁS, M.; MARTORELL, S.; FLEXAS, J.; HERNÁNDEZ, E.; ROSSELÓ, J.; POU, A.; ESCALONA, J.M.; BOTA, J. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: Limitations of leaf WUE as a selection target. **The Crop Journal**, v. 3, p. 220-228, 2015.

OSMOND, C.B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. En: Baker NR & JR Bowyer (eds) **Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field**, p. 1-24. BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, United Kingdom, 1994.

PATERSON, R.R.M.; LIMA, N. Climate change affecting oil palm agronomy, and oil palm cultivation increasing climate change, require amelioration. **Ecology and Evolution**, v. 8, p. 452–461, 2018.

PEGUERO-PINA, J.J.; SISÓ S.; FERNÁNDEZ-MARÍN B.; FLEXAS, J.; GALMÉS, J.; GARCÍA-PLAZAOLA, J.I.; NIINEMETS Ü.; SANCHO-KNAPIK, D.; GIL-PELEGRÍN, E. 2015. Leaf functional plasticity decreases the water consumption without further consequences for carbon uptake in *Quercus coccifera* L. under Mediterranean conditions. **Tree Physiology** 36, 356-367.

PILON, C.; SNIDER, J.L.; SOBOLEV, V.; CHASTAIN, D.R.; SORENSEN, R.B.; MEEKS, C.D.; MASSA, A.N.; WALK, T.; SINGH, B.; EARL, H.J. Assessing stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation under progressive drought in peanut (*Arachis hypogaea* L.). **Journal of Plant Physiology**, v. 231, p. 124–134, 2018.

PINHEIRO, H. A.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; FERREIRA, V. M.; CÂMARA, C. A.; CABRAL, F. F.; OLIVEIRA, J. F.; CARVALHO, L. W. T.; SANTOS, J. M.; SANTOS FILHO, B. G. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings subjected to salt stress conditions. *Industrial Crops and Products*, v.27, p.385-392, 2008.

POTTIER, M.; GILIS, D.; BOUTRY, M. The hidden face of rubisco. **Trends in Plant Science**, v. 23, n. 5, p. 382-392, 2018.

R Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [ISBN3-900051-07-0]. <http://www.R-project.org>

RAMALHO FILHO, A. **Zoneamento agroecológico, produção e manejo da cultura de palma de óleo na Amazônia** / editores: Ramalho Filho et al. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2010. 216 p.

RODRIGUES, J.; INZÉ, D.; NELISSEN, H.; SAIBO, N.J.M. Source-sink regulation in crops under water deficit. **Trends in Plant Science**, v.24, n.7., p. 652-663, 2019.

SAGE, R.F.; KHOSHRAVESH, R. Passive CO₂ concentration in higher plants. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 31, p. 58-65, 2016.

SCHINDLER, C. and H. K. LICHTENTHALER: Photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field grown maple trees in the course of a sunny and a cloudy day. **Journal of Plant Physiology**, 148, in press, 1996.

SCHREIBER, U., BILGER, W., NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: SCHULZE, E.D., CALDWELL, M.M. (eds). **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin : Springer, v.100, p.49-70, 1994.

SILVA, P.A.; COSME, V.S.; RODRIGUES, K.C.B.; DETMANN, K.S.C.; LEÃO, F.M.; CUNHA, R.L.; BUSELLI, R.A.F.; DAMATTA, F.M.; PINHEIRO, H.A. Drought

tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 58, p. 1-12, 2017.

SILVA, P.A.; OLIVEIRA, I.V.; RODRIGUES, K.C.B.; COSME, V.S.; BASTOS, A.J.R.; DETMANN, K.S.C.; CUNHA, R.L.; BUSELLI, R.A.F.; DAMATTA, F.M.; PINHEIRO, H.A. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees**, v. 30, n. 1, p. 203–214, 2016.

SILVA, P.E.; SANTOS E SILVA, C.M.; SPYRIDES, M.H.C.; ANDRADE, L.M.B. Analysis of Climate Extreme Indices in the Northeast Brazil and the Brazilian Amazon in the Period from 1980 to 2013. **Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ**, v. 42-2, p. 137-148, 2019.

SILVEIRA, J.A.G., CARVALHO, F.E.L. Proteomics, photosynthesis and salt resistance in crops: An integrative view. **Journal of Proteomics**, v. 143, p. 24–35, 2016.

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; KANTHA, D.L.; KUMAR, M.K. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water déficit. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 549-556, 2012.

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; RAMACHANDRUDU, K.; MATHUR, R.K. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 430-436, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5.ed. Porto Alegre:Artemed, 954p.,2013.

TOMBESI, S.; NARDINI, A.; FRIONI, T.; SOCCOLINI, M.; ZADRA, C.; FARINELLI, D.; PONI, S.; PALLIOTI, A. Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine. **Scientific Reports**, 5:12449, 2015

VIANA, J.L.; ZOLIN, C.A.; SILVA, V.Q.R.; SOUZA, A.P. Respostas fisiológicas e produtivas da palma de óleo irrigada em fase inicial de desenvolvimento. **Irriga**, n. 24, v. 2, p. 405-423, 2019.

WANG, X.; DU, T.; HUANG, J.; PENG, S.; XIONG, D. Leaf hydraulic vulnerability triggers the decline in stomatal and mesophyll conductance during drought in rice (*Oriza sativa*). **Journal of Experimental Botany**, v. 69, n. 16, p. 4033-4045, 2018.

ZHOU, S.; LI, M.; GUAN, Q.; LIU, F.; ZHANG, S.; CHEN, W. Physiological and proteome analysis suggest critical roles for the photosynthetic system for high water-use efficiency under drought stress in *Malus*. **Plant Science**, v. 236, p. 44-60, 2015.