

Características fotossintéticas de *Phaseolus vulgaris* L.

Carlos Pimentel^{1,5}, Ricardo Ferraz de Oliveira², Rafael Vasconcelos Ribeiro³,
Mauro Guida dos Santos⁴ e Eduardo Caruso Machado³

Recebido: 5.11.2010; aceito: 16.06.2011

ABSTRACT - (Photosynthetic characteristics of *Phaseolus vulgaris* L.). The *in vivo* analysis of net CO₂ assimilation rate (A) versus active photosynthetic photon flux density (DFFFA) and versus intercellular CO₂ concentration (C_i), allows a more detailed evaluation of the photosynthetic process. The A/DFFFA curve can be used to establish the maximal DFFFA in which the absorbed light energy is quenched in the formation of photochemical products. Using the A/C_i curves, it was calculated the maximum rates of Rubisco carboxylation (V_{c,max}) of 89.3 μmol m⁻² s⁻¹, the maximum rates of Rubisco oxygenation (V_{o,max}) of 24.7 μmol m⁻² s⁻¹, the maximum rates of electron transport (J_{max}) of 159.8 μmol m⁻² s⁻¹, from which the RuBP regeneration is dependent, the mitochondrial respiration (R_d) of 0.88 μmol m⁻² s⁻¹, and the mesophyll conductance (g_m) of 0.47 mol m⁻² s⁻¹ for common bean cultivated in Brazil (*Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*).

Key words: common bean, mathematical models, *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*

RESUMO - (Características fotossintéticas de *Phaseolus vulgaris* L.). A análise *in vivo* da taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) em resposta à densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) e em resposta à concentração intercelular de CO₂ da folha (C_i) permite uma avaliação detalhada do processo fotossintético. Com as curvas A/DFFFA, se estabelece a DFFFA máxima, em que a maior parte da energia absorvida é transferida para a formação de produtos fotoquímicos. Já com as curvas A/C_i, calculou-se a velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{c,max}) de 89,3 μmol m⁻² s⁻¹, a velocidade máxima de oxigenação da Rubisco (V_{o,max}) de 24,7 μmol m⁻² s⁻¹, a velocidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}) de 159,8 μmol m⁻² s⁻¹, do qual a regeneração de RuBP é dependente, a respiração mitocondrial (R_d) de 0,88 μmol m⁻² s⁻¹, e a condutância mesoflica (g_m) de 0,47 mol m⁻² s⁻¹, para o feijoeiro comum cultivado no Brasil (*Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*).
Palavras-chaves: feijoeiro comum, modelos matemáticos, *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*

Introdução

A atividade fotossintética de um vegetal com metabolismo C₃, como o feijoeiro comum, pode ser avaliada em mais detalhes através das curvas da taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), em função da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) e da concentração intercelular de CO₂ (C_i). Essa avaliação fica mais completa quando associada com medidas simultâneas de fluorescência da clorofila (Long & Bernacchi 2003). A curva A/DFFFA ajusta DFFFA máximo a ser usado e a segunda, a curva

A/C_i auxilia no cálculo *in vivo* de variáveis da cinética da Rubisco e da atividade fotoquímica (Bernacchi *et al.* 2001). Visto que as medidas bioquímicas de atividade da enzima Rubisco são feitas *in vitro*, estas não se correlacionam com o funcionamento *in vivo* na planta sob estresses ambientais (Pham Thi *et al.* 1982). Vassey & Sharkey (1989) demonstraram uma redução de A de quase 100% e da condutância estomática (g_s) em 60% no feijoeiro comum sob falta d'água moderada, enquanto a atividade *in vitro* da Rubisco sob deficiência hídrica severa é pouco alterada (Sage *et al.* 1988).

1. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Instituto de Agronomia, Departamento de Fitotecnia, 23851-970 Seropédica, RJ, Brasil
2. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Departamento de Ciências Biológicas, Caixa Postal 09, 13419-110 Piracicaba, SP, Brasil
3. Instituto Agrônomo, Centro de Pesquisa e Desenvolvimento em Ecofisiologia e Biofísica, Caixa Postal 28, 13001-970 Campinas, SP, Brasil
4. Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, 50670-901 Recife, PE, Brasil
5. Autor para correspondência: greenman@amcham.com.br

Apesar dos valores de A obtidos em resposta ao aumento instantâneo de C_i não serem considerados os mesmos para feijoeiros desenvolvidos sob alta concentração de CO_2 do ar, uma única medida instantânea de A também não fornece muitas informações sobre a atividade do aparato fotossintético, em suas etapas fotoquímica e bioquímica e, por conseqüência, sobre o estado fisiológico da planta (Pimentel *et al.* 2007). Contudo os modelos matemáticos apresentados por Bernacchi *et al.* (2001) permitem uma análise mais completa das etapas fotoquímica e bioquímica da fotossíntese, pois os modelos antigos (Farquhar *et al.* 1980), usados nos cálculos de A , assumem que C_c é igual à C_i , o que não é exato, pois há a respiração mitocondrial e a fotorrespiração, que devem ser levadas em conta no cálculo de C_c , além de não poderem ser aplicados a temperaturas ambiente diferentes de 25 °C (Long & Bernacchi 2003). Além disso, algumas variáveis fotoquímicas, calculadas a partir das medidas da emissão de fluorescência da clorofila, são mais sensíveis às variações ambientais instantâneas que as trocas gasosas (Pimentel *et al.* 2004). Isto torna a estimativa das variáveis bioquímicas calculadas pelas curvas A/C_i mais robusta e confiável, quando associadas às medidas de fluorescência, acrescentando mais informações sobre a fotossíntese que apenas as medidas de trocas gasosas (Long & Bernacchi 2003).

Por outro lado, a maioria dos experimentos na literatura, para fotossíntese em feijão comum, foram realizados nos Estados Unidos ou na Europa, onde se cultiva, principalmente, genótipos de *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*, com centro de origem no sul dos Andes, grãos grandes, proteína phaseolina tipo “S”, e adaptados às temperaturas mais baixas; enquanto no Brasil se cultiva genótipos de *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*, com centro de origem no México, grãos pequenos, proteína phaseolina tipo “T”, e adaptados às temperaturas mais elevadas, segundo Norman *et al.* (1995). Assim sendo, o objetivo do presente estudo foi caracterizar *in vivo* a atividade fotossintética do genótipo de feijoeiro comum mais cultivado no Brasil, o Carioca, considerando as variáveis fisiológicas obtidas pelas medidas simultâneas da resposta de A e da atividade fotoquímica ao aumento de DFFFA e de C_i ; e comparar estes resultados obtidos com *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*, aos da maioria da literatura, com *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*.

Material e métodos

O genótipo de *Phaseolus vulgaris* raça *mexicanus* escolhido para a caracterização foi a cv Carioca, mais cultivada e consumida no Brasil (Vieira 1998). As sementes desta cultivar foram semeadas em potes de 8 L (uma planta por pote), em substrato composto por matéria orgânica misturada com vermiculita expandida (Plantimax - Eucatex Inc., Brasil), na proporção de 3:1. As plantas foram crescidas em casa de vegetação, com temperatura variando entre 12 (mínima noturna) e 28 (máxima diurna) °C. Antes do plantio, os substratos foram adubados (doses equivalentes) com N (20 kg ha⁻¹), P₂O₅ (90 kg ha⁻¹), K₂O (30 kg ha⁻¹) e calcário dolomítico (1,5 Mg ha⁻¹); e com micronutrientes (300 mL de solução de Hoagland), como proposto por McCree (1986). Uma adubação nitrogenada de cobertura foi realizada aos 25 dias após a emergência (DAE), usando uma dose equivalente a 40 kg N ha⁻¹ de uréia solúvel. Estas doses de fertilizantes são usuais na cultura do feijoeiro comum (Vieira 1998).

As medidas de fotossíntese foram feitas na fase de pré-floração das plantas (40 a 45 dias após o plantio). As avaliações *in vivo* da cinética enzimática da Rubisco, da assimilação fotossintética do CO₂ e da atividade fotoquímica foram feitas conforme modelos matemáticos propostos por Farquhar *et al.* (1980), ajustados por Bernacchi *et al.* (2001) e descritas em Long & Bernacchi (2003), baseadas em medidas simultâneas de trocas gasosas e de fluorescência da clorofila: velocidade máxima de carboxilação ($V_{c,max}$) e de oxigenação ($V_{o,max}$) da Rubisco, velocidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), taxa de assimilação líquida de CO₂ máxima (A_{max}), a 380 μmol mol⁻¹ de CO₂, respiração mitocondrial (R_d) e condutância mesofilica (g_m). Curvas de resposta da taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) e da concentração intercelular de CO₂ (C_i) foram realizadas variando-se DFFFA e a concentração de CO₂ do ar na câmara de medida. Medidas simultâneas de atividade fotoquímica também foram realizadas com um fluorômetro, calculando as variáveis derivadas do padrão de emissão de fluorescência descritas por Maxwell & Johnson (2000) e Rohacek (2002): eficiência quântica potencial (F_v/F_m) e efetiva (Φ_{PSII}) do fotossistema II, o transporte aparente de elétrons (ETR) e os coeficientes de extinção fotoquímica (qP)

e não fotoquímica (qN e NPQ) da fluorescência. Enquanto qN é mais sensível ao estado de energização da membrana dos tilacóides, NPQ é mais apropriado para a avaliação da dissipação da energia de excitação, não fotoquímica, na forma de calor no sistema antena do FSII (Schreiber *et al.* 1994).

As medidas de A, a condutância estomática (g_s) e a fluorescência da clorofila foram feitas com um analisador de gases por infravermelho, com fluorômetro acoplado à câmara de medidas (LI-6400XT, Li-Cor, EUA), em sistema aberto, com uma câmara de 6 cm². As medidas foram realizadas entre 10:00 e 11:30 h, no folíolo central da quinta folha trifoliolada, que era a mais jovem com expansão foliar máxima.

Após uma hora de aclimação a DFFFA de 1.500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a curva A/DFFFA foi iniciada e DFFFA diminuído gradativamente (em intervalos de 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), aguardando 5 min em cada DFFFA. A variação de DFFFA foi controlada com uma fonte de luz LED vermelho-azul acoplada sobre a câmara. Nas curvas A/C_i, DFFFA foi mantido constante a 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, como determinado previamente na curva A/DFFFA, e a concentração de CO₂ foi modificada gradualmente. A concentração inicial de CO₂ no ar na câmara (C_a) foi ajustada para 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, sendo reduzida gradualmente até 50 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, para voltar em seguida a 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e aumentar gradualmente até 1.500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Este procedimento é realizado para evitar oscilações estomáticas (“patchness”), principalmente sob altos valores de C_a (Pimentel *et al.* 2007). A medida de Φ_{PSII} , mais sensível às variações do ambiente, simultânea à de A foi usada para confirmar a estabilidade temporal das medidas de trocas gasosas. O ar direcionado para a câmara de medida foi coletado fora da casa de vegetação, tendo aproximadamente 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂; e em ambas as curvas, A/DFFFA e A/C_i, o déficit de pressão de vapor do ar (DPV) dentro da câmara foi mantido inferior a 2,0 kPa, para prevenir o fechamento estomático, assim como a temperatura da câmara foi mantida a 25 ± 1 °C, conforme descrito em Pimentel *et al.* (2004, 2007).

O experimento foi conduzido em delineamento experimental completamente casualizado, com quatro repetições das curvas A/DFFFA e A/C_i feitas em plantas distintas. Para a análise estatística foi realizada uma análise de variância e a comparação entre as médias foi feita pelo teste de Student-Newman-Keuls, a 5% de probabilidade, obtendo-se o desvio padrão

das médias e verificando-se se houveram efeitos significativos, nas variáveis fotossintéticas, causados pelo aumento de DFFFA ou C_i.

Resultados e Discussão

A análise *in vivo* da fotossíntese do feijoeiro comum, através das curvas A/DFFFA e A/C_i, calculando todas as variáveis propostas por Long & Bernacchi (2003), inclusive a g_m , foi feita, no presente trabalho, no genótipo mais cultivado no Brasil, o Carioca, de *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*; enquanto a maioria dos resultados apresentados na literatura foi obtida em genótipos de *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*, segundo a descrição de Norman *et al.* (1995). Antes de proceder à análise da fotossíntese, a medida de F_v/F_m permitiu a certificação de que a folha escolhida estava em bom estado fisiológico, i.e., com valores entre 0,75 e 0,85 (Schreiber *et al.* 1994). No presente estudo, o genótipo Carioca apresentou F_v/F_m de 0,78 ± 0,02, semelhante aos valores apresentados por Santos *et al.* (2009) e por Wentworth *et al.* (2006), em plantas não estressadas.

Em seguida, fizeram-se as medidas de A em função de DFFFA, acompanhadas de medidas da ETR (figura 1) e de outras variáveis fotoquímicas (figuras 2, 3). A ETR é uma medida da atividade fotoquímica real dos fotossistemas e não da atividade potencial máxima, como F_v/F_m (Santos *et al.* 2009). Essa última variável é menos sensível às variações instantâneas das condições ambientais se comparada a ETR ou a Φ_{PSII} , mas é indicadora de efeitos de estresses graduais abióticos e bióticos (Maxwell & Johnson 2000, Rohacek 2002). Os valores máximos de A e ETR sob saturação luminosa encontrados para Carioca foram de 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e de 120 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, sem variação significativa para DFFFA acima de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (figura 1). Os valores de A máxima a 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂ no ar (A_{max}, sob concentração atual de CO₂) desse genótipo, de *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*, são semelhantes aos apresentados por O’Toole *et al.* (1977), Lynch *et al.* (1992) e Sage *et al.* (1988), assim como a resposta de A ao aumento de DFFFA foi comparável àquelas apresentadas por Sage *et al.* (1988) e Wentworth *et al.* (2006), mas para *Phaseolus vulgaris*, var. *aborigineus*, não havendo diferenças para A entre os dois grupos de *Phaseolus vulgaris*, de origem e base genética distintas (Norman *et al.* 1995). Contudo, nesses dois

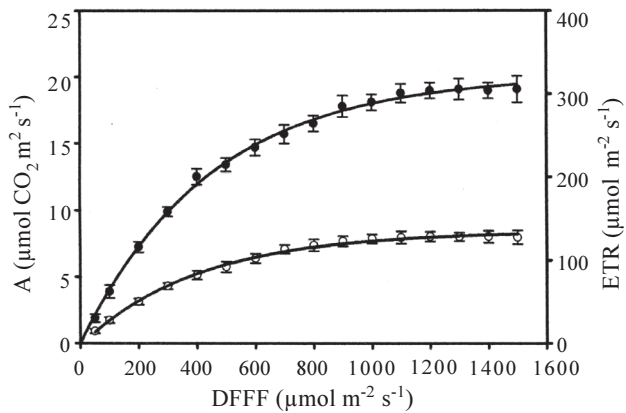


Figura 1. Curvas de resposta da taxa de assimilação líquida do CO₂ (A) ao aumento na densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), usadas para estabelecer a saturação luminosa de A (●), e a velocidade de transporte de elétrons (ETR)/DFFFA (○), usadas para aferir as medidas de A/DFFFA, em feijoeiro comum a 25 °C e 380 μmol mol⁻¹ de CO₂ (médias ± desvio padrão, n = 4).

Figure 1. Curves of the response of the photosynthetic CO₂ assimilation rate (A) to increasing active photosynthetic photon flux density (DFFFA), to establish light saturation of A (●), and the electron transport rate (ETR) per DFFFA (○), to be used for ensuring the measurements of A/DFFFA, in common bean at 25 °C and 380 μmol mol⁻¹ of CO₂ (means ± standard deviation, n = 4).

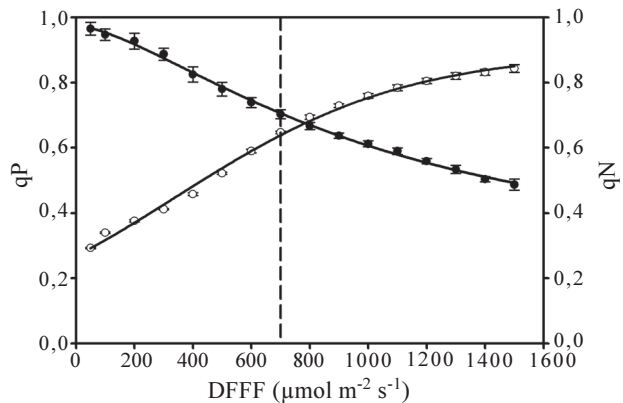


Figura 2. Curvas de resposta do coeficiente de extinção fotoquímica (qP, [●]), e do coeficiente de extinção não fotoquímica (qN [○]) ao aumento na densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), obtidas por medidas de fluorescência, em feijoeiro comum a 25 °C e 380 μmol mol⁻¹ de CO₂ (n = 4).

Figure 2. Curves of the response of photochemical quenching (qP, [●]), and non-photochemical quenching (qN [○]) coefficients to increasing active photosynthetic photon flux density (DFFFA), obtained by fluorescence measurements, in common bean at 25 °C and 380 μmol mol⁻¹ of CO₂ (n = 4).

últimos trabalhos citados com *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*, o valor de A_{\max} obtido foi de 15 μmol m⁻² s⁻¹ e os máximos de g_s , encontrados por Wentworth *et al.* (2006), foram de 0,32 mol m⁻² s⁻¹. Além disso, esses autores também realizaram curvas

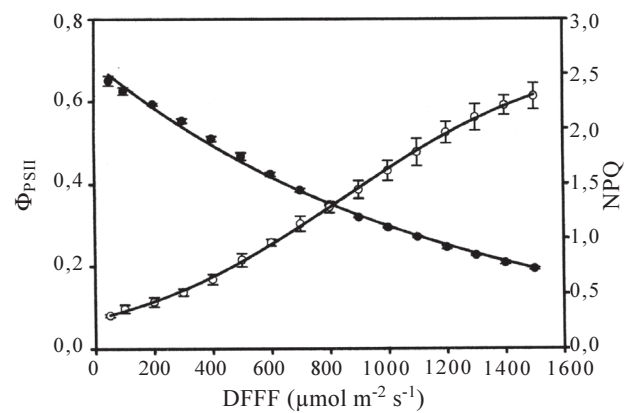


Figura 3. Curvas de resposta do rendimento quântico efetivo (Φ_{PSII}: ●) e da dissipação não fotoquímica (NPQ: ○) ao aumento na densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), obtido por medidas de fluorescência, em feijoeiro comum a 25 °C e 380 μmol mol⁻¹ de CO₂ (n = 4).

Figure 3. Curves of the response of the efficiency of PS II photochemistry (Φ_{PSII}: ●) and the non-photochemical quenching (NPQ: ○) to increasing active photosynthetic photon flux density (DFFFA), obtained by fluorescence measurements, in common bean at 25 °C and 380 μmol mol⁻¹ of CO₂ (n = 4).

A/DFFFA e A/C_i , Sage *et al.* (1988) calcularam $V_{c,\max}$ e J_{\max} , mas não calcularam as outras variáveis da fotossíntese *in vivo* apresentadas na tabela 1. Já Santos *et al.* (2009), com *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*, encontraram valores mais baixos de ETR, em torno de 70 μmol m⁻² s⁻¹, também em plantas com A_{\max} em torno de 15 μmol m⁻² s⁻¹ mas com g_s máxima de 0,4 mol m⁻² s⁻¹. Portanto, valores de A_{\max} entre 10 e 25 μmol m⁻² s⁻¹ e de g_s entre 0,1 e 0,4 mol m⁻² s⁻¹ são comuns nos dois grupos de *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus* e var. *aborigineus*, dependendo das condições de cultivo (O'Toole *et al.* 1977, Sage *et al.* 1988, Vasey & Sharkey 1989, Pimentel *et al.* 1999).

Nas curvas A/DFFFA (figura 1) foi possível identificar a DFFFA saturante de A, a partir da qual não houve mais diferença significativa para A, com balanço adequado entre os processos fotoquímicos e não fotoquímicos de dissipação de energia, i.e., em que qP é maior que a qN (figura 2). No presente estudo com Carioca, com DFFFA acima de 700 μmol m⁻² s⁻¹, qN foi igual ou maior que qP. Essa variável qP está associada ao número de centros de reação do fotossistema II (FSII) abertos, número que diminui em função da saturação luminosa, enquanto qN reflete a ativação de processos não fotoquímicos de dissipação de energia por calor (Maxwell & Johnson 2000). A medida de qP, junto com a de qN, que tem valores na mesma escala (Rohacek 2002), serviu para discriminar respostas de genótipos de feijoeiro comum

Tabela 1. Variáveis para caracterização *in vivo* da cinética enzimática da Ribulose- 1,5- Bisfosfato Carboxilase-Oxigenase (Rubisco), da fotossíntese máxima e da atividade fotoquímica: velocidade máxima de carboxilação ($V_{c,max}$) e de oxigenação ($V_{o,max}$) da Rubisco, velocidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), assimilação de CO_2 líquida máxima (A_{max}), a $380 \mu mol mol^{-1}$ de CO_2 , respiração mitocondrial (R_d) e condutância mesofílica (g_m), determinadas por medidas de trocas gasosas, na cultivar Carioca de feijoeiro comum, sem estresses ($F_v/F_m = 0,78 \pm 0,02$), a $25^\circ C$.

Table 1. Parameters for *in vivo* characterization of the enzymatic kinetic of Ribulose- 1,5- Bisphosphate Carboxylase-Oxygenase (Rubisco), the maximal photosynthesis and photochemical activity: maximal Rubisco carboxylation rate ($V_{c,max}$) and oxygenation rate ($V_{o,max}$), maximal electron transport rate (J_{max}), maximal photosynthetic CO_2 assimilation rate (A_{max}), at $380 \mu mol mol^{-1}$ of CO_2 , mitochondrial respiration (R_d) and mesophyll conductance (g_m), obtained by gas exchange measurements, in common bean cultivar Carioca, without stresses ($F_v/F_m = 0,78 \pm 0,02$), at $25^\circ C$.

$V_{c,max}$ ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	$V_{o,max}$ ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	J_{max} ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	A_{max} ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	R_d ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	g_m ($mol m^{-2} s^{-1}$)
89,3±3,4	24,7±1,5	159,9±2,9	20,5±2,2	0,9±0,1	0,47±0,1

sob estresse térmico ou por seca (Pastenes & Horton 1996, Santos *et al.* 2009).

Com o aumento da DFFFA, houve redução da eficiência quântica efetiva do fotossistema II (Φ_{PSII}) e aumento do coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (NPQ) (figura 3), com valores superiores e mais sensível que o qN (Maxwell & Johnson, 2000), com redução de 50% do valor inicial da Φ_{PSII} e aumento proporcional de NPQ em DFFFA acima de $700 \mu mol m^{-2} s^{-1}$. A NPQ representa a acidificação do lúmen dos tilacóides associado com o ciclo das xantofilas, um mecanismo de fotoproteção (Maxwell & Johnson 2000). Já o Φ_{PSII} , uma estimativa do rendimento quântico fotoquímico do PSII relacionado ao transporte de elétrons não cíclico, e o ETR são as variáveis melhor indicadoras da atividade fotoquímica real (Genty *et al.* 1989). Após determinação de DFFFA máxima com a maior parte da energia sendo direcionada para eventos fotoquímicos primários, realizou-se medidas de A em função de C_i associadas com a medida de Φ_{PSII} (figura 4), indicadora de efeitos de oscilações estomáticas e estresses ambientais na câmara de medidas (Long & Bernacchi 2003). A variação proporcional de A e de Φ_{PSII} ou ETR, em função de DFFFA (figura 1) ou C_i (figura 4), serviu como indicador de que não houve oscilações de g_s , por exemplo, o que afetaria mais rapidamente os valores de Φ_{PSII} ou ETR que os de A, como apresentado por Pimentel *et al.* (2004).

Na cultivar Carioca de feijoeiro comum, A saturou-se a $25 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ a partir de uma C_i de $600 \mu mol mol^{-1}$ (figura 4), com g_s máxima de $0,4 mol m^{-2} s^{-1}$. A saturação de A ocorre quando a C_a elevada elimina a fotorrespiração e a regeneração

do substrato RuBP, para a carboxilação da Rubisco, passa a ser limitada pela atividade fotoquímica (Sage *et al.* 1988, Long & Bernacchi 2003). Com as curvas A/ C_i da cultivar Carioca, obteve-se valores de velocidade máxima de carboxilação da Rubisco ($V_{c,max}$) de $89,3 \mu mol m^{-2} s^{-1}$, de transporte de elétrons (J_{max}) de $159,8 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ e de respiração mitocondrial (R_d) de $0,88 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ (tabela 1). Estes valores obtidos no presente estudo, com *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*, são semelhantes aqueles obtidos com *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*, apresentados por

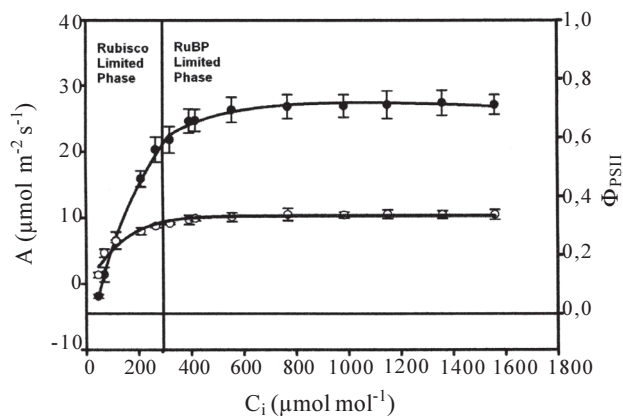


Figura 4. Curvas de resposta da taxa de assimilação líquida do CO_2 (A [●]) e do rendimento quântico efetivo (Φ_{PSII} [○]) ao aumento da concentração intercelular do CO_2 (C_i), usadas para estabelecer as curvas A/ C_i , usada para obter-se as variáveis da tabela 1, e as curvas Φ_{PSII}/C_i , para aferir as medidas de A/ C_i , em feijoeiro comum, a $25^\circ C$ e DFFFA de $700 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ ($n = 4$).

Figure 4. Curves of the response of the photosynthetic CO_2 assimilation rate (A [●]) and the efficiency of PS II photochemistry (Φ_{PSII} [○]) to increasing CO_2 intercellular concentration (C_i) to establish the A/ C_i curves, used to obtain the Table 1 parameters, and the Φ_{PSII}/C_i curves to ensure the A/ C_i curves, in common bean a $25^\circ C$ and DFFFA of $700 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ of CO_2 ($n = 4$).

Wullschleger (1993), O'Toole *et al.* (1977), Sage *et al.* (1988) e Lynch *et al.* (1992). Os valores de $V_{c,max}$ da Rubisco e de J_{max} obtidos no presente estudo, estão acima da média de 64 e 134 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, de 109 espécies de plantas C_3 , porém, estes valores estão entre 49 e 91 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 96 e 165 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, como apresentado por Wullschleger (1993) para o feijoeiro comum.

A variável fotossintética menos estudada pela análise *in vivo* da fotossíntese é a g_m , pois até recentemente não havia métodos mais simples para calculá-la (Long & Bernacchi 2003). Essa variável fotossintética é importante para se avaliar a concentração de CO_2 no cloroplasto (C_c), onde está a Rubisco, permitindo uma estimativa mais real da atividade da Rubisco (Long & Bernacchi 2003). No atual estudo, a cultivar Carioca apresentou g_m de 0,47 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, o que está na média dos valores de g_m para plantas herbáceas, entre 0,16 e 0,39 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Flexas *et al.* 2008). Esses valores foram provavelmente obtidos com g_s baixa, menor que 0,3 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Wentworth *et al.* 2006), enquanto que no presente estudo, os valores de g_s foram maiores que 0,4 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Assim, foi caracterizada a atividade fotossintética *in vivo* máxima para o feijoeiro comum, cultivar Carioca, a 25 °C, em que A_{max} foi de 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo que A saturou-se a 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, acima de 600 a 800 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 no ar, a g_s máxima foi de 0,4 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e g_m foi de 0,47 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Assim sendo, pode-se estabelecer, para genótipos de feijão comum cultivados no Brasil, de *Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*, em condições bem hidratadas, sob saturação luminosa, temperaturas do ar em torno de 25 °C e bem supridas em nutrientes, que os valores acima citados e apresentados na tabela 1, para as variáveis fotossintéticas F_v/F_m , A_{max} , g_s e g_m , são semelhantes aos de *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus* apresentados na literatura, apesar do centro de origem, base genética e características morfo-fisiológicas distintas nos dois grupos (Norman *et al.* 1995).

Literatura citada

- Bernacchi, C., Singaas, E.L., Pimentel, C., Portis Jr, A.R. & Long, S. 2001. Improved temperature response functions for models of rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 24: 253-259.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. & Berry, J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta* 149: 78-90.
- Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Diaz-Espejo, A., Galmés, J. & Medrano, H. 2008. Mesophyll conductance to CO_2 : current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment* 31: 602-621.
- Genty, B., Briantais, J.M. & Baker, N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochemical Biophysical Acta* 990: 87-92.
- Long, S.P. & Bernacchi, C.J. 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of errors. *Journal of Experimental Botany* 54: 2393-2401.
- Lynch, J., González, A., Tohme, J.M. & Garcia, J.A. 1992. Variation in characters related to leaf photosynthesis in wild bean populations. *Crop Science* 32: 633-640.
- McCree, K.J. 1986. Measuring the whole-plant daily carbon balance. *Photosynthetica* 20: 82-93.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.
- Norman, M.J.T., Pearson, C.J. & Searle, P.G.E. 1995. The ecology of tropical food crops. Cambridge University Press, Cambridge.
- O'Toole, J.C., Ozbun, J.L. & Wallace, D.H. 1977. Photosynthetic response to water stress in *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia Plantarum* 40: 111-114.
- Pastenes, C. & Horton, P. 1996. Effect of High Temperature on Photosynthesis in Beans. 1. Oxygen Evolution and Chlorophyll Fluorescence. *Plant Physiology* 112: 1245-1251.
- Pham Thi, A.T., Pimentel, C. & Silva, V. 1982. Effects of Water Stress on Photosynthesis and Photorespiration of *Atriplex nummularia*, a C_4 plant. *Photosynthetica* 16: 334-342.
- Pimentel, C., Laffray, D. & Louguet, P. 1999. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia Plantarum* 106: 184-189.
- Pimentel, C., Ribeiro, R.V., Santos, M.G., Oliveira, R.F. & Machado, E.C. 2004. Effects of changes in the photosynthetic photon flux density on net gas exchange of *Citrus limon* and *Nicotiana tabacum*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16: 77-82.
- Pimentel, C., Bernacchi, C. & Long, S. 2007. Limitations to photosynthesis at different temperatures in leaves of *Citrus lemon*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19: 141-147.

- Rohacek, K.** 2002. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica* 40: 13-29.
- Sage, R.F., Sharkey, T.M. & Seemann, J.R.** 1988. The *in vivo* response of Ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase activation state and the pool sizes of photosynthetic metabolites to elevated CO₂ in *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* 174: 407-416.
- Santos, M.G., Ribeiro, R.V., Machado, E.C. & Pimentel, C.** 2009. Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. *Biologia Plantarum* 53: 229-236.
- Schreiber, U., Bilger, W. & Neubauer, C.** 1994. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. *In*: E.D. Schulze & M.M. Caldwell (eds.). *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 49-70.
- Vassey, T.L. & Sharkey, T.D.** 1989. Mild water stress of *Phaseolus vulgaris* plants leads to reduced starch synthesis and extractable sucrose phosphate synthase activity. *Plant Physiology* 89: 1066-1070.
- Vieira, C.** 1998. Adubação mineral e calagem. *In*: C. Vieira, T.J. Paula Júnior & A. Borém (eds.). *Feijão: aspectos gerais e cultura no estado de minas*. Editora UFV, Viçosa, pp. 123-152.
- Wentworth, M., Murchie, E.H., Gray, J.E., Villegas, D., Pastenes, C., Pinto, M. & Horton, P.** 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress: II. Acclimation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 57: 699-709.
- Wullschleger, S.D.** 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants - a retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* 44: 907-920.