

Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais

Eduardo Caruso Machado⁽¹⁾, Patrícia Tambelli Schmidt⁽¹⁾, Camilo Lázaro Medina⁽²⁾ e Rafael Vasconcelos Ribeiro⁽¹⁾

⁽¹⁾Instituto Agronômico, Centro de Pesquisa e Desenvolvimento em Ecofisiologia e Biofísica, Caixa Postal 28, CEP 13001-970 Campinas, SP. E-mail: caruso@iac.sp.gov.br, patriciamila@hotmail.com, rafael@iac.sp.gov.br ⁽²⁾COPLANT - Consultoria, Treinamento, Pesquisa e Desenvolvimento Agrícola Ltda., Rua Francisco Andreo Aledo, nº 22, CEP 13084-200 Campinas, SP. E-mail: clmedina@mpc.com.br

Resumo – Foram avaliadas as respostas das trocas gasosas à irradiância, à temperatura, ao déficit de pressão de vapor e à concentração interna de CO₂ em plantas jovens de laranja ‘Valência’, tangor ‘Murcote’ e lima ácida ‘Tahiti’, sob condições controladas. As taxas máximas de assimilação de CO₂ foram de 9,8, 12,8 e 13,0 μmol m⁻² s⁻¹ em ‘Valência’, ‘Murcote’ e ‘Tahiti’, respectivamente. Diferenças na taxa de assimilação de CO₂ foram relacionadas com a condutância estomática e com a eficiência instantânea de carboxilação. A saturação da fotossíntese pela luz foi em torno de 750 μmol m⁻² s⁻¹ em ‘Valência’. Em ‘Murcote’ e ‘Tahiti’, não houve um ponto evidente de saturação lumínica, pois houve pequenos aumentos da assimilação de CO₂ acima de 1.000 μmol m⁻² s⁻¹. Os pontos de compensação de CO₂ foram 4,8, 5,8 e 5,4 Pa em ‘Valência’, ‘Murcote’ e ‘Tahiti’, respectivamente. Temperaturas das folhas entre 25°C e 30°C corresponderam à faixa ótima para a fotossíntese em ‘Valência’ e ao redor de 30°C em ‘Murcote’ e ‘Tahiti’. Quedas das taxas de assimilação de CO₂ em temperaturas acima ou abaixo da ideal ocorreram em razão de quedas parciais na condutância estomática e na eficiência instantânea de carboxilação. A taxa de assimilação de CO₂ também decresceu com o aumento do déficit de pressão de vapor de 1,5 para 3,5 kPa. Este efeito foi mais acentuado quando a temperatura aumentou de 28°C para 35°C.

Termos para indexação: *Citrus sinensis*, *Citrus latifolia*, *Citrus reticulata*, déficit da pressão de vapor, temperatura, trocas gasosas.

Photosynthetic responses of three citrus species to environmental factors

Abstract – Gas exchange responses to irradiance, temperature, air vapor pressure deficit and intercellular CO₂ concentration were evaluated in young plants of sweet orange ‘Valência’, tangor ‘Murcote’ and acid lime ‘Tahiti’ plants, under controlled conditions. Maximum rates of CO₂ assimilation were around 9.8, 12.8 and 13.0 μmol m⁻² s⁻¹, respectively, for ‘Valência’, ‘Murcote’ and ‘Tahiti’, and these differences were related to stomatal conductance and instantaneous carboxylation efficiency. Light saturation of photosynthesis was around 750 μmol m⁻² s⁻¹ for ‘Valência’, whereas ‘Murcote’ and ‘Tahiti’ did not show evident light saturation, exhibiting small increases of CO₂ assimilation above 1,000 μmol m⁻² s⁻¹. The CO₂ compensation point was 4.8, 5.8 and 5.4 Pa for ‘Valência’, ‘Murcote’ and ‘Tahiti’, respectively, indicating differences in photorespiration of these citrus species. Leaf temperatures between 25°C and 30°C were optimum for photosynthesis of ‘Valência’, whereas this optimum was around 30°C for ‘Murcote’ and ‘Tahiti’. At temperatures above or below the optimum range, CO₂ assimilation was reduced by partial decrease of stomatal conductance and instantaneous carboxylation efficiency. Reduced CO₂ assimilation rate was also caused by increasing vapor pressure deficit from 1.5 to 3.5 kPa, and this effect enhanced when temperature increased from 28°C to 35°C.

Index terms: *Citrus sinensis*, *Citrus reticulata*, *Citrus latifolia*, gas exchange, temperature, vapor pressure deficit.

Introdução

Anualmente, no Brasil, são necessárias aproximadamente 26 milhões de mudas de citros para reposição de perdas de plantas decorrentes de doenças, deficiência hídrica, pragas e outros fatores (Salva, 2001). Para atender as exigências da legislação sanitária, as mudas são produzidas em casa de vegetação, em prática conhecida como cultivo protegido. Apesar das vantagens do

cultivo protegido em relação ao controle fitossanitário, em casa de vegetação, principalmente aquela com cobertura de plástico, ocorrem modificações no ambiente, como o aumento de temperatura, aumento do déficit de pressão de vapor de ar e da radiação solar, que influenciam o desenvolvimento e a qualidade das mudas. O conhecimento adequado das exigências climáticas das plantas jovens de citros e das condições ambientais dentro de casas de vegetação é importante para a correta

aplicação dessa tecnologia de cultivo e de produção de mudas com qualidades agrônomicas desejáveis, além da ausência de doenças e pragas.

Praticamente, toda matéria orgânica acumulada numa planta durante seu crescimento tem origem no processo fotossintético de fixação de carbono atmosférico, o que representa ao redor de 95% de toda sua fitomassa seca. Assim, qualquer fator ambiental que afetar a fotossíntese afetará o crescimento e o acúmulo de fitomassa (Syvertsen & Lloyd, 1994).

A planta cítrica é originária de sub-bosques de florestas asiáticas com clima úmido. Apresenta grande área foliar, sistema radicular pouco desenvolvido, com pêlos radiculares atrofiados e baixa condutividade hidráulica. Essas características não são propícias às plantas sob condições de alta demanda hídrica na atmosfera, comum em climas mais quentes e secos (Kriedemann & Barrs, 1981).

Em citros, sob alto déficit de pressão de vapor (DPV) e temperaturas elevadas, comuns dentro de uma casa de vegetação, há redução na abertura dos estômatos e queda significativa da taxa de assimilação de CO₂ (Medina et al., 1998, 1999, 2002; Machado et al., 1999; Ribeiro et al., 2003b, 2004). O aumento do DPV de 1 para 2 kPa, em função do aumento da temperatura, pode causar quedas de até 50% na taxa de fotossíntese em mudas de laranjeiras 'Valência' sobre limoeiro 'Cravo', o que reflete sobre o crescimento das plantas (Khairi & Hall, 1976; Medina et al., 1998; Habermann et al., 2003b).

Medina et al. (2002) observaram, em mudas de laranjeira em casa de vegetação, que o excesso de radiação solar acarreta elevação da temperatura foliar e fechamento parcial dos estômatos, causando fotoinibição transiente da fotossíntese. Em relação às plantas sob o mesmo ambiente, porém com redução de 40% da radiação solar, utilizando-se telas refletoras, a temperatura foliar foi menor e a taxa de assimilação de CO₂ mais elevada. Medina et al. (2002) também observaram que a eficiência de uso de água foi maior em plantas sob menor intensidade de radiação solar. Tais processos são mais afetados, principalmente nas horas mais quentes do dia, ao redor de meio-dia. Ribeiro et al. (2004) verificaram, em laranjeira 'Pêra', que a temperatura ideal para fotossíntese encontra-se por volta de 25°C e que a temperatura vigente no período anterior de crescimento afeta a capacidade fotossintética.

A grande amplitude diária de variação da temperatura, do DPV e da radiação solar, em casa de vegetação,

afeta a eficiência dos processos metabólicos e pode causar atraso na formação de mudas, com conseqüente baixo vigor e rusticidade das plantas nas condições de campo (Medina et al., 2002). O conhecimento das respostas das plantas à variação das condições do ambiente possibilita que se maneje o ambiente visando condições mais propícias para que os mecanismos fisiológicos ocorram com máxima eficiência.

O objetivo deste trabalho foi avaliar por meio de medidas da taxa de assimilação de CO₂ as respostas de três espécies de citros à variação das condições ambientais.

Material e Métodos

Utilizaram-se três espécies de citros: laranjeira 'Valência' [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] (Valência), tangor 'Murcote', que é um híbrido [*Citrus reticulata* Blanco x *Citrus sinensis* (L.) Osbeck] (Murcote), e lima ácida 'Tahiti' (*Citrus latifolia* Tanaka) (Tahiti), enxertadas sobre limoeiro 'Cravo' [*Citrus limonia* (L.) Osbeck]. As plantas, cultivadas em casa de vegetação (32x8x5 m) coberta com polietileno na parte superior e com tela antiafídeo nas suas laterais, foram plantadas em sacos de plástico preto de 2,5 L, contendo substrato Rendmax, e foram fertilizadas, irrigadas e pulverizadas com inseticidas e fungicidas. Aos 10 meses, aproximadamente, as plantas foram transferidas para uma câmara de crescimento, cujas condições internas eram 28°C, DPV ao redor de 1,5 kPa e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) entre 400 e 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As plantas permaneceram nessas condições por um período de aclimação de duas horas, antes do início das medidas, que foram feitas entre os meses de janeiro e fevereiro de 2003. Durante as avaliações, as condições do ambiente dentro da câmara eram reajustadas para cada ensaio específico.

Nas três espécies, as respostas das trocas gasosas, em relação à variação de DFFFA, da temperatura, do DPV e da concentração intercelular de CO₂, foram feitas em folhas totalmente expandidas com idade de aproximadamente 4 meses. As medidas de trocas gasosas foram efetuadas com um sistema portátil para medidas de fotossíntese, equipado com uma fonte de luz e com um sistema de injeção automática de CO₂, ambos programáveis. Esse sistema permite também que se controle e se programe a temperatura, a DFFFA e o DPV do ar dentro da câmara de medidas de fotossíntese. Foram medidas: taxa de assimilação de CO₂ (A), taxa

de transpiração (E), taxa de respiração (R), condutância estomática (g_s), concentração externa (C_e) e intercelular de CO_2 (C_i). Para melhor ajuste e controle do DPV, o fluxo de ar fornecido à câmara de medida de fotossíntese era proveniente de um gerador de ar com temperatura de ponto de orvalho pré-programável.

A curva de resposta de A à DFFFA foi obtida com a diminuição de 2.000 até 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em intervalos de aproximadamente 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Abaixo de 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ até 0, variou-se a DFFFA em intervalos menores, de forma a obter vários pontos e calcular a eficiência quântica aparente (Φ [$\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol fótons}$]). Essa eficiência foi estimada ajustando-se uma equação linear na faixa em que a variação de A em função da DFFFA era linear, isto é, $A = a + \Phi \cdot Q$, em que a e Φ são coeficientes de ajuste e Q representa a DFFFA. Na intersecção da reta no eixo X, tem-se o valor do ponto de compensação lumínica [Γ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)]. A curva de resposta de A em função da DFFFA foi ajustada à função hipérbole retangular, $A = A_{\text{max}} \cdot Q/a + Q$, em que A_{max} é a taxa máxima de fotossíntese e a é um coeficiente de ajuste da equação. A medida de R foi obtida no escuro depois de 20 min de aclimação. A curva de resposta de A, em relação à luz, e de R foi realizada a 28°C e com oito repetições, utilizando-se oito plantas por espécie.

As curvas de resposta da fotossíntese à temperatura, nas três espécies, foram feitas variando-se, concomitantemente, a temperatura da câmara de crescimento e da câmara da folha entre 15°C e 40°C em intervalos de 5°C, de forma que tanto a planta inteira como as folhas permanecessem na mesma temperatura. As plantas permaneciam em cada temperatura até estabilização da taxa de fotossíntese (ao redor de uma hora), e então se registrava a medida definitiva de A e das outras variáveis. O DPV, tanto na câmara de crescimento quanto na câmara de fotossíntese, foi mantido em valores entre 1 e 1,5 kPa, em todas as temperaturas utilizadas, ajustando-se a temperatura de ponto de orvalho do ar que entrava nas câmaras de crescimento e de fotossíntese.

Também se avaliou, sob DFFFA de 1.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a resposta de A em dois níveis de DPV (1,5 e 3,5 kPa) combinados com duas temperaturas (28°C e 35°C) e cinco repetições. Em todas as combinações de DPV e temperatura as condições dentro da câmara de crescimento e da câmara de fotossíntese foram semelhantes durante as medidas. As medidas eram registradas somente quando A e as demais variáveis estivessem estabilizadas.

A curva de resposta de A à variação da pressão parcial intercelular de CO_2 foi determinada em DFFFA de 1.200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As medidas foram iniciadas a partir da pressão parcial de CO_2 no ar de 38 Pa, com diminuição gradual até zero e, então, aumento gradual até 120 Pa. O CO_2 era injetado no circuito aberto de ar do medidor portátil de fotossíntese por um sistema automático de injeção com controle programável. A taxa de assimilação de CO_2 foi plotada em função de C_i . Quando A decresce linear e progressivamente, aproximando-se de zero, em função da diminuição de C_i , a concentração de CO_2 é o fator limitante à fotossíntese (Farquhar & Sharkey, 1982). A porção linear da curva de A em função de C_i foi ajustada a uma equação da reta $A = \delta + \Phi_c \cdot C_i$, em que o coeficiente angular da reta (Φ_c) representa a eficiência de carboxilação e δ o ponto de compensação de CO_2 , sendo utilizado como estimativa da fotorrespiração (Regina & Carboneau, 1995). O efeito relativo da resistência estomática sobre A (S) foi estimado pela seguinte equação: $S = [(A_{C_i} - A_{C_a})/A_{C_i}]100$, em que A_{C_a} representa a taxa de fotossíntese na pressão parcial de CO_2 no ar (38 Pa) e A_{C_i} , a taxa de fotossíntese na pressão parcial intercelular de CO_2 de 38 Pa (Farquhar & Sharkey, 1982).

O delineamento experimental foi em blocos ao acaso, com oito repetições por espécie e no caso das avaliações de A em função da temperatura foliar e DPV com 5 repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Resultados e Discussão

Neste trabalho, as taxas máximas de A, sob condições ideais de temperatura e DPV, foram de 9,8, 13,0 e 12,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em ‘Valência’, ‘Murcote’ e ‘Tahiti’, respectivamente, indicando diferentes capacidades de transporte de elétrons e eficiência de assimilação de CO_2 (Figura 1). Os valores observados estão dentro da faixa de variação observada por vários autores (Medina et al., 2002; Habermann et al., 2003a, 2003b; Ribeiro et al., 2004). ‘Valência’ apresentou ponto de saturação de luz ao redor de 750 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Em ‘Murcote’ e ‘Tahiti’, o ponto de saturação de luz não ficou evidente, pois houve pequenos aumentos em A em DFFFA acima de 1.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 1). As diferenças em A estão de acordo com os maiores valores no ponto de saturação de luz e indicam que a regeneração da

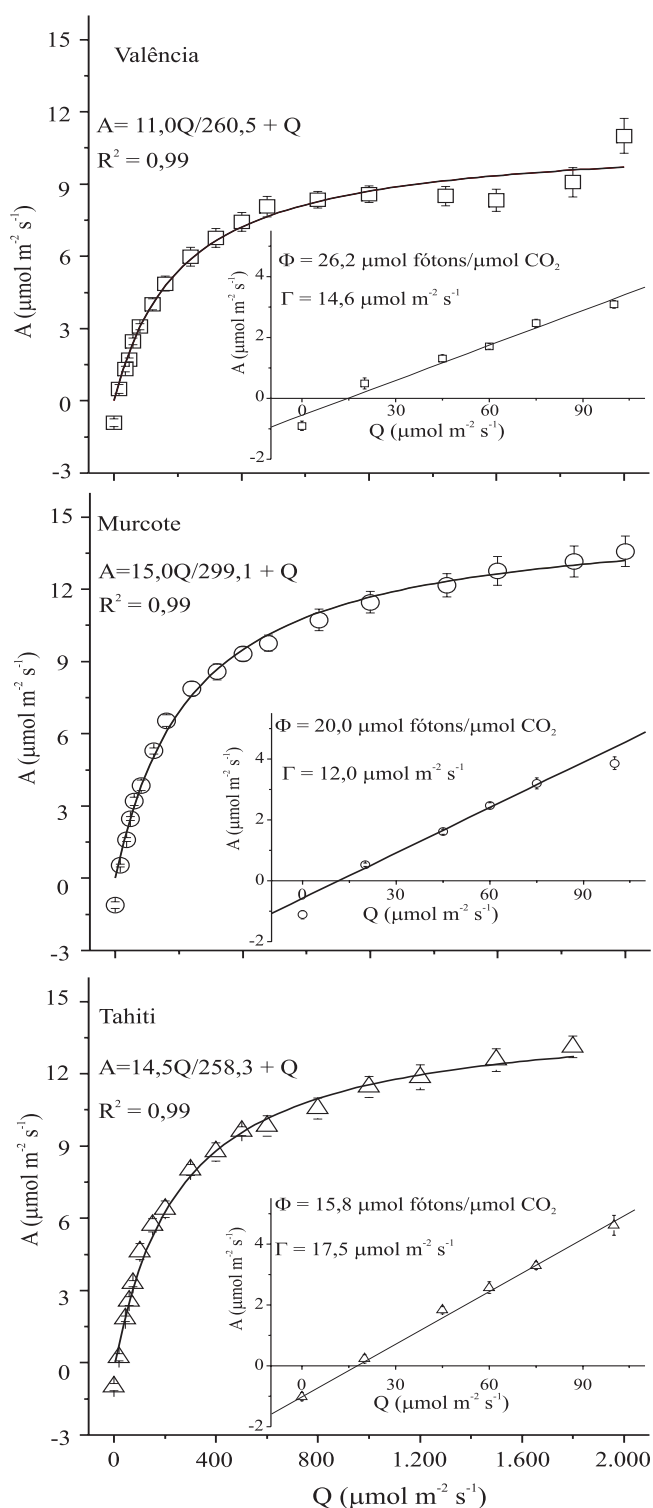


Figura 1. Taxa de assimilação de CO₂ (A) de acordo com a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Q) em laranja 'Valência', tangor 'Murcote' e lima ácida 'Tahiti'. Detalhe inserido no interior da figura principal mostra a eficiência quântica aparente (Φ) e o ponto de compensação lumínica (Γ). Barras representam desvio-padrão de oito repetições.

ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) ocorreu em diferentes DFFFA nas três espécies.

A eficiência quântica aparente (Φ , coeficiente angular da região linear da curva de resposta à luz na Figura 1) foi 0,038, 0,050 e 0,057 $\mu\text{mol CO}_2$ ($\mu\text{mol f\u00f3tons}$)⁻¹, respectivamente, em 'Valência', 'Murcote' e 'Tahiti'. Habermann et al. (2003a) observaram valores de Φ entre 0,03 e 0,05 $\mu\text{mol CO}_2$ ($\mu\text{mol f\u00f3tons}$)⁻¹, em laranja 'Pêra'. Estes valores estão dentro da variação observada em plantas vasculares terrestres, entre 0,05 e 0,12 $\mu\text{mol CO}_2$ ($\mu\text{mol f\u00f3tons}$)⁻¹ (Björkman & Demmig, 1987; Long et al., 1993). Pelo inverso deste quociente, pode-se estabelecer que, para fixar um mol de CO₂, são necessários 26, 20 e 16 mol fótons, respectivamente, para 'Valência', 'Murcote' e 'Tahiti' (Figura 1), indicando diferenças entre espécies na eficiência de utilização de ATP e NADPH no ciclo de Calvin. Long et al. (1993), comparando várias espécies com características e origens diferentes, obtiveram valor de $\Phi = 0,093 \pm 0,003 \mu\text{mol CO}_2$ ($\mu\text{mol f\u00f3tons}$)⁻¹, quando consideraram para o cálculo de Φ somente a radiação efetivamente absorvida. Quando Long et al. (1993) consideraram o coeficiente de absorção da radiação, obtiveram variações significativas em Φ , ou seja, entre 0,057 e 0,084 $\mu\text{mol de CO}_2$ ($\mu\text{mol de fótons}$)⁻¹.

Os pontos de compensação lumínica foram de 14,6, 12,0 e 17,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em 'Valência', 'Murcote' e 'Tahiti', respectivamente (Figura 1). Esses valores estão dentro da faixa de variação observada em outras árvores tropicais, entre 15 e 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Larcher, 1995; Habermann et al., 2003a). O ponto de compensação lumínica também é afetado pela taxa de respiração (R) (Larcher, 1995). Os valores de R das espécies estudadas foram semelhantes, isto é, $1,17 \pm 0,19$, $1,12 \pm 0,24$ e $1,14 \pm 0,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, indicando que as pequenas diferenças no ponto de compensação não foram devidas às diferenças em R.

A taxa de assimilação de CO₂ (Figura 1) e g_s (Figura 2) elevou-se com o aumento da DFFFA, de modo semelhante ao que ocorre em várias espécies (Turner, 1991) sob condições naturais. Esse tipo de resposta implica valores baixos de g_s no princípio da manhã e final da tarde, em citros, quando a DFFFA é baixa (Medina et al., 2002). Quando a DFFFA aumentou, A também aumentou, até o limite característico de cada espécie (Figura 1). O aumento de A até cerca de 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ causou queda em C_i (Figura 2), possivelmente devido a maior taxa de consumo de CO₂ em relação ao influxo de CO₂ através do poro estomático, nas três espécies. Decréscimos significativos em C_i podem acarretar queda em A devido à redução na concentração de CO₂ para atividade da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase-oxigenase (rubisco). Entretanto, menores valores de C_i também estimulam a

abertura dos estômatos, permitindo maior influxo de CO_2 para a cavidade subestomática (Raschke, 1979), o que tende a um equilíbrio entre consumo e entrada de CO_2 , mantendo C_i aproximadamente constante (Figura 2). Na faixa de variação da DFFFA entre 600 e 2.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, os valores de C_i mantiveram-se constantes, porém num patamar menor em 'Valência'. No entanto, a relação entre a eficiência de carboxilação instantânea, calculada pela razão A/C_i (Zhang et al., 2001), e g_s foi significativamente diferente entre as três espécies (Figura 2). Houve efeito compensatório entre A/C_i e g_s , de forma que o A , tanto em 'Murcote' quanto em 'Tahiti', foram semelhantes entre si e ambos maiores que 'Valência'.

A razão A/C_i aumentou com a DFFFA, possivelmente em decorrência do aumento da produção de ATP e NADPH necessários na fixação de CO_2 no ciclo de Calvin. Também se verificou relação linear entre eficiência de carboxilação e g_s (Figura 2), sugerindo a necessidade do aumento do fluxo de CO_2 na cavidade subestomática para manutenção de C_i e da fixação fotossintética de CO_2 . Portanto, o aumento de A/C_i deve ter ocorrido em função da disponibilidade de ATP e NADPH e do substrato para a rubisco (Farquhar & Sharkey, 1982).

O aumento da DFFFA causou um aumento gradativo de A e g_s , implicando numa relação linear entre as duas variáveis (Figura 3). O coeficiente angular de A vs. g_s

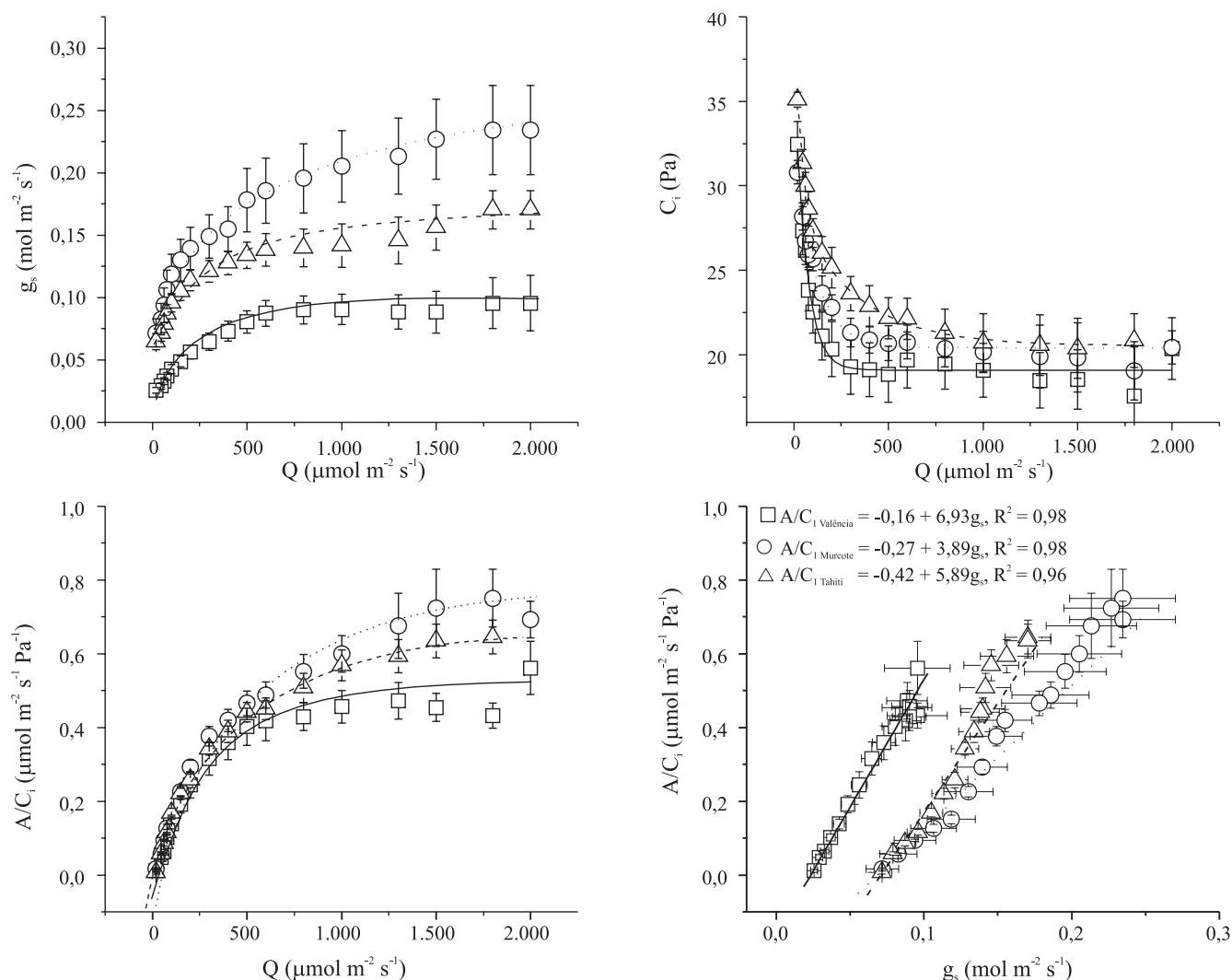


Figura 2. Variação da condutância estomática (g_s), da pressão parcial de CO_2 intercelular (C_i) e da eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i) de acordo com a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Q) e variação de A/C_i em função de g_s , em laranja 'Valência' (\square), tangerina 'Murcote' (\circ) e lima ácida 'Tahiti' (\triangle). Barras representam desvio-padrão de oito repetições.

(quociente A/g_s) representa a eficiência intrínseca do uso da água (iWUE). Os coeficientes angulares em ‘Valência’ e ‘Tahiti’ foram semelhantes, porém os valores absolutos de g_s foram maiores em ‘Tahiti’. Em ‘Murcote’ o coeficiente angular foi menor, mas g_s foi maior do que nas outras duas espécies. Assim, quando A de ‘Murcote’ é comparável com ‘Tahiti’, g_s em ‘Murcote’ é maior (Figura 3), implicando diferentes valores de iWUE. Apesar de menor A , ‘Valência’ apresenta maior eficiência de uso da água ($WUE = A/E$) do

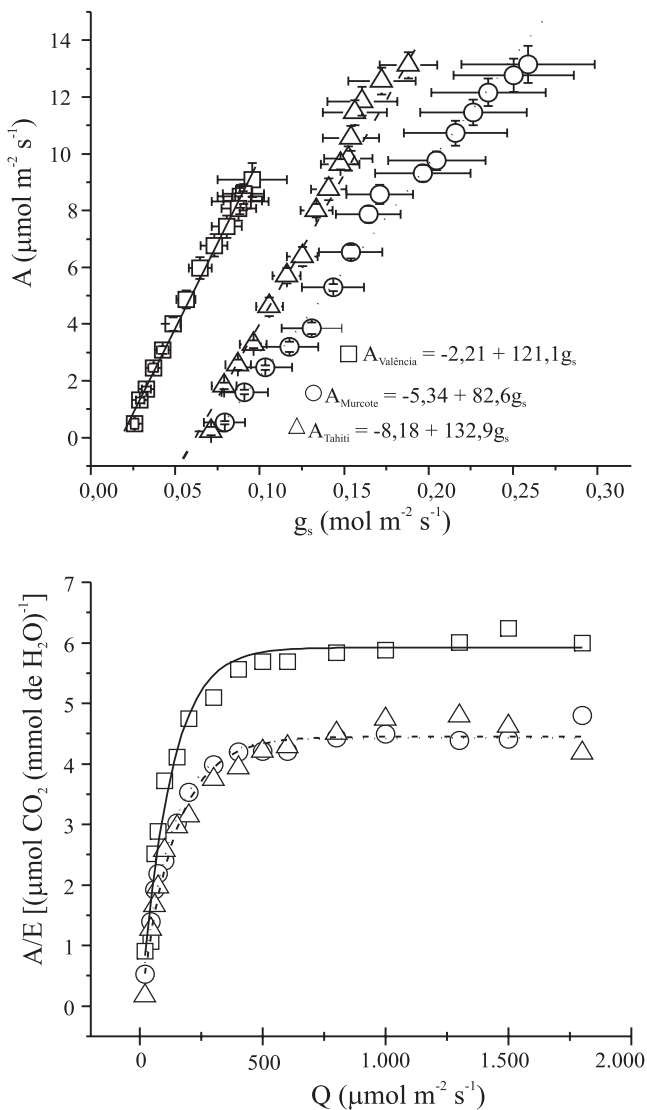


Figura 3. Relação entre taxa de assimilação de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s) e eficiência do uso de água (A/E) de acordo com a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Q) em laranja ‘Valência’ (\square), tangor ‘Murcote’ (\circ) e lima ácida ‘Tahiti’ (\triangle). Barras representam desvio-padrão de oito repetições.

que ‘Murcote’ e ‘Tahiti’ (Figura 3). Tal característica pode estar associada com adaptação diferencial à seca, podendo ser um importante aspecto relacionado à manutenção do status hídrico da planta em regiões de alta demanda atmosférica (Machado et al., 2002).

A análise dos resultados indicou que as diferenças em A entre ‘Valência’ e as outras duas espécies (‘Murcote’ e ‘Tahiti’) foram devidas às diferenças em g_s , combinadas com as diferenças nas eficiências de carboxilação instantânea (A/C_i) (Figuras 1, 2 e 3).

A curva de assimilação de CO_2 em função de C_i (Figura 4) foi utilizada para analisar as características da fotossíntese nas três espécies. Em valores baixos de C_i há um balanço negativo entre CO_2 fixado fotossinteticamente e o liberado pela respiração. A concentração interna de CO_2 correspondente ao balanço nulo entre a quantidade de CO_2 que entra e a que sai da câmara subestomática e define o ponto de compensação de CO_2 (δ). Os valores de δ foram praticamente iguais em ‘Murcote’ e ‘Tahiti’, isto é, 5,8 e 5,4 Pa, respectivamente, e estatisticamente maiores do que em ‘Valência’, que foi 4,8 Pa. Assim, também há diferença na taxa de fotorrespiração entre as espécies de citros, já que δ pode ser considerado como uma estimativa da fotorrespiração (Regina & Carbonneau, 1995). Tal aspecto apresenta importância fisiológica uma vez que a fotorrespiração protege o aparato fotossintético em condições de excesso de radiação ou quando o metabolismo fotossintético tem sua atividade decrescida por algum tipo de estresse ambiental tanto de caráter abiótico (Ribeiro et al., 2004) como biótico (Ribeiro et al., 2003a). A fotorrespiração é o principal dreno alternativo de elétrons, sendo responsável pelo consumo de ATP e NADPH gerados pelas reações fotoquímicas e colaborando para a manutenção da concentração de CO_2 no interior das folhas (Kozaki & Takeba, 1996).

A curva de A em função de C_i consiste de duas fases: uma fase inicial linear, em que a eficiência de carboxilação (Φ_c) da rubisco é estimada pelo coeficiente angular do incremento inicial de A em função de C_i ($\Delta A/\Delta C_i$). ‘Valência’, ‘Murcote’ e ‘Tahiti’ apresentaram Φ_c de 0,476, 0,527 e 0,726 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$, respectivamente, dentro da faixa de variação observada por Nataraja & Jacob (1999) e Habermann et al. (2003a). Valores máximos de A na saturação de CO_2 foram de 15,0, 15,5 e 22,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, em ‘Valência’, ‘Murcote’ e ‘Tahiti’. A diferença entre A máximo, observado nas curvas de resposta à luz, e em resposta à C_i ocorre, em parte, em razão da redução da taxa de fotorrespiração em altas concentrações de CO_2 (Berry & Björkman, 1980). Desde que maiores

incrementos de A são limitados pelo suprimento de RuBP para carboxilação (Farquhar & Sharkey, 1982), na faixa da curva em que $\Delta A/\Delta C_i$ aproxima-se a zero, o aumento de A é limitado pela capacidade da folha em regenerar RuBP para carboxilação (Farquhar & Sharkey, 1982). Observou-se, portanto, diferenças tanto na eficiência de carboxilação como na capacidade de regeneração de RuBP nas espécies estudadas (Figura 4). O crescimento, assim como o estágio fenológico das plan-

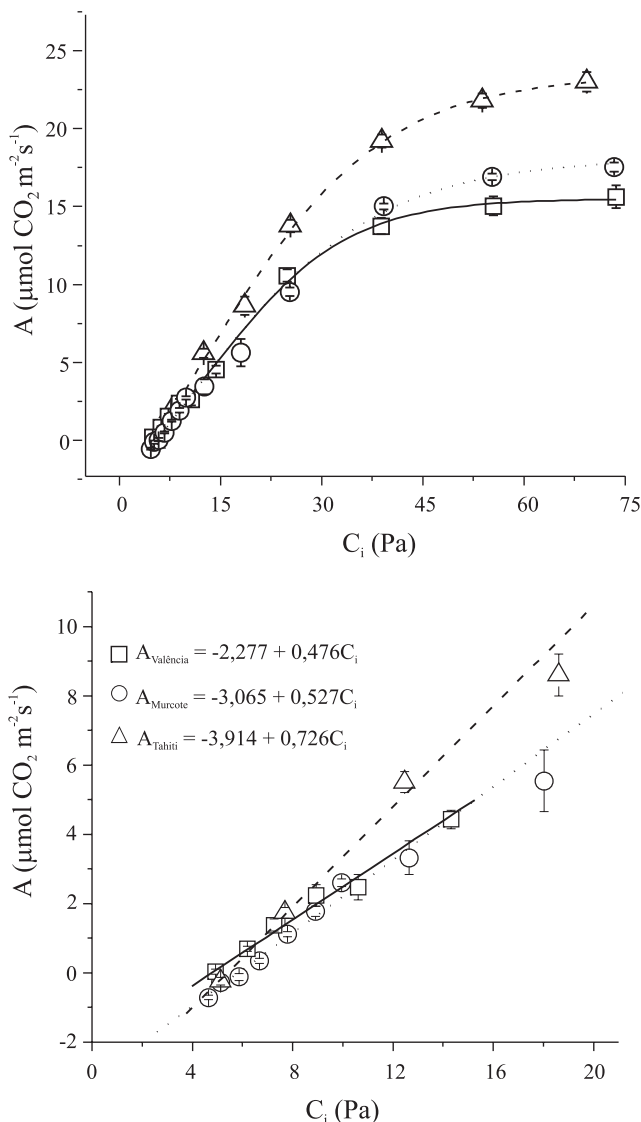


Figura 4. Taxa de assimilação de CO₂ (A) de acordo com a pressão parcial de CO₂ intercelular (C_i) e detalhe da fase linear de resposta e equação da reta com eficiência de carboxilação da rubisco em laranja 'Valência' (□), tanger 'Murcote' (○) e lima ácida 'Tahiti' (△). Barras representam desvio-padrão de oito repetições.

tas, pode influenciar a fotossíntese de citros, causando incrementos na atividade fotossintética e alterando a resposta da fotossíntese à variação dos fatores ambientais (Ribeiro et al., 2004).

Outro parâmetro importante derivado da curva A/C_i é a limitação da fotossíntese exercida pelo estômato (S) (Farquhar & Sharkey, 1982). Os valores de S foram 23%, 36% e 29% em 'Valência', 'Murcote' e 'Tahiti', respectivamente. Quanto à laranja, Habermann et al. (2003a) obtiveram S de 19%, ao passo que em 12 cultivares de seringueira Nataraja & Jacob (1999) observaram valores variando entre 8% e 22%. Jones (1998) indica valores de S ao redor de 20%, e o restante da limitação estaria relacionada à capacidade fotossintética das células do mesofilo (reações bioquímicas).

A taxa máxima de assimilação de CO₂ ocorreu a 25°C em 'Valência' e a 30°C em 'Murcote' e 'Tahiti' (Figura 5). Em temperaturas acima de 30°C, as três espécies apresentaram decréscimo em A , porém mais acentuado em 'Tahiti'. O padrão de resposta de g_s foi semelhante a A nas espécies estudadas (Figura 5). Os valores de g_s foram significativamente maiores em 'Murcote' e 'Tahiti', entre 25°C e 30°C, e também a variação em relação à temperatura foi mais pronunciada. Nas temperaturas extremas, isto é, 15°C e 40°C, g_s apresentou baixos valores nas três espécies. A variação da taxa de transpiração seguiu o mesmo padrão de g_s , visto que o DPV foi mantido aproximadamente constante em todas as temperaturas, sendo observada diminuição progressiva de WUE com o aumento da temperatura foliar. De modo geral, o aumento de A entre 15°C e 30°C parece estar relacionado tanto com o aumento da abertura estomática, permitindo maior difusão de CO₂ para os espaços intercelulares e sustentando altas taxa de fotossíntese, como também com o aumento da eficiência instantânea de carboxilação (Figura 5). Em temperaturas acima de 30°C, g_s e a razão A/C_i decresceram. Os valores de A/C_i foram máximos ao redor de 30°C em 'Murcote' e 'Tahiti' e entre 20°C e 30°C em 'Valência' (Figura 5). Acima de 30°C, a queda em A/C_i sugeriu uma possível queda da atividade de enzimas fotossintéticas e aumento da fotorrespiração (Larcher, 1995). Outros autores observaram valores semelhantes de temperatura ótima para citros e outras espécies arbóreas de origem tropical e subtropical (Larcher, 1995; Medina et al., 1999; Ribeiro et al., 2004). Assim, a queda de A , em temperaturas acima e abaixo da faixa ideal, ocorreu em função da queda em g_s e em A/C_i nas três espécies.

Sabe-se que g_s decresce em várias espécies com o aumento de DPV (Khairi & Hall, 1976; Sinclair & Allen

Junior, 1982; Medina et al., 1998). Nas três espécies estudadas, o aumento do DPV causou queda em g_s e em A.

O decréscimo de A aparentemente está relacionado com a queda em g_s . A queda em g_s e em A decorrente do

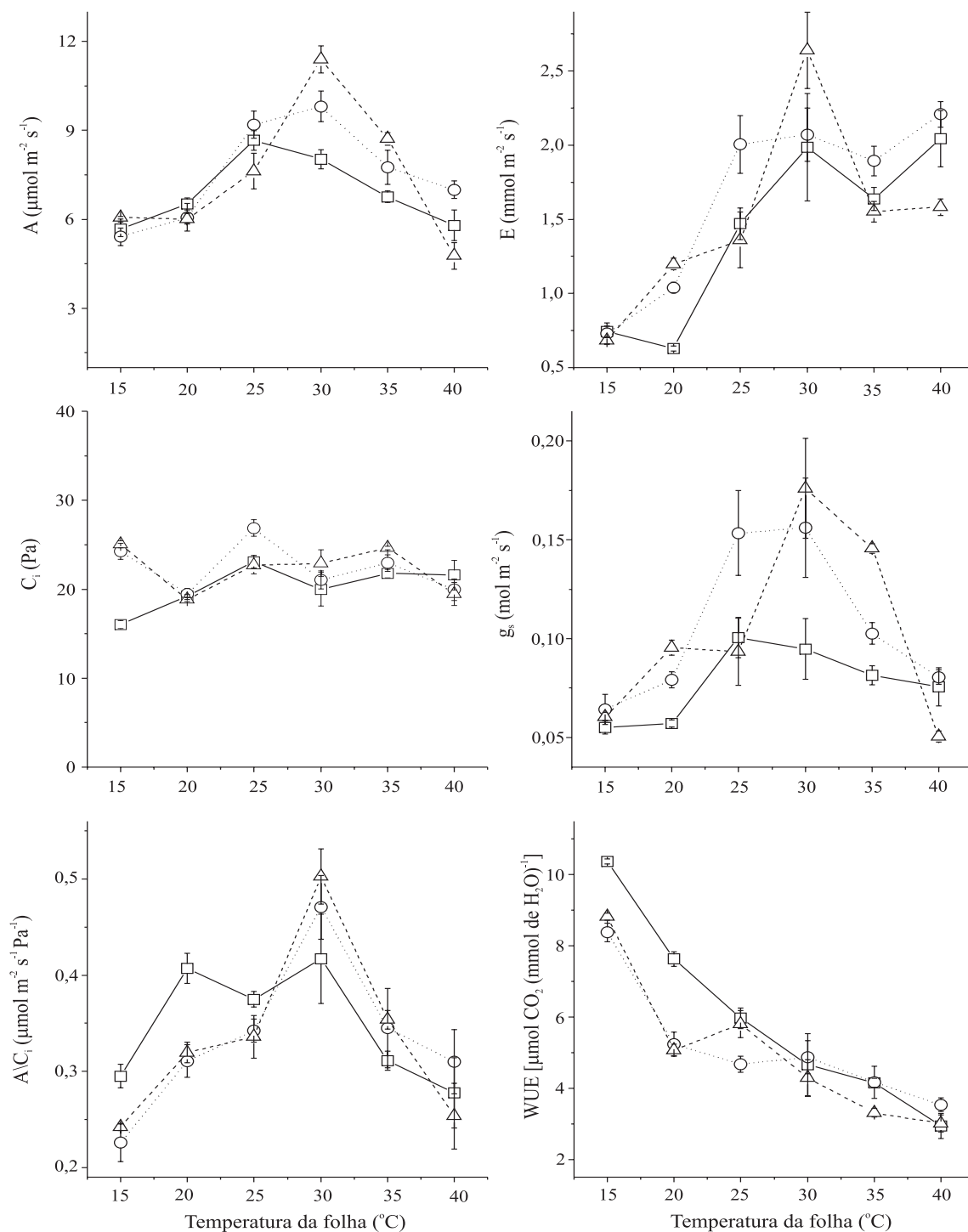


Figura 5. Resposta da taxa de assimilação de CO₂ (A), da taxa de transpiração (E), da pressão parcial de CO₂ intercelular (C_i), da condutância estomática (g_s), da eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i) e eficiência do uso de água (WUE) de acordo com a variação da temperatura da folha em laranja 'Valência' (□), tangerina 'Murcote' (○) e lima ácida 'Tahiti' (△). Barras representam desvio-padrão de cinco repetições.

aumento de DPV foi mais acentuada quando houve aumento da temperatura de 28°C para 35°C (Figura 6).

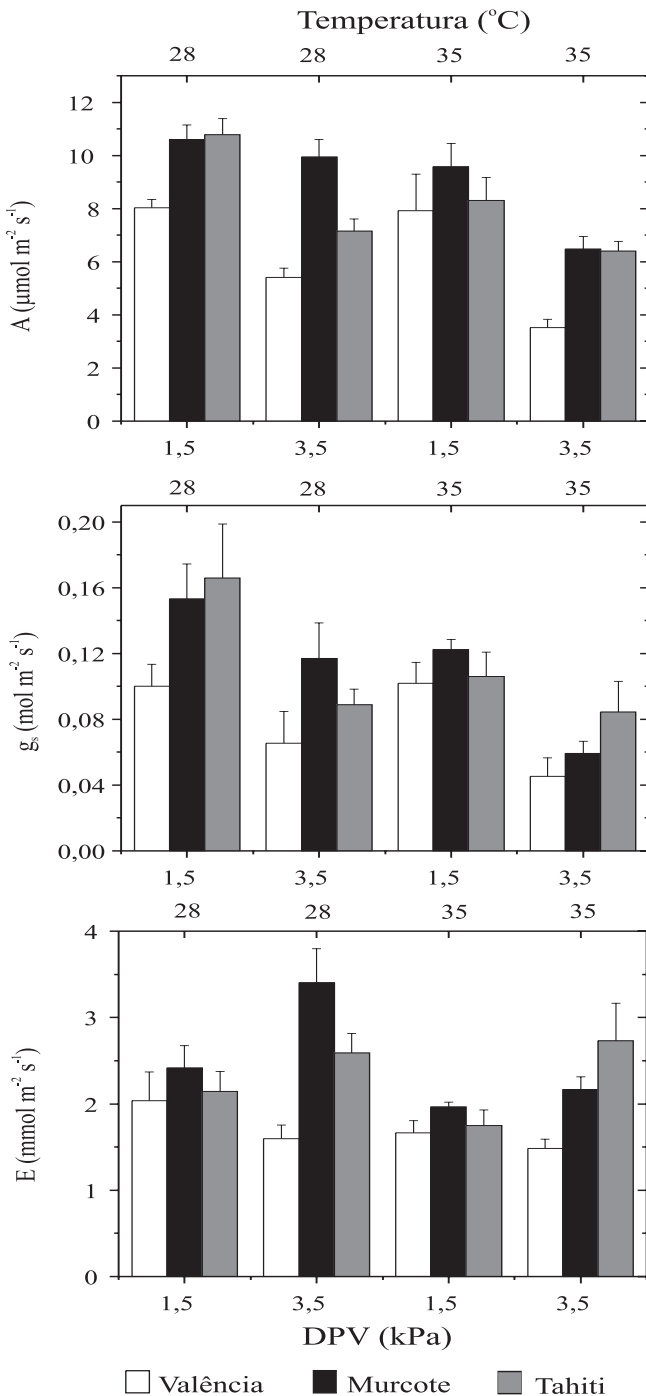


Figura 6. Resposta da taxa de assimilação de CO₂ (A), da condutância estomática (g_s) e da taxa de transpiração (E) de acordo com a variação do déficit de pressão de vapor (DPV) e da temperatura da folha em laranja ‘Valência’, tangor ‘Murcote’ e lima ácida ‘Tahiti’. Barras representam desvio-padrão de cinco repetições.

O aumento de DPV de 1,5 para 3,5 kPa, mantendo-se a mesma temperatura foliar, promoveu fechamento parcial dos estômatos nas três espécies estudadas (Figura 6), causando decréscimo em A. Ao se manter a temperatura foliar a 28°C, a queda em A foi causada somente pelo fechamento parcial dos estômatos (menor g_s) (Figura 6). Sob 35°C e DPV de 3,5 kPa, a queda em A ocorreu por causa da ação conjunta do efeito da temperatura sob g_s e A (Figuras 5 e 6). Em ‘Valência’, a taxa de transpiração (E) permaneceu praticamente constante com o aumento da temperatura e do DPV, porque g_s decresceu de forma proporcional ao aumento de DPV (Figura 6). Sinclair & Allen Junior (1982) observaram resultados semelhantes também em citros. Em ‘Murcote’ e em ‘Tahiti’, apesar de ter ocorrido fechamento parcial dos estômatos em função do aumento da temperatura e do DPV, a taxa de transpiração não permaneceu estável como em ‘Valência’ (Figura 6), apesar de o padrão de resposta ser semelhante nas três espécies. Em geral, sob condições naturais, quando a temperatura do ar aumenta, o DPV também aumenta e, nessas condições, têm-se observado a queda de A em torno do meio-dia (Syvertsen & Lloyd, 1994; Medina et al., 1999; Machado et al., 2002), provavelmente associada ao aumento da temperatura e de DPV.

Conclusões

1. As taxas máximas de assimilação de CO₂ nas três espécies são diferentes em função de diferenças na condutância estomática e na eficiência instantânea de carboxilação.
2. As eficiências quânticas e de carboxilação, assim como as limitações relativas dos estômatos à fotossíntese são diferentes nas três espécies estudadas.
3. A temperatura foliar afeta a taxa de assimilação de CO₂ por efeitos causados na condutância estomática e na eficiência de carboxilação.
4. A queda da taxa de assimilação de CO₂ com o aumento do déficit de pressão de vapor é maior em função do aumento da temperatura foliar.

Agradecimentos

À Fapesp, pelo suporte financeiro e bolsa concedida a Rafael Vasconcelos Ribeiro; ao CNPq, pelas bolsas concedidas a Eduardo Caruso Machado e Camilo Lázaro Medina.

Referências

- BERRY, J.; BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.31, p.491-543, 1980.
- BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v.170, p.489-504, 1987.
- FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v.33, p.317-345, 1982.
- HABERMANN, G.; MACHADO, E.C.; RODRIGUES, J.D.; MEDINA, C.L. CO₂ assimilation, photosynthetic light response curves, and water relations of 'Pêra' sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.15, p.79-87, 2003a.
- HABERMANN, G.; MACHADO, E.C.; RODRIGUES, J.D.; MEDINA, C.L. Gas exchange rates at different vapor pressure deficits and water relations of 'Pera' sweet orange plants with citrus variegated chlorosis. **Scientia Horticulturae**, v.98, p.233-245, 2003b.
- JONES, H.G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, v.49, p.387-398, 1998.
- KHAIRI, M.M.A.; HALL, A.E. Temperature and humidity effects on net photosynthesis and transpiration of citrus. **Physiologia Plantarum**, v.36, p.29-34, 1976.
- KOZAKI, A.; TAKEBA, G. Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation. **Nature**, v.384, p.557-560, 1996.
- KRIEDEMANN, P.E.; BARRS, H.D. Citrus orchards. In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). **Water deficit and plant growth**. New York: Academic, 1981. v.6, p.325-418.
- LARCHER, W. **Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups**. Berlin: Springer, 1995.
- LONG, S.P.; POSTL, W.F.; BOLHÁR-NORDENKAMPF, H.R. Quantum yield for uptake of carbon dioxide in C₃ vascular plants of contrasting habitats and taxonomic groupings. **Planta**, v.189, p.580-587, 1993.
- MACHADO, E.C.; MEDINA, C.L.; GOMES, M.M.A. Teor de água no substrato de crescimento e fotossíntese em laranja 'Valência'. **Bragantia**, v.58, p.217-226, 1999.
- MACHADO, E.C.; MEDINA, C.L.; GOMES, M.M.A.; HABERMANN, G. Variação sazonal da fotossíntese, condutância estomática e potencial da água na folha de laranja 'Valência'. **Scientia Agricola**, v.59, p.53-58, 2002.
- MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C.; GOMES, M.M.A. Condutância estomática, transpiração e fotossíntese em laranja 'Valência' sob deficiência hídrica. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.11, p.29-34, 1999.
- MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C.; PINTO, J.M. Fotossíntese de laranja 'Valência' enxertada sobre quatro porta-enxertos e submetida à deficiência hídrica. **Bragantia**, v.57, p.1-14, 1998.
- MEDINA, C.L.; SOUZA, R.P.; MACHADO, E.C.; RIBEIRO, R.V.; SILVA, J.A.B. Photosynthetic response of citrus grown under reflective aluminized polypropylene shading nets. **Scientia Horticulturae**, v.96, p.115-125, 2002.
- NATARAJA, K.N.; JACOB, J. Clonal differences in photosynthesis in *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. **Photosynthetica**, v.36, p.89-98, 1999.
- RASCHKE, K. Movements using turgor mechanisms: movements of stomata. In: HAUPT, W.; FEINLEIB, M.E. (Ed.). **Encyclopedia of Plant Physiology**. Berlin: Springer-Verlag, 1979. p.383-441. (Physiology of movements. New series, 7).
- REGINA, M.A.; CARBONNEAU, A. Fotorrespiração em folhas de *Vitis vinifera* por dois métodos, baseados em medidas de trocas gasosas. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.7, p.159-164, 1995.
- RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Early photosynthetic responses of sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.62, p.167-173, 2003a.
- RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Growth- and leaf-temperature effects on photosynthesis of sweet orange seedlings infected with *Xylella fastidiosa*. **Plant Pathology**, v.53, p.334-340, 2004.
- RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F.; PIMENTEL, C. High temperature effects on the response of photosynthesis to light in sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.15, p.89-97, 2003b.
- SALVA, R.A. Citrus tree production in Brazil. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF CITRUS NURSERYMEN, 6., 2001, Ribeirão Preto, SP. **Proceedings**. Bebedouro: Estação Experimental de Citricultura, 2001. p.11-16.
- SINCLAIR, T.R.; ALLEN JUNIOR, L.H. Carbon dioxide and water vapor exchange of leaves on field-grown citrus trees. **Journal of Experimental Botany**, v.33, p.1166-1175, 1982.
- SYVERTSEN, J.P.; LLOYD, J.J. Citrus. In: SCHAFFER, B.; ANDERSEN, P.C. (Ed.). **Handbook of environmental physiology of fruit crops**. Boca Raton: CRC, 1994. v.2, p.65-99.
- TURNER, N.C. Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.54, p.137-154, 1991.
- ZHANG, S.; LI, Q.; MA, K.; CHEN, L. Temperature-dependent gas exchange and stomatal/non-stomatal limitation to CO₂ assimilation of *Quercus liaotungensis* under midday high irradiance. **Photosynthetica**, v.39, p.383-388, 2001.

Recebido em 18 de agosto de 2004 e aprovado em 20 de abril de 2005