

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO – UFPE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL – PPGBV

DÉBORAH ALANI SILVA DE OLIVEIRA

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS DE LICURI E
MACAÚBA SOB CONDIÇÕES DE CAMPO**

RECIFE
2014

DÉBORAH ALANI SILVA DE OLIVEIRA

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS DE LICURI E
MACAÚBA SOB CONDIÇÕES DE CAMPO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do grau de mestre.

Área de Concentração: Ecologia Vegetal

Linha de Pesquisa: Ecofisiologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos

RECIFE
2014

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Oliveira, Déborah Alani Silva de
Respostas ecofisiológicas e morfoanatômicas de licuri e macaúba sob
condições de campo/ – Recife: O Autor, 2014.

53 folhas : il., fig., tab.

Orientador: Mauro Guida dos Santos

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de
Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas, Biologia
Vegetal, 2014.

Inclui bibliografia

1. Palmeira 2. Macaúba 3. *Syagrus coronata* I. Santos, Mauro
Guida dos (orientador) II. Título

584.5

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB- 2014- 288

DÉBORAH ALANI SILVA DE OLIVEIRA

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS DE LICURI E
MACAÚBA SOB CONDIÇÕES DE CAMPO**

Dissertação defendida em 20/02/2014 e aprovada pela banca examinadora:

Orientador:

Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos (Departamento de Botânica – UFPE)

Membros titulares:

Prof. Dr. Marcos Vinicius Meiado (Departamento de Biociências – UFS)

Prof.^a. Dr.^a. Emília Cristina Pereira de Arruda (Departamento de Botânica – UFPE)

Membros suplentes:

Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima (Departamento de Ciências Biológicas – UFRPE)

Prof.^a. Dr.^a. Jarcilene Silva de Almeida Cortez (Departamento de Botânica – UFPE)

Aos meus pilares, Humberto Siqueira (in memoriam) e Lúcia
DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Prof. Mauro Guida pela atenção, confiança e apoio desde o período do estágio. O seu “sim” me proporcionou crescer como pesquisadora e como pessoa.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos concedida.

À secretaria do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal nas pessoas de Adriano e Hildebrando.

Aos colegas do LEV pela acolhida, ensinamentos, sugestões, ajuda (“mecânica” e “intelectual”), apoio, paciência (MUITA!) e risos. Admiração grande por vocês!

Às “meninas do CETENE”, Josi e Gabi, pela presteza e simpatia em todas as vezes que precisei usar os equipamentos.

À Izabelle Dourado pelos dados meteorológicos da Usina de Biodiesel em Caetés e ao “seu” Peixe pelas histórias que, até hoje, geram boas risadas.

Aos colegas do PPGBV, em especial Lumen, Tati, Rafa, James e Lívia (Monga), e todos aqueles que foram para o Curso de Campo. Obrigada pelo apoio nos momentos de desespero e pela alegria multiplicada nas “conversas de corredor”, cafés, açaís, almoços e passeios.

Aos amigos (mais que) queridos e que estão comigo sempre: Conceição (MCMF), Clari, Ilaninha, Valerinha, Fael, Bruno Edson, Allyson, Julito, Talitinha, Lulu de Freitas, Pedro, Raulzito, Ray (meu bebê) e Stelin(d)ha.

À Raquel, Mairoca, Carol e Bob, pelos mais de 10 anos de amizade, conversas, compreensão (principalmente nesse último ano) e amor gratuito.

Aos amigos mais cafuçús do mundo inteiro, Zezinho, Salgadim, Nilowski, Danipiri e gata Fernanda. Boneco em Olinda, parede riscada, cocos, gargalhadas, image/visage,... já estou levando vocês pro resto da minha vida!

À Renata (Chik), Lia (Xuli) e Lumen, pela “parceria que deu certo” (é preciso dizer mais??) e, principalmente, pela paciência comigo. Obrigada por todos os momentos vividos e convívios!

À Jais (“Suricate-mãe”) pela ajuda nas análises bioquímicas (em TODAS!), conselhos, carinho, cuidado, “compartilhamento de informações” e mimos!

Ao Zezinho (uma companhia tão ciiiida!), pela ajuda nas estatísticas (que não foram poucas), idas ao campo, passeios na Shangolina, devaneios,... Obrigada por me permitir te conhecer!

Aos meus pais amados, Siqueira (*in memoriam*) e Lúcia, pelo amor, acalanto, carinho e torcida verdadeira. Nenhum sacrifício foi em vão. Obrigada por estarem comigo sempre!

Aos meus irmãos, Bruno e Pedro, pelo incentivo, amor e “arengas”. Nosso reencontro sempre é cheio de risos!

Àqueles que ajudaram direta ou indiretamente na execução deste trabalho e na conclusão desse ciclo, muito obrigada!

“Não tenha medo de crescer lentamente; tenha medo apenas de ficar parado.”
Provérbio chinês

RESUMO

O governo vem incentivando a pesquisa em busca de novas espécies produtoras de óleo, visando outras fontes, que não as espécies utilizadas na alimentação, para a produção de biodiesel. Neste trabalho, foi avaliada a performance fotossintética de duas palmeiras (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc. e *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.) submetidas à sazonalidade do Agreste meridional pernambucano. Sob condições de campo, foram mensurados a umidade do solo, o potencial hídrico foliar e as trocas gasosas foliares. Além disso, foram coletadas amostras para análises bioquímicas de compostos primários e análises anatômicas. A umidade do solo na estação seca apresentou teores abaixo de 10%. Em detrimento à baixa disponibilidade de água no solo, o potencial hídrico foliar, em ambas as espécies, foi menor durante a estação seca, atingindo valores de -1,3 MPa em *S. coronata* (que não mostrou diferença entre turnos) e em *A. aculeata* o potencial hídrico foi -1,2 MPa e -1,3 MPa, no turnos manhã e tarde, respectivamente. Todos os parâmetros de trocas gasosas diminuíram na estação seca, em *S. coronata* e *A. aculeata*. Nas análises bioquímicas, não houve diferença dos metabólitos primários entre as estações em *S. coronata*, somente para o conteúdo de carboidratos. Em *A. aculeata*, houve diferença nos teores de carboidrato, proteína e aminoácido. Quanto às características anatômicas, ambas as espécies possuem adaptações a ambientes submetidos à baixa disponibilidade hídrica, como cutícula espessa, células buliformes e estômatos concentrados na superfície abaxial. *S. coronata* e *A. aculeata*, apesar de cultivadas em um local sob a mesma pressão ambiental, apresentam diferentes mecanismos de tolerância ao déficit hídrico: enquanto a primeira lida com a escassez hídrica ajustando suas trocas gasosas, a segunda, além do forte controle estomático, regula o conteúdo de metabólitos primários.

Palavras chave: *Syagrus coronata*, *Acrocomia aculeata*, trocas gasosas, déficit hídrico, anatomia foliar.

ABSTRACT

The government has encouraged the search for new species that producing oil, aiming sources other than the species used as food for the production of biodiesel. In this work, we avaluated the photosynthetic performance of two palm trees (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc. e *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.) under the seasonality in Pernambuco. Under field conditions, we measured soil moisture, leaf water potential and leaf gas exchange. In addition, samples were collected for biochemical analysis of primary compounds and anatomical characterization. Soil moisture in the dry season showed levels below 10%. Because of the low water availability in the soil, the leaf water potential, in both species, was lower during the dry season, reaching values of -1.3 MPa in *S. coronata* (which showed no difference between shifts) and *A. aculeata* water potential was -1.2 MPa and -1.3 MPa, in morning and afternoon, respectively. All gas exchange parameters decreased in the dry season, in *S. coronata* and *A. aculeata*. In biochemical analysis, no difference of primary metabolites between seasons in *S. coronata*, only for the carbohydrate content. *A. aculeata*, showed difference in the amounts of carbohydrate, protein and amino acid. Anatomical characterization showed that both species have adaptations for environments exposed to low water availability, such as thick cuticle, bulliform cells and concentrated stomata on abaxial surface. *S. coronata* and *A. aculeata*, although grown in a place under the same environmental pressure, have different mechanisms of tolerance to water deficit: while the first adjust its gas exchange, the other one have a strong stomatal control and adjust the primary metabolits.

Key words: *Syagrus coronata*, *Acrocomia aculeata*, gas exchange, water deficit, leaf anatomy.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Precipitação mensal acumulada de maio de 2011 a novembro de 2012, no município de Caetés, Pernambuco.	30
Figura 2	Umidade do solo (US) nas estações seca e chuvosa, em Caetés, Pernambuco. Letras diferentes denotam diferenças estatísticas pelo teste Student's Newman Keuls a 5% de probabilidade. Os valores são a média de cinco repetições ($\pm$ EP).	31
Figura 3	Potencial hídrico (Ψ_w) em <i>S. coronata</i> e <i>A. aculeata</i> nas estações seca e chuvosa, em Caetés, Pernambuco. Letras diferentes denotam diferenças estatísticas dentro da mesma espécie pelo teste Student's Newman Keuls a 5% de probabilidade. Os valores são a média de cinco repetições ($\pm$ EP).	36
Figura 4	Trocas gasosas em indivíduos de <i>S. coronata</i> e <i>A. aculeata</i> observadas sob condições de campo em Caetés-PE, durante as estações chuvosa e seca. A condutância estomática (g_s), B assimilação de CO ₂ (A), C transpiração (E), D eficiência do uso da água (EUA). Letras diferentes denotam diferenças estatísticas dentro da mesma espécie pelo teste Student's Newman Keuls a 5% de probabilidade. Os valores são a média de cinco repetições ($\pm$ EP).	38
Figura 5	Efeito da sazonalidade no conteúdo foliar de compostos metabólicos primários em <i>S. coronata</i> e <i>A. aculeata</i> . A carboidratos solúveis totais (CST), B amido, C proteínas solúveis totais (PST), D aminoácidos livres totais (ALT), E clorofila a (Chl a), F clorofila b (Chl b), G carotenoides (CAR). Letras diferentes denotam diferenças estatísticas dentro da mesma espécie pelo teste Student's Newman Keuls a 5% de probabilidade. Os valores são a média de cinco repetições ($\pm$ EP).	40
Figura 6	<i>Syagrus coronata</i> ; nervura central do folíolo e mesofilo foliar. Microscopia óptica, Coloração Azul de Astra e Safranina. A visão geral da nervura central do folíolo; a seta indica células buliformes, B visão geral do mesofilo foliar, C superfície abaxial do mesofilo foliar; o asterisco mostra a câmara subestomática. Barras = 100 μ m (A, B), 20 μ m (C).	41
Figura 7	<i>Syagrus coronata</i> ; epidermes adaxial e abaxial. Microscopia óptica, Coloração Safranina. A , C epiderme adaxial, B , D epiderme abaxial. Barras = 100 μ m (A, B), 20 μ m (C, D).	42
Figura 8	<i>Acrocomia aculeata</i> ; nervura central do folíolo e mesofilo foliar. Microscopia óptica, Coloração Azul de Astra e Safranina. A visão geral da nervura central do folíolo; a seta indica células buliformes, B visão geral do mesofilo foliar; o asterisco mostra o complexo estomático. Barras = 100 μ m (A) 20 μ m (B).	43
Figura 9	<i>Acrocomia aculeata</i> ; epidermes adaxial e abaxial. Microscopia óptica, Coloração Safranina. A , C epiderme adaxial, B , D epiderme abaxial. Barras = 100 μ m (A, B), 20 μ m (C, D).	43

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Características de secções transversais, densidade estomática (DE; número de estômatos.mm ⁻²), comprimento e largura dos estômatos (µm) em folhas maduras e não senescentes de <i>S. coronata</i> e <i>A. aculeata</i> . Letras diferentes nas colunas denotam diferenças estatísticas pelo teste t a 5% de probabilidade. Os valores são a média de 48 repetições (±EP).	45
-----------------	---	----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

US	Umidade do solo
PU	Peso úmido do solo
PS	Peso seco do solo
Ψ_w	Potencial hídrico
IRGA	Analizador de gases por infravermelho
g_s	Condutância estomática
A	Taxa de assimilação líquida de CO ₂
E	Transpiração
EUA	Eficiência do uso da água
CST	Carboidratos solúveis totais
ALT	Aminoácidos livres totais
PST	Proteínas solúveis totais
Chl <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>
Chl <i>b</i>	Clorofila <i>b</i>
CAR	Carotenoides
DE	Densidade estomática
DPV	Déficit de pressão de vapor
CO ₂	Dióxido de carbono
AMD	Amido
BSA	Albumina sérica bovina
TFK	Tampão fosfato de potássio

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS.....	6
RESUMO	9
ABSTRACT	10
LISTA DE FIGURAS	11
LISTA DE TABELAS.....	12
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	13
ÍNDICE	14
1 INTRODUÇÃO GERAL.....	14
2 REVISÃO DE LITERATURA	16
2.1 BIOCOMBUSTÍVES.....	16
2.2 <i>SYAGRUS CORONATA</i> (MART.) BECC.....	16
2.3 <i>ACROCOMIA ACULEATA</i> (JACQ.) LODD. EX MART.....	18
2.4 RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS AO DÉFICIT HÍDRICO	18
2.5 RESPOSTAS MORFOANATÔMICAS AO DÉFICIT HÍDRICO	21
2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	23
3 RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS DE LICURI E MACAÚBA SOB CONDIÇÕES DE CAMPO	28
3.1 INTRODUÇÃO.....	28
3.2 MATERIAL E MÉTODOS	29
3.2.1 <i>Material vegetal e condições de campo</i>	29
3.2.2 <i>Medida da umidade do solo (US)</i>	31
3.2.3 <i>Medida de potencial hídrico foliar (Ψ_w)</i>	31
3.2.6 <i>Análises anatômicas</i>	34
3.2.7 <i>Análise estatística</i>	35
3.3 RESULTADOS	35
3.3.1 <i>Condições climáticas</i>	35
3.3.2 <i>Umidade do solo e potencial hídrico foliar</i>	35
3.3.3 <i>Trocas gasosas</i>	36
3.3.4 <i>Análises bioquímicas</i>	38
3.3.5 <i>Análises anatômicas</i>	41
3.4 DISCUSSÃO	45
3.5 CONCLUSÃO.....	49
3.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49

1 INTRODUÇÃO GERAL

O Agreste caracteriza-se por ser uma zona de transição entre a Zona da Mata e o Sertão. De acordo com Andrade - Lima (1960), a vegetação é em regra mais densa que a do sertão, o solo geralmente mais profundo e a pluviosidade mais regular e elevada (entre 300 e 1200 mm/ano).

As áreas rurais do Agreste pernambucano, além de serem reconhecidas economicamente pela predominância da atividade pecuária leiteira, também apresentam como característica peculiar, marcante, em diversos municípios, a predominância da pequena propriedade rural. De acordo com dados do IBGE (2009), essas propriedades, de cunho familiar, exploram atividades agrícolas, constituindo-se, assim, a base produtiva de sustentação econômica das famílias rurais, com reflexos na arrecadação, circulação e distribuição de recursos financeiros municipais. Verifica-se nessa mesoregião que a dinâmica produtiva conduzida pelos agricultores, ao longo dos anos, se mostra insuficiente para alavancar um processo de desenvolvimento regional, já que os métodos e tecnologias utilizados (HAYAMI; RUTTAN, 1988) não vislumbram possibilidades de melhorias da produtividade das culturas exploradas, bem como pela resistência a inovações, à falta de infraestrutura de apoio e informação. No entanto, a vegetação xerófila, típica dessa região, apresenta grande potencial forrageiro, frutífero, medicinal e energético, que pode ser explorado de maneira a garantir a sustentabilidade econômica local.

O governo vem incentivando a pesquisa em busca de novas espécies produtoras de óleo, visando outras fontes que não a soja, para a produção de biocombustível. Este surge como uma alternativa ao diesel por ser renovável, ser fabricado por diversas matérias-primas, possuir custo relativamente baixo, poluir menos o ambiente e por contribuir pouco para o aumento do efeito estufa. Portanto, aliar espécies com grande potencial energético e adaptadas a períodos de submissão ao déficit hídrico com a necessidade de se obter óleo de boa qualidade para a produção de biodiesel, pode ser uma alternativa viável para atender à demanda local por fonte energética, a fim de sustentar pequenos geradores, motores de máquinas agrícolas, entre outros. Assim, alguns estudos vem sendo realizados para a identificação dessas espécies com alto potencial oleaginoso na região Nordeste.

As palmeiras nativas licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) e macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart.), por apresentarem sementes com altos teores de óleo, aparecem como uma ótima alternativa para produção de biodiesel na região Nordeste. No

entanto, poucos estudos foram realizados acerca da fisiologia dessas plantas, em condições de campo, nas áreas de interesse para implantação de plantios racionais. Tais estudos são de suma importância para conhecer a ecofisiologia de espécies que possam vir a ser exploradas para garantia de sucesso em empreendimentos futuros. Assim, o presente trabalho visa estudar a performance fotossintética, as relações hídricas e os aspectos anatômicos foliares das duas palmeiras sob o efeito da sazonalidade no agreste meridional pernambucano.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 BIOCOMBUSTÍVEIS

Com o aumento da demanda mundial por energia, há a necessidade urgente de se buscar outras fontes, preferencialmente renováveis, para os derivados de petróleo. A crescente preocupação com o meio ambiente e, em particular, com as mudanças climáticas globais, coloca em risco a própria sustentabilidade do atual padrão de consumo energético. A aposta brasileira são os biocombustíveis. Frente a essa problemática, o uso de biodiesel, obtido de óleos vegetais, vem sendo considerado uma alternativa promissora para substituir os combustíveis fósseis (MOURA et al., 2009). A utilização do biodiesel constitui-se em um importante mecanismo de inovação e mola propulsora do segmento econômico baseado na oportunidade de aproveitamento de espécies regionais.

A oferta de matéria-prima parece ser uma das principais dificuldades restritivas para uma produção extensiva de biodiesel. Cerca de 80% da produção no país vem da soja, que, apesar de possuir alto teor lipídico, não seria a melhor opção, quando considerados o rendimento e o custo em comparação com os da produção a partir de oleaginosas perenes (BELTRÃO; OLIVEIRA, 2007). Todavia, predomina a escassez de informações botânicas, ecológicas e agrônômicas que possibilitem a incorporação de outras oleaginosas em sistemas de produção, sobretudo em aspectos relacionados às suas propagações (COSTA; MARCHI, 2008).

Entre as várias espécies oleaginosas com potencial para a geração de agroenergia, as palmeiras chamam a atenção pela elevada produtividade, gerando rendimentos superiores, quando comparadas às fontes tradicionais de matéria-prima para o biodiesel, além de poderem ser aproveitadas para a cogeração de energia (COSTA; MARCHI, 2008).

A favor da otimização do uso das fontes energéticas disponíveis e não convencionais, o Brasil possui muitas espécies de palmeiras, a exemplo do licuri e da macaúba, com potencial para produção de óleo, visando à produção de biodiesel.

2.2 *Syagrus coronata* (MART.) BECC

Syagrus coronata (Mart.) Becc., o licuri, pertence à subfamília Arecoideae, tribo Cocoeae, subtribo Butineae (NOBLICK, 1986). Essa subfamília é a maior entre a família Arecaceae, reunindo, atualmente, 115 gêneros e 1500 espécies (UHL et al., 1995). O licuri é uma palmeira encontrada nos estados de Pernambuco, Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba,

Sergipe e Minas Gerais, na Caatinga e em florestas semidecíduas, zonas de transição entre Restinga e Cerrado. Possui estipe não perfilhado de 3-10 metros de altura e 15-25 cm de diâmetro. Não há entrenós visíveis em seu estipe retangular. Possui cinco fileiras de folhas com fibras grossas, chatas na bainha. Seus frutos são elipsóides, amarelados, também amarronzados, de 2,5 a 3,0 cm de comprimento, com mesocarpo succulento adocicado (LORENZI, 2010). De acordo com Crepaldi (2001), os cachos de licuri têm em média 1357 frutos. Por compor a Caatinga, onde os grandes períodos secos se alternam com as estações chuvosas, esta palmeira suporta bem as secas prolongadas e floresce e frutifica por um longo período do ano (LORENZI, 1992). Apesar de pequenas variações, os meses de março, junho e julho apresentam maior frutificação, caracterizando o período da safra (BONDAR, 1938; NOBLICK, 1986).

Dentre os principais usos do licuri, destacam-se os gêneros alimentícios (óleo, leite de coco, cocadas e doces), de construção (telhados, paredes, mourões, ranchos, barracas e banheiros), artesanais (bolsas, cestas, cordas e vassouras) e medicinais (RUFINO et al., 2008). Adicionalmente, deve-se ressaltar sua extrema importância como fonte de alimento para a fauna silvestre, posto sua capacidade contínua de recursos. Em um estudo sobre a composição nutricional do licuri, Crepaldi e colaboradores (2001) destacaram o teor de lipídios (49,2%) e proteínas (11,5%) da amêndoa (sementes) e o teor de carboidratos totais da polpa dos frutos (13,2%). O teor de lipídios é elevado e similar ao padrão encontrado para outras espécies de palmeiras (como o dendê), no entanto, o teor de proteínas é maior do que o encontrado em frutos de espécies de palmeiras amazônicas.

Embora o óleo extraído da semente de licuri seja utilizado nas comunidades do semiárido como óleo comestível, o seu uso pode ser mais apropriado como matéria prima nas indústrias de cosméticos e produtos de higiene biodegradáveis, podendo ainda ser utilizado na produção de biocombustíveis (GOMES NETO et al., 2009).

Apesar do conhecimento sobre os aspectos sócio-econômicos (RUFINO et al., 2008; CREPALDI et al., 2001), atributos ecológicos (OLIVEIRA et al., 2012), características anatômicas (MACHADO; BARROS, 1995; PACE et al., 2011) potencial germinativo (MATHES; CASTRO, 1987) e, ainda, sobre a influência da luminosidade em plântulas (CARVALHO et al., 2006), estudos sobre respostas ecofisiológicas do licuri às variações ambientais, especialmente ao déficit hídrico, ainda não são conhecidos.

2.3 *Acrocomia aculeata* (JACQ.) LODD. ex MART.

Acrocomia aculeata (Jacq.) Lodd. ex Mart. pertence à família Arecaceae e também está inserida na tribo Cocoeae. Esta espécie é conhecida como macaúba, mucajá, mocujá, mocajá, macaíba, macaiúva, bacaiúva, bocaiúva, umbocaiúva, imbocaiá, coco-de-catarro ou coco-de-espinho (LORENZI, 1992). É uma palmeira nativa de florestas tropicais, ocorrendo desde o sul do México até ao sul do Brasil, Paraguai e Argentina. No Brasil, ocorre nos estados do Ceará, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, São Paulo e por toda região Sul (LORENZI, 2010).

Conforme Tassaró (1996) e Lorenzi et al. (2004), a espécie *A. aculeata* é uma palmeira arbórea, perenifólia, heliófita, monóica, cujo estipe pode atingir acima de 15 m de altura, com 20 a 30 cm de diâmetro. Algumas plantas conservam no tronco, por muitos anos, os remanescentes da base das bainhas foliares, geralmente cobertos de espinhos escuros e compridos, com cerca de 10 cm de comprimento. Essa palmeira frutifica durante o ano todo, principalmente de setembro a janeiro (LORENZI, 1992; TASSARO, 1996).

Em meio a suas várias utilidades são relatados os usos medicinais (diuréticos, febrífugo, fortificantes), alimentícios (fécula nutritiva, palmito, vinho, paçocas, doces, licores, sorvete, cocadas), cosméticos (hidratante capilar), de construção (parede, caibro, ripa, mourão, estacas), artesanais (confecção de botões, redes, balaies, cestos, chapéus), entre outros. A utilização mais promissora, no entanto, é a produção de óleo vegetal, que pode chegar a quatro mil litros por hectare por ano. Através de plantios racionais e de programas de melhoramento, ressalta-se que este valor pode aumentar consideravelmente, oferecendo potencial para produção de biodiesel, além de proporcionar vantagens ambientais, econômicas e sociais. Guedes (1993) apresentou o resultado da análise bromatológica dos frutos de macaúba realizado por Hiane et al. (1992) e Miyagusku & Hiane (1993), sendo observado que, a partir dos dados destas análises, as concentrações do extrato etéreo (lipídeos totais) da polpa e da amêndoa foram de 16,50 e 42,10 %, respectivamente.

2.4 RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS AO DÉFICIT HÍDRICO

O déficit hídrico é um dos principais fatores que limitam a produção vegetal. Segundo Larcher (2000), condições de seca exigem da planta maior demanda de energia para a sua manutenção (sobrevivência), enquanto sua produtividade é reduzida ou suspensa. O déficit hídrico provoca alterações no comportamento vegetal cuja irreversibilidade depende da

intensidade e da velocidade de imposição do estresse, bem como do genótipo e estágio de desenvolvimento da planta (KELLING, 1995; KRAMER; BOYER, 1995; SANTOS; CARLESSO, 1998; CHAVES; OLIVEIRA, 2004).

O desenvolvimento de mecanismos de adaptação das plantas é influenciado pela concentração de CO₂, pela radiação solar, temperatura e umidade relativa do ar (SANTOS; CARLESSO, 1998). As respostas adaptativas das plantas a períodos de escassez hídrica variam desde o encurtamento do seu ciclo de vida (mecanismo de escape à seca) até a capacidade do tecido vegetal em tolerar o baixo conteúdo de água no solo, mantendo sua atividade metabólica, mesmo de forma reduzida (TURNER, 1986; CHAVES; OLIVEIRA, 2004). Para McCree e colaboradores (1990), quando expostas ao déficit hídrico, as plantas, frequentemente, exibem respostas fenológicas que resultam, de modo indireto, na conservação da água no solo como se estivessem economizando para períodos posteriores.

Espécies que apresentam o mecanismo de escape à seca possuem alta plasticidade fenotípica (OSÓRIO et al., 2013) e sua sobrevivência depende da reprodução bem sucedida antes do início do período de estresse severo (CHAVES, 2003). Essa estratégia é claramente observada em espécies típicas de locais semiáridos, como a Caatinga nordestina, onde as plantas se mantêm em estado vegetativo durante o período seco e, quando ocorrem chuvas, desenvolvem rapidamente suas flores e depois suas sementes, completando seu ciclo reprodutivo num curto espaço de tempo (PIMENTEL, 2004).

O fechamento estomático está entre as primeiras respostas à seca (GOMES; PRADO, 2007), protegendo as plantas da extensa perda de água (principalmente através da transpiração), que pode resultar, por exemplo, na desidratação celular, cavitação do xilema e morte do indivíduo (CHAVES et al., 2003). Esse movimento do estômato causa uma maior redução do fluxo de H₂O para fora da folha do que no fluxo de CO₂ que chega aos cloroplastos, diminuindo mais a taxa transpiratória que a taxa fotossintética (NOBEL, 1999; RIVAS et al., 2013). Em seus experimentos, Flexas e colaboradores (2002) observaram que, sob déficit hídrico, os estômatos fecharam-se em proporção com o grau de estresse, limitando, progressivamente, a disponibilidade de CO₂ no cloroplasto. Esse mecanismo mantém o turgor celular (ECKSTEIN; ROBINSON, 1996; MANSUR; BARBOSA, 2000), no entanto, a assimilação é afetada devido à baixa difusão do CO₂ no mesófilo (FLEXAS et al., 2002; TEZARA et al., 2011). Consequentemente, a produtividade também é reduzida (BOYER, 1982; TEZARA et al., 1999).

A redução na área foliar também é considerada uma resposta primária ao déficit hídrico. Sob esta condição, o equilíbrio entre a produção de assimilados e a demanda para o

desenvolvimento dos órgãos reprodutivos é severamente afetado pela redução na área fotossinteticamente ativa. Além disso, o déficit hídrico pode acelerar a senescência dos tecidos vegetais, comprometendo o crescimento por reduzir as taxas de expansão foliar e fotossíntese (LUDLOW; NG, 1976; BENETT; SULLIVAN, 1981).

Com o decréscimo do teor de água nos tecidos vegetais, além das distorções da parede celular, ruptura e lise da plasmalema, dos cloroplastos e das mitocôndrias (TANG et al., 2002), o transporte de elétrons, a fotofosforilação e a síntese de ATP são reduzidos (CORNIC, 2000; ARAÚJO; DEMINICIS, 2009), o que implica na redução da capacidade de regeneração da ribulose-1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase (FLEXAS; MEDRANO, 2002). De acordo com Araújo e Deminicis (2009), essa redução se transforma no principal fator limitante na seca severa, inibindo, por sua vez, a assimilação de CO₂.

Em condições ótimas de desenvolvimento, a produção de espécies reativas de oxigênio (ROS) ocorre em baixa quantidade. Sob déficit hídrico, a concentração de compostos antioxidantes, como o ascorbato, a glutatona, o tocoferol e outros carotenoides, diminui, enquanto há uma produção excessiva de ROS na célula, que causam peroxidação de lipídios e outros compostos (YORDANOV et al., 2000; NOCTOR et al., 2002). Além disso, outras enzimas envolvidas na desintoxicação celular (como a superóxido desmutase, peroxidases e redutases) tem sua atividade alterada (SCANDALIOS, 1993; INZÉ; MONTAGU, 1995; MITTLER, 2002; REDDY, 2004).

Acerca do acúmulo de solutos osmoticamente ativos na célula, pode-se citar o aumento de carboidratos e de aminoácidos presentes em plantas submetidas a déficit hídrico. O acúmulo dos aminoácidos e dos açúcares livres pode ser decorrente da restrição à síntese de proteínas e da hidrólise das reservas de amido, bem como de distúrbios causados pela deficiência de água no floema, reduzindo a sua translocação para outros órgãos (SUBBARAO et al., 1995). Esses compostos, além de proporcionarem vantagens, do ponto de vista da redução do potencial osmótico e da manutenção da turgescência, servem de reservas de carbono e nitrogênio para a imediata retomada do crescimento, uma vez que as tensões ambientais sejam aliviadas (NILSEN; ORCUTT, 1996; SZEGLETES et al., 2000).

Plantas submetidas ao déficit hídrico também são prejudicadas pelos elevados níveis de radiação solar. Em geral, essas plantas possuem maiores teores de clorofila por área foliar (BOARDMANN, 1977). No entanto, a exposição prolongada de plantas ou organelas ao excesso de luz pode resultar na degradação dos pigmentos fotossintéticos (ANJUM et al., 2011), uma vez que a descoloração desses é dependente do oxigênio e da luz. A transferência de energia das clorofilas para alguns carotenoides (pigmentos acessórios) do ciclo da xantofila

leva à dissipação de energia na forma de calor, diminuindo, assim, os danos causados pela fotooxidação (DEMMIG-ADAMS; ADAMS, 1992; ARAÚJO; DEMINICIS, 2009; RIVAS et al., 2013).

2.5 RESPOSTAS MORFOANATÔMICAS AO DÉFICIT HÍDRICO

Variações na orientação e estrutura foliar são, geralmente, respostas às condições ambientais, como disponibilidade hídrica e intensidade luminosa, e influenciam tanto na captura de luz como nas trocas gasosas (BOEGER et al., 2007). O enrolamento e o dobramento foliar são mecanismos hidronásticos que reduzem a interceptação de luz, a transpiração e a desidratação foliar (KADIOGLU et al., 2012). As células especiais responsáveis por esses movimentos são chamadas de células buliformes. Em gramíneas, essas células encontram-se na epiderme superior, ao longo de todo o limbo (MELO et al., 2007). Por sua vez, em palmeiras, essas células estão presentes entre a nervura central do folíolo e a lâmina foliar, auxiliando no movimento de dobramento do limbo.

Os estômatos de espécies que vivem em ambientes áridos e semiáridos são pequenos e, na maioria das vezes, estão abaixo do nível das células epidérmicas (FAHN; CUTLER, 1992). A presença de estômatos em ambas as faces epidérmicas é considerada uma adaptação para reduzir a distância da difusão interna em folhas espessas, devido à adição de uma nova camada limítrofe em paralelo com a face abaxial (MOTT et al., 1982; MOTT; MICHAELSON, 1991). Nesses ambientes, a quantidade de estômatos por área foliar é maior que em plantas de locais com disponibilidade hídrica constante.

Corpos silicosos (“silica bodies”, que contém cristais de sílica de forma variada) na epiderme podem ter consequências ecológicas significativas relacionadas às relações hídricas da planta com a atmosfera e com o balanço hídrico (CAMPOS; LABOURIAU, 1969). A presença de tricomas na epiderme, bem como na alteração da sua quantidade em períodos de escassez de água, pode influenciar, indiretamente, na economia hídrica, protegendo os estômatos e reduzindo a perda de água pela transpiração, e na regulação da temperatura foliar, através da refletância da radiação (METCALFE; CHALK, 1979; FAHN; CUTLER, 1992). A hipoderme (tecido com pouco ou nenhum cloroplasto que se origina abaixo da epiderme (ESAÚ, 1977) parece ter importância na proteção do parênquima paliçádico do excesso de radiação solar, especialmente de radiação UVB, principalmente nas horas de maior incidência de luz sobre a folha (ROTH, 1984; STRAUSS-DEBENEDETTI; BERLYN, 1994).

A presença de cutícula espessa também caracteriza muitas espécies que estão constantemente submetidas ao déficit hídrico e à intensa radiação solar. Essa estrutura é composta por ácidos graxos e, portanto, tem como função principal minimizar a perda de água pela folha. Além disso, por se tratar de uma camada brilhante e refletora, atua também na proteção contra o excesso de luminosidade ou radiação (OLIVEIRA, 2011).

2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE-LIMA, D. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivos do Instituto de Pesquisa Agronômica**, v.5, p. 305-341, 1960.
- ANJUM, S.A. et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v.6, p. 2026-2032, 2011.
- BELTRÃO, N.E.M.; OLIVEIRA, M.I.P. Oleaginosas potenciais do nordeste para a produção do biodiesel. **Embrapa Algodão**, Campina Grande, 2007.
- BENNET, J.M.; SULLIVAN, C.Y. Effect of water stress preconditioning on net photosynthetic rate of grain sorghum. **Photosynthetica**, v. 15, p. 330-337, 1981.
- BOARMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.28, p. 355-377, 1977.
- BONDAR, G.O. O Licurizeiro e suas potencialidades na economia brasileira. **Boletim do Instituto Central de Fomento Econômico da Bahia**, v. 2, p. 1-18, 1938.
- BOYER, J.S. Plant productivity and environment. **Science**, v. 218, p. 443-448, 1982.
- CAMPOS, A.C.; LABOURIAU, L.G. Corpos silicosos de gramíneas dos cerrados II. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 4, p. 143-151, 1969.
- CARMO-ARAÚJO, S.A.; DEMINICIS, B.B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 7, p. 463-472, 2009.
- CARVALHO, N.O.S.P.; RODRIGUES, M. O. S.; CREPALDI, I. C. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. **Revista Árvore**, v. 30, p. 351-357, 2006.
- CORNIC, G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture - not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Science**, v. 5, p. 187-188, 2000.
- COSTA, C.J.; MARCHI, E.C.S. Germinação de sementes de palmeiras com potencial para produção de agroenergia. **Embrapa Cerrados**. 2008.
- DRUMOND, M.A. Licuri *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. **Embrapa. Semi-Árido**. Petrolina. 2007. Disponível em <http://www.cpatsa.embrapa.br/public_eletronica>.
- ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. 2. ed. New York: John Wiley, 1977.

FAHN, A.; CUTLER, D.F. **Xerophytes**, *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Berlin. 1992.

FLEXAS, J. et al. Steady-state chlorophyll fluorescence (Fs) measurements as a tool to follow variations of net CO₂ assimilation and stomatal conductance during water-stress in C3 plants. **Physiologia Plantarum**, v. 114, p. 231-240, 2002.

GOMES, F.B.P.; PRADO, C.H.B.A. Ecophysiology of coconut palm under water stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, p. 377-391, 2007.

GOMES NETO, R.J. et al. Extração e caracterização do óleo da amêndoa do licuri (*Syagrus coronata*). In: 32ª REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE QUÍMICA. 2009. 1 CD-ROM.

GUEDES, N.M.R. Biologia reprodutiva da Arara Azul (*Anodorhynchus hyacinthinus*) no Pantanal - MS, Brasil, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - Universidade de São Paulo, Piracicaba. 1993.

HAYAMI, Y.; RUTTAN, V. W. **Desenvolvimento agrícola: teoria e experiências internacionais**. Departamento de Publicações, 1988.

HIANE, P.A. et al. Composição centesimal e perfil de ácidos graxos de alguns frutos nativos do Estado de Mato Grosso do Sul. **Boletim CEPPA**, v. 10, p. 35-42, 1992.

IBGE, 2009. História de São João (PE). IBGE. <Disponível em www.biblioteca.ibge.gov.br>.

INZÉ, D.; MONTAGU, M.V. Oxidative stress in plants. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 6, p. 153-158, 1995.

KELLING, C.R.S. Efeito da disponibilidade de água no solo sobre os componentes do balanço hídrico e o rendimento do feijoeiro. Universidade Federal de Santa Maria – UFSM. Santa Maria, p. 91, 1995.

KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. Water relations of plants and soils. Academic Press, New York, 1995.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. Rima Artes e Textos, São Carlos, 2000.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. São Paulo: Platarum, 1992.

LORENZI, H. **Flora Brasileira: Arecaceae (palmeiras)**. São Paulo: Platarum, 2010.

LORENZI, H. et al. **Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas**. São Paulo: Platarum, 2004.

LUDLOW, M.; NG, T. Effect of water deficit on carbon dioxide exchange and leaf elongation rate of *Panicum maximum* Var. trichoglume. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 3, p. 401-413, 1976.

MACHADO, R.D.; BARROS, C.F. Epidermis and epicuticular waxes of *Syagrus coronata* leaflets. **Canadian Journal of Botany**, v. 73, 1947-1952, 1995.

MANSUR, R.J.C.N.; BARBOSA, D.C.A. Physiological behavior in young plants of four trees species of Caatinga submitted the two cycles of water stress. **Phyton**, v. 68, p. 97-106, 2000.

MATHES, L.A.F.; CASTRO, C.E.F. Germinação de sementes. **O Agrônomo**, v. 39, p. 67-277, 1987.

MCCREE, K.J.; FERNANDEZ, C.J.; DE OLIVEIRA, R.F. Visualizing interactions of water stress responses with a whole-plant simulation model. **Crop Science**, v. 30, p. 294-300, 1990.

MELO, HC de et al. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. **Hoehnea**, v. 34, n. 2, p. 145-153, 2007.

METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**: Systematic anatomy of the leaf and stem. 2 ed. New York: Oxford science publications. 1979.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, p. 405-410, 2002.

MIYAGUSKU, L.; HIANE, P.A. Composição centesimal e perfil de ácidos graxos de alguns frutos nativos do Estado de Mato Grosso do Sul. **Encontro Nacional de Analistas de Alimentos**. Porto Alegre. 1993.

MOTT, KEITH A.; GIBSON, ARTHUR C.; O'LEARY, JAMES W. The adaptive significance of amphistomatic leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 5, n. 6, p. 455-460, 1982.

MOTT, Keith A.; MICHAELSON, Odette. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). **American Journal of Botany**, p. 76-79, 1991.

MOURA, E.F. et al. Somatic embryogenesis in macaw palm (*Acrocomia aculeata*) from zygotic embryos. **Scientia Horticulturae**, v. 119, p. 447-454, 2009.

NOBLICK, L. R. Palmeiras das caatingas da Bahia e as potencialidades econômicas. **Simpósio sobre a Caatinga e sua Exploração Racional**, Brasília, DF, EMBRAPA, p. 99-115, 1986.

NOCTOR, Graham et al. Drought and oxidative load in the leaves of C3 plants: a predominant role for photorespiration?. **Annals of Botany**, v. 89, n. 7, p. 841-850, 2002.

OLIVEIRA, P.J.A. et al. Relação espécie-área em *Syagrus coronata* (Martius) Beccari (Arecaceae): palmeiras maiores abrigam maior diversidade de espécies? In: Ribeiro-Neto, J.D., Oliveira, F.M.P.d., Souza, D.G.d., Espírito-Santo, E.A., Leal, I.R., Melo, F.P.L.d. (Eds.), **Ecologia da Caatinga: curso de campo 2012**. Editora Universitária UFPE, Recife. 2012.

OSÓRIO, M.L. et al. Morphological, physiological and oxidative stress markers during acclimatization and field transfer of micropropagated *Tuberaria major* plants. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v. 115, p. 85-97, 2013.

PACE, M.R.; BOTÂNICO, M.P.; ANGYALOSSY, V. Diversity of metaxylem vessel elements in three *Syagrus* palms (Arecaceae) of different habits. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, p. 315-323, 2011.

REDDY, A.R.; CHAITANYA, K.V.; VIVEKANANDAN, M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal Plant Physiology**, v. 161, p. 1189-1202, 2004.

RIVAS, R.; OLIVEIRA, M. T.; SANTOS, M. G. Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 63, p. 200-208, 2013.

ROTH, I. et al. **Stratification of tropical forests as seen in leaf structure**. Dr W. Junk Publishers, 1984.

RUFINO, M.U.L. et al. Conhecimento e uso do ouricuri (*Syagrus coronata*) e do babaçu (*Orbignya phalerata*) em Buíque, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, p. 1141-1149, 2008.

SANTOS, R.F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológicos e fisiológicos das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, p. 287-294, 1998.

SCANDALIOS, J.G. Oxygen stress and superoxide dismutases. **Plant Physiology**, v. 101, p. 7-12, 1993.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BERLYN, G. P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany**, p. 1582-1591, 1994.

SUBBARAO, G. V. et al. Strategies for improving drought resistance in grain legumes. **Critical reviews in plant sciences**, v. 14, n. 6, p. 469-523, 1995.

TANG, A.-C. et al. Photosynthetic oxygen evolution at low water potential in leaf discs lacking an epidermis. **Annals of Botany**, v. 89, n. 7, p. 861-870, 2002.

TASSARA, H. **Frutas no Brasil**. Empresa das Artes, 1996.

TEZARA, W. et al. Water relations and photosynthetic capacity of two species of Calotropis in a tropical semi-arid ecosystem. **Annals of botany**, v. 107, p. 397 – 405, 2010.

TEZARA, W. et al. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, v. 401, p. 914-917, 1999.

TURNER, N. Adaptation to water deficits: a changing perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 13, p. 175-190, 1986.

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. **Photosynthetica**, v. 38, p. 171-186, 2000.

3 RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS DE LICURI E MACAÚBA SOB CONDIÇÕES DE CAMPO

3.1 INTRODUÇÃO

Atualmente, as fontes energéticas mais representativas são aquelas não renováveis, que constituem cerca de 80% da energia primária consumida no mundo (LINDFELDT; WESTERMARK, 2009). Estas fontes enfrentam uma forte crise devido ao contínuo aumento na demanda, além de acreditar-se que a utilização destes combustíveis seja um dos fatores mais agravantes às mudanças climáticas que o planeta vem sofrendo (ESCOBAR et al., 2009). A partir dessa problemática, tem-se partido em busca de novas fontes de energia que sejam renováveis e ambientalmente limpas. Entre elas encontram-se os biocombustíveis, que são gerados a partir dos mais variados tipos de matéria-prima, como a cana-de-açúcar, plantas oleaginosas, biomassa e outras fontes de matéria orgânica (CHISTI, 2007; NASS et al., 2007; RADA KOVITS et al., 2010).

O biodiesel apresenta vantagens na sua utilização, por liberar 50% menos material particulado e 98% menos enxofre, além de ser biodegradável e não tóxico (NASS et al., 2007; DEMIRBAS, 2009). O Brasil ocupa uma posição de destaque dentre os países que mais produzem biodiesel, no entanto, a maior parte é derivada da soja, uma espécie integrada na alimentação humana e animal e de alto valor econômico (PARENTE, 2003). Portanto, o uso de espécies com hábito perene e tolerante a condições ambientais adversas, como o déficit hídrico, poderia incluir áreas consideradas marginais para a agricultura de larga escala (TRZECIAK et al., 2008; SANTOS et al., 2013).

O déficit hídrico é uma condição recorrente em diversos ecossistemas, apresentando um impacto negativo substancial no crescimento e desenvolvimento das plantas (LECOEUR; SINCLAIR, 1996), promovendo um conflito entre a conservação da água na planta e a taxa de

assimilação de CO₂ para produção de carboidratos (TAIZ; ZEIGER, 2009). A necessidade de se resolver este conflito leva a planta a desenvolver mecanismos morfofisiológicos, que as conduzem a economizar água para uso em períodos posteriores.

Diversos estudos acerca da fisiologia de palmeiras têm sido realizados a fim de elucidar sua interação com o ambiente a que estão adaptadas, bem como analisar suas respostas mediante condições controladas de estresse (ARAUS; HOGAN, 1994; DUFRENE; SAUGIER, 1993; CALBO; MORAES, 2000; GOMES; PRADO, 2007; GOMES et al., 2008; SURESH et al., 2012; PIRES et al., 2013). Em palmeiras, de um modo geral, o fechamento parcial dos estômatos e as altas taxas de fotorrespiração nas horas de maior incidência de raios solares resultam em uma redução na taxa de assimilação líquida de CO₂ ao longo do dia, limitando a fotossíntese (ARAUS; HOGAN, 1994; FRANCO; LÜTTGE, 2002). A ação conjunta de diversas áreas de estudo pode auxiliar na identificação e caracterização de espécies promissoras com potencial uso na indústria não-alimentícia. As palmeiras nativas *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. e *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart., por apresentarem sementes com altos teores de óleo (WANDECK; JUSTO, 1988; SCARIOT et al., 1995; CREPALDI et al., 2001), aparecem como uma ótima alternativa para produção de biodiesel no região Nordeste. Dessa forma, o presente trabalho visa avaliar a performance fotossintética, as relações hídricas e os aspectos anatômicos foliares de ambas as espécies sob diferente disponibilidade hídrica no solo.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 *Material vegetal e condições de campo*

O experimento foi conduzido no município de Caetés, Agreste pernambucano (8°46'S e 36°37'O). O clima, segundo a classificação climática de Köppen-Geiger, é do tipo tropical com estação seca (As). A estação chuvosa inicia-se em janeiro/fevereiro, com término em

setembro. É uma área sujeita a secas, cuja precipitação pluviométrica é, em média, 550 mm por ano (Fig. 1). Os indivíduos de *A. aculeata* e *S. coronata* estudados tem 2,5 e 14 anos, respectivamente, e, devido a esta diferença de idade, os resultados foram apresentados e discutidos sem comparação direta entre as espécies. Foram amostradas cinco plantas adultas de cada espécie, em quatro datas diferentes entre maio de 2011 e novembro de 2012. Esses dados foram agrupados de acordo com o teor de água no solo: “alto teor de água no solo” (ATAS), que corresponde ao mês de maio de 2011, e “baixo teor de água no solo” (BTAS), que corresponde aos meses de novembro de 2011, maio de 2012 e novembro de 2012. Essa classificação baseia-se no teor de umidade para a classe do solo franco-arenoso, que abaixo de 10%, considera-se ponto de murcha permanente (Fig. 2).

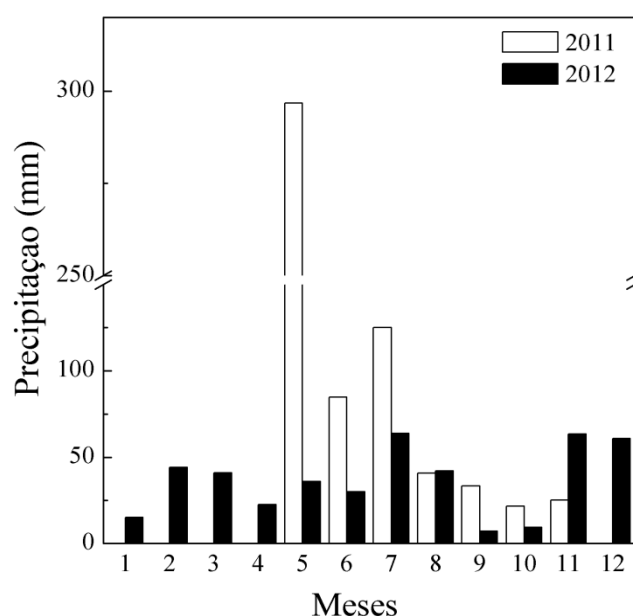


Figura 1. Precipitação mensal acumulada de maio de 2011 a novembro de 2012, no município de Caetés, Pernambuco.

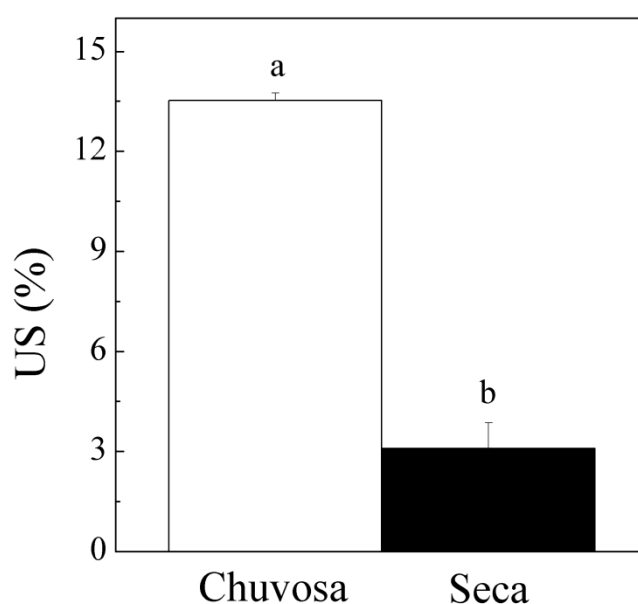


Figura 2. Umidade do solo (US) nas estações seca e chuvosa, em Caetés, Pernambuco. Letras diferentes denotam diferenças estatísticas pelo teste Student's Newman Keuls a 5% de probabilidade. Os valores são a média de cinco repetições ($\pm$ EP).

3.2.2 Medida da umidade do solo (US)

A umidade do solo (US) foi mensurada durante os dias de medidas de trocas gasosas. Para a determinação da sua umidade, amostras de solo foram coletadas a 30 cm de profundidade na porção correspondente a cinco indivíduos de cada espécie. No laboratório, as amostras tiveram seu peso úmido (PU) mensurado e, posteriormente, foram condicionadas em estufa a 80 °C por 72h para a obtenção do peso seco (PS). Com esses valores, calculou-se a umidade do solo de acordo com a equação: $US(\%) = (PU - PS) / PS \times 100$.

3.2.3 Medida de potencial hídrico foliar (Ψ_w)

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi mensurado às 08:00 e às 14:00 durante os dias de medidas das trocas gasosas, utilizando-se folíolos totalmente expandidos e sadios de quatro indivíduos de cada espécie. As medidas foram realizadas com a utilização da câmara de

pressão, modelo 3035 da “Soil Moisture Equipment Corp”, Santa Bárbara, Califórnia-EUA (Scholander et al., 1965).

3.2.4 Medidas de trocas gasosas

Utilizando-se um analisador portátil de gás infravermelho (IRGA, modelo LC-pro; ADC, UK), foram mensuradas condutância estomática (g_s), taxas de assimilação de CO_2 (A) e transpiração (E) de cinco indivíduos de cada espécie, nos turnos manhã (entre 8:00 e 9:00) e tarde (entre 13:00 e 14:00), e, a partir desses dados, foi calculada a eficiência do uso da água ($\text{EUA}=A/E$). Para as medidas de trocas gasosas foram utilizados folíolos sadios e completamente expandidos.

3.2.5 Análises bioquímicas do tecido vegetal

Foram coletadas amostras vegetais de cinco indivíduos de cada espécie, entre 14:00 e 15:00. As amostras foram congeladas em nitrogênio líquido e, posteriormente, armazenadas em freezer a $-20\text{ }^\circ\text{C}$. As análises bioquímicas foram: carboidratos solúveis totais (CST), amido (AMD), aminoácidos livres totais (ALT), proteínas solúveis totais (PST), clorofilas *a* e *b* e carotenoides (Chl *a*, Chl *b* e CAR, respectivamente).

Para a extração etanólica (ROBBINS; PHARR, 1988; TRETHERWEY et al., 1998) utilizou-se 50mg de tecido vegetal. Estes foram homogeneizados com 1200 μL de etanol 80%, levados ao banho a $70\text{ }^\circ\text{C}$ por 90 minutos e, em seguida, centrifugados a $25\text{ }^\circ\text{C}$, a 15000G, por 10 minutos. O sobrenadante foi decantado e, ao pellet restante, adicionou-se 600 μL de etanol 80%, posteriormente levado ao banho a $70\text{ }^\circ\text{C}$ por 30 minutos. Após nova centrifugação, os dois sobrenadantes foram combinados, normatizados e utilizados para a quantificação de CST pelo método colorimétrico, proposto por Dubois et al. (1956), tendo glicose anidra como padrão. A fração insolúvel da extração dos carboidratos foi usada para

determinar o teor de AMD, onde o pellet foi hidrolisado durante uma hora com 10 unidades de amiloglucosidase e os açúcares resultantes, analisados uma segunda vez utilizando-se D (+) - glucose como padrão (DUBOIS et al., 1956). O mesmo extrato para a quantificação de CST foi utilizado para a quantificação de ALT, seguindo a metodologia proposta por Moore e Stein (1948), usando uma solução de 1mM de glicina, ácido glutâmico, fenilalanina e arginina como padrão. A leitura foi feita em espectrofotômetro, nos comprimentos de onda 490 nm, para CST e amido e 570 nm para ALT.

Para a extração de proteína foram utilizadas 100mg de material vegetal de *S. coronata* e 100mg e 50mg de material vegetal de *A. aculeata* referente às épocas seca e chuvosa, respectivamente. A esse material, foi adicionado 1000µL de tampão fosfato de potássio (TFK) pH 6,5. Posteriormente, a mistura foi homogeneizada e centrifugada a 4 °C, 15000G, por 10 minutos. Uma alíquota do extrato foi utilizada para a quantificação de proteína pelo método de Bradford (1976), em comprimento de onda 595 nm, usando albumina sérica bovina (BSA) como padrão.

Pigmentos fotossintéticos foram extraídos de 100mg de folíolos de *S. coronata* e 50mg de folíolos de *A. aculeata*. Seguindo a metodologia proposta por Lichthenthaler (1987), esse material foi homogeneizado em grau contendo uma pequena quantidade de carbonato de cálcio e 1 mL de acetona 80%, sob luz verde. O extrato foi filtrado e diretamente coletado em balão volumétrico de 10 mL. O grau foi lavado duas vezes com acetona 80% e o volume do balão foi completado. A leitura foi feita em espectrofotômetro nos comprimentos 470 nm, 646,8 nm e 663,2 nm. Adicionalmente, uma absorbância não específica em 710 nm foi registrada para corrigir a cor, turbidez e compostos contaminantes, uma vez que a clorofila a, b e carotenoides não absorvem neste comprimento de onda. As concentrações dos pigmentos foram calculadas como descrito por Lichthenthaler (1987).

3.2.6 Análises anatômicas

As coletas para análise anatômica foram realizadas nos meses de maio e novembro de 2012. Portanto, todos os resultados de anatomia são referentes à estação seca. Para as secções transversais de *S. coronata*, foram coletados folíolos de seis indivíduos (três em cada mês), congelados em nitrogênio líquido, e cortados em criomicrotomo rotativo (Zeiss, modelo Hyrax C25) a -25 °C, tendo as secções 18µm de espessura. Também foram coletados seis indivíduos de *A. aculeata*, mas as secções transversais foram feitas à mão livre. Nessa espécie, os cortes foram clarificados com hipoclorito de sódio a 50% e banhados com água deionizada até a completa remoção da solução. Após esses procedimentos, os cortes de ambas as espécies foram submetidos à dupla coloração com azul de Astra e safranina (KRAUS; ARDUIN, 1997). Em seguida, as lâminas foram montadas com água glicerizada (água deionizada e glicerina na proporção de 1:1).

Para a dissociação das epidermes, porções dos materiais foram submetidas à solução de Franklin (1945 *apud* KRAUS; ARDUIN, 1997) e levadas à estufa a 80 °C por um período de 48h (*A. aculeata*) e 72h (*S. coronata*). Após esse período, as epidermes foram lavadas com água deionizada até a completa remoção da solução. Em seguida, utilizou-se safranina 1% para corar as epidermes. Lâminas semipermanentes foram montadas com água glicerizada.

Após montadas, as lâminas foram observadas e registradas com o auxílio de fotomicroscópio Leica, modelo DM500. Para a avaliação quantitativa das amostras foliares foi utilizado o *software* de análise de imagens IMAGE-PRO®PLUS. Dos seis indivíduos de cada espécie amostrados, foram analisadas 48 secções transversais e 60 secções paradérmicas (face adaxial e abaxial), no aumento de 10x e 40x, respectivamente. Das secções transversais foram mensuradas as espessuras do mesofilo, epiderme, hipoderme e cutícula. Das epidermes

dissociadas foram medidos o comprimento e a espessura dos estômatos, bem como a densidade estomática (DE; número de estômatos/unidade de área).

3.2.7 Análise estatística

Os dados obtidos de US, Ψ_w , trocas gasosas e análises bioquímicas foram submetidos à análise de variância de dois fatores (“Two-Way” ANOVA), onde considerou-se o fator 1 a estação (seca e chuvosa) e o fator 2, o turno (manhã e tarde). Os valores das médias, quando detectada alguma diferença, foram contrastados pelo teste Student Newman Keuls a 5%. Para a comparação das medidas anatômicas utilizou-se o teste t a 5% de probabilidade. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa Statistica 7.0.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Condições climáticas

Nos meses de avaliação, a precipitação no município de Caetés foi de 297 mm estação chuvosa e 41 mm estação seca (Fig. 1). Durante as medidas, a radiação fotossinteticamente ativa na estação chuvosa foi de 800 e 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, nos turnos manhã e tarde respectivamente. Na estação seca, a média para o turno da manhã foi de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e para o turno da tarde 1800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. O déficit de pressão de vapor (DPV), na estação chuvosa foi de 0,3 kPa (manhã) e 0,5 kPa (tarde). Na estação seca, o DPV foi de 0,6 kPa e 1,3 kPa nos turnos manhã e tarde, respectivamente.

3.3.2 Umidade do solo e potencial hídrico foliar

Durante a estação chuvosa, a umidade do solo foi 14%, enquanto na estação seca de 3% (Fig. 2). Os valores de Ψ_w em *S. coronata* foram, em média, -0,75 MPa na estação chuvosa sem diferença entre os turnos (manhã: (Fig. 3). Na estação seca, esses valores foram reduzidos, onde a média foi de -1,4 MPa, sem diferença entre os turnos. Em *A. aculeata*, na

estação chuvosa, o Ψ_w pela manhã foi de -0,7 MPa ($\pm 0,013$), apresentando reduções significativas no turno da tarde com valores de -1,0 MPa ($\pm 0,025$). Na estação seca, os valores médios de Ψ_w foram -1,2 MPa ($\pm 0,02$) e -1,3 MPa ($\pm 0,02$) nos turnos manhã e tarde, respectivamente.

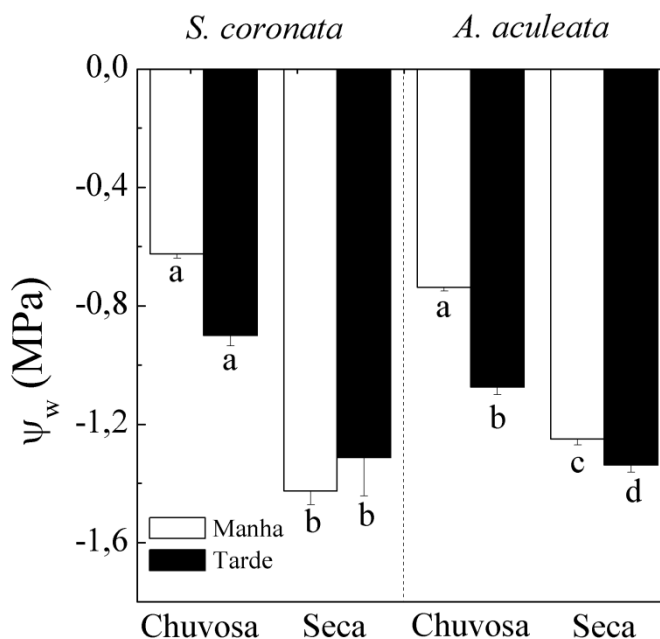


Figura 3. Potencial hídrico (Ψ_w) em *S. coronata* e *A. aculeata* nas estações seca e chuvosa, em Caetés, Pernambuco. Letras diferentes denotam diferenças estatísticas dentro da mesma espécie pelo teste Student's Newman Keuls a 5% de probabilidade. Os valores são a média de cinco repetições ($\pm$ EP).

3.3.3 Trocas gasosas

Durante a estação chuvosa, a g_s em *S. coronata* foi $65 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($\pm 14,4$) e $47,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($\pm 2,5$), nos turnos manhã e tarde, respectivamente (Fig. 4A). Na estação seca, houve redução de 97% da g_s , sem diferença entre os turnos. As taxas fotossintéticas na estação chuvosa apresentaram valores médios de $10,4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($\pm 0,367$), enquanto na estação seca o decréscimo de A chegou a $2,2 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($\pm 0,5$) (Fig. 4B). Taxas de E no período da manhã na estação chuvosa foi $0,7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ enquanto no turno da tarde esse valor aumentou para $1,2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 4C). Na estação seca não houve diferença entre

os turnos, sendo a média de $0,05 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Quanto à EUA, observou-se uma variação sazonal significativa, onde, na estação chuvosa, a média da EUA foi de $10,7 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$; na estação seca, EUA foi de $1516,5 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$.

A g_s em *A. aculeata* na estação chuvosa foi, pela manhã, de $155 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, seguida de decréscimo no turno da tarde, cuja média foi de $22,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 4A). Na estação seca, não houve diferença entre os turnos e a média foi de $4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Para taxas de *A* não houve diferença entre os turnos, somente entre as estações com valores de 9,8 e $0,8 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nas estações chuvosa e seca, respectivamente (Fig. 4B). Diferenças entre os turnos foram observados em *E* durante a estação chuvosa, onde as médias foram de 0,8 e $0,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pela manhã e tarde, respectivamente (Fig. 4C). Valores de *E* apresentaram reduções acima de 95% na estação seca, sem diferença entre os turnos. Na estação chuvosa, a média da EUA em *A. aculeata* foi de $15,0 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$, enquanto na estação seca a média $629,25 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$. Em ambas as estações não houve diferença entre os turnos.

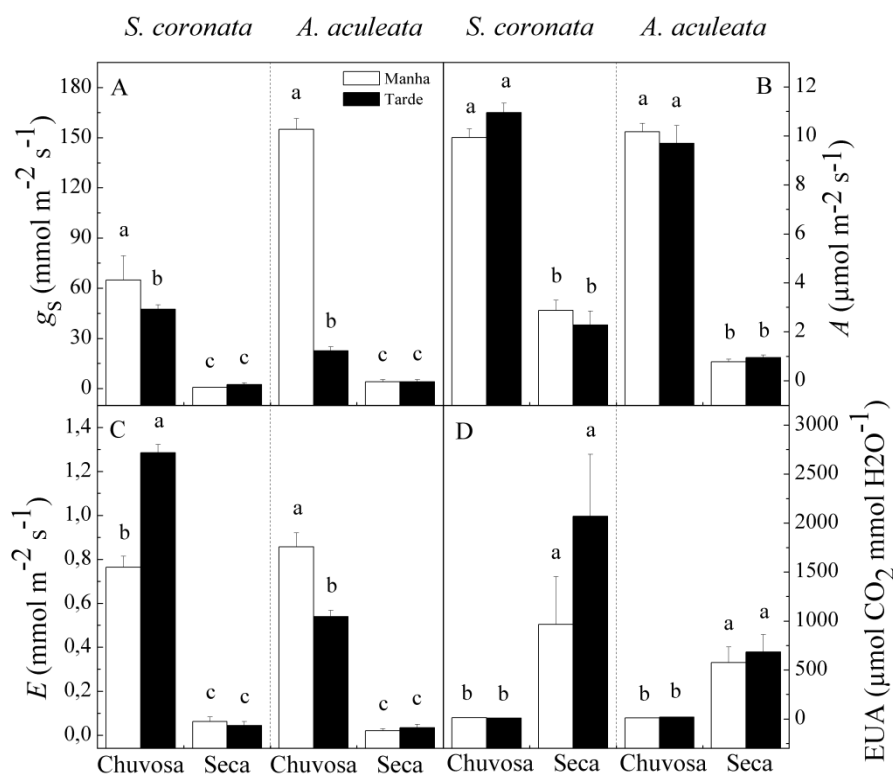


Figura 4. Trocas gasosas em indivíduos de *S. coronata* e *A. aculeata* observadas sob condições de campo em Caetés-PE, durante as estações chuvosa e seca. A condutância estomática (g_s), B assimilação de CO_2 (A), C transpiração (E), D eficiência do uso da água (EUA). Letras diferentes denotam diferenças estatísticas dentro da mesma espécie pelo teste Student's Newman Keuls a 5% de probabilidade. Os valores são a média de cinco repetições ($\pm$ EP).

3.3.4 Análises bioquímicas

Em *S. coronata*, os teores de CST foram influenciados pela sazonalidade. Na estação chuvosa, a média de CST foi de $709 \text{ mmol kg}^{-1}\text{MS}$, enquanto na estação seca, a média foi de $421 \text{ mmol kg}^{-1}\text{MS}$ (Fig. 5A). Para os outros parâmetros analisados, não foi observada diferença significativa entre as estações. A média para amido foi de $264 \text{ mmol kg}^{-1}\text{MS}$ (Fig. 5B); para PST, $19 \text{ g kg}^{-1}\text{MS}$ (Fig. 5C); para ALT, $45 \text{ g kg}^{-1}\text{MS}$ (Fig. 5D). A média dos pigmentos fotossintéticos foi de 1,4, 0,4 e 0,4 $\text{g kg}^{-1}\text{MS}$, para Chl *a*, Chl *b* e CAR, respectivamente (Fig. 5E-G).

O teor de CST em *A. aculeata* na estação chuvosa foi de 960 mmol kg⁻¹MS. Houve redução em CST na estação seca, cujo valor foi de 527 mmol kg⁻¹MS (Fig. 5A). Não houve diferença no teor de amido entre as estações (Fig. 5B). A média para esta espécie foi de 386 mmol kg⁻¹MS. Em *A. aculeata*, PST foi maior na estação seca, com média de 45 g kg⁻¹MS; na estação chuvosa, a média desses valores foi de 20,2 g kg⁻¹MS. Para os pigmentos fotossintéticos não houve diferença entre as estações. A média de Chl *a* foi de 3,7 g kg⁻¹MS (Fig. 5E), Chl *b*, 1,2 g kg⁻¹MS (Fig. 5F) e CAR, 1,1 g kg⁻¹MS (Fig. 5G).

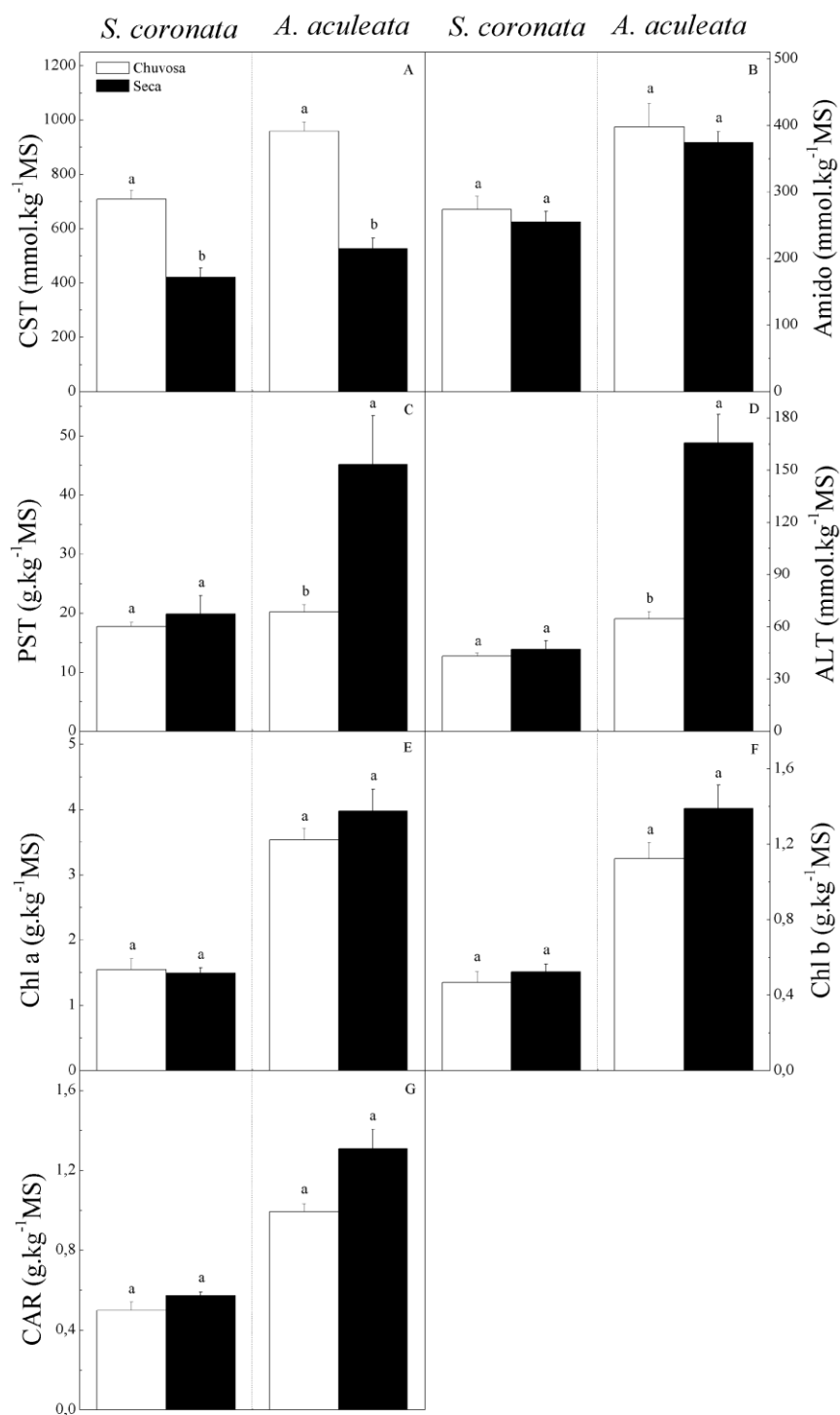


Figura 5. Efeito da sazonalidade no conteúdo foliar de compostos metabólicos primários em *S. coronata* e *A. aculeata*. **A** carboidratos solúveis totais (CST), **B** amido, **C** proteínas solúveis totais (PST), **D** aminoácidos livres totais (ALT), **E** clorofila a (Chl a), **F** clorofila b (Chl b), **G** carotenoides (CAR). Letras diferentes denotam diferenças estatísticas dentro da mesma espécie pelo teste Student's Newman Keuls a 5% de probabilidade. Os valores são a média de cinco repetições ($\pm$ EP).

3.3.5 Análises anatômicas

Cortes anatômicos de ambas as espécies (Fig. 6 e 7) evidenciaram cutícula espessa, epiderme unisseriada, de organização plana na superfície adaxial e ondulada na abaxial, com estômatos em ambas as faces (na superfície adaxial se concentram na nervura do folíolo) e levemente abaixo do nível das demais células epidérmicas (Fig. 6C e 8B).

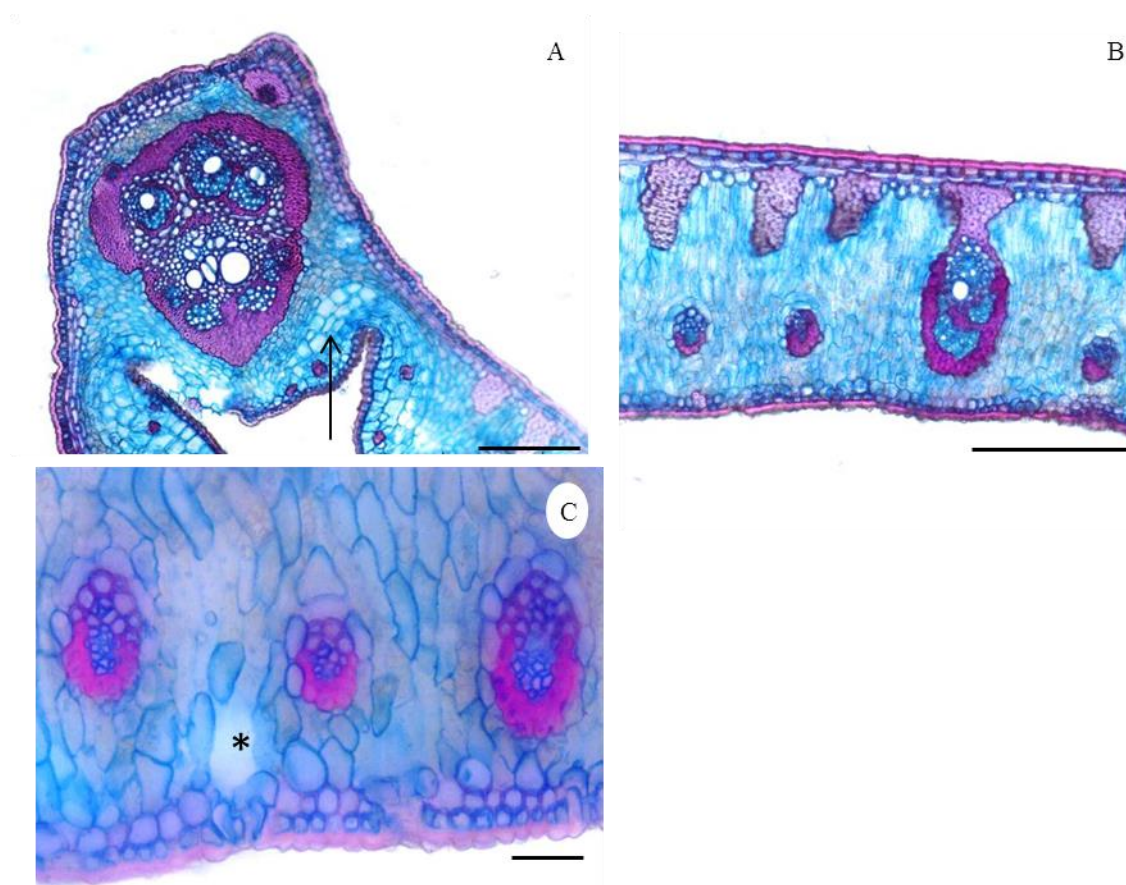


Figura 6. *Syagrus coronata*; nervura central do folíolo e mesofilo foliar. Microscopia óptica, Coloração Azul de Astra e Safranina. **A** visão geral da nervura central do folíolo; a seta indica células buliformes, **B** visão geral do mesofilo foliar, **C** superfície abaxial do mesofilo foliar; o asterisco mostra a câmara subestomática. Barras = 100 μ m (A, B), 20 μ m (C).

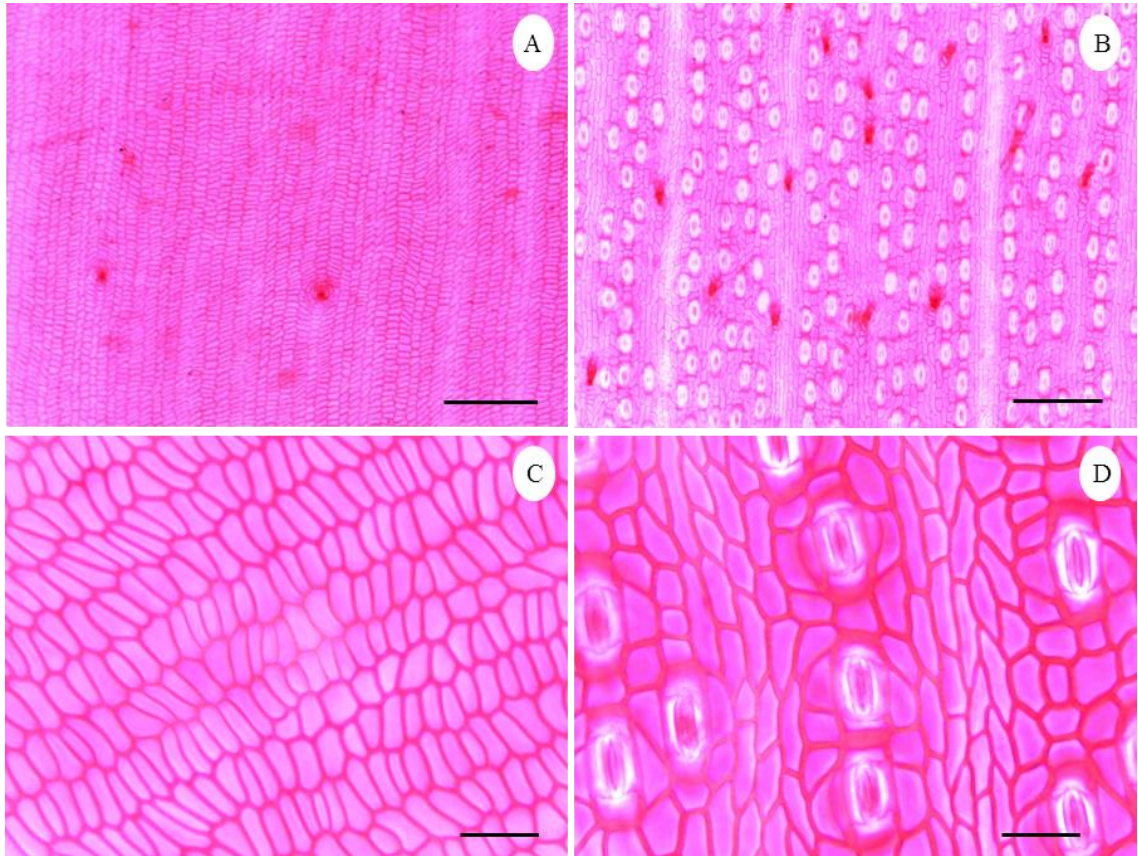


Figura 7. *Syagrus coronata*; epidermes adaxial e abaxial. Microscopia óptica, Coloração Safranina. **A, C** epiderme adaxial, **B, D** epiderme abaxial. Barras = 100 μm (A, B), 20 μm (C, D).

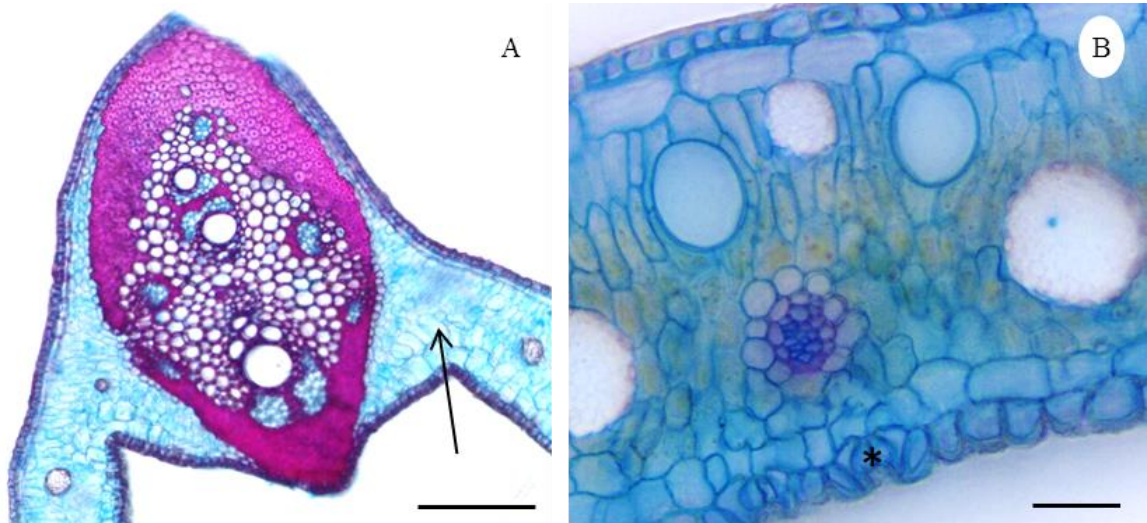


Figura 8. *Acrocomia aculeata*; nervura central do folíolo e mesofilo foliar. Microscopia óptica, Coloração Azul de Astra e Safranina. **A** visão geral da nervura central do folíolo; a seta indica células buliformes, **B** visão geral do mesofilo foliar; o asterisco mostra o complexo estomático. Barras = 100 μm (A) 20 μm (B).

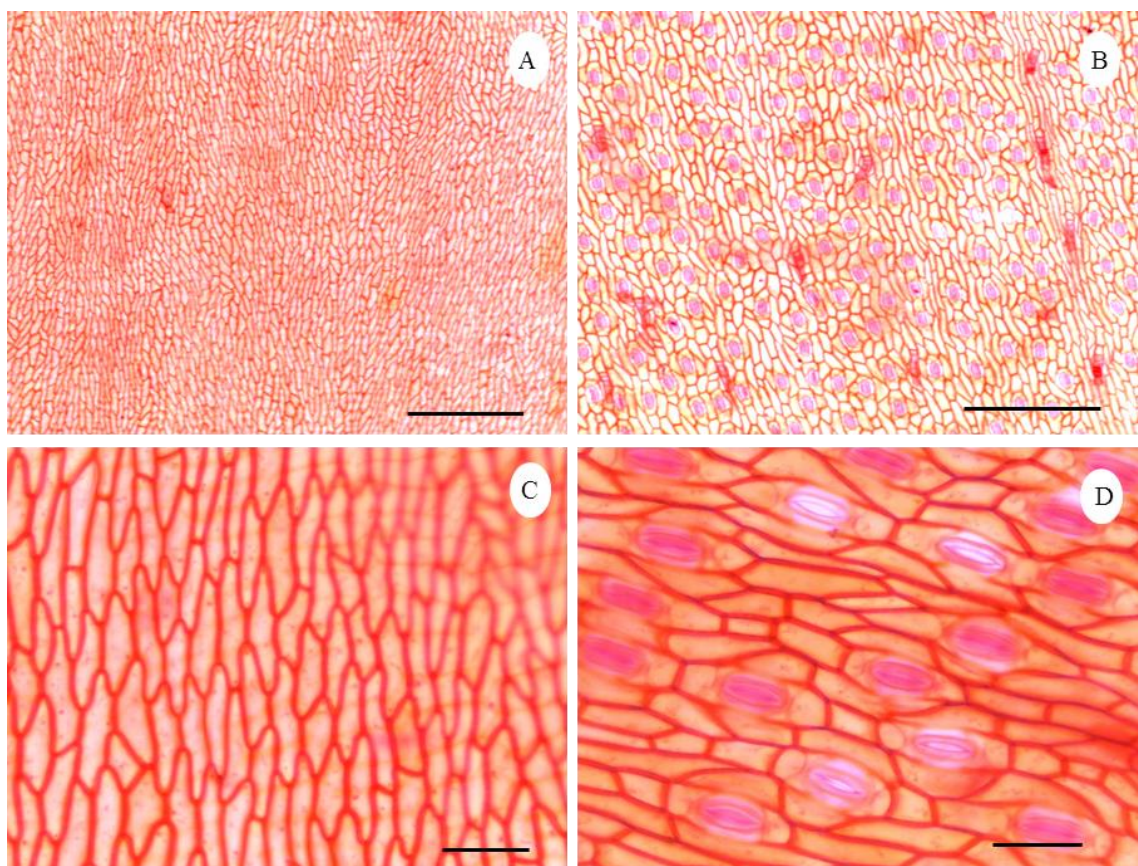


Figura 9. *Acrocomia aculeata*; epidermes adaxial e abaxial. Microscopia óptica, Coloração Safranina. **A,C** epiderme adaxial, **B, D** epiderme abaxial. Barras = 100 μm (A, B), 20 μm (C, D).

Nos pontos de inserção do limbo com a nervura central do folíolo foram observadas células buliformes (Fig. 6A e 8A). O parênquima é predominantemente clorofiliano e nele está inserida grande quantidade de fibras (Fig. 6B e 8B). Em *S. coronata*, a espessura do mesofilo foi de 159 μm (Tabela 1). Nos demais caracteres analisados de secções transversais, houve diferença entre as superfícies adaxial e abaxial. Porque não há estômatos no limbo foliar na superfície adaxial em ambas as espécies (Fig. 7A e 9A), a densidade estomática (assim como o comprimento e a largura dos estômatos) foi contabilizada apenas na região abaxial (Tabela 1). O mesofilo de *A. aculeata* foi de 198,8 μm (Tabela 1). Entre as epidermes adaxial e abaxial não houve diferença (10,5 μm e 11,3 μm , respectivamente), no entanto, para os caracteres hipoderme e cutícula, foi observada diferença entre as superfícies (Tabela 1).

Tabela 1.

Características de secções transversais, densidade estomática (DE; número de estômatos.mm⁻²), comprimento e largura dos estômatos (µm) em folhas maduras e não senescentes de *S. coronata* e *A. aculeata*. Letras diferentes nas colunas denotam diferenças estatísticas pelo teste t a 5% de probabilidade. Os valores são a média de 48 repetições (±EP).

Caracteres (µm)		<i>S. coronata</i>	<i>A. aculeata</i>
Mesofilo		159,1 ±2,59	198,8 ±3,65
Epiderme	Adaxial	4,5 ±0,14 ^a	10,5 ±0,30 ^a
	Abaxial	3,7 ±0,13 ^b	11,3 ±0,39 ^a
Hipoderme	Adaxial	7,3 ±0,23 ^a	27,9 ±1,43 ^a
	Abaxial	5,4 ±0,16 ^b	17,9 ±0,43 ^b
Cutícula	Adaxial	4,4 ±0,16 ^a	5,8 ±0,36 ^a
	Abaxial	3,4 ±0,14 ^b	4,6 ±0,26 ^b
DE	Adaxial	0	0
	Abaxial	61 ±1,4	73 ±1,6
Comprimento (estômato)		15,4 ±0,21	17,1±0,1
Largura (estômato)		6,03 ±0,08	6,9 ±0,08

3.4 DISCUSSÃO

Em condições de campo, *S. coronata* e *A. aculeata* comportaram-se de maneira similar quanto ao Ψ_w foliar. Na estação chuvosa, somente em *A. aculeata* o Ψ_w diferiu entre os turnos, apresentando menores valores à tarde, quando o DPV foi maior que no período matinal. O aumento do DPV, bem como a redução no conteúdo hídrico do solo durante a estação seca, levaram a uma redução no Ψ_w de ambas as espécies. Alguns estudos tem reportado a influência de fatores edáficos sobre as relações hídricas de coco (*Cocos nucifera* L.), sendo os estômatos os principais reguladores no controle do balanço hídrico (KASTURI BAI et al., 1988; GOMES et al., 2002; PASSOS et al., 2005). Gomes e

colaboradores (2002), ao trabalharem com coco, observaram o forte controle estomático em indivíduos submetidos ao déficit hídrico, num ambiente com alto DPV. Trabalhando com espécies de regiões áridas, Schmitt e colaboradores (1993) observaram que o Ψ_w das palmeiras *Erythea armata* S. Wats. e *Washingtonia filifera* (Lindl.) Wendl. atingiu uma média de -3,2 MPa, e a g_s foi de 90 mmol e 270 mmol, respectivamente. Baseado nesses dados é provável que o Ψ_w das palmeiras em questão atingisse menores valores, caso não houvesse a forte regulação estomática.

A diferença da g_s entre turnos em *S. coronata*, não interferiu na taxa de assimilação de CO_2 . No entanto, a maior taxa de E observada no período da tarde, sugere que a perda de água ocorreu por fatores não estomáticos, visto que houve redução da g_s nesse período. Em *A. aculeata*, a grande redução de g_s no período da tarde, pode indicar que esta espécie responde rapidamente às mudanças nas condições abióticas, não alterando, contudo, a assimilação de CO_2 . Quanto às taxas de E , observou-se que estas acompanharam a redução na g_s . Para ambas as espécies, a manutenção das taxas de A , independente dos turnos, pode ser devido à condutância mesofílica. Cortes transversais de *S. coronata* e *A. aculeata* evidenciaram a presença de câmaras subestomáticas, observadas também em outras espécies de palmeiras (PEREIRA; QUADROS, 2007). Essas estruturas auxiliam nas trocas gasosas favorecendo o contato do CO_2 com as células do parênquima clorofiliano mesmo quando os estômatos estão parcial ou totalmente fechados. Os valores de A e E em ambas as espécies reduziram-se na estação seca, acompanhando a redução da g_s nesse período. A mesma tendência de redução de g_s , A e E durante os períodos de baixa disponibilidade de água também foram encontrados para outras espécies de palmeiras (CALBO; MORAES, 2000; OLIVEIRA et al. 2002; PASSOS et al. 2005). Osmond e colaboradores (1980) relataram que o primeiro efeito da redução da g_s é o aumento na EUA. Em decorrência dessa redução, as menores taxas de E nas estações seca favoreceram o aumento da EUA em *S. coronata* e *A. aculeata*, sendo *S.*

coronata a espécie que apresentou maiores valores de EUA nesse período de escassez de chuvas. A redução da g_s bem como o aumento de EUA também foi observado em dendê (SURESH et al., 2010) e *Styphnodendron adstringes* (Mart.) Coville (ROCHA; MORAES, 1997). A diferença entre a EUA em períodos com maior e menor disponibilidade hídrica no presente estudo mostrou comportamento diferente aos resultados obtidos por Azevedo et al. (2006) e Barleto (2011), onde não foi encontrada diferença na EUA entre os níveis de irrigação utilizados em culturas de coco.

Espécies submetidas a períodos de estresse apresentam adaptações anatômicas que auxiliam na sua tolerância aos danos que podem diminuir sua produção e afetar sua reprodução. De acordo com Esau (1977), células buliformes atuam como células motoras, tanto no dobramento quanto no enrolamento das folhas, de modo a proteger os estômatos e, dessa forma, reduzir a perda de água por transpiração (ALISCIONI, 2000). Em *S. coronata*, a maior espessura da epiderme, hipoderme e cutícula na superfície adaxial indica maior proteção às células parenquimáticas clorofiladas. De acordo com Leite e Scatena (2001), a epiderme com cutícula espessa em espécies do gênero *Syagrus*, está relacionada com a defesa destas plantas contra a dessecação, devido ao fato destas espécies crescerem em ambiente sujeito a estresse hídrico. Não houve diferença quanto à espessura da epiderme entre as superfícies em *A. aculeata*. Hipoderme e cutícula, assim como em *S. coronata*, foram mais espessas na superfície adaxial nas folhas desta espécie. Como mostrado anteriormente, *S. coronata* e *A. aculeata*, embora sejam consideradas anfiestomáticas, a maior densidade de estômatos está localizada na região abaxial. De acordo com Leite e Scatena (2001), a face adaxial da nervura principal é um local de difícil visualização dos estômatos devido ao grande acúmulo de cera. A diferença na densidade estomática entre as duas faces, com maior quantidade de estômatos por unidade de área na face abaxial, parece ser um mecanismo de

proteção aos estômatos, visto que a face adaxial está mais exposta aos raios solares devido à orientação da maioria das folhas.

Maiores concentrações de CST na estação chuvosa, para ambas as espécies, justifica-se pelas altas taxas de *A* verificadas nesse período, enquanto na estação seguinte houve um decréscimo de CST, indicando que, sob limitação hídrica, o balanço entre a captação de carbono via fotossíntese e o uso de fotoassimilados foi afetado, levando a alterações na quantidade de açúcares (PINHEIRO; CHAVES, 2011). Sob desidratação severa, o teor de açúcares solúveis pode decrescer (PINHEIRO et al., 2001), no entanto, a síntese de amido é, em geral, reduzida mesmo sob déficit hídrico moderado (CHAVES, 1991). Apesar das alterações observadas no conteúdo de CST, os níveis de amido não diferiram entre as estações, tanto em *S. coronata* quanto em *A. aculeata*. De acordo com Hamidou e colaboradores (2007), alto teor de amido sob condições de déficit hídrico pode indicar sua participação na proteção do PSII. Como nessas espécies não houve diferença sazonal quanto ao amido, sugere-se que outros mecanismos estejam envolvidos na proteção do aparato fotossintético.

Outros solutos compatíveis também tem seu teor aumentado em função do déficit hídrico, como é o caso dos aminoácidos (CHEN; MURATA, 2002; ASHRAF; FOOLAD, 2007). Em indivíduos de *S. coronata*, não foram observadas diferenças entre as estações nos teores de PST e ALT, o que pode indicar que a espécie tende a investir em outros mecanismos para tolerar as condições estressantes. Em *A. aculeata*, o conteúdo de ALT acompanhou o aumento de PST na estação seca, o que pode indicar um mecanismo de defesa ao déficit hídrico através do ajustamento de solutos compatíveis. Em seu trabalho com coco, Kasturi Bai e Rajagopal (2000) demonstraram o acúmulo de solutos (aminoácidos livres e açúcares) induzido pelo estresse hídrico em alguns genótipos de coco e sugeriram a ocorrência de um ajustamento osmótico para esta espécie.

Quanto aos pigmentos fotossintéticos, ambas as espécies responderam de modo semelhante, onde não foram observadas diferenças entre as estações. De acordo com Behera e colaboradores (2002), a perda de clorofila justifica-se pelos danos causados pela fotooxidação dos pigmentos. Baseado nessa afirmação sugere-se que, apesar dos longos meses sujeitos a baixos níveis de precipitação, indivíduos de *S. coronata* e *A. aculeata* não apresentaram danos no aparato fotossintético.

3.5 CONCLUSÃO

Ambas as espécies estudadas apresentaram mecanismos diferentes de tolerância à seca, apesar de cultivadas num local sob a mesma pressão ambiental e compartilharem características típicas de espécies submetidas ao constante déficit hídrico. O fato de serem espécies sempre verdes, mesmo sendo nativas de ambiente semiárido, sugere que *S. coronata* e *A. aculeata* possuem mecanismos diversos para tolerar baixa disponibilidade hídrica do solo durante a maior parte do ano. Enquanto *S. coronata* lida com a escassez de água ajustando principalmente suas trocas gasosas, *A. aculeata*, além do forte controle estomático, regula o conteúdo de metabólitos primários. Por fim, o cultivo dessas palmeiras em áreas marginais para a agricultura tradicional parece ser viável à demanda por novas fontes energéticas, pois ambas as espécies apresentam mecanismos de tolerância a períodos de escassez hídrica. O uso de espécies perenes por pequenos agricultores permite que o uso da terra seja acentuado e a renda média da propriedade estabilizada. Por outro lado, estudos fitotécnicos associados ao melhoramento vegetal são indicados para desenvolvimento de cultivares de ambas as espécies.

3.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALISCIONI, S. S. Anatomía ecológica de algunas especies del género *Paspalum* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). **Darwiniana, nueva serie**, v. 38, n. 3-4, p. 187-207, 2000.

ARAUS, J. L.; HOGAN, K. P. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. **American Journal of Botany**, p. 726-738, 1994.

ASHRAF, M.; FOOLAD, M R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 2, p. 206-216, 2007.

DE AZEVEDO, P. V. et al. Water-use efficiency of dwarf-green coconut (*Cocos nucifera* L.) orchards in northeast Brazil. **Agricultural water management**, v. 84, n. 3, p. 259-264, 2006.

BARLETO, E.A. Respostas ecofisiológicas de *Acrocomia aculeata* (Jacquin) Loddies ex Martius ao déficit hídrico sazonal e à disponibilidade de nutrientes. Universidade de Brasília, Brasília, Brasil. 2011.

BEHERA, R. K.; MISHRA, P. C.; CHOUDHURY, N. K. High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. **Journal of plant physiology**, v. 159, n. 9, p. 967-973, 2002.

BRADFORD, M. Rapid and quantitative method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 284-252, 1976.

CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 3, p. 225-230, 2000.

CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of experimental Botany**, v. 42, n. 1, p. 1-16, 1991.

CHEN, T. H. H.; MURATA, N. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. **Current opinion in plant biology**, v. 5, n. 3, p. 250-257, 2002.

CHISTI, Y. Biodiesel from microalgae. **Biotechnology advances**, v. 25, n. 3, p. 294-306, 2007.

CREPALDI, I. C. et al. Composição nutricional do fruto de licuri (*Syagrus coronata* (Martius) Beccari). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 02, p. 155-159, 2001.

DEMIRBAS, Ayhan. Biofuels: green energy and technology. 2009.

DUBOIS, Michel et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350-356, 1956.

DUFRENE, E.; SAUGIER, B. Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. **Functional Ecology**, p. 97-104, 1993.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. 2. ed. New York: John Wiley, 1977.

ESCOBAR, J. C. et al. Biofuels: environment, technology and food security. **Renewable and sustainable energy reviews**, v. 13, n. 6, p. 1275-1287, 2009.

FRANCO, A.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia**, v. 131, n. 3, p. 356-365, 2002.

GOMES, F. P.; PRADO, C. H. B. A. Ecophysiology of coconut palm under water stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 4, p. 377-391, 2007.

GOMES, F. P.; MIELKE, M. S.; DE ALMEIDA, AA F. Leaf gas exchange of green dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. var. *nana*) in two contrasting environments of the Brazilian north-east region. **Journal of horticultural science & biotechnology**, v. 77, n. 6, p. 766-772, 2002.

GOMES, F. P. et al. Photosynthetic limitations in leaves of young Brazilian Green Dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. *nana*) palm under well-watered conditions or recovering from drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 195-204, 2008.

HAMIDOU, F.; ZOMBRE, G.; BRACONNIER, S. Physiological and biochemical responses of cowpea genotypes to water stress under glasshouse and field conditions. **Journal of agronomy and crop science**, v. 193, n. 4, p. 229-237, 2007.

BAI, KV KASTURI et al. Osmotic adjustment as a mechanism for drought tolerance in coconut (*Cocos nucifera* L.). **Indian Journal of Plant Physiology**, v. 5, n. 4, p. 320-323, 2000.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: Edur, 1997.

LECOEUR, J.; SINCLAIR, T. R. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. **Crop Science**, v. 36, n. 2, p. 331-335, 1996.

LEITE, K. R. B.; SCATENA, V. L. Anatomia do segmento foliar de espécies de *Syagrus* Mart.(Arecaceae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil.(Anatomy of the leaf segments of the species of *Syagrus* Mart.(Arecaceae) of the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil.) *Sitientibus, Cienc. Biol*, v. 1, n. 1, p. 3-14, 2001.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods enzymol**, v. 148, p. 350-382, 1987.

LINDFELDT, Erik G.; WESTERMARK, Mats O. Biofuel production with CCS as a strategy for creating a CO₂-neutral road transport sector. **Energy Procedia**, v. 1, n. 1, p. 4111-4118, 2009.

MOORE, Stanford; STEIN, William H. Photometric ninhydrin method for use in the chromatography of amino acids. **Journal of biological chemistry**, v. 176, n. 1, p. 367-388, 1948.

NASS, L. L.; PEREIRA, P. A. A.; ELLIS, D. Biofuels in Brazil: an overview. **Crop Science**, v. 47, n. 6, p. 2228-2237, 2007.

OLIVEIRA, M. A. J. de et al. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 1, p. 59-63, 2002.

OSMOND, C. B. et al. **Physiological processes in plant ecology. Toward a synthesis with Atriplex**. Springer Verlag., 1980.

PARENTE, E. J. de S. et al. Biodiesel: uma aventura tecnológica num país engraçado. **Fortaleza: tecbio**, 2003.

PASSOS, E. E. M. P.; PASSOS, E. E. M.; PRADO, C. H. B. A. **Comportamento sazonal do potencial hídrico e das trocas gasosas de quatro variedades de coqueiro anão**. Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2006.

PEREIRA, R. A.; ESEMANN-QUADROS, K. Comparação anatômica de palmitos em conserva de *Archontophoenix alexandrae* (F. Mueller) H. Wendl. et Drude e *Bactris gasipaes* HBK (Arecaceae). **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. S1, p. pg. 330-332, 2007

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 869-882, 2011.

PIRES, T. P. et al. Ecophysiological traits of the macaw palm: a contribution towards the domestication of a novel oil crop. **Industrial Crops and Products**, v. 44, p. 200-210, 2013.

RADAKOVITS, R. et al. Genetic engineering of algae for enhanced biofuel production. **Eukaryotic cell**, v. 9, n. 4, p. 486-501, 2010.

ROBBINS, N. S.; PHARR, D. M. Effect of restricted root growth on carbohydrate metabolism and whole plant growth of *Cucumis sativus* L. **Plant physiology**, v. 87, n. 2, p. 409-413, 1988.

ROCHA, A. M. S.; MORAES, J. A. P. V. Influence of water stress on leaf gas exchange in potted young plants of *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 9, p. 41-46, 1997.

SANTOS, M. G. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes?. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 83-99, 2014.

SCARIOT, A.; LLERAS, E.; HAY, J. D. Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. **Biotropica**, p. 168-173, 1995.

SCHMITT, Andreas K. et al. Mid-summer gas exchange and water relations of seven C₃ species in a desert wash in Baja California, Mexico. **Journal of arid environments**, v. 24, n. 2, p. 155-164, 1993.

SCHOLANDER, P. F. et al. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 52, n. 1, p. 119, 1964.

SURESH, K. et al. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 549-556, 2012.

SURESH, K. et al. 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.

TRZECIAK, M. B. et al. Utilização de sementes de espécies oleaginosas para produção de biodiesel. **Informativo Abrates**, v. 18, n. 1/3, p. 30-38, 2008.

WANDECK, F.A., JUSTO, P.G. A macaúba, fonte energética e insumo industrial: sua significação econômica no Brasil. **Simpósio sobre o Cerrado**. EMBRAPA, CPAC, Brasília - DF, pp. 541-577, 1988.