



UFAM

Universidade Federal do Amazonas
Faculdade de Ciências Agrárias

Programa de Pós-Graduação em Agronomia Tropical

Caracterização morfofisiológica e anatômica de folhas de dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.), de caiaué (*E. oleifera* (Kunth) Cortés) e híbrido interespecífico (*E. guineensis* x *E. oleifera*) nas condições da Amazônia Central

Gilson Sánchez Chia

Manaus
Amazonas - Brasil
2012



UFAM

Universidade Federal do Amazonas
Faculdade de Ciências Agrárias
Programa de Pós-Graduação em Agronomia Tropical

Gilson Sánchez Chia

Caracterização morfofisiológica e anatômica de folhas de dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.), de caiaué (*E. oleifera* (Kunth) Cortés) e híbrido interespecífico (*E. guineensis* x *E. oleifera*) nas condições da Amazônia Central

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia Tropical da Universidade Federal do Amazonas - UFAM, como parte dos requisitos para a obtenção do título de *Doutor em Agronomia Tropical*.

Orientadora: Dra. Maria do Rosário Lobato Rodrigues
Co-Orientador: Dr. Ronaldo Ribeiro de Moraes

Manaus
Amazonas – Brasil
2012

Ficha catalográfica

(Catalogação realizada pela Biblioteca Central - UFAM)

Chia, Gilson Sánchez

C532c Caracterização morfofisiológica e anatômica de folhas de dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.), de caiaué (*E. oleifera* (Kunth) Cortés) e híbrido interespecífico (*E. guineensis* x *E. oleifera*) nas condições da Amazônia Central / Gilson Sánchez Chia. - Manaus: UFAM, 2012.
104 f.; il. color.

Tese (Doutorado em Agronomia Tropical) — Universidade Federal do Amazonas, 2012.

Orientadora: Prof^a. Dra. Maria do Rosário Lobato Rodrigues

Co-orientador: Prof. Dr. Ronaldo Ribeiro de Moraes

1. Dendezeiro – Fisiologia vegetal 2. Caiaué – Fisiologia vegetal 3. Fotossíntese 4. Morfofisiologia I. Rodrigues, Maria do Rosário Lobato (Orient.) II. Moraes, Ronaldo Ribeiro de (Co-orient.) III. Universidade Federal do Amazonas IV. Título

CDU 633.855.34(811.3)(043.2)

Gilson Sánchez Chia

Caracterização morfofisiológica e anatômica de folhas de dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.), de caiaué (*E. oleifera* (Kunth) Cortés) e híbrido interespecífico (*E. guineensis* x *E. oleifera*) nas condições da Amazônia Central

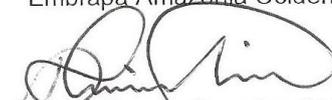
Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia Tropical da Universidade Federal do Amazonas, como requisito para obtenção do título de Doutor em Agronomia Tropical, área de concentração em Produção Vegetal.

Aprovada em 28 de maio de 2012

Banca examinadora



Prof. Dr. Ronaldo Ribeiro de Moraes, Presidente
Embrapa Amazônia Ocidental



Prof. Dr. Raimundo Nonato Carvalho da Rocha, Membro
Embrapa Amazônia Ocidental



Prof. Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo, Membro
Universidade Federal do Amazonas



Prof. Dra. Eva Maria Alves Cavalcanti Atroch, Membro
Universidade Federal do Amazonas



Prof. Dr. Everton Rabelo Cordeiro, Membro
Embrapa Amazônia Ocidental

**Santificando el Nombre de EL CREADOR del Universo
como UNO en toda la Tierra.**

"Aprenda com o passado, viva no presente, trabalhe para o futuro"

Abraham Geiger

**"Não despreze nenhum homem: muitas pérolas são encontradas sob a
túnica de um homem pobre"**

Eliezer ben Isaac

"El amor no tiene cura, pero es la cura para todos los males"

Leonard Cohen

Dedicatória

...

A Mercedes e Walter, meus pais, razão da minha existência!

Pelo desmedido amor e carinho...

Pelos incontáveis conselhos...

Pelo incentivo contínuo...

Pelos longos dias e escuras noites de saudades...

Pela presença amiga, em todos os momentos...

Por tudo que possuo e pelo que sou...

Mais esta conquista...

... Espero ter-lhes honrado.

Dedico.

A Solange minha esposa e para lafa Naomi minha filha.

Ofereço.

Agradecimentos

Em primeiro lugar quero agradecer profundamente ao Criador do Universo por ser meu guia e por acompanhar-me ao longo da minha vida, porém, Sua presença constante me concedeu a sabedoria, a humildade, a força e perseverança necessária para cumprir, com dignidade, mais uma etapa da minha história.

À Universidade Federal do Amazonas (UFAM), pela oportunidade concebida para continuar com a minha formação profissional.

À Embrapa Amazônica Ocidental pelo apoio logístico o que possibilitou à realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida, sem este apoio teria sido difícil desenvolver a presente pesquisa.

À Fundação de Amparo a Pesquisa no Estado do Amazonas, pela bolsa concedida durante os primeiros meses.

À minha querida esposa Solange e a minha filha Iafa Naomi; pelo amor desmedido, pelo apoio e pela paciência.

Agradeço à Dra. Maria do Rosário Lobato Rodrigues, pesquisadora da Embrapa Amazônia Ocidental pelas sugestões, pela exigência, pela paciência e confiança na orientação; no entanto, quero oferecer um muito obrigado pela amizade.

Agradeço ao Dr. Ronaldo Ribeiro Moraes, pesquisador da Embrapa Amazônia Ocidental, pela orientação recebida, pela paciência e pela confiança na orientação, assim como também pela amizade.

À Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo, professora da Universidade Federal do Amazonas, pelo apoio, pelas sugestões e pela colaboração para o desenvolvimento da presente pesquisa.

Agradeço ao Tec. Lab. Sergio de Araujo Silva pela orientação e apoio no procedimento para a realização das análises de anatomia foliar e extração de clorofila.

Meus agradecimentos façam-se extensivos aos funcionários do Centro de Experimentação de Rio Urubu (CERU) pela ajuda prestada na coleta de material e das mensurações fisiológicas.

Obrigado membros da banca avaliadora pela disponibilidade de tempo e pela valiosa contribuição, pois as sugestões fortaleceram o presente estudo.

Aos colegas do curso de Pós-Graduação em Agronomia Tropical pela amizade de estes quatro longos anos, pelo apoio na melhora do “portunhol” e pela ajuda quando precisei desenvolver essa pesquisa.

Àquelas pessoas com as quais pude contar direta ou indiretamente, aquelas pessoas presentes nas horas mais difíceis, dando-me alento, e nas horas alegres rindo comigo, rindo de mim, rindo da vida, enfim... *Eu agradeço, agora!!*

Gilson Sanchez Chía

Resumo

Os programas de melhoramento genético do dendezeiro tem explorado a hibridação interespecífica com o caiaué com o objetivo de obter híbridos interespecíficos tão produtivos quanto ao dendezeiro, resistente as pragas e doenças, em especial ao Amarelecimento-fatal (AF), melhor qualidade de óleo, redução da taxa de crescimento vertical do estipe verticalmente, características apresentadas pelo caiaué. No entanto, existe pouco conhecimento do comportamento ecofisiológico dessas espécies nas condições da Amazônia. Esse trabalho foi desenvolvido com o objetivo de caracterizar o comportamento fisiológico e caracterizar a biometria e anatomia das plantas dendê, caiaué e do híbrido interespecífico. O trabalho foi desenvolvido no Centro Experimental de Rio Urubu (CERU) e na sede Embrapa Amazônia Ocidental. A presente pesquisa esta dividida em quatro experimentos. Para os parâmetros de anatomia foliar foi utilizado um delineamento inteiramente casualizado (DIC) com três tratamentos e 10 repetições; os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Para os parâmetros de trocas gasosas foi utilizado um DIC com três tratamentos e quatro repetições; os dados foram submetidos à ANOVA e as médias comparadas pelo teste Tukey ($p < 0,05$). Para a estimativa dos parâmetros de conteúdo de pigmentos cloroplastídicos nas folhas foi conduzido em DIC os dados submetidos à ANOVA com três tratamentos e quatro repetições (folhas) e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Para os parâmetros biométricos de folhas foi conduzido em DIC com três tratamentos e 15 repetições; os dados foram submetidos à ANOVA e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os resultados de anatomia foliar, as espécies apresentaram características similares, com células epidérmicas funcionais e heterodimensionais, estômatos presentes em ambas às faces da folha e do tipo tetracítico, no entanto o dendê apresentou os maiores estômatos maior índice estomático; por outro lado, a quantificação de tecido foliar foi o caiaué quem apresentou maiores tecidos foliares, já HIE foi intermediário no estudo de estas variáveis. Em quanto aos parâmetros fisiológicos, o dendê foi o mais afetado pelas condições ecológicas adversas,

quando comparado com a literatura, no entanto essa característica permite poupar energia. Por outro lado o caiaué foi quem a maior taxa de fotossíntese apresentando uma boa opção visando trabalhos futuros na identificação de materiais superiores adaptados as condições locais. O conteúdo de pigmentos fotossintéticos, o dendê foi que apresentou os maiores teores em suas folhas, porem, não significou maior taxa fotossintetizante, que reforça a hipótese de que esta espécie foi mais suscetível às condições climáticas adversas. A biometria também foi o caiaué quem apresentou as maiores folhas, característica que aliado ao bom desempenho fisiológico pode ser uma boa referência na identificação de matérias superiores, visando indivíduos adaptados a nossa região com boa produção.

Abstract

The breeding programs have explored African oil palm interspecific hybridization with American oil palm aiming to obtain interspecific hybrids as productive as the oil palm, resistant to pests and diseases, especially the But rot (AF), and best quality oil and reduced growth rate of the vertical stem, features presented by American oil palm. However, there is little knowledge of the behavior ecophysiological of these species in the Amazon conditions. This work was developed with the aim of characterizing the physiological behavior, characterize the biometrics and the anatomy of the leaves of African oil palm, American oil palm and interspecific hybrid plants. The work was developed at the Urubu Center Experimental (CERU) and Embrapa Western Amazon. This research is divided into four experiments. For the parameters of leaf anatomy was used a completely randomized design (CRD) with three treatments and 10 repetitions, the data were subjected to analysis of variance (ANOVA) and means were compared by Tukey test ($p < 0.05$). For gas exchange parameters was used CRD with three treatments and four replications, data were submitted to ANOVA and means were compared by Tukey test ($p < 0.05$). To estimate the parameters of pigment content chloroplastid CRD was conducted in the data submitted to ANOVA with three treatments and four replications (leaves) and means were compared by Tukey test ($p < 0.05$). For biometric parameters of leaves was conducted in CRD with three replications and 15 treatments, the data were submitted to ANOVA and means were compared by Tukey test ($p < 0.05$). The results of anatomy of the species showed characteristics similar to epidermal cells and functional multidimensional, stomata are presented on both sides of the leaf and the type tetracytic, however palm oil showed the highest stomata and greater stomatal index, on the other hand, quantification of leaf tissue was American oil palm who had higher tissue because HIE was intermediate in the study of these variables. In regard to the physiological parameters, palm oil was the most affected by adverse environmental conditions, a significant when compared to the literature, on the other hand American oil palm who has the highest rate of photosynthesis presenting an option future work aiming at the identification of superior materials . The content

of photosynthetic pigments, oil palm was the one who showed the highest levels in their leaves, however, has not meant higher photosynthetic rate, which reinforces the hypothesis that this species was saved energy when conditions are shown adverse. Biometrics was also American oil palm who had the highest leaves, coupled with good feature that physiological performance can be a good reference for identifying superior materials, seeking individuals adapted to our region with good production.

Resumen

Los programas de mejoramiento genético de la palma aceitera han explorado la hibridación interespecífica con la palma aceitera americana con el objetivo de obtener híbridos interespecíficos tan productivos cuanto la palma de aceite, resistente a las plagas y enfermedades, sobre todo a la pudrición del cogollo (PC- Amarelecimiento fatal - AF), mejor calidad de aceite, reducción de la tasa de crecimiento del tallo verticalmente, características presentadas por la palma americana. Sin embargo, existe poco conocimiento del comportamiento ecofisiológico de estas especies en las condiciones Amazónicas. Este trabajo fue desarrollado con el objetivo de caracterizar el comportamiento fisiológico y caracterizar la biometría y anatomía de las plantas de palma aceitera, palma americana e híbridos interespecíficos. El trabajo se desarrolló en el Centro Experimental de Urubu (CERU) y en la sende de la Embrapa Amazonia Occidental. Esta investigación se divide en cuatro experimentos. Para los parámetros de la anatomía de la hoja se utilizó un diseño completamente al azar (DCA) con tres tratamientos y 10 repeticiones, los datos se sometieron a análisis de varianza (ANVA) y las medias se compararon mediante la prueba de Tukey ($p < 0,05$). Para los parámetros de intercambio de gases se utilizó DCA con tres tratamientos y cuatro repeticiones, los datos se sometieron a análisis de varianza y las medias se compararon mediante la prueba de Tukey ($p < 0,05$). Para estimar los parámetros de contenido de pigmentos de cloroplastos fue conducido en DCA y los datos fueron sometidos a ANVA con tres tratamientos y cuatro repeticiones (hojas) y las medias se compararon mediante la prueba de Tukey ($p < 0,05$). Para los parámetros biométricos de las hojas se llevó a cabo en DCA con tres tratamientos y 15 repeticiones, los datos fueron sometidos a ANVA y las medias se compararon mediante la prueba de Tukey ($p < 0,05$). Los resultados de la anatomía de las especies mostraron características similares, con células epidérmicas funcionales y heterodimensionales, los estomas están presentes en ambos lados de la hoja y es del tipo tetracítico, sin embargo la palma aceitera mostró los estomas mas grandes y un mayor índice estomático, por otra parte, la cuantificación del tejido de la hoja fue la palma americana que presentó más tejido, ya el HIE fue

intermediario. En lo que respecta a los parámetros fisiológicos, la palma aceitera fue el más afectado por las condiciones ambientales adversas, cuando se compara con la literatura, por otra parte la palma americana presentó la mayor tasa de fotosíntesis lo que representa una buena opción para trabajos futuros destinado a la identificación de materiales superiores . El contenido de pigmentos fotosintéticos, la palma aceitera fue el que mostró los niveles más altos en sus hojas, sin embargo, no ha significado una mayor tasa fotosintética, lo que refuerza la hipótesis de que esta especie ahorra energía cuando las condiciones se muestran adversas. La biometría fue la palma americana que presentó las hojas más grandes, que aliado al buen desempeño fisiológico puede ser una buena referencia para la identificación de materiales de calidad superior, en busca de individuos adaptados a nuestra región con una buena producción.

Lista de Figuras

- Figura 1.** Centro Experimental do Rio Urubu, CERU, Embrapa Amazônia Ocidental, Rio Preto da Eva (AM). 14
- Figura 2.** Esquematização das mensurações biométricas da folha. **A.** Contagem do número de folíolos manualmente. **B.** Medição do comprimento da raque com uma trena. **C.** Medição da espessura da raque utilizando paquímetro..... 23
- Figura 3.** Posição de medição da secção transversal do pecíolo 24
- Figura 4.** Estômatos da parte abaxial das espécies *Elaeis guineensis* (**A**), *E. oleifera* (**B**) e do híbrido interespecífico (**C**), **Tg**: cicatriz de tricoma, **Cp**: células epidérmicas fundamentais, **CSpar**: células subsidiárias paralelas, **CSext**: células subsidiárias extremidades..... 27
- Figura 5.** Estrutura da epiderme superior e estômatos da parte adaxial da epiderme de folíolos das espécies *Elaeis guineensis* (**A, B**), *E. oleifera* (**C, D**) e do Híbrido interespecífico (**E, F**). **Es**: estômato, **Tg**: cicatriz de tricoma, **Cp**: células epidérmicas, **CSpar**: células subsidiárias paralelas, **CSext**: células subsidiárias extremidades..... 30
- Figura 6.** Corte transversal de folíolos de dendê (**A**), caiaué (**B**) e híbrido interespecífico (**C**). **Ms**: mesófilo, **Ct_{sup}**: cutícula superior, **Ct_{inf}**: cutícula inferior, **Ep_{sup}**: epiderme superior, **Ep_{inf}**: epiderme inferior, **Pp**: parênquima paliçádico, **Lc**: tecido lacunoso, **Ci**: cutícula inferior, **Es**: estômato, **Hp**: hipoderme, **Bf**: bainha do feixe, **Cf**: calota de fibras, **Cb**: células de base do tricoma glandular, **Fl**: floema, **Xl**: xilema, **Id**: idioblasto, **Tg**: cicatriz de tricoma. 33
- Figura 7.** Condições climáticas para o ano 2010 na Amazônia Ocidental - Amazonas. **A.** Temperatura e umidade. **B.** Precipitação pluviométrica mensal e radiação..... 38
- Figura 8.** Curva de resposta fotossintética à radiação (0 a 100 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* e do híbrido interespecífico *E. guineensis* x *E. oleifera* nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010. 42
- Figura 9.** Curva de resposta fotossintética a radiação (0 a 2000 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), em época seca de *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* e *E. guineensis* x *E. oleifera*. As barras representam o erro-padrão (\pm) nas condições da Amazônia Central - Amazonas, ano 2010..... 49
- Figura 10.** Teores médios de pigmentos cloroplastídicos por grama de matéria fresca ($\mu\text{mol g}^{-1}$) e razões de Chl a/b e Chl total/carotenoide das espécies *E. guineensis*, *E. oleifera* e *E. guineenses* x *E. oleifera*. Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste Tukey ($p > 0,05$). As barras representam o erro-padrão (\pm), nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010..... 55
- Figura 11.** Teores médios de pigmentos cloroplastídicos por unidade de área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) e razões de Chl a/b e Chl total/carotenoide *E.*

guineensis, *E. oleifera* e *E. guineenses* x *E. oleifera*. Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste Tukey ($p > 0,05$). As barras representam o erro-padrão (\pm), nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010. 59

Lista de Tabelas

- Tabela 1.** Valores de 10 caracteres agrônômicos de dendê, caiaué e do híbrido interespecífico F₁. 10
- Tabela 2.** Análise dos parâmetros comprimento do estômato (CE), largura do estômato (LE), densidade estomática (DE), densidade de células epidérmicas (DC) e índice estomático do dendê, caiaué e do híbrido interespecífico nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹. 31
- Tabela 3.** Análise dos parâmetros mesofilo (Ms), tecido paliçádico (Pp), tecido lacunoso (Lc), epiderme superior (Ep_{sup}), epiderme inferior (Ep_{inf}), cutícula superior (Ct_{sup}) e cutícula inferior (Ct_{inf}) de *Elaeis guineenses*, *E. oleifera* e do híbrido interespecífico (HIE) nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹ 36
- Tabela 4.** Taxa de respiração no escuro (Rd), eficiência quântica (α) e ponto de compensação luminosa (Ic) de *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* e híbrido interespecífico (HIE) nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹. 40
- Tabela 5.** Taxa de fotossíntese máxima (A_{max.}), ponto de saturação por luz (Y_L), condutância estomática (gs) e transpiração (E) de dendê, de caiaué e do híbrido interespecífico nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹. 44
- Tabela 6.** Taxas de oxigenação (Vo), Taxas de carboxilação (Vc), Taxas de transporte de elétrons (J_{max}) e Fotorrespiração (Pr) de folhas de *E. guineensis*, *E. oleifera* e do híbrido interespecífico (HIE) nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹ 50
- Tabela 7.** Eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e Carbono interno (Ci) de dendê, de caiaué e do híbrido interespecífico nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹. 52
- Tabela 8.** Análise de variância dos parâmetros número de folíolos (NF), comprimento dos folíolos (CF), largura dos folíolos (LF), comprimento da raque (CR), espessura do pecíolo (EP), medida da superfície foliar (MSF) e peso seco da folha (PSF) das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010^{**} 63
- Tabela 9.** Análise dos parâmetros número de folhas (NF), comprimento dos folíolos (CF), largura dos folíolos (LF), comprimento da raque (CR), espessura do pecíolo (EP), medida da superfície foliar (MSF) e peso seco da folha (PSF) nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹. 63

Lista de abreviaturas

α	Rendimento quântico aparente
A	Fotossíntese líquida
Chl <i>a/b</i>	Razão clorofila <i>a</i> e clorofila <i>b</i>
Chl_a	Clorofila <i>a</i>
Chl_b	Clorofila <i>b</i>
Caro	Carotenoides
Chl_{total}/Caro	razão clorofila total e carotenoides
Chl_{total}	Clorofila total
A_{max}	Fotossíntese máxima
E	Transpiração
EUA	Eficiência no Uso da água
EIUA	Eficiência intrínseca do uso da água
g_s	Condutância estomática
I	Intensidade luminosa
I_c	Ponto de compensação
J_{max}	Taxa máxima de transporte de elétrons sob condição de luz saturante
PAR	Radiação fotossinteticamente ativa
PPFD	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
P_r	Fotorrespiração
R_d	Taxa respiratória no escuro
V_c	Taxa de carboxilação sob condição de luz saturante
V_o	Taxa de oxigenação sob condição de luz saturante
γ_L	Ponto de saturação

Sumário

Dedicatória.....	iii
Agradecimentos	iv
Resumo	vi
Abstract.....	viii
Resumen	x
Lista de Figuras.....	xii
Lista de Tabelas	xiv
Lista de abreviaturas	xv
1. Introdução.....	1
2. Hipóteses	4
3. Objetivos.....	5
3.1. Geral	5
3.2. Específicos.....	5
4. Revisão de literatura.....	6
4.1. Descrição do dendê e do caiaué	6
4.1.1. Taxonomia.....	6
4.1.2. Origem e morfologia	6
4.2. Efeitos de fatores ecológicos	10
5. Material e métodos.....	14
5.1 Local de condução do experimento.....	14
5.2 Seleção do material vegetal	15
5.3 Parâmetros da anatomia foliar de dendê, caiaué e híbrido interespecífico.....	15
5.4 Estimativas das trocas gasosas de folhas de dendê, caiaué e híbrido interespecífico, sob diferentes intensidades de luz.....	18
5.5 Estimativa dos teores de pigmentos cloroplastídicos nas folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.	20
5.6 Estimativa dos parâmetros biométricos de folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.	22
6. Resultados e discussão	26
6.1 Parâmetros da anatomia foliar de dendê, caiaué e híbrido interespecífico.....	26
6.2 Variações fisiológicas de folhas de dendê, caiaué e híbrido interespecífico, sob diferentes intensidades de luz.....	37
6.3 Variações do teor de pigmentos cloroplastídicos nas folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.	54
6.4 Estimativa dos parâmetros biométricos de folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.	62
7. Conclusão geral	67
Referências	68
Apêndices	79

1. Introdução

O dendê (*Elaeis guineensis* Jacq.), é uma espécie de distribuição pantropical cuja região de origem é o continente Africano, introduzido na Amazônia à década de 1950 (PANDOLFO, 1981). É uma planta que se caracteriza por contribuir ao desenvolvimento das regiões com clima tropical úmido com benefícios econômicos pela alta rentabilidade e geração de emprego, social pela fixação do homem no campo e ecológicos pela redução de impactos ambientais além de ser uma fonte de óleo vegetal, com potencial para substituir o óleo diesel.

Sua ampla distribuição tem sido favorecida pelas inúmeras possibilidades de uso da planta, bem como por sua adaptabilidade a diferentes condições ecológicas. De seus frutos extraem-se dois tipos de óleos: o óleo de dendê conhecido comumente no Brasil ou óleo de palma (*Oil palm* denominação internacional) extraído do mesocarpo do fruto; e o óleo de palmiste (*Kernel oil*) extraído do endosperma da semente; esses óleos são muito utilizados na indústria alimentar assim como na indústria siderúrgica na fabricação de produtos de limpeza, na indústria de farmacêuticos e cosméticos, assim como substituto do óleo diesel derivado do petróleo.

Em condições ecológicas favoráveis, o caráter perene desta espécie permite que ela atinja rendimentos superiores quando comparado com outras espécies oleaginosas ocupando lugar de destaque entre elas, podendo produzir de quatro a oito toneladas de óleo de palma ha⁻¹ ano⁻¹, e 300 a 500 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de óleo de palmiste. Além da grande capacidade na produção de óleo, nas condições da Amazônia esta oleaginosa apresenta grande potencial no acúmulo de carbono, estima-se que um hectare de dendê aos 15 anos sequestra 35,87 toneladas de carbono ou 90 toneladas de matéria seca (BARCELOS, CUNHA e NOUY, 2001; LAMADE e BOUILLET, 2005; RODRIGUES, ARAUJO e BARCELOS, 2000; SURESH e NAGAMANI, 2006; VEIGA, SMIT e FÚRIA, 2000).

No entanto, com a expansão desta atividade, foram estabelecidas áreas de exploração comercial em ambientes diferentes das regiões de origem

e com características climáticas bastante diversas, pelo que seu crescimento e produção são afetados pela variação estacional das condições climáticas que de preferência devem situar-se próximas ao ótimo durante o ano todo, assim como também sofrer o ataque de pragas e doenças.

Porém, a dendeicultura na América Latina está sendo limitada por uma anomalia de etiologia até hoje desconhecida, denominada “Amarelecimento-fatal” (AF) que representa à maior ameaça para a expansão desta atividade no continente Americano. No Brasil, o AF já ocasionou perdas drásticas, como aconteceu na empresa DENPASA, no Estado do Pará, que teve sua área plantada reduzida de 5.300 ha para pouco mais de 1.000 ha em 1999 e foi inviabilizada pela impossibilidade de renovação de seus plantios (FRANQUEVILLE, 2003; VIÉGA et al., 2001).

Não se conhece fonte de resistência na espécie africana, mas no programa de melhoramento genético do dendê desenvolvido pela Embrapa Amazônia Ocidental, único no país, priorizou-se a hibridação interespecífica entre o dendê e o caiaué (*E. oleifera*), devido à resistência que o caiaué apresenta a anomalia AF, e segundo Barcelos (1986) é uma espécie de origem americana, com ampla dispersão do sul de México até o leste do Estado do Amazonas, e pertence à mesma família botânica que a palma de óleo africana, com o qual se consegue cruzar e produzir híbridos interespecíficos (HIE) F₁ viáveis.

Pela alta capacidade de produção de óleo por hectare e de fixação de carbono atmosférico, a dendeicultura é considerada uma das atividades prioritárias para o desenvolvimento do Programa Nacional de Produção e Uso do Biodiesel, porém, são necessárias ações de pesquisa que gerem tecnologia de cultivo que deem sustentabilidade para exploração da cultura em longo prazo. Frente a este cenário, surge então a necessidade de estudar as características anatômicas, morfológicas de folhas, os diferentes mecanismos assim como suas estratégias de adaptação a diferentes exigências por luz, CO₂ e o uso eficiente de água, o que possibilitaria ampliar o conhecimento sobre a utilização desses recursos primários pelo dendê, caiaué e híbrido

interespecífico, os quais estão intrinsecamente ligados ao acúmulo de carbono e produtividade.

Para compreender os fatores que determinam a absorção da luz e CO₂ atmosférico no nível da folha são necessárias muitos estudos ecofisiológicos. A folha é de fato a principal interface entre a planta e a atmosfera, e local de quase todas as entradas de carbono a partir de uma planta (PIEL, 2002). Segundo Clement e Mora-Urpí (1983) é o principal órgão fotossintético e, portanto, a responsável da produção de biomassa e seu conhecimento são fundamentais para a compreensão de muitos aspectos agronômicos e genéticos como ecológicos. Deste modo, a capacidade fotossintética intrínseca das palmas depende das características da estrutura foliar, como espessura, tamanho, arranjo das células do mesófilo, que determina a quantidade de tecido fotossintético por unidade de área foliar (AWAL et al., 2004).

Na literatura existe pouca informação disponível sobre aspectos da caracterização anatômica e morfofisiológica de folhas do dendê em condições do trópico brasileiro, e ainda as informações sobre o caiaué e o híbrido interespecífico não foram encontradas, pelo que o presente estudo apresenta grande importância tanto no aspecto conceitual, visando aumentar o conhecimento sobre as performances funcionais das espécies, quanto na área aplicada, contribuindo para o aprimoramento de técnicas para seu manejo, e que são imprescindíveis para o uso sustentável desta atividade na Amazônia.

Desta forma, o desenvolvimento desta pesquisa pode contribuir na compreensão do funcionamento e comportamento destas espécies no trópico brasileiro.

2. Hipóteses

Espera-se que a corroboração ou rejeição destas hipóteses tenham aplicação nas diferentes áreas, mas principalmente na adequação das espécies para o aprimoramento de técnicas de manejo na Amazônia.

As hipóteses levantadas para o desenvolvimento desta pesquisa são:

H₀: Não existem diferenças entre as características morfofisiológicas e anatômicas de folhas das plantas dendê, caiaué, e híbrido interespecífico.

H₁: Existem diferenças entre as características morfofisiológicas e anatômicas de folhas das plantas dendê, caiaué, e híbrido interespecífico.

3. Objetivos

3.1. Geral

O objetivo deste estudo é caracterizar a ecofisiologia das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico, abordando estudos anatômicos, processos fisiológicos, análise de pigmentos cloroplastídicos e mensurações biométricas de folhas, as quais são essenciais à compreensão do processo fotossintético, que é altamente conectado ao crescimento e à adaptação destas espécies ao ambiente, e que também tem influência direta na produtividade.

3.2. Específicos

- Estimar os parâmetros da anatomia foliar de dendê, caiaué e híbrido interespecífico.
- Estimar as trocas gasosas de folhas de dendê, caiaué e híbrido interespecífico sob diferentes intensidades de luz.
- Estimar os teores de pigmentos cloroplastídicos nas folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.
- Estimar os parâmetros biométricos de folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.

4. Revisão de literatura

4.1. Descrição do dendê e do caiaué

4.1.1. Taxonomia

A família das palmas, as Arecaceae (Palmae), sempre foram formadas por um distinto grupo de plantas entre as Monocotiledôneas. Assim o dendê ou palma de óleo Africana é uma espécie monocotiledônea da ordem *Arecales* que pertence à subfamília *Arecoideae* (maior subfamília das Arecaceae), na tribo *Cocoseae* e na subtribo *Elaeidinae*, e encontra-se agrupada com cocos (DRANSFIELD et al., 2005).

O gênero *Elaeis* tem sua origem nas palmeiras introduzidas na Ilha de Martinica, e a espécie *Elaeis guineensis* recebeu seu nome botânico de Nicolas Joseph Jacquin (1763). *Elaeis* é derivado da palavra grega “elaion”, que significa óleo, enquanto o nome específico *guineensis* demonstra que Jacquin atribuía sua origem à Costa do Guiné. Atualmente, três espécies são aceitas nesse gênero: *E. guineensis*, *E. oleifera* e *E. odora*, esta última não é cultivada e pouco se conhece sobre a mesma (CORLEY e TINKER, 2003; HARTLEY, 1988).

4.1.2. Origem e morfologia

4.1.2.1. Dendê ou palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.)

O nome desta espécie foi estabelecido em 1763 pelo botânico Nicholas Joseph Jacquin, que atribuiu como centro de origem à costa do Golfo da Guiné, na costa oeste da África com distribuição desde 16° N em Senegal até 15° S em Angola, considerada como área de distribuição natural da espécie. Encontrando-se também na parte central e leste da África na República Democrática de Congo (ex Zaire) até Quênia, Tanzânia e incluindo a Ilha de Madagascar, onde foi introduzida pelo tráfico de escravos no século X (Hardon, 1976; Hartley, 1988). A planta também é conhecida como palma-de-guiné, demdem (Angola), palmeira dendem e coqueiro-de-dendê, mas o dendê é conhecido internacionalmente como palma aceitera ou palma africana nos países de língua espanhola e palmier à huile nos países de língua francesa (LORENZI, 1996; SILVA, 2006).

O dendê é uma palmeira monocaule que pode atingir de 25 a 30 m de altura, na base, assemelha-se a uma coluna cônica e a partir de um m de altura o diâmetro

torna-se quase constante. Na parte superior, possui uma coroa de folhas formadas pelo meristema ou gema apical. Uma planta adulta possui entre 30 e 45 folhas funcionais compostas de um pecíolo de aproximadamente 1,5 m de comprimento inserido no estipe, e que apresenta uma seção grosseiramente triangular com espinhos regularmente dispostos sobre as arestas laterais e uma ráquis, mais longa e afilada, com 5 a 7m de comprimento, e que possui de 250 a 350 folíolos repartidos dos dois lados da ráquis em ângulo variável de inserção. É uma planta monóica, e produz flores masculinas e femininas separadas na mesma planta, mas alternadamente, ou seja, em ciclos sexuais. Como as inflorescências são emitidas em ciclos sucessivos, e o período de maturidade sexual de uma inflorescência não se sobrepõe ao de outra, a reprodução ocorre por fecundação cruzada, o que define a espécie como alógama. O sistema radicular do dendê é do tipo fasciculado, composto de raízes primárias, secundárias, terciárias e quaternárias. Em plantas adultas, milhares de raízes emergem do bulbo radicular, órgão volumoso hemisférico de 80 cm de diâmetro, que penetra cerca de 40 a 50 cm no solo, formado a partir de entrenós da base do estipe (HARTLEY, 1988).

A classificação mais importante do dendê, tanto do ponto de vista econômico como taxonômico, é baseada na espessura do endocarpo do fruto, característica monogênica, ou seja, controlada por apenas um loco genético (BEINAERT e VANDERWEYEN, 1941). O método de melhoramento e o tipo de variedade cultivada comercialmente foram definidos a partir desta característica, com base na qual se distinguem três tipos de plantas:

Dura – produzem frutos que apresentam endocarpo com espessura de dois a oito mm, às vezes menos, 35-65% de mesocarpo/fruto e, quando cortados no sentido transversal, não se verifica a presença de um anel de fibras no mesocarpo ao redor do endocarpo.

Pisífera – plantas que produzem frutos que não apresentam endocarpo e que na maioria das vezes apresentam flores femininas estéreis.

Tenera – plantas que produzem frutos que produzem endocarpo com espessura de 0,5 a 4 mm, 55-96% de mesocarpo/fruto e quando cortados no sentido transversal, verifica-se a presença de um anel de fibra no mesocarpo.

4.1.2.2. Caiauezeiro ou palma de americana (*Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés)

O caiaué ou palma de óleo americana foi descrita por muitos taxonomistas no passado e recebeu muitos nomes como *Elaeis melanococca* e *Corozo oleifera* (HARTLEY, 1988), já para 1897 estudos botânicos concluíram que o binômio *E. oleifera* (Kunth) Cortés era taxonomicamente correto, o que possibilitou esta classificação congênica foram consideradas as características anatômicas similares e pela facilidade de cruzamento com o dendê (WESSELS BOER, 1965).

Espécie nativa do continente Americano, com ampla dispersão na América Central e do norte da América do sul (do México até leste do Estado do Amazonas no Brasil), conhecido como caiaué que na língua indígena significa planta que anda (BARCELOS, CUNHA e NOUY, 2001).

Atualmente não existem áreas plantadas para exploração desta espécie devido a que carece de valor comercial pela baixa produtividade de óleo, mas esta espécie representa uma importante fonte de variabilidade genética para o melhoramento genético do dendê pela facilidade com que se cruza para produzir HIE viáveis, destacando-se características como resistência a pragas e doenças, reduzida taxa anual de crescimento do tronco, o que lhe confere um menor porte e elevado teor de ácidos graxos insaturados (BARCELOS et al., 2001), além de uma possível melhora na adaptação as condições adversas para o dendê como solos, clima e manejo (RAJANAIDU, 1994).

É uma palmeira monocaule, cuja característica principal que a distingue do dendê é seu caule rastejante, ou seja, com hábito ereto que pode atingir de 3 a 5 m de altura quando adulta e que pode ser mantido por 10 a 15 anos, e depois adota um hábito procumbente ou rasteiro. O caule é curto nas plantas jovens e compridos e rastejantes nas plantas mais velhas, medindo de 25 a 40 cm de diâmetro. As folhas são do tipo pinada, variando de 20 a 34 por planta, a bainha mede de 20 a 40 cm de comprimento e o tamanho da folha de 2,9 a 5,5 m. As folhas possuem de 66 a 180 folíolos repartidos dos dois lados da ráquis e dispostos no mesmo plano. Inflorescência interfoliar, frutos elipsóides lisos, medindo 3,5 x 2,4 cm de diâmetro, de coloração vermelho laranja na maturidade, e esta espécie também tem a

característica de produzir frutos partenocárpicos (HARTLEY, 1988; MIRANDA et al., 2001).

4.1.2.3. O híbrido interespecífico (*Elaeis guineensis* x *E. oleifera*)

Os híbridos interespecíficos (HIE's) têm sido apontados como única opção para as regiões onde a ocorrência do amarelecimento fatal (AF) limita a exploração da cultura do dendê (AMBLARD et al., 1995). A hibridação interespecífica busca associar as características do caiaué, à alta produtividade do dendê. Estes híbridos geralmente apresentam características intermediárias aos dois genitores, revelando assim a ação predominantemente aditiva dos genes. Dentre essas características, enfatiza-se a menor taxa de crescimento de tronco, o que aumentaria o período de exploração econômica, produção de óleo com teor de ácidos graxos insaturados superiores ao do dendê, sendo, portanto, mais líquido nas condições ambientais e apresentando-se mais apropriado ao consumo alimentar. Além de aspectos relacionados à resistência/tolerância a doenças e pragas, aos qual o dendê é suscetível (BARCELOS, 1986).

A colheita nos híbridos geralmente acontece três anos após o estabelecimento em campo definitivo, mas a escala comercial inicia-se um semestre após quando comparado com o dendê; já o caiaué produz ao quarto ano. A conformação dos cachos e dos frutos dos híbridos, assim como a forma das espigas, a maturação dos frutos muitas vezes desuniforme, e a tendência de produzir frutos partenocárpicos são muito similares aos do caiaué (VALLEJO e CASSALETT, 1975).

Apesar das características de grande interesse agrônômico encontradas nos híbridos (Tabela 1), os mesmos apresentam um aspecto limitante para sua exploração em plantações comerciais; a baixa produtividade em óleo, consequência de uma baixa relação óleo/mesocarpo e frutos normais/cacho, e outros fatores inerentes a planta e ao meio. Ensaio conduzidos em Benim, Costa do Marfim e Indonésia demonstraram que as melhores progênies híbridas eram de 10 a 15% inferiores em produtividade em relação aos materiais comerciais de dendê. Acrescem-se a baixa produção em óleo, os problemas de fertilidade polínica que

certamente obrigariam a se efetuarem polinizações assistidas, sobre tudo na inexistência de dendê nas proximidades (AMBLARD et al., 1995).

Tabela 1. Valores de 10 caracteres agronômicos de dendê, caiaué e do híbrido interespecífico F₁.

Caracteres	Unidade	Dendê	Caiaué	Híbridos F ₁
Crescimento do estipe	cm ano ⁻¹	30 – 75	5	15 – 25
Amarelecimento fatal	Mortalidade (%)	75	0	≤ 1
Fusariose	Índice de incidência	58 – 141	0 – 400	0 – 150
Ganoderma	Mortalidade (%)	10 – 70	ND	≤ 3
<i>Coelaenomenodera elaeidis</i>	Mortalidade (%)	26 – 46	ND	39 – 89
<i>Leptopharsa gibbicularina</i>	Mortalidade (%)	-	60	60
Grau de insaturação de óleo	%	40 – 60	60 – 83	62 – 69
Teor de óleo na polpa seca	%	67 – 76	35 – 49	59 – 68
Teor de óleo no cacho	%	18,3 – 25,5	1,7 - 4,4	3,8 - 17,0
Taxa de extração de óleo	%	20 – 24	≤ 9	8,9 - 18,8

Fonte: (AMBLARD et al., 1995; BARCELOS, SANTOS e VASCONCELLOS, 1986; HARDON e TAN, 1969; HARDON, 1969; LE-GUEN et al., 1991; MACFARLANE, SWETMAN e CORNELIUS, 1975; MEUNIER e HARDON, 1976; MEUNIER, VALLEJO, G. e BOUTIN, 1976; RAJANAIDU, 1983; VALLEJO e CASSALETT, 1975) adaptado de Barcelos, Cunha e Nouy (2001).

O cultivo do híbrido interespecífico, além de contribuir para recuperação de áreas dizimadas pelo Amarelecimento fatal, anomalia responsável por levar a grandes perdas econômicas aos principais agentes da cadeia produtiva de dendê, gera condições de exploração sustentável nessas áreas, garantindo a sustentabilidade da dendeicultura na Amazônia e no continente americano.

4.2. Efeitos de fatores ecológicos

A cultura do dendê é típica de regiões equatoriais, pela exigência de temperatura, pluviosidade, deficiência hídrica durante o ano, e horas de brilho solar, fatores que influenciam na produção desta espécie (BARCELOS et al., 1987; MORAES e BASTOS, 1972; MÜLLER e ALVES, 1997).

Dentro do contexto ambiental e biológico do dendê, os aspectos mais importantes no tocante ao rendimento da cultura são os ligados às relações: planta, solo e clima (BASTOS et al., 2001). Para Bastos (2000) os elementos climáticos que favorecem a produção são temperatura do ar em níveis moderados e disponibilidade

de insolação e radiação solar associada a chuvas bem distribuídas durante os meses, sendo a chuva o elemento climático que apresenta maior efeito no crescimento e produção desta cultura, visto que na ausência da irrigação a chuva é o elemento determinante da disponibilidade de água no solo para uso das plantas, principalmente, nas regiões que não apresentam uma pluviometria regular e suficiente, onde a intensidade e duração da estação seca pode reduzir o rendimento em óleo.

A temperatura afeta na maioria dos processos físicos e químicos das plantas, sendo que para cada espécie existe tanto um ótimo de amplitude no qual a planta cresce e se desenvolve normalmente, assim como temperaturas máximas e mínimas onde a planta não se desenvolve satisfatoriamente (BASTOS, 2000).

No dendê a temperatura tem efeito marcante sobre o número de folhas emitidas, o número de cachos produzidos e o teor de óleo nos frutos. Para esta cultura a temperatura média anual, dentro da distribuição geográfica de plantações comerciais, está entre 24 a 28 °C; com médias mensais mínimas entre 21 e 23 °C, e de médias mensais máximas de 28 a 34°C (MORAES e BASTOS, 1972; MÜLLER e ALVES, 1997; SILVA, 2006). Temperaturas médias em torno a 18 °C são prejudiciais ao desenvolvimento e produção, sendo que temperaturas de 15 °C o crescimento de plântulas é inibido, e quando associada à baixa insolação provoca distúrbios fisiológicos como o apodrecimento do meristema (FERWERDA, 1977; MORAES e BASTOS, 1972).

Segundo Gonçalves (2001) é provável que a produção anual de folhas de palmeiras adultas aumente com o acréscimo da temperatura média anual, de 25 a 27 °C, sendo que as plantações com produção alta são encontradas nas regiões com menor variação anual de temperaturas relativas às médias mensais. Segundo o autor, temperaturas baixas podem aumentar o abortamento das inflorescências antes da antese e diminuir o amadurecimento dos cachos.

A radiação que uma planta recebe é um fator importante na regulação de seu crescimento e desenvolvimento (BOARDMAN, 1977). A insolação, como reflexo da radiação solar incidente, é um elemento climático que Bastos (2000) considera de extrema importância na produção da palma-africana, visto que a insolação e a

radiação solar estão associadas à produtividade da cultura pelo processo da fotossíntese. Müller e Alves (1997) também relacionam à insolação como fator que afeta à maturação dos cachos e o teor de óleo na polpa dos frutos, considerando 1.800 horas ano⁻¹ de insolação satisfatória para produção comercial do dendê.

Os requerimentos em termos de radiação solar ou número de horas de insolação para um ótimo crescimento e produção de cachos do dendê são desconhecidos, mas alguns autores recomendam que o número de horas de insolação deva ser de cinco a sete horas por dia durante todos os meses do ano; ou aproximar-se á 2.000 horas ano⁻¹, sendo limitantes valores inferiores a 1.500 horas. As chuvas frequentes que deixam o céu encoberto por muito tempo podem prejudicar o desenvolvimento da cultura (CORLEY e TINKER, 2003; GONÇALVES, 2001; HARTLEY, 1988).

O número de horas de insolação também difere entre os locais tanto no total quanto na distribuição anual, no entanto em algumas regiões do Equador são produzidas 18 toneladas de cachos ha⁻¹ ano⁻¹ com apenas 900 horas ano⁻¹, mas estes valores são possíveis desde que não haja deficiência hídrica e que a radiação difusa seja importante (CARVALHO, 2000; OCHS, 1977).

A umidade relativa na maioria das áreas tropicais, como acontece na Amazônia, o elemento regulador da agricultura em termos de produtividade das culturas são as chuvas durante todo o parte do ciclo de produção, pois a água é um elemento essencial para o crescimento das plantas e cumpre importante papel na fotossíntese, portanto, na produção (BASTOS, 2000).

Sabe-se que a palma-africana é muito exigente em termos de água disponível no solo pelo que a distribuição do total anual das chuvas durante o ano todo é importante para a produção do dendê. As necessidades médias mensais da umidade relativa para esta cultura estão na faixa de 75 a 90%, e a pluviosidade favorável encontra-se em torno de 1.800 a 2.000 mm regularmente distribuídos durante o ano, sem déficit hídrico; já que estas variações pluviométricas anuais modificam a sexualização das inflorescências, porém, determina o número potencial de cachos que o dendê irá produzir 27 meses mais tarde ou, ainda influenciar o fenômeno de abortamento das inflorescências, entre sete e 13 meses antes da

colheita (BASTOS, 2000; HARTLEY, 1988; MORAES. e BASTOS, 1972; RODRIGUES et al., 1999).

O regime hídrico é um dos principais fatores envolvido nas oscilações de produtividade verificadas nas diferentes regiões onde se cultiva a palma-africana, observando-se diferenças marcantes no estado de hidratação de plantas de dendê submetidos a dos regimes hídricos: com e sem irrigação (estresse hídrico) (GONÇALVES, 2001; VILLALOBOS, UMANA e CHINCHILLA, 1992).

Bastos et al. (2001) determinaram que as zonas de aptidão plena no estado do Pará no Brasil, devem ter precipitação total mensal acima de 100 mm, e umidade relativa do ar entre 80 a 90%, já as regiões inaptas são aquelas que possuem precipitações totais anuais inferiores a 1.000mm ano⁻¹, com distribuição irregular e deficiência hídrica anual excedente a 200mm. A relação entre a chuva e as necessidades de água das plantas é geralmente expressa pelo balanço hídrico, por meio do qual é possível visualizar excedentes e deficiências de água no solo para a maioria das plantas (BASTOS, 2000).

O dendê é uma cultura bastante exigente de água no solo, e estas exigências hídricas estão ligadas as características morfológicas do sistema radicular superficial e a sua fenologia, e também é considerada uma espécie de grande capacidade de sobrevivência nos períodos secos, devido ao seu sistema estomático eficiente e à sua capacidade de reduzir a área foliar em situações de estresse hídrico; mesmo assim, esses mecanismos representam uma restrição na fotossíntese e na mobilização de fotoassimilados aos sítios de reserva, resultando em diminuição na produtividade (GONÇALVES, 2001; MORAES e BASTOS, 1972).

Para Moraes e Bastos (1972), os locais com deficiências hídricas anuais abaixo de 100 mm são os mais indicados para a cultura. Na África considera-se a relação entre a deficiência hídrica e a produção anual de cachos como indicador para a seleção de áreas destinadas a exploração de dendê, ou seja, quanto menor o déficit de água no solo, maior é a produção de cachos do dendê (MÜLLER e ALVES, 1997).

5. Material e métodos

5.1 Local de condução do experimento

A presente pesquisa foi dividida em duas fases. A primeira fase envolvendo as mensurações das trocas gasosas, coleta e acondicionamento de material vegetal foi realizado no Campo Experimental do Rio Urubu – CERU/Embrapa Amazônia Ocidental, localizado a 150 km ao norte da cidade de Manaus no Estado do Amazonas, com acesso pela rodovia AM010 – km 87, distrito agropecuário da SUFRAMA (Superintendência da Zona Franca de Manaus), com latitude 2°35' S, longitude 59°28' W, e altitude 200 m (Figura 1).



Figura 1. Centro Experimental do Rio Urubu, CERU, Embrapa Amazônia Ocidental, Rio Preto da Eva (AM).

De acordo com a classificação do Köppen, o clima é do tipo Ami, quente úmido, tropical chuvoso, com variação anual de temperatura inferior a 5°C sem definição de estações verão e inverno. A temperatura média anual varia em torno à 27°C, com média de máximas de 32°C e das mínimas 21°C. A umidade relativa do ar varia em torno de 85%. A média de insolação total anual é de 1.940 horas. A pluviosidade anual média é de aproximadamente 2.100 mm. O

solo segundo a classificação brasileira é do tipo Latossolo Amarelo de textura muito argilosa (GUILLAUMET, RODRIGUES e MIRANDA, 2003).

A segunda fase, que consistiu em analisar as mensurações morfofisiológicas e anatômicas do material vegetal coletado no CERU, foi desenvolvida no Laboratório de Fisiologia Vegetal localizado na sede da Embrapa Amazônia Ocidental, no Km. 29 da rodovia AM-010, Município de Manaus (AM), entre as latitudes sul de 2°51'07" e 2°54'10" e longitudes oeste de 59°57'20" e 60° e 2°01'03".

5.2 Seleção do material vegetal

O material utilizado foram provenientes de plantas de dendezeiro do tipo Material Comercial Tenera com oito anos de idade, caiaué de origem Coari com idade de oito anos e híbridos interespecíficos com idade de cinco anos provenientes de cruzamentos entre dendê Pisíera de origem La Mé e caiaué de origem Brasileiro; as três espécies pertencem ao banco de germoplasma da Embrapa Amazônia Ocidental.

Todas as mensurações das variáveis avaliadas foram realizadas na folha 17 seguindo a filotaxia das espécies em estudo. A folha 17 é considerada como a que melhor expressa o estado fisiológico do dendezeiro, ou seja, apresenta estrutura definida e máxima atividade metabólica (CORLEY, 1983; DUFRENE e SAUGIER, 1989; RODRIGUES et al., 2002).

5.3 Parâmetros da anatomia foliar de dendê, caiaué e híbrido interespecífico.

Foi estudada a epiderme e o mesófilo dos folíolos. Para esta atividade foram selecionadas 10 plantas ao acaso de cada espécie. De cada planta se identificou a folha 17 onde foram retirados quatro folíolos da parte média da folha, dois de cada lado da folha. Em seguida foram extraídos segmentos (pedaços) de dois cm² aproximadamente, da porção média dos folíolos, os quais foram fixados em FAA₅₀ (Formol – Ácido acético – Álcool) segundo Johansen (1940) durante 24 horas; e posteriormente encaminhados ao

Laboratório de Fisiologia Vegetal da Embrapa Amazônia Ocidental, aonde o material foi conservado em etanol 70 % (JOHANSEN, 1940; SASS, 1951).

Para melhor desenvolvimento desta atividade, foi realizada a dissociação para o estudo da epiderme foliar e um corte transversal para o estudo do mesófilo foliar, os quais são descritos a seguir:

Para a dissociação da epiderme foliar foram retirados quatro discos de aproximadamente cinco mm² de diâmetro de cada segmento foliar e foram submetidos em solução de hipoclorito de sódio durante 48 a 72 horas e posteriormente lavados em água, e corados com azul de toluidina e foi montada a lâmina com glicerina.

Foram avaliadas as seguintes variáveis: Densidade de células epidérmicas por mm² (DC); Densidade de estômatos por mm² (DE); Comprimento do estômato (CE); Largura do estômato (LE); e Índice estomático (IE).

Para determinar o número de células epidérmicas (DC) e número de estômatos (DE); foram montadas quatro lâminas e realizadas a contagem das células epidérmicas e dos estômatos em 10 campos microscópicos ao acaso com auxílio de microscópio de luz ZEISS West Germany com aumento de 1000x, com área de cada campo equivalente a 0,0226 mm². A partir da área de cada campo e da média aritmética das células epidérmicas e de estômatos respectivamente, foi calculada a média da densidade de cada parâmetro por mm² da face abaxial das amostras.

Para obtenção da medida do comprimento (CE) e largura (LE) dos estômatos, foram selecionadas 10 estômatos ao acaso de cada campo com auxílio de ocular graduada em micrômetros e de microscópio de luz ZEISS West Germany (aumento de 500x).

O índice estomático (IE) foi calculado segundo Salisbury (1927) através da seguinte fórmula:

$$IE = \left(\frac{DE}{CE + DE} \right) \times 100 \quad (1)$$

Onde:

IE : Índice estomático;

DE : Número de estômatos por mm², e

CE : Número de células epidérmicas por mm².

Para os cortes histológicos em sentido transversal, utilizou-se micrótomo de congelamento, REICHERT-JUNG MOD. 1206, que consiste em congelar a amostra da folha a uma temperatura de -17 a -20 °C para depois serem cortadas com navalha de aço afiada com aproximadamente 30 µm de espessura.

Os parâmetros avaliados foram espessura do mesófilo (EM), espessura da cutícula superior ou adaxial (ECS) e inferior ou abaxial (ECI), espessura da epiderme superior ou adaxial (ES) e espessura da epiderme inferior ou abaxial (EI), parênquima paliçádico (PP) e parênquima lacunoso (PL).

Para mensurar os parâmetros, as amostras foram colocadas em água sanitária por duas horas aproximadamente e coroadas com azul de toluidina por aproximadamente um minuto e depois colocadas no microscópio de luz ZEISS West Germany (aumento de 312,5x) e para as medições dos parâmetros foi utilizada ocular graduada em micrômetros.

Também foram obtidas imagens com ocular digital de alta resolução marca OPTON modelo TA-0124-A acoplado em microscópio de luz marca LEITZ modelo Metallux II (aumento 200x).

Os experimentos foram conduzidos no delineamento inteiramente casualizado com três tratamentos (dendezeiro, caiaué e híbrido interespecífico) e 10 repetições (folhas). Os dados foram submetidos à estatística descritiva (média, desvio padrão e coeficiente de variação) e à análise de variância (ANOVA) e testes de médias (Tukey 5% de probabilidade) As análises

estatísticas foram realizadas utilizando o programa computacional R versão 2.10.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

5.4 Estimativas das trocas gasosas de folhas de dendê, caiaué e híbrido interespecífico, sob diferentes intensidades de luz.

A determinação da taxa de fotossíntese líquida (A), taxa de respiração no escuro (R_d), taxa de transpiração (E) e da taxa de condutância estomática (g_s) foram realizadas por meio de um medidor portátil de fotossíntese Hand-Held Portable Photosynthesis System CI-340 (CID, Inc. USA) de sistema aberto com fonte de luz artificial e com fonte para o controle da temperatura.

As coletas e mensurações de campo foram realizadas nos meses de setembro e outubro do ano de 2010. Os dados foram coletados entre 8:00 e 12:00 horas, realizadas nas folhas número 17 (segundo a filotaxia da planta). Os dados da curva de resposta fotossintética foram obtidos na intensidade de fluxo de fótons (PPDF) de 0, 20, 50, 75, 100, 500, 1.000, 1.500 e 2.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e câmara foliar ajustado com concentração de CO_2 entre 380 a 420 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e temperatura de 30 ± 1 °C. As sequencias das medições foram sempre seguindo ordem crescente de intensidade luminosa.

O ponto de compensação (I_c) foi estimado pela fórmula $I_c = R_d/\alpha$, e o ponto de saturação (Y_L) correspondente ao ponto I quando $A=90\%$. A Fotorrespiração (Pr) foi computada como a metade da taxa de oxigenação (V_o), ao qual foi calculada de acordo com Sharkey (1988):

$$V_o = (A + R_d) / [(1/\alpha) - 0,5] \quad (2)$$

O modelo da equação exponencial foi usado para ajustar à curva de resposta fotossintética a intensidade luminosa (IQBAL et al., 1997):

$$A = (A_{\max} + R_d) \left\{ 1 - \exp \left[-\alpha \frac{I}{A_{\max} + R_d} \right] \right\} - R_d \quad (3)$$

Em que I é a irradiância (\sim DFFA); A é a taxa de fotossíntese líquida; ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); A_{\max} representa à taxa de fotossíntese máxima [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$]; R_d é a taxa de respiração no escuro; ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) correspondente ao valor de A quando $I = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; e α é o rendimento quântico aparente da fotossíntese (mol mol^{-1}), que foi estimado por meio de uma regressão linear da porção inicial da curva, situada entre 0 e $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo o coeficiente angular da regressão linear.

A taxa de transporte de elétrons (J) foi determinada de acordo com Farquhar e von Caemmerer (1982):

$$J = 4(V_c + V_o) \quad (4)$$

Onde V_c e V_o são a taxa de carboxilação e oxigenação, respectivamente.

V_c será calculado pela equação:

$$V_c = A + 0,5V_o + R_d \quad (5)$$

Além disso, foi calculada a eficiência do uso da água (EUA) e a eficiência intrínseca do uso da água ($EIUA$) as quais foram calculadas por meio das razões A/E e A/g_s , respectivamente.

O experimento foi conduzido no delineamento experimental inteiramente casualizado com quatro repetições, sendo três espécies (dendê, caiaué e híbrido interespecífico). Os resultados foram submetidos à estatística descritiva (média, desvio padrão e coeficiente de variação) e análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste Tukey (5% de probabilidade). As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa computacional R versão 2.10.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

5.5 Estimativa dos teores de pigmentos cloroplastídicos nas folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.

A quantificação dos pigmentos cloroplastídicos foi realizada em duas etapas. A primeira etapa foi realizada no CERU aonde foram selecionadas quatro plantas de cada espécie (dendê, caiaué e híbrido interespecífico) e de cada espécie foi identificada a folha 17 seguindo a filotaxia da planta, totalizando 16 folhas.

Os folíolos retirados do terço médio das folhas foram envolvidas em papel alumínio, acondicionados em caixas do isopor com gelo e conduzidos imediatamente ao Laboratório de Fisiologia Vegetal (CPAA – Embrapa Amazônia Ocidental).

A segunda etapa foi realizada no Laboratório de Fisiologia Vegetal, onde o material coletado foi preparado para extração dos teores de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides de acordo com a metodologia de Lichtenthaler e Wellburn (1983).

Para a determinação dos teores de clorofilas *a*, *b* e carotenóides, os folíolos coletados no CERU foram retiradas amostras de 0,1g e maceradas em 10ml de acetona (80 % v/v) contendo MgCO₃ (0,5 % p/v). A adição de MgCO₃ é necessária para prevenir a redução de pH e alterações nas clorofilas *a* e *b*, provocadas pela possível presença de ácidos orgânicos no vacúolo.

Posteriormente o extrato foi filtrado em papel filtro n.1, utilizando-se 10 ml de acetona (100 % v/v), e por último, a absorvência foi lida nos comprimentos de onda (λ) 663, 645 e 480, com auxílio do espectrofotômetro (Spectrum Meter SP 2000 uv) para calcular as concentrações dos pigmentos cloroplastídicos *a*, *b* e carotenóides, respectivamente (ARNON, 1949).

Adicionalmente, foram analisadas as razões Chl *a*, Chl *b* e carotenóides. Os cálculos dos pigmentos cloroplastídicos, tanto por massa ($\mu\text{mol g}^{-1}$), quanto por área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$), foram obtidas utilizando-se as equações (6), (7) e (8) descritas por Hendry e Price (1993):

$$\text{Chl}_a = \frac{(12,7 * A_{663} - 2,69 * A_{645}) - 1,119 * V}{1000 * \text{Unidade de área (cm}^2\text{) ou peso (g)}} \quad (6)$$

$$\text{Chl}_b = \frac{(2,29 * A_{645} - 4,68 * A_{663}) - 1,102 * V}{1000 * \text{Unidade de área (cm}^2\text{) ou peso (g)}} \quad (7)$$

$$\text{Carotenóides} = \frac{(A_{480} + 0,114 * A_{663} - 0,638 * A_{645}) * V * 1000}{112,5 * \text{Unidade de área (cm}^2\text{) ou peso (g)}} \quad (8)$$

Em que:

A = Absorvância no comprimento de onda indicado;

V = Volume final do extrato de clorofila – acetona (ml).

A clorofila total foi calculada pela seguinte equação:

$$\text{Chl total} = \text{Chl}_a + \text{Chl}_b \quad (9)$$

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com três tratamentos (dendê, caiaué e híbrido interespecífico) com quatro repetições (folhas). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste Tukey (5% de probabilidade). As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa R versão 2.10.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

5.6 Estimativa dos parâmetros biométricos de folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.

Para esta atividade foram selecionados ao acaso 15 indivíduos de cada espécie em estudo; de cada planta foi identificado à folha 17 seguindo a filotaxia, e foram efetuadas as mensurações da folha. Os parâmetros calculados foram: número de folíolos (NF), comprimento dos folíolos (CF), largura dos folíolos (LF), espessura do pecíolo (EP) e comprimento da raque (CR), medida da superfície da folha (MSF) e peso seco da folha (PSF) seguindo a metodologia de Breure e Verdooren (1995) descrito a seguir.

Para NF, a contagem foi realizada manualmente de um lado da folha, incluindo os folíolos rudimentares na base e os folíolos fusionados no ápice da folha; o lado da folha escolhido a ser mensurado seguiu o sentido filotaxico da palma, ou seja, o ponto de inserção na raque, mais baixo. Para CR, a raque foi medida com uma trena a partir do início do folíolo rudimentar até o ápice da folha, e para EP, foi medida com um paquímetro (Figura 2).

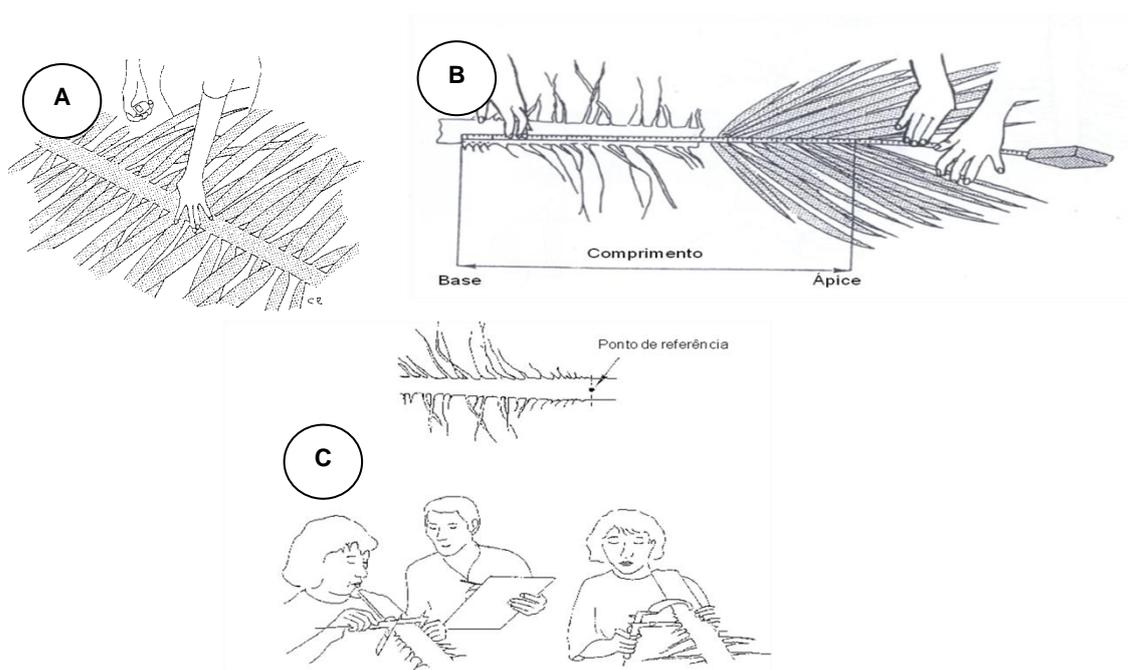


Figura 2. Esquematização das mensurações biométricas da folha. **A.** Contagem do número de folíolos manualmente. **B.** Medição do comprimento da raque com uma trena. **C.** Medição da espessura da raque utilizando paquímetro.

Fonte: Breure e Verdooren (1995).

A área foliar (MSF) foi estimada usando a equação descrita por Hardon, Williams e Watson (1969)

$$MSF = b(n.lw)$$

(10)

Onde:

- MSF : medida da área da folha (m²)
- n : número de folíolos
- lw : comprimento e a largura dos folíolos
- b : 0,55 (fator de correção), b flutua entre 0,55 e 0,57 segundo a idade da planta, mas na maioria das comparações se

utiliza 0,55 (Hartley, 1988) e também utilizado por Taylor, Chinchilla e Rodriguez (2008).

A seção transversal do pecíolo (PxS) e o peso seco da folha foram estimados utilizando a metodologia de Corley, Hardon e Tan (1971).

$$W = 0,1023PxS + 0,2062 \quad (11)$$

Onde:

W : peso seco da folha (kg)

PxS : seção transversal do pecíolo, largura (cm) vezes profundidade (cm) (Figura 3).

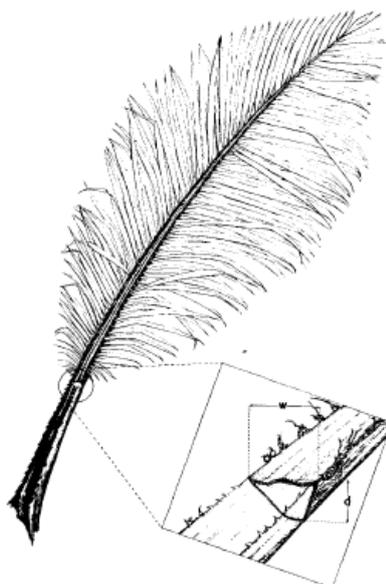


Figura 3. Posição de medição da secção transversal do pecíolo

Fonte: Corley, Hardon e Tan (1971).

O experimento foi conduzido no delineamento inteiramente casualizado com três tratamentos (dendê, cauaié e híbrido interespecífico) e 15 repetições,

(folhas). Os dados foram submetidos à estatística descritiva (média, desvio padrão e coeficiente de variação) e à análise de variância (ANOVA) e testes de médias (Tukey $p < 0,05$). As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa computacional R versão 2.10.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

6. Resultados e discussão

6.1 Parâmetros da anatomia foliar de dendê, caiaué e híbrido interespecífico.

As análises anatômicas das folhas das espécies *E. guineensis* e *E. oleifera* e do híbrido interespecífico (HIE) apresentaram características anatômicas similares. As análises anatômicas da parte abaxial evidenciaram a presença de células epidérmicas fundamentais comuns ordinárias e heterodimensionais, ou seja, com tamanho e forma variada para as três espécies em estudo (Figura 4). Esta organização da folha também foi encontrada por Luis, Bezerra e Scherwinski-Pereira (2010) estudando as alterações nas folhas de dendê.

O complexo estomático é formado por um par de células guardas, um par de células subsidiárias paralelas, e nas extremidades, duas outras células constituindo estômatos do tipo tetracítico, de acordo com a revisão de Baranova (1987) comum na maioria das palmeiras (Figura 4). De acordo com Tomlinson (1990), estes tipos de estômatos são característicos de poucas famílias de Liliopsida, incluindo as Arecaceae e Cyperaceae. Complementando a informação, Alquini et al. (2006) mencionam que nas famílias das monocotiledôneas, há um tipo de estômato, o tetracítico.

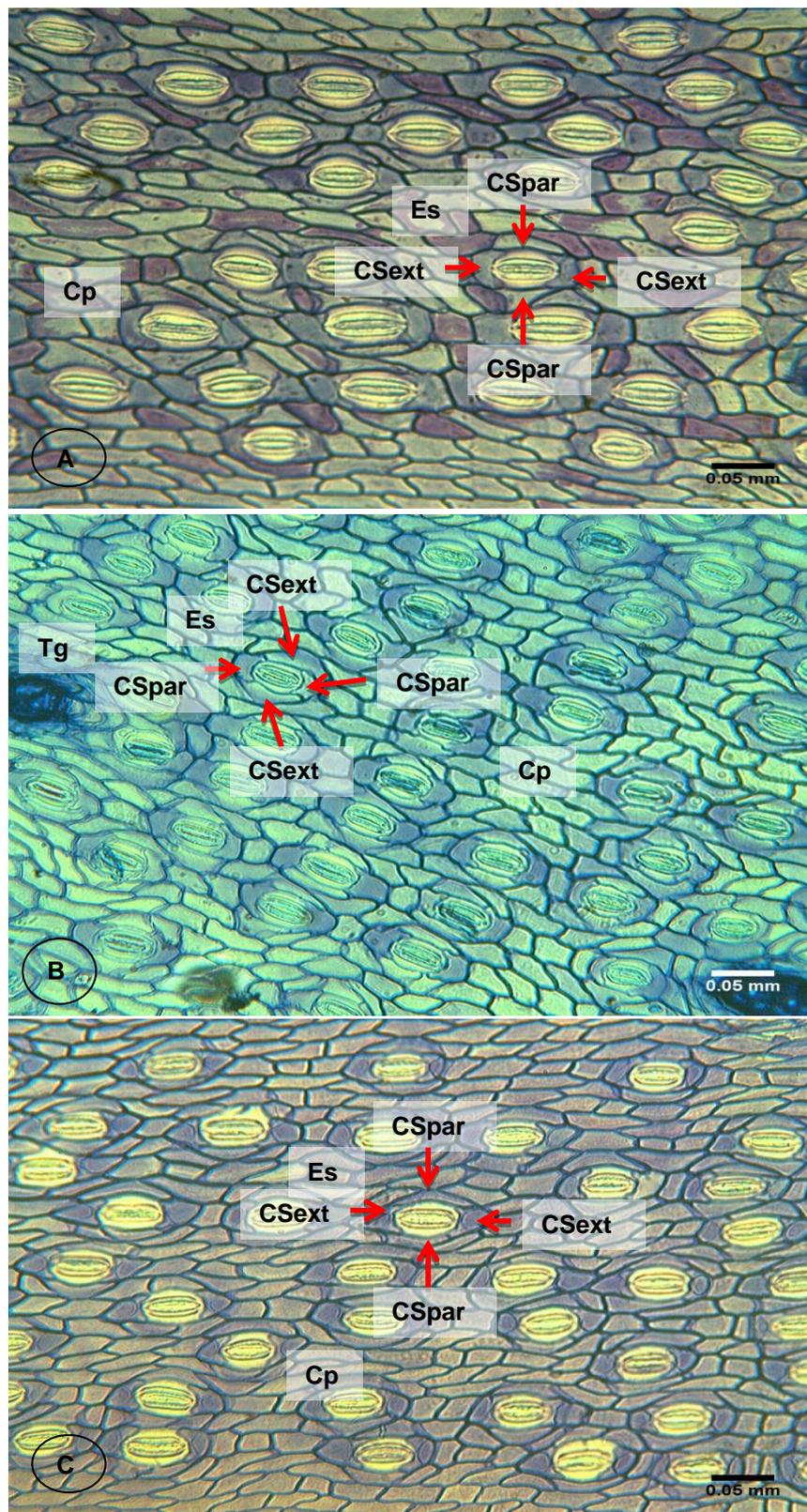


Figura 4. Estômatos da parte abaxial das espécies *Elaeis guineensis* (A), *E. oleifera* (B) e do híbrido interespecífico (C), Tg: cicatriz de tricoma, Cp: células epidérmicas fundamentais, CSpar: células subsidiárias paralelas, CSext: células subsidiárias extremidades

Os estômatos nas folhas das espécies estudadas apresentaram em ambas as faces das folhas, característica conhecida como anfi-hipoestomáticas (ALQUINI et al., 2006), ou seja, que apresenta estômatos em ambas às faces da folha, porém, a maior quantidade de estômatos encontra-se na face abaxial, dispostos em fileiras discretas, com distribuição irregular (Figura 4). Henson (1991) estudando plantas jovens de dendzeiro no nível de campo definitivo e Luis, Bezerra e Scherwinski-Pereira (2010) trabalhando com plantas produzidas *in vitro* e em casa de vegetação, também encontraram estômatos em ambas as faces da folha.

Comparado com a literatura, a presença de estômatos na parte abaxial da espécie dendê possui controvérsias, já que Henson (1991) mencionou que a presença de estômatos na parte adaxial é encontrada só em plantas jovens perdendo esta característica com o incremento da idade. Essa característica não foi observada nesta pesquisa, pois, as plantas aqui estudadas tiveram oito a dez anos de idade no momento da amostragem, que pese aos estômatos não serem tidos quantificados, apresentou assim quantidades expressivas na parte adaxial, porém em quantidade inferior aos estômatos na parte abaxial.

A característica de folhas anfi-hipoestomáticas, também foi verificada no caiaué e no HIE na presente pesquisa, esta característica confere as espécies adaptação para suportar altas incidências de luz. Da mesma forma, em outras espécies como *Bactris gasipaes* (CHAIMSOHN et al., 2008; TUCCI, BOVI e SPIERING, 2000) também foram encontrados estômatos em ambas as faces dos folíolos.

Segundo Tomlinson (1990), as palmeiras apresentam geralmente estômatos na superfície abaxial e, quando ocorrem em ambas às faces da folha, são mais numerosos na face abaxial o que corrobora com o presente estudo. Ticha (1982) menciona que esta distribuição diferencial dos estômatos em ambas as faces foliares é muito comum nas espécies cultivadas.

A face adaxial da epiderme está composta também por células fundamentais normais com formas irregulares e heterodimensionais (Figura 5). Observa-se que os estômatos nas espécies *E. guineensis*, *E. oleifera* e do HIE,

apresentam-se também do tipo tetracítico. O arranjo dos estômatos nas três espécies é ordenado em fileiras de dois, três ou mais estômatos ao longo da epiderme abaxial, no entanto distribuídas de forma irregular, características que difere de outras espécies de palmeiras como *Mauritia flexuosa*, os quais se encontram alinhadas ao longo da epiderme (PASSOS e MENDONÇA, 2006).

Um fato a ter em consideração é que pese a não encontrar tricomas na presente pesquisa, Luis, Bezerra e Scherwinski-Pereira (2010) encontraram tricomas tectores multicelulares na espécie *E. guineensis*. Por outro lado, uma característica da epiderme adaxial nas três espécies é a presença de orifícios formada por aproximadamente cinco ou mais células em forma de roseta circundando uma célula central que se projeta externamente, o que indicam serem cicatrizes que evidenciaram a presença desses tricomas tectores mencionadas anteriormente (Figura 5). Esses orifícios também foram observados por Passos e Mendonça (2006) em *M. flexuosa* os quais indicam serem cicatrizes de tricomas.

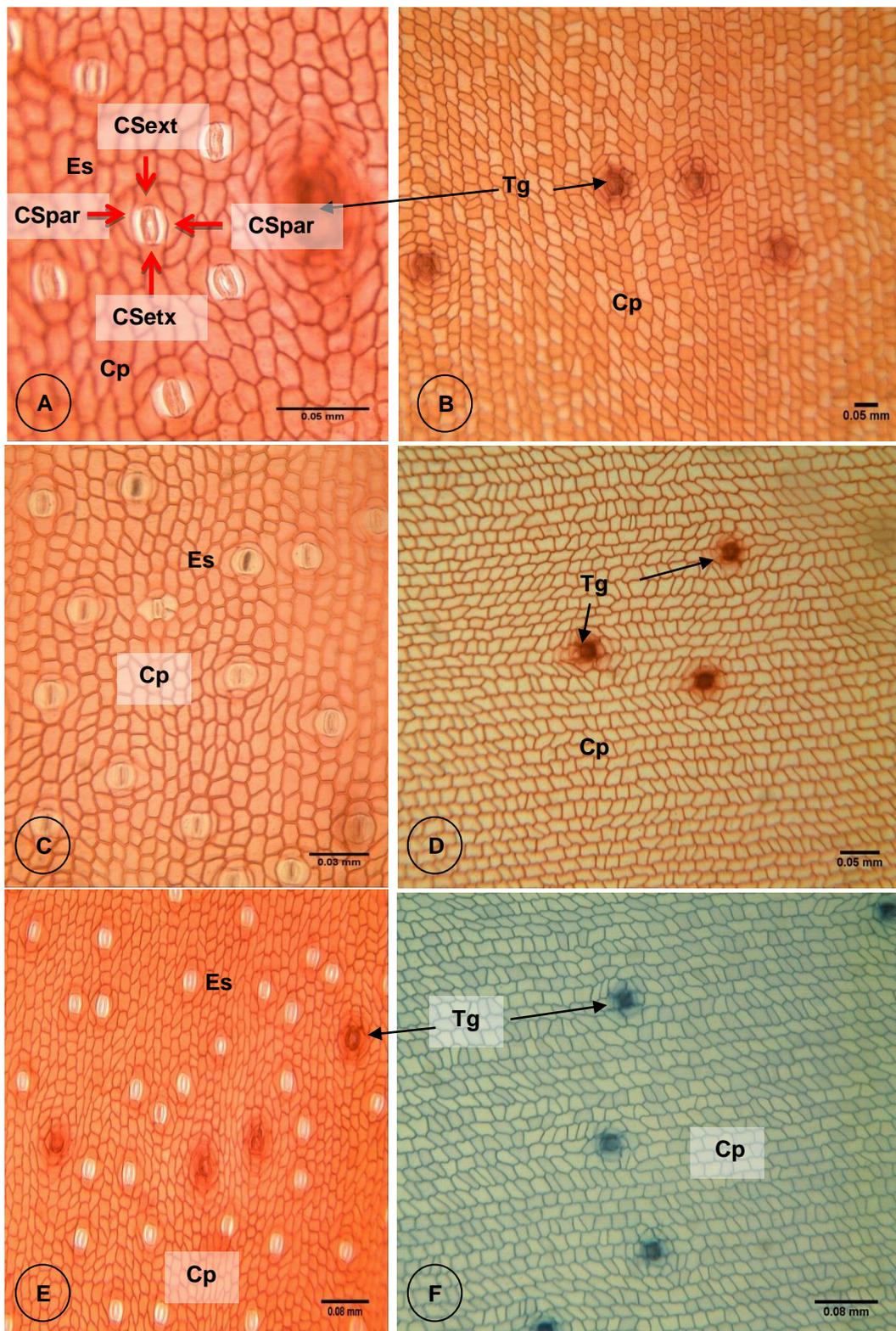


Figura 5. Estrutura da epiderme superior e estômatos da parte adaxial da epiderme de folíolos das espécies *Elaeis guineensis* (A, B), *E. oleifera* (C, D) e do Híbrido interespecífico (E, F). **Es:** estômato, **Tg:** cicatriz de tricoma, **Cp:** células epidérmicas, **CSpar:** células subsidiárias paralelas, **CSext:** células subsidiárias extremidades.

A importância da mensuração dos estômatos esta relacionada com a influência direta nos processos fisiológicos como a evaporação, transpiração e fotossíntese, parâmetros diretamente regulados pela umidade do solo e do ambiente, pela intensidade de luz e temperatura. Na Tabela 2 observa-se que as espécies apresentaram diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) entre os parâmetros estudados. Observa-se que *E. guineensis* apresentou os maiores comprimentos e larguras dos estômatos, o que indica que os estômatos são maiores quando comparado aos estômatos do *E. oleifera* e do HIE. No entanto, foi *E. oleifera* quem apresentou maior número de estômatos por unidade de área foliar (mm^2).

Tabela 2. Análise dos parâmetros comprimento do estômato (CE), largura do estômato (LE), densidade estomática (DE), densidade de células epidérmicas (DC) e índice estomático do dendê, caiaué e do híbrido interespecífico nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹

Espécie	Variáveis ¹				
	CE (mm)	LE (mm)	DE (mm^2)	DC (mm^2)	IE (%)
Dendê	30,97a	15,38a	383,90c	4019,33b	8,72a
Caiaué	24,89b	11,73c	406,08a	4835,54a	7,86b
HIE	27,97c	13,21b	396,42b	4879,06a	7,68c
CV (%)	6,82	9,58	11,46	19,17	20,74
DMS	0,22	0,14	5,19	100,40	0,19
Sd (\pm)	3,13	1,98	46,22	962,14	1,74

¹ médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade.

Por outro lado, o Índice estomático (IE) que é a relação entre a densidade de estômatos e a densidade de células epidérmicas foi maior em *E. guineensis*, indicando que esta espécie apresenta os maiores estômatos, os mesmos são mais frequentes por unidade de área quando comparados com *E. oleifera* e com o HIE. A quantidade de células epidérmicas (DC) por unidade de área foliar foi menor em *E. guineensis*, já *E. oleifera* e o HIE não apresentaram diferenças.

Ao realizar a comparação dos dados obtidos na literatura, observa-se que, os estômatos nas espécies *E. guineensis*, *E. oleifera* e no HIE são maiores assim como apresentaram maior densidade por unidades de área foliar que as encontradas na espécie *B. gasipaes* (CHAIMSOHN et al., 2008; TUCCI, BOVI e SPIERING, 2000) e em *Euterpe edulis* (NAKAZONO et al., 2001). Por outro lado a DE na espécie *M. feluxuosa* (PASSOS e MENDONÇA, 2006) foi superior aos encontrados na presente pesquisa, isso indica que existe uma grande variabilidade entre as espécies da família Arecaceae e estas diferenças também podem ser estratégias de adaptação às condições ambientais em que as espécies são estabelecidas e ao processo de melhoramento genético que as espécies foram submetidas.

O limbo foliar das espécies apresentou cutícula mais espessa na superfície adaxial que na abaxial. Em relação à epiderme, ambas são uniestratificadas, sendo a adaxial uniformemente arranjada, formando um estrato regular, ao passo que na abaxial as células apresentam tamanhos distintos com a face externa mais proeminente, formando um estrato irregular, que confere o aspecto rugoso ao tecido (Figura 6).

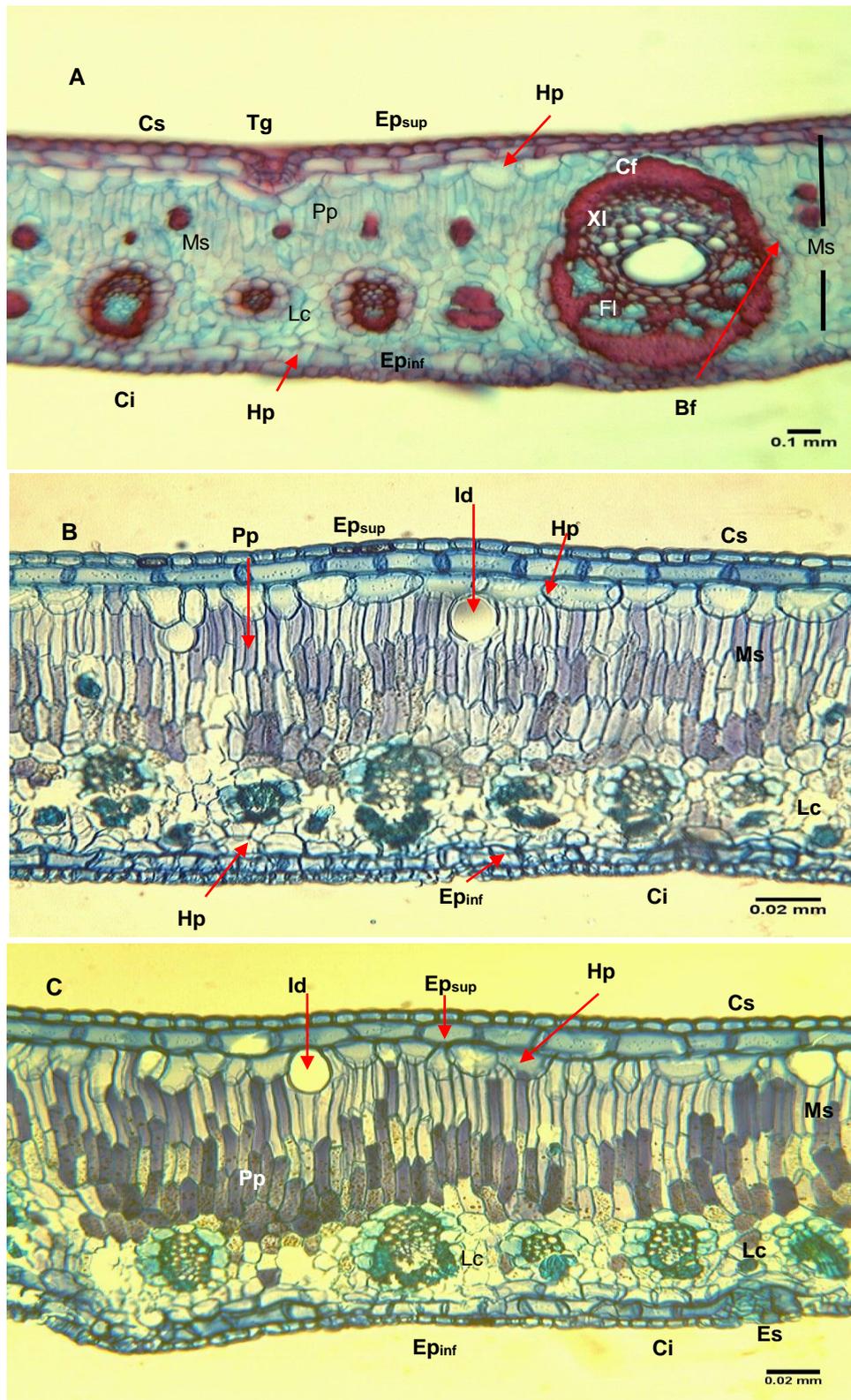


Figura 6. Corte transversal de folíolos de dendê (A), caiaué (B) e híbrido interespecífico (C). **Ms:** mesófilo, **Ct_{sup}:** cutícula superior, **Ct_{inf}:** cutícula inferior, **Ep_{sup}:** epiderme superior, **Ep_{inf}:** epiderme inferior, **Pp:** parênquima paliçádico, **Lc:** tecido lacunoso, **Ci:** cutícula inferior, **Es:** estômato, **Hp:** hipoderme, **Bf:** bainha do feixe, **Cf:** calota de fibras, **Cb:** células de base do tricoma glandular, **FI:** floema, **XI:** xilema, **Id:** idioblasto, **Tg:** cicatriz de tricoma.

O mesófilo é dorsiventral com parênquima clorofiliano em paliçada localizada embaixo da epiderme da superfície superior da folha. Este parênquima é pluriestratificado composto de três células alongadas, no entanto, em algumas áreas da folha foi encontrada até quatro camadas de paliçádicas na espécie *E. oleifera*. Por outro lado, o tecido lacunoso ou esponjoso, localizado abaixo do parênquima paliçádico, está formado por células de forma arredondadas ou poligonais irregulares os quais criam numerosos espaços intercelulares. Dado o maior adensamento do tecido paliçádico, e, por conseguinte, maior número de cloroplastos presentes, este tecido representa o maior sítio das reações fotossintéticas, enquanto o lacunoso está mais associado à troca gasosa.

Também foi observada a presença de hipoderme (Hp) tecido que tem origem no meristema fundamental. A hipoderme foi observada em ambas às faces da folha, porém, apresenta-se formando um estrato uniforme e constante na face adaxial, enquanto que a face abaxial apresenta-se não uniforme ou irregular; essa duplicação pode ser atribuída a uma maior resistência exposição à luz, pois a mesma pode estar relacionada ao armazenamento de água. (Figura 6).

A hipoderme foi observada em todas as seções dos folíolos estudados das três espécies. Segundo Tomlinson (1990) este tecido está frequentemente ausente em palmas que crescem sob ambiente densamente sombreado, porém está muito bem desenvolvido em espécies de ambientes áridos. No entanto, esta estrutura está presente em espécies cultivadas como as espécies aqui estudadas, assim como em *B. gasipaes* (CHAIMSOHN et al., 2008). Por outro lado Stauffer et al. (2003) menciona que em casos excepcionais como em *Asterogyne martiana* e *A. spicata* está presente uma hipoderme, e esta somente encontra-se na superfície abaxial.

Também se pode observar que os feixes estão localizados principalmente no parênquima lacunoso, embora os mais voluminosos se adentrem ao tecido paliçádico, sendo limitados por uma bainha de tecidos de expansão (células esclerenquimáticas) apresentando floema voltado à face abaxial e xilema à adaxial (Figura 6).

A Tabela 3 apresenta a comparação quantitativa dos tecidos da folha das espécies *E. guineenses*, *E. oleifera* e do híbrido interespecífico. A partir dos cortes transversais realizados nas folhas, verifica-se que a espessura do mesófilo (Ms) foi maior na espécie *E. oleifera* e a menor foi observada no *E. guineensis*. O parênquima paliçádico (Pp) apresentou-se mais alongado na espécie *E. oleifera* quando comparado com *E. guineensis*. A maior epiderme adaxial e abaxial foi encontrada nos HIE's e a mesma tendência foi observada na cutícula.

Este tipo de estrutura interna observado nas folhas de *E. oleifera* e no HIE visa um melhor aproveitamento dos altos fluxos de energia incidente, como também a reflexão do excesso de radiação e um melhor controle da transpiração. A espessura das células do parênquima paliçádico também foi maior em *E. oleifera* e no HIE, o que aumentou significativamente o volume do mesofilo por área foliar. A mesma tendência aconteceu com a epiderme e com a cutícula

Tabela 3. Análise dos parâmetros mesofilo (Ms), tecido paliçádico (Pp), tecido lacunoso (Lc), epiderme superior (Ep_{sup}), epiderme inferior (Ep_{inf}), cutícula superior (Ct_{sup}) e cutícula inferior (Ct_{inf}) de *Elaeis guineenses*, *E. oleifera* e do híbrido interespecífico (HIE) nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹

Espécie	Ms	Pp	Lc	Ep _{sup}	Ep _{inf}	Ct _{sup}	Ct _{inf}
	----- μm -----						
<i>E. guineensis</i>	197,44c	83,07c	67,41c	8,33c	5,03c	4,34b	2,45b
<i>E. oleifera</i>	272,07a	110,73a	90,05a	10,53b	6,46b	7,20a	4,05a
HIE	253,04b	104,66b	78,06b	11,12a	6,90a	7,06a	4,10a
CV (%)	8,46	19,15	39,62	39,45	54,55	40,33	47,07
DMS	2,33	2,18	3,56	0,45	0,38	0,28	0,19
Sd (±)	37,65	22,44	32,44	4,12	3,44	2,82	1,83

¹ médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade.

Pode-se inferir que a espécie *E. guineensis* apresentou os menores valores referidos a tecido foliar, isto indica que os folíolos desta espécie são menos grossos, ou seja menos espesso, já pelo contrario os folíolos de *E. oleifera* e HIE apresentaram-se mais espessas. Por outro lado a espécie *E. guineensis* apresentou os maiores estômatos e uma frequência maior de estômatos por unidade de área foliar que *E. oleifera* e o HIE, todas estas diferenças de estruturas podem ser indicativo de mecanismos de adaptação das plantas às condições de baixa disponibilidade hídrica no solo.

6.2 Variações fisiológicas de folhas de dendê, caiaué e híbrido interespecífico, sob diferentes intensidades de luz.

A Figura 7 apresenta o comportamento climático ocorrido no CERU no ano de 2010. Observa-se que entre os meses setembro e outubro, período que foi realizada a coleta dos dados de fotossíntese, a temperatura foi 27,0 e 26,8°C e a média da umidade do ar 80,8 e 82,4 % respectivamente. A média da radiação solar para os mesmos meses variou de 925,6 e 927,7kJm² enquanto à precipitação pluviométrica apresentou-se de 99,4 e 123,0mm respectivamente.

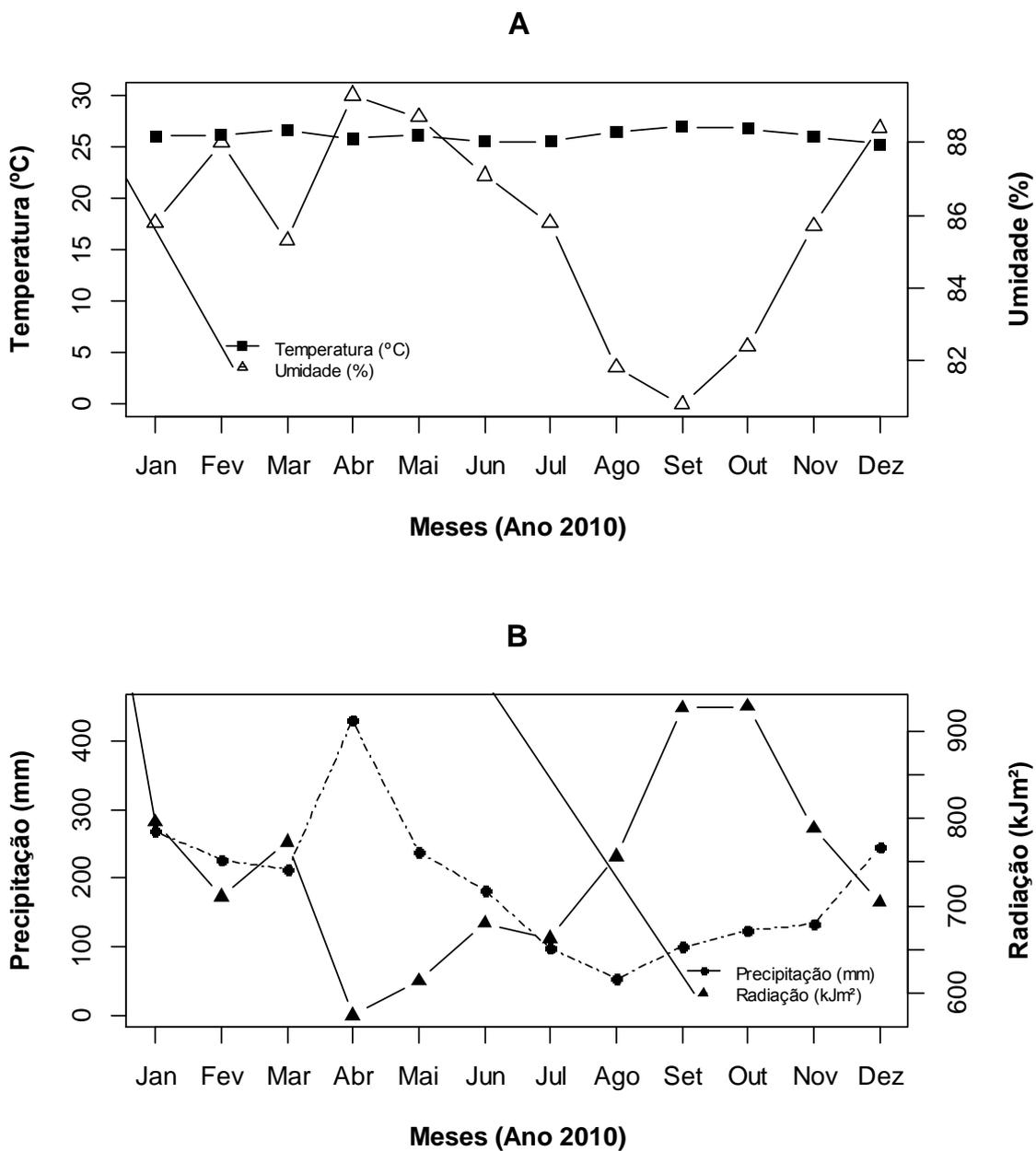


Figura 7. Condições climáticas para o ano 2010 na Amazônia Ocidental - Amazonas. **A.** Temperatura e umidade. **B.** Precipitação pluviométrica mensal e radiação.

As plantas em condições de cultivo estão expostas a muitos tipos de estresses bióticos e abióticos. É de exemplo conhecido que, os fatores ambientais afetam o processo fisiológico das plantas, no entanto, entre estes fatores a disponibilidade de água é o fator mais importante para a limitação da fotossíntese, isso porque o estresse hídrico diminui progressivamente as taxas de assimilação de CO₂ devido à redução da condutância estomática.

Perturbações nas relações hídricas das plantas reduz a eficiência do uso da água, interrompe a síntese de pigmentos fotossintéticos e conseqüentemente, reduz o processo de troca gasosa, o que conduz a uma redução no crescimento e uma redução na produtividade das plantas. Estas condições, combinadas com o aumento da temperatura na folha aumentaria o risco da fotoinibição, ou seja, uma redução da fotossíntese, causada pelo excesso de luz e comumente associada à fotodanificação do aparelho fotossintético. Além disso, o estresse hídrico acelera a taxa de degradação e reduz a taxa de síntese de clorofila, e o desenvolvimento estrutural e funcional dos cloroplastos (ANJUM et al., 2011; KAISER, 1987; MARENCO e LOPES, 2005).

Esse comportamento do clima parece ter influenciado no desempenho fisiológico das espécies estudadas, já que nos dados coletados na presente pesquisa observou-se muita variabilidade quando comparado com a literatura. A Tabela 4 apresenta a taxa de respiração (Rd), eficiência quântica (α) e ponto de compensação (Ic) das espécies dendê, caiaué e do híbrido interespecífico (HIE).

Tabela 4. Taxa de respiração no escuro (Rd), eficiência quântica (α) e ponto de compensação luminosa (Ic) de *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* e híbrido interespecífico (HIE) nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹.

Espécie	Rd ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	α [mol (CO ₂) mol ⁻¹ (quanta)]	Ic ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>E. guineensis</i>	0,60b	0,02c	30,76a
<i>E. oleifera</i>	1,42a	0,05b	25,74b
HIE	1,29a	0,07a	20,87c
CV (%)	43,52	61,95	34,22
Sd (\pm)	0,59	0,04	9,63
DMS	0,25	0,02	4,69

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna para os fatores não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

No escuro a respiração causa um processo de efluxo líquido de CO₂ proveniente das plantas (TAIZ e ZEIGER, 2004). A espécie *E. oleifera* e HIE não apresentaram diferenças estatísticas, enquanto *E. guineensis* apresentou valores mais baixos. Dufrêne e Saugier (1993) trabalhando com dendê encontraram valores maiores de Rd que aos encontrados no presente estudo, Gomes et al. (2008) trabalhando com estresse hídrico e três ciclos de recuperação em dois ecotipos de *Cocos nucifera* ‘nana’, encontraram Rd variando de 0,34 a 0,80 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Estas diferenças com os resultados de Dufrêne e Saugier (1993) e Gomes et al. (2008) podem ser devido a que as taxas de Rd são influenciadas pelos fatores ambientais, os quais assumem valores altos em condições de altas radiações e temperatura (LAMBERS, CHAPIN III e PONS, 2008).

Para os resultados da Eficiência quântica (α), verificou-se a espécie *E. oleifera* e o HIE apresentaram os valores mais altos, porém não diferiram significativamente, por outro lado *E. guineensis* apresentou o valor mais baixo. Em quanto ao ponto de compensação luminosa (Ic) que é o equilíbrio entre absorção e liberação de CO₂ (TAIZ e ZEIGER, 2004), as espécies apresentaram valores próximos, no entanto os mesmos foram diferentes estatisticamente. O Ic encontrado por Gomes et al. (2008) variou de 58,4 a 68,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, o que demonstra que esses fluxos fotônicos no qual as folhas

atingem o ponto de compensação da luz varia conforme a espécie e com as condições de desenvolvimento. Os pontos de compensação de luz em plantas C₃ cultivadas variam de 20-40 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (LARCHER, 2000; TAIZ e ZEIGER, 2004).

O comportamento da porção inicial da curva (0 a 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para a obtenção dos valores de Respiração no escuro (Rd), Eficiência quântica (α) e o Ponto de compensação (Ic) das espécies *E. guineensis*, *E. oleifera* e do HIE (*E. guineensis* x *E. oleifera*) em diferentes intensidades de luminosidade no período conhecido na Amazônia como seco, pode ser observado na Figura 8.

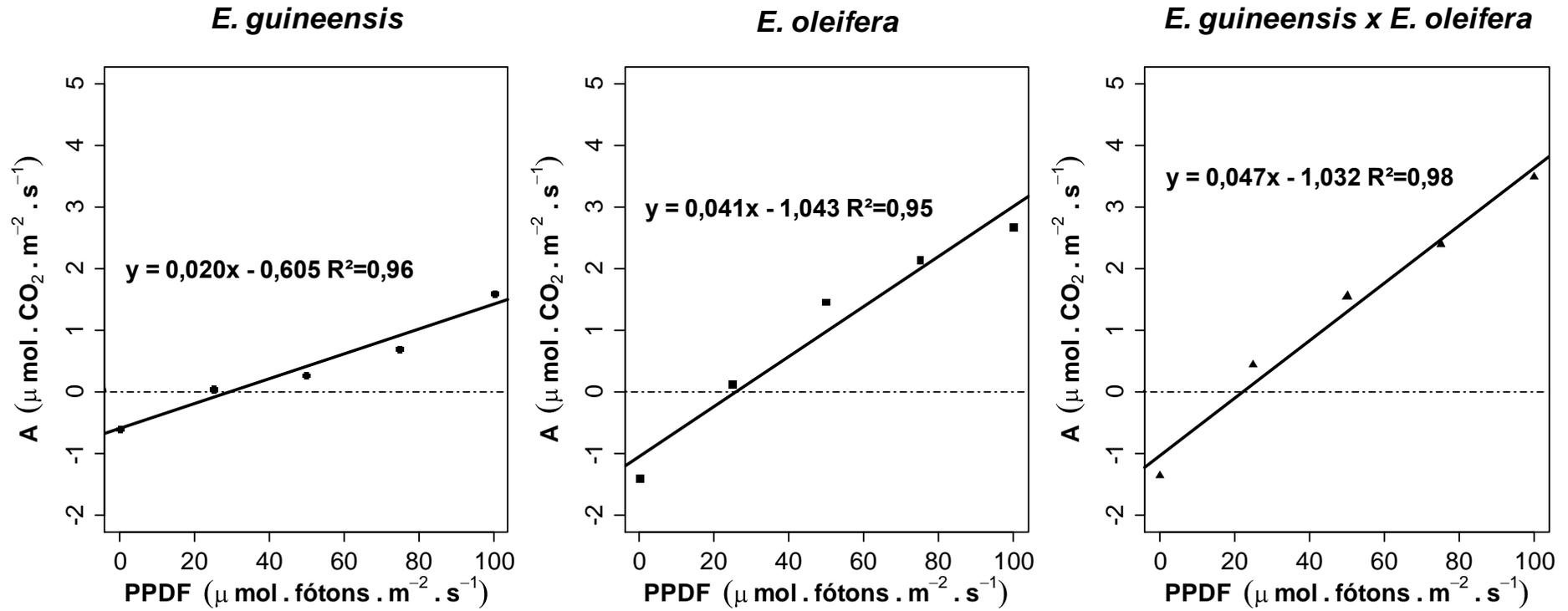


Figura 8. Curva de resposta fotossintética à radiação (0 a 100 $\mu\text{mol} \text{ fótons} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* e do híbrido interespecífico *E. guineensis* x *E. oleifera* nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010.

Sabe-se que o crescimento das plantas é fortemente determinado por sua habilidade em interceptar a luz e por uma eficiência na utilização desta luz para a fotossíntese (ANTEN e HIROSE, 2001; HIROSE, 1998). Desta forma a produtividade de uma cultura esta relacionada à quantidade de luz recebida durante a estação de crescimento, com água e nutrientes suficientes, assim, quanto mais luz a cultura receber, mais alta é a biomassa (ORT e BAKER, 1988), no entanto, mesmo sob condição não-limitante, as espécies variam muito em termos de recursos, assim como no seus padrões de crescimento e desenvolvimento (FITTER e HAY, 2002).

Na presente pesquisa para valores de fotossíntese máxima (A_{max}) entre as espécies (Tabela 5), observaram-se diferenças significativas (Tukey $p > 0,05$), encontrando a maior A_{max} em *E. oleifera* ($8,28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a qual não teve diferença com o HIE ($7,83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); enquanto *E. guineensis* ($4,66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foi quem apresentou valor mais baixo, demonstrando ser mais sensível as condições ambientais adversas, característica que permite a esta espécie evitar o gasto desnecessário de energia quando as condições do ambiente são adversas.

O maior A_{max} em *E. oleifera* pode ter acontecido pelo fato deste ser uma espécie nativa da região e sua adaptação ao ambiente pode ser mais eficiente. O HIE apresentou valores intermediários às duas espécies, porém próximos aos da espécie americana. Este resultado mostra que a curva da fotossíntese líquida em função da radiação difere entre as espécies assim como no ambiente em que elas são desenvolvidas.

Tabela 5. Taxa de fotossíntese máxima (A_{max}), ponto de saturação por luz (Y_L), condutância estomática (gs) e transpiração (E) de dendê, de caiaué e do híbrido interespecífico nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹.

Espécie	A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Y_L ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	gs [$\text{mol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	E [$\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
Dendê	4,66b	450,95a	0,06b	0,43b
Caiaué	8,28a	293,44b	0,12a	0,52b
HIE	7,83a	455,65a	0,16a	0,91a
CV (%)	29,38	72,54	49,81	57,43
Sd (\pm)	2,58	297,51	0,07	0,41
DMS	1,08	154,02	30,56	0,19

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna para os fatores não diferem entre si pelo Teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Os valores obtidos podem ser considerados baixos quando comparado com a literatura, já que em condições adequadas ao nível de viveiro e campo, Lamade e Bouillet (2005) descrevem que a fotossíntese em mudas de dendê é elevada com valores acima de $19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; aumentando com a idade entre os quatro a nove anos até $32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; assim como Henson e Harum (2005) que encontraram valores próximos a $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em plantas adultas. Estudos feitos por Corley (1983) obteve uma A_{max} de $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e Dufrene e Saugier (1989) também obtiveram uma A_{max} de $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Recentemente Peláez, Ramirez e, Cayon, (2010) trabalhando com *E. guineensis*, *E. oleifera* e HIE nas condições do trópico Colombiano no período de 2004 e 2005, também encontraram taxas de fotossíntese superiores aos encontrados no presente trabalho. No entanto, esses autores também observaram uma A_{max} ($12,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) maior na palma americana que na africana ($10,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por outro lado o HIE variou de 8,6 a $10,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Esses resultados reforçam a hipóteses de que *E. guineensis* foi mais suscetível às condições climáticas que *E. oleifera* e o HIE.

Assim sendo, provavelmente as condições climáticas causaram uma mudança no aparelho fotossintético das plantas a fim de torná-lo adaptado as condições em que foram realizadas as coletadas dos dados. Wyka, Robakowski e Zytowski (2007) indicam que para lidar com as alterações de

irradiância as plantas devem ser capazes de se aclimatar para esta variação, ao nível de folhas essas adaptações podem-se dar nas folhas já existentes ou através da produção de novas folhas aclimatadas, cuja fisiologia é alterada. Porém, plantas que apresentam capacidade de adaptação a diferentes condições de ambiente (plasticidade morfofisiológica), apresentam alterações anatômicas, morfológicas e fotossintéticas como resposta a diferentes níveis de radiação (OGUCHI, HIKOSAKA e HIROSE, 2005; PANDEY e KUSHWAHA, 2005).

Estresses ambientais influenciam as atividades fisiológicas dos organismos vivos. Quando uma alteração no ambiente excede um nível limiar determinada, a atividade de algumas enzimas é inibida ou abolida e as dos outras são reforçadas ou induzidas. Em resposta ao estresse moderado, muitos organismos ativam conjuntos de genes que são específicos para o tipo individual de estresse (KANESAKI, LOS e SUZUKI, 2010). Uma das primeiras respostas das plantas ao estresse da seca é o fechamento dos estômatos, já que são a entrada e a perda de água e CO₂, ao acontecer o fechamento estomático priva a assimilação de CO₂ resultando numa diminuição da taxa de fotossíntese em favor da fotorrespiração (ANJUM et al., 2011).

Por outro lado, em estudos realizados por Suresh e Nagamani (2006) sob a fotossíntese em diferentes posições de folhas de *E. guineensis* encontrou uma fotossíntese de 6,16 μmol m⁻² s⁻¹ na folha 17; por outro lado, recentemente, Suresh et al. (2010) estudando as características das trocas gasosas em mudas de também de *E. guineensis* sobre estresse hídrico e recuperação encontraram um A_{max} inicial de 6,10 μmol m⁻² s⁻¹; esses autores encontraram valores próximos aos observados neste trabalho.

Assim, esses resultados demonstram que *E. guineensis* possui diversidade de respostas fisiológicas as condições em que se desenvolve, é também demonstra ser mais eficiente no momento de poupar energia quando as condições ambientais são adversas. Desta forma se pode inferir que esta espécie é mais suscetível às variações ambientais, já que seu processo fisiológico foi afetado pelas condições climáticas desfavoráveis, entre elas a baixa precipitação e umidade (Figura 7).

Os resultados obtidos na presente pesquisa são similares aos encontrados em espécies de palmeiras de deserto como *Erythea armata* e *Washingtonia filifera* cuja fotossíntese líquida variou de 4,37 e 8,02 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, com uma radiação fotossinteticamente ativa em torno de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (SCHMITT et al., 1993). Outros autores como Calbo e Moraes (2000) trabalhando com deficiência hídrica em *Euterpe oleracea* encontrou valores ao redor de 4,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e Gomes et al. (2008) encontraram valores que variaram de 7,0 a 14,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *Cocos nucifera* L. 'nana'. Estes resultados indicam que as diferentes espécies de palmeiras possuem diferentes mecanismos de respostas de adaptação ao estresse ambiental.

Lamade e Bouillet (2005) explicam que as palmeiras são altamente suscetíveis a variações de Déficit de Pressão de Vapor (VPD) o que faz que as plantas fechem seus estômatos. Na Costa do Marfim, Dufrêne e Saugier (1993) encontraram uma considerável queda na condutância estomática de um valor de DPV de 1,7 kPa, ela refletiu em um declínio muito claro na entrada de carbono na planta, sendo esta queda mais acentuada em épocas secas.

A Tabela 5 mostra o ponto de saturação de luz (Y_L), o qual é limitado pela concentração de CO_2 , e que reflete a incapacidade das enzimas de ciclo de Calvin em acompanhar a energia luminosa absorvida (TAIZ e ZEIGER, 2004). Este parâmetro apresentou diferenças significativas entre as espécies, sendo os maiores valores observados no dendê e no HIE. Um fato interessante observado é que *E. oleifera* apresentou o maior A_{max} , contudo, o Y_L foi o mais baixo o que indica que as espécies possuem um comportamento bastante heterogêneo quanto à resposta fisiológicas a adaptação ao meio.

A condutância estomática (g_s) apresentaram diferenças significativas (Tabela 5) entre as espécies. O g_s é diretamente proporcional ao poro estomático, ou seja, o fluxo de um gás (água ou CO_2) através do estômato para dentro e fora da célula (LARCHER, 2000; TAIZ e ZEIGER, 2004). Observa-se que os valores são baixos já que segundo Larcher (2000) espécies cultivadas e heliófitas apresentam g_s altos variando de 300 a 500 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Carr (2011) menciona que a condutância estomática é um indicador sensível ao estado da

água na planta. Um fato a ter em conta são os valores de g_s encontrados por Suresh e Nagamani (2006) os quais variaram de 0,01 a 0,03 mol m⁻² s⁻¹, na espécie *E. guineensis*, valores que são considerados baixos se comparamos com os valores encontrados no presente trabalho.

A Transpiração (E) é uma forma eficiente de dissipar o calor proveniente do sol (TAIZ e ZEIGER, 2004), o HIE apresentou a maior média diferindo significativamente das outras espécies. O que pode ter acontecido é uma resposta das espécies às condições climáticas do ambiente, fechando os estômatos impedindo o fluxo dos gases; o que segundo Larcher (2000) seria uma manifestação da capacidade de adaptação das espécies a condições ambientais de menor disponibilidade hídrica, pelo que as plantas reduziram a sua transpiração. Para o dendê, Suresh e Nagamani (2006) encontram valores de E variando de 0,72 a 2,26mmol m⁻² s⁻¹, e para o guaraná Gonçalves et al. (2006) variaram de 1,38 a 4,20mmol m⁻² s⁻¹. Os resultados encontrados por Suresch e Nagamani (2006) bem como os observados neste trabalho indicam que as espécies *Elaeis guineensis* transpiraram menos devido ao fechamento parcial dos estômatos, o que pode ser uma estratégia de adaptação desenvolvida pelas espécies quando submetidas a condições ambientais adversas.

O comportamento fotossintético em relação a níveis distintos de radiação (0 a 2.000 μmol m⁻² s⁻¹) das espécies estudadas pode ser observado na Figura 9. Percebe-se que a resposta da taxa de assimilação da fotossíntese ao fluxo de fótons forma uma curva assintótica que nos fornecem informações sobre o comportamento das propriedades fotossintéticas das folhas das espécies *E. guineensis*, *E. oleifera* e do HIE.

Essas curvas estão compostas de duas fases: uma primeira fase inicial lineal de aumento na taxa de assimilação à medida que se aumenta a quantidade de luz, e que passa pelo ponto de compensação, uma elevação da luz provoca um aumento proporcional da taxa fotossintética, tal relação linear acontece porque a fotossíntese é limitada pela luz; e uma segunda, que apresenta uma desaceleração progressiva da taxa de assimilação com o aumento da quantidade de luz, até um platô de estabilização, quando se

alcança a taxa máxima de fotossíntese, após o ponto de saturação a fotossíntese é comumente referida como limitada pelo CO₂, refletindo a incapacidade das enzimas do ciclo de Calvin em acompanhar a energia luminosa absorvida (LONG e HALLGREN, 1981; TAIZ e ZEIGER, 2004).

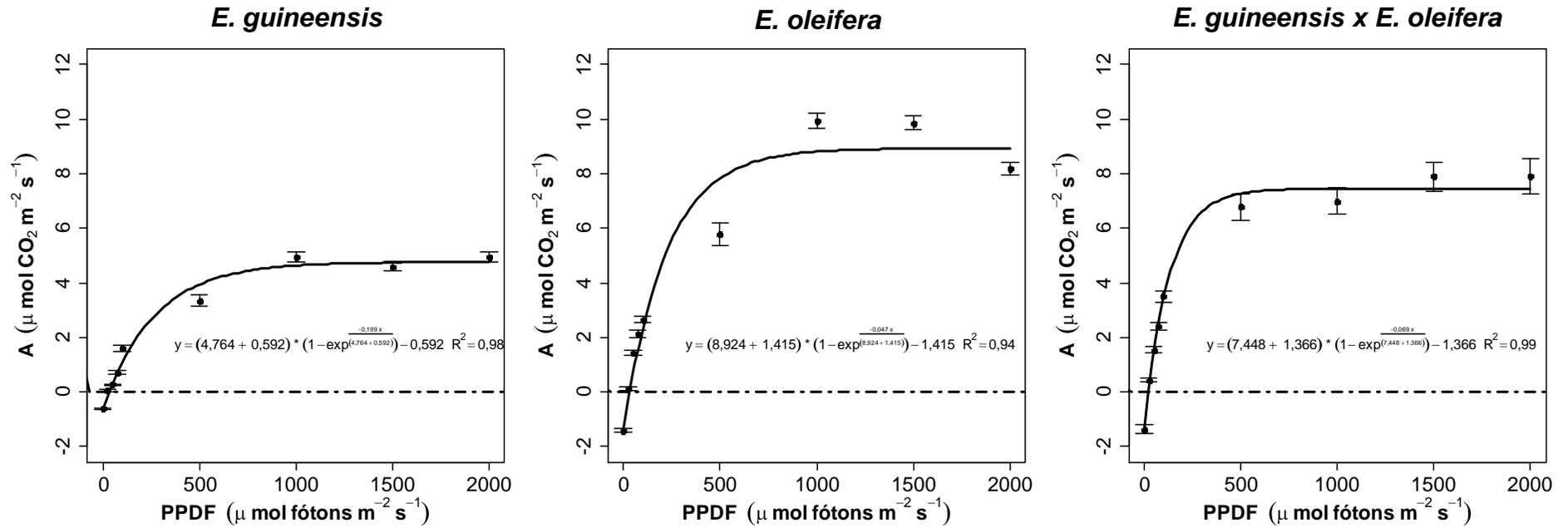


Figura 9. Curva de resposta fotossintética a radiação (0 a 2000 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), em época seca de *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* e *E. guineensis x E. oleifera*. As barras representam o erro-padrão (\pm) nas condições da Amazônia Central - Amazonas, ano 2010.

O ajuste da equação exponencial de Iqbal et al. (1997) utilizada descreveu apropriadamente o fenômeno biológico das espécie, quando a partir do ponto de saturação por luz, a curva forma um platô como resultado da fotoinibição do sistema fotossintético. Gomes et al. (2006) trabalhando com *C. nucifera* L. 'nana' compararam três modelos para ajustar a curva de resposta fotossintética, a equação da hipérbole, a hipérbole não retangular e a exponencial, os autores concluíram que entre esses modelos testados a equação exponencial foi também a que descreveu melhor o comportamento dessa espécie.

Na Tabela 6 percebe-se que a Taxa de oxigenação (V_o) apresentou diferenças significativas (Tukey $p > 0,05$) entre as espécies. A maior média foi encontrada em *E. oleifera* ($5,93 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), por outro lado a Taxa de carboxilação (V_c) que é a velocidade com que o CO_2 é fixado e processado, é limitada principalmente pela quantidade e atividade enzimática; os valores também apresentaram diferenças significativas (Tukey $p > 0,05$), sendo a maior média também encontrada na espécie americana ($13,13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Tabela 6. Taxas de oxigenação (V_o), Taxas de carboxilação (V_c), Taxas de transporte de elétrons (J_{max}) e Fotorrespiração (Pr) de folhas de *E. guineensis*, *E. oleifera* e do híbrido interespecífico (HIE) nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹

Espécie	V_o ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	V_c ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	J_{max} (mol elétrons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Pr ($\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>E. guineensis</i>	2,76c	6,92b	38,73b	1,38c
<i>E. oleifera</i>	5,93a	13,14a	76,35a	2,96a
HIE	4,48b	12,53a	60,02a	2,24b
CV (%)	40,52	31,09	31,10	40,52
Sd (\pm)	2,19	3,38	24,83	1,09
DMS	0,94	1,79	10,08	0,47

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna para os fatores não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Em trabalhos realizado por Gonçalves et al. (2006) com a espécie (*Paullinia cupana* var. *sorbilis* (Mart.) Ducke), o V_c variou de 7,16 a $8,70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

$^2 \text{ s}^{-1}$, valores baixos se comparados com os obtidos no presente trabalho. Observa a V_c é maior que V_o , estes resultados indicam que ao fato das plantas apresentarem fotossíntese baixa as mesmas continuaram assimilando CO_2 , mas em menor proporção.

A Taxa de transporte de elétrons (J_{max}) no caiaué e no HIE não apresentaram diferenças estatísticas (60,02 e 76,35 mol elétrons $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente), já o dendê apresentou o valor mais baixo (38,73 mol elétrons $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). O processo de fotorrespiração (Pr), pode ser usado para dissipar o excesso de energia, assim evitar a fotoinibição, para esta variável as espécies apresentaram diferenças significativas, no entanto os resultados demonstram que o caiaué apresentou um maior Pr, o que indica ser eficiente na dissipação do excesso de energia, bem como, mais adaptada as condições ambientais Amazônicas (Tabela 6).

Na Tabela 7 é observada a relação entre a fotossíntese e transpiração pode ser expressa pela razão destas duas taxas, resultando assim na eficiência no uso da água (EUA) que expressa quantitativamente o comportamento momentâneo das trocas gasosas nas folhas, e a relação entre o carbono assimilado e a água transpirada (LARCHER, 2000; MARENCO e LOPES, 2005). As espécies dendê e caiaué apresentaram os maiores valores o que indica que estas duas espécies foram mais eficientes na fixação de carbono, no entanto não foram observadas diferenças significativas (Tukey $p > 0,05$).

Tabela 7. Eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e Carbono interno (Ci) de dendê, de caiaué e do híbrido interespecífico nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹

Espécie	EUA	EIUA	Ci
	[mmol (CO ₂) mol (H ₂ O)]	[μmol (CO ₂). mol (H ₂ O)]	μmol mol ⁻¹
Dendê	20,97a	0,08ab	274,23b
Caiaué	20,30ab	0,09a	250,77b
HIE	12,61b	0,06b	303,87a
CV (%)	81,19	59,13	18,43
Sd (±)	14,95	0,04	54,99
DMS	7,74	0,02	27,02

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna para os fatores não diferem pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

As médias da Eficiência Intrínseca do Uso da Água (EIUA) estão ilustradas também na Tabela 7. Os valores de EIUA relacionam os dados de fotossíntese expressa em área com os dados de condutância estomática. As espécies dendê e caiaué não apresentaram diferenças significativas, por outro lado o HIE apresentou o valor mais baixo, ou seja, no decorrer do processo fotossintético esta espécie fixou uma menor quantidade de carbono por cada unidade de água transpirada em comparação com as outras espécies estudadas.

A concentração interna de CO₂ (Ci), nas folhas das espécies dendê e caiaué não apresentaram diferenças significativas (Tukey $p > 0,05$), no entanto o HIE apresentou os maiores valores (303,87 μmol mol⁻¹). Peláez, Ramírez. e Cayón (2010) também trabalhando com dendê, caiaué e HIE encontraram valores ligeiramente inferiores aos do presente estudo. Sabe-se que um descenso de Ci indica que a causa principal da redução da Taxa fotossintética é a redução da condutância estomática, no entanto, seu incremento do Ci sugere que uma diminuição da atividade fotossintética das células do mesófilo é a principal causa da redução da taxa de fotossintética (FARQUHAR e SHARKEY, 1982; XU e SHEN, 2002).

Pelo presente trabalho pode-se inferir que o dendê apresentou os valores mais baixos de A_{max} , o que sugere que esta espécie é mais suscetível

às mudanças climáticas que acontece no meio ambiente, característica que permite a esta espécie poupar energia em ambientes adversos, por outro lado, o caiaué por ser espécie nativa apresentou características de interesse como melhor adaptação ao ambiente como solo e a condições climáticas específico, assim também para é fonte resistência a pragas e doenças locais, no entanto, esta espécie não é explorada comercialmente. Em quanto o HIE teve um comportamento intermediário às duas espécies.

Este estudo, através de uma linha de pesquisa bem estruturada sobre a caracterização ecofisiológica poderá ajudar na identificação de variáveis que auxiliem na seleção de novos indivíduos resistentes às condições adversas do meio ambiente com características superiores.

6.3 Variações do teor de pigmentos cloroplastídicos nas folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.

A Figura 10 apresenta o teor médio de clorofila a (Chl*a*), clorofila b (Chl*b*) e carotenóides, clorofila total (Chl total), relação clorofila a/b (Chl *a/b*) e a relação clorofila total/carotenóides (Chl total/carotenoide) por grama de matéria fresca foliar ($\mu\text{mol g}^{-1}$). Esses resultados mostram que as espécies apresentaram diferenças significativas pelo teste Tukey ($p < 0,05$) a exceção da relação Chl *a/b*. Segundo Engel e Poggiani (1991), a eficiência fotossintética está ligada ao teor de clorofila das plantas, afetando o crescimento e influenciando na adaptabilidade das mesmas aos diversos ambientes.

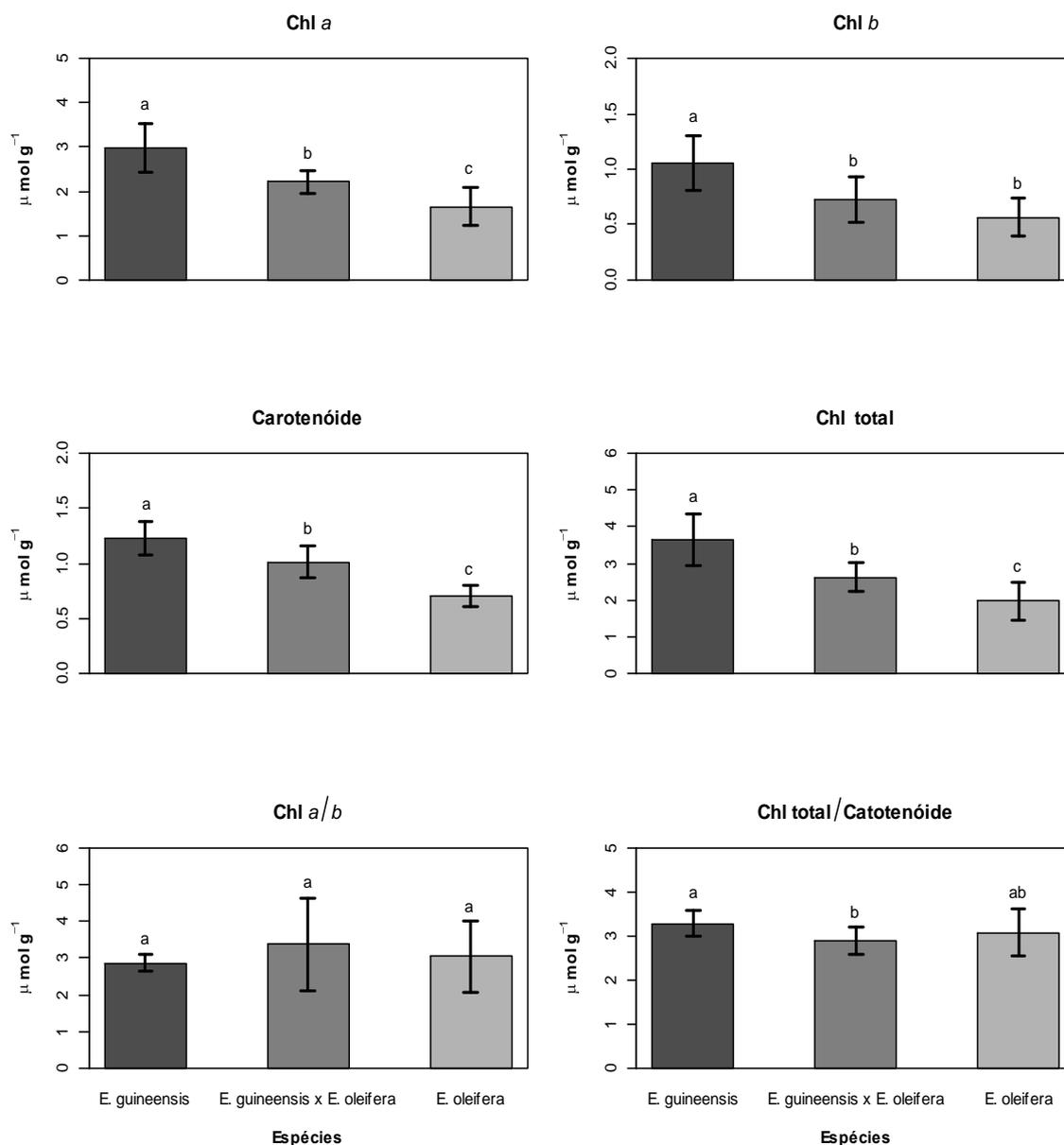


Figura 10. Teores médios de pigmentos cloroplastídicos por grama de matéria fresca ($\mu\text{mol g}^{-1}$) e razões de Chl a/b e Chl total/carotenoide das espécies *E. guineensis*, *E. oleifera* e *E. guineenses x E. oleifera*. Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste Tukey ($p > 0,05$). As barras representam o erro-padrão (\pm), nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010.

Analisando de forma isolada o maior teor de Chla por unidade de massa foi encontrado na espécie *E. guineensis* ($2,99 \pm 0,55 \mu\text{mol g}^{-1}$) diferindo estatisticamente do HIE ($2,21 \pm 0,25 \mu\text{mol g}^{-1}$) e de *E. oleifera* ($1,64 \pm 0,42 \mu\text{mol g}^{-1}$). A Chla desempenha um papel fundamental atuando como coletor de luz assim como agente redox participando da captura de elétrons excitados e no transporte desses elétrons no centro de reação fotoquímica (BJÖRN et al., 2009; GONZÁLEZ, 2003). Esta diferença no teor indica que a espécie *E. guineensis* tende a ser mais eficiente na coleta de fótons de luz na condições de campo estudadas o que sugere uma resposta adaptativa desta espécie a diferentes ambientes em que esta sendo desenvolvida.

Por outro lado, o maior teor de Chlb foi encontrado também nos folíolos da espécie *E. guineensis* ($1,23 \pm 0,24 \mu\text{mol g}^{-1}$). Os dados indicam que o aparelho de *E. guineensis* possui uma vantagem com respeito a *E. oleifera* e o HIE, já que segundo Tanaka e Tanaka (2011) a Chlb permite a captura de fótons em menores intensidades luminosas, em um espectro de absorção diferente ao da Chla, ou seja, a Chlb tem uma forte absorção no comprimento de onda em torno de 450nm que é uma região de luz que a Chla não absorve eficientemente, já o HIE ($0,72 \pm 0,20 \mu\text{mol g}^{-1}$) e *E. oleifera* ($0,56 \pm 0,18 \mu\text{mol g}^{-1}$) não apresentaram diferenças significativas.

Em relação aos carotenóides presente nas folhas observa-se diferenças estatísticas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$), *E. guineensis* apresentou $1,22 \pm 0,15 \mu\text{mol g}^{-1}$, enquanto o HIE e *E. oleifera* apresentaram valores de $1,01 \pm 0,14 \mu\text{mol g}^{-1}$ e $0,71 \pm 0,10 \mu\text{mol g}^{-1}$ respectivamente. Os carotenóides são pigmentos que, durante a fotossíntese, podem desempenhar duas funções distintas, a de absorção de luz nos complexos de captação de luz atuando como pigmentos acessórios e exercendo ação foto-protetora do aparato fotoquímico (KERBAUY, 2004), prevendo danos foto-oxidativos às moléculas de clorofila (RAVEN, EVERT e EICHHORN, 2007). De outro modo também tem a função de serem antenas alternativas sobre todo no espectro de luz entre 450 e 500nm nas quais as clorofilas absorvem pouco (AZCÓN-BIETO e TALÓN, 2008).

A razão Chl *a/b* não apresentou diferenças estatística (Tukey $p < 0,05$) entre as espécies. A razão Chl *a/b*, é um indicador da adaptação a ambientes sombreados neste caso as espécies responderiam adequadamente a ambientes com variações de luminosidade. Gonçalves, Marengo e Vieira (2001) trabalhando com espécies florestais, entre elas a espécie *Swietenia macrophylla* mostrou valores baixos de Chl *a/b*, indicando que esta espécie apresenta uma melhor adaptação a ambientes sombreados.

Segundo Lee et al. (2000) esta aclimação ocorre no sentido de maximizar o ganho total de carbono que pode ocorrer através de mudanças nas propriedades de assimilação pelas folhas, por meio de ajustes fisiológicos e morfológicos e alterações nas características foliares relacionadas à fotossíntese como razão Chl *a/b*, espessura foliar, teor de nitrogênio, densidade estomática; ou ainda a mudanças no padrão de alocação de biomassa em favor da parte vegetativa mais afetada pela mudança de luz.

A relação entre clorofilas (Chl *a/b*) e a relação de clorofila com carotenóides (Chl total/carotenóides) são usadas como um indicador potencial de danos foto-oxidativos causados por altas radiações, devido à clorofila ser constantemente fotooxidada na presença de altas radiações e os carotenóides podem prevenir esse processo (HENDRY e PRICE, 1993).

Desta forma, apesar de encontrar os menores teores de pigmentos cloroplastidicos na espécie *E. oleifera*, no entanto, apresentou valores de Chl *a/b* e Chl total/Carotenóides próximos aos da *E. guineensis* e HIE; esses resultados revelam que a espécie americana não apresenta diferença na eficiência do sistema de fotoproteção, o que sugere que a organização do aparelho fotossintético possui um mecanismo de adaptação a ambientes e intensidades de luz iguais ao da espécie *E. guineensis* e do HIE. Oguchi et al. (2006) indicam que as modificações nas estratégias fotossintéticas das plantas, não estão associadas, necessariamente, a maiores ou menores concentrações de clorofila, mas podem ser sim alteradas pela reorganização espacial dos cloroplastos na célula ou tecidos.

O maior teor de pigmentos na espécie *E. guineensis* dá uma ideia da eficiência do aparelho fotossintético; Suresh e Nagami (2006) trabalhando com folhas em diferentes posições (1, 9, 17, 25, 33 na espiral do caule) de *E. guineensis* com idade de nove anos, observaram diferenças significativas na concentração de clorofilas e carotenóides nos tecidos, porém as maiores concentrações foram encontradas na folha 25 seguida pela folha 17, esses resultados indicam que as folhas desta espécie são fotossinteticamente ativas e isto mostra a capacidade de produção de matéria seca e produção de frutos.

Na condição de campo definitivo o teor dos pigmentos cloroplastídicos por unidade de área foliar (Figura 11) mostrou que as espécies apresentaram diferenças significativas pelo teste Tukey ($p < 0,05$) a exceção na relação Chl *a/b*. Esses resultados indicam que a espécie *E. guineensis* também apresentou maior teor de pigmentos na superfície foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$), que o HIE e *E. oleifera*. Por outro lado estas duas últimas não apresentaram diferenças estatísticas nas condições de este estudo.

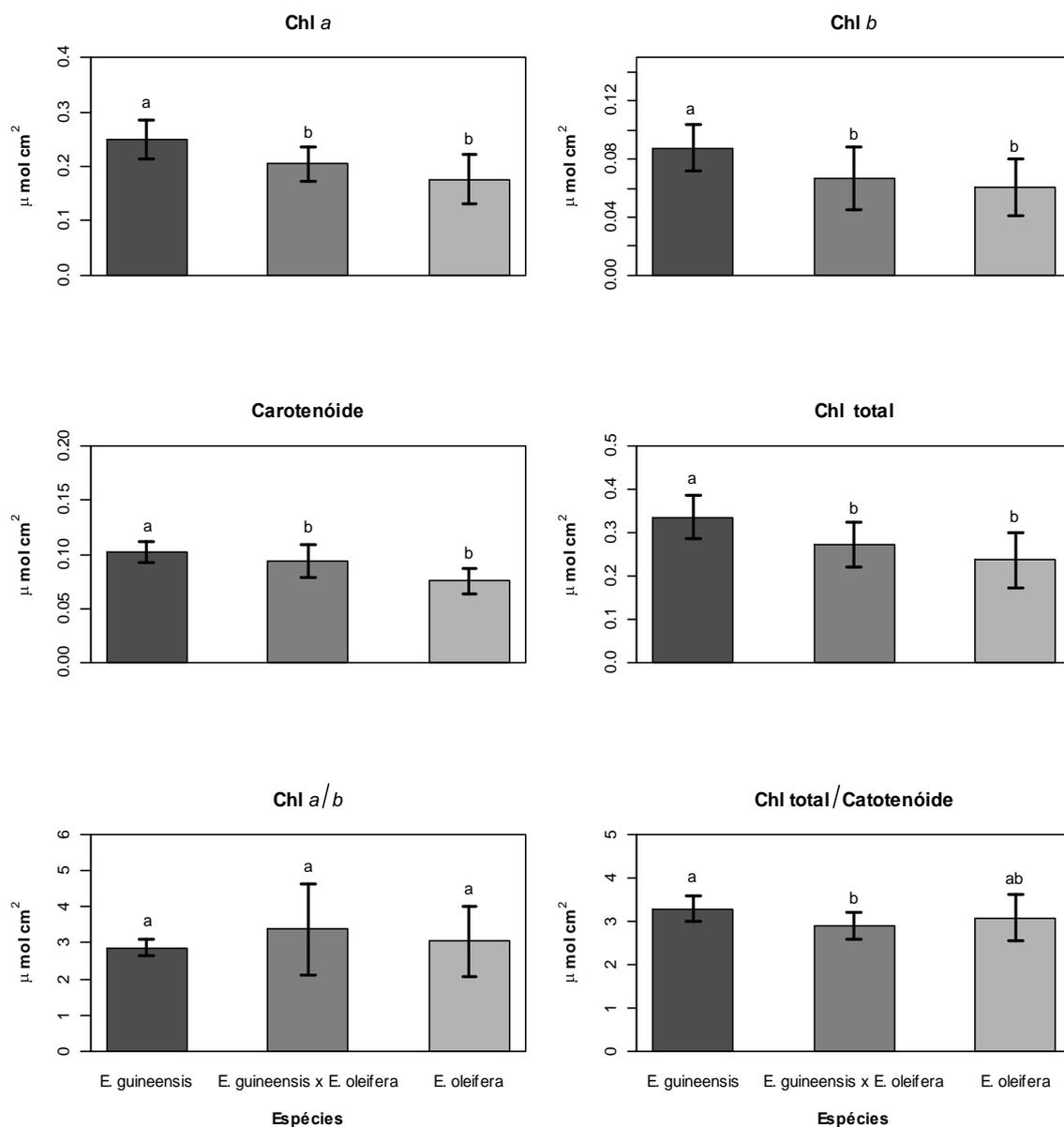


Figura 11. Teores médios de pigmentos cloroplásticos por unidade de área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) e razões de Chl a/b e Chl total/carotenóide *E. guineensis*, *E. oleifera* e *E. guineensis x E. oleifera*. Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste Tukey ($p > 0,05$). As barras representam o erro-padrão (\pm), nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010.

O maior teor de pigmento por unidade de área foliar indica que a espécie *E. guineensis* possui uma maior capacidade para absorver fótons de luz incidentes na superfície da folha, porém, isso sugere que a biogênese e distribuição dos pigmentos cloroplastídicos tanto por massa assim como por área foliar nas espécies em estudo é bem provável que esteja sendo controlada por fatores genéticos, permitindo adaptar-se as alterações na intensidade e na qualidade espectral da radiação no ambiente de desenvolvimento assim também, as condições de cultivo. Segundo Marengo e Lopes (2005) o teor de clorofilas nas folhas varia de acordo com a espécie, e genótipos dentro da espécie. Além disso, o teor de clorofila varia em função dos fatores do ambiente como densidade de fluxo radiante, temperatura, água e nutrientes minerais.

Pese a que *E. guineensis* apresentou os maiores valores de clorofila nas folhas, o mesmo pode não apresentar tolerância às condições ambientais adversas como o estresse hídrico e a deficiência de nutrientes, já que são esses os fatores que mais limitam a produtividades, incluindo importantes atividades como na dendeicultura. Essas respostas foram observadas por Sun et al. (2011), indicando que esses fatores afetaram o crescimento e respostas fisiológicas de *E. guineensis*, porém um decréscimo na relação Chl a/b.

Cha-Um, Tabake e Kirdmanee (2010) concluíram que o déficit hídrico em mudas de *E. guineensis* reduziu os tecidos da raiz e folha, levando a danos dos pigmentos fotossintéticos o que afetou a capacidade fotossintética assim como o crescimento. Os caracteres fisiológicos e crescimento de mudas de *E. guineensis* diminuiu significativamente, dependendo do grau de déficit hídrico. Gomes et al. (2008) trabalhando com ecotipos de *Cocos nucifera* observaram baixas condições de recuperação de estresse hídrico, assim como também encontraram diferenças na concentração de pigmentos cloroplastídicos nas folhas.

Dessa forma, para que as espécies *E. guineensis*, *E. oleifera* e o HIE tenham um bom desenvolvimento e desempenho produtivo, é necessário que sejam estabelecidas em áreas que permitam manter suas necessidade ecofisiológicas, ou seja, cultivados em locais que apresentem boas condições

ambientais. Por outro lado, os resultados, em geral sugerem que a síntese tanto da clorofila como de carotenóides pode ajudar para melhorar a aclimação em áreas com maior irradiação, porém, a resposta das plantas à radiação pode mostrar uma grande variabilidade, em termos de concentração de clorofila por unidade de área foliar.

Pode-se inferir que entre as espécies, *E. guineensis* apresentou os maiores teores de pigmentos cloroplastídicos por grama de matéria fresca e por unidade de área foliar o que indica ter uma vantagem competitiva na adaptação aos ambientes de alta e baixa luminosidade; por outro lado o HIE sempre apresentou teores intermediários as duas espécies. Os resultados fornecem evidencia que a biosíntese de pigmentos cloroplastídicos, a sua distribuição na superfície e seu acúmulo nos tecidos da lamina foliar variam de acordo com a espécie os quais mostraram diferentes estratégias.

6.4 Estimativa dos parâmetros biométricos de folhas das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico.

A folha de dendê, de caiaué e do híbrido interespecífico é do tipo composta dividida em pinas ou folíolos dispostos regularmente no esmo plano em cada lado da folha, porém, os folíolos no dendê apresentaram uma distribuição dos folíolos alternada que é uma característica particular desta espécie.

A folha divide-se em duas partes, a raque que é a continuidade do pecíolo, é a estrutura que proporciona suporte aos folíolos. É o pecíolo, que é a parte da folha entre o caule e a inserção do primeiro folíolo, o qual se apresenta muito sólido na base e provido de espinhos nas bordas, que se transformam em folíolos rudimentares na medida em que se distanciam do caule, formando uma seção transversal assimétrica que à medida que se projeta até a raque vá-se afinando, porém mantendo-se sempre muito fibroso e sólido na nervura central, concordando com a descrição feita por Corley e Tinker (2003), Kee, Uexkül e Härdter (2003) e Cunha et al. (2009).

No campo observou-se que ao longo da raque, o comprimento e largura dos folíolos variaram consideravelmente, desde o primeiro folíolo basal até o último folíolo apical, sendo, que os maiores folíolos encontraram-se na parte central da raque. Cunha et al. (2009) descrevem uma característica que distingue o caiaué do dendê, é que, neste, na parte basal do folíolo encontra-se uma protuberância bem distinta, de cor amarelo clara, enquanto no caiaué ela não existe.

Na Tabela 8, observa-se a análise de variância dos parâmetros número de folhas (NF), comprimento dos folíolos (CF), largura dos folíolos (LF), comprimento da raque (CR), espessura do pecíolo (EP), medida da superfície foliar (MSF) e peso seco da folha (PSF) das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico, aonde se observa que as espécies apresentaram diferenças significativas pelo teste F ($p < 0,01$).

Tabela 8. Análise de variância dos parâmetros número de folíolos (NF), comprimento dos folíolos (CF), largura dos folíolos (LF), comprimento da raque (CR), espessura do pecíolo (EP), medida da superfície foliar (MSF) e peso seco da folha (PSF) das espécies dendê, caiaué e híbrido interespecífico nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010**

FV	GL	Quadrado médio						
		NF	CF	LF	CR	EP	MSF	PSF
Espécie	2	10443,5**	6165,9**	51,66**	40627,00**	3,27**	12,74**	1,79**
Resíduo	42	53,3	84,0	0,29	1107,00	0,13	0,15	0,03
Total	48	10496,8	6249,9	51,95	41734,00	3,4	12,89	1,82

** Significativo pelo teste F ($p < 0,01$)

A análise das médias da caracterização biométrica da folha das plantas dendê, caiaué e híbrido interespecífico são apresentados na Tabela 9. Nas três espécies estudadas observa-se uma notável diferença estatística pelo Tukey (5% de probabilidade).

Tabela 9. Análise dos parâmetros número de folhas (NF), comprimento dos folíolos (CF), largura dos folíolos (LF), comprimento da raque (CR), espessura do pecíolo (EP), medida da superfície foliar (MSF) e peso seco da folha (PSF) nas condições da Amazônia Central – Amazonas, ano 2010¹

Espécie	NF Unidade	CF -----	LF cm	CR -----	EP	MSF m ²	PSF Kg
Dendê	133,00a	73,95a	3,14c	412,13a	2,61b	1,71b	1,30b
Caiaué	82,00c	107,32a	6,75a	409,00a	3,11a	3,25a	1,64a
Híbrido interespecífico	97,00b	71,68b	4,16b	320,47b	2,18c	1,60b	0,95c
Média	104,00	83,98	4,68	380,53	2,63	2,18	1,29
Sd (±)	22,93	18,98	1,62	53,88	0,53	0,85	0,33
CV(%)	7,02	10,91	11,41	8,74	14,15	17,79	13,70

¹ Médias seguidas da mesma letra na linha não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade.

Analisando-se os resultados, observou-se que o dendê mostrou o maior número de folíolos (133 unidades) por folhas assim como um maior comprimento da raque (412,13 cm) comparado com o caiaué e o híbrido

interespecífico, porém, a raque para as três espécies apresentou comprimentos variados.

Os folíolos são de suma importância para a vida da planta e para a manutenção da produção de cachos, os quais se encontram inseridos na parte lateral da raque. O NF quantitativamente foram 133, 82 e 97 para dendê, caiaué e híbrido interespecífico respectivamente; estatisticamente observa-se diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) entre as espécies.

O NF encontrado foi inferior ao de Kee, Uexkül e Hårdter (2003) que estudando a caracterização botânica do dendê encontraram número de folíolos que variaram de 150 a 250, por outro lado Corley e Tinker (2003) encontraram de 250 a 300, enquanto Barcelos et al. (2001) trabalhando com populações naturais de caiaué encontraram 46 a 100 folíolos. Zambrano (2004) trabalhando com o híbrido interespecífico encontrou 244 folíolos o que reflete a variação biométrica entre as espécies.

O comprimento e a largura dos folíolos são características importantes porque tem direta relação com a área foliar, ou seja, com a eficiência do potencial fotossintético das folhas. Os comprimentos e larguras dos folíolos observados mostra que o caiaué foi quem apresentou os maiores folíolos tanto no comprimento quanto na largura, conferido uma maior superfície de área foliar fotossintetizante. No entanto, o comprimento dos folíolos do dendê e do híbrido interespecífico não apresentaram diferenças significativas pelo teste Tukey (5% de probabilidade), enquanto a largura dos mesmos no dendê apresentou a menor média, indicando que os menores folíolos foram observados no dendê.

Em relação ao comprimento da raque obtiveram-se valores de 412,13, 409,00 e 320,47 cm para o dendê, caiaué e híbrido interespecífico respectivamente, porém o dendê e o caiaué não apresentaram diferenças pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Para Kee, Uexkül e Hårdter (2003) o comprimento variou de 500 a 600 cm para o dendê, em quanto Barcelos et al. (2001) no caiaué encontrou comprimentos médios de 386,9 cm e Zambrano (2004) encontrou nos HIE 453 cm; demonstrando assim como no caso dos folíolos,

diferenças entre as espécies que pode dever-se ao material genético utilizado, condições ambientais, além da idade comercial das plantas.

A espessura do pecíolo junto com o comprimento da folha, são, característica importante nas cultivares, no sentido de se permitir um melhor arranjo na densidade de plantio, devendo ser fibroso, largo e curto a fim de suportar o próprio peso da folha, além do peso dos cachos. Os valores aqui encontrados para espessura do pecíolo foram 1,71, 3,25, 1,60 cm para dendê, caiaué e HIE respectivamente, porém esta variável apresentou diferença estatística pelo teste de Tukey (5% de probabilidade), sendo a maior espessura do pecíolo observada para o caiaué. Rey et al. (2004) encontraram no caiaué espessura do pecíolo maior, 3,80cm.

O caiaué ainda apresentou maior peso seco da folha (1,64Kg) diferindo do dendê e do HIE pelo teste Tukey (5% de probabilidade) isto indica em termos de processos fisiológicos, maior concentração de tecido foliar fotossintetizante. Os HIE aqui estudados apresentaram os menores pesos secos da folha.

A estimativa da área foliar é uma ferramenta que pode ser utilizada para avaliar a produção vegetal. A estimativa da área foliar obtida pela equação de Hardon, Williams e Watson (1969) apresentaram diferenças pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) entre as espécies, sendo que o caiaué foi quem apresentou maior área foliar quando comprado com o dendê, atribuindo maior área foliar fotossintetizante, já o híbrido interespecífico reportou uma área foliar intermediária entre o caiaué e o dendê.

Estes resultados observados para o caiaué de 3,25 m² de superfície foliar (Tabela 9) concordam com os estudos realizados por Barcelos et al (2001) com caiaúes originários da Amazônia brasileira, onde a área foliar variou de 2,7 a 6,3 m².

O peso seco da folha 17 que foi estimada pela equação de Corley, Hardon e Tan (1971) refere-se aqui como a equação padrão, que é normalmente utilizada em palmas maiores de dois anos de idade (CORLEY e TINKER, 2003). Desta forma, a palma americana apresentou valor de 1,64 kg,

diferindo estatisticamente pelo teste Tukey ($p < 0,05$) do dendê e do HIE que apresentaram valores de 1,30 e 0,95 Kg respectivamente. Zambrano (2004) encontrou no HIE um peso seco da folha 17 de 2,54 Kg; por outro, Taylor, Chinchilla e Rodriguez (2008) estimaram para o dendê, peso da folha que variou de 0,67 a 0,90 Kg.

Os resultados aqui apresentados denotam que as características avaliadas nas espécies estudadas têm muita variação relacionada com origem do material genético utilizada, da idade das plantas, o manejo aplicado e das condições edafoclimáticas da região em que as áreas de exploração são estabelecidas.

Por outro lado, os resultados mostraram que a palmeira americana foi quem apresentou os maiores folíolos e um pecíolo mais espesso, o que resultou em uma maior área foliar, ou seja, em uma maior área fotossintetizante; assim como um maior peso seco da folha, estes resultados indicam desempenhos adequados dessas características para futuros trabalhos visando uma maior área fotossintetizante. No caso dos HIE's, apresentaram valores intermediários aos do dendê e caiaué, no entanto estes híbridos sempre serão opção de replante nas áreas afetadas pelo Amarelecimento-fatal.

7. Conclusão geral

A presente pesquisa demonstra que as espécies *E. guineensis*, *E. oleifera* e do HIE apresentaram comportamentos diferenciados as respostas das diferentes variáveis aqui estudadas.

O dendê apresentou os maiores conteúdo de pigmentos cloroplastídicos nas folhas, o mesmo apresentou maior susceptibilidade ao estresse ambiental, hipoteticamente, a reposta foi fechar os estômatos para diminuir seu processo fisiológico e assim poupar energia em momentos em que as condições de campo são adversas, resultando em uma menor A_{max} entre as espécies estudadas, sinalizando a estratégia da espécie submetida ao estresse ambiental. Assim o caiaué foi quem apresentou maior resistência ao estresse, enquanto o HIE apresentou um comportamento intermediário.

O caiaué apresentou uma biometria foliar superior as espécies dendê e HIE, o que resultou em uma maior área fotossintetizante, no entanto, essa característica não é prioridade na palmicultura devido que se teria menor numero de plantas por hectare o que implicaria na produção, desse modo, uma menor área foliar aliado com as características fisiológicas favoráveis podem ser consideradas em futuros trabalhos.

Em geral os resultados obtidos neste estudo, indicaram desempenhos adequados para os HIE's, apresentando valores intermediários aos do dendê e caiaué, confirmando o potencial desses híbridos como opção de replante nas áreas que apresentam condições desfavoráveis ao dendezeiro ou aquelas afetadas pelo Amarelecimento fatal.

Referências

- ALQUINI, Y. et al. Epiderme. In: APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (Eds.). **Anatomia vegetal**. 2. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 2006. p. 87-108.
- AMBLARD, P. et al. Performances comparées des hybrides interspécifiques et du matériel commercial *E. guineensis*. **OCL. Oléagineux, corps gras, lipides**, v. 2, n. 5, p. 335-340, doi:35400005892725.0030, 1995.
- ANJUM, S. A. et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.
- ANTEN, N. e HIROSE, Tadaki; Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 186-196, doi:10.1007/s004420100718, 2001.
- ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, v. 24, n. 1, p. 1-15, doi:10.1104/pp.24.1.1, 1949.
- AWAL, M. A. et al. Determination of specific leaf area and leaf area-leaf mass relationship in oil palm plantation. **Asian Journal of Plant Sciences**, v. 3, n. 3, p. 264-268, doi:10.3923/ajps.2004.264.268, 2004.
- AZCÓN-BIETO, J. e TALÓN, M. **Fundamentos de fisiologia vegetal**. 2. ed. Madrid: Editorial Mc Graw Hill / INTERAMERICANA DE ESPAÑA, S.A., 2008. p. 651
- BARANOVA, M. A. Historical development of the present classification of morphological types of stomates. **The Botanical Review**, v. 53, n. 1, p. 53-79, doi:10.1007/BF02858182, 1987.
- BARCELOS, E. **Características genético e ecológicas de populações naturais de caiaué (*Elaeis oleifera* (H.B.K) Cortés) na Amazônia Brasileira**. Manaus. 108f. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - Manaus. 1986.
- BARCELOS, E. et al. **Dendê: informações básicas para seu cultivo**. Belém: Embrapa-UEPAE/Brasília: Embrapa-DDT, 1987. p. 40p. (EMBRAPA-UEPAE, Belém. Documento, 1).
- BARCELOS, E. et al. Recursos genéticos do caiaué. In: SOUSA, N. R.; SOUZA, A. G. C. (Eds.). **Recursos fitogenéticos na Amazônia**.

Conservação, pesquisa e utilização. 1. ed. Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 2001. p. 41-76.

BARCELOS, E.; CUNHA, R. N. V. e NOUY, B. Recursos genéticos de Dendê (*Elaeis guineensis*, Jacq. e *E. oleifera* (Kunth) Cortés) disponíveis na Embrapa e sua utilização. In: MULLER, A.; FURLAN, J. (Eds.). **Agronegócio do Dendê: uma alternativa social, econômica e ambiental para o desenvolvimento sustentável da Amazônia.** 1. ed. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2001. p. 131-143.

BARCELOS, E.; SANTOS, M. e VASCONCELLOS, M. E. **Phenotypic variation in natural populations of caiaué, *Elaeis oleifera* H.B.K, Cortés, in the Brazilian Amazon. International Workshop on oil palm germplasm and utilization.** Kuala Lumpur: Institut Penyelidikan Minyak Kelapa Sawit Malaysia, 1986.

BASTOS, T. X. Aspectos agroclimáticos do dendezeiro na Amazônia Oriental. In: VIÉGAS, I. J. M.; MÜLLER, A. A. (Eds.). **A cultura do dendezeiro na Amazônia Brasileira.** Belém: Embrapa Amazônia Oriental/Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 2000. p. 47-59.

BASTOS, T. X. et al. Zoneamento de riscos climáticos para a cultura do dendê no estado do Pará. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 9, n. 3 (Número especial: Zoneamento Agrícola), p. 564-570, 2001.

BEINAERT, A. e VANDERWEYEN, R. Contribution à l'étude génétique et biométrique de variétés d'*Elaeis guineensis* Jacq. **Gembloux: Publications de l'institut national pour l'étude agronomique du Colgo Belge. Série Scientifique**, v. 27, p. 1-101, 1941.

BJÖRN, L. O. et al. A viewpoint: Why chlorophyll a? **Photosynthesis Research**, v. 99, n. 2, p. 85-98, doi:10.1007/s11120-008-9395-x, 2009.

BOARDMAN, N. K. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, n. 1, p. 355-377, doi:10.1146/annurev.pp.28.060177.002035, 1977.

BREURE, C. J. e VERDOOREN, L. R. Guidelines for testing and selecting parent palms in oil palm. Practical aspects and statistical methods. **ASD Oil Palm Papers**, v. 9, p. 1-68, 1995.

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

CARR, M. K. V. The water relations and irrigation requirements of Oil Palm (*Elaeis guineensis*): A review. **Experimental Agriculture**, v. 47, n. 4, p. 629-652, doi:10.1017/S0014479711000494, 2011.

CARVALHO, C. J. R. Ecofisiologia do dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.). In: VIÉGAS, I. J.; MÜLLER, A. A. (Eds.). **A cultura do dendezeiro na Amazônia Brasileira**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental/ Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 2000. p. 89-124.

CHA-UM, S.; TAKABE, T. e KIRDMANEE, C. Osmotic potential, photosynthetic abilities and growth characters of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings in responses to polyethylene glycol-induced water deficit. **Journal of Biotechnology**, v. 9, n. 39, p. 6509-6516, 2010.

CHAIMSOHN, F. P. et al. Anatomía micrográfica del folíolo de la palma neotropical *Bactris gasipaes* (Arecaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 56, n. 2, p. 951-959, 2008.

CLEMENT, C. R. e MORA-URPÍ, J. Leaf morphology of the pejobaye palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.). **Revista de Biología Tropical**, v. 31, p. 103-112, 1983.

CORLEY, R. H. V. Photosynthesis and age of oil palm leaves. **Photosynthetica**, v. 17, p. 97-100, 1983.

CORLEY, R. H. V.; HARDON, J. J. e TAN, G. Y. Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) I: Estimation of growth parameters and application in breeding. **Euphytica**, v. 20, n. 2, p. 307-315, doi:10.1007/BF00056093, 1971.

CORLEY, R. H. V. e TINKER, P. B. **The Oil Palm**. 4. ed. Oxford: Blackwell Science, 2003. p. 562p.

CUNHA, R. N. V. da. et al. Domesticação e melhoramento do caiaué. In: BORÉM, A.; LOPES, M. T. G.; CLEMENT, C. R. (Eds.). **Domesticação e melhoramento: espécies amazônicas**. Viçosa, MG: Produção Independente, 2009. p. 275-296.

DRANSFIELD, J. et al. A new phylogenetic classification of the Palm Family, Arecaceae. **Kew Bulletin**, v. 60, n. 4, p. 559-569, 2005.

DUFRENE, E. e SAUGIER, B. Field studies of leaf gas exchanges in oil palm tree (*Elaeis guineensis* Jacq.). **Annual Science Forest**, v. 46, p. 439-442, 1989.

DUFRENE, E. e SAUGIER, B. Gas exchange of oil palm in relation to light vapour pressure deficit, temperature and leaf age. **Functional Ecology**, v. 7, p. 97-104, 1993.

ENGEL, V. L. e POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e no espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 3, p. 39-45, 1991.

FARQUAR, G. D. e VON-CAEMMERER, S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: LANGE, O. L. et al. (Eds.). **Encyclopedia of plant physiology**. Berlin: Springer-Verlag, 1982. v. 12B.p. 549-587.

FARQUHAR, G. D. e SHARKEY, T. D. Stomatal Conductance and Photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, n. 1, p. 317-345, doi:10.1146/annurev.pp.33.060182.001533, 1982.

FERWERDA, J. D. Ecophysiology of the African Oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). In: ALVIM, P. T.; KOZLOWSKI, T. T. (Eds.). **Ecophysiology of tropical crops**. San Francisco: Academic Press Inc., 1977. p. 351-382.

FITTER, A. e HAY, R. K. **Environmental physiology of plants**. 3. ed. San Diego: Academic Press, 2002. p. 367

FRANQUEVILLE, H. D. E. Oil Palm Bud Rot in Latin America. **Experimental Agriculture**, v. 39, n. 3, p. 225-240, doi:10.1017/S0014479703001315, 2003.

GOMES, F. P. et al. Photosynthetic irradiance-response in leaves of dwarf coconut palm (*Cocos nucifera* L. "nana", Arecaceae): Comparison of three models. **Scientia Horticulturae**, v. 109, p. 101-105, doi:10.1016/j.scienta.2006.02.030, 2006.

GOMES, Fábio 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, doi:10.1016/j.envexpbot.2007.08.006, 2008.

GONZÁLEZ, L. Determination of photosynthetic pigments. In: ROGER, M. J. R. (Ed.). **Handbook of plant ecophysiology techniques**. New York: Kluwe Academic Publisher, 2003. p. 97-111.

GONÇALVES, A. C. R. Dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.). In: CASTRO, P. R. C.; KLUGE, R. A. (Eds.). **Ecofisiologia de culturas extrativas: cana-de-açúcar, seringueira, coqueiro, dendezeiro e oliveira**. Cosmópolis: Stoller do Brasil, 2001. p. 95-112.

GONÇALVES, J. F. C.; MARENCO, R. A. e VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 2, p. 149-157, doi:10.1590/S0103-31312001000200004, 2001.

GONÇALVES, J. F. de. C. et al. Physiological and anatomical characteristics of leaves of two clones of guaraná. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, n. 3, p. 393-398, doi:10.1590/S0100-204X2006000300004, 2006.

GUILLAUMET, J. L.; RODRIGUES, M. R. L. e MIRANDA, I. P. A. A Estação Experimental do Rio Urubu – Embrapa Amazônia Ocidental. In: MIRANDA, I. P. et al. (Eds.). **Ecossistemas florestais em áreas manejadas na Amazônia**. Manaus, AM: Ministério da Ciência e Tecnologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2003. p. 30-64.

HARDON, J. J. Interspecific hybrids in the genus *Elaeis* II. Vegetative growth and yield of F1 hybrids *E. guineensis* x *E. oleifera*. **Euphytica**, v. 18, n. 3, p. 380-388, doi:10.1007/BF00397785, 1969.

HARDON, J. J. e TAN, G. Y. Interespecific hybrids in the genus *Elaeis* I. Crossability, cytogenetics and fertility of F1 hybrids of *E. guineensis* x *E. oleifera*. **Euphytica**1, v. 18, n. 3, p. 372-379, doi:10.1007/BF00397784, 1969.

HARDON, J. J.; WILLIAMS, C. N. e WATSON, I. Leaf area and yield in the Oil Palm in Malaya. **Experimental Agriculture**, v. 5, n. 1, p. 25-32, doi:10.1017/S0014479700009935, 1969.

HARTLEY, C. S. W. **The Oil Palm**. 3. ed. London: Blackwell Publishing Company, 1988. p. 761p.

HENDRY, G. A. F. e PRICE, A. H. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: HENDRY, G. A. F.; GRIME, J. P. (Eds.). **Methods in Comparative Plant Ecology**. London: Chapman and Hall, 1993. p. 148-152.

HENSON, I. E. Age-related changes in stomatal and photosynthetic characteristics of leaves of Oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). **Elaeis**, v. 3, n. 2, p. 336-348, 1991.

HENSON, Ian E. e HARUN, M. H. Carbon dioxide enrichment in Oil palm canopies and its possible influence on photosynthesis. **Oil Palm Bulletin**, v. 51, p. 10 - 19, 2005.

HIROSE, T. Trade-off between light and nitrogen use efficiency in canopy photosynthesis. **Annals of Botany**, v. 82, n. 2, p. 195-202, doi:10.1006/anbo.1998.0668, 1998.

IQBAL, R. M. et al. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: PESSARAKLI, M. (Ed.). **Handbook of photosynthesis**. New York: Marcel Dekker Inc., 1997. p. 803–810.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw-Hill, 1940. p. 523

KAISER, W. M. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. **Physiologia Plantarum**, v. 71, n. 1, p. 142-149, doi:10.1111/j.1399-3054.1987.tb04631.x, 1987.

KANESAKI, Y.;; LOS, D. A. e SUZUKI, I. Sensors and signal transducers of environmental stress in Cyanobacteria. In: PAREEK, A. et al. (Eds.). **Abiotic Stress Adaptation in Plants: Physiological, Molecular and Genomic Foundation**. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2010. p. 15-31.

KEE, N. S.;; UEXKÜLL, H. V. e HÄRDTER, R. Botanical aspects of the Oil Palm relevant to crop management. In: FAIRHURST, T.; HÄRDTER, R. (Eds.). **Oil Palm: Management for large and sustainable yields**. 2. ed. Singapore: PPI/PPIC and IPI, 2003. p. 13-26.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S.A., 2004. p. 452p.

LAMADE, E. e BOUILLET, J.-P. Carbon storage and global change: the role of oil palm. **OCL. Oléagineux Corps Gas Lipides**, v. 12, n. 2, p. 154-160, 2005.

LAMBERS, H.;; CHAPIN III, F. S. e PONS, T. L. . **Plant physiological ecology**. 2. ed. New York: Springer, 2008. p. 604p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2000. p. 531p.

LE-GUEN, V. et al. IRHO *Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis* interspecific hybrid program. **Oleagineux**, v. 46, n. 12, p. 479-487, 1991.

LEE, D. W. et al. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedling of two Southeast Asian Hopea (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, v. 87, n. 4, p. 447-455, 2000.

LICHTENTHALER, H. K. e WELLBURN, A. R. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Societ Transactions**, v. 11, n. 5, p. 591-603, 1983.

LONG, S. P. e HALLGREN, J. E. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: COOMBS, J. et al. (Eds.). **Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis**. 2. ed. Oxford: Pergamon Press, 1981. p. 62-94.

LORENZI, H. **Palmeiras no Brasil: exóticas e nativas**. Nova Odessa: Editora Plantarum, 1996. p. 303p.

LUIS, Z. G.; BEZERRA, K. M. G. e SCHERWINSKI-PEREIRA, J. E. Adaptability and leaf anatomical features in oil palm seedling produced by embryo rescue and pre-germinated seeds. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 22, n. 3, p. 209-215, doi:10.1590/S1677-04202010000300008, 2010.

MACFARLANE, N.; SWETMAN, T. e CORNELIUS, J. A. Analysis of mesocarp and kernel oils from the American oil palm and F1 hybrids with the West African oil palm. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 26, n. 9, p. 1293-1298, doi:10.1002/jsfa.2740260907, 1975.

MARENCO, R. A. e LOPES, N. F. **Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, Respiração, Relações hídricas, Nutrição mineral**. 1. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005. p. 451

MEUNIER, J. e HARDON, J. J. Interspecific hybrids between *Elaeis guineensis* and *Elaeis oleifera*. In: CORLEY, R. H. V.; HARDON, J. J.; WOODS, B. J. (Eds.). **Developments in Crop Science: 1. Oil palm research**. 1. ed. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 1976. p. 127-144.

MEUNIER, J.; VALLEJO, G. e BOUTIN, D. *E. melanococca* by *E. guineensis* hybrid and its improvement. **Oleagineux**, v. 31, n. 12, p. 519-528, 1976.

MIRANDA, I. P. de. A. et al. **Frutos de palmeiras da Amazônia**. Manaus: MCT-INPA, 2001. p. 120p.

MORAES, V. H. F. e BASTOS, T. X. Viabilidade e limitações climáticas para as culturas permanentes, semipermanentes e anuais, com possibilidade de expansão. 1 aproximação. In: INSTITUTO DE PESQUISA E EXPERIMENTAÇÃO AGROPECUÁRIO DO NORTE (Ed.). **Zoneamento agrícola da Amazônia**. Belém: IPEAN, 1972. p. 123-153.

MÜLLER, A. A. e ALVES, R. M. **A dendeicultura na Amazônia Brasileira**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 1997. p. 44p.

NAKAZONO, E. M. et al. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 2, p. 173-179, doi:10.1590/S0100-84042001000200007, 2001.

OCHS, R. Ecological limitations to development of perennial oil plants (oil palm and coconut) in west and central Africa. **Oleagineux**, v. 32, n. 11, p. 461-468, 1977.

OGUCHI, R. et al. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. **Oecologia**, v. 149, n. 4, p. 571-582, 2006.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K. e HIROSE, T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, n. 7, p. 916-927, doi:10.1111/j.1365-3040.2005.01344.x, 2005.

ORT, D. R. e BAKER, N. R. Consideration of photosynthetic efficiency at low light as a major determinant of crop photosynthetic performance. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 26, p. 555-565, 1988.

PANDEY, S. e KUSHWAHA, R. Leaf anatomy and photosynthetic acclimation in *Valeriana jatamansi* L. grown under high and low irradiance. **Photosynthetica**, v. 43, n. 1, p. 85-90, doi:10.1007/s11099-005-5090-8, 2005.

PANDOLFO, C. A. **A cultura do dendê na Amazônia**. Belém: SUDAM, 1981. p. 35p.

PASSOS, M. A. B. e MENDONÇA, M. S. D. Epiderme dos segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) em três fases de desenvolvimento. **Acta Amazonica**, v. 36, n. 4, p. 431-436, doi:10.1590/S0044-59672006000400005, 2006.

PELÁEZ R., E. E. .;; RAMÍREZ M., D. P. . e CAYÓN S., G. Comparative physiology of African Oil Pal (*Elaeis guineenses* Jacq.), American Oil Palm (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes) and Hybrids (*E. oleifera* x *E. guineensis*) in Hacienda La Cabaña. **Las Palmas**, v. 31, n. 2, p. 29-38, 2010.

PIEL, C. **Diffusion du CO₂ dans le mésophylle des plantes à métabolisme C₃**. 133 f. (Tese de Doutor) - UFR Scientifique d'Orsay, Université de Paris XI Orsay - Paris. 2002.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. . Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <http://www.R-project.org/>, 2011.

RAJANAIDU, N. *Elaeis oleifera* collections in South and Central America. **Plant Genetic Resources Newsletter**, v. 56, p. 42-51, 1983.

RAJANAIDU, N. **PORIM oil palm genebank: collection, evaluation, utilization and conservation of oil palm genetic resources**. Selangor: Palm Oil Research Institute of Malaysia, 1994. p. 19p.

RAVEN, P. H.;; EVERT, R. F. e EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2007. p. 728p.

REY B., L. et al. Cenipalma Oil Palm *Elaeis guineensis* (Jacq.) and *Elaeis oleifera* (H.B.K.) genetic collection: characteristics of importance for the Oil Palm sector. **Palmas**, v. 25, n. Especial, Tomo II, p. 39-48, 2004.

RODRIGUES, M. R. L.;; ARAUJO, J. A. e BARCELOS, E. Carbono e nitrogênio na biomassa aérea de cultivo de dendê em Latossolo Amarelo na Amazônia Ocidental. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SISTEMAS AGROFLORESTAIS. SISTEMAS AGROFLORESTAIS: MANEJANDO A BIODIVERSIDADE E COMPONDO A PAISAGEM RURAL, 3., 2000. **Anais...** Manaus, AM: Embrapa Amazônia Ocidental, 2000.

RODRIGUES, M. do. R. L. et al. Recomendação de adubação para o dendezeiro no Estado do Amazonas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO E QUALIDADE DE VIDA, 27., 1999. **Anais...** Brasília, DF: Embrapa Cerrados/CBS, 1999.

RODRIGUES, M.R.L. et al. **Avaliação do estado nutricional do dendezeiro: análise foliar**. . Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental (Circular técnica 11), 2002.

SALISBURY, E. J. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences**, v. 216, p. 1 – 65, 1927.

SASS, J. E. **Botanical Microtechnique**. 2. ed. Iowa: State College Press, 1951. p. 228p.

SCHMITT, A. K. et al. Mid-summer gas exchange and water relations of seven C3 species in a desert wash in baja California, Mexico. **Journal Arid Environments**, v. 24, p. 155-164, 1993.

SHARKEY, T. D. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Physiologia Plantarum**, v. 73, n. 1, p. 147-152, doi:10.1111/j.1399-3054.1988.tb09205.x, 1988.

SILVA, J. S. O. **Produtividade de óleo de palma na cultura do dendê na Amazônia Oriental: influência do clima e do material genético**. 81 f. (Dissertação de Mestrado). Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia. Universidade Federal de Viçosa - Viçosa, MG. 2006.

SUN, C.-X. et al. Growth and physiological responses to water and nutrient stress in Oil Palm. **Journal of Biotechnology**, v. 10, n. 51, p. 10465-10471, 2011.

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.

SURESH, K. e NAGAMANI, C. Variations in photosynthetic rate and associated parameters with age of oil palm leaves under irrigation. **Photosynthetica**, v. 44, n. 2, p. 309-311, doi:10.1007/s11099-006-0023-8, 2006.

TAIZ, L. e ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. p. 719 p.

TANAKA, R. e TANAKA, A. Chlorophyll cycle regulates the construction and destruction of the light-harvesting complexes. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1807, n. 8, p. 968-976, doi:10.1016/j.bbabi.2011.01.002, 2011.

TAYLOR, M.;; CHINCHILLA, Carlos; e RODRIGUEZ, W. Leaf architecture and estimates of leaf area and leaf dry weight in young compact oil palm clones (*Elaeis guineensis* Jacq.). **ASD Oil Palm Papers**, v. 32, p. 27-47, 2008.

TICHA, I. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves.7. Stomata density and sizes. **Photosynthetica**, v. 16, p. 375-471, 1982.

TOMLINSON, P. B. **The structural biology of palms**. Oxford: Clarendon Press, 1990. p. 477p.

TUCCI, M. L. S.;; BOVI, M. L. A. e SPIERING, S. H. Stomatal frequency and size in leaves of pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth). **Acta Horticulturae**, v. 516, p. 145-154, 2000.

VALLEJO, R. G. e CASSALETT, D. C. Perspectivas del cultivo de los híbridos interespecíficos de noli (*Elaeis oleifera* (H.B.K) Cortez) x palma africana de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) en Colombia. **Revista Instituto Colombiano de Agricultura**, v. 10, n. 1, p. 19-35, 1975.

VEIGA, A. S.;; SMIT, L. e FÚRIA, L. R. R. Avaliação do dendezeiro como opção para o sequestro de carbono na Amazônia. In: VIÉGAS, I. J. M.; MÜLLER, A. A. A. (Eds.). **A cultura do dendezeiro na Amazônia Brasileira**. 1. ed. Belém: Embrapa Amazônia Ocidental / Manaus: Embrapa Amazônia Oriental, 2000. p. 125-144.

VILLALOBOS, E.;; UMANA, C. H. e CHINCHILLA, C. Oil Palm water status in response to drought in Costa Rica. **Oléagineux**, v. 47, n. 1, p. 1-7, 1992.

VIÉGA, A. S.;; FURLAN JÚNIOR, J. e KALTNER, J. F. Situação atual e perspectivas futuras da dendeicultura nas principais regiões produtoras: a experiência do Brasil. In: MÜLLER, A. A.; FURLAN JÚNIOR, J. (Eds.). **Agronegócio do dendê: uma alternativa social, econômica e ambiental**

para o desenvolvimento sustentável da Amazônia. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2001. p. 41-66.

WESSELS BOER, J. G. **The indigenous palms of Suriname.** Leiden: Brill, 1965. p. 172p.

WYKA, T.; ROBAKOWSKI, P. e ZYTKOWIAK, R. Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. **Tree Physiology**, v. 27, n. 9, p. 1293-1306, doi:10.1093/treephys/27.9.1293, 2007.

XU, D.-Q. e SHEN, Y.-K. Photosynthetic efficiency and crop yield. In: PESSARAKLI, MOHAMMAD (Ed.). **Handbook of Plant and Crop Physiology.** 2. ed. New York: Marcel Dekker, Inc., 2002. p. 821-834.

ZAMBRANO, J. E. Interspecific hybrids (*E. oleifera* x *Elaeis guineensis*) a replanting alternative for the eastern zone in Colombia. **Palmas**, v. 25, n. Especial Tomo II, p. 339-349, 2004.

Apêndices

Apêndice 1. Características da folha na posição 17 da filotaxia das espécies de dendê, caiaué e do híbrido interespecífico¹

Variável	Unidade	Dendê	Caiaué	Híbrido interespecífico
Número de folíolos	Unidade	133,20a	81,87b	96,93c
Comprimento dos folíolos	cm	73,95b	107,32a	71,68b
Largura dos folíolos	cm	3,14c	6,75a	4,16b
Comprimento do raque	m	412,13a	409,00a	320,47b
Espessura do pecíolo	cm	2,61b	3,11a	2,18c
Medida da superfície da folha	m ²	1,71b	3,25a	1,60b
Peso seco da folha	kg	1,30b	1,64a	0,95c

¹ Médias seguidas pela mesma letra na fila não diferem estatisticamente pelo teste Tukey 5% de probabilidade.

Apêndice 2. Análise de variância da variável número de folíolos (NF) das plantas dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Suma de quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécies	2	20886,90	10443,50	195,90	2,2e ^{-16**}
Resíduo	42	2239,10	53,30		
Total	48				
CV (%)	7,02				

*** Significativo a 0,05%, 0,01% de probabilidade respectivamente.

Apêndice 3. Análise de variância da variável comprimento dos folíolos (CF) das plantas dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Suma de quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécies	2	12331,8	6165,9	73,43	1,947e ^{-14**}
Resíduo	42	3526,8	84,0		
Total	48				
CV (%)	10,91				

*** Significativo a 0,05%, 0,01% de probabilidade respectivamente.

Apêndice 4. Análise de variância da largura dos folíolos (LF) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Suma de quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécies	2	103,33	51,66	180,82	2,2e ^{-16**}
Resíduo	42	17,00	0,29		
Total	48				
CV (%)	11,41				

*** Significativo a 0,05%, 0,01% de probabilidade respectivamente.

Apêndice 5. Análise de variância do comprimento da raque (CR) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Suma de quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécies	2	812454	40627	36,79	6,048e ^{-16**}
Resíduo	42	46491	1107		
Total	48				
CV (%)	8,74				

*** Significativo a 0,05%, 0,01% de probabilidade respectivamente.

Apêndice 6. Análise de variância da espessura do pecíolo (EP) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Suma de quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécies	2	6,55	3,27	23,59	1,358e ^{-07**}
Resíduo	42	5,83	0,13		
Total	48				
CV (%)	14,15				

** Significativo a 1% de probabilidade

Apêndice 7. Análise de variância da media da superfície foliar (MSF) de dendezeiro, caiaué e híbrido interespecífico.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Suma de quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécies	2	25,48	12,74	84,22	2,005e ^{-15**}
Resíduo	42	6,35	0,15		
Total	48				
CV (%)	17,79				

*** Significativo a 0,05%, 0,01% de probabilidade respectivamente.

Apêndice 8. Análise de variância do peso seco da folha (PSF) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Suma de quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécies	2	3,58	1,79	56,65	1,186e ^{-12**}
Resíduo	42	1,37	0,03		
Total	48				
CV (%)	13,70				

*** Significativo a 0,05%, 0,01% de probabilidade respectivamente.

Apêndice 9. Análise de variância da Clorofila a ($\mu\text{mol g}^{-1}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	14,627	7,313	40,00	1,04e ^{-10**}
Resíduo	45	8,228	0,183		
Total	47				
CV (%)	18,74				

** Significativo pelo teste F ($p < 0,01$)

Apêndice 10. Análise de variância da Clorofila b ($\mu\text{mol g}^{-1}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	2,02	1,01	22,82	$1,44e^{-07**}$
Resíduo	45	1,99	0,04		
Total	47				
CV (%)	26,94				

** Significativo pelo teste F ($p < 0,01$)

Apêndice 11. Análise de variância de Carotenóides ($\mu\text{mol g}^{-1}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	2,18	1,09	60,89	$1,58e^{-13**}$
Resíduo	45	0,80	0,02		
Total	47				
CV (%)	13,61				

** Significativo pelo teste F ($p < 0,01$)

Apêndice 12. Análise de variância de Clorofila total ($\mu\text{mol g}^{-1}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	27,44	13,72	35,90	$4,78e^{-10**}$
Resíduo	45	17,19	0,38		
Total	47				
CV (%)	20,18				

** Significativo pelo teste F ($p < 0,01$)

Apêndice 13. Análise de variância da relação Clorofila a/b ($\mu\text{mol g}^{-1}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	2,22	1,11	1,29	0,28 ^{ns}
Resíduo	45	38,53	0,86		
Total	47				
CV (%)	29,92				

^{ns} Não significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

Apêndice 14. Análise de variância da relação Clorofila total/carotenoide por matéria seca foliar ($\mu\text{mol g}^{-1}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	1,18	0,59	3,72	0,03*
Resíduo	45	7,11	0,16		
Total	47				
CV (%)	12,88				

* Significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

Apêndice 15. Análise de variância da Clorofila a por área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	0,042	0,021	14,25	1,6e ⁻⁰⁵
Resíduo	45	0,066	0,001		
Total	47				
CV (%)	18,29				

** Significativo pelo teste F ($p < 0,01$)

Apêndice 16. Análise de variância da Clorofila *b* por área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	0,0063	0,0031	8,53	0,000724**
Resíduo	45	0,0166	0,0003		
Total	47				
CV (%)	26,82				

** Significativo pelo teste F ($p < 0,01$)

Apêndice 17. Análise de variância de Carotenoide por área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	0,0057	0,0028	18,91	$1,1e^{-06}$ **
Resíduo	45	0,0068	0,0001		
Total	47				
CV (%)	13,59				

** Significativo pelo teste F ($p < 0,01$)

Apêndice 18. Análise de variância da relação Clorofila *a/b* por área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	2,22	1,11	1,29	0,28 ^{ns}
Resíduo	45	38,53	0,86		
Total	47				
CV (%)	29,92				

^{ns} Não significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

Apêndice 19. Análise de variância da relação Clorofila total/carotenoide por área foliar ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) de dendezeiro, caiaué e híbridos interespecíficos.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	Probabilidade (>F)
Espécie	2	1,77	0,59	3,72	0,03*
Resíduo	45	7,11	0,16		
Total	47				
CV (%)	12,88				

* Significativo pelo teste F ($p < 0,05$).