

Metabolismo fotossintético de variedades de palma forrageira cultivadas no Semiárido brasileiro

Photosynthetic metabolism of cultivated forage palm varieties in the Brazilian semiarid

Francisco Abel Lemos Alves¹*, Djalma Cordeiro dos Santos¹, Sêrvulo Mercier Siqueira e Silva¹, Maria da Conceição Silva¹, Daniela Rosário de Mello¹

¹Instituto Agronômico de Pernambuco (IPA), Av. General San Martin, 1371, Bongi, CEP 50761-000, Recife, PE, Brasil

*autor correspondente
✉ abel.alves@ipa.br

RESUMO: O objetivo desta pesquisa foi caracterizar fisiologicamente, dentro de um grupo fotossintético, as principais variedades de palma forrageira cultivadas no Brasil. O estudo foi conduzido nas estações experimentais do IPA localizadas nos municípios pernambucanos de Ibimirim e Arcoverde. Utilizou-se o delineamento de blocos casualizados em Ibimirim (experimento de campo) e inteiramente casualizado em Arcoverde (experimento realizado em um telado), cada um com três repetições, sendo os tratamentos experimentais representados pela combinação de quatro variedades de palma forrageira (IPA-200016, IPA-100003, IPA-200205 e IPA-100004), duas condições de cultivo (sequeiro e irrigada/complementação hídrica) e três horários de avaliação (7, 9 e 14 horas). A complementação hídrica correspondeu a 1/3 da evapotranspiração total semanal. Nas avaliações foram realizadas as seguintes medidas: temperatura do ar ambiente - T_{air} , temperatura dos cladódios - T_{leaf} , radiação fotossintética ativa - PAR , déficit de pressão de vapor - VPD , taxa de assimilação líquida de CO_2 - P_n , taxa de transpiração - E , condutância estomática - C , concentração interna de CO_2 - CO_{2int} e umidade dentro - R_{hin} e fora - R_{hout} da câmara estomática. Essas medidas foram determinadas em todos os cladódios das plantas no período de agosto a dezembro de 2018 às 7, 9 e 14 horas. Constatou-se variação para T_{air} , T_{leaf} , VPD , P_n , E , C e CO_{2int} entre os horários de avaliação. As maiores T_{air} , T_{leaf} , VPD , C e CO_{2int} foram obtidas à tarde, provavelmente pelo aumento da radiação solar, enquanto as maiores P_n e E foram obtidas pela manhã. Diante desses resultados, e considerando que, nas espécies de *Opuntia* e *Nopalea*, as maiores taxas de assimilação líquida de CO_2 ocorrem à noite (modo CAM), a constatação de trocas gasosas durante o dia possibilita caracterizar as principais variedades de palma forrageira cultivadas no Brasil como plantas do grupo fotossintético CAM-facultativo.

PALAVRAS-CHAVE: Cactáceas, CAM-facultativo, carboxilação, irrigação, *Nopalea*, *Opuntia*.

ABSTRACT: The objective of this research was to characterize physiologically, within a photosynthetic group, the main varieties of forage palm cultivated in Brazil. The study was conducted at the IPA Experimental Stations, located in the Pernambuco municipalities of Ibimirim and Arcoverde. A randomized block design was used in Ibimirim (field experiment) and completely randomized in Arcoverde (experiment carried out in a greenhouse), each with three replications, with the experimental treatments represented by the combination of four varieties of forage palm (IPA-200016, IPA-100003, IPA-200205, and IPA-100004), two cultivation conditions (dryland and irrigated/water complementation) and three evaluation times (07:00 a.m., 09:00 a.m., and 02:00 p.m.). Water complementation corresponded to 1/3 of the total weekly evapotranspiration. In the evaluations, the following measurements were taken: ambient air temperature - T_{air} , the temperature of the cladodes - T_{leaf} , active photosynthetic radiation - PAR , vapor pressure deficit - VPD , net CO_2 assimilation rate - P_n , transpiration rate - E , stomatal conductance - C , internal CO_2 concentration - CO_{2int} , and humidity inside - R_{hin} and outside - R_{hout} of the stomatal chamber. These measures were determined in all cladodes of plants from August to December 2018 at 07:00 a.m., 09:00 a.m., and 02:00 p.m. Variation was found for T_{air} , T_{leaf} , VPD , P_n , E , C , and CO_{2int} between evaluation times. The largest T_{air} , T_{leaf} , VPD , C , and CO_{2int} were obtained in the afternoon, probably due to the increase in solar radiation, while the highest P_n and E were obtained in the morning. Because of these results, and considering that in the species of *Opuntia* and *Nopalea*, the highest rates of net CO_2 assimilation occur at night (CAM mode), the observation of gas exchange during the day enables to characterize the main varieties of forage palm cultivated in Brazil as plants of the CAM-optional photosynthetic group.

KEYWORDS: Cacti, CAM-optional, carboxylation, irrigation, *Nopalea*, *Opuntia*.

Introdução

O Semiárido do Brasil se caracteriza por apresentar elevadas temperaturas diurnas, alta radiação solar, baixa umidade do ar e baixa precipitação pluviométrica. Nessa região as chuvas, geralmente, são descontínuas, infrequentes, imprevisíveis e aleatórias, concentradas em poucos meses do ano, enquanto os solos em sua maioria são rasos e com baixa capacidade de armazenamento de água (ALVES et al., 2020).

Dessa forma, as características edafoclimáticas do Semiárido limitam o cultivo de plantas que não toleram déficit hídrico por longos períodos (ALVES et al., 2017). Todavia, espécies de *Opuntia* e *Nopalea* desenvolveram características anatômicas, morfológicas, fisiológicas e bioquímicas que permitem seu desenvolvimento nesses ambientes (OLIVEIRA et al., 2010). No Brasil, algumas dessas espécies são muito difundidas e utilizadas na alimentação animal, notadamente, no período seco do ano (ALVES et al., 2016), a exemplo das palmas forrageiras.

Estima-se que, aproximadamente, 147.439 ha do território nacional sejam cultivados com a *Opuntia ficus-indica* (cv. Gigante, Redonda e Clone IPA-20), *Opuntia stricta* (cv. Orelha de Elefante Mexicana) e *Nopalea cochenillifera* (cv. Miúda e IPA-Sertânia), todas variedades de palma forrageira (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA, 2017).

Apesar da palma ser uma cultura importante para a pecuária no Nordeste brasileiro, poucos foram os estudos realizados na área de fisiologia vegetal, principalmente em relação às trocas gasosas e fotossíntese (carboxilação) dessas cactáceas na região. A maioria dos resultados obtidos nestas áreas de estudo foram relacionados a *O. ficus-indica*, sem nenhuma referência as variedades cultivadas no Brasil.

Estudos preliminares realizados pelo IPA em condições controladas (telado e irrigação periódica) com algumas variedades de palma forrageira indicaram a existência de trocas gasosas (assimilação de CO₂ e perda de H₂O) durante o período diurno (ALVES et al., 2018a,b).

Assim, o objetivo desta pesquisa foi caracterizar fisiologicamente, dentro de um grupo fotossintético, as principais variedades de palma forrageira cultivadas no Brasil.

Material e Métodos

Os experimentos foram conduzidos nas estações experimentais do Instituto Agrônomo de Pernambuco (IPA), localizadas nos municípios pernambucanos de Ibimirim e Arcoverde, ambos pertencentes à região do Semiárido brasileiro.

Utilizou-se o delineamento de blocos casualizados em Ibimirim (experimento de campo) e inteiramente casualizado em Arcoverde (experimento realizado em um telado), cada um com três repetições, sendo os tratamentos experimentais representados pela combinação de quatro variedades de palma forrageira (IPA-200016, IPA-100003, IPA-200205 e IPA-100004), duas condições de cultivo (sequeiro e irrigada/complementação hídrica) e três horários de avaliação (7, 9 e 14 horas).

A cultivar IPA-200016 (Orelha de elefante mexicana-O.E.M.) é uma *Opuntia stricta*, a IPA-100003 (Clone IPA-20) é *Opuntia ficus-indica* e as cultivares IPA-200205 (IPA-Sertânia) e IPA-100004 (Miúda) são *Nopalea cochenillifera*.

O solo de cultivo das plantas em condições de campo no município de Ibimirim-PE é classificado como Neossolo Flúvico Eutrófico, salino-sódico, com textura variando de franco a franco-arenosa, com condutividade elétrica do extrato de saturação (17,0 dSm⁻¹ a 25 °C), percentagem de sódio trocável (32,4), teores de cálcio (>10 cmol_c dm⁻³), fósforo (>40 mg dm⁻³) e potássio (0,28 cmol_c dm⁻³) (LIRA-JÚNIOR et al., 2014; NUNES-FILHO et al., 2008). O solo do cultivo das plantas em telado no município de Arcoverde-PE é classificado como neossolo regolítico eutrófico solódico com fragipan, com predominância da fração areia grossa em todos os horizontes, percentagem de sódio trocável (0,7 à 6,3), teores de cálcio (2,2 à 4,6 cmol_c dm⁻³), magnésio (1,1 à 4,1 mg dm⁻³), fósforo (6,0 à 33,0 mg dm⁻³) e potássio (0,3 à 0,5 cmol_c dm⁻³) (SOUZA et al., 2011). Na implantação dos experimentos e a cada ano, as plantas foram adubadas com 20 t.ha⁻¹ de esterco bovino, aplicados ao solo, entre as fileiras.

Os clones “sementes” foram obtidos no Banco Ativo de Germoplasma - BAG de palma forrageira do IPA e o plantio da área no município de Ibimirim-PE foi realizado em dezembro de 2016, utilizando um cladódio por cova, no espaçamento de 1,50 m entre linhas e 0,40 m entre plantas dentro das linhas.

O plantio e cultivo das plantas no município de Arcoverde-PE aconteceu em telado com redução de luminosidade de 50%, em novembro de 2015, usando um cladódio por cova no espaçamento 1,00 m entre linhas e 0,20 m entre plantas em uma área de 1,8 m².

As áreas sob condições de sequeiro receberam água proveniente das chuvas, podendo os registros de precipitações pluviométricas locais serem observados na Tabela 1, conforme os meses de 2016 a 2018. A complementação hídrica das plantas no telado correspondeu a 1/3 da evapotranspiração total semanal, realizada por regadores de plástico com capacidade

Tabela 1. Precipitação pluviométrica mensal da área experimental nos anos de 2016 a 2018, localizada no município de Ibimirim-PE, Brasil.

Anos	Meses											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2016	114,3	107,7	19,0	0,0	109,3	2,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2017	2,5	20,5	107,3	18,0	59,1	41,8	33,5	22,4	6,3	0,0	0,0	49,2
2018	11,9	131,0	136,6	173,2	13,0	0,8	4,2*	0,0	0,0	0,2	10,6**	45,0***

*dias com precipitação no mês de julho de 2018 (07.07 = 3,0 mm e 24.07 = 1,2 mm); **dias com precipitação no mês de novembro de 2018 (27.11 = 8,0 mm; 28.11 = 2,6 mm); ***dias com precipitação no mês de dezembro de 2018 (03.12 = 3,0 mm; 05.12 = 4,0 mm; 06.12 = 1,0 mm; 10.12 = 5,5 mm; 11.12 = 10,0 mm; 18.12 = 18 mm; 24.12 = 3,5 mm).

para 10 litros, em turnos de rega com intervalos de sete dias (ALVES et al., 2020).

No período de agosto a dezembro de 2018 foram determinadas as seguintes medidas: temperatura do ar ambiente (T_{air}), temperatura dos cladódios (T_{leaf}), radiação fotossintética ativa (PAR), déficit de pressão de vapor (VPD), taxa de assimilação líquida de CO_2 (Pn), taxa de transpiração (E), taxa de condutância estomática (C), taxa de concentração interna de CO_2 (CO_{2int}) e umidade dentro ($Rhin$) e fora ($RHout$) da câmara estomática, no período diurno. De forma específica, essas medições foram realizadas instantaneamente entre os dias 02 e 24/08/2018; 06, 07 e 08/11/2018 e 19/12/2018.

Nas avaliações realizadas, ainda foram consideradas as ordens de inserção dos cladódios sobre as medidas obtidas. Contudo, os resultados ficaram restritos às três primeiras ordens, pelo fato de as plantas só terem emitido cladódios até a terceira ordem.

O aparelho utilizado para determinação das medidas avaliadas foi o Sistema de Fotossíntese portátil *Ultra-Light CI-340*[®], da CIDBio-Science. A câmara utilizada foi produzida pela CID Bio-Science especialmente para medição de cladódios de palma forrageira com área de observação de 14,70 cm². O sistema utilizado no estudo foi o aberto, com taxa de fluxo de ar de 0,30 L.min⁻¹, com pressão de 93,77 kPa e taxa de fluxo de massa de 0,13 mol.m⁻².s⁻¹.

A análise dos dados foi realizada determinando-se as médias e desvios padrão, através do programa Excel da Microsoft[®] Office 2010. Para a análise de variância e o teste de médias foi utilizado o programa Assistat[®] versão 5.6 (FERREIRA, 2019).

As equações utilizadas na determinação das medidas avaliadas estão descritas a seguir:

$$W = \frac{V}{60} \times \frac{273.15}{Ta} \times \frac{P}{1.013} \times \frac{1}{22.41} \times \frac{10000}{A} = 2005.39 \times \frac{V \times P}{Ta \times A} \quad (1)$$

Sendo:

W : taxa de fluxo de massa por área do cladódio (mol/m²/s);

V : taxa de fluxo de volume (litros/minuto);

Ta : temperatura do ar (K);

P : pressão atmosférica (bar);

A : área do cladódio (cm²);

60 : conversão minutos para segundos;

22.41 : volume de 1 (um) mol de qualquer gás a uma temperatura padrão de 273.15 K e uma pressão padrão de 1.013 bar (litros/mol);

10000 : conversão cm² para m².

$$Pn = -W \times (C0 - Ci) = -2005.39 \times \frac{V \times P}{Ta \times A} \times (C0 - Ci) \quad (2)$$

Sendo:

Pn : taxa de fotossíntese líquida (μmol/m²/s);

$C0$ (Ci): concentração de CO_2 saída (entrada) (ppm or μmol/mol).

$$E = \frac{e0 - ei}{P - e0} \times W \times 10^3$$

$$e0 = \frac{hr0 \times es}{100}$$

$$ei = \frac{hri \times es}{100}$$

$$es = 6.13753 \times 10^{-3} \times e^{18.564 - \frac{Ta}{254.4}} \times e^{-\frac{Ta}{255.57}} \quad (3)$$

Sendo:

E : taxa de transpiração (mmol/m²/s);

$e0$ (ei): vapor de água saída (entrada) (bar);

P : pressão atmosférica (bar);

es : vapor de água saturada à temperatura do ar (bar);

Ta : temperatura do ar (°C);

$hr0$ (hri): umidade relativa saída (entrada) (%).

$$Cleaf = \frac{W}{\frac{eleaf - e0}{e0 - ei} \times \frac{P - e0}{P} - RbW} \times 1000$$

$$eleaf = 6.13753 \times 10^{-3} \times e^{18.564 - \frac{Tleaf}{254.4}} \times e^{-\frac{Tleaf}{255.57}} \quad (4)$$

Sendo:

$Cleaf$: condutância estomática do cladódio (mmol/m²/s);

$eleaf$: vapor de água saturada à temperatura do cladódio (bar);

$Tleaf$: temperatura do cladódio (°C);

Rb : resistência da camada limite do cladódio (m²/s/mol). 0.3 m²/s/mol é usado.

$$CO_{2int} = Ci - 1.6 \times Pn (Rb + Rleaf) \quad (5)$$

Sendo:

CO_{2int} : CO_2 interno (ppm or μmol/mol);

$Rleaf$: resistência estomática do cladódio (m²/s/mol).

Resultados e Discussões

No geral, as medidas de características ambientais (temperatura do ar ambiente - T_{air} , temperatura dos cladódios - T_{leaf} e déficit de pressão de vapor - VPD) apresentaram diferenças significativas entre as variedades de palma forrageira, ordens dos cladódios dentro da variedade botânica e horários de avaliações diurnos (Tabelas 2 e 3; Figuras 1 e 2). A T_{air} , T_{leaf} e VPD foram maiores à tarde (Figura 1). Os cladódios secundários apresentam as maiores temperaturas e VPD , provavelmente por estarem mais expostos à radiação solar (Figura 2). Houve também diferença entre a T_{air} e T_{leaf} nos cladódios primários e secundários das palmas Orelha de elefante mexicana e Miúda. A T_{leaf} por sua vez, se apresentou maior do que a T_{air} nessas variedades (Figura 2).

As variedades Orelha de elefante mexicana e Clone IPA-20 apresentam as maiores T_{air} , T_{leaf} e VPD (Figuras 1 e 2). Essas plantas possuem área do cladódio idênticas e maiores em comparação às outras (ALVES et al., 2016), sendo mais eficientes na captação da radiação fotossintética ativa - PAR (Figuras 1 e 2). O excesso de PAR é convertido em energia, por isso o aumento da temperatura dos cladódios. Sob altas taxas de luminosidade, os cladódios precisam dissipar o excedente de energia absorvida para impedir danos ao aparelho fotossintético. Uma das estratégias para dissipar essa energia é a produção de calor (TAIZ et al., 2017).

As variedades de palma forrageira não apresentaram diferenças quanto às taxas de assimilação líquida de CO_2 - Pn , de

Tabela 2. Análise de variância das características ambientais e fisiológicas das variedades de palma forrageira Orelha de elefante mexicana – IPA-200016, Clone IPA-20 – IPA-100003 e Miúda – IPA-100004, cultivadas em condições de telado no município de Arcoverde-PE.

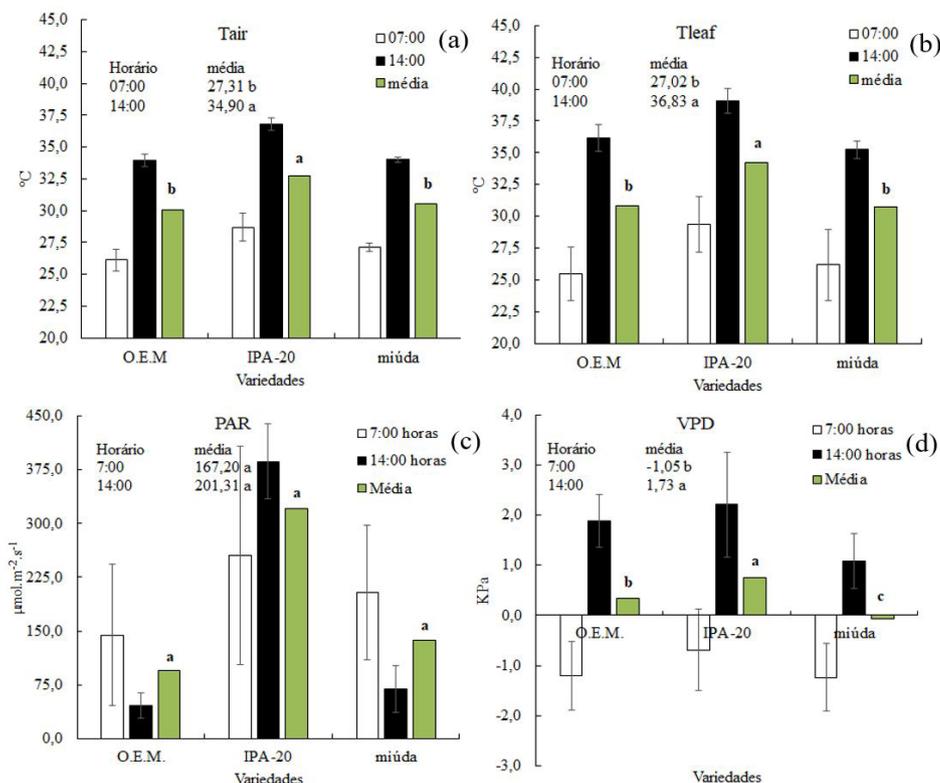
Fonte de Variação	Quadrado médio								
	G.L	T _{air}	T _{leaf}	PAR	VPD	Pn	E	C	CO _{2int}
Bloco	2	1,52	13,02	122763,59	0,33	0,11	0,017872	10,87	3916,13
Variedade	2	12,37**	23,83**	86582,63ns	1,05**	0,08ns	0,003339ns	0,66ns	4366,07ns
Horário	1	259,61**	433,16**	5233,78ns	34,60**	0,56ns	0,002606**	403,84**	866717,78**
Variedades x horário	2	0,61ns	0,95ns	31305,78ns	0,24ns	0,03ns	0,002606ns	0,66ns	4366,07ns
Resíduos	10	0,19	1,30	60761,81	0,06	0,24	0,011672	6,22	10464,60

G.L - grau de liberdade; T_{air} - temperatura do ar ambiente; T_{leaf} - temperatura dos cladódios; PAR - radiação fotossintética ativa; VPD - déficit de pressão de vapor; Pn - taxa de assimilação líquida de CO₂; E - taxa de transpiração; C - taxa de condutância estomática; CO_{2int} - taxa de concentração interna de CO₂. ns não significativo. *significativo a 5%; **significativo a 1% pelo teste F.

Tabela 3. Análise de variância das características ambientais e fisiológicas das variedades de palma forrageira Orelha de elefante mexicana – IPA-200016, IPA-Sertânia – IPA-200205 e Miúda – IPA-100004, cultivadas em condições de sequeiro, no município de Ibirimir-PE.

Fonte de Variação	Quadrado médio								
	G.L	T _{air}	T _{leaf}	PAR	VPD	Pn	E	C	CO _{2int}
Bloco	2	0,008472	2,31	54045,55	0,18	0,000017	0,001356	0,742022	4236,05
Variedade	2	2,87**	40,80**	526879,52**	2,49**	0,025350ns	0,001756*	12632,87**	268704,00**
Ordem cladódio	1	0,94**	28,30**	5,95ns	1,47**	0,630939*	0,000089ns	2852,39**	251785,57**
Variedades x Ordem cladódio	2	1,58**	10,15**	74102,86ns	0,32ns	0,150206ns	0,000422ns	4149,41**	233184,57**
Resíduos	10	0,11	1,50	21825,23	0,16	0,114437	0,000322	95,07	913,86

G.L - grau de liberdade; T_{air} - temperatura do ar ambiente; T_{leaf} - temperatura dos cladódios; PAR - radiação fotossintética ativa; VPD - déficit de pressão de vapor; Pn - taxa de assimilação líquida de CO₂; E - taxa de transpiração; C - taxa de condutância estomática; CO_{2int} - taxa de concentração interna de CO₂. ns não significativo. *significativo a 5%; **significativo a 1% pelo teste F.

**Figura 1.** Temperatura diária do ar ambiente - T_{air} (a) e dos cladódios - T_{leaf} (b) às 7 horas e 14 horas, radiação fotossintética ativa - PAR (c) e déficit de pressão de vapor - VPD (d) nas variedades de palma forrageira Orelha de elefante mexicana – O.E.M. – IPA-200016, Clone IPA-20 – IPA-100003 e Miúda – IPA-100004, cultivadas em condições de telado, no município de Arcoverde-PE. As barras representam a média (n = 6 plantas) ± desvio padrão. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (p < 0,05).

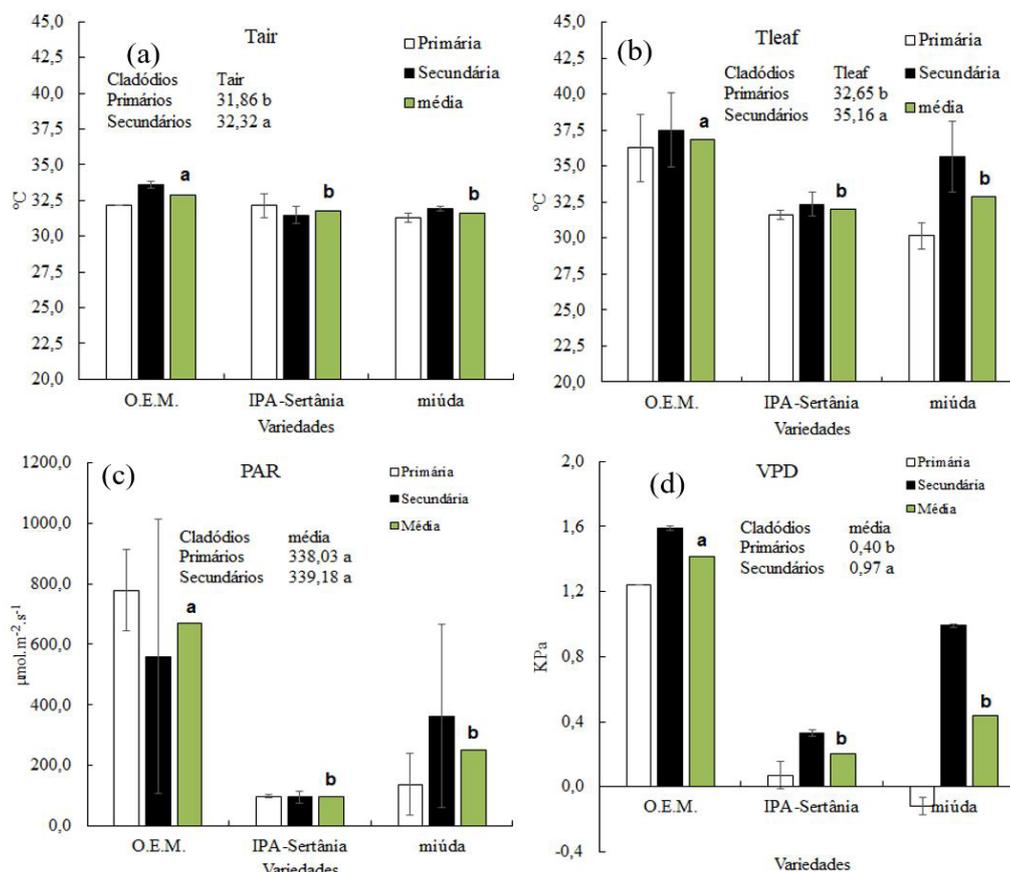


Figura 2. Temperatura diária do ar ambiente - T_{air} (a) e dos cladódios - T_{leaf} (b) primários e secundários, radiação fotossintética ativa - PAR (c) e déficit de pressão de vapor - VPD (d) nas variedades de palma forrageira Orelha de elefante mexicana- O.E.M. - IPA-200016, IPA-Sertânia - IPA-200205 e Miúda - IPA-100004, cultivadas em condições de sequeiro, no município de Ibimirim-PE. As barras representam a média ($n = 6$ plantas) \pm desvio padrão. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

transpiração - E , de condutância estomática - C e concentração interna de CO_2 - CO_{2int} quando cultivadas no telado (Tabela 2 e Figura 3). No entanto, a Pn e E são maiores pela manhã (7:00 horas), comparado à tarde (14:00 horas); e C e CO_{2int} à tarde, comparado à manhã (Figura 3). Pela manhã a palma abre seus estômatos para realização das trocas gasosas, período que a temperatura está mais amena e o déficit de pressão de vapor é menor (RODRIGUES et al., 2011). No período da tarde ocorre um aumento na C e CO_{2int} , o qual é provocado pela descarboxilação do malato, respiração e pequena assimilação de CO_2 pela abertura estomática (TAIZ et al., 2017).

As plantas cultivadas em um ambiente mais dinâmico (sob condições de campo) se apresentaram diferentes do ponto de vista fisiológico, quando comparadas àquelas cultivadas no telado (Tabela 3). Neste sentido, observou-se durante as avaliações diurnas realizadas que não houve diferença quanto à taxa de assimilação líquida de CO_2 - Pn , mas a palma Miúda em comparação às outras variedades apresentou menor CO_{2int} . Esse comportamento pode estar associado tanto a uma menor assimilação de CO_2 pela palma Miúda no período noturno como a uma menor descarboxilação do malato no período diurno, como também por um metabolismo mais acelerado nesta variedade, o que resulta em menor CO_{2int} (Figura 4).

Além do mais, os cladódios mais jovens (secundários) dessa variedade apresentaram maiores C e CO_{2int} em comparação

aos demais. No caso da palma IPA-Sertânia, esta apresentou maior concentração de C nos cladódios primários. Resultados de pesquisas demonstram que a palma Miúda é mais exigente em água quando comparada às tradicionais cultivares de palma, o que significa dizer que, provavelmente, a palma Miúda sofre mais com o déficit hídrico. Neste contexto, segundo Taiz et al. (2017), plantas sob déficit hídrico reduzem a abertura estomática e, conseqüentemente, a transpiração e a concentração interna de CO_2 , principalmente nos cladódios mais velhos.

A Pn não variou entre as variedades de palma forrageira. No entanto, observa-se diferença entre as ordens dos cladódios. Os cladódios primários tendem apresentar maior taxa de assimilação de CO_2 quando comparados aos secundários (Figura 4) provavelmente pelo fato de as estruturas fotossintéticas dos cladódios maduros estarem completamente desenvolvidas em comparação aos secundários. Além disso, observa-se um microclima formado dentro de uma planta, em que a temperatura do ar e a radiação solar são menos intensos e a umidade relativa do ar é maior na região onde são localizados os cladódios primários. Isso favorece uma maior Pn e menor E nessa região da planta.

Os movimentos de abertura e fechamento estomáticos são influenciados, dentre outros fatores, pela temperatura do ar e do cladódio, intensidade de luz, concentração interna de CO_2 , umidade do ar, teor de água no solo, *status* hídrico e nutricional da planta e/ou cladódio, idade do cladódio e genótipo (BUCKLEY, 2017).

A intensidade luminosa e as altas temperaturas influenciam a expressão gênica em plantas CAM-facultativas, que atuam no aumento da fluidez e permeabilidade do tonoplasto, aumentando o efluxo de ácidos orgânicos dos vacúolos para o citosol, elevando assim a CO_{2int} , que ficará disponível para a rubisco, por meio da descarboxilação (LUTTGE, 2004). Além do mais, a condutância estomática - C está diretamente relacionada à abertura do estômato (tamanho) e envolve a evaporação da água que se encontra dentro dos órgãos fotossintéticos (cladódios), os quais se saturam de vapor de água. O déficit de saturação de vapor de água do ambiente aumenta exponencialmente com a temperatura, o qual ocasiona aumento na C e, conseqüentemente, na transpiração e assimilação do CO_2 (BUCKLEY, 2017).

Quando as plantas de palma forrageira Clone IPA-20 foram cultivadas em condições de telado na ausência e presença de complementação hídrica, a análise de variância dos resultados pelo teste F confirma a diferença significativa na VPD , C e CO_{2int} entre as condições de cultivo (sequeiro e irrigado), os horários de avaliação (9:00 e 14:00 horas) e ordem do cladódio (broto e primário). Não foram observadas diferenças significativas entre a PAR e Pn entre os horários de avaliação e condições

de cultivo, na E nas condições de cultivo e na T_{air} e T_{leaf} entre as ordens dos cladódios (Tabela 4).

A T_{air} , T_{leaf} e VPD são maiores à tarde nas palmas cultivadas em condições de sequeiro (Tabela 5 e Figura 5). Isso era esperado, uma vez que a alta incidência de energia na terra à tarde, através da radiação solar, provoca aumento da radiação térmica dos corpos (GÓMEZ et al., 2018). A interdependência entre essas variáveis é bem estabelecida, uma vez que os maiores valores de déficit de vapor de água ou menor umidade do ar acontecem à tarde. A PAR é maior nos brotos (Tabela 5 e Figura 5), provavelmente por estes estarem posicionados de forma que favorece uma maior incidência da radiação solar.

A C e CO_{2int} são maiores nos brotos e quando cultivadas em condições de sequeiro (Tabela 5). Os cladódios mais jovens provavelmente são menos eficientes no controle da perda de água — abertura e fechamento dos estômatos — em comparação aos cladódios maduros (DONATO; SILVA; DONATO, 2020). As plantas, quando bem hidratadas, permanecem com seus estômatos abertos durante o dia para captação de CO_2 e perda de H_2O no processo de dissipação do excesso de energia absorvido pela radiação solar e impedir

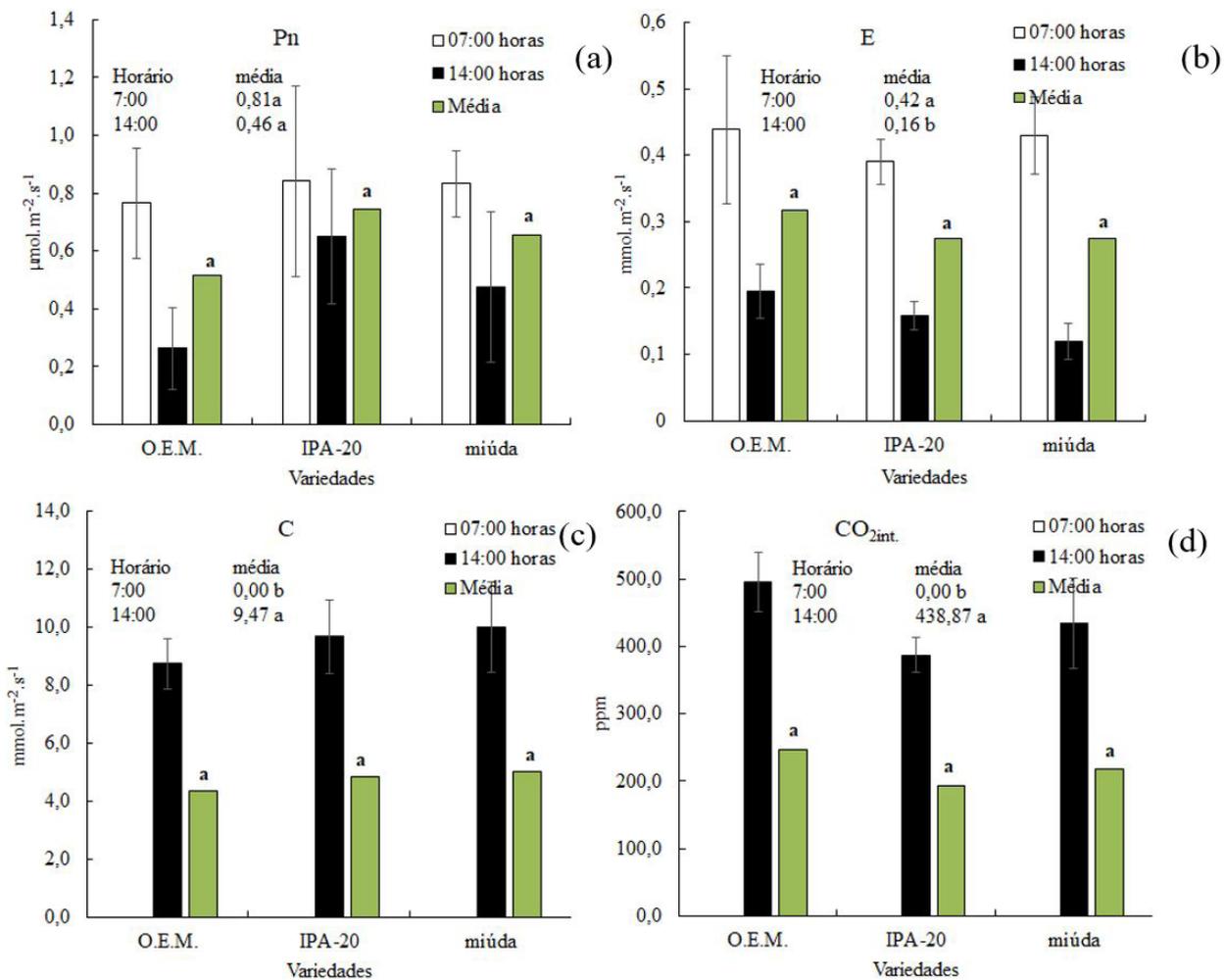


Figura 3. Taxa de assimilação líquida de CO_2 - Pn (a) taxa de transpiração - E (b), taxa de condutância estomática - C (c) e taxa de concentração interna de CO_2 - CO_{2int} (d) nas variedades de palma forrageira Orelha de elefante mexicana – O.E.M. – IPA-200016, Clone IPA-20 – IPA-100003 e Miúda – IPA-100004, cultivadas em condições de telado, no município de Arcoverde-PE. As barras representam a média ($n = 6$ plantas) \pm desvio padrão. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

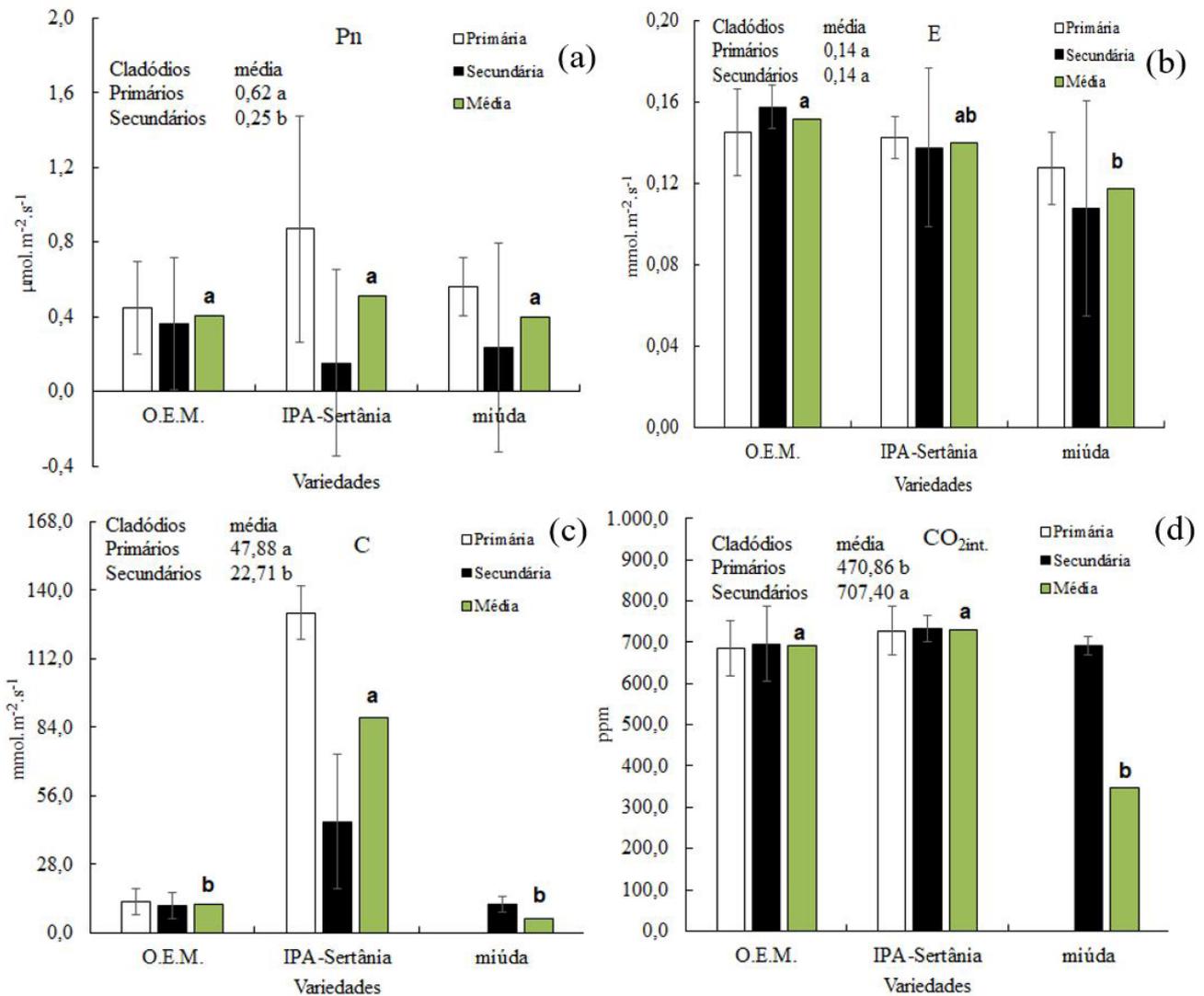


Figura 4. Taxa de assimilação líquida de CO_2 - P_n (a) taxa de transpiração - E (b), taxa de condutância estomática - C (c) e taxa de concentração interna de CO_2 - CO_{2int} . (d) nas variedades de palma forrageira Orelha de elefante mexicana – O.E.M. – IPA-200016, IPA-Sertânia – IPA-200205 e Miúda – IPA-100004, cultivadas em condições de sequeiro, no município de Ibimirim-PE. As barras representam a média ($n = 6$ plantas) \pm desvio padrão. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tabela 4. Análise de variância das características ambientais e fisiológicas da palma forrageira Clone IPA-20 – IPA-100003, cultivada no telado em condições de sequeiro e irrigada no município de Arcoverde-PE.

Fonte de Variação	Quadrado médio								
	G.L	T_{air}	T_{leaf}	PAR	VPD	P_n	E	C	CO_{2int}
Bloco	2	0,007	2,36	2747,25	0,007	0,864	0,0094	1,56	2924,21
Horário	1	30,038**	167,74**	14619,93ns	19,099**	0,617ns	0,0170*	525,56**	76800,56**
Cultivo	1	86,070**	66,83**	1361,27ns	9,817**	0,005ns	0,0010ns	1621,47**	81941,06**
Ordem cladódio	1	0,210ns	0,90ns	36492,30**	0,473**	5,870**	0,1504**	1743,36**	229468,14**
Horário x Cultivo	1	2,070*	8,82ns	50687,44**	0,039**	4,258**	0,0032ns	1751,21**	274423,01**
Horário x Ordem cladódio	1	0,210ns	0,33ns	2822,44ns	0,155**	2,822**	0,0013ns	1332,20**	2095,33ns
Cultivo x Ordem cladódio	1	0,683ns	3,96ns	19863,38*	0,710**	6,355**	0,0020ns	679,36**	6920,70ns
Horário x Cultivo x Ordem cladódio	1	1,020ns	0,008ns	12799,71ns	0,630**	0,382ns	0,0088ns	615,19**	138966,21**
Resíduos	14	0,388	2,42	4618,29	0,001	0,257	0,0026	1,56	1990,40

T_{air} - temperatura do ar ambiente; T_{leaf} - temperatura dos cladódios; PAR - radiação fotossintética ativa; VPD - déficit de pressão de vapor; P_n - taxa de assimilação líquida de CO_2 ; E - taxa de transpiração; C - taxa de condutância estomática; CO_{2int} - taxa de concentração interna de CO_2 . ns não significativo; *significativo a 5%; **significativo a 1% pelo teste F.

Tabela 5. Média das características ambientais e fisiológicas da palma forrageira Clone IPA-20 – IPA-100003, cultivada no telado em condições de sequeiro e irrigada no município de Arcoverde-PE.

Variáveis	Características								
	T_{air}	T_{leaf}	PAR	VPD	Pn	E	C	CO_{2int}	
Horário	9:00 horas	32,63 b	31,72 b	198,21 a	0,14 b	0,79 a	0,22 b	22,35 a	312,91 b
	14:00 horas	34,87 a	37,01 a	148,85 a	1,93 a	0,47 a	0,27 a	12,99 b	426,05 a
Cultivo	Sequeiro	35,65 a	36,03 a	181,06 a	1,67 a	0,62 a	0,25 a	25,89 a	427,91 a
	Irigado	31,86 b	32,70 b	166,00 a	0,39 b	0,65 a	0,24 a	9,45 b	311,05 b
Ordem	Primário	33,66 a	34,17 a	134,53 b	1,17 a	1,13 a	0,17 b	9,14 b	271,70 b
	Broto	33,85 a	34,56 a	212,52 a	0,89 b	0,14 b	0,32 a	26,19 a	467,26 a

T_{air} - temperatura do ar ambiente; T_{leaf} - temperatura dos cladódios; PAR - radiação fotossintética ativa; VPD - déficit de pressão de vapor; Pn - taxa de assimilação líquida de CO_2 ; E - taxa de transpiração; C - taxa de condutância estomática; CO_{2int} - taxa de concentração interna de CO_2 . Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

danos ao aparelho fotossintético (TAIZ et al., 2017). A palma possui, em média, aproximadamente 94% de teor de água nos cladódios (ALVES et al., 2017), e, em média, a umidade do ambiente variou de 81,40% (tarde) a 86,51% (manhã), o que significa que a planta permaneceu com alto teor de umidade mesmo quando cultivada em condições de sequeiro (Figura 5).

O perfil das medidas registradas na variedade de palma Clone IPA-20 cultivadas em condições de sequeiro é diferente do obtido nas plantas cultivadas sob irrigação. As plantas cultivadas em condições de sequeiro não apresentam diferenças significativas entre a T_{air} e T_{clad} nos horários avaliados (9 e 14 horas do dia). No entanto, as plantas cultivadas com complementação hídrica apresentaram T_{clad} menor que a T_{air} nos cladódios primários às 9 horas e T_{clad} maior que a T_{air} nos cladódios jovens, ainda em crescimento, às 14 horas (Figura 5).

É importante mencionar que a umidade dentro - $RHin$ e a umidade fora - $RHout$ da câmara estomática não variam entre si ou entre as ordens dos cladódios. Entretanto, nos cladódios jovens a $RHout$ é sempre maior que a $RHin$, provavelmente por causa da alta transpiração desses cladódios. A umidade dentro e fora da câmara estomática é alta, acima de 80%, nas plantas cultivadas em sequeiro e 100% quando irrigadas (Figura 5). O aumento dessa umidade nas plantas irrigadas contribui para redução do VPD, C e CO_{2int} (Figuras 5 e 6).

Não foram observadas diferenças significativas na Pn entre as plantas cultivadas em sequeiro ou irrigadas e entre os horários de avaliação (Figuras 6 e 7; Tabela 5). Entretanto, houve redução na Pn nos brotos (Tabela 5) e tendência a redução às 14 horas nas plantas irrigadas (Figura 7).

Não são detectadas diferenças significativas na E entre as plantas cultivadas em condições de sequeiro ou irrigadas. No entanto, os valores tendem a serem maiores à tarde e nos cladódios mais jovens (Figura 6 e 7; Tabela 5). Observações de campo na cultura da palma revelam que os cladódios mais jovens são menos eficientes no controle da perda de água pela planta. As plantas de palma forrageira utilizam a perda de água como uma forma de reduzir a temperatura do cladódio nos períodos mais quentes do dia. Esses cladódios realizam suas trocas gasosas como se fossem plantas C3 (ALVES et al., 2020; DONATO; SILVA; DONATO, 2020). Essas plantas foram cultivadas em condições de telado com redução da luminosidade e a umidade relativa dentro e fora da câmara estomática estava alta (>80%),

condições essas que reduzem a perda de água e o déficit hídrico das plantas. Provavelmente esses cladódios não estavam sob déficit hídrico e não precisariam reduzir sua transpiração.

A C e CO_{2int} às 9 horas são reduzidos significativamente quando as plantas são irrigadas (Figura 6). No entanto, às 14 horas não se observou diferença na C entre as diferentes formas de cultivo (sequeiro e irrigada). Além do mais, nesse horário, as plantas irrigadas apresentaram superior CO_{2int} quando comparadas às plantas cultivadas em condições de sequeiro (Figura 7). Mesmo sendo uma cultura de baixa necessidade hídrica, por apresentar o metabolismo ácido das crassuláceas, a palma forrageira melhora seus índices produtivos com a irrigação (SANTOS; SILVA, 2020). A menor CO_{2int} às 9 horas em comparação às 14 horas provavelmente está relacionada ao início da fotossíntese (DONATO; SILVA; DONATO, 2020).

Os resultados desse trabalho indicam que as variedades de palma forrageira avaliadas, independentemente de serem cultivadas em condições de sequeiro ou irrigadas, realizam suas trocas gasosas diurnas, contradizendo os relatos que plantas CAM somente fazem suas trocas gasosas à noite. Os valores médios diurnos referentes às taxas de assimilação líquida de CO_2 - Pn nas variedades de palma forrageira variaram de 0,40 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Orelha de elefante mexicana e Miúda) a 0,75 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Clone IPA-20). A taxa de transpiração - E variou de 0,12 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Miúda) a 0,32 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Orelha de elefante mexicana). A condutância estomática - C variou de 4,36 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Orelha de elefante mexicana) a 88,16 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (IPA-Sertânia). A concentração interna de CO_2 - CO_{2int} variou de 193,54 ppm (Clone IPA-20) a 731,08 ppm (IPA-Sertânia) (Figuras 3 e 4). Esses valores são compatíveis com os relatados em estudos anteriores realizados com a palma forrageira (ALVES et al., 2018a, 2018b; ALVES et al., 2020).

A taxa de assimilação de CO_2 nas plantas CAM são divididas em 4 (quatro) fases ou períodos do dia: a fase I, corresponde ao período noturno; a fase II - começo da manhã; fase III - período diurno; e fase IV - final da tarde. Os relatos afirmam que as maiores taxas de assimilação de CO_2 registradas nas plantas de palma forrageira acontecem durante a noite (fase I), diminuem no começo da manhã (fase II), chegando a valores mínimos ao meio-dia (fase III), e aumentam no final da tarde (fase IV), chegando a valores máximos à meia-noite (ALVES et al., 2018a, 2018b; LIGUORI et al., 2013; PIMIENTA-BARRIOS et al.,

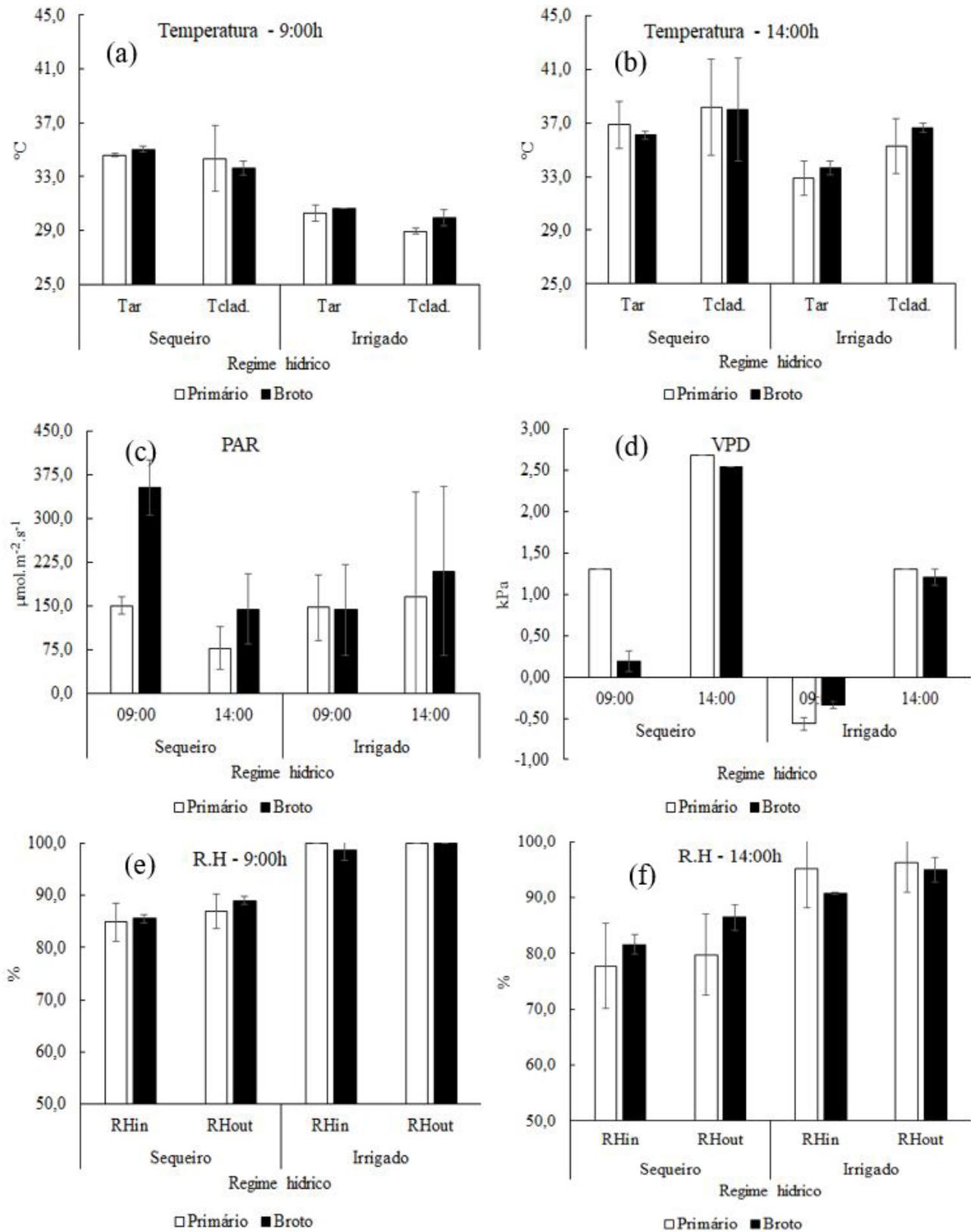


Figura 5. Temperatura do ar ambiente - T_{air} e dos cladódios - $T_{clad.}$ às 9 horas (a) e às 14 horas (b), radiação fotossintética ativa - PAR (c), déficit de pressão de vapor - VPD (d) e umidade dentro - RHin e fora - RHout da câmara estomática às 9 horas (e) e às 14 horas (f) na palma forrageira Clone IPA-20 – IPA-100003, cultivada no telado em condições de sequeiro e irrigada, no município de Arcoverde-PE. As barras representam a média ($n = 6$ plantas) \pm desvio padrão.

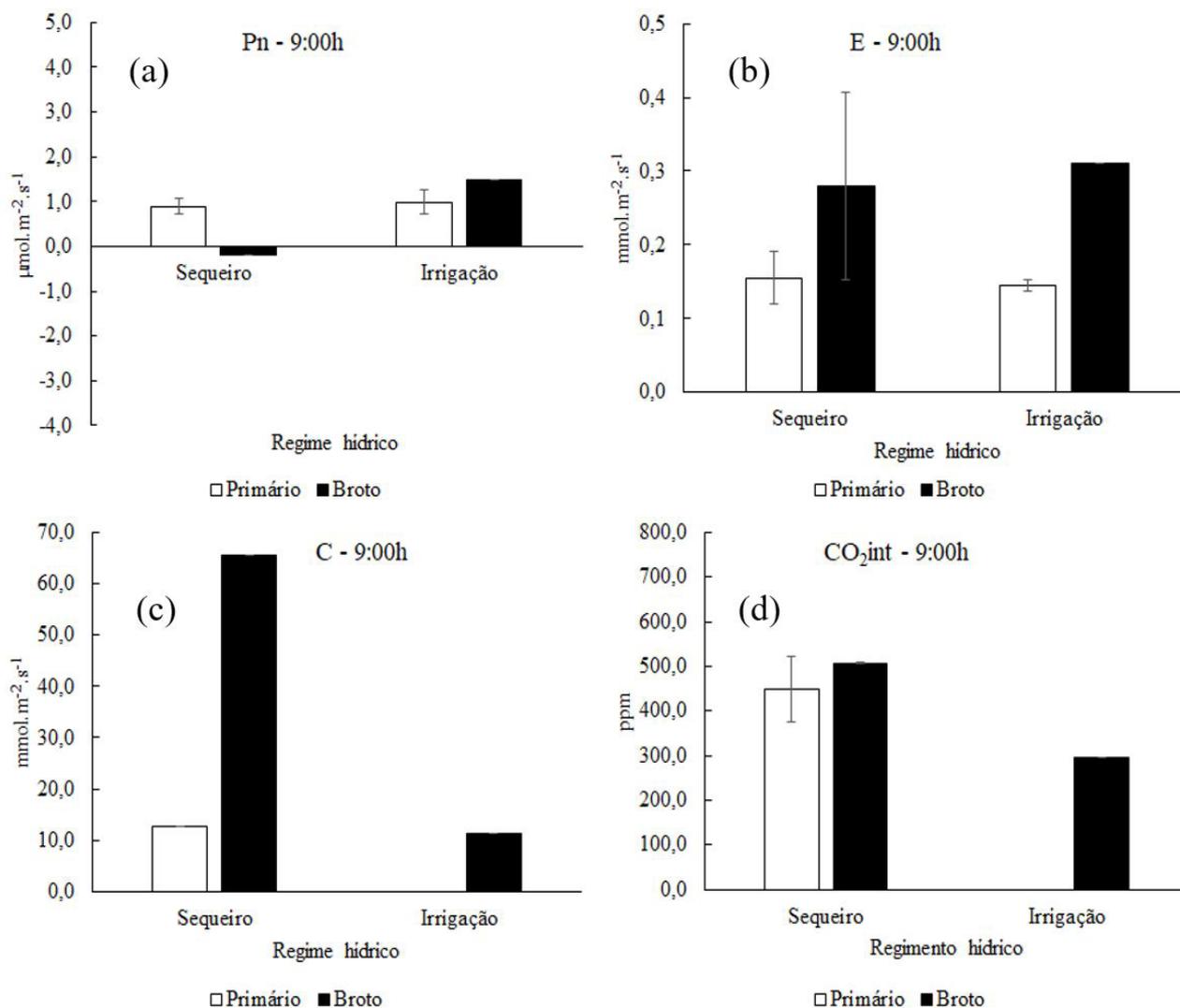


Figura 6. Taxa de assimilação líquida de CO_2 - P_n (a), taxa de transpiração - E (b), taxa de condutância estomática - C (c) e taxa de concentração interna de CO_2 - CO_{2int} (d), às 9 horas, na palma forrageira Clone IPA-20 – IPA-100003, cultivada no telado em condições de sequeiro e irrigada, no município de Arcoverde-PE. As barras representam a média ($n = 6$ plantas) \pm desvio padrão.

2012; TAIZ et al., 2017). No entanto, mesmo com níveis bem reduzidos durante o dia (fase III) em comparação à noite, a taxa de assimilação de CO_2 na palma forrageira continua a ocorrer com valores positivos.

Além disso, os resultados demonstram que as plantas de palma forrageira transpiram durante o dia (ALVES et al., 2018a,b; ALVES et al., 2020; GERWICK; WILLIAMS, 1978; WHITING; CAMPBELL, 1984). No entanto, os valores são bem inferiores aos encontrados em plantas C_3 e C_4 , indicando a alta eficiência no uso da água dessas plantas (RIBEIRO et al., 2012; SILVA et al., 2019; SOUSA et al., 2012).

O padrão de condutância estomática observado nesse trabalho é idêntico aos relatados para plantas C_3 e C_4 , em que durante o dia a condutância é positiva (TAIZ et al., 2017). Entretanto, os valores são bem inferiores ao relatados para plantas C_3 e C_4 .

A não detecção de condutância estomática no começo da manhã nas variedades de palma (Figuras 3 e 4), provavelmente se deve a não variação da perda de água e/ou não variação na abertura dos estômatos durante as medições, tendo em vista

que a umidade do ar dentro e fora da câmara estomática era de 100%. Inclusive a variação na pressão de vapor de água - VPD verificada neste horário foi negativa (Figuras 1 e 2).

A condutância estomática é influenciada pelas condições atmosféricas, ou seja, se há mais vapor de água na atmosfera, diminui-se o déficit de pressão de vapor e, conseqüentemente, diminui-se a condutância estomática e vice-versa (RODRIGUES et al., 2011).

No que se refere à concentração interna de CO_2 , esta se apresenta intimamente relacionada com a condutância estomática. Assim, a não detecção da condutância estomática nas variedades de palma também reflete na concentração interna de CO_2 (Figuras 3 e 4). Por sua vez, a elevada concentração interna de CO_2 induz ao fechamento estomático parcial e, conseqüentemente, à redução na transpiração (LUTTGE, 2004).

A CO_{2int} foi verificada pela manhã e à tarde nas variedades de palma forrageira estudadas. Esse padrão coincide com o ciclo de carboxilação diário. Durante a noite, o CO_2 atmosférico e respiratório é fixado em malato, que é estocado e descarboxilado durante o dia para entrar no ciclo de Calvin

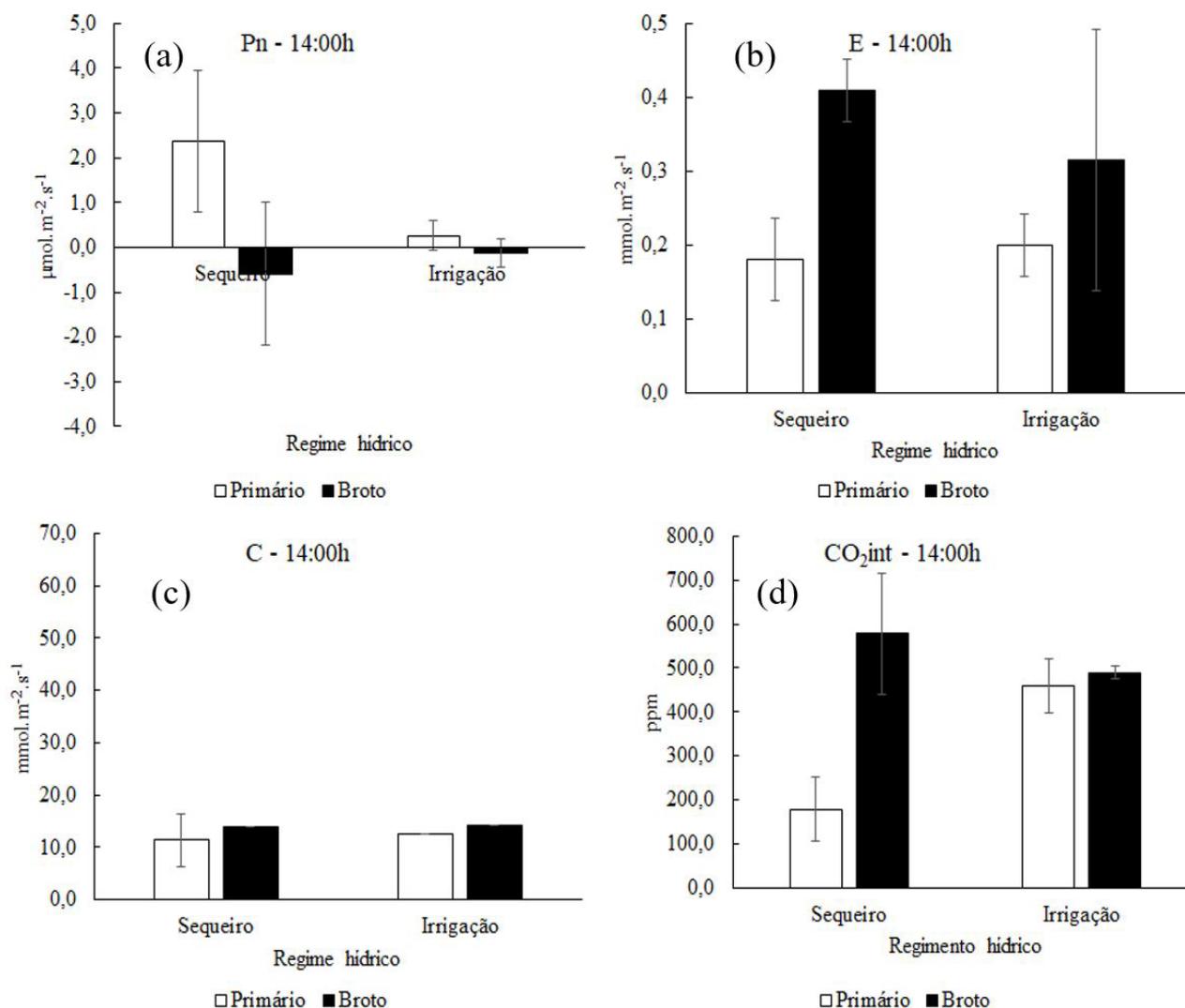


Figura 7. Taxa de assimilação líquida de CO₂ - Pn (a), taxa de transpiração - E (b), taxa de condutância estomática - C (c) e taxa de concentração interna de CO₂ - CO_{2int} (d), às 14 horas, na palma forrageira Clone IPA-20 - IPA-100003, cultivada no telado em condições de sequeiro e irrigada, no município de Arcoverde-PE. As barras representam a média (n = 6 plantas) ± desvio padrão.

(PIMIENTA-BARRIOS; ZAÑUDO-HERNÁNDEZ; NOBEL, 2005; PIMIENTA-BARRIOS et al., 2005; TAIZ et al., 2017). Ademais, pequena assimilação de CO₂ é detectada durante o dia, quando os estômatos estão abertos, contribuindo para o pool de CO₂ no sítio ativo da rubisco (LUTTGE, 2004).

Diante destes resultados e considerando que as maiores taxas de assimilação líquida de CO₂ ocorrem à noite (modo CAM) nas espécies de *Opuntia* e *Nopalea*, a constatação de trocas gasosas durante o dia possibilita caracterizar as principais variedades de palma forrageira cultivadas no Brasil como plantas do grupo fotossintético CAM-facultativo. Estudos anteriores mostraram que à noite seus estômatos estavam fechados, mesmo assim, as maiores taxas de assimilação de CO₂ aconteceram nesse período (fase I), provavelmente por uma recirculação interna do CO₂ respiratório. De fato, observou-se que os cladódios das plantas de palma forrageira das variedades IPA-Sertânia e Orelha de Elefante Mexicana podem sobreviver por mais de seis meses após a colheita, quando armazenadas na sombra em temperatura ambiente (dados não publicados). Durante o

dia (fases II, III e IV) com os estômatos abertos é detectada pequena assimilação de CO₂ e transpiração. Ademais, verifica-se uma grande concentração interna de CO₂ durante esse período, provavelmente pela descarboxilação do malato acumulado à noite e assimilação de CO₂ do ambiente (ALVES et al., 2018a,b).

Considerações Finais

As variedades de palma forrageira Orelha de elefante mexicana - IPA-200016, Clone IPA-20 - IPA-100003, IPA-Sertânia - IPA-200205 e Miúda - IPA-100004, consideradas até o momento como plantas do grupo fotossintético CAM-obrigatórias, também realizam trocas gasosas (assimilação de CO₂ e perda de H₂O) durante o dia (7:00, 9:00 e 14:00 horas), cultivadas com ou sem irrigação.

Diante destes resultados e considerando que em estudos anteriores foi descrito que nas espécies de *Opuntia* e *Nopalea*, as maiores taxas de assimilação líquida de CO₂ ocorrem à noite (modo CAM-obrigatória), a constatação de trocas gasosas

durante o dia possibilitam caracterizar as principais variedades de palma forrageira cultivadas no Brasil como plantas do grupo fotossintético CAM-facultativo.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao IPA e a Secretaria de Agricultura e Desenvolvimento Agrário do Estado de Pernambuco pelo suporte financeiro para a realização desta pesquisa.

Referências

- ALVES, F. A. L. et al. Chemical and nutritional variability of cactus pear cladodes, genera *Opuntia* and *Nopalea*. **American Journal of Food Technology**, New York, v. 12, n. 1, p. 25-34, 2017.
- ALVES, F. A. L. et al. Study of the genetic variability, correlation and importance of phenotypic characteristics in cactus pear (*Opuntia* and *Nopalea*). **African Journal of Agricultural Research**, Kenya, v. 11, n. 31, p. 2849-2859, 2016.
- ALVES, F. A. L. et al. Trocas gasosas e eficiência no uso da água de palma forrageira (*Opuntia stricta*) cultivadas em telado sob irrigação. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE ESTUDOS PARA PRODUÇÃO VEGETAL NO SEMIÁRIDO, 3., 2018, Campina Grande. **Anais...** Campina Grande: SIMPROVS, 2018a. Disponível em: <http://www.editorarealize.com.br/revistas/sinprovs/trabalhos/TRABALHO_EV105_MD4_SA4_ID163_29032018163813.pdf>. Acesso em: 8 jun. 2020.
- ALVES, F. A. L. et al. Variabilidade das trocas gasosas entre cladódios de palma forrageira (*Nopalea cochenillifera*) cultivadas em telado sob irrigação. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE ESTUDOS PARA PRODUÇÃO VEGETAL NO SEMIÁRIDO, 3., 2018, Campina Grande. **Anais...** Campina Grande: SIMPROVS, 2018b. Disponível em: <http://www.editorarealize.com.br/revistas/sinprovs/trabalhos/TRABALHO_EV105_MD1_SA2_ID163_29032018162933.pdf>. Acesso em: 8 jun. 2020.
- ALVES, F. A. L. et al. Photosynthesis and gas exchanges of forage cactus varieties (*Opuntia* and *Nopalea*) grown under screen and irrigation. **Pesquisa Agropecuária Pernambucana**, Recife, v. 25, n. 1, p. 1-15, 2020.
- BUCKLEY, T. N. Modeling stomatal conductance. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 174, n. 2, p. 572-582, 2017. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.16.01772>.
- DONATO, S. M.; SILVA, J. A.; DONATO, P. E. R. Aspectos ecofisiológicos. In: DONATO, S. L. R.; BORÉM, A.; RODRIGUES, M. G. V. **Palma forrageira do plantio à colheita**. 1. ed. Belo Horizonte: EPAMIG, 2020. cap. 3, p. 43-77.
- FERREIRA, D. F. SISVAR: a computer analysis system to fixed effects split plot type designs. **Revista Brasileira de Biometria**, Lavras, v. 37, n. 4, p. 529-535, 2019.
- GERWICK, B. C.; WILLIAMS, G. J. Temperature and water regulation of gas exchange of *Opuntia polyacantha*. **Oecologia**, New York, v. 35, n. 2, p. 149-159, 1978.
- GÓMEZ, J. M. R. et al. A irradiância solar: conceitos básicos. **Revista Brasileira de Ensino de Física**, São Paulo, v. 40, n. 3, p. e3312, 2018.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. **Censo agropecuário 2017**. Rio de Janeiro, 2017. Disponível em: <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/6615#resultado>>. Acesso em: 19 set. 2019.
- LIGUORI, G. et al. CO₂ uptake of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. whole trees and single cladodes, in relation to plant water status and cladode age. **Italian Journal of Agronomy**, Italy, v. 8, n. 3, p. 14-20, 2013.
- LIRA-JÚNIOR, J. S. et al. Compostos antioxidantes em frutos de acessos de caramboleira em diferentes ambientes de Pernambuco. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Cruz das Almas, v. 36, n. 4, p. 813-819, 2014.
- LUTTGE, U. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). **Annals of Botany**, Oxford, v. 93, n. 6, p. 629-652, 2004.
- NUNES-FILHO, J.N. et al. Gramíneas forrageiras tropicais em solo salino-sódico, sob irrigação, no Vale do Rio Moxotó - Pernambuco. **Pesquisa Agropecuária Pernambucana**, Recife, v.14, n.especial, p.19-24, 2008.
- OLIVEIRA, F. T. et al. Palma forrageira: Adaptação e importância para os ecossistemas áridos e semiáridos. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, Pombal, v. 5, n. 4, p. 27-37, 2010.
- PIMENTA-BARRIOS, E. et al. Ecophysiology of young stems (cladodes) of *Opuntia ficus-indica* in wet and dry conditions. **Gayana. Botânica**, Concepcion, v. 69, n. 2, p. 232-239, 2012.
- PIMENTA-BARRIOS, E. et al. Young daughter cladodes affect CO₂ uptake by mother cladodes of *Opuntia ficus-indica*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 95, n. 2, p. 363-369, 2005.
- PIMENTA-BARRIOS, E.; ZAÑUDO-HERNÁNDEZ, J.; NOBEL, P. S. Effects of young cladodes on the gas exchange of basal cladodes of *Opuntia ficus-indica* (cactaceae) under wet and dry conditions. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 166, n. 6, p. 961-968, 2005.
- RIBEIRO, R. V. et al. Moderate warm temperature improves shoot growth, affects carbohydrate status and stimulates photosynthesis of sweet orange plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 24, n. 1, p. 37-46, 2012.
- RODRIGUES, H. J. B. et al. Variabilidade sazonal da condutância estomática em um ecossistema de manguezal amazônico e suas relações com variáveis meteorológicas. **Revista Brasileira de Meteorologia**, São José dos Campos, v. 26, n. 2, p. 189-196, 2011.
- SANTOS, M. R.; SILVA, A. J. P. Irrigação. In: DONATO, S. L. R.; BORÉM, A.; RODRIGUES, M. G. V. **Palma forrageira do plantio à colheita**. 1. ed. Belo Horizonte: EPAMIG, 2020. cap. 7, p. 151-173.
- SILVA, L. K. S. et al. Gas exchange and photochemical efficiency of Caatinga plants submitted to different water management strategies. **The Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 11, n. 11, p. 53-69, 2019.
- SOUSA, A. E. C. et al. Trocas gasosas e conteúdo de carboidratos e compostos nitrogenados em pinhão-mansão irrigado com águas residuária e salina. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 47, n. 10, p. 1428-1435, 2012.
- SOUSA, A. R. et al. Descrição e interpretação do perfil de um Neossolo Regolítico Eutrófico solódico do Agreste pernambucano. **Pesquisa Agropecuária Pernambucana**, Recife, v. 16, p. 64-73, 2011.
- TAIZ, L. et al. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.
- WHITING, B. H.; CAMPBELL, E. E. Effect of moisture supply on CAM in *Opuntia aurantiaca* (jointed cactus). **South African Journal of Plant and Soil**, Pretoria, v. 1, n. 3, p. 87-91, 1984.