

THIAGO PEREIRA PIRES

**DIVERSIDADE GENÉTICA, FISIOLÓGICA E ANATÔMICA EM
POPULAÇÕES DE MACAÚBA PROVENIENTES DE DIFERENTES BIOMAS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2017

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da
Universidade Federal de Viçosa - Campus Viçosa

T

P667d
2017 Pires, Thiago Pereira, 1980-
Diversidade genética, fisiológica e anatômica em populações de
macaúba provenientes de diferentes biomas / Thiago Pereira Pires. -
Viçosa, MG, 2017.
xi, 100f. : il. ; 29 cm.

Inclui anexos.

Orientador: Sérgio Yoshimitsu Motoike.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Macaúba. 2. Fisiologia vegetal. 3. Fotossíntese. 4. Citogenética.
5. Macaúba - Relações. I. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-Graduação em
Fitotecnia. II. Título.

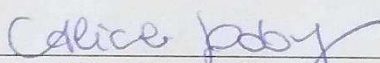
CDD 22 ed. 584.5

THIAGO PEREIRA PIRES

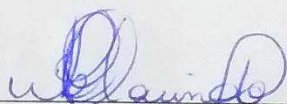
**DIVERSIDADE GENÉTICA, FISIOLÓGICA E ANATÔMICA EM
POPULAÇÕES DE MACAÚBA PROVENIENTES DE DIFERENTES
BIOMAS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

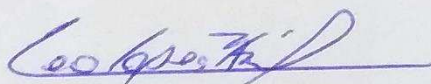
APROVADA: 17 de março de 2017.



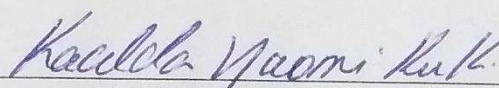
Alice Gontijo de Godoy



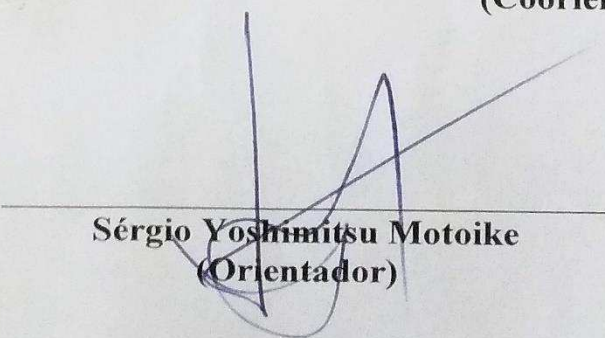
Wellington Ronildo Clarindo
(Coorientador)



Leonardo Lopes Bhering



Kacilda Naomi Kuki
(Coorientadora)



Sérgio Yoshimitsu Motoike
(Orientador)

“Somos feitos de sombra e luz. Às vezes minhas sombras são mais fortes que eu.”

Thiago Pereira Pires - 2017

“De afeições, anote a soma:

Paixão é o bem que se toma, amor é o bem que se dá!”

José Vieira Pires - 2017

Aos meus pais Fatima Soares Pereira, Hamilto Araújo Pires e Maria de Fatima Alves, pelo exemplo de vida, apoio, incentivo e confiança,

Dedico

Aos meus irmãos Frederico, Matheus, Rodrigo, Marcela e Wellington

Ofereço

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao melhor professor, melhor orientador e grande amigo **Dr. Sérgio Yoshimitsu Motoike**, pela confiança a mim conferida, ao me aceitar para trabalhar sob sua orientação. Foram anos honrados por agradável e construtiva parceria profissional. Obrigado por todo incentivo, orientação, apoio e ensinamentos durante toda nossa trajetória profissional. Seu apoio, compreensão, generosidade e paciência, fizeram-me mais forte e me tornaram um ser humano melhor. Obrigado pela serenidade e dedicação profissional, que me ensinaram a humildade. Obrigado, Sérgio Motoike, por ser um exemplo de dedicação à ciência, à docência e à família. Obrigado principalmente por suas críticas, que hoje norteiam minha ética profissional.

Agradeço a melhor professora, melhor orientadora e grande amiga **Dr^a Kacilda Naomi Kuki**, por todos esses anos (mestrado e doutorado), de generosa, amigável e científica parceria profissional. Os ensinamentos compartilhados foram decisivos para minha formação profissional e crescimento pessoal. Obrigado por sua generosidade, amizade e confiança, que continuam sendo grande fonte de força e motivação. Obrigado pela compreensão, paciência, incentivo, ensinando-me perseverança e dedicação. Obrigado por não quebrar o computador na minha cabeça após ler meus textos! Obrigado, Kuki, por ser um exemplo de dedicação à ciência e me ensinar isso, obrigado por compartilhar comigo a sua elegante maneira de estudar, pesquisar e descrever as belezas da biologia. Obrigado por acreditar em meu potencial, antes mesmo de mim, e tentar me mostrar isso! Obrigado ainda mais pelas críticas, leves, moderadas ou duras, as quais são preciosa fonte de poder, sabedoria e atitude.

Aos melhores Co-Orientadores **Dr. Leonardo Lopes Bhering** e **Dr. Wellington Ronildo Clarindo**, obrigado pelos mais preciosos ensinamentos, que hoje são fonte de inspiração e motivação. Obrigado pela agradável, generosa e construtiva parceria profissional, que me ensinaram a importância da generosidade e da competência. Obrigado por toda a confiança, apoio, amizade e orientação. Obrigado por todas as críticas, que hoje são importante fonte de sabedoria e precisão e exatidão científica. Leo Bhering obrigado por todos os conselhos, que se mostraram sinceros e úteis, obrigado pela paciência com minha estratosférica estupidez estatística. Obrigado, Well, por me permitir explorar as maravilhas da citogenética, por compartilhar comigo sua profunda paixão e dedicação à biologia e à pesquisa científica. Obrigado por seu olhar crítico,

severidade científica e amizade verdadeira, os quais me ensinaram a buscar a excelência e a exatidão, independente da situação. Muito obrigado por me mostrar o poder da audácia e da coragem, que me ensinaram a inovar e me reciclar, buscando a verdade e o autoconhecimento.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, agradeço a oportunidade da realização do doutoramento, foram os melhores anos da minha vida.

Aos órgãos fomentadores CNPq, CAPES, FAPEMIG e PETROBRAS pelo apoio financeiro, fundamental para realização desse trabalho.

Aos pesquisadores e amigos da Fitotecnia, Genética e Biologia, obrigado pelas discussões científicas e técnicas compartilhadas. Sebastian Giraldo Montoya, Elma dos Santos Souza, Juliano Lino Ferreira, Sara Coser, Lidiane, Fernanda Ferraripela amizade, convivência, sugestões, críticas e contribuições valiosas acerca dos trabalhos desenvolvidos.

Aos meus amigos de campo e bancada, obrigado pelos momentos únicos de trabalho. Sebastian Giraldo Montoya, Elma dos Santos Souza, Sara Morra Coser, Thais Roseli Correia, Francisco, Telma, Neia, Candida, Carlos Nick. Obrigado por todas as contribuições técnico-científicas, pelo convívio harmonioso e descontraído e especialmente pela amizade.

Aos funcionários, Francisco, Telma, Itamar, Flávio e Rui pela atenção, pela amizade e pelo profissionalismo que tanto facilitou a realização desse e de outros trabalhos.

Aos amigos e companheiros de pós-graduação, que tanto me ajudaram na citogenética da UFES campus Alegre. Obrigado por compartilhar seu conhecimento e sua amizade! Stefanie, Natalia, Ariane, Mel, Paulo, João Paulo, Lucimara, Quezia.

Aos melhores amigos conquistados em Viçosa, Wellington Clarindo, Guilherme Simiqueli, Juliano Lino, Janaína Teixeira, Cláudio Cesar, Júlio Cesar, Renata Pires e Josefina Bressan; amigos que facilitaram minha estada, obrigado pelo apoio, amizade, momentos inesquecíveis e contribuições científicas e emocionais inigualáveis, amigos para toda a vida.

Aos professores que ainda hoje me inspiram, Kacilda Kuki, Elizabeth Fontes, Marco Aurélio Pedron, Virginia Londe, Lúcio. Obrigado pelos valiosos ensinamentos, que contribuíram enormemente para a minha formação acadêmica, obrigado ainda pela amizade e pelo exemplo de dedicação à docência. Foram as melhores aulas de biomol, fisiologia vegetal, ecologia e evolução, que a UFV pode me proporcionar.

À minha corajosa mãe, **Fatima Soares Pereira**, obrigado por toda sua dedicação e por todo amor! Serei eternamente grato pelo cuidado e carinho!

Ao meu pai, **Hamilton Araújo Pires**, sua eterna amada Maria de Fatima Alves, agradeço a generosidade em financiar meus estudos, possibilitando-me crescimento profissional e pessoal, obrigado ainda pelo apoio nos momentos difíceis e exemplo de vida.

À **Marcela Carraro e Well Clarindo**, meus irmãos por opção. Por vezes, estar com vocês fomentaram momentos fantásticos, amizade, dedicação, compartilhamento, amor, carinho e apoio incondicional.

Ao Guilherme Simiqueli pela dedicação, apoio, amizade, cuidado, companheirismo amor e compreensão.

Aos familiares, especialmente tias Sandra, Paulinha e Socorro pelo apoio nos momentos de dificuldade, ensinamentos, e amor dedicados.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS.....	ix
RESUMO	x
ABSTRACT.....	xi
Introdução Geral.....	1
Objetivo Geral.....	5
Objetivos específicos:	5
Referências Bibliográficas	6
Capítulo I - Diversidade fisiológica, anatômica e citogenética entre populações de macaúba, <i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	10
Introdução	10
Material e Métodos	12
Material vegetal e Delineamento experimental	12
Avaliações Fisiológicas	14
Curva de Luz e Trocas gasosas	14
Variabilidade fenotípica das trocas gasosas	15
Estimativa de parâmetros genéticos	16
Anatomia foliar	18
Avaliação citogenética	18
Resultados	19
Curva de luz	19
Trocas gasosas	20
Diversidade fotossintética	23
Agrupamento UPGMA	25
Variáveis canônicas	26
Análise de trilha	28
Anatomia foliar	29
Citogenética	31
Discussão	31
Conclusão	39
Referências Bibliográficas	40
Capítulo II – Diversidade fisiológica entre populações de macaúba, frente a restrição hídrica imposta em casa de vegetação	45
Introdução	45

Material e métodos	47
Material Vegetal e Tratamentos	47
<i>Trocas Gasosas</i>	49
<i>Potencial Hídrico de Folha</i>	49
<i>Conteúdo Relativo de Água</i>	50
<i>Permeabilidade de Membrana</i>	50
Análise estatística	51
Resultados	51
Permeabilidade relativa de membrana	51
Potencial hídrico de folha.....	52
Conteúdo relativo de água.....	54
Sintomas morfológicos.....	55
Trocas gasosas.....	55
Análise de Trilha	58
Discussão.....	61
Conclusão.....	66
Referências Bibliográficas	67
Conclusão Geral	70
Anexo I – Tabela de identificação dos acessos no BAG-macaúba	72
Anexo II – Saída GENES.....	73

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

A – Taxa Fotossintética ou Assimilação Líquida de CO₂

BAG-macaúba – Banco ativo de germoplasma de macaúba, da Universidade Federal de Viçosa

Ca – Concentração Atmosférica de CO₂

Ci – Concentração de CO₂ nos Espaços Intercelulares

CO₂ – Dióxido de Carbono

CRA – Conteúdo Relativo de Água

D² – Estimativa da distância generalizada de Mahalanobis

E – Taxa transpiratória

EUA – Eficiência no uso da água

g_s – Condutância estomática

P.M. – Permeabilidade de membrana

RFA – Radiação fotossinteticamente ativa

UPGMA – Método hierarquico da ligação média não ponderada entre grupos

Ψ_w – Potencial hídrico foliar

RESUMO

PIRES, Thiago Pereira, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2017. **Diversidade genética, fisiológica e anatômica em populações de macaúba provenientes de diferentes biomas.** Orientador: Sérgio Yoshimitsu Motoike. Coorientadores: Kacilda Naomi Kuki e Wellington Ronildo Clarindo.

No Brasil, a macaúba é considerada a palmeira de maior dispersão geográfica, ocorrendo naturalmente em grande parte do território nacional, principalmente nos biomas do Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica e Campos de Altitude. A sua ampla distribuição relaciona-se à sua diversidade genética e variabilidade fenotípica. Portanto o objetivo deste trabalho é determinar a diversidade morfofisiológica, anatômica e genética entre populações de macaúba procedentes de diferentes biomas, em plantas depositadas no BAG-macaúba. Avaliar as respostas ecofisiológicas e a existência de níveis de susceptibilidade das populações de diferentes procedências relacionadas à escassez hídrica, bem como os possíveis mecanismos de resistência ao estresse hídrico. A transpiração (E) foi a única variável das trocas gasosas que diferiu estatisticamente das demais, sendo significativa tanto na comparação entre populações quanto entre as épocas. Os maiores e menores valores de E foram registrados para as populações do Oeste de Minas Gerais e do Centro de Minas Gerais, respectivamente. Os Valores de α , aliados a A positiva e manutenção dos valores de C_i/C_a , quando em queda de g_s e E , evidenciam uma fotossíntese robusta do ponto de vista bioquímico. Sob progressão de déficit hídrico no solo e no ambiente, o limbo foliar da macaúba é capaz de manter a fotossíntese em valores positivos. Os elevados valores de EUA durante a progressão da estiagem também são evidência da eficiência hídrica da macaúba em manter a fotossíntese em condições de reduzida disponibilidade hídrica ambiental. A competência hídrica observada em macaúba capacita as populações a se estabelecerem na natureza, ocupando ambientes, cuja disponibilidade hídrica são diferentes, o que pode determinar sua dispersão ao longo do território brasileiro. As diferentes estratégias de controle da fotossíntese frente a escassez hídrica, observada entre as populações da Floresta Atlântica e Cerrado, indicam diferenciação intraespecífica, com a existência de fenótipos fisiológicos distintos. A variação fisiológica intraespecífica observada pode ser matéria prima para o programa de melhoramento genético da macaúba, permitindo satisfazer as constantes exigências agrícolas, em consonância às condições ambientais.

ABSTRACT

PIRES, Thiago Pereira, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, March, 2017. **Genetic, physiological and anatomical diversity in macaúba populations from different biomes.** Advisor: Sérgio Yoshimitsu Motoike. Co-advisors: Kacilda Naomi Kuki and Wellington Ronildo Clarindo.

In Brazil, macaúba is considered the palm of the greatest geographic dispersion, occurring naturally in most of the national territory, mainly in the Cerrado, Caatinga, Atlantic Forest and Altitude Fields biomes. Its wide distribution is related to its genetic diversity and phenotypic variability. Therefore, the objective of this work is to determine the morphophysiological, anatomical and genetic diversity among populations of macaúba from different biomes and deposited in BAG-macaúba. To evaluate the ecophysiological responses and the existence of levels of susceptibility of the populations of different sources related to water scarcity, as well as the possible mechanisms of resistance to water stress. Transpiration (E) was the only variable of the gas exchange that differed statistically from the others, being significant both in the comparison between populations and between seasons. The highest and lowest values of E were recorded for the populations of the West of Minas Gerais and the Center of Minas Gerais, respectively. The values of α , allied to A positive and maintenance of the C_i/C_a values, when falling from g_s and E , show a robust biochemical photosynthesis. Under progression of water deficit in soil and in the environment, the macaúba leaf blade is able to maintain photosynthesis at positive values. The high WUE values during drought progression are also evidence of water efficiency of macaúba in maintaining photosynthesis under conditions of reduced environmental water availability. The water competency observed in macaúba enables populations to settle in nature, occupying environments whose water availability is different strategies of photosynthesis control in relation to water scarcity, observed differentiation, with the existence of different physiological phenotypes. The intraspecific physiological variation observed may be a raw material for the macaúba genetics improvement program, allowing to meet the constant agricultural requirements, in line with environmental conditions.

Introdução Geral

A macaúba, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae), destaca-se como cultura oleífera, por seu alto rendimento produtivo, estimado em 25 t ha⁻¹ de frutos, os quais por sua vez, rendem cerca de 4500 L ha⁻¹ de óleo ao ano. Quantidade superior à soja, comparando à mesma área plantada, a qual produz cerca de 420 L ha⁻¹ (Lanes et al., 2014). A macaúba apresenta, ainda, grande eficiência produtiva, uma vez que o aproveitamento de seus frutos é integral, pois são usados como fonte de diversas matérias primas: (i) os óleos da semente podem ter destino nobre na indústria alimentícia e fármaco-cosmética; (ii) o óleo da polpa é utilizado na geração de bioenergia, sendo o principal produto de interesse na produção de biocombustível e (iii) os rejeitos sólidos, oriundos da extração dos óleos, podem ser aproveitados para produção de briquetes (energia calorífica/queima) e na composição de ração animal em virtude do seu alto teor de nutrientes (Silva, 1994; Motoike e Kuki, 2009; Evaristo et al., 2016). O cultivo da macaúba para fins comerciais agrega valor por serviços ambientais, sendo passível de consórcio com diferentes culturas (Evaristo et al., 2016). Por sua potencialidade agrícola e vocação econômica, a cultura da macaúba encontra-se em estágio inicial de domesticação. Para que seu potencial produtivo e de cultivo sejam eficientemente alcançados, estudos da sua fisiologia associados à variabilidade genética tornam-se importantes por contribuir para o desenvolvimento do programa de melhoramento, manejo e conservação da macaúba.

A macaúba é uma palmeira de porte arbóreo, estipe aérea e monopodial. Suas folhas são grandes, pinadas, combainhas abertas e pecíolos longos e espinhosos. Dioica, a macaúba possui inflorescências espatiformes e hermafrodita, compostas por inúmeras ráquias. Os frutos se apresentam como drupas globosas, com exocarpo (casaca) rígido e quebradiço, mesocarpo (polpa) carnoso e rico em óleo, e o endocarpo altamente

lignificado protege astrês ou quatro sementes (amêndoas). A macaúba é uma espécie pioneira, que, em seu habitat natural, encontra-se exposta alta irradiação e grandes oscilações na disponibilidade hídrica e térmica (Bondar, 1964; Henderson, et al., 1995; Motta et al., 2002; Lorenzi, 2006), uma vez que ocorre por todos os trópicos e subtropicais americanos (Lorenzi e Negrelle, 2006; Tomlinson, 2006; Couvreur et al., 2011). No Brasil, a macaúba é considerada a palmeira de maior dispersão geográfica, ocorrendo naturalmente em quase todo território nacional, desde o Cerrado, passando pela Caatinga, Mata Atlântica e Campos de Altitude (Bondar, 1964; Henderson et al., 1995; Motta et al., 2002; Lorenzi, 2006; Lorenzi e Negrelle, 2006). De acordo com Tomlinson (2006), Arecaceae é a família botânica com a maior diversidade ecológica, e possui 90% de sua diversidade concentrada em regiões de floresta tropical, além de ocorrer em floresta pluvial alagada, florestas estacionais, savanas e desertos. Diante do exposto é inegável que a ampla distribuição da macaúba relaciona-se à sua diversidade genética e variabilidade fenotípica (Manfio, 2010; Lanes et al., 2014; Mengeistu et al., 2015; Coser et al., 2016).

A diversidade fenotípica e molecular, associada à distribuição geográfica da macaúba, contribuem para sua controversa identidade taxonômica (Henderson et al., 1995; Lorenzi e Negrelle, 2006; Lanes et al., 2014; Mengeistu et al., 2015). Estudos taxonômicos assumem diferentes classificações para a espécie, que apresenta entre 8 a 150 sinônimas, além de admitir diferentes números de espécie para o gênero *Acrocomia* (Henderson et al., 1995; Lorenzi e Negrelle, 2006). Esses autores relatam 37 sinônimas para *A. aculeata*, registrados para o território brasileiro, incluindo *A. totai*, *A. intumescens*, *A. esclerocarpa*. Diante deste impasse, este trabalho se baseia no trabalho de Henderson et al. (1995), assumindo *Acrocomia aculeata* como a sinônimo mais aceita e que engloba a maioria das sinônimas da espécie.

As características ambientais contribuem como pressões seletivas para o surgimento de variabilidade genética. Segundo Svenning (2001), o clima e a umidade influenciam intimamente os padrões de distribuição, abundância, diversidade e ocorrência das palmeiras ao redor do mundo. Ocorrendo em ambientes de condições hídricas contrastantes, as competências de desenvolvimento, sobrevivência e reprodução das populações de macaúba serão também diversas no enfrentamento da disponibilidade hídrica (Flood et al., 2011; Tomlinson, 2006; Couvreur et al., 2011). Caracterizando as trocas gasosas de macaúba em campo, Pires et al. (2013) demonstraram sua eficiência e flexibilidade fotossintética, o que influencia na sua produtividade e na ampla distribuição geográfica. Todavia, em regiões de clima semiárido, a redução da produtividade agrícola pode chegar a 1,2 bilhões de acres (Chaves e Oliveira, 2004; Passioura, 2007). A natureza e a extensão dos efeitos da restrição hídrica ocorrem em função da intensidade e duração do estresse, bem como grau tolerância das espécies a esta condição (Chaves, 1991). Mudanças de palma de óleo (*E. guineensis*) tiveram queda de suas habilidades fotossintéticas e desenvolvimento em função do déficit hídrico imposto (Djibril et al., 2005). Em geral, as plantas podem ser sensíveis ou resistentes ao estresse hídrico, sendo que as resistentes possuem estratégias de escape ou fuga, retardo ou evitação e tolerância.

Plantas que adotam a estratégia de “fuga” apresentam rápido desenvolvimento fenológico e alto grau de plasticidade, sendo capazes de completar seu ciclo de vida durante a época de maior disponibilidade hídrica ambiental (Araus et al., 2002; Farooq et al., 2009). O tempo de floração sincronizado com as estações do ano é uma característica importante que está relacionada à adaptação à seca (Araus et al., 2002; Farooq et al., 2009). O retardo ou evitação da desidratação corresponde à manutenção do turgor e volume celular, tanto pelo sistema radicular quanto pela redução da transpiração, por meio do controle estomático, presença de cutícula e tricoma nas folhas. A biomassa total do vegetal, profundidade de raiz, estrutura de copa, maior densidade e controle estomático

são as características mais marcantes que contribuem para a tolerância em vegetais que evitam a perda de água (Subbarao et al., 1995). Desta forma, a tolerância à seca envolve adaptações que permitem à planta enfrentar a restrição hídrica, além de determinar a capacidade do vegetal se sustentar sob oferta limitada de água. A sensibilidade da fotossíntese ao estresse hídrico também pode variar entre espécies de plantas (Chaves, 1991). Levitt (1980) classifica como "evitadores de seca do tipo econômicos" espécies ou genótipos que sob esta condição, possuem alto grau de controle estomático. Esta característica é frequentemente observada em genótipos melhor adaptados à condição de deficiência hídrica (Chaves, 1991). Em contraste, há também espécies ou genótipos classificados como "evitadores de seca do tipo gastador", os quais mantêm os seus estômatos abertos mesmo sob condição de escassez hídrica (Levitt, 1980). Este tipo de adaptação é descrita em espécies ou genótipos com sistemas radiculares profundos e com área de solo de maior alcance (Levitt, 1980; Chaves, 1991).

Sugere-se que plantas poliploides naturais tenham maior eficiência em sobreviver AA ambientes extremos, quando comparadas aos seus parentais diploides (Chen et al., 2014; Scott et al., 2016; Ramirez-Madera et al. 2017). Entretanto, os dados empíricos que sustentam esta hipótese são escassos para espécies arbóreas. Além disso, variações de tamanho do genoma também são fonte de heterogeneidade morfológica e fisiológica dentro de uma espécie (Röser et al., 1997; Abreu et al., 2011). Como já foi demonstrado em macaúba, existem vasta variabilidade fenotípica, heterogeneidade morfológica, plasticidade fisiológica e diversidade genética baseadas em marcadores moleculares (Manfio, 2010; Pires et al., 2013; Lanes et al., 2014; Mengeistu et al., 2015; Coser et al., 2016). A poliploidização do genoma pode ser uma das fontes da grande diversidade fenotípica apresentada pela macaúba. Há diversos relatos na literatura de que a poliploidia é um fenômeno comum na evolução das angiospermas (Chen et al., 2014; Scott et al., 2016; Ramirez-Madera et al., 2017). Define-se poliploidia como a ocorrência de três ou

mais conjuntos completos de cromossomos no mesmo núcleo. Segundo Comai (2005), eventos de poliploidização podem ocorrer naturalmente: (i) a poliploidização sexual e (ii) a poliploidização por mutação em células somáticas. A não redução dos gametas ($2n$) durante a meiose é classificada como poliploidização sexual, sendo reconhecido como o mecanismo de maior frequência em plantas (Harlan e De Wet, 1975; Ramsey e Schemske, 1998).

Programas de melhoramento genético dependem diretamente da existência desta variabilidade genética. Desta forma, a variabilidade fenotípica e a variação no genoma apresentados por macaúba podem corresponder às condições ambientais de sua ocorrência natural. Dentre os fatores abióticos, o déficit hídrico é o de maior importância em culturas agrícolas no mundo (Djibril et al., 2005; Gomes et al., 2008; Cha-um et al., 2010). Neste contexto, a investigação das potencialidades fisiológicas e diversidade genética podem contribuir para o estabelecimento da macaúba como nova cultura agrícola nacional.

Objetivo Geral

Identificar e caracterizar a resistência fisiológica ao déficit hídrico e avaliar nível de ploidia de populações definidas de macaúba a fim de identificar possíveis genitores de interesse, frente à iminente condição de mudanças climáticas globais.

Objetivos específicos:

- 1) Determinar a diversidade morfofisiológica, anatômica e genética entre populações de macaúba procedentes de diferentes biomas, depositadas no BAG-macaúba.

- 2) Avaliar as respostas ecofisiológicas e a existência de níveis de susceptibilidades das populações de diferentes procedências relacionadas à escassez hídrica, bem como os possíveis mecanismos de resistência ao estresse hídrico.

Referências Bibliográficas

- Abreu IS, Carvalho CR, Carvalho GMA and Motoike SY (2011) First karyotype, DNA C-value and AT/GC base composition of macaw palm (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae) a promising plant for biodiesel production. *Australian Journal of Botany* 59:149-155.
- Araus JL, Casadeus JB, Nachit MM, Villegas D, Aparicio N, and Royo C (2000) Some Remarks on Ecophysiological Traits for Breeding. *Nouveaux defies Zaragoza; CIHEAM-IAMZ*. 620p.
- Bondar G (1964) *Palmeiras do Brasil*. São Paulo: Instituto de Botânica de São Paulo, n.2; p.50-554.
- Cha-um S, Takabe T, Kirdmanee C (2010) Osmotic potencial, photosynthetic abilities and growth characters of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedling in response to polyethylene glycol-induced water deficit. *African Journal of Biotechnology* 9:6509-6516.
- Chaves MM, Oliveira MM (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water-deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany* 55:2365-2384.
- Chaves MM. (1991) Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation; *Journal of Experimental Botany* 42: 1-16.
- Chen S-C, Cannon CH, Kua C-S, Liu J-J, Galbraith DW (2014) Genome size variation in the Fagaceae and its implications for trees. *Tree Genetics & Genomes* 10: 977-988.
- Comai, L (2005) The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics* 6: 836-846.
- Coser SM, Motoike SY, Corrêa TR, Pires TP, Resende MDV (2016) Breeding of *Acrocomia aculeata* using genetic diversity parameters and correlations to select

accessions based on vegetative, phenological, and reproductive characteristics. *Genetics and Molecular Research* 15:gmr15048820.

Couvreur TLP, Forest F, Baker W J (2011). Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology* 9:44-55.

Djibril S, Mohamed OK, Diaga D, Diégane D, Abaye FB, Maurice S, Alain B. (2005) Growth and development of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedling under drought and salinity stresses. *African Journal of Biotechnol.* 4:21-30

Evaristo AB, Grossi JAS, Carneiro ACO, Pimentel LD, Motoike SY and Kuki KN (2016) Actual and putative potentials of macauba palm as feedstock for solid biofuel production from residues. *Biomass and Bioenergy* 85:18-24.

Evaristo AB, Grossi JAS, Pimentel LD, Goulart SM, Martins AD, Sanntos VL, Motoike SY. (2016) Harvest and post-harvest conditions influencing macaúba (*Acrocomia aculeata*) oil quality attributes. *Industrial Crops and Products* 85:63-73.

Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy Sustainable Development* 29:185-121.

Flood PJ, Harbinson J, and Aarts MGM (2011) Natural genetic variation in plant photosynthesis. *Trends in Plant Science* 16:327-335.

Gomes FP, Oliva MA, Mielke MS, De Almeida AF, Leite HG, Aquino LA. (2008) Photosynthetic limitations in leaves of Young Brazilian dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. 'nana') palm under well-watered conditions or recovering from drought stress. *Environmental and Experimental Botany* 62:195-204.

Harlan JR, De Wet MJM (1975) On Ö Winge and a prayer: The origins of polyploids. *The Botanical Review* 41:361-390.

Henderson A, Galeano G, Bernal G (1995) *Field Guide to Palm of the Americas*. New Jersey: Princeton University, p.166-167.

Lanes ECM, Motoike SY, Kuki KN, Nick C, Freitas RD (2014). Molecular Characterization and Population Structure of the Macaw Palm, *Acrocomia aculeata* (Arecaceae), *Ex Situ* Germplasm Collection Using Microsatellites Markers. *Journal of Heredity* 106: 102-112.

Levitt J (1980). *Responses of plants to environmental stresses*. 2nd Ed. Vol. 2. Academic Press, New York.

Lorenzi GMAC (2006) *Acrocomia aculeata* (Lodd.) ex Mart. – Arecaceae: Bases para o Extrativismo Sustentável. Tese. Universidade Federal do Paraná. 172p.

Lorenzi GMAC., Negrelle RRB (2006) *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex. Mart.: Aspectos Ecológicos, Usos e Potencialidades. *Visão Acadêmica* 7:1-12.

Manfio CE (2010) Análise Genética no Melhoramento da Macaúba. Tese. Universidade Federal de Viçosa. 52p

Mengeistu FG, Motoike SY, Caixeta ET, Cruz CD, Kuki KN (2015) Cross-species amplification and characterization of new microsatellite markers for the macaw palm, *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). *Plant Genetic Resource* 14:163-172.

Motoike SY, Kuki KN (2009) The potential of macaw palm (*Acrocomia aculeata*) as source of biodiesel in Brazil. *International Review of Chemical Engineering* 1:632-635.

Motta PEF, Curi N, Oliveira-Filho AT e Gomes JBV (2002) Ocorrência da Macaúba em Minas Gerais: Relação com Atributos Climáticos, Pedológicos e Vegetacionais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37:1023-1031.

Passiura J (2007) The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany* 58:113-117.

Pires TP, Souza ES, Kuki KN, Motoike SY (2013) Ecophysiological traits of the macaw palm: A contribution towards the domestication of a novel crop. *Industrial Crops and Products* 44:200-210.

Ramírez-Madera AO, Miller ND, Spalding EP, Weng Y, Havey MJ.(2017) Spontaneous polyploidization in cucumber. *Theoretical of Applied Genetics* 130:1481-1490.

Ramsey, J.; Schemske, DW.(1998) Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29:467-501.

Röser M, Johnson MAT, Hanson L. (1997) Nuclear DNA amounts in palms (Arecaceae). *Botanica acta: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 110:79-89

Scott AD, Stenz NW, Ingvarsson PK, Baum DA (2016) Whole genome duplication in coast redwood (*Sequoia sempervirens*) and its implications for explaining the rarity of polyploidy in conifers. *New Phytologist* 211:186-93.

Silva JC (1994). Macaúba: Fonte de Matéria Prima para os Setores Alimentício, Energético e Industrial. Viçosa: CEDAF/DEF/UFV, 41p.

Subbarao, GV, Johansen C, Slinkard AE, Rao RCN, Saxena NP, Chaunhan YS (1995) Strategies and scope for improving drought resistance in grain legumes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 14:469-523.

Svenning JC (2001) On the Role of Microenvironmental Heterogeneity in Ecology and Diversification of Neotropical Rain-forest Palms (Arecaceae). *Botanical Review* 67:1-53.

Tomlinson PB (2006) The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151:5-14.

Capítulo I - Diversidade fisiológica, anatômica e citogenética entre populações de macaúba, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.

Introdução

Macaúba, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae) é uma promissora cultura oleífera, cuja estimativa de produção de frutos é de 25 t ha⁻¹ de rendimento, com produção de 4500 L ha⁻¹ de óleo ao ano (Evaristo et al., 2016). Em virtude da sua vasta dispersão geográfica, ocorrendo em florestas pluviais alagadas, florestas estacionais, savanas e desertos, as populações nativas da macaúba estiveram submetidas a uma diversidade de condições edafoclimáticas (Lorenzi e Negrelle, 2006; Tomlinson, 2006; Couvreur et al., 2011), principalmente do ponto de vista hídrico (Tabela 1). O *status* hídrico é descrito como fator ambiental de influenciando padrão de distribuição da família Arecaceae (Tomlinson 2006; Couvreur et al., 2011).

Os recentes eventos de mudanças climáticas globais incitam a busca de características tolerantes a condições ambientais extremas em vegetais, principalmente no que se refere à disponibilidade hídrica e altas temperaturas. Para lidar com situações de estresse, as plantas utilizam diferentes mecanismos fisiológicos e morfoanatômicos. Dentre as variáveis fisiológicas utilizadas pelas plantas para tolerar a limitação hídrica, destaca-se a eficiência no uso da água (*EUA*), a qual representa a relação entre ganho de biomassa em função da perda de água por transpiração (*E*) (Bacon, 2004; Hui et al., 2008). Diversos autores têm reportado a correlação positiva entre a *EUA* com a produtividade em diferentes culturas (Tardieu, 2003; Chaves et al., 2004; Condon, 2004; Cooke et al., 2005; Munns, 2005). Deste modo, a *EUA* representa uma variável potencial para a seleção de culturas florestais e agrícolas em programas de melhoramento (Shao et al.,

2005f, 2006f; Tan et al., 2006; Liang et al., 2006), como já utilizado pelo programa de melhoramento do trigo australiano, na busca por cultivares tolerantes à seca (Rebetske et al., 2002; Chaves et al., 2004; Condon, 2004; Cooke et al., 2005).

A densidade estomática, por sua vez, está diretamente relacionada à E e EUA , assim como mudanças nos níveis de ploidia também são descritas por alterar a densidade estomática (Hui et al., 2008). A poliploidização natural é prevalente na história da evolução vegetal (Wendel et al. 2016; Datta et al. 2015) e representa uma força evolutiva em angiospermas como fonte de heterogeneidade morfológica, fisiológica, reprodutiva e taxonômica (Roser et al., 1997; Abreu et al., 2011; Datta et al., 2015; Wendel et al., 2016). Evidências do aumento da E em correlação com os níveis de ploidia foram observadas em trigo, os quais foram observados maiores valores de E em variedades hexaploides (Zhang, 2003; Shao et al., 2006). Portanto, a determinação do número de cromossomos é relevante em estudos de diversidade, tanto para fins ecológicos, como para subsídio aos programas de melhoramento (Röser et al., 1997).

A avaliação do número de cromossomos, associados aos dados morfoanatômicos e de produtividade da macaúba demonstraram a existência de diversidade e potencial de ganho genético para os caracteres estudados (Manfio, 2010; 2012; Berton et al., 2013; Coser et al., 2016). O estudo de marcadores moleculares mostrou que há grande diversidade genética (Mengeistu et al., 2015, Lanes et al., 2014). Assim, hipotetiza-se acerca da existência de diversidade fisiológica intraespecífica em macaúba, aos níveis fisiológico, morfoanatômico e citogenético.

Desta forma, os objetivos deste trabalho foram: a) caracterizar e comparar a diversidade fisiológica e as características morfoanatômicas entre as populações de macaúba; b) estimar seus parâmetros genéticos associados e avaliar o padrão de comportamento da fotossíntese entre as populações de macaúba; c) determinar e comparar o número cromossômico ocorrente entre as populações de macaúba.

Material e Métodos

Material vegetal Delineamento experimental

O estudo foi conduzido com material do Banco Ativo de Germoplasma de Macaúba (BAG-macaúba) da Universidade Federal de Viçosa. O campo experimental localiza-se na Fazenda Experimental da UFV, município de Araponga, Minas Gerais/Brasil (20° 40 01 S, 42° 31 15 W, 1000 m de altitude). A região apresenta clima Cwb (Köppen) com de verões chuvosos e quentes e invernos secos com temperaturas amenas.

No período das avaliações, as plantas encontravam-se com aproximadamente 2,5 anos de idade, em fase não reprodutiva, com altura média de 3 metros, sob trato cultural e adubação periódica e espaçamento 5 x 5 m (Anexo 1).

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado. Inicialmente, os acessos cultivados no BAG-macaúba foram classificados quanto à procedência geográfica, compondo 6 populações (Tabela 1). Cada população foi representada por seis plantas, das quais cada planta representou uma unidade experimental, com a mesma localização da matriz ou parental (Figura 1, Tabela 1, Anexo I). A classificação fitogeográfica e características meteorológicas dos acessos genéticos estão de acordo com Walter (1986) e Coutinho (2006) e apresentados na Tabela 1.

As condições climáticas da microrregião de coleta, o BAG-macaúba, durante o período experimental estão apresentados na Figura 2. Esses dados foram obtidos da 5ª Estação Meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2016).

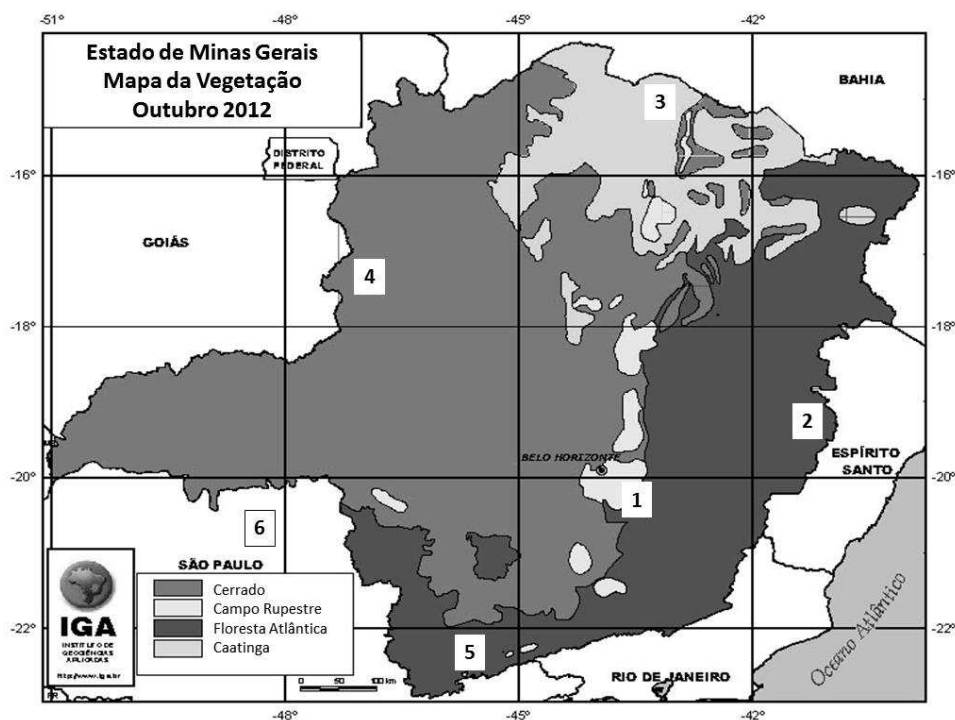


Figura 1. Localização geográfica das populações matrizes, cuja prole foi avaliada neste trabalho. Classificação dos BIOMAS em cada local geográfico está de acordo com IBGE 2011. 1 - Pop. Centro M.G.; 2 - Pop. Oeste M.G.; 3 - Pop. Norte M.G.; 4 - Pop. Leste M.G.; 5 - Pop. Sul MG.; 6 - Pop. Norte S.P.

Tabela 1. Classificação fitogeográfica, ambiental e meteorológica dos locais de coleta e ocorrência das populações matrizes, cuja prole está depositada no BAG-macaúbae foi avaliada neste trabalho.

População descendente ³ (BAG-macaúba)	Procedência ¹			Características meteorológicas ²		
	Região Geográfica	Região Morfoclimática	Biomias	Temperatura (°C)	Precipitação (mm)	Umidade (%)
Pop. Centro MG	Centro MG	Floresta Semi-Decídua	Floresta Atlântica	21,0°C	1.490 mm	82%
Pop. Leste MG	Leste MG	Campos de Altitude	Floresta Atlântica	19,5°C	1.680 mm	80%
Pop. Norte MG	Norte MG	Semi-árido	Cerrado/ Caatinga	22,4°C	986,4 mm	67%
Pop. Oeste MG	Oeste MG	Cerradão	Cerrado	29,5°C	1.203 mm	70%
Pop. Sul MG	Sul MG	Floresta Semi-Decídua	Floresta Atlântica	19,2°C	1.456,3 mm	78%
Pop. Norte SP	Norte SP	Cerrado	Cerrado	25,0°C	1.159 mm	60%

¹Coutinho (2006) e Walter (1986)

²Médias Anuais Históricas (INMET 2014)

³Agrupamento das populações descendentes com base na procedências (bioma) e umidade relativa:

Grupo Cerrado (UR ≥ 65%): CentroMG, Leste MG, Sul MG;

Grupo Floresta Atlântica (UR ≤ 65%): Leste MG, Oeste MG, Norte SP.

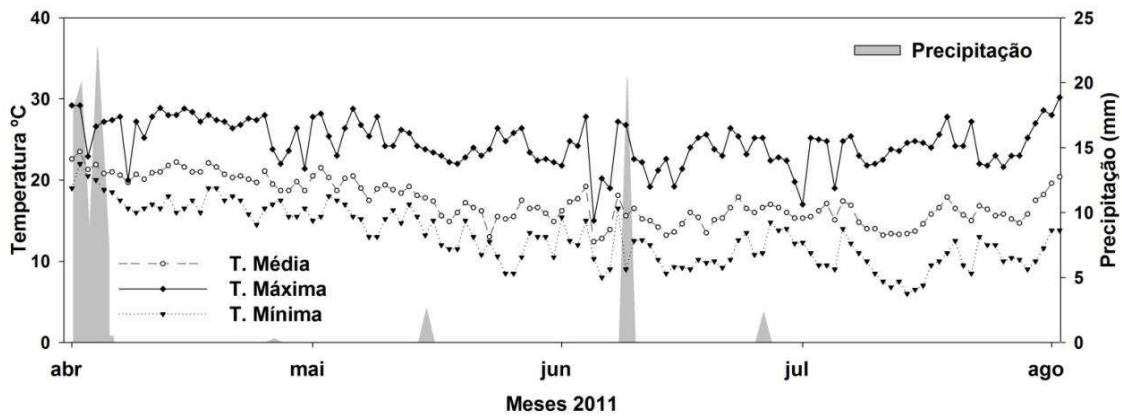


Figura 2. Precipitação, temperatura máxima, média e mínima durante o período experimental (INMET, 2016).

Avaliações Fisiológicas

Os dados fisiológicos foram coletados ao longo de quatro meses, entre o final da estação chuvosa em maio e o final da estação seca em agosto, amostrando a progressão da estiagem no ano de 2011.

Curva de Luz e Trocas gasosas

Inicialmente, foram realizadas curvas de luz para o registro da variação fotossintética em função da intensidade da radiação luminosa. Os folíolos foram expostos a uma sequência de dez níveis de radiação fotossinteticamente ativa (**RFA**, 0, 50, 100, 200, 500, 800, 1.100, 1.400, 1.700 e 2.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a taxa fotossintética determinada ao final do 2º minuto de exposição a cada nível **RFA**. As avaliações foram realizadas com auxílio do analisador de gases ao infravermelho (IRGA, LCPro, ADC Bioscientific LTD, Hertfordshire, UK), com temperatura e umidade relativa ambientes. A partir desses valores, foi possível obter a eficiência quântica do aproveitamento da luz incidente (α), a estimativa de máxima taxa fotossintética (A_{max}), o ponto de saturação luminoso (PSL) e o ponto de compensação luminoso (PCL). Além dessas variáveis, a taxa respiratória no escuro (R_d) foi avaliada.

As variáveis taxas de assimilação líquida de carbono (A - $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s - $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (E - $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_i - $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), e a eficiência instantânea no uso da água (A/E , EUA - $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) foram realizadas ao longo de quatro meses experimentais, entre as 8h e 11h, com auxílio do IRGA. As avaliações foram realizadas na segunda folha completamente expandida após a flecha, na porção central dos folíolos, inseridos na secção mediana da raque, utilizando RFA constante ($1.400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Pires et al., 2013) e concentração de CO_2 e temperatura ambientes.

Variabilidade fenotípica das trocas gasosas

Para estudar a variabilidade fenotípica das trocas gasosas, procedeu-se a análise de variância individual e conjunta, segundo modelo estatístico de natureza mista (Equação 1). A existência de variabilidade para as variáveis de trocas gasosas obtidas foi testada pela aplicação da ANOVA e teste F com 5% de probabilidade.

Equação 1 – Modelo estatístico de natureza mista, utilizado para o cálculo da análise de variância:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$$

$i = 1, 2, \dots, G$ Populações; $j = 1, 2, \dots, A$ Meses de avaliação e $k = 1, 2, \dots, n_{ij}$ plantas avaliadas.

Sendo,

Y_{ijk} : são as observações em k plantas;

i : Populações;

j : Meses de avaliação;

μ : Média das trocas gasosas obtidas nas populações;

G_i : efeito aleatório de i Populações;

A_j : efeito fixo de j meses

GA_{ij} : Interação entre Populações e Meses de avaliação;

E_{ijk} : erro experimental.

Estimativa de parâmetros genéticos

Componentes da variância de um caráter quantitativo

A variância fenotípica das trocas gasosas da macaúba foi desdobrada em sua proporção genética, assim como em sua proporção ambiental. As estimativas representam assim as populações definidas quanto à sua origem. As proporções da variação que correspondem à interação genótipos x ambientes foram quantificadas e a variância fenotípica pode ser expressa como:

$$V_f = V_g + V_e + V_{ge}$$

Sendo,

V_f: variação fenotípica

V_g: variação devido fatores genéticos;

V_e: variação devido fatores ambientais;

V_{ge}: variação devido à interação genótipos x ambientes.

Herdabilidade – h²

A h² é a proporção de variância genética sobre a variância fenotípica total, representando a estimativa da proporção herdável dentro da variabilidade fenotípica total observada. Nesse contexto, a h² foi estimada no sentido amplo, cuja definição é: coeficiente de determinação entre a variação do valor genotípico (V_g) e o valor fenotípico (V_f), ou ainda, regressão do valor genotípico sobre o valor fenotípico:

$$\text{Herdabilidade: } h_g^2 = \frac{V_g}{V_f}$$

Diversidade fotossintética

A diversidade das trocas gasosas entre as populações foi avaliada por meio da análise multivariada, a partir dos dados coletados durante os quatro meses experimentais, usando as variáveis: taxa de assimilação líquida de carbono (**A**), condutância estomática

(g_s), transpiração (E) e a concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_i) e a eficiência no uso da água (EUA). A dissimilaridade das trocas gasosas entre as populações de macaúba foi estimada por meio da distância generalizada de Mahalanobis (D^2).

A partir da matriz de distância D^2 , o dendograma foi estruturado, utilizando o método hierárquico da ligação média não ponderada entre grupos (UPGMA), considerando o ponto de corte por critério local segundo Mojena (1977). A estimativa do ajuste de correlação entre a matriz de distância D^2 e sua matriz de distância gráfica na confecção do dendrograma foi estimada por meio do coeficiente de correlação cofenético. A partir da matriz de distância D^2 , foi possível realizar a avaliação da divergência genética, em plotagem tridimensional da dispersão observada para cada população, no plano cartesiano, através da metodologia de variáveis canônicas. A importância relativa dos caracteres na dispersão gráfica, a qual representa a divergência genética entre as populações, foi determinada pelo uso da metodologia proposta por Singh et al. (1981).

Análise de trilha

Confirmada existência de variabilidade nas trocas gasosas entre as populações, e obedecendo à formação do grupo de populações próximas, procedeu-se a análise de trilha, comparando as populações em função de seu bioma. A análise de trilha é obtida comparando as correlações de cada par de variável, atribuindo valor e qualidade de efeito, diretos e indiretos entre as variáveis utilizadas. A variável considerada dependente foi a taxa de assimilação líquida de carbono (A). As variáveis independentes e explicativas foram a condutância estomática (g_s), transpiração (E), a concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_i), e a eficiência no uso da água (EUA). Uma vez que os valores de correlação são derivados da padronização dos coeficientes de regressão parciais, os valores podem ser quantitativamente comparados; desta forma avaliou-se a influência

relativa das variáveis independentes *gs*, *E*, *Ci* e *EUA* sobre a variável *A* em macaúba, ao longo da temporada de estiagem no BAG-macaúba.

Esta análise foi feita sob multicolinearidade, com base na metodologia de regressão em crista (Carvalho e Cruz, 1996), uma vez que os valores utilizados provenientes das variáveis de trocas gasosas são reconhecidamente relacionados entre si. As análises estatísticas foram realizadas no software GENES versão 2013.1.1, Genética Quantitativa e Estatística Experimental (Cruz, 2016).

Anatomia foliar

Ao final do período experimental, amostras foliares de 53 indivíduos foram coletadas para a caracterização anatômica. O material vegetal foi fixado em FAA (etanol 70%), desidratado em série etílica e incluído em metacrilato (Historesina, Leica Instruments). Para montagem das lâminas, cortes transversais de folha, com 4 μ m de espessura, foram obtidos em micrótomo rotativo de avanço automático (RM2155, Leica Microsystems Inc.). As lâminas foram coradas com azul de toluidina pH 4,0 (O'Brien e McCully 1981) e montadas em Permount. As observações e documentações fotográficas foram realizadas por meio do fotomicroscópio (Olympus BX50, Olympus Optical).

Avaliação citogenética

A determinação do número cromossômico entre as populações de macaúba foi realizada a partir de meristemas radiculares de 45 plântulas de macaúba. Estas plântulas são a prole das populações avaliadas no BAG-macaúba. Após a germinação das sementes (Motoike et al., 2007), o meristema apical das raízes foi excisado e imediatamente imerso em solução com antitubulínico amiprofos-metil (APM, 5 μ M), por 12h em estufa a 30°C. Posteriormente, os meristemas radiculares foram lavados em água destilada, fixados em solução de metanol:ácido-acético (3:1) e armazenados em freezer -20°C por, no mínimo,

24h. Os meristemas radiculares foram lavados em água destilada, e incubados em solução de pectinase (Sigma[®]) na proporção de 1:20 (enzima:água) por um período de 3h a 34°C. Em seguida, os meristemas foram lavados em água destilada, imersos em solução fixadora de metanol:ácido-acético (3:1) e armazenados em freezer -20°C por, no mínimo, 24h. As lâminas foram preparadas segundo as técnicas de dissociação celular e secagem ao ar descritas por Carvalho e Saraiva (1993) e coradas em solução de Giemsa (Merck[®], 5%) por 10 min. As metáfases foram capturadas em fotomicroscópio (Nikon).

Resultados

Curva de luz

Os valores de A em função do aumento da RFA , assim como de suas variáveis associadas (respiração no escuro (R_d), eficiência quântica do aproveitamento da luz incidente (α), estimativa de máxima taxa fotossintética (A_{max}), ponto de saturação (PSL) e compensação (PCL) luminosos), foram estatisticamente iguais para todas as populações (Tabela 2), ao início do período experimental. O PSL foi obtido com a luminosidade de $300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e A de $24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Tabela 2). O aumento da irradiância, além do PSL , não resultou em alterações nos valores A . A máxima irradiância utilizada ($2.000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) não promoveu efeito fotoinibitório aparente nas plantas de macaúba.

Tabela 2. Respiração no escuro (R_d), eficiência quântica do aproveitamento da luz incidente (α), estimativa de máxima taxa fotossintética (A_{max}), ponto de saturação luminoso (PSL) e ponto de compensação luminoso (PCL) de seis populações de macaúba com ~2,5 anos de idade, no início do período de estiação.

População	R_d	α	A_{max}	PSL	PCL
Pop. CentroMG	-0,257	0,0921	$24,8 \pm 0,4$	278	2,84
Pop. LesteMG	-0,947	0,0765	$24,4 \pm 0,3$	320	1,24
Pop. NorteMG	-0,245	0,0829	$23,7 \pm 0,6$	289	2,95
Pop. OesteMG	-0,584	0,0745	$24,0 \pm 0,7$	323	0,784
Pop. SulMG	-0,928	0,0653	$22,8 \pm 0,3$	336	1,42

Pop. NorteSP	-0,124	0,0849	23,6 ± 0,8	280	1,46
--------------	--------	--------	------------	-----	------

Dados representam médias ± DP (n = 6).

Trocas gasosas

A transpiração (E) foi a única variável das trocas gasosas cuja média diferiu estatisticamente das demais, sendo significativa tanto na comparação entre populações quanto entre as épocas (Tabela 2; Tabela 3C). Durante todo o período de avaliação, os maiores e menores valores de E foram registrados para as populações do Oeste de Minas Gerais e do Centro do Estado, respectivamente.

Na comparação entre épocas, foram observadas diferenças para as variáveis fotossíntese (A), condutância estomática (g_s), E e eficiência do uso da água (EUA). No entanto, a relação entre a concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a) não diferiu entre as populações ou entre as épocas (Tabela 2; Figura 3). À medida que a estação seca progrediu, observou-se redução gradativa dos valores de A , g_s e E , e aumento na EUA . Este padrão de resposta em função da progressão da estiagem foi similar para todas as populações avaliadas.

Tabela 3. Valores de F da análise de variância (ANOVA) conjunta, para a taxa fotossintética (A , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), relação entre a concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a) e eficiência do uso da água (EUA) de seis populações de macaúba com ~2,5 anos de idade, avaliadas durante os quatro meses de evolução da estação seca.

F.V.	GL	A	g_s	E	C_i/C_a	EUA
Pop	5	0,4007 <i>ns</i>	1,0669 <i>ns</i>	3,4795**	0,1017 <i>ns</i>	1,3816 <i>ns</i>
Época	3	20,9904**	24,9030**	127,7944**	1,4606 <i>ns</i>	41,7388**
Pop x Época	15	1,0347 <i>ns</i>	1,4388 <i>ns</i>	0,6927 <i>ns</i>	0,8662 <i>ns</i>	0,5595 <i>ns</i>
Resíduo	120					
Total	143					
CV %		19,8447	31,7429	21,4593	36,4778	24,9612

**significativo a 1% e *significativo a 5% de probabilidade, *ns* não significativo, pelo teste F .

Observou-se uma redução nos valores de A (~50%, Figuras 2, 3), g_s (~63%, Figura 3B) e E (~50%, Figura 3C) após quatro meses de estiagem, em relação ao início do

período de avaliação. A *Ci/Ca* apresentou variação entre populações, no primeiro mês de estiagem (Figura 3D), porém estabilizou ao longo dos próximos três meses (Figura 3). A *EUA* aumentou ao longo de todo o período de restrição hídrica para as populações do Centro e Leste de MG (Floresta Atlântica). Para as demais populações, a *EUA* aumentou nos meses de junho e julho, com subsequente queda ao final do período experimental, no mês de agosto (Figura 3E).

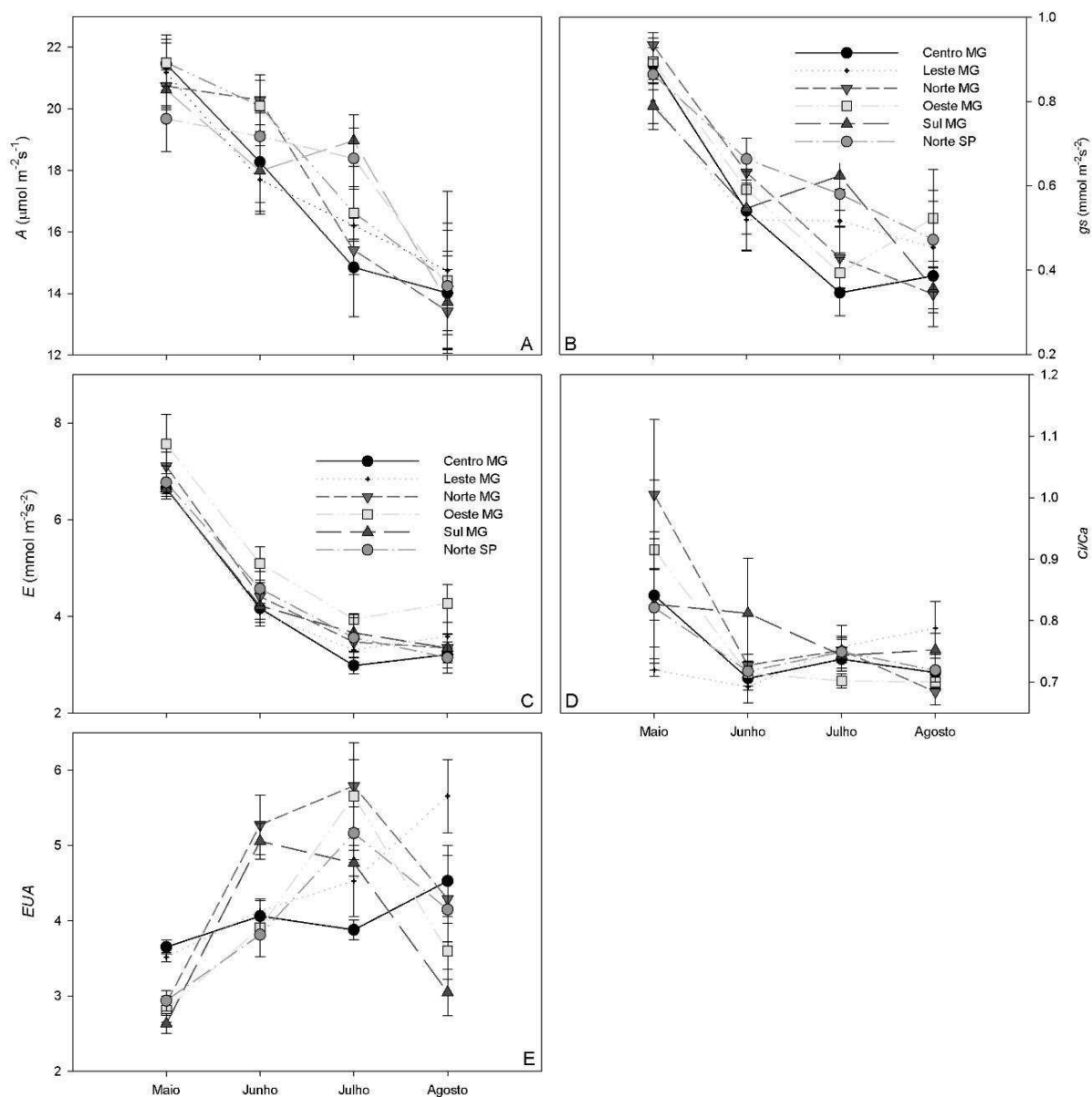


Figura 3. Taxa fotossintética (A , A), condutância estomática (gs , B), transpiração (E , C), relação entre a concentração interna e externa de CO_2 (Ci/Ca , D) e eficiência do uso da água (EUA , E) de seis populações de macaúba com $\sim 2,5$ anos de idade, avaliadas durante os quatro meses de evolução da estação seca.

Parâmetros genéticos

A média da herdabilidade (h^2) para a A e Ci/Ca resultaram em valores negativos, inconclusivos para estimar qual a proporção da variância obtida se deve ao componente genético nestas variáveis (Tabela 3, Anexo II). A estimativa de h^2 gerou valores

significativos para *E* (71,26%) e *EUA* (27,62%) e baixos valores para *gs* (6,27%) (Tabela 3, Anexo II). As estimativas do coeficiente de variação genético (*CVg*) foram nulas para as variáveis *A*, *gs*, *Ci/Ca*. As variáveis *E* e *EUA* tiveram um *CVg* estimado de 0,097 e 0,016, respectivamente, evidenciando a variabilidade destas características entre as populações estudadas. Para as variáveis *gs*, *E* e *EUA*, os valores obtidos da razão *CVg/CVe* foram de 0,052, 0,321 e 0,126, respectivamente (Tabela 3).

Tabela 4. Média da herdabilidade (h^2 , %), Coeficiente de Variação Genético (*CVg*; %), e razão entre o coeficiente de variação genético e o coeficiente de variação fenotípico (*CVg/CVe*) estimados para a condutância estomática (*gs*, mmol m⁻²s⁻¹), transpiração (*E*, mmol m⁻²s⁻¹) e eficiência do uso da água (*EUA*) de seis populações de macaúba com ~2,5 anos de idade, avaliadas durante quatro meses da estação seca.

Parâmetros genéticos	Variáveis de trocas gasosas		
	<i>Gs</i>	<i>E</i>	<i>EUA</i>
h^2	6,275	71,260	27,620
<i>CVg</i>	1,6766	6,897	3,147
<i>CVg/CVe</i>	0,052	0,321	0,126

Diversidade fotossintética

A distância de Mahalanobis (D^2), obtida pelas variáveis de trocas gasosas entre as populações de macaúba, variou de 0,0478 a 1,1851, com média de 0,5013 (Tabela 4). Para a estimativa de D^2 , as variáveis de maior peso, em ordem decrescente foram a *EUA*, *E*, *gs*, *Ci/Ca* e *A* (Figura 4). A população proveniente do Oeste de Minas Gerais foi a mais distante das populações avaliadas, com maior valor D^2 para as populações Sul e Centro de Minas Gerais. A população Norte de São Paulo foi a segunda mais distante, apresentando maior valor D^2 para a população Leste de Minas Gerais (Tabela 4). As populações do Centro, Sul e Leste de Minas Gerais e a população Norte de Minas Gerais apresentaram os menores valores D^2 entre si (Tabela 4). A população descendente do Norte de Minas Gerais se mostrou próxima da população Sul de Minas Gerais, com a D^2

estimada em 0,2139, e distante da população Oeste de Minas Gerais, com D^2 estimada de 0,5817.

Tabela 5. Dissimilaridade, estimadas pela distância de Mahalanobis (D^2), a partir das variáveis de trocas gasosas de seis de populações de macaúba com ~2,5 anos de idade, avaliadas durante quatro meses da estação seca.

População	Distâncias Estimadas	
	Maior	Menor
Centro MG	1,1669 - Oeste MG	0,0478 - Sul MG
Leste MG	0,9310 - Oeste MG	0,0761 - Centro MG
Norte MG	0,5817 - Oeste MG	0,2139 - Sul MG
Sul MG	1,1851 - Oeste MG	0,0478 - Centro MG
Oeste MG	1,1851 - Sul MG	0,5817 - Norte MG
Norte S. Paulo	1,0673 - Leste MG	0,1978 - Centro MG

As variáveis *EUA* e *E* apresentaram maior contribuição relativa, pelo método de Singh, para a dispersão das variáveis canônicas (Figura 6). As variáveis de menor contribuição foram *AeCi/Ca* (Figura 4).

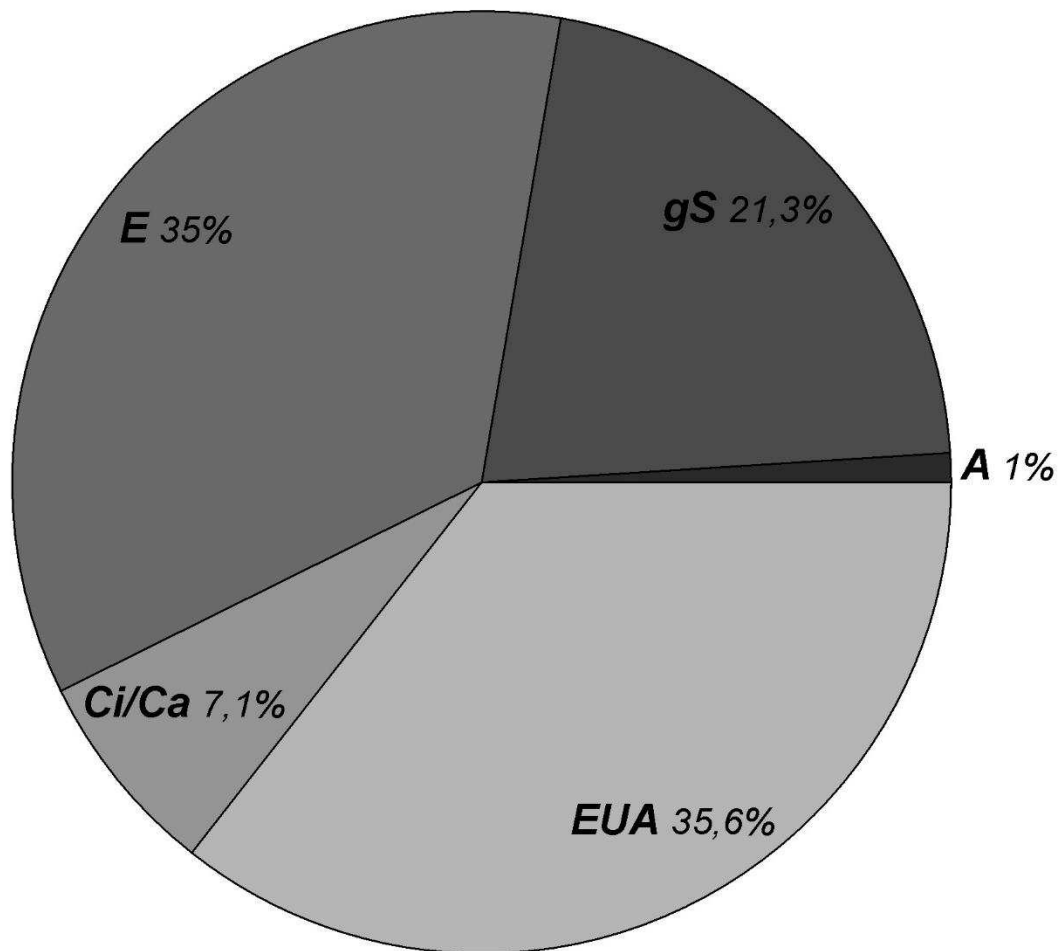


Figura 4. Contribuição relativa, pelo método de Singh dataxa fotossintética (*A*, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (*gs*, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (*E*, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), relação entre a concentração interna e externa de CO_2 (*Ci/Ca*) e eficiência do uso da água (*EUA*) para o estudo da diversidade (D^2) fotossintética de seis populações de macaúba com ~2,5 anos de idade, avaliadas durante quatro meses da estação seca.

Agrupamento UPGMA

O agrupamento utilizando o método hierárquico UPGMA resultou na formação de três grupos, considerando Mojena (1977) como critério de corte em 0,39 (Figura 5). O coeficiente de correlação cofenético obtido para o dendrograma demonstra o ajuste entre a representação gráfica das distâncias no dendrograma e sua matriz original de dados ($r = 0,95$). Grupo I foi composto pelas populações do Centro, Sul, Leste e Norte de Minas Gerais. O Grupo II constituído pela população do Norte de São Paulo. Já o Grupo III foi representado pela população do Oeste de Minas Gerais (Figura 5). Os dois grupos com maior distância entre si foram os Grupo II e III, cujas populações descendem de

localidades pertencentes ao bioma Cerrado (Figura 5). O Grupo I é constituído pelas quatro populações mais próximas entre si: Centro, Sul, Leste e Norte de Minas Gerais (Figura 5). As três populações mais próximas dentro deste grupo pertencem ao bioma da Floresta Atlântica, e a população de maior distância dentro deste grupo é proveniente do Norte de Minas Gerais e descende do bioma Cerrado (Figura 5).

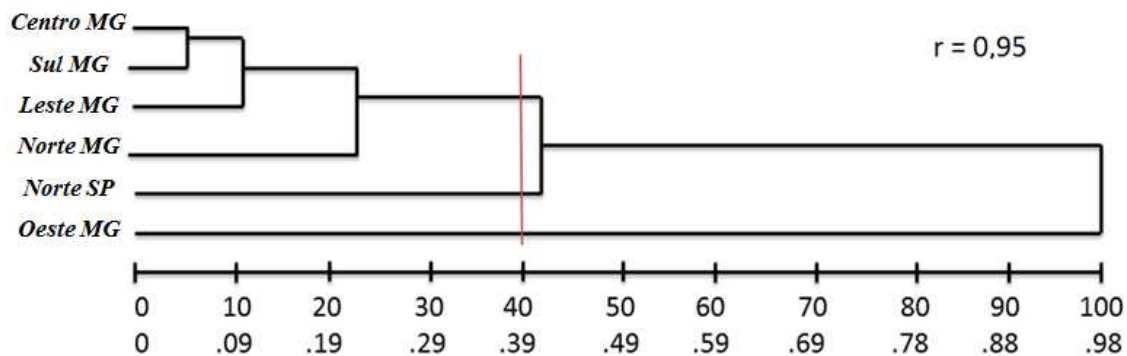


Figura 5. Dendrograma obtido pelo método de dissimilaridade UPGMA, com base na distância generalizada de Mahalanobis, a partir das variáveis de trocas gasosas de seis populações de macaúba com ~2,5 anos de idade, avaliadas durante quatro meses da estação seca. O valor de r corresponde ao coeficiente de correlação cofenético obtido para o dendrograma. O segmento de reta representa o ponto de corte por critério local segundo Mojená 1977.

Variáveis canônicas

A análise multivariada, com base nas variáveis canônicas, avalia o grau de similaridade entre as populações de estudo, utilizando a matriz de covariância residual e covariância fenotípica gerada para as variáveis avaliadas *A*, *gs*, *E*, *Ci/Cae EUA*. Este método resumiu a três variáveis canônicas (VC1, VC2 e VC3), que retiveram, respectivamente, 65,65%, 26,06% e 6,27% da variação total das 5 variáveis *A*, *gs*, *E*, *Ci/Cae EUA* (Tabela 5). Assim, variáveis canônicas plotam, no plano cartesiano, pontos que representam as posições das variâncias de cada população. Portanto, as três populações próximas, Centro, Leste e Sul, possuem variâncias próximas (Figura 6). Optou-se pela plotagem das variáveis canônicas nos 3 eixos (X, Y e Z) devido à facilidade de visualização das distâncias entre a população do Leste (L) e as do Centro (C) e do Sul

(S), apesar de apenas 6,27% da variação ser representada por VC3 (Figura 6, Tabela 5).

A população Oeste de Minas Gerais é de maior distância de variância dentre todas as outras populações avaliadas (Figura 6). A população Norte de Minas Gerais e Norte de São Paulo se mostram distantes entre si e das demais (Figura 6).

Tabela 5. Estimativa dos coeficientes de ponderação (λ_j - %), autovalores (A_j) das variáveis canônicas das trocas gasosas (taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração, relação entre a concentração interna e externa de CO₂ e eficiência do uso da água) de seis populações de macaúba com ~2,5 anos de idade, avaliadas durante quatro meses da estação seca.

<i>Variável Canônica</i>	λ_j (%)	A_j
VC1	65,6506004	65,6506004
VC2	91,7110947	26,0604944
VC3	97,9835245	6,2724298
VC4	99,9964259	2,0129013
VC5	100,00	0,0035741

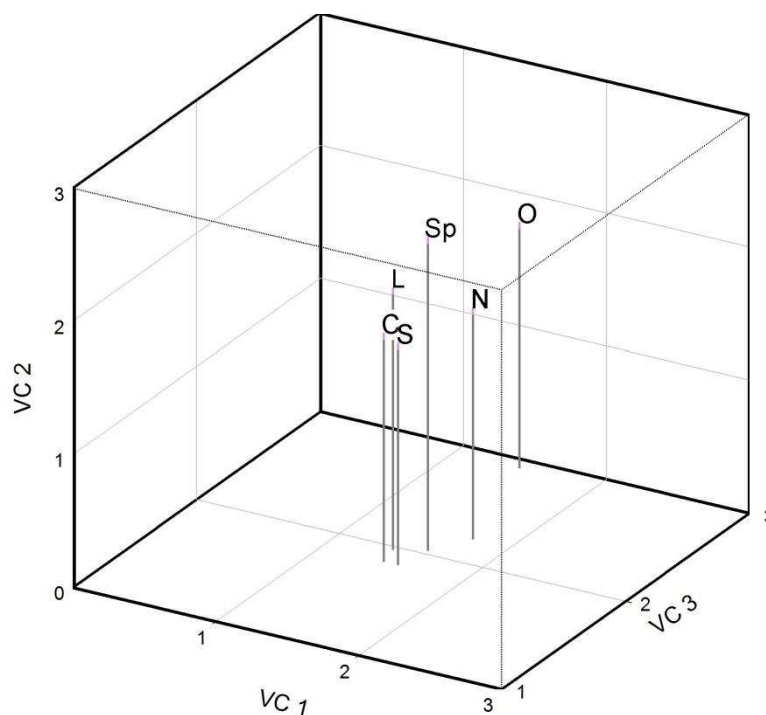


Figura 6. Dispersão gráfica de seis populações de macaúba, em relação as três primeiras variáveis canônicas, estabelecidas pela combinação linear das cinco variáveis de trocas gasosas, avaliadas durante quatro meses da estação seca. Populações: Centro MG (C); Leste MG (L); Norte MG (N); Oeste MG (O); Norte São Paulo (Sp); Sul MG (S).

Análise de trilha

A análise de trilha compõe um método de desdobramento das correlações estimadas, em efeitos diretos e indiretos das variáveis sobre uma variável básica. Esta análise demonstra a relação de causa e efeito entre as variáveis através do desdobramento de correlações do conjunto de caracteres estudados (Cruz & Regazzi, 1997). O desdobramento do coeficiente de correlação entre *A* e as quatro variáveis explicativas (*gs*, *E*, *Ci/Ca* e *EUA*), para os dois grupos, está representado na tabela 6.

No Grupo I (Centro, Leste e Sul MG; Tabela 5), os efeitos diretos positivos de maior magnitude sobre *A* foram conferidos pelas variáveis *gs*, seguido de *EUA*, *E* e *Ci/Ca*, respectivamente (Tabela 6). A variável *gs* mostrou maior magnitude de efeito total sobre *A* (0,9994), sendo 0,4981 devido a efeito direto. A magnitude de todas as correlações obtidas entre as variáveis e *A* se destaca também pelo efeito indireto positivo de *gs* via outras variáveis (0,4511) (Tabela 6). *E* também mostrou efeito total sobre *A* (0,8039) com moderado efeito direto (0,2941) e considerável efeito indireto, principalmente via *gs* (0,3904). *EUA* mostrou efeito positivo total, direto e indireto via *gs*, indicando que todas as variáveis avaliadas contribuem positivamente para determinação do valor de *A* no grupo FA (Tabela 6). Entretanto, os efeitos negativos indiretos de *EUA* via *E* e *Ci/Ca* (-0,1022, -0,1064) diminuíram consideravelmente seu efeito total sobre *A*.

No Grupo II (Norte SP, Oeste e Norte MG; tabela 5), os efeitos diretos positivos e de maior magnitude sobre *A*, foram das variáveis *gs*, seguido de *Ci/Ca* e *E*, em ordem decrescente (Tabela 6). *gs* mostrou maior magnitude de efeito total sobre *A* (0,9933), sendo que deste total, 0,5512 foi efeito direto. A magnitude de todas as correlações obtidas entre as variáveis e *A* se destaca ainda por grande efeito indireto positivo de *gs* via as outras variáveis (0,4422) (Tabela 6). A maior relação de causa e efeito demonstra que para o Grupo II *gs* é o componente fisiológico de maior influência nos valores de *A*. *Ci/Ca* tem efeito total de 0,7367 sobre *A*, com efeito direto da ordem de 0,4590 e efeito indireto

via *gs* (0.3614). *EUA* possui efeito negativo direto (-0,1623) e indireto via *gs* e *E* (-0,2536, -0.1102) sobre *A*. Efeito negativo indica que o aumento em *EUA* corresponde a diminuição da *A* e vice versa obtidos do Grupo II (Tabela 6).

Tabela 6. Análise de trilha obtida pela taxa fotossintética (*A*, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (*gs*, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (*E*, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), relação entre a concentração interna e externa de CO_2 (*Ci/Ca*) e eficiência do uso da água (*EUA*) de seis populações de macaúba com ~2,5 anos de idade, avaliadas durante quatro meses da estação seca. A leitura diagonal da tabela indica o valor do efeito direto da variável explicativa sobre a variável principal. Os efeitos indiretos são indicados pela combinação entre cada variável da 1ª coluna via a variável da 1ª linha.

<i>A</i>	Grupo I - Floresta Atlântica					Grupo II - Cerrado				
	<i>gs</i>	<i>E</i>	<i>Ci/Ca</i>	<i>E.U.A.</i>	<i>Efeito Total</i>	<i>gs</i>	<i>E</i>	<i>Ci/Ca</i>	<i>EUA</i>	<i>Efeito Total</i>
<i>gs</i>	0.498	0.230	0.127	0.093	0.999	0.551	0.066	0.301	0.074	0.993
<i>E</i>	0.390	0.294	0.194	-0.105	0.803	0.328	0.111	-0.098	0.160	0.502
<i>Ci/Ca</i>	0.317	0.287	0.199	-0.161	0.663	0.361	-0.023	0.459	-0.059	0.736
<i>EUA</i>	0.154	-0.102	-0.106	0.302	0.278	-0.253	-0.110	0.169	-0.162	-0.357

Coefficiente de determinação Grupo II = 0.9999, Grupo I = 0.9547; Efeito da variável residual Grupo II = 0.0041, Grupo I = 0.2225. Apenas para Grupo I diagnosticou-se multicolinearidade, assumindo um valor de $k = 0.1002$

Anatomia foliar

Na superfície adaxial dos folíolos da macaúba há presença de células epidérmicas de formato losangular, com diferentes dimensões (Figura 8A). A epiderme da superfície abaxial possui células retangulares, paredes retas, alongadas e espessas, orientadas em fileiras que acompanham o eixo longitudinal do folíolo. Há presença de uma hipoderme cujas células são mais volumosas. A folha da macaúba é hipoestomática, seus estômatos são do tipo tetracítico, estando distribuídos uniformemente pela superfície abaxial, onde se encontram dispostos em fileiras longitudinais, paralelos às nervuras (Figuras 8). As células-guarda apresentam morfologia reniforme, circundadas por quatro células

subsidiárias, duas células alongadas nas laterais e duas células quadradas ou ovóides nos polos.

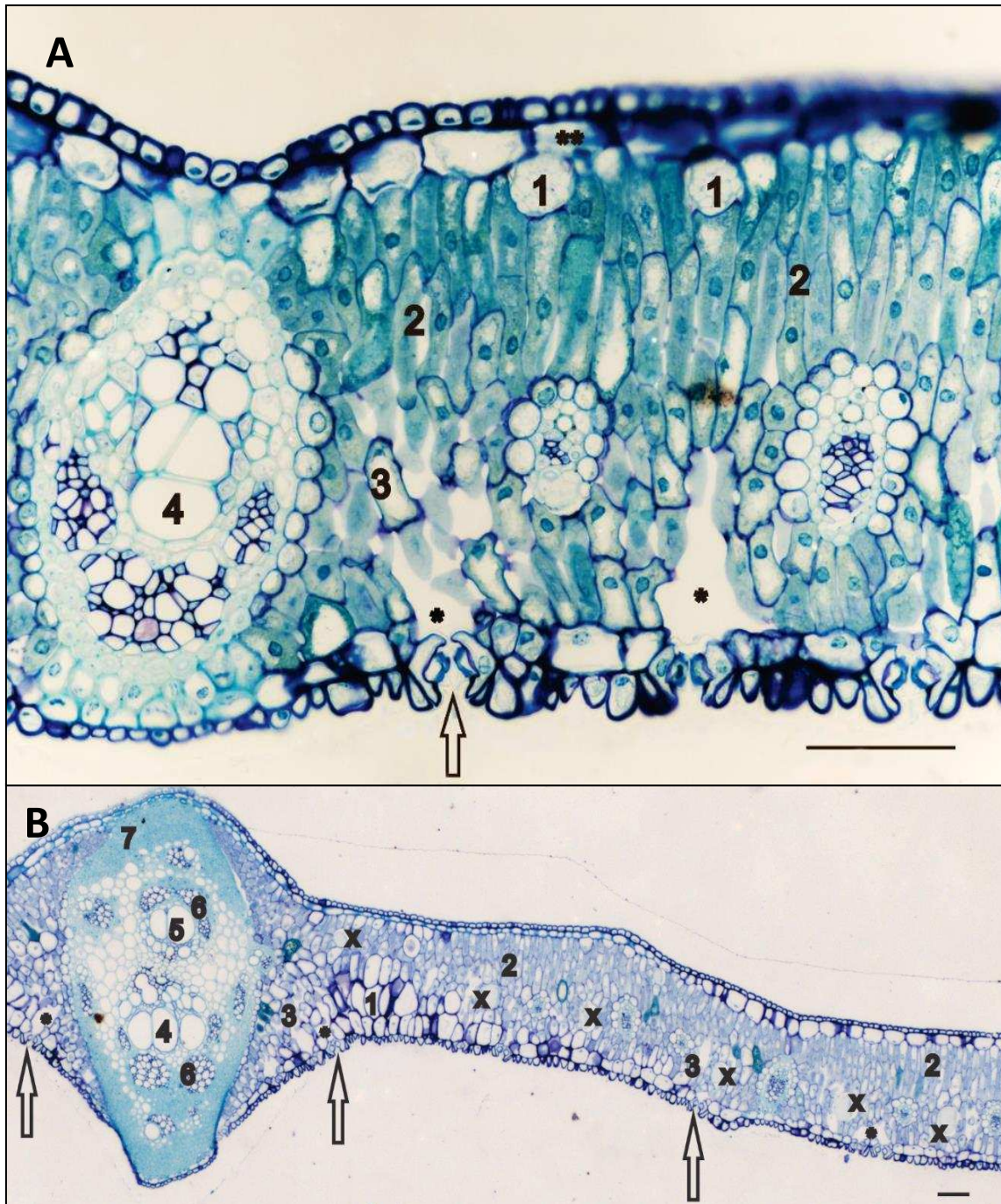


Figura 8. Corte transversal do folíolo de macaúba, em aumento de 10x (A) e 4x (B). Asteriscos duplos indicam a presença de células hipodérmicas (A). As setas indicam a localização dos estômatos (A e B). Número 1 indica feixes de fibras (A) e células buliformes (B). Número 2 indica parênquima paliádico (A e B). Número 3 indica parênquima lacunoso (A e B). Número 4 indica Feixes Vasculares do Xilema (A e B). Números 5 e 6 indicam Feixes Vasculares do Floema (B). Número 7 indica Feixes de Fibras da nervura central (B). Asteriscos indicam câmara subestomática (A e B). Letra X indica Feixes de Fibras distribuídos ao longo do folíolo (B). Barra = 2µm.

Diferenças qualitativas na anatomia das populações não foram observadas. Há volumosa presença de tricomas formando uma superfície esbranquiçada e aveludada na superfície abaxial, raramente ocorrente na superfície adaxial. As células epidérmicas abaxiais são irregulares, os estômatos se localizam ao nível das células epidérmicas. As células-guarda possuem um espessamento na região de contato entre elas, formando uma crista com aspecto triangular (Figura 8). Anexas às superfícies da epiderme abaxial, há presença de células hipodérmicas retangulares e paredes espessas que, quando próximas à nervura central, assumem formato abaulado ganhando o nome de células buliformes. O parênquima paliçádico é bisseriado ou triseriado (Figura 8), e o parênquima lacunoso, disforme, contendo de três a quatro camadas de células irregulares intercaladas por feixes vasculares colaterais de diferentes calibres. O feixe vascular central ocupa toda a extensão do mesofilo e encontra-se envolvido por uma bainha fibrosa espessa (Figura 8). As nervuras secundárias estão circundadas pelo parênquima lacunoso, estando envoltos por fibras nas regiões polares e células parenquimáticas nas laterais (Figuras 8).

Citogenética

As preparações citogenéticas da macaúba apresentaram cromossomos metafásicos bem definidos para contagem cromossômica. O número de cromossomos observado em todas as populações avaliadas foi $2n = 30$ (Figura 9).

Discussão

Os parâmetros da curva de luz, *Rd*, *α* , *Amax*, *PSL* e *PCL*, obtidos em meados do mês de abril, foram estatisticamente iguais entre as populações avaliadas (Tabela 3). Estes

resultados demonstram uniformidade fisiológica da fotossíntese entre as populações no início do período de estiagem. O mês de abril representa o final do período chuvoso e, no contexto deste trabalho, caracteriza-se como o momento de maior disponibilidade hídrica em solo para as populações de macaúba (Figura 2). Espécies de um mesmo gênero, indivíduos de mesma espécie ou ecótipos apresentam similaridade em seus indicadores fisiológicos quando submetidos a condições edafoclimáticas ótimas (Asemota e Conaire, 2010; Cavalcante et al., 2006; Oliveira Junior 2007; Lamade e Setyio 1996).

Os valores de α (eficiência quântica) mensurados para macaúba são indicativos e compatíveis aos valores de α descritos como padrão (referência) para plantas C4 (Tabela 3). Apesar de macaúba apresentar o metabolismo fotossintético do tipo C3, os valores de α obtidos, superiores a 0,6, indicam a alta eficiência do limbo foliar em fixar CO₂ por unidade de luz absorvido, sendo uma característica típica de plantas C4 (REFERÊNCIAS). Alta eficiência de fixação do carbono foi observada na fotossíntese das palmeiras *Elaeis guinensis* Jack. e *Cocos nucifera* (Gomes et al. 2008), que apresentaram valores de α próximos aos dos indivíduos de macaúba.

O avanço da estiagem diminuiu a disponibilidade hídrica ambiental, provocando fechamento estomático, indicado pela queda da g_s em todas as populações (Figura 1, 3). A síntese de ácido abicísico (ABA) ocorre principalmente nas células da raiz, e seu desbalanço sinaliza para o fechamento estomático, causando queda de g_s e E , como consequência da restrição hídrica (Gomes et al. 2008; Bacon 2004). Com o fechamento estomático, observou-se queda concomitante dos valores de E e A em todas as populações (Figura 3). Em paralelo, EUA aumentou, como resultado da manutenção da A em valores positivos frente a queda de g_s e E (Figura 3). Entre junho e agosto, os valores de C_i/C_a tiveram pouca variação, entre 0,7 e 0,8 em todas as populações, indicando manutenção da integridade bioquímica da fotossíntese frente à progressão da estiagem em todas as populações. Os valores de α , aliados a A positiva e manutenção dos valores de C_i/C_a ,

quando em queda de g_s e E , evidenciam uma fotossíntese robusta do ponto de vista bioquímico (Figura 3). Sob progressão de déficit hídrico no solo e no ambiente, o limbo foliar da macaúba é capaz de manter a fotossíntese em valores positivos, extinguir o CO_2 subestomático, criar o gradiente de concentração negativo propício à difusão de mais CO_2 , mesmo os estômatos estando fechados nos quatro meses consecutivos de estiagem. Os elevados valores de EUA durante a progressão da estiagem também são evidência de eficiência hídrica da macaúba em manter a fotossíntese em condições de reduzida disponibilidade hídrica ambiental (Figura 3).

A estimativa de h^2 para as variáveis de trocas gasosas indica a existência de variabilidade genética das variáveis E , EUA e g_s (Tabela 3). O valor de h^2 estimado para E é considerado de alta magnitude, uma vez que se encontra entre a faixa de 50% a 90% (Resende 1997). As h^2 estimadas para EUA e g_s são consideradas de média e baixa magnitude, respectivamente (Resende 1997). A evidência de herdabilidade indica possível ganho de seleção para estas variáveis, em um programa de melhoramento (Cruz XXXX). Mudanças de macaúba também mostraram variabilidade das trocas gasosas, com h^2 estimada de 50% para a variável EUA (Domiciano et al. 2015). Variações na capacidade fotossintética, entre 4 genótipos de trigo, permitiram estimar a h^2 de EUA em 32%, a qual, apesar de baixa, foi de grande importância para o seu programa de melhoramento genético (Driever et al. 2014). As estimativas de h^2 , CV_g e CV_g/CV_e para as variáveis A e Ci/Ca foram consideradas nulas, devido à obtenção de valores negativos (Tabela 3). Significa que a variabilidade observada para estas variáveis deve-se aos fatores ambientais, e, assim, seu componente genético pode ser considerado desprezível (referência de estatística multivariada). Este resultado é coerente com a natureza biológica da A e Ci/Ca , pois estas variáveis representam eventos bioquímicos complexos e altamente dependentes das condições ambientais. Desta forma, as variáveis fisiológicas A e Ci/Ca não são adequadas como caracteres alvos em programas de melhoramento para macaúba.

Por definição, duas ou mais populações serão geneticamente próximas se houver covariância de seus valores fenotípicos (Cruz et al. 2011). Nesta situação, populações de macaúba similares aproximar-se-iam em função da variância de suas variáveis fenotípicas referentes à fisiologia das trocas gasosas. Esta predição se dá por meio da diferença entre a variância ou o valor fenotípico observado em cada população e a variância ou o valor fenotípico individual (Cruz et al. 2011). As três populações mais próximas foram as mesmas nas duas metodologias utilizadas, tanto a distância generalizada de Mahalanobis (Tabela 4, Figura 6) quanto a correlação canônica (Figura 6). Do ponto de vista da fisiologia da fotossíntese, as populações do Centro, Sul e Leste de Minas Gerais são as mais próximas entre si (Tabela 4, Figuras 5 e 6). As populações de maior distância entre si são as do Norte de São Paulo, Norte e Oeste de Minas Gerais (Tabela 4, Figuras 5 e 6). A maior distância entre estas populações indica divergência ou diversidade fisiológica entre elas.

A similaridade estimada entre os valores de trocas gasosas, obtidos pela distância D^2 , assim como pelas correlações canônicas, demonstra existência de diversidade das variáveis de trocas gasosas entre as populações avaliadas (Figura 5 e 6). Do ponto de vista fisiológico, as variáveis E e EUA , de maior peso para determinação das distâncias (Figura 4), são relacionadas com o controle da perda de água pelo limbo foliar. A associação entre as características fisiológicas de robustez bioquímica (Figura 3), em conjunto com os elementos xeromórficos observados na anatomia foliar (Figura X), incrementam a “economia de água” na fotossíntese da macaúba, durante a progressão da estação seca. Portanto, plantas de macaúba com diferentes níveis de tolerância à escassez hídrica podem ser obtidas, por ganho de seleção desta característica, em um programa de melhoramento. O controle do fechamento estomático foi o caráter usado na diferenciação de genótipos de coco anão durante a progressão da restrição hídrica por Gomes et al. (2008).

Do ponto de vista anatômico, a ocorrência de estômatos restritos a face abaxial é descrita como uma adaptação a ambientes mesofíticos e xeromórficos (Esau 1985; Leite e Scatena, 2001; Passos e Mendonça 2006). Plantas hipostomáticas, como a macaúba, podem evitar a incidência direta da luz sobre as células guarda e poro estomático, diminuindo a *E* (Esau 1985). Características xeromórficas, como as encontradas na anatomia foliar da macaúba, são evidência de adaptações morfológicas ao status hídrico ambiental. A volumosa ocorrência de tricomas restritos à face abaxial representa uma barreira de resistência à transpiração, auxiliando na economia hídrica (Shields 1950; Esau 1985). A presença de hipoderme também foi constatada, representando uma segunda camada de células abaixo das células epidérmicas (Figura 2). Sua coloração azulada indica a presença de mucilagem glicoproteica, o que sugere aumento da resistência mecânica, assim como armazenamento hídrico (Esau, 1985). Observou-se a presença de células buliformes associadas à nervura central, com função motriz no mecanismo de enrolamento das folhas, em resposta à queda do seu potencial hídrico (FAHN, 1990). Não se identificaram diferenças qualitativas entre as características anatômicas avaliadas entre as populações. Porém, percebe-se acúmulo de características anatômicas relacionadas a ambientes xeromórficos, as quais certamente estão envolvidas na evidente robustez hídrica observada.

A diversidade fisiológica encontrada não se correlacionou ao número cromossômico obtido para as populações de macaúba, que foi de $2n = 30$ cromossomos para todos os indivíduos (Figura XXX, Tabela XXX). O número de cromossomos obtido neste trabalho não diferiu do determinado por Abreu et al. 2011 para macaúbas provenientes do Pará.

As populações de maior proximidade têm como origem o bioma Floresta Atlântica, assim como as de maior distância tem como origem o bioma Cerrado (Figura 1, Tabela 1). Considerando que as variáveis de maior peso para estimar as distâncias

foram a *E*, *EUA* e *gs* (Figura 4), as características hídricas do local de origem podem representar um fator de pressão seletiva sobre suas populações ancestrais. De fato, há evidências de que a disponibilidade hídrica e a temperatura foram os fatores ambientais determinantes na distribuição geográfica das palmáceas em continente americano (Couvreur et al., 2011; Tomlinson 2006). De forma semelhante, Manfio (2010) observou a aproximação de genótipos de mesmo bioma ao estudar a diversidade da morfologia dos frutos de macaúba. Assim como Lanes et al. (2014), relacionaram a origem de indivíduos de macaúba ao seu padrão de aproximação, estudando a diversidade com marcadores moleculares microssatélite em populações de macaúba depositadas no BAG-macaúba. Resultados de correspondência entre variação fotossintética e ambientes de origem também foram encontrados por Kundu e Tigerstedt (1998) para espécie arbórea neem (*Azadirachta indica*). As barreiras geográficas que impedem o fluxo gênico entre as populações de macaúba (Lanes et al. 2014) e que influenciam sua diversidade morfológica (Manfio 2010) podem atuar também na determinação da sua diversidade fisiológica (Figura 5 e 6). Lanes et al. (2014) atribuíram a diversidade genética observada em macaúba à sua extensa área de ocorrência, justificando sua elevada plasticidade fenotípica. Da mesma forma, a robustez e diversidade fisiológica observadas (Tabela 3; 4) permitem à macaúba explorar toda a extensão territorial em que ocorre (Figura 2; 5, Tabela 4).

Geber e Dawson (1997) observaram que a variação fotossintética em populações de *Polygonum arenastrum* se correlaciona às características ambientais de seus locais de origem. Portanto, a aproximação das populações de coincidente descendência e da flocimática é evidência da conservação das características fisiológicas relacionadas a *E* e a *EUA*, entre as gerações de matriz e seus descendentes depositados no BAG-macaúba. Do ponto de vista evolutivo, considera-se que as plantas de macaúba, provenientes das regiões de Floresta Atlântica, estiveram submetidas a um ambiente com maior

disponibilidade hídrica, maior umidade relativa e temperaturas amenas, característica ocorrentes nas médias históricas deste bioma (Tabela 1). De forma semelhante, as populações mais distantes, provenientes do Cerrado, estiveram submetidas a um ambiente de marcada sazonalidade pluviométrica, menores valores de umidade relativa do ar e maiores temperaturas durante sua história evolutiva, como verificado na (Tabela 2).

A análise de trilha foi realizada a partir da separação de dois Grupos de populações em função das proximidades fisiológicas observadas. Portanto, para análise de trilha, o Grupo I é composto pelas populações de menor distância, o que indica maior proximidade fisiológica, Centro MG, Sul MG e Leste MG (Figura 2, 6; Tabela 1). Grupo II é constituído por populações de maior distância, o que indica sua menor proximidade fisiológica, Oeste, Norte MG e Norte SP (Figura 2, 6; Tabela 1). Devido aos baixos valores de h^2 para A (Tabela 3), esta variável foi colocada como dependente na análise de trilha, permitindo estudar como as outras variáveis podem influenciá-la. Este método foi eficaz em identificar o nível de correlação das variáveis fisiológicas que influenciam nos valores de A e diferenciar os grupos I e II quanto a esta correlação (Figura 7). Há efeito direto da variável E sobre a A da macaúba nos dois grupos (Tabela 6; Figura 7). Entretanto a magnitude de seu efeito é diferente em cada grupo (Tabela 6). A diferença na magnitude dos efeitos diretos das variáveis de trocas gasosas sobre a A é evidência da diferenciação acerca do controle hídrico em macaúba. O grupo I demonstrou maior magnitude de efeito direto da E sobre os valores de A , quando comparado ao grupo II (Tabela 6; Figura 7). Estes resultados apontam para uma diferenciação de estratégia de manejo da água em função da A entre as populações que compõe os dois grupos.

No Grupo I, houve correlação direta e de grande magnitude da E influenciando A (Tabela 6). Neste grupo, observamos correlação positiva direta entre A e C_i/C_a , e correlação negativa direta entre A e g_s (Tabela 6). Significa que o fechamento estomático, representado pela queda de g_s , resultará na diminuição do influxo CO_2 ambiental para o

ciclo de Calvin, ocasionando queda dos valores de A . Este padrão de resposta é coerente onde há disponibilidade hídrica suficiente na maior parte do tempo, como é o caso do bioma de origem deste grupo, a Floresta Atlântica (Tabela 1). Levitt (1980) classifica plantas com este padrão de resposta como “evitadores de seca do tipo gastadores”, por manterem os estômatos abertos mesmo sob escassez hídrica, como visto para o grupo I (Figura 7).

No grupo II, a A tem correlação direta e positiva, tanto com g_s quanto com E . Neste grupo a EUA é diretamente correlacionada ao g_s limitando a E e mantendo A (Tabela 6; Figura 7). Esta interpretação concorda com o modelo de equilíbrio ótimo entre a perda de água e a absorção de CO_2 mantido por controle estomático, proposto por Cowan e Farquhar (1977). Esta é uma característica frequente em genótipos adaptados à condição de deficiência hídrica (Chaves, 1991). Silva et al. (2013) relataram diferenças na influência das variáveis de trocas gasosas entre diferentes genótipos de cana submetidos a estresse hídrico, envolvendo estratégias bioquímicas e estomáticas distintas na manutenção da fotossíntese, assim como observamos em macaúba.

As variáveis de trocas gasosas avaliadas são altamente influenciadas pelo ambiente, como previsto para caracteres de natureza quantitativa (Araus, et al. 2000;. Lessmann et al. 2001; Teng et al. 2004). No entanto, as diferenças na estratégia de trocas gasosas observadas entre os grupos I e II (Floresta Atlântica e Cerrado) são evidência de regulação fotossintética diferenciada entre as populações, assim como relatado para outras culturas (Geber e Dawson 1997; Silva et al. 2013; Driever et al., 2014; Domiciano et al.2015). Devido à complexidade do processo de fixação do carbono e à produtividade do vegetal, este recurso genético é subutilizado para fins de melhoramento de plantas (Flood et al., 2011).

Conclusão

Não houve alteração do número cromossômico entre as populações de macaúba avaliadas.

Não houve diferenças qualitativas de características anatômicas entre as populações, porém observamos acúmulo de características anatômicas relacionadas à economia hídrica, que certamente estão envolvidas na robustez hídrica observada.

Há diversidade fisiológica das variáveis *EUA*, *E egs* entre as populações avaliadas no *BAG-macaúba*, e sua variação se correlaciona com a distribuição geográfica das plantas matrizes.

A competência hídrica observada em macaúba capacita as populações a se estabelecerem na natureza, ocupando ambientes cuja disponibilidade hídrica é diferente, o que pode determinar sua dispersão ao longo do território brasileiro.

Considerando a natureza fisiológica do banco de dados, o regime de temperaturas e o status hídrico dos locais de origem representam um fator de pressão seletiva sobre a fisiologia das trocas gasosas para as populações ancestrais de macaúba.

A diversidade fisiológica observada e a alta h^2 da *E* indicam possibilidades de ganho genético no programa de melhoramento da macaúba.

A *E* apresenta diversidade em função da disponibilidade hídrica do local de origem. Esta variável se relaciona *ags* sendo um caráter herdável quando o objetivo for obter uma planta com maior ou menor grau de tolerância a seca.

As diferentes estratégias de controle da fotossíntese frente à escassez hídrica, observadas entre os grupos I - Floresta Atlântica e II – Cerrado, indicam diferenciação intraespecífica, com a existência de fenótipos fisiológicos distintos. A variação fisiológica intraespecífica constatada pode ser utilizada como matéria-prima para o programa de

melhoramento genético da macaúba, permitindo satisfazer as constantes exigências agrícolas, em consonância às condições ambientais.

Referências Bibliográficas

Abreu IS, Carvalho CR, Carvalho GMA and Motoike SY (2011) First karyotype, DNA C-value and AT/GC base composition of macaw palm (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae) a promising plant for biodiesel production. *Australian Journal of Botany* 59:149-155.

Araus JL, Casadeus JB, Nachit MM, Villegas D, Aparicio N, and Royo C (2000) Some Remarks on Ecophysiological Traits for Breeding. *Nouveaux defies Zaragoza; CIHEAM-IAMZ*. 620p.

Asemota O and Conaire B (2010) Identification of moisture stress tolerant oil palm genotypes. *Afr. J. AGRIC. Res.*5(22):3116-3121

Bacon, MA (2004) *Water use efficiency in plant biology*..Ed. Blackwell. 327 p.

Cavalcante JR and Conforto EC. 2006 Fotossíntese e relações hídricas de duas cultivares jovens de seringueira. *Rev. bras. Bot.* [online]. 2006, vol.29, n.4, pp.701-708. ISSN 0100-8404. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042006000400019>.

Chaves JH, Reis GG, Reis MGG, Neves JCL, Pezzopane JEM, Polli HQ (2004) Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. *Revista Árvore*, Viçosa, v.28, n.3, p.333-341,.

Chaves, MM. 1991 Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation; *Journal of Experimental Botany*, Vol. 42, No. 234 (January 1991), pp. 1-16

Coser, SM, Motoike SY, Corrêa TR, Pires TP, Resende MDV (2016) Breeding of *Acrocomia aculeata* using genetic diversity parameters and correlations to select accessions based on vegetative, phenological, and reproductive characteristics. *Genetics and Molecular Research* 15(4)

Coutinho LM (2006) O Conceito de Bioma. *Acta Bot. Bras.* 20(1);13-23.

Couvreur TLP and Baker WJ (2013) Tropical rain forest evolution: Palm as a model group. *BMC Biology* 11:48

Cowan IR, And Farquhar GD. (1977) Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology.* 31, 471-505.

Cruz CD, Regazzi AJ (1997) Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. 2.ed. Viçosa: UFV. 390p.

Cruz CD (2013) GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta Scientiarum.* v.35, n.3, p.271-276

Datta AK, Mandal A, Das D, Gupta S, Saha A, Pa R (2015) Polyploidy in Angiosperms: Genetic Insight to the Phenomenon. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86:513-522.

Domiciano GP, Alves AA, Laviola BG, Conceição LHCS (2015) Parâmetros genéticos e diversidade em progênies de macaúba com base em características morfológicas e fisiológicas. *Ciência rural, Santa Maria, RS.* V.45, n9, p 1599-1605.

Driever SM, Lawson T, Andralojc PJ, Raines CA, and Parry MA (2014) Natural variation in photosynthetic capacity, growth, and yield in 64 field-grown wheat genotypes. *Journal of Experimental Botany, Vol.65, n17, pp. 4959-4973.*

Evaristo AB, Grossi JAS, Carneiro ACO, Pimentel LD, Motoike SY and Kuki KN (2016) Actual and putative potentials of macauba palm as feedstock for solid biofuel production from residues. *Biomass and Bioenergy* 85:18-24.

Flood PJ, Harbinson J, and Aarts MGM (2011) Natural genetic variation in plant photosynthesis. *Trends in Plant Science*, June Vol. 16, n6.

Geber AM & Dawson TE.(1997) Genetic variation in stomatal and biochemical limitations to photosynthesis in the annual plant, *Polygonum arenastrum*. *Oecologia* 109:535-546

Gomes FP, Oliva MA, Mielke MS, De Almeida AF, Leite HG, Aquino LA. (2008) Photosynthetic limitations in leaves of Young Brazilian dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. 'nana') palm under well-watered conditions or recovering from drought stress. *Environmental and Experimental Botany* 62:195-204.

Kundu SK and Tigerstedt PMA. (1998) Variation in net photosynthesis, stomatal characteristics, leaf area and whole-plant phytomass production among ten provenance of neem (*Azadirachta indica*). *Tree Physiology*. 19, 47-52

Lanes ECM, Motoike SY, Kuki KN, Nick C, and Freitas RD (2014).Molecular Characterization and Population Structure of the Macaw Palm, *Acrocomia aculeata* (Arecaceae), Ex Situ Germplasm Collection Using Microsatellites Markers.*Journal of Heredity*

Lorenzi GMAC, Negrelle RRB (2006) *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. Ex. Mart.: Aspectos Ecológicos, Usos e Potencialidades. *Visão Acadêmica*, v. 7, n. 1, p. 1-12.

Manfio CE (2010) Análise Genética no Melhoramento da macaúba. Tese. Universidade Federal de Viçosa. 52p

Mengeistu FG, Motoike SY, Caixeta ET, Cruz CD, Kuki KN (2015) Cross-species amplification and characterization of new microsatellite markers for the macaw palm, *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). *Plant Genetic Resource*

Mojena, R. (1977) Hierarchical grouping method and stopping rules: an evaluation. *Computer Journal* 20:359-363.

Motoike SY; Lopes FA; Sá Junior AQ; Carvalho M; Oliveira MAR. (2007) Processo de germinação e produção de sementes pré-germinadas de palmeiras do gênero *Acrocomia*. Patente: PI0703780-7.

Munns R. (2005) Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* 167:645-663.

Pires TP, Souza ES, Kuki KN Motoike SY (2013) Ecophysiological traits of the macaw palm: A contribution towards the domestication of a novel crop. *Industrial crops and products* 44 200-210.

Röser M, Johnson MAT, Hanson L. (1997) Nuclear DNA amounts in palms (Arecaceae). *Botanica acta: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 110:79-89

Silva MA, Jifon JL, Santos CM, Jadoski, CJ, Silva, JAG (2013) Photosynthetic capacity and water use efficiency in sugarcane genotypes subject to water déficit during early growth phase. *Braz. Arch. Technol.* v. 56 n. 5: pp. 735-748,

Singh, Y.P.; Kumar, A.; Chauhan, B. P. S. 1981 Genetic divergence in pearl millet. *Indian Journal and Plant Breeding*. V.41, n1, p 186-190.

Tomlinson PB (2006) The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 5-14.

Walter H (1986) *Vegetação e Zonas Climáticas*. São Paulo, E.P.U. Ltda.

Wendel JF, Jackson SA, Meyers BC, Wing RA (2016) Evolution of plant genome architecture. *Genome Biology* 17:37.

Capítulo II – Diversidade fisiológica entre populações de macaúba, frente a restrição hídrica imposta em casa de vegetação

Introdução

Macaúba desponta como uma das espécies de maior vocação para produção de biocombustíveis nos trópicos, despertando grande interesse científico e econômico com o objetivo de desenvolver a cadeia produtiva agroindustrial da sua cultura (Evaristo de 2016; Motoike e Kuki, 2009; Silva, 1994). A eficiência e abundância na produção de óleo, cuja qualidade é ideal para produção de combustível, aliada às potencialidades de uso dos diversos produtos resultantes de seu processo produtivo, justificam este grande interesse (Evaristo de 2016; Motoike e Kuki, 2009; Almeida et al. 1998). Diversificar a matriz energética, substituindo culturas oleaginosas anuais por culturas perenes nativas, pode aumentar a produtividade, agregando responsabilidade ambiental, com menores custos de implementação, devido ao maior ciclo produtivo e à ausência de gastos com plantios constantes (Almeida et al. 1998).

Macaúba se estabelece como espécie pioneira, germinando e se desenvolvendo a pleno sol, ocorre em grande parte do território nacional em biomas como Cerrado, Caatinga e Floresta Atlântica, muitas vezes sendo submetida a períodos de seca sazonais (Lorenzi, 2006; Motta, 2002; Bondar, 1964; Henderson et al., 1995). A sua ocorrência nos diversos biomas, dentro e fora do território brasileiro, é evidência de que diferentes populações desta espécie podem enfrentar condições edafoclimáticas variadas e, portanto, pressões seletivas próprias de cada microrregião de ocorrência. A disponibilidade e a sazonalidade hídrica, por influenciarem diretamente na fotossíntese e conseqüentemente afetarem o crescimento e o sucesso reprodutivo de qualquer espécie vegetal, são consideradas os principais obstáculos na constante busca pela produtividade (Reddy et al., 2004; Blum, 2005; Neumann, 2008; Flood et al., 2011; Chaves, 1991; Cha-um et al.,

2010; Gomes et al., 2008; Djibril et al., 2005). O déficit hídrico é o estresse abiótico que mais afeta a agroindústria mundial, interferindo diretamente em mais de 1,2 bilhões de ha de áreas plantadas ao redor do globo (Chaves and Oliveira, 2004; Kijne, 2006; Passioura, 2007). Como consequência dos efeitos do aquecimento global, estima-se que episódios de escassez hídrica serão cada vez mais frequentes e abrangentes, interferindo consideravelmente na agricultura mundial, com perdas significativas da produção agrícola (Cha-um et al. 2013; Murray et al. 2012; Sena et al. 2012).

Características de resistência/tolerância a estresses abióticos, como o déficit hídrico, são desejáveis, no sentido de melhoria da cultura frente à iminente condição de mudanças climáticas. O rendimento da produtividade não depende apenas do genoma, mas também de fatores ambientais, que incluem condições luminosas, umidade relativa, disponibilidade hídrica, estrutura e composição do solo, adequado manejo agrícola. (Cha-um et al. 2010; Henson and Dolmat, 2003; Kallarack et al., 2004; Henson and Harun, 2005). Quando o período de duração da restrição hídrica é prolongado, a desidratação do vegetal se torna mais grave e outros fatores ambientais de estresse são sobrepostos, resultando em alterações profundas nas funções metabólicas, afetando a fisiologia da produção e da reprodução da planta (Chaves, 1991). Os mecanismos de resistência à seca nos vegetais envolvem respostas morfológicas, bioquímicas e fisiológicas (Farooq et al. 2009). Tolerância à seca é definida como a capacidade de crescer, florescer e apresentar rendimento econômico sob disponibilidade hídrica limitada (Farooq et al. 2009). Para lidar com a seca, as plantas tolerantes apresentam mecanismos de defesa contra o déficit hídrico (Chaves e Oliveira 2004). Ao longo da evolução vegetal, as plantas desenvolveram diversas estruturas e mecanismos que lhes capacitam resistir a vários níveis de deficiência hídrica. Os mecanismos de resistência à seca são classificados como escape ou fuga, retardo ou evitação e tolerância. As plantas que adotam a estratégia de “fuga” apresentam rápido desenvolvimento fenológico e alto grau de plasticidade, sendo

capazes de completar seu ciclo de vida durante a época de maior disponibilidade hídrica ambiental (Farooq et al. 2009; Araus et al., 2002). O tempo de floração sincronizado com as estações do ano é uma característica importante, que está relacionada à esta adaptação à seca, (Farooq et al. 2009; Araus et al., 2002). O retardo ou evitação da desidratação corresponde à manutenção do turgor e volume celular, tanto pelo robusto e abundante sistema radicular quanto pela redução da transpiração por meio do controle estomático, além da presença de cutícula e tricoma nas folhas. Biomassa total do vegetal, estrutura de copa, densidade estomática e profundidade de raiz são as características mais marcantes que contribuem para a tolerância vista em vegetais que evitam a perda de água (Subbarao et al., 1995). Desta forma, a tolerância à seca envolve adaptações que permitem a planta enfrentar a restrição hídrica, e a combinação destas características inerentes determina a capacidade do vegetal de se sustentar sob oferta limitada de água.

Diante da diversidade que macaúba apresenta na *E* e *EUA*, frente aos efeitos da escassez hídrica, o objetivo deste trabalho é avaliar as consequências do déficit hídrico imposto em ambiente controlado, e como as interações entre estas variáveis podem afetar a capacidade fotossintética da macaúba perante baixa disponibilidade hídrica. Sendo assim o objetivo deste estudo foi avaliar as respostas ecofisiológicas e os níveis de susceptibilidade de diferentes populações de macaúba, procedentes de biomas contrastantes, à simulação de escassez hídrica, bem como os seus possíveis mecanismos de resistência ao estresse hídrico.

Material e métodos

Material Vegetal e Tratamentos

Sementes de macaúba coletadas em diferentes regiões do estado de Minas Gerais (Tabela 1) foram germinadas de acordo com metodologia proposta por Motoike et al., (2007), no Laboratório de Melhoramento de Palmáceas da Universidade Federal de Viçosa. O preparo das mudas se deu a partir do plantio em vasos de 15 litros, mantidos em casa de vegetação, no Departamento de Fitotecnia /UFV. As mudas são procedentes de dois biomas contrastantes; as regiões de origem foram classificadas quanto à sua formação fitofisionômica/morfoclimática e quanto ao bioma a que pertencem, segundo as definições de Coutinho (2006) (Tabela 1).

Após 6 meses de plantio, as mudas foram submetidas aos tratamentos controle e de déficit hídrico. As mudas do tratamento controle foram constantemente irrigadas durante todo o período experimental. As mudas do tratamento de estresse foram submetidas à suspensão da irrigação até que a taxa fotossintética líquida atingisse valores próximos a zero.

Tabela 1 – Classificação fitogeográfica e características meteorológicas das localidades de origem das populações matrizes de macaúba, das quais foram avaliados seus provenientes, em casa de vegetação.

Populações Testadas

Procedência¹

Características meteorológicas ²

	Região Geográfica	Região Morfoclimática	Biomas	Temperatura (°C)	Precipitação (mm)	Umidade (%)
Campo Grande (CG)	Oeste MS	Cerradão	Cerrado	26,0 °C	1 490 mm	82%
Rio Verde (RV)	Oeste GO	Cerradão	Cerrado	31,5 °C	1 203 mm	40%
Luz (LZ)	Norte MG	Cerrado	Cerrado	22,4 °C	986,4 mm	67%
São João Del Rey1(SJ)	Sul MG	Floresta Semi-decídua	Floresta Atlântica	19,2 °C	1 456,3 mm	78%
São João Del Rey2 (SR)	Sul MG	Floresta Semi-decídua	Floresta Atlântica	19,2 °C	1 456,3 mm	78%
Nossa Senhora do Ó (NS)	Centro MG	Floresta Semi-decídua	Floresta Atlântica	21,0 °C	1 490 mm	82%

¹Coutinho (2006) e Walter (1986)

²Médias Anuais Históricas (INMET 2014)

³Agrupamento das populações descendes com base na procedências (bioma) e umidade relativa:

Grupo Cerrado (UR ≥ 65%): Oeste MS, Oeste GO, Norte MG;

Grupo Floresta Atlântica (UR ≤ 65%): Sul MG e Centro MG.

Trocas Gasosas

As trocas gasosas das mudas foram registradas uma vez por semana, desde um dia antes da interrupção da irrigação, até que a fotossíntese líquida do tratamento de estresse chegou a zero em todas as populações, após 5 semanas de tratamento. As variáveis avaliadas foram: taxa de assimilação líquida de carbono ou fotossíntese líquida (A - $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s - $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), perda de vapor d'água por transpiração (E - $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e a concentração de CO_2 no mesofilo (C_i - $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$). Estas variáveis foram obtidas utilizando o IRGA (*Infra Red Gas Analyser*), sistema de medição de gases por infravermelho (LCPro - ADC Bioscientific LTD, Hertfordshire, UK). A câmara foliar equipada possui uma área de $5,8 \text{ cm}^2$. O registro das trocas gasosas foi realizado sob concentração de CO_2 , temperatura e vapor de água ambiental. O ar de referência foi coletado a 1,50 m de altura do solo, homogeneizado em galão plástico com volume de 20 L(buffer). O registro das trocas gasosas foi realizado entre as 8 e 11 horas da manhã, utilizando os folíolos da região mediana da 2ª folha completamente expandida após a flecha como proposto para esta espécie (Pires et al., 2013).

Potencial Hídrico de Folha

Quando a *A* atingiu valores próximos a zero em todas as populações, o potencial hídrico de folha (Ψ) foi obtido no período antemanhã. Para isso, o folíolo da seção mediana da 2ª folha completamente expandida após a flecha foi excisado, e a medida de seu Ψ registrado por meio da utilização de uma câmara de pressão de Scholander (Scholander et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA).

Conteúdo Relativo de Água

Quando a *A* atingiu valores próximos a zero em todas as populações, medições do teor relativo de água no tecido foliar foram obtidas em folíolos da 2ª folha completamente expandida após a flecha. Um folíolo foi seccionado em sua porção proximal e imediatamente registrado seu peso fresco (PF). Posteriormente, este mesmo folíolo foi submerso em água desionizada à 25°C, mantido no escuro por 24 horas e registrado seu peso túrgido (PT). Em seguida, seu peso seco (PS) foi obtido após desidratação em estufa ventilada a 90°C por 48 horas. O teor relativo de água do folíolo foi calculado pela fórmula:

$$\text{Teor Relativo de Água (TRA)} = ((\text{PF}-\text{PS})/(\text{PT}-\text{PS}))\times 100$$

Permeabilidade de Membrana

Quando a *A* atingiu valores próximos a zero em todas as populações, discos foliares foram coletados de folíolos inseridos na 2ª folha completamente expandida após a flecha. A permeabilidade de membrana foi estimada por meio do extravasamento de eletrólitos (Tarhanen et al. 1999), com a utilização de um condutímetro (MacCann e Solomon 2000). Para isso, dez discos foliares de 5 mm de diâmetro foram colocados em tubos de ensaio com tampa rosqueável, contendo 10 ml de água desionizada. Após 12 horas à temperatura ambiente, a condutividade inicial (Condut. i), foi registrada.

Posteriormente, os tubos foram colocados em banho Maria a 90°C por duas horas, e a condutividade final (Condut. f) registrada. A permeabilidade relativa da membrana (PM) foi calculada pela relação:

$$PM = \text{Condut. i} / (\text{Condut. i} + \text{Condut. f}) \times 100 \text{ (Tarhanen et al. 1999).}$$

Análise estatística

O delineamento estatístico utilizado foi inteiramente casualizado, desta forma os dados foram obtidos de seis populações (Tabela 1), submetidas a dois tratamentos hídricos, cada qual com seis repetições, em esquema fatorial 2x6. Os dados obtidos atenderam às pressuposições de normalidade e homocedasticidade. Posteriormente, as médias foram submetidas à análise de variância e comparadas pelo teste de Duncan ($p \leq 0,05$). As análises estatísticas foram realizadas no software GENES (Cruz 2016).

Resultados

Permeabilidade relativa de membrana

Ao final do período experimental, não houve efeito significativo na comparação entre tratamentos, para os valores de permeabilidade relativa de membrana. Desta forma, constata-se a manutenção da integridade de membrana, mesmo sob a restrição hídrica imposta, em todas as populações avaliadas. Em média, as populações da floresta atlântica mostraram sempre maiores valores de **PM** quando comparadas às populações do cerrado, com acentuação desta diferença no tratamento submetido à escassez hídrica. Independente do tratamento de disponibilidade hídrica, diferenças significativas foram encontradas entre as populações avaliadas.

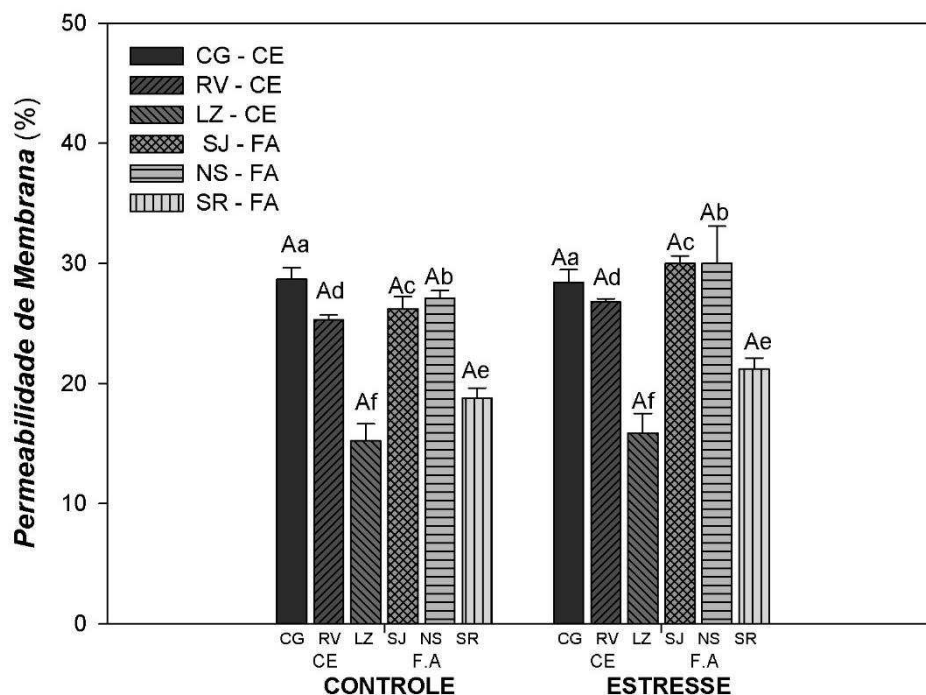


Figura 1 – Permeabilidade de membrana avaliada a partir do extravasamento de eletrólitos, em populações de macaúba após 5 semanas submetidas a dois tratamentos hídricos. Populações de Campo Grande (CG), Rio Verde (RV) e Luz (LZ) são oriundas do bioma Cerrado (CE). Populações de São João Del Rey 1 (SJ), Nossa Senhora do Ó (NS) e São João Del Rey 2 (SR), são oriundas do bioma Floresta Atlântica (FA). Médias seguidas da mesma letra maiúsculas não diferem entre si na comparação entre os tratamentos hídricos, pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferem entre si na comparação entre populações, pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade. $n = 6$, barras correspondem a \pm erro padrão.

As populações que apresentaram maior **PM**, respectivamente, foram as de Campo Grande /MS, seguida das populações Nossa Senhora do Ó/MG e São João Del Rey 1/MG. As populações de Luz/MG e São João Del Rey 2/MG foram as que demonstraram menores valores de permeabilidade de membrana. Não houve relação entre os valores de permeabilidade de membrana e os biomas avaliados.

Potencial hídrico de folha

Ao final do período experimental, o status hídrico das plantas foi avaliado por meio do potencial hídrico de folha (ψ). Os valores de ψ de todas as populações submetidas

ao tratamento de restrição hídrica diferiram estatisticamente quando comparadas com as populações do controle.

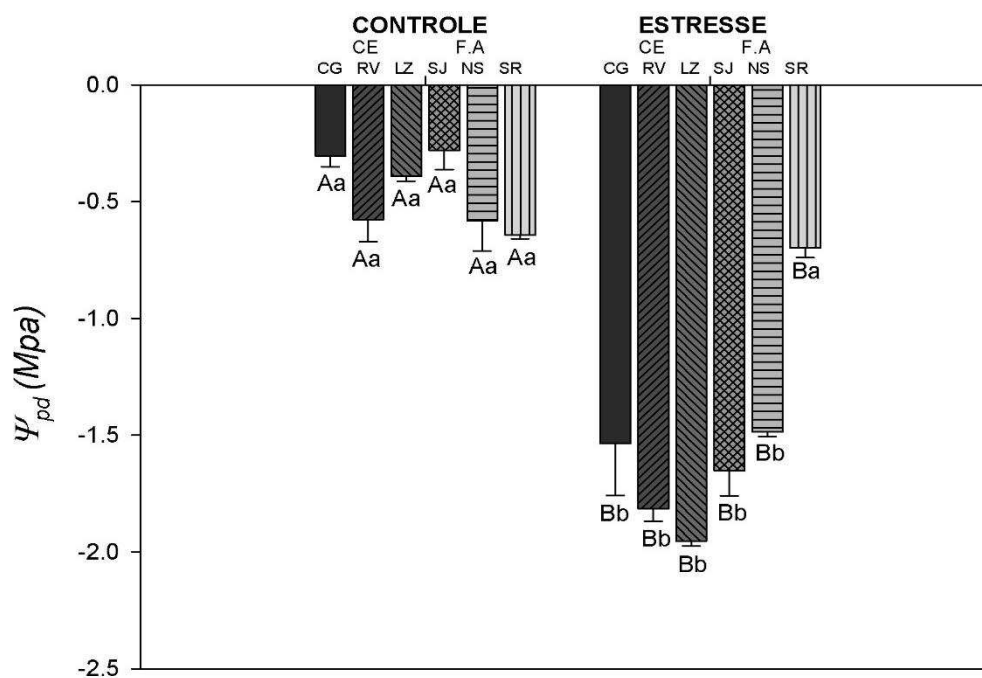


Figura 2 – Potencial hídrico da folha registrado após 5 semanas, em populações de macaúba submetidas a dois tratamentos hídricos. Populações de Campo Grande (CG), Rio Verde (RV) e Luz (LZ), descendentes do bioma Cerrado (CE). Populações de São João Del Rey 1 (SJ), Nossa Senhora do Ó (NS) e São João Del Rey 2 (SR), descendentes do bioma Floresta Atlântica (FA). Médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferem entre si na comparação entre os tratamentos hídricos, pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferem entre si na comparação entre populações, pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade. $n = 6$, barras correspondem a \pm erro padrão.

O ψ de menor valor dentro do tratamento controle -0.7 Mpa foi registrado para a população de Nossa Senhora do Ó. O tratamento de restrição hídrica com o menor valor de ψ -1,98 Mpa foi registrado para a população de Luz (Figura 2), uma diferença de 1,28 Mpa entre estas populações. Na comparação entre as populações do controle, não houve diferenças significativas de ψ . No tratamento de estresse hídrico, apenas a população procedente de São João Del Rey diferiu estatisticamente das demais, com o maior valor de ψ (Figura 2).

Conteúdo relativo de água

Os folíolos do controle mostraram maior percentual **CRA** na comparação com os folíolos submetidos à restrição hídrica. Comparando as populações, houve diferença significativa no percentual de **CRA** das folhas apenas dentro do tratamento de estresse. As mudas provenientes de Luz tiveram menor percentual **CRA** quando comparada às demais populações submetidas à restrição hídrica. Estes resultados demonstram a manutenção da hidratação celular com ou sem a restrição hídrica imposta. As diferenças de **CRA** observadas entre as populações dentro do tratamento de restrição hídrica apontam para a existência de diversidade na hidratação celular entre as diferentes populações.

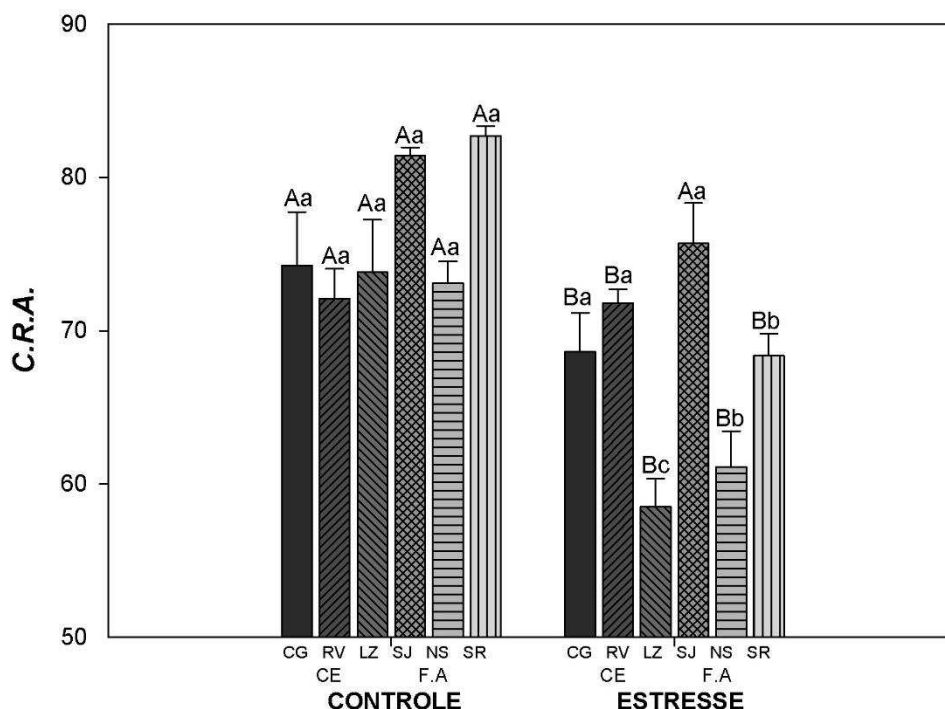


Figura 3 – Conteúdo relativo de água (%) em folíolo, registrado após 5 semanas, em populações de macaúba submetidas a dois tratamentos hídricos. Populações de Campo Grande (CG), Rio Verde (RV) e Luz (LZ), descendentes do bioma Cerrado (CE). Populações de São João Del Rey 1 (SJ), Nossa Senhora do Ó (NS) e São João Del Rey 2 (SR), descendentes do bioma Floresta Atlântica (FA). Médias seguidas da mesma letra maiúscula não diferem entre si na comparação entre os tratamentos hídricos, pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade. Médias seguidas da mesma letra minúscula não diferem entre si na comparação entre populações, pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade. $n = 6$, barras correspondem a \pm erro padrão.

Sintomas morfológicos

Ao final do período experimental, foi evidente o enrolamento dos folíolos e consequente diminuição da área foliar das populações submetidas ao tratamento de restrição hídrica (figura 4).

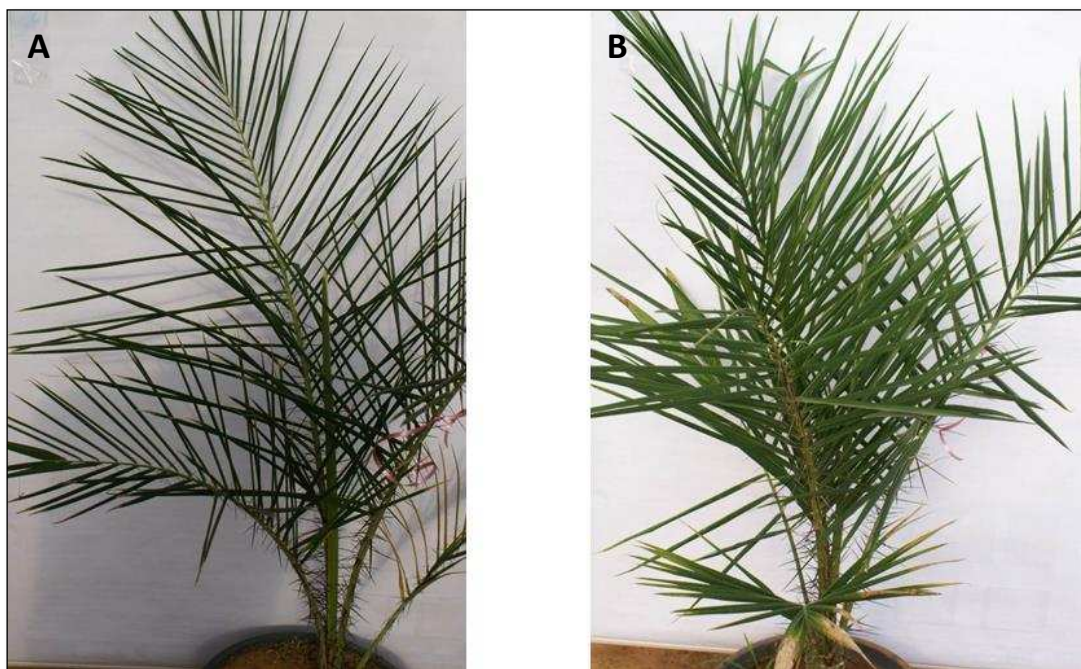


Figura 4 – Comparação entre duas mudas de macaúba ao final do período experimental. A – Aspecto geral de uma muda pertencente ao tratamento de estresse, submetida a suspensão da irrigação ao final de cinco semanas, com evidente enrolamento de folíolos e diminuição da sua área foliar. B – Aspecto geral de uma muda submetida ao tratamento controle ao final de cinco semanas, com irrigação constante durante todo o período experimental.

Trocas gasosas

Observamos diferença temporal na tolerância das trocas gasosas, à restrição hídrica imposta, entre as populações avaliadas (Figura 5,6). As populações de Campo Grande (CG), Rio Verde (RV) e Luz (LZ) foram capazes de manter a *A* em valores positivos por 4 semanas. Já as populações de São João Del Rey 1 (SJ), Nossa Senhora do Ó (NS) e São João Del Rey 2 (SR) apresentaram valores de *A* próximos da nulidade na 3ª semana de imposição ao estresse (Figura 5).

Todas as populações que conseguiram manter a A positiva por 4 semanas sem irrigação têm como origem o bioma Cerrado (Figura 5). Nestas populações, a principal limitação à A se deve à queda em g_s e, conseqüente, queda da E (Figura 5). Concomitante a isso, nas populações do Cerrdo, a Ci/Ca apresentou aumento em seus valores na 4ª semana de restrição hídrica (Figura 6). Entre as populações do Cerrado, a população de Luz demonstrou a menor intensidade de queda da E nas 2ª e 3ª semanas (Figura 5). A população de Rio Verde mostrou os maiores valores de EUA e Ci/Ca nas 4ª e 5ª semanas de imposição do estresse.

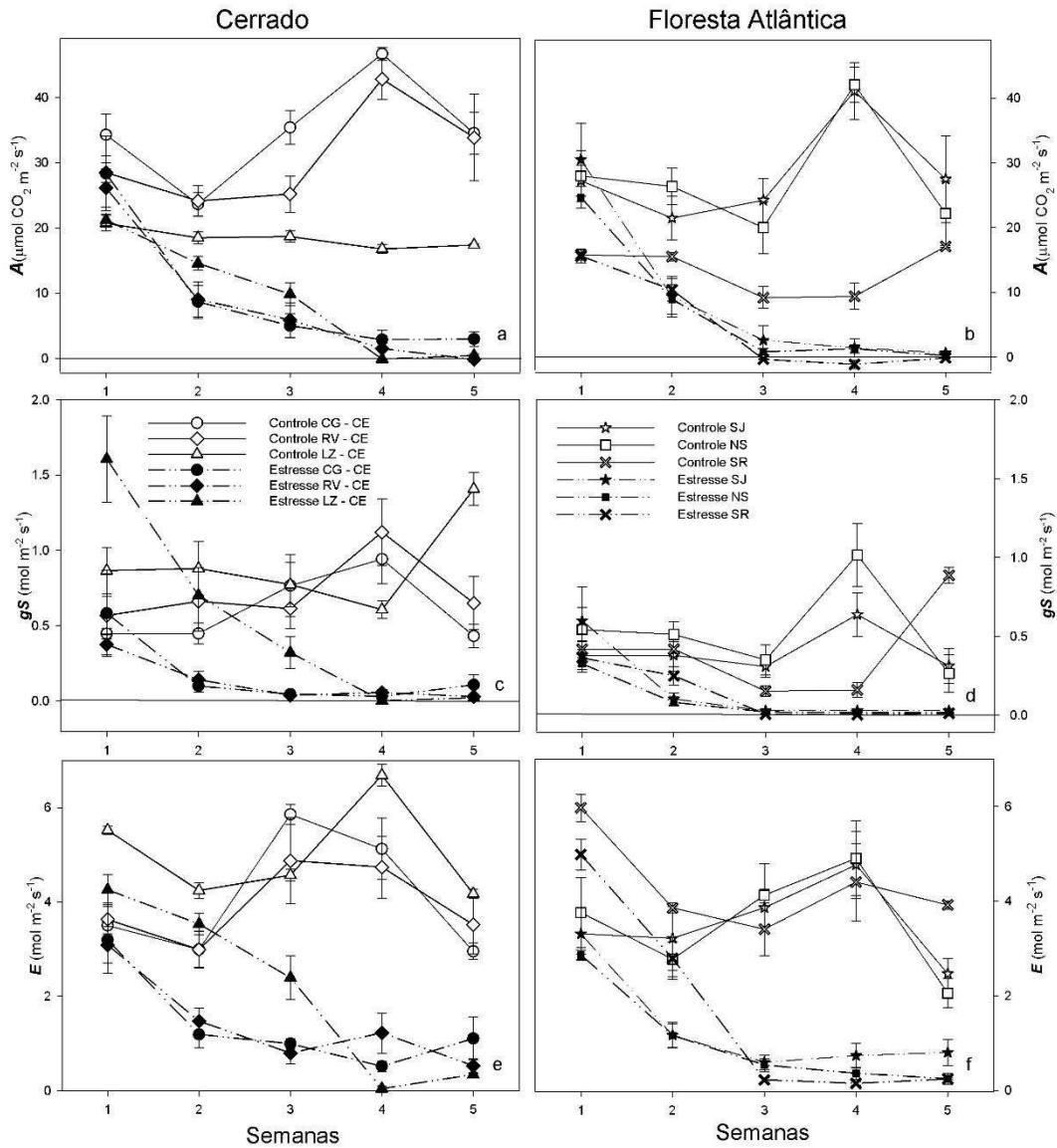


Figura 5 – Variáveis de trocas gasosas obtidas em todas as populações durante as cinco semanas do período experimental, em casa de vegetação. **A** - Fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), **gs** - Condutância estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), **E** – Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Coluna da esquerda - populações do Cerrado: Campo Grande (CG), Rio Verde (RV) e Luz (LZ); Coluna da direita - populações da Floresta Atlântica: São João Del Rey 1 (SJ), Nossa Senhora do Ó (NS) e São João Del Rey 2 (SR). $n = 6$, barras correspondem a \pm erro padrão.

As populações de São João Del Rey 1 (SJ), Nossa Senhora do Ó (NS) e São João Del Rey 2 (SR) atingiram valores de A próximos a zero na 3ª semana de suspensão hídrica (Figura 5). As limitações à A nestas populações envolveram a queda na E , em função da queda de g_s (Figura 5). Observou-se nestas populações o aumento da C_i/C_a , que se

manteve elevado a partir da 4^a e 5^a semanas (Figura 6). Concomitante a isso, houve queda de *EUA* na 3^a semana, com posterior recuperação na 4^a semana, o que se intensificou na 5^a semana (Figura 5 e 6).

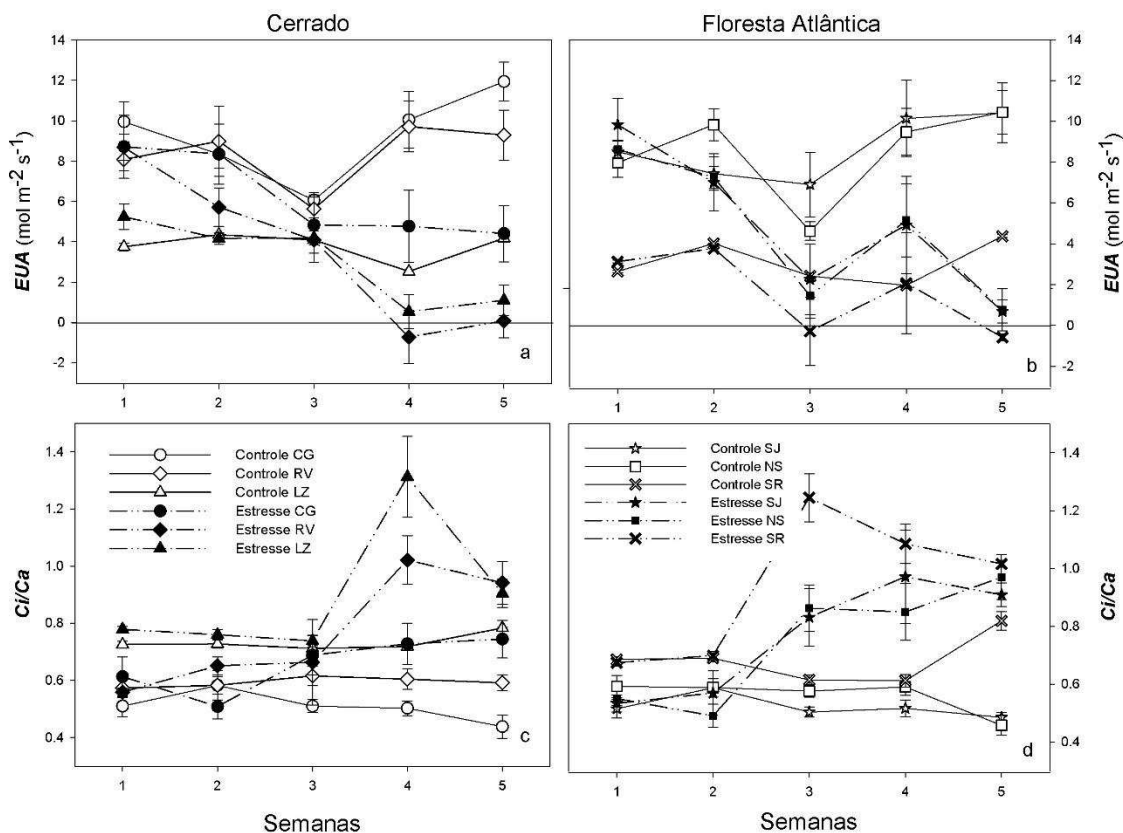


Figura 6 – Variáveis de trocas gasosas obtidas em todas as populações, durante as cinco semanas referentes a duração do período experimental, em casa de vegetação. *EUA* – Eficiência no Uso da Água ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); *Ci/Ca* - Relação de Carbono interno e ambiental. Coluna da esquerda - populações do Cerrado: Campo Grande (CG), Rio Verde (RV) e Luz (LZ); Coluna da direita - populações da Floresta Atlântica: São João Del Rey 1 (SJ), Nossa Senhora do Ó (NS) e São João Del Rey 2 (SR). $n = 6$, barras correspondem a \pm erro padrão.

Análise de Trilha

Por meio da análise de trilha, investigou-se os efeitos de *gs*, *E*, *Ci/Ca*, *EUA*, *TL* e *DPv* sobre *A*, com vistas às diferenças apresentadas entre as populações contrastantes, do Cerrado e da Floresta Atlântica. O desdobramento dos coeficientes de correlação entre *A* e estas seis variáveis explicativa avaliadas está representado na tabela X. Na 3^a semana de estresse hídrico, na população do Cerrado submetida ao déficit hídrico, os efeitos

diretos positivos e de maior magnitude sobre *A* foram conferidos pelas variáveis *gs* (0.245), seguido de *E* (0.226) e *Ci/Ca* (0.167) (Tabela X). Nesta população, *gs* foi a variável de maior magnitude em efeito total (0.981) e efeito direto 0.245 sobre *A*. *gs* destaca-se ainda por seu grande efeito indireto positivo via outras variáveis (0.711) (Tabela x). Desta forma, a alta relação de causa e efeito entre *gs* e *A* na população do cerrado, demonstra que *gs* é o componente fisiológico de maior contribuição para os valores de *A* em situação de estresse hídrico. A *E* também possui grande efeito total sobre *A* (0.959), com efeito direto da ordem de 0.226 e considerável efeito indireto via outras variáveis (0.699). *EUA* mostrou efeito positivo direto baixo (0.016) e considerável efeitos negativos indiretos, via outras variáveis (-0.700). (Tabela X). *TL* e *DPv* mostraram efeito negativo direto e indireto sobre *A* (Tabela X).

No grupo FA, os efeitos diretos positivos de maior magnitude sobre *A* foram conferidos pelas variáveis *gs*, seguido de *EUA*, *E* e *Ci/Ca* respectivamente (Tabela 6). *gs* mostrou maior magnitude de efeito total sobre *A* (0.9994), sendo 0.4981 devido ao efeito direto. A magnitude de todas as correlações obtidas entre as variáveis e *A* se destaca ainda por grande efeito indireto positivo de *gs* via outras variáveis (0.4511) (Tabela 6). *gs* é o componente fisiológico de maior determinação para os valores de *A*, indicando sua maior relação de causa e efeito também para o grupo FA. *E* também mostrou grande efeito total sobre *A* (0.8039), com moderado efeito direto (0.2941) e considerável efeito indireto, principalmente via *gs* (0.3904). *EUA* mostrou efeito positivo total, direto e indireto via *gs*, indicando que todas as variáveis avaliadas contribuem positivamente para determinação do valor de *A* no grupo FA (Tabela 6). Entretanto, os efeitos negativos indiretos de *EUA* via *E* e *Ci/Ca* (-0.1022, -0.1064), diminuíram consideravelmente seu efeito total sobre *A*.

Cerrado – Tratamento de Estresse

A	3ª Semana							4ª Semana						
	gs	E	Ci/Ca	EUA	T.L.	DPv	Efeito Total	gs	E	Ci/Ca	EUA	TL	DPv	Efeito Total
gs	0.245	0.225	0.159	-0.010	0.166	0.169	0.981	0.107	0.042	0.222	-0.079	0.168	0.089	0.562
E	0.244	0.226	0.163	-0.011	0.170	0.142	0.959	0.106	0.043	0.168	-0.136	0.162	0.089	0.439
Ci/Ca	0.233	0.221	0.167	-0.013	0.173	0.077	0.877	-0.056	-0.017	-0.426	-0.304	-0.109	-0.043	0.998
EUA	-0.154	-0.158	-0.140	0.016	-0.143	-0.108	-0.470	-0.020	-0.014	0.314	0.413	-0.007	-0.021	0.703
TL	-0.235	-0.222	-0.167	0.0134	-0.173	-0.084	-0.887	-0.106	-0.041	-0.274	0.018	-0.169	-0.087	-0.678
DPv	-0.127	-0.099	-0.039	-0.005	-0.045	-0.324	-0.674	-0.107	-0.042	-0.204	0.098	-0.166	-0.089	-0.521
COEFICIENTE DE DETERMINAÇÃO 0.971								0.958						
VALOR DE k USADO NA ANÁLISE 0.100								9.831						
EFEITO DA VARIÁVEL RESIDUAL 0.170								0.204						

Floresta Atlântica – Tratamento de Estresse

A	2ª Semana							3ª Semana						
	gs	E	Ci/Ca	EUA	TL	DPv	Efeito Total	gs	E	Ci/Ca	EUA	TL	DPv	Efeito Total
gs	0.374	-0.729	0.465	0.359	-0.601	1.118	0.986	0.641	0.121	-0.117	0.611	-0.313	-0.036	0.949
E	0.371	-0.734	0.448	0.358	-0.617	1.134	0.961	0.632	0.123	-0.120	0.602	-0.327	-0.037	0.880
Ci/Ca	0.360	-0.682	0.482	0.341	-0.533	1.025	0.995	-0.621	-0.123	0.120	-0.592	0.330	0.037	-0.841
EUA	-0.373	0.732	-0.458	-0.359	0.609	-1.127	-0.976	0.641	0.122	-0.117	0.611	-0.314	-0.036	0.947
TL	0.358	-0.722	0.409	0.349	-0.627	1.130	0.897	-0.608	-0.122	0.120	-0.580	0.330	0.037	-0.800
DPv	0.368	-0.732	0.435	0.356	-0.623	1.136	0.940	-0.625	-0.123	0.120	-0.596	0.329	0.037	-0.854
COEFICIENTE DE DETERMINAÇÃO 0.9990.898														
VALOR DE k USADO NA ANÁLISE - 6.591														
EFEITO DA VARIÁVEL RESIDUAL 0.007 0.318														

Discussão

Não houve alteração de permeabilidade de membrana (*P.M.*) ao final do período experimental em nenhuma das populações de macaúba submetidas à restrição hídrica. Cha-um et al., 2013 observaram aumento da *P.M.*, cujos valores ultrapassaram 80% a partir do 18º dia de suspensão da irrigação, nas folhas da palma de óleo (*E. Guinensis*), evidenciando o extravasamento de eletrólitos celulares por dano à estrutura da membrana plasmática nesta espécie. Resultados similares de aumento na permeabilidade de membrana em outras palmeiras submetidas à restrição hídrica foram encontrados por Gomes et al., 2008, Cha-um et al., 2011 e Asemota e Conaire, 2010. Sendo as membranas biológicas o primeiro alvo para tensões abióticas (Farooq et al. 2009), a manutenção de sua integridade é um significativo indicativo da rusticidade e grande tolerância à situação de restrição hídrica nas populações de macaúba avaliadas. A estabilidade da membrana celular é utilizada como marcador indicativo de tolerância à situação de seca (Premachandra et al., 1991; Farooq et al. 2009). Asemota e Conaire, 2010 também consideram *P.M.* um critério de definição da tolerância ao déficit hídrico em genótipos de palma de óleo (*E. Guinensis*). Dhanda et al. (2004) mostraram que a estabilidade da membrana foi a característica mais importante na triagem de germoplasma para tolerância à seca.

A redução do ψ observada em todas as populações submetidas à restrição hídrica foi consequência da suspensão da irrigação, pois o ψ mantém uma relação de equilíbrio com o potencial hídrico do substrato, comprovando a escassez hídrica do solo (Chaves et al. 2004). Estes resultados são similares aos encontrados por Gomes et al. 2008, estudando coco anão sob condições de restrição hídrica. Além disso, a média de ψ das populações

oriundas do Cerrado (-1,8) foi menor que a média de ψ das populações oriundas da Floresta Atlântica (-1,3), evidenciando uma tendência do mesófilo das populações do Cerrado em suportar menores valores de ψ . Pannu et al. 1993 concluíram que a determinação do ψ é potencialmente útil para a triagem da tolerância à seca em plantios de grão-de-bico. Entretanto Farooq et al. 2009 reportaram que determinação do ψ seria útil apenas na descrição do efeito da seca, sendo pouco sensível à influência do genótipo. Identificou-se que, entre vários mecanismos, o ajuste osmótico, o ácido abscísico e a indução de desidrinas podem conferir tolerância contra as lesões causadas pela seca, mantendo um elevado potencial hídrico nos tecidos (Turner et al. 2001). Com o acúmulo de solutos, o potencial osmótico da célula é reduzido, o que atrai água para a célula e ajuda na manutenção do turgor. A manutenção do turgor, apesar de uma diminuição no volume de água da folha, é consistente com outros estudos de espécies com paredes celulares elásticas.

Segundo Chaves (1991), embora o potencial hídrico possa ser útil para descrever o status hídrico das plantas e do solo sob uma perspectiva da física, por vezes o metabolismo vegetal depende das habilidades mesofílicas e celulares, frente à diminuição do ψ . Portanto, variáveis como o *CRA* e *P.M.* podem ser indicadores mais apropriados do status hídrico da planta. Neste contexto, macaúba se apresenta extremamente tolerante ao déficit hídrico imposto, visto que, mesmo com a diminuição do ψ seguido da diminuição do *CRA*, não houve alteração dos valores de *P.M.*, em nenhuma das populações avaliadas. Segundo Chaves, 1991, esta capacidade de evitar mínimas perdas de água ocorre devido a folhas cujas células possuem paredes celulares não elásticas, que conservam o turgor mesmo com a diminuição do ψ .

A diminuição da área foliar por enrolamento de folíolo foi observada em todas as populações sob tratamento de estresse hídrico. Esta é uma característica de folha bem retratada na literatura, sendo atribuída a plantas adaptadas a ambientes secos (Cha-um et

al., 2013 Pinheiro e Chaves, 2011; Thomas et al., 1999; Chaves, 1991). A manutenção da integridade foliar durante todo o período experimental, sem ocorrência de formação de cloroses, queimaduras ou abscisão dos folíolos, indica grande tolerância do limbo foliar à situação de restrição hídrica, em todas as populações de macaúba testadas. Outras palmas se mostram bem mais sensíveis à situação de estresse hídrico. Cha-um et al., 2013 relata a formação de clorose e queimadura nas folhas da palma de óleo (*E. Guinensis*), após 18 dias de suspensão da irrigação.

A indisponibilidade hídrica (Figura 02) foi o fator indutor da queda observada em g_s , E e A das populações submetidas à suspensão da irrigação, assim como foi observado por Cha-um et al. 2010 e Gomes et al. 2008, estudando a fisiologia da fotossíntese em diferentes espécies de palmeiras sob condições de déficit hídrico induzido. Todas as populações procedentes do Cerrado, sob ambos os tratamentos, mantiveram a A positiva por uma semana, com média de $26,41\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ no controle e $6,62\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ no estresse, na comparação com as plantas procedentes da Floresta Atlântica, as quais tiveram em média 17,73 no controle e 1,02 no estresse.

Esta diferença nos valores obtidos para ambos os tratamentos, ao comparar os biomas de origem torna evidente a maior rusticidade à seca, observado nas plantas procedentes do bioma Cerrado, em relação aos da Floresta Atlântica (Figuras 05 e 06). Para tanto, considera-se que a vegetação no Cerrado esteve submetida à restrição hídrica sazonal, devido ao regime pluviométrico e variação de temperatura sazonal (INMET 2014). Em contraste, no bioma Floresta Atlântica, há um maior índice pluviométrico permanente durante o ano e, conseqüentemente, maior umidade relativa do ar e maior disponibilidade hídrica (INMET 2014). Diante disso, apresenta maior uniformidade de temperaturas ao longo do ano, sem grandes variações sazonais (INMET 2014). Considerando as diferentes origens das populações avaliadas, cada população parece conservar caracteres fenotípicos que se relacionam com as características ambientais de

seu bioma de origem, o que pode justificar a diferença de rusticidade observada entre os biomas de origem.

Tanto nas mudas do Cerrado quanto da Floresta Atlântica, a principal limitação à A foi consequência principalmente das quedas da g_s e E (Figura 05). A literatura sugere que a A é limitada pelo fechamento estomático, em resposta à diminuição no potencial hídrico da planta, assim como devido ao incremento no déficit de pressão vapor entre a folha e o ar (Chaves, 1991). Diversos autores (Pinheiro e Chaves, 2011; Bacon, 2004; Thomas et al., 1999; Mulkey et al., 1996; Chaves, 1991) concluíram que o fechamento estomático é de fato a primeira linha de defesa contra a dessecação, por ser um processo rápido e flexível em curto prazo de tempo.

As populações de Luz e Rio Verde, ambas procedentes do Cerrado, apresentaram E e EUA diferenciadas. Já as populações procedentes da Floresta Atlântica demonstraram acentuado aumento da C_i/C_a , com a equivalente diminuição da EUA (Figura 06), indicando queda do rendimento bioquímico de fixação do CO_2 . Chaves, 1991; Levitt 1980; Jones 1987, propuseram diferenças no papel desempenhado pelo funcionamento estomático entre espécies, promovendo melhor adaptabilidade à condição de deficiência hídrica. Segundo Chaves 1991, traços geneticamente determinados permitem a algumas espécies detectar mais rapidamente os primeiros sinais de seca no ar ou no solo, manejando a função estomática no sentido de proteger a planta contra a perda de água, sem, no entanto, restringir sua assimilação de carbono. Levitt 1980 classifica como "evitadores de seca do tipo econômico" plantas com alto grau de controle estomático, o que permite manter um alto ψ por maiores períodos de seca, podendo adiar sua dessecação. O controle estomático neste tipo de evitação representa uma fração maior da limitação total da fotossíntese, o que resulta em uma maior eficiência do uso da água no comportamento fisiológico das populações de Luz e Campo Grande (Figura 05 e 06). Em contraste, outros genótipos, classificados por Chaves 1991 como "evitadores de seca do

tipo gastador”, mantêm seus estômatos abertos, mesmo sob condição de estresse hídrico. Este tipo de adaptação é observada em genótipos com sistema radicular profundo. A capacidade de evitação às mínimas perdas de água ocorre devido a células foliares de paredes não elásticas. Lo ullo e salleo 1998 relataram que os dois tipos de adaptação podem coexistir em uma mesma planta, aumentando ainda mais a eficiência na regulação estomática.

A variação genotípica na resposta estomática aos déficits hídricos tem sido demonstrada em várias espécies, mas ainda não é totalmente compreendida (Jones 1987). Caracteres estomáticos como morfologia, dimensão e distribuição mostram grandes diferenças entre as espécies; porém, apenas parte dessa variação está sob controle hereditário, uma vez que o estágio de desenvolvimento foliar e o pré-condicionamento ambiental exercem grande influência no funcionamento estomático (Pinheiro e Chaves, 2011; Bacon, 2004; Thomas et al., 1999; Mulkey et al., 1996; Chaves, 1991). Desta forma, os resultados indicam um maior controle do limbo foliar à condição de restrição hídrica, principalmente no processo fotossintético, que indicaram maior capacidade geral das populações do Cerrado em manter o turgor e conteúdo celular íntegros mesmo sob severa restrição hídrica imposta. Esta rusticidade pode estar envolvida com a ocorrência de grandes populações de macaúba presentes nos domínios morfoclimáticos de fitofisionomia semelhante à savânica, como relatado por Lorenzi 2006; Motta 2002; Bondar, 1964; Henderson et al., 1995.

A tolerância fisiológica diferenciada observada nas populações provenientes do Cerrado parece ser uma habilidade fisiológica herdada, pois as mudas estão conservando as estratégias fisiológicas diferenciadas com relação às pressões de seleção impostas por seu ambiente de origem. Estas características certamente contribuem para seu estabelecimento em condições naturais. Diante do exposto, os mecanismos de resistência à seca observados em macaúba caracterizam o retardo ou evitação da desidratação.

Constatou-se a manutenção do turgor dos folíolos mesmo sob queda do ψ , manutenção da integridade de membrana e volume celular, redução da transpiração por meio do controle estomático, além da presença de cutícula e tricoma nas folhas. Desta forma, a tolerância à seca envolve adaptações que permitem a planta enfrentar a restrição hídrica, e a combinação destas características inerentes determina a capacidade do vegetal de se sustentar sob oferta limitada de água.

Conclusão

A tolerância à restrição hídrica apresentada por todas as populações de macaúba envolve controle estomático da transpiração, tendendo à conservação de água, apresentando enfrentamento ao estresse por “evitação de dessecação do tipo econômico”.

As populações procedentes do Cerrado se mostraram mais eficientes na lida com o estresse imposto, revelando maior rusticidade no processo de trocas gasosas para o enfrentamento da desidratação. Os mecanismos envolvidos na maior tolerância relacionam-se com uma maior economia da água das folhas do Cerrado, que demonstraram uma elevada eficiência do controle estomático, visto pelos valores de E e EUA , além de elevada eficiência de carboxilação e manutenção da capacidade fotossintética. Além disso, as folhas do Cerrado suportaram maior intensidade de ψ que as da Floresta Atlântica, sem aparentes consequências na integridade de membrana e conteúdo relativo de água de suas células. As populações procedentes da Floresta Atlântica diferiram das procedentes do Cerrado por variáveis de trocas gasosas, entretanto mantiveram a integridade da membrana e a hidratação celular, mostrados através de PM e CRA . Assim, macaúba se mostra robusta no enfrentamento a situações de escassez hídrica, porém sutis diferenças entre as procedências resultam em distinção no nível de

tolerância e na forma como as populações de macaúba lidam com situações de escassez hídrica, levando a crer na existência de ecotipos fisiológicos.

Referências Bibliográficas

Almeida SP (1998) Cerrado: Espécies vegetais uteis. 1. Ed. Planaltina, DF: EMBRAPA-CPAC, 1998, P. 464.

Bacon, MA (2004) Water use efficiency in plant biology..Ed. Blackwell. 327 p.

Bondar G (1964) Palmeiras do Brasil. São Paulo: Instituto de Botânica de São Paulo, 554p.

Cha-um S, Yamada N, Takabe T, Kirdmanee C. (2010) Osmotic potencial, potosynthetic abilities and growth characters of oil palm (*Elais guineenses* Jacq.) seedlings in response to polyethylene glycol-induced water déficit. African Journal of Biotechnology Vol. 9(39), p 6509-6516

Cha-um S, Yamada N, Takabe T, Kirdmanee C. (2013) Physiological features and growth characters of oil palm (*Elais Guineensis* Jacq.) in response to reduce water-deficit and rewatering. Australia journal of crop Science AJCS 7(3):432-439.

Chaves JH, Reis GG, Reis MGG, Neves JCL, Pezzopane JEM, Polli HQ (2004) Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. Revista Árvore, Viçosa, v.28, n.3, p.333-341,.

Coutinho LM (2006) O Conceito de Bioma. Acta Bot. Bras. v. 1, n. 20, p. 13-23. 2006.

Djibril S, Mohamed OK, Diaga D, Diégane D, Abaye FB, Maurice S, Alain B. (2005) Growth and development of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedling under drought and salinity stresses. *Afr. J. Biotechnol.* 4:21-30

Farooq, M; Wahid, A; Kobayashi, N; Fujita, D; and Basra, SMA (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* 29. 185-121

Flood PJ; Harbinson J. and Aarts, MGM. (2011) Natural genetic variation in plant photosynthesis. *Trends in Plant Science.* v.16, n. 6, p. 32 -335.

Henderson A; Galeano G; Bernal G. (1995) *Field Guide to Palms of the Americas.* New Jersey: Princeton University, p.166-167.

Lorenzi, GMAC (2006). *Acrocomia aculeata* (Lodd.) ex Mart. – ARECACEAE: Bases para o Extrativismo Sustentável. Tese. Universidade Federal do Paraná. 172f.

Motoike SY; Lopes FA; Sá Junior AQ; Carvalho M; Oliveira MAR. (2007) Processo de germinação e produção de sementes pré-germinadas de palmeiras do gênero *Acrocomia*. Patente: PI0703780-7.

Motoike, SY; Kuki KN. (2009) The potential of macaw palm (*Acrocomia aculeata*) as source of biodiesel in Brazil. *IRECHE* v. 1, p. 632–635.

Motta PEF; Curi N; Oliveira-Filho AT; Gomes JBV. (2002) Ocorrência da macaúba em Minas Gerais: Relação com Atributos Climáticos, Pedológicos e Vegetacionais. *Pesq.Agropec.Bras.Brasília.* v.37, n.7, p.1023-1031..

Mulkey, SS; Chalzdou, RL; Smith, AP (1996) *Tropical forest plant ecophysiology.* Ed.Chapman & Hall. International Thomson Publishing Company. 675p.

Murray SJ, Foster PN, Prentice IC (2012) Future global water resource with respect to climate change and water withdrawals as estimated by a dynamics global vegetation model. *J Hydrol* 448-449:14-29

Pinheiro C and Chaves MM (2011) Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*. Vol.62, n3, pp869-882.

Pires TP; Souza ES; Kuki KN; Motoike SY (2013) Ecophysiological traits of the macaw palm: A contribution towards the domestication of a novel oil crop. *Industrial Crops and Products*. V. 44, p. 200-210.

Sena JÁ, Deus LAB, Freitas MAV, Costa L (2012) Extreme events of drought and floods in Amazonia: 2005 and 2009. *Water Res Manage* 26:1665-1676

Silva JC (1994). Macaúba: Fonte de Matéria Prima para os Setores Alimentício, Energético e Industrial. Viçosa: CEDAF/DEF/UFV, 41p.

Thomas D.S.; Eamus, D. and Bell, D. 1999 Optimization theory of stomatal behaviour II. Stomatal responses of several tree species of north Australia to changes in light, soil and atmospheric water content and temperature, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 50, No. 332, pp. 393–400, March 1999

Conclusão Geral

O clima e a disponibilidade hídrica são os fatores de maior relação aos padrões de abundância, diversidade e distribuição geográfica das palmeiras na América tropical (Couvreur e Baker 2013; Bjorholm, 2006; Tomlinson 2006; Svenning, 2001; Bjorholm et al.2006). *E* e *EUA* foram as variáveis de maior peso para determinação da diversidade entre as populações de macaúba avaliadas no capítulo I além de serem os fatores que permitiram a diferenciação de enfrentamento das mudas de macaúba à restrição hídrica imposta no Capítulo II. Bjorholm et al. 2006 demonstram em seu estudo fortes evidências da importância que as variações na disponibilidade hídrica ambiental impõem à diversidade e riqueza de espécies na família Arecaceae, desde o período terciário, entre 65 e 1,8 milhões de anos atrás. Nesse ínterim, estas variáveis fisiológicas, acessadas pela metodologia de avaliação das trocas gasosas, parecem ser determinantes para a versatilidade e sucesso adaptativo de macaúba em ocupar regiões de ambiente contrastante.

A constatação de existência de diversidade, através das análises de agrupamento UPGMA, variáveis canônicas e análise de trilha exploradas no capítulo I, revelaram que as populações se agrupam em conformidade as condições edafoclimáticas de suas respectivas regiões de origem, aliada à constatação da diferença no enfrentamento do estresse hídrico imposto no capítulo III, orienta a acreditar que, do ponto de vista genético, há herança das estratégias de trocas gasosas relacionadas à *E* e *EUA* nas populações de macaúba avaliadas.

Sempre que a diversidade de algum caráter é retida no genoma, indivíduos representantes de populações distintas apresentam esta diversidade, sendo este um forte indicativo da existência de ecótipos. Tal como é definido, ecótipo é a diferenciação de organismos geneticamente adaptados ao habitat original que colonizam (Klingaman e

Oliver, 1996). Sob circunstâncias ambientais uniformes, ecótipos também podem ter as suas características fisiológicas particulares preservadas, diferindo um do outro do ponto de vista ecofisiológico apenas sobre pressão ambiental (Kundu e Tigerstedt, 1998; Griffin et al., 2004 ; Kostopoulou et al., 2010). Assim, os resultados aqui obtidos indicam na direção da ocorrência de ecótipos fisiológicos contrastantes, nas populações naturais de macaúba.

A ocorrência natural de populações de macaúba em diferentes localidades, cujas características ambientais divergem principalmente no que tange a disponibilidade hídrica, e a manifestação desta diversidade nos acessos provenientes destas populações no BAG-macaúba, sugere processo de especialização populacional ecofisiológico herdado. Por este motivo, acreditamos na diferenciação de ecótipos de macaúba melhor adaptados a ambientes úmidos e ecótipos de macaúba melhor adaptados a ambientes secos. Nesse caso, a diferenciação entre os ecótipos, se de controle estomático da difusão de CO₂, desempenhando o papel mais importante no controle da fotossíntese desta espécie.

Anexo I – Tabela de identificação dos acessos no BAG-macaúba

BANCO ATIVO DE GERMOPLASMA DE MACAÚBA - <i>Acrocomia aculeata</i>													
Localização:	Araponga - Minas Gerais												
Gleba: I													
Número de plantas	PLANTIO 348 PLANTAS FEV 2009 / 348 PLANTAS OUT 2013												
Número de famílias	54												
Período Plantio: realizado em fevereiro de 2009.													
GPS	ACESSO ORIGEM	COD BAG	LOCALIDADE MATRIZ	LATITUDE	LONGITUDE	ALTITUDE	MESORREGIOES	ANO COLETA	ANO PLANTIO	MÊS PLANTIO	COLETOR	Grupos definidos para o capítulo I	
53	53	BGP16	Martinho Campos - Abaeté	S 19 16 12.9	W 045 17 15.2	620	CENTRAL DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Centro MG	
52	52	BGP20	Pitangui - Martinho Campos	S 19 24 34.4	W 045 09 28.0	681	CENTRAL DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Centro MG	
43	43	BGP21	BH-Sabará (Polícia Estadual)	S 19 52 33.6	W 043 52 23.5	709	METROPOLITANA DE BH	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Centro MG	
42	42	BGP29	Prudente de Morais-Matozinhos	S 19 29 20.8	W 044 08 02.5	748	METROPOLITANA DE BH	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Centro MG	
51	51	BGP40	Pitangui - Martinho Campos	S 19 33 28.5	W 044 57 43.7	658	CENTRAL DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Centro MG	
38	38	BGP26	Itaúna-Pará de Minas	S 19 58 28.6	W 044 36 15.1	989	OESTE DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Centro MG	
59	59	BGP12	Ibiá - Araxá	S 19 33 11.5	W 046 51 13.4	917	TRIANGULO MINEIRO/ALTO PARANAIBA	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Oeste MG	
5	5	BGP11	Lachoeira do Campo-Itabirito (Trevo de Amarantina)	S 20 17.704	W 043 42.565	942	METROPOLITANA DE BH	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Leste MG	
23	23	BGP9	Piranga	S 20 39.334	W 043 18.802	679	ZONA DA MATA DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Leste MG	
46	46	BGP52	Rio Piracicaba-alvinópolis	S 19 58 16.3	W 043 08 23.0	650	METROPOLITANA DE BH	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Leste MG	
26	26	BGP15	Barroso - em frente a uma bica d'água	S 21 10 02.2	W 044 08 21.0	906	CAMPOS DAS VERTENTES	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Sul MG	
33	33	BGP8	Entre Rio de Minas (saída p/ Lafaiete)	S 20 38 57.7	W 044 01 18.5	960	METROPOLITANA DE BH	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Sul MG	
31	31	BGP53	SJDR-Lavras antes trevo de Itumirim	S 21 17 20.2	W 044 49 15.8	930	CAMPOS DAS VERTENTES	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Sul MG	
65	65	BGP25	Montes Claros	S 20 50 12.7	W 042 54 30.1	592	NORTE DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Norte MG	
36	36	BGP30	Ponte Rio Paroapeba-Trevo Juatuba	S 19 58 14.8	W 044 17 43.5	759	NORTE DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Norte MG	
BOC	BOC	BGP49	Bocaiuva				NORTE DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Norte MG	
MC	MC	BGP10	Montes Claros				NORTE DE MINAS	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	Norte MG	
16	16	BGP47	São Paulo (Paraguaçu Paulista)	S 22 29.230	W 050 46.336	399	SUDESTE DO BRASIL	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	São Paulo	
14	14	BGP34	São Paulo (Paraguaçu Paulista)	S 22 25.174	W 050 34.784	511	SUDESTE DO BRASIL	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	São Paulo	
12	12	BGP35	São Paulo (Mirandópolis)	S 21 09.822	W 051 08.308	411	SUDESTE DO BRASIL	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	São Paulo	
9	9	BGP51	São Paulo (nova américa)	S 21 32.070	W 048 44.473	509	SUDESTE DO BRASIL	2008	2009	FEV	Francisco/Sergio Motoike	São Paulo	

Anexo II – Saída GENES

Def\PnlDefTese.dat

Esperança de quadrado médio

Retornar

Efeitos aleatórios: B,G,GA e ε		Fixo: A	
FV	GL	E(QM)	F
Ambientes (A)	a-1	$\sigma^2 + r\ell\sigma_{ga}^2 + gr\phi_a$	QMA/QMGA
Genótipos (G)	g-1	$\sigma^2 + ar\sigma_g^2$	QMG/QMR
G x A	(a-1)(g-1)	$\sigma^2 + r\ell\sigma_{ga}^2$	QMGA/QMR
Resíduo	ga (b-1)	σ^2	

$\ell = a / (a - 1)$

$Y_{ijk} = m + B/A jk + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$

G e A aleatórios
 G e A fixos
 G fixo e A aleatório
 G aleatório e A fixo

$Y_{ijk} = m + Bk + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$

G e A aleatórios
 G e A fixos
 G fixo e A aleatório
 G aleatório e A fixo

$Y_{ijk} = m + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$

G e A aleatórios
 G e A fixos
 G fixo e A aleatório
 G aleatório e A fixo

Integração

GenesCalc

al statistics and

Dados

\Thiago\Desktop\SaidDef\PnlDefTese.dat

Variáveis 5

Ambientes (a) 4

Genótipos (g) 6

Repetições (r) 6

o Modelo G aleatório e A fixo

Decomposição Ambas (G/A e A/G)

Ajustar GL se (Maior/Menor)QMR for > 7

Opções

Retornar

Ler Dados

E(QM)

Programa GENES

Trilha: C:\Users\Thiago\Desktop\SaidDeFl 01/02/2016 17:12 CAPS NUM

17:12

01/02/2

Def\PnlDefTese.dat

Esperança de quadrado médio

Retornar

Efeitos aleatórios: B,G,GA e ε		Fixo: A	
FV	GL	E(QM)	F
Ambientes (A)	a-1	$\sigma^2 + r\ell\sigma_{ga}^2 + gr\phi_a$	QMA/QMGA
Genótipos (G)	g-1	$\sigma^2 + ar\sigma_g^2$	QMG/QMR
G x A	(a-1)(g-1)	$\sigma^2 + r\ell\sigma_{ga}^2$	QMGA/QMR
Resíduo	ga (b-1)	σ^2	

$\ell = a / (a - 1)$

$Y_{ijk} = m + B/A_{jk} + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$

G e A aleatórios G e A fixos G fixo e A aleatório G aleatório e A fixo
 $Y_{ijk} = m + B_k + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$
 G e A aleatórios G e A fixos G fixo e A aleatório G aleatório e A fixo
 $Y_{ijk} = m + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$
 G e A aleatórios G e A fixos G fixo e A aleatório G aleatório e A fixo

Integração

GenesCalc

al statistics and

Dados

s\Thiago\Desktop\SaidDef\PnlDefTese.dat

Variáveis 5

Ambientes (a) 4

Genótipos (g) 6

Repetições (r) 6

Modelo G aleatório e A fixo

Decomposição Ambas (G/A e A/G)

Ajustar GL se (Maior/Menor)QMR for > 7

Opções

Retornar

Ler Dados

E(QM)

Programa GENES

Trilha: C:\Users\Thiago\Desktop\SaidDef 01/02/2016 17:12 CAPS NUM

Windows

17:12 01/02/2016

```

=====
Programa GENES ANOVA - Fatorial Simples
Arquivo de dados
C:\Users\Thiago\Desktop\SaidDef\PnlDefTese.dat
Número de variáveis (A,gs,E,Ci,WUE) 5
Número de ambientes (meses) 4
Número de genótipos (Biomass) 6
Número de repetições 6
Natureza do modelo G aleatório e A fixo
Decomposição Ambas (G/A e A/G)
Ajuste de GL - Relação > 7
Data 02-01-2016
=====

```

Modelo : $Y_{ijk} = m + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$
 Efeitos : Efeitos

RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - Fotossíntese

AMBIENTE	QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+
P+						
(Meses)						
1	12.2043	17.61719	16.88202	1.0435	.4144	1.5
.1971						
2	7.67071	7.29405	6.68954	1.0904	.3901	.62
1.0						
3	2.65042	15.99564	6.50478		2.4591	.0607
1.36	.2456					
4	31.87691	1.37406	16.94558	.0811	1.0	.12
1.0						
GL	5	5	25			

RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 2.60509
 (+)Obs.: Teste feito considerando o QMR da análise conjunta

Fotossíntese		PARÂMETROS	GENÉTICOS	EM	CADA	AMBIENTE	-
AMBIENTE	MÉDIA	C.V. (%)	S ² g	H ²	DMS (5%)		
DMS (1%)							
(Meses)							
1	20.26944	20.27078	.12253	.0417	7.30675		
8.96402							
2	18.90528	13.68091	.10075	.0829	4.5995		
5.64272							
3	16.73972	15.2359	1.58181	.5933	4.53554		
5.56426							
4	14.0925	29.21058	-2.59525	-11.3325	7.32049		
8.98088							

ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> Fotossíntese

FV	GL	SQ	QM	F
----	----	----	----	---

TRATAMENTOS	5	24.1735	4.8347	.40079	
AMBIENTES	3	786.01301	262.00434	20.99044	
TRATxAMB	15	187.23121	12.48208	1.03474	
TRAT/AMB	20	211.40471	10.57024	.87625	P=1.0
TRAT/AMB 1	5	88.08596		17.61719	1.46043
P=		.20786			
TRAT/AMB 2	5	36.47025	7.29405	.60466	P=1.0
TRAT/AMB 3	5	79.97821		15.99564	1.32601
P=		.25774			
TRAT/AMB 4	5	6.87029	1.37406	.11391	P=1.0
AMB/TRAT	18	973.24422	54.06912	4.48223	P=.0
AMB/TRAT 1	3	209.78431		69.9281	5.79691
P=		.00098			
AMB/TRAT 2	3	137.272		45.75733	3.7932
P=		.01218			
AMB/TRAT 3	3	235.77222		78.59074	6.51503
P=		.0004			
AMB/TRAT 4	3	187.7324		62.57747	5.18756
P=		.0021			
AMB/TRAT 5	3	109.28535		36.42845	3.01985
P=		.03251			
AMB/TRAT 63		93.39795	31.13265	2.58084	P=.05669
RESÍDUO		1201447.5596	12.063		
TOTAL		1432444.9773			
MÉDIA		17.50173611111111			
CV (%)		19.8447884042737			

PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS

Componente de variância genotípica	-.30118
Componente de variância GxA	.05239
Variância residual	12.063
Herdabilidade (média) - %	-149.5087
Correlação intraclasse (*)	-2.5607
Coefficiente de variação genético (%)	.
Razão CVg/CVe	.

$$(*) r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$$

Teste de Hipótese

FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN	F
PROBABILIDADE (%)					
Tratamento	QMG/QMR	5	120	.40079	100.0
ns					
Ambiente	QMA/QMGA	3	15		20.99044
.00127 **					
Trat x Amb	QMGA/QMR	15	120		1.03474
42.51021 ns					

RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - Condutância

Estomática

AMBIENTE	QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+
P+						
(Meses)						
1	.02476	.06094	.0309	1.9725	.1179	1.87
.1069						
2	.02368	.01942	.0232	.8368	1.0	.59
1.0						
3	.0877	.07221	.01582	4.5636	.0043	2.21
.0589						
4	.02793	.03069	.06067	.5059	1.0	.94
1.0						
GL	5	5		25		

RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 3.83392

(+)Obs.:Teste feito considerando o QMR da análise conjunta

PARÂMETROS GENÉTICOS EM CADA AMBIENTE - Condutância

Estomática

AMBIENTE	MÉDIA	C.V. (%)	S ² g	H ²	DMS (5%)
DMS (1%)					
(Meses)					
1	.83906	20.94886	.00501	.493	.31258
.38348					
2	.58203	26.17205	-.00063	-.195	.27089
.33233					
3	.48156	26.12232	.0094	.7809	.2237
.27444					
4	.42236	58.3171	-.005	-.9766	.43802
.53737					

ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> Condutância Estomática

FV	GL	SQ	QM	F	
TRATAMENTOS	5	.18161	.03632	1.06695	
AMBIENTES	3	3.65936	1.21979	24.90302	
TRATxAMB	15	.73472	.04898	1.43883	
TRAT/AMB	20	.91633	.04582		1.34586
P=					.16416
TRAT/AMB 1	5	.3047	.06094		1.79009
P=					.11995
TRAT/AMB 2	5	.09708	.01942	.57034	P=1.0
TRAT/AMB 3	5	.36106	.07221		2.12122
P=					.06747
TRAT/AMB 4	5	.15346	.03069	.90156	P=1.0

AMB/TRAT	18	4.39408	.24412	7.17091	P=.0
AMB/TRAT 1	3	1.0874	.36247	10.64749	P=.0
AMB/TRAT 2	3	.4323		.1441	4.23291
P=					.00698
AMB/TRAT 3	3	1.23948	.41316	12.13658	P=.0
AMB/TRAT 4	3	.81733		.27244	8.003
P=					.00006
AMB/TRAT 5	3	.49501		.165	4.84698
P=					.00321
AMB/TRAT 63		.32253	.10751	3.15814	P=.02728

RESÍDUO 1204.0851 .03404

TOTAL 1438.6608

MÉDIA 0.58125
CV(%) 31.7429845092851

PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS

Componente de variância genotípica	.00009
Componente de variância GxA	.00187
Variância residual	.03404
Herdabilidade(média) - %	6.275
Correlação intraclasse (*)	.2782
Coefficiente de variação genético (%)	1.6766
Razão CVg/CVe	.0528

(*) $r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$

Teste de Hipótese

FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN	F
PROBABILIDADE (%)					
Tratamento	QMG/QMR	5	120		1.06695
38.21912 ns					
Ambiente	QMA/QMGA	3.	15.		24.90302
.0 **					
Trat x Amb	QMGA/QMR	15	120		1.43883
14.02108 ns					

RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - Transpiração

AMBIENTE	QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+
P+						
(Meses)						
1	4.83748	2.74874	1.27428	2.1571		.0915
3.83	.0033					
2	1.07758	.83967	.47516	1.7671		.1563
1.17	.3293					

3	.90756	.63521	.38131	1.6659	.1797	.89
1.0						
4	1.47264	1.02151	.74019		1.3801	.2654
1.42	.2224					

GL	5	5	25
----	---	---	----

RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 3.34183
 (+)Obs.:Teste feito considerando o QMR da análise conjunta

Transpiração

AMBIENTE	MÉDIA	C.V. (%)	S ² g	H ²	DMS (5%)
DMS (1%)					
(Meses)					
1	6.71381	16.81371	.24574	.5364	2.00745
2.46277					
2	4.42319	15.58418	.06075	.4341	1.22584
1.50387					
3	3.48711	17.7082	.04232	.3997	1.09813
1.3472					
4	3.48392	24.69474	.04689	.2754	1.52998
1.87699					

ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> Transpiração

FV	GL	SQ	QM	F	
TRATAMENTOS	5	16.41922	3.28384	3.47957	
AMBIENTES	3	250.64229	83.54743	127.79447	
TRATxAMB	15	9.80646	.65376	.69273	
TRAT/AMB	20	26.22568		1.31128	1.38944
P=					.14068
TRAT/AMB	1	5	13.74371	2.74874	2.91257
P=					.01618
TRAT/AMB	2	5	4.19838	.83968	.88972
TRAT/AMB	3	5	3.17606	.63521	.67307
TRAT/AMB	4	5	5.10759	1.02152	1.0824
P=					.37365
AMB/TRAT	18	260.44875	14.46938	15.33177	P=.0
AMB/TRAT	1	3	50.77573	16.92524	P=.0
AMB/TRAT	2	3	42.12714	14.04238	P=.0
AMB/TRAT	3	3	55.14689	18.3823	P=.0
AMB/TRAT	4	3	48.31424	16.10475	P=.0
AMB/TRAT	5	3	47.30546	15.76849	P=.0
AMB/TRAT	63	16.77936	5.59312	5.92648	P=.00083
RESÍDUO	120113.2501		.94375		
TOTAL	143390.1181				

MÉDIA	4.52700694444444
CV(%)	21.4593969528265

PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS

Componente de variância genotípica	.0975
Componente de variância GxA	-.03625
Variância residual	.94375
Herdabilidade(média) - %	71.2608
Correlação intraclasse (*)	9.3641
Coefficiente de variação genético (%)	6.8976
Razão CVg/CVe	.3214

(*) $r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$

Teste de Hipótese

FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN	F
PROBABILIDADE (%)					
Tratamento	QMG/QMR	5	120	3.47957	.5694
**					
Ambiente	QMA/QMGA	3.	15.		127.79447
.0 **					
Trat x Amb	QMGa/QMR	15	120		.69273
100.0 ns					

RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - Relação Ci/Ca

AMBIENTE	QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+
P+						
(Meses)						
1	.02099	.07859	.08418	.9336	1.0	3.08
.0125						
2	.01024	.01088	.01007	1.081	.3948	.43
1.0						
3	.0057	.00239	.00301	.7948	1.0	.09
1.0						
4	.00278	.0085	.00474	1.7924	.151	.33
1.0						
GL	5	5		25		

RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 27.94821
 (+)Obs.:Teste feito considerando o QMR da análise conjunta

PARÂMETROS GENÉTICOS EM CADA AMBIENTE - Relação

Ci/Ca

AMBIENTE DMS (1%) (Meses)	MÉDIA	C.V. (%)	S ² g	H ²	DMS (5%)
1	.83467	34.76093	-.00093	-.0712	.51596
.63299					
2	.72833	13.77658	.00014	.0749	.17844
.21891					
3	.74033	7.41311	-.0001	-.2582	.0976
.11973					
4	.72667	9.47845	.00063	.4421	.12249
.15027					

ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> Relação Ci/Ca

FV	GL	SQ	QM	F	
TRATAMENTOS	5	.03884	.00777	.10174	
AMBIENTES	3	.28983	.09661	1.46062	
TRATxAMB	7	.463	.06614	.86627	
TRAT/AMB	20	.50184	.02509	.32863	P=1.0
TRAT/AMB 1	5	.39294		.07859	1.02928
P=		.41524			
TRAT/AMB 2	5	.05443	.01089	.14259	P=1.0
TRAT/AMB 3	5	.01198	.0024	.03137	P=1.0
TRAT/AMB 4	5	.04252	.0085	.11137	P=1.0
AMB/TRAT	18	.75283	.04182	.54777	P=1.0
AMB/TRAT 1	3	.06925	.02308	.30232	P=1.0
AMB/TRAT 2	3	.03181	.0106	.13889	P=1.0
AMB/TRAT 3	3	.37684		.12561	1.64517
P=		.19611			
AMB/TRAT 4	3	.19796	.06599	.86425	P=1.0
AMB/TRAT 5	3	.04203	.01401	.18347	P=1.0
AMB/TRAT 63		.03497	.01166	.15265	P=1.0
RESÍDUO	36	2.7487	.07635		
TOTAL		1433.5404			
MÉDIA		0.7575			
CV (%)		36.4778962397292			

PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS

Componente de variância genotípica	- .00286
Componente de variância GxA	- .00128
Variância residual	.07635
Herdabilidade (média) - %	-882.8721
Correlação intraclasse (*)	-3.8883
Coefficiente de variação genético (%)	.
Razão CVg/CVe	.

(*) $r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$

Teste de Hipótese

FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN	F
PROBABILIDADE (%)					
Tratamento	QMG/QMR	5	36	.10174	100.0
ns					
Ambiente	QMA/QMA	3.	7.	1.46062	
30.51521 ns					

Trat x Amb QMGA/QMR 7 36 .86627
100.0 ns

RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - WUE

AMBIENTE	QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+
P+						
(Meses)						
1	.73011	.33179	.45419	.7305	1.0	.45
1.0						
2	2.36224	.27848	.39979	.6966	1.0	.38
1.0						
3	3.13797	1.63799	.82083		1.9955	.1142
2.25	.0555					
4	4.72669	1.00893	1.24287	.8118	1.0	1.38
.237						
GL	5	5		25		

RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 3.10879
(+)Obs.:Teste feito considerando o QMR da análise conjunta

PARÂMETROS GENÉTICOS EM CADA AMBIENTE - WUE

AMBIENTE	MÉDIA	C.V. (%)	S ² _g	H ²	DMS (5%)
DMS (1%)					
(Meses)					
1	2.98514	22.57643	-.0204	-.3689	1.19848
1.47032					
2	4.37328	14.45806	-.02022	-.4356	1.12442
1.37946					
3	4.96372	18.25239	.13619	.4989	1.61116
1.9766					
4	4.21058	26.47709	-.03899	-.2319	1.98255
2.43222					

ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> WUE

FV	GL	SQ	QM	F	
TRATAMENTOS	5	7.3528	1.47056	1.3816	
AMBIENTES	3	74.57173	24.85724	41.73887	
TRATxAMB	15	8.93313	.59554	.55951	
TRAT/AMB	20	16.28593	.8143	.76503	P=1.0
TRAT/AMB 1	5	1.65893	.33179	.31171	P=1.0
TRAT/AMB 2	5	1.39241	.27848	.26163	P=1.0
TRAT/AMB 3	5	8.18993		1.63799	1.53889
P=.18285					
TRAT/AMB 4	5	5.04467	1.00893	.9479	P=1.0

AMB/TRAT	18	83.50486	4.63916	4.3585	P=.0
AMB/TRAT 1	3	9.71647		3.23882	3.04288
P=.					.03157
AMB/TRAT 2	3	11.14086		3.71362	3.48896
P=.					.01792
AMB/TRAT 3	3	10.95049		3.65016	3.42934
P=.					.01933
AMB/TRAT 4	3	5.86993		1.95664	1.83827
P=.					.14386
AMB/TRAT 5	3	19.5256		6.50853	6.11479
P=.					.00066
AMB/TRAT 63		26.30152	8.76717	8.23679	P=.00005

RESÍDUO	120127.7271	1.06439
---------	-------------	---------

TOTAL	143218.5848
-------	-------------

MÉDIA	4.13318055555556
CV(%)	24.9612612239568

PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS

Componente de variância genotípica	.01692
Componente de variância GxA	-.05861
Variância residual	1.06439
Herdabilidade(média) - %	27.62
Correlação intraclasse (*)	1.5651
Coefficiente de variação genético (%)	3.1475
Razão CVg/CVe	.1261

(*) $r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$

Teste de Hipótese

FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN	F
PROBABILIDADE (%)					
Tratamento QMG/QMR		5	120		1.3816
23.59859 ns					
Ambiente QMA/QMGA		3.	15.		41.73887
.0 **					
Trat x Amb QMGA/QMR		15	120		.55951
100.0 ns					

COVARIÂNCIAS FENOTÍPICAS

.20145	.01413	.14842	.00059	-.06635
.01413	.00151	.00748	.00008	-.00131
.14842	.00748	.13683	.0016	-.08154
.00059	.00008	.0016	.00032	-.00141
-.06635	-.00131	-.08154	-.00141	.06127

COVARIÂNCIAS GENOTÍPICAS

-.30118	-.00234	.08796	-.00738	-.15893
-.00234	.00009	.00502	-.00045	-.00408
.08796	.00502	.0975	.0006	-.0691
-.00738	-.00045	.0006	-.00063	-.00357
-.15893	-.00408	-.0691	-.00357	.01692

COVARIÂNCIAS RESIDUAIS (não ajustada)

12.063	.39523	1.45101	.19137	2.22185
.39523	.03404	.05914	.01266	.0665
1.45101	.05914	.94375	.02404	-.29862
.19137	.01266	.02404	.02291	.05172
2.22185	.0665	-.29862	.05172	1.06439

CORRELAÇÕES FENOTÍPICAS

1.	.8092	.894	.0731	-.5972
.8092	1.	.52	.1093	-.1358
.894	.52	1.	.2408	-.8905
.0731	.1093	.2408	1.	-.317
-.5972	-.1358	-.8905	-.317	1.

CORRELAÇÕES GENOTÍPICAS

1.	.99	.99	.99	.99
.99	1.	1.6495	.99	-3.2169
.99	1.6495	1.	.99	-1.701
.99	.99	.99	1.	.99
.99	-3.2169	-1.701	.99	1.

CORRELAÇÕES RESIDUAIS

1.	.6168	.43	.3641	.6201
.6168	1.	.3299	.4533	.3494
.43	.3299	1.	.1635	-.2979
.3641	.4533	.1635	1.	.3312
.6201	.3494	-.2979	.3312	1.

MÉDIAS DAS VARIÁVEIS

17.1479	.5398	4.2545	.7502	4.2817
17.455	.5724	4.4035	.7396	4.269
17.4642	.5844	4.5837	.7921	4.0744
18.16	.6008	5.2178	.758	3.6613
17.8504	.645	4.5133	.752	4.3247
16.9329	.5451	4.1893	.7532	4.188

MÉDIAS (GENÓTIPOS x AMBIENTES) DAS VARIÁVEIS

11 21.46 .8865 6.653 .84117 3.23767
12 18.27 .54017 4.1695 .70633 4.44417
13 14.84667 .34633 2.9835 .7375 4.96167
14 14.015 .38617 3.21183 .71583 4.48333
21 21.18167 .80033 6.6485 .72033 3.19233
22 17.695 .51917 4.07417 .69217 4.40517
23 16.20167 .5165 3.30767 .758 5.08333
24 14.74167 .4535 3.58383 .788 4.39517
31 20.74 .93367 7.11067 1.005 2.95333
32 20.28833 .63183 4.4095 .7275 4.692
33 15.41 .429 3.46883 .75183 4.4995
34 13.41833 .34317 3.34583 .684 4.15283
41 21.50667 .89567 7.5655 .915 2.97783
42 20.09 .59117 5.0935 .71417 4.0265
43 16.62667 .393 3.94317 .70217 4.22483
44 14.41667 .52333 4.26883 .7005 3.41583
51 19.67167 .86417 6.773 .82117 2.97517
52 19.10667 .6635 4.57317 .718 4.3095
53 18.38333 .58067 3.55917 .74917 5.50783
54 14.24 .47183 3.148 .7195 4.50633
61 17.05667 .654 5.53217 .70533 2.5745
62 17.98167 .54633 4.21933 .81183 4.36233
63 18.97 .62383 3.66033 .74333 5.50517
64 13.72333 .35617 3.34517 .75217 4.31

Nota do autor:

Bem vindo à nossa casa! Já fomos friamente tocados pelas sombras. Por isso nossa persistência acadêmica, perfeccionista e orgulhosa é incansável, na busca pela iluminação concedida pela coragem.

Esperança de quadrado médio

Retornar

Efeitos aleatórios: B, G, GA e e Fixo: A

FV	GL	E(QM)	F
Ambientes (A)	a-1	$\sigma^2 + t^2\sigma_{ga}^2 + gr^2\sigma_a$	QMA/QMGA
Genótipos (G)	g-1	$\sigma^2 + at\sigma_g^2$	QMG/QMR
G x A	(a-1)(g-1)	$\sigma^2 + t^2\sigma_{ga}^2$	QMGAR/QMR
Resíduo	ga (b-1)	σ^2	

$l = a / (a - 1)$

$Y_{ijk} = m + B/A_{jk} + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$

- G e A aleatórios G e A fixos G fixo e A aleatório G aleatório e A fixo
- $Y_{ijk} = m + B_k + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$
- G e A aleatórios G e A fixos G fixo e A aleatório G aleatório e A fixo
- $Y_{ijk} = m + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$
- G e A aleatórios G e A fixos G fixo e A aleatório G aleatório e A fixo

Ajustar GL se [Maior/Menor] [QMR] for >

Decomposição

Variáveis

Ambientes (a) 5

Genótipos (g) 4

Repetições (r) 6

Modelo G aleatório e A fixo

Ambas (G/A e A/G) 7

Opções

Retornar

Ler Dados

E(QM)



1 Arquivo de dados
 2 C:\Users\Thiago\Desktop\SaidDef\PnlDefTese.dat
 3 Número de variáveis (A,gs,E,Ci,WUE) 5
 4 Número de ambientes (meses) 4
 5 Número de genótipos (Biomass) 6
 6 Número de repetições 6
 7 Natureza do modelo G aleatório e A fixo
 8 Decomposição Ambas (G/A e A/G)
 9 Ajuste de GL - Relação > 7
 10 Data 02-01-2016
 11
 12 =====

13
 14 Modelo : $Y_{ijk} = m + G_i + A_j + GA_{ij} + E_{ijk}$
 15 Efeitos : Efeitos

16
 17 **RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - Fotossíntese**

AMBIENTE	QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+
P+						
(Meses)						
1	12.2043	17.61719	16.88202	1.0435	.4144	1.5
.1971						
2	7.67071	7.29405	6.68954	1.0904	.3901	.62
1.0						
3	2.65042	15.99564	6.50478		2.4591	.0607
1.36	.2456					
4	31.87691	1.37406	16.94558	.0811	1.0	.12
1.0						
GL	5	5		25		

36
 37 RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 2.60509
 38 (+)Obs.: Teste feito considerando o QMR da análise conjunta
 39

40
 41
 42

Fotossíntese		PARÂMETROS	GENÉTICOS	EM	CADA	AMBIENTE	-
AMBIENTE	MÉDIA	C.V. (%)	S ² g	H ²		DMS (5%)	
DMS (1%)							
Meses							
1	20.26944	20.27078	.12253	.0417		7.30675	
8.96402							
2	18.90528	13.68091	.10075	.0829		4.5995	
5.64272							
3	16.73972	15.2359	1.58181	.5933		4.53554	
5.56426							
4	14.0925	29.21058	-2.59525	-11.3325		7.32049	
8.98088							

60
 61
 62 **ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> Fotossíntese**

FV	GL	SQ	QM	F
TRATAMENTOS	5	24.1735	4.8347	.40079
AMBIENTES	3	786.01301	262.00434	20.99044

1	TRATxAMB	15	187.23121	12.48208	1.03474	
2						
3						
4	TRAT/AMB	20	211.40471	10.57024	.87625	P=1.0
5	TRAT/AMB 1	5	88.08596		17.61719	1.46043
6	P=.20786					
7	TRAT/AMB 2	5	36.47025	7.29405	.60466	P=1.0
8	TRAT/AMB 3	5	79.97821		15.99564	1.32601
9	P=.25774					
10	TRAT/AMB 4	5	6.87029	1.37406	.11391	P=1.0
11						
12						
13	AMB/TRAT	18	973.24422	54.06912	4.48223	P=.0
14	AMB/TRAT 1	3	209.78431		69.9281	5.79691
15	P=.00098					
16	AMB/TRAT 2	3	137.272		45.75733	3.7932
17	P=.01218					
18	AMB/TRAT 3	3	235.77222		78.59074	6.51503
19	P=.0004					
20	AMB/TRAT 4	3	187.7324		62.57747	5.18756
21	P=.0021					
22	AMB/TRAT 5	3	109.28535		36.42845	3.01985
23	P=.03251					
24	AMB/TRAT 63		93.39795	31.13265	2.58084	P=.05669
25						
26						
27	RESÍDUO		1201447.5596	12.063		
28						
29						
30	TOTAL		1432444.9773			
31						
32						
33	MÉDIA		17.50173611111111			
34	CV(%)		19.8447884042737			
35						
36						
37	PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS					
38						
39						
40	Componente de variância genotípica				-.30118	
41	Componente de variância GxA				.05239	
42	Variância residual				12.063	
43	Herdabilidade(média) - %				-149.5087	
44	Correlação intraclasse (*)				-2.5607	
45	Coefficiente de variação genético (%)				.	
46	Razão CVg/CVe				.	
47						
48						
49	(*) $r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$					
50						
51						
52						
53	Teste de Hipótese					
54						
55						
56	FV	TESTE		GL	NUMGL	DEN F
57	PROBABILIDADE(%)					
58						
59						
60	TratamentoQMG/QMR		5	120	.40079	100.0
61	ns					
62	Ambiente	QMA/QMGA		3.	15.	20.99044
63	.00127 **					
64	Trat x Amb	QMGA/QMR		15	120	1.03474
65	42.51021 ns					
66						
67						
68						
69						

RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - Condutância

Estomática

AMBIENTE	QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+
(Meses)						
1	.02476	.06094	.0309	1.9725	.1179	1.87
2	.02368	.01942	.0232	.8368	1.0	.59
3	.0877	.07221	.01582	4.5636	.0043	2.21
4	.02793	.03069	.06067	.5059	1.0	.94
GL	5	5		25		

RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 3.83392
 (+)Obs.:Teste feito considerando o QMR da análise conjunta

PARÂMETROS GENÉTICOS EM CADA AMBIENTE - Condutância

Estomática

AMBIENTE	MÉDIA	C.V. (%)	S ² g	H ²	DMS (5%)
(Meses)					
1	.83906	20.94886	.00501	.493	.31258
2	.58203	26.17205	-.00063	-.195	.27089
3	.48156	26.12232	.0094	.7809	.2237
4	.42236	58.3171	-.005	-.9766	.43802

ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> Condutância Estomática

FV	GL	SQ	QM	F	
TRATAMENTOS	5	.18161	.03632	1.06695	
AMBIENTES	3	3.65936	1.21979	24.90302	
TRATxAMB	15	.73472	.04898	1.43883	
TRAT/AMB	20	.91633	.04582	1.34586	P=.16416
TRAT/AMB 1	5	.3047	.06094	1.79009	P=.11995
TRAT/AMB 2	5	.09708	.01942	.57034	P=1.0
TRAT/AMB 3	5	.36106	.07221	2.12122	P=.06747
TRAT/AMB 4	5	.15346	.03069	.90156	P=1.0
AMB/TRAT	18	4.39408	.24412	7.17091	P=.0
AMB/TRAT 1	3	1.0874	.36247	10.64749	P=.0

1	AMB/TRAT 2	3	.4323	.1441	4.23291
2	P=.00698				
3	AMB/TRAT 3	3	1.23948	.41316	12.13658
4	AMB/TRAT 4	3	.81733	.27244	8.003
5	P=.00006				
6	AMB/TRAT 5	3	.49501	.165	4.84698
7	P=.00321				
8	AMB/TRAT 63		.32253	.10751	3.15814
9	P=.02728				
10	<hr/>				
11	RESÍDUO	1204.0851	.03404		
12	<hr/>				
13	TOTAL	1438.6608			
14	<hr/>				
15	MÉDIA	0.58125			
16	CV (%)	31.7429845092851			
17	<hr/>				
18	<hr/>				
19	<hr/>				
20	<hr/>				
21	PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS				
22	<hr/>				
23	<hr/>				
24	Componente de variância genotípica				.00009
25	Componente de variância GxA				.00187
26	Variância residual				.03404
27	Herdabilidade (média) - %				6.275
28	Correlação intraclasse (*)				.2782
29	Coefficiente de variação genético (%)	1.6766			
30	Razão CVg/CVe				.0528
31	<hr/>				
32	<hr/>				
33	(*) $r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$				
34	<hr/>				
35	<hr/>				
36	<hr/>				
37	Teste de Hipótese				
38	<hr/>				
39	<hr/>				
40	FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN F
41	PROBABILIDADE (%)				
42	<hr/>				
43	<hr/>				
44	Tratamento QMG/QMR		5	120	1.06695
45	38.21912 ns				
46	Ambiente QMA/QMGA		3.	15.	24.90302
47	.0 **				
48	Trat x Amb QMGA/QMR		15	120	1.43883
49	14.02108 ns				
50	<hr/>				
51	<hr/>				
52	<hr/>				
53	<hr/>				
54	RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - Transpiração				
55	<hr/>				
56	<hr/>				
57	AMBIENTE QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P F+
58	P+				
59	(Meses)				
60	<hr/>				
61	1	4.83748	2.74874	1.27428	2.1571 .0915
62	3.83	.0033			
63	2	1.07758	.83967	.47516	1.7671 .1563
64	1.17	.3293			
65	3	.90756	.63521	.38131	1.6659 .1797 .89
66	1.0				
67	4	1.47264	1.02151	.74019	1.3801 .2654
68	1.42	.2224			

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68

GL	5	5	25		
RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 3.34183					
(+)Obs.:Teste feito considerando o QMR da análise conjunta					
PARÂMETROS GENÉTICOS EM CADA AMBIENTE -					
Transpiração					
AMBIENTE MÉDIA		C.V. (%)	S ² g	H ²	DMS (5%)
DMS (1%)					
(Meses)					
1	6.71381	16.81371	.24574	.5364	2.00745
2.46277					
2	4.42319	15.58418	.06075	.4341	1.22584
1.50387					
3	3.48711	17.7082	.04232	.3997	1.09813
1.3472					
4	3.48392	24.69474	.04689	.2754	1.52998
1.87699					
ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> Transpiração					
FV	GL	SQ	QM	F	
TRATAMENTOS	5	16.41922	3.28384	3.47957	
AMBIENTES	3	250.64229	83.54743	127.79447	
TRATxAMB	15	9.80646	.65376	.69273	
TRAT/AMB	20	26.22568	1.31128	1.38944	
P=					.14068
TRAT/AMB	1	5	13.74371	2.74874	2.91257
P=					.01618
TRAT/AMB	2	5	4.19838	.83968	.88972
P=					1.0
TRAT/AMB	3	5	3.17606	.63521	.67307
P=					1.0
TRAT/AMB	4	5	5.10759	1.02152	1.0824
P=					.37365
AMB/TRAT	18	260.44875	14.46938	15.33177	P=.0
AMB/TRAT	1	3	50.77573	16.92524	P=.0
AMB/TRAT	2	3	42.12714	14.04238	P=.0
AMB/TRAT	3	3	55.14689	18.3823	P=.0
AMB/TRAT	4	3	48.31424	16.10475	P=.0
AMB/TRAT	5	3	47.30546	15.76849	P=.0
AMB/TRAT	63	16.77936	5.59312	5.92648	P=.00083
RESÍDUO	120113.2501		.94375		
TOTAL	143390.1181				
MÉDIA		4.52700694444444			
CV (%)		21.4593969528265			

PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS

Componente de variância genotípica	.0975
Componente de variância GxA	-.03625
Variância residual	.94375
Herdabilidade(média) - %	71.2608
Correlação intraclasse (*)	9.3641
Coefficiente de variação genético (%)	6.8976
Razão CVg/CVe	.3214

(*) $r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$

Teste de Hipótese

FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN	F
PROBABILIDADE (%)					
Tratamento QMG/QMR		5	120	3.47957	.5694
**					
Ambiente	QMA/QMGA	3.	15.		127.79447
.0 **					
Trat x Amb	QMGA/QMR	15	120		.69273
100.0 ns					

RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - Relação Ci/Ca

AMBIENTE QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+	
P+						
(Meses)						
1	.02099	.07859	.08418	.9336	1.0	3.08
.0125						
2	.01024	.01088	.01007	1.081	.3948	.43
1.0						
3	.0057	.00239	.00301	.7948	1.0	.09
1.0						
4	.00278	.0085	.00474	1.7924	.151	.33
1.0						

GL 5 5 25

RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 27.94821

(+)Obs.: Teste feito considerando o QMR da análise conjunta

PARÂMETROS GENÉTICOS EM CADA AMBIENTE - Relação

Ci/Ca

AMBIENTE MÉDIA	C.V. (%)	S ² g	H ²	DMS (5%)
DMS (1%)				
(Meses)				

1	1	.83467	34.76093	-.00093	-.0712	.51596
2		.63299				
3	2	.72833	13.77658	.00014	.0749	.17844
4		.21891				
5	3	.74033	7.41311	-.0001	-.2582	.0976
6		.11973				
7	4	.72667	9.47845	.00063	.4421	.12249
8		.15027				

ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> Relação Ci/Ca

FV	GL	SQ	QM	F	
TRATAMENTOS	5	.03884	.00777	.10174	
AMBIENTES	3	.28983	.09661	1.46062	
TRATxAMB	7	.463	.06614	.86627	
TRAT/AMB	20	.50184	.02509	.32863	P=1.0
TRAT/AMB 1	5	.39294		.07859	1.02928
P=		.41524			
TRAT/AMB 2	5	.05443	.01089	.14259	P=1.0
TRAT/AMB 3	5	.01198	.0024	.03137	P=1.0
TRAT/AMB 4	5	.04252	.0085	.11137	P=1.0
AMB/TRAT	18	.75283	.04182	.54777	P=1.0
AMB/TRAT 1	3	.06925	.02308	.30232	P=1.0
AMB/TRAT 2	3	.03181	.0106	.13889	P=1.0
AMB/TRAT 3	3	.37684		.12561	1.64517
P=		.19611			
AMB/TRAT 4	3	.19796	.06599	.86425	P=1.0
AMB/TRAT 5	3	.04203	.01401	.18347	P=1.0
AMB/TRAT 6	3	.03497	.01166	.15265	P=1.0
RESÍDUO	36	2.7487	.07635		
TOTAL		1433.5404			
MÉDIA		0.7575			
CV (%)		36.4778962397292			

PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS

Componente de variância genotípica	-.00286
Componente de variância GxA	-.00128
Variância residual	.07635
Herdabilidade(média) - %	-882.8721
Correlação intraclasse (*)	-3.8883
Coefficiente de variação genético (%)	.
Razão CVg/CVe	.

(*) $r = V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))$

Teste de Hipótese

FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN	F
PROBABILIDADE (%)					
<hr/>					
Tratamento	QMG/QMR	5	36	.10174	100.0
ns					
Ambiente	QMA/QMGA	3.	7.		1.46062
30.51521 ns					
Trat x Amb	QMGA/QMR	7	36		.86627
100.0 ns					

RESULTADO DAS ANÁLISES INDIVIDUAIS - WUE

AMBIENTE	QM (BLOCO)	QM (TRAT)	QM (RES)	F	P	F+
P+						
(Meses)						
1	.73011	.33179	.45419	.7305	1.0	.45
1.0						
2	2.36224	.27848	.39979	.6966	1.0	.38
1.0						
3	3.13797	1.63799	.82083		1.9955	.1142
2.25	.0555					
4	4.72669	1.00893	1.24287	.8118	1.0	1.38
.237						
GL	5	5		25		

RELAÇÃO MAIOR(QMR)/MENOR(QMR) = 3.10879

(+)Obs.:Teste feito considerando o QMR da análise conjunta

PARÂMETROS GENÉTICOS EM CADA AMBIENTE - WUE

AMBIENTE	MÉDIA	C.V. (%)	S ² g	H ²	DMS (5%)
DMS (1%)					
(Meses)					
1	2.98514	22.57643	-.0204	-.3689	1.19848
2	4.37328	14.45806	-.02022	-.4356	1.12442
3	4.96372	18.25239	.13619	.4989	1.61116
4	4.21058	26.47709	-.03899	-.2319	1.98255

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69

ANÁLISE DE VARIÂNCIA DA VARIÁVEL =====> WUE

FV	GL	SQ	QM	F	
TRATAMENTOS	5	7.3528	1.47056	1.3816	
AMBIENTES	3	74.57173	24.85724	41.73887	
TRATxAMB	15	8.93313	.59554	.55951	
TRAT/AMB	20	16.28593	.8143	.76503	P=1.0
TRAT/AMB 1	5	1.65893	.33179	.31171	P=1.0
TRAT/AMB 2	5	1.39241	.27848	.26163	P=1.0
TRAT/AMB 3	5	8.18993		1.63799	1.53889
P=					.18285
TRAT/AMB 4	5	5.04467	1.00893	.9479	P=1.0
AMB/TRAT	18	83.50486	4.63916	4.3585	P=.0
AMB/TRAT 1	3	9.71647		3.23882	3.04288
P=					.03157
AMB/TRAT 2	3	11.14086		3.71362	3.48896
P=					.01792
AMB/TRAT 3	3	10.95049		3.65016	3.42934
P=					.01933
AMB/TRAT 4	3	5.86993		1.95664	1.83827
P=					.14386
AMB/TRAT 5	3	19.5256		6.50853	6.11479
P=					.00066
AMB/TRAT 63		26.30152	8.76717	8.23679	P=.00005
RESÍDUO		120127.7271	1.06439		
TOTAL		143218.5848			
MÉDIA		4.13318055555556			
CV (%)		24.9612612239568			

PARÂMETROS GENÉTICOS E AMBIENTAIS

Componente de variância genotípica	.01692
Componente de variância GxA	-.05861
Variância residual	1.06439
Herdabilidade (média) - %	27.62
Correlação intraclasse (*)	1.5651
Coefficiente de variação genético (%)	3.1475
Razão CVg/CVe	.1261

(*) $r = \sqrt{V(g) / (V(g) + V(ga) + V(RES))}$

Teste de Hipótese

FV	TESTE	GL	NUMGL	DEN	F
Tratamento	QMG/QMR	5	120		1.3816
	23.59859 ns				

1	Ambiente	QMA/QMGA	3.	15.	41.73887
2	.0 **				
3	Trat x Amb	QMGA/QMR	15	120	.55951
4	100.0 ns				
5					
6					
7					
8					
9					
10					
11	.20145	.01413	.14842	.00059	-.06635
12	.01413	.00151	.00748	.00008	-.00131
13	.14842	.00748	.13683	.0016	-.08154
14	.00059	.00008	.0016	.00032	-.00141
15	-.06635	-.00131	-.08154	-.00141	.06127
16					
17					
18					
19					
20					
21					
22	-.30118	-.00234	.08796	-.00738	-.15893
23	-.00234	.00009	.00502	-.00045	-.00408
24	.08796	.00502	.0975	.0006	-.0691
25	-.00738	-.00045	.0006	-.00063	-.00357
26	-.15893	-.00408	-.0691	-.00357	.01692
27					
28					
29					
30					
31					
32					
33	12.063	.39523	1.45101	.19137	2.22185
34	.39523	.03404	.05914	.01266	.0665
35	1.45101	.05914	.94375	.02404	-.29862
36	.19137	.01266	.02404	.02291	.05172
37	2.22185	.0665	-.29862	.05172	1.06439
38					
39					
40					
41					
42					
43					
44	1.	.8092	.894	.0731	-.5972
45	.8092	1.	.52	.1093	-.1358
46	.894	.52	1.	.2408	-.8905
47	.0731	.1093	.2408	1.	-.317
48	-.5972	-.1358	-.8905	-.317	1.
49					
50					
51					
52					
53					
54					
55	1.	.99	.99	.99	.99
56	.99	1.	1.6495	.99	-3.2169
57	.99	1.6495	1.	.99	-1.701
58	.99	.99	.99	1.	.99
59	.99	-3.2169	-1.701	.99	1.
60					
61					
62					
63					
64					
65					
66	1.	.6168	.43	.3641	.6201
67	.6168	1.	.3299	.4533	.3494
68	.43	.3299	1.	.1635	-.2979
69	.3641	.4533	.1635	1.	.3312

1 .6201 .3494 -.2979 .3312 1.
2
3

4
5 MÉDIAS DAS VARIÁVEIS
6

7					
8	17.1479	.5398	4.2545	.7502	4.2817
9	17.455	.5724	4.4035	.7396	4.269
10	17.4642	.5844	4.5837	.7921	4.0744
11	18.16	.6008	5.2178	.758	3.6613
12	17.8504	.645	4.5133	.752	4.3247
13	16.9329	.5451	4.1893	.7532	4.188

14
15
16
17 MÉDIAS (GENÓTIPOS x AMBIENTES) DAS VARIÁVEIS
18

19						
20	11	21.46	.8865	6.653	.84117	3.23767
21	12	18.27	.54017	4.1695	.70633	4.44417
22	13	14.84667	.34633	2.9835	.7375	4.96167
23	14	14.015	.38617	3.21183	.71583	4.48333
24	21	21.18167	.80033	6.6485	.72033	3.19233
25	22	17.695	.51917	4.07417	.69217	4.40517
26	23	16.20167	.5165	3.30767	.758	5.08333
27	24	14.74167	.4535	3.58383	.788	4.39517
28	31	20.74	.93367	7.11067	1.005	2.95333
29	32	20.28833	.63183	4.4095	.7275	4.692
30	33	15.41	.429	3.46883	.75183	4.4995
31	34	13.41833	.34317	3.34583	.684	4.15283
32	41	21.50667	.89567	7.5655	.915	2.97783
33	42	20.09	.59117	5.0935	.71417	4.0265
34	43	16.62667	.393	3.94317	.70217	4.22483
35	44	14.41667	.52333	4.26883	.7005	3.41583
36	51	19.67167	.86417	6.773	.82117	2.97517
37	52	19.10667	.6635	4.57317	.718	4.3095
38	53	18.38333	.58067	3.55917	.74917	5.50783
39	54	14.24	.47183	3.148	.7195	4.50633
40	61	17.05667	.654	5.53217	.70533	2.5745
41	62	17.98167	.54633	4.21933	.81183	4.36233
42	63	18.97	.62383	3.66033	.74333	5.50517
43	64	13.72333	.35617	3.34517	.75217	4.31

44
45
46
47
48 UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA
49 36571-000 VIÇOSA - MG - BRASIL