

## Características fotossintéticas de genótipos de capim-elefante anão (*Pennisetum purpureum* Schum.), em estresse hídrico

Saulo Alberto do Carmo Araújo<sup>1\*</sup>, Hernan Maldonado Vasquez<sup>2</sup>, Eliemar Campostrini<sup>3</sup>, Alena Torres Netto<sup>3</sup>, Bruno Borges Deminicis<sup>4</sup> e Érico da Silva Lima<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Zootecnia-Forrageicultura e Pastagem, Faculdade de Ciências Agrárias, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Rod. MGT 367, Km 583, 5000, 39100-000, Diamantina, Minas Gerais, Brasil. <sup>2</sup>Laboratório de Zootecnia e Nutrição Animal, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, Universidade Estadual do Norte Fluminense "Darcy Ribeiro", Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro, Brasil. <sup>3</sup>Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal-Fisiologia Vegetal, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, Universidade Estadual do Norte Fluminense "Darcy Ribeiro", Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro, Brasil. <sup>4</sup>Laboratório de Fitotecnia, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, Universidade Estadual do Norte Fluminense "Darcy Ribeiro", Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro, Brasil. <sup>5</sup>Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia de Botucatu, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Botucatu, São Paulo, Brasil. \*Autor para correspondência. E-mail: saulo.araujo@ufvjm.edu.br

**RESUMO.** O experimento foi realizado com o objetivo de avaliar as trocas gasosas de genótipos de capim-elefante anão, em diferentes condições hídricas. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com três repetições. Foram avaliados três genótipos de capim-elefante anão (Mott, CNPGL 94-34-3 e CNPGL 92-198-7) em duas condições de umidade do solo: irrigado (I) e não-irrigado (NI). Foi observada diferença entre os tratamentos I e NI para todos os genótipos em relação à taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração e déficit de pressão de vapor. O genótipo CNPGL 94-34-3 apresentou maior tolerância ao estresse hídrico, seguido pelos genótipos Mott e CNPGL 92-198-7. Todos os genótipos avaliados apresentaram, em condições ideais de umidade do solo, alta taxa fotossintética, caracterizando, deste modo, os genótipos estudados como plantas de elevada eficiência fotossintética.

**Palavras-chave:** condutância estomática, déficit de pressão de vapor, fotoinibição, fotossíntese, transpiração.

**ABSTRACT.** *Photosynthetic characteristics of dwarf elephant grass (*Pennisetum purpureum* Schum.) genotypes under different hydric conditions.* The experiment was carried out aiming to evaluate the gas exchange of dwarf elephant grass genotypes under different hydric conditions, in a randomized design with three replications. Genotypes of dwarf elephant grass (Mott, CNPGL 94-34-3 and CNPGL 92-198-7) were analyzed under two hydric conditions: irrigated (I) and non-irrigated (NI). Differences between treatments I and NI were observed for all genotypes for photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and water vapor pressure deficit. Genotype CNPGL 94-34-3 presented highest tolerance to hydric stress, followed by Mott and CNPGL 92-198-7 genotypes. All genotypes presented high photosynthetic rate, under ideal conditions of soil humidity, thus characterizing the analyzed dwarf elephant grass genotypes as plants with high photosynthetic efficiency.

**Key words:** stomatal conductance, vapor pressure deficit, photoinhibition, photosynthesis, transpiration.

### Introdução

Os efeitos dos fatores climáticos no crescimento e desenvolvimento, assim como na partição de carbono entre os órgãos, são importantes nas taxas de crescimento dos vegetais (NORMAN et al., 1995). Plantas em déficit hídrico sofrem mudanças em sua anatomia, fisiologia e bioquímica, com intensidade que depende do tipo de planta e do grau de duração do déficit hídrico (KRAMER, 1983). Algumas plantas, para se adaptarem às condições de déficit hídrico, adotam a estratégia de redução da parte aérea em favor das raízes. Com isso, limitam sua capacidade de competir por luz, pela diminuição da área foliar, com

consequente redução na produtividade (NABINGER, 1997), aceleração na taxa de senescência foliar, inibição do perfilhamento e ramificações e aceleração da morte dos perfilhos estabelecidos, bem como atraso no crescimento e no desenvolvimento da planta (BUXTON; FALES, 1994).

O estresse hídrico afeta a fotossíntese pelos efeitos estomáticos e não-estomáticos. O efeito estomático é um evento primário, o que levaria à menor disponibilidade de CO<sub>2</sub> nos espaços intercelulares, reduzindo a sua assimilação nos cloroplastos (FARIA et al., 1996). Já o efeito não-estomático está relacionado às perturbações nos

processos fotoquímicos (redução no transporte de elétrons, afetando a formação de ATP e NADPH) e nos processos bioquímicos com a redução na eficiência carboxilativa e/ou na quantidade e atividade da RUBISCO e de outras enzimas do metabolismo fotossintético (TAIZ; ZEIGER, 2004).

A avaliação da fluorescência da clorofila *a* é uma importante técnica nos estudos de ecofisiologia vegetal, para a determinação de alterações causadas por fatores estressantes, e pode ser utilizada na avaliação de danos causados por estresse hídrico (FARQUHAR; SHARKEY, 1982). O principal parâmetro utilizado na avaliação desses danos ao sistema fotossintético é a razão  $F_v F_m^{-1}$ , em que  $F_v$  é a fluorescência variável e  $F_m$ , a fluorescência máxima, que indica a eficiência fotoquímica do fotossistema II. Embora essa razão normalmente decresça em plantas submetidas a algum tipo de estresse (KRAUSE; WEIS, 1991), Epron e Dryer (1990) não detectaram reduções na eficiência fotoquímica do fotossistema II em plantas em déficit hídrico. A relação  $F_v F_m^{-1}$  pode variar numa faixa de 0,75 a 0,85 em plantas em condições ambientais ótimas. A diminuição da relação  $F_v F_m^{-1}$  é um excelente indicador de efeito fotoinibitório, quando as plantas estão submetidas a qualquer tipo de estresse, e pode representar tanto uma regulação fotoprotetora reversível quanto uma inativação irreversível do PSII.

O conhecimento do comportamento da planta forrageira em condições de estresse hídrico é de grande importância prática para auxiliar no entendimento dos efeitos do período seco na produção de forragem, possibilitando o uso de práticas de manejo para melhor utilização do pasto durante esse período.

O objetivo do presente estudo é avaliar as características fotossintéticas de genótipos de capim-elefante anão submetidos a condições de estresse hídrico.

## Material e métodos

O experimento foi conduzido na Unidade de Apoio à Pesquisa (UAP) do Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias (CCTA) da Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF) no município de Campos dos Goytacazes, região norte do Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Os genótipos de capim-elefante anão foram obtidos pelo Programa de Melhoramento Genético de capim-elefante da Embrapa Gado de

Leite. Foram avaliados dois genótipos de capim-elefante anão e a cv. Mott em resposta ao corte do suprimento de água.

O solo, classificado como um Latossolo Amarelo distrófico típico, foi peneirado em malha de 4 mm, e as amostras tomadas apresentaram a seguinte composição química: pH de 5,5; P e K iguais a 4 e 36 mg dm<sup>-3</sup>, respectivamente; Ca + Mg e Al iguais, respectivamente, a 2,2 e 0,2 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>. Foi realizada a calagem do solo, utilizando-se 1,0 t ha<sup>-1</sup> de calcário dolomítico PRNT 96%, com o objetivo de elevar a saturação por bases a 60%. As adubações foram realizadas de acordo com os resultados de análise do solo e segundo as recomendações da Embrapa Gado de Leite, correspondendo a 100, 50 e 100 kg ha<sup>-1</sup> de N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> e K<sub>2</sub>O, na forma de uréia, superfosfato simples e cloreto de potássio, respectivamente.

As mudas foram plantadas em vasos plásticos com capacidade aproximada de 11 kg de solo e colocadas ao tempo. O desbaste foi realizado no nível do solo, com o objetivo de minimizar as diferenças entre os estandes, permanecendo cinco perfilhos principais em cada vaso. Irrigações periódicas para manter a saturação do solo em aproximadamente 50% foram realizadas até o início da fase experimental, que ocorreu a partir do 60º dia pós-plantio.

Durante o período de avaliação, o teor de umidade do solo foi monitorado por sensores de umidade (6450 WD Watermark Soil Mixture Sensor, USA), instalados a 10 cm de profundidade e, posteriormente, acoplados ao sensor de leitura. Os sensores foram acoplados a um coletor de dados (Data Logger Line, modelo 200, USA) e as informações foram tomadas diariamente. Os dados das condições climáticas durante o experimento são apresentados na Tabela 1.

As análises da assimilação fotossintética do carbono (A), condutância estomática (gS), taxa transpiratória (E) e déficit de pressão de vapor (DPV) foram obtidas, utilizando-se luz artificial com leds de intensidade de 1.000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Para medição das trocas gasosas foliares, foi utilizado o analisador de gás infravermelho (IRGA), modelo LI 6200 (LI-COR, USA). Todas as características fotossintéticas foram determinadas diariamente entre 8 e 10h a partir da suspensão da irrigação, evitando-se variações na intensidade de luz durante as medições até que as plantas apresentassem valores nulos de fotossíntese líquida, a partir da qual foram reirrigadas.

**Tabela 1.** Evapotranspiração (ETo, mm), precipitação pluviométrica (Precip, mm), temperatura (°C) e umidade relativa do ar média, máxima e mínima (%), radiação solar (Rs, W m<sup>-2</sup>) e velocidade do vento a 2 m de altura (v2, m s<sup>-1</sup>).

**Table 1.** Evapotranspiration (ETo, mm), Rainfall average (mm), temperature (maximum, mean and minimum - °C) and relative air humidity (%), solar radiation (Rs, W m<sup>-2</sup>), barometric pressure (Pbar, h Pa), Wind speed - 2m high (v2, m s<sup>-1</sup>).

Data	ETo	Precip	Tméd	Tmáx	Tmín	URméd	URmáx	URmín	Rs	v2
7.08.06	4,19	0,0	22,1	30,6	17,1	79,2	100,0	36,9	210	2,0
8.08.06	3,97	0,0	20,5	25,5	16,2	77,2	100,0	42,8	230	2,8
9.08.06	4,80	0,0	21,0	28,6	15,5	73,1	99,9	31,6	228	3,0
10.08.06	5,03	0,0	22,2	32,0	15,2	74,3	99,9	27,1	219	2,5
11.08.06	4,21	0,0	22,1	28,0	17,0	79,9	100,0	43,8	225	2,7
12.08.06	4,65	0,0	22,1	27,4	17,0	72,5	99,9	35,9	226	3,3
13.08.06	4,96	0,0	22,0	29,9	16,4	76,1	99,9	32,5	227	2,9
14.08.06	5,11	0,0	22,2	30,7	17,0	74,0	99,9	31,5	230	2,9
15.08.06	5,28	0,0	22,7	31,1	17,2	75,1	99,9	30,9	229	3,0
16.08.06	5,14	0,0	23,3	31,9	17,9	74,0	100,0	29,4	228	2,6

Fonte: E.E.C. Pesagro-Rio/Campos dos Goytacazes.

Foram utilizadas plantas em estágio vegetativo de crescimento, fazendo-se as medições na primeira folha totalmente expandida e de aspecto saudável, utilizando-se a parte mediana da lâmina foliar para as avaliações e confinando-a na câmara foliar do IRGA.

As variáveis da fluorescência da clorofila *a* foram determinadas com o fluorímetro PEA (Plant Efficiency Analyser – Hansatech - UK), a partir do qual foi obtido o rendimento quântico máximo do PSII (Fv Fm<sup>-1</sup>). As medidas foram realizadas às 8h e às 12h. Com base nesses valores, foi possível calcular o percentual de fotoinibição, com o uso da fórmula:

$$\% \text{ Fotoinibição} = [1 - (\text{Fv Fm}^{-1} \text{ 12:00}) / (\text{Fv Fm}^{-1} \text{ 8:00})] \times 100$$

As mensurações relacionadas à fluorescência da clorofila *a* foram realizadas com o auxílio de pinças de metal (DLC-8) acopladas ao sensor do fluorímetro, colocadas na região mediana das folhas, no lado adaxial do limbo foliar, evitando-se a nervura central. Antes de cada determinação individual, uma porção da folha foi mantida no escuro, ou seja, permaneceu com a pinça fechada por pelo menos 30 min. para que todos os centros de reação naquela região da folha adquirissem a condição de “abertos” (extintor fotoquímico não-reduzido). As leituras para obtenção das variáveis Fv Fm<sup>-1</sup> foram realizadas diariamente entre o primeiro e o décimo dia após início dos tratamentos, com pulsos de luz saturante de 0,3 s para promover o fechamento dos centros de reação do PSII (extintor fotoquímico reduzido). Os dados de fluorescência obtidos foram automaticamente armazenados no fluorímetro e, posteriormente, transferidos para um computador, utilizando-se o programa Wincontrol.

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado com três repetições. As forrageiras avaliadas foram os genótipos de capim-elefante anão CNPGL 92-198-7, CNPGL 94-34-3 e

a cv. Mott, submetidos a dois regimes hídricos, com e sem irrigação. Avaliou-se o comportamento das forrageiras em função do tempo, utilizando-se o erro-padrão da média para compará-las.

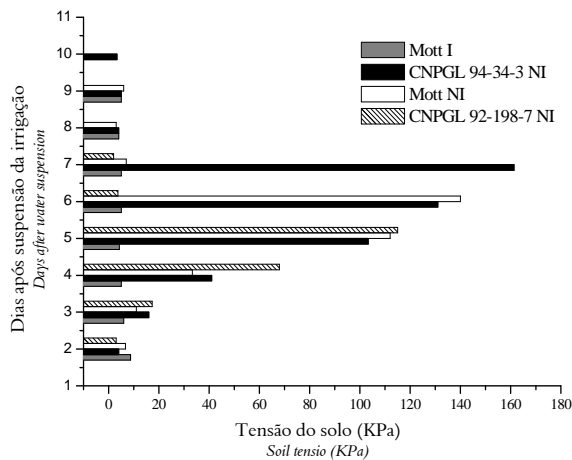
Para a determinação do espectro de absorção, foram retirados três discos foliares na porção mediana da folha (evitando-se a nervura central) com 1,5 cm de diâmetro em cada genótipo, os quais foram cortados em pequenos pedaços e macerados em almofariz de porcelana com adição de N<sub>2</sub> líquido. Em seguida, adicionaram-se 1,5 mL de solução extratora de etanol HCl<sup>-1</sup> 1,5 N (85:15) e novamente macerou-se o material. Todo o tecido foi colocado em tubo de ensaio fechado envolvido com papel alumínio, refrigerado a 4°C por 24h. Posteriormente, foi retirado o sobrenadante, colocado em tubo *ependorf* e centrifugado a 13.000 g por 10 min. Foram retirados 500 µL para a leitura dos comprimentos de onda em espectrofotômetro, que permitiu a leitura a cada 10 nm entre 400 e 700 nm. As análises para determinação do espectro de absorção foram realizadas em triplicata.

## Resultados e discussão

Foi observado que as plantas submetidas ao estresse hídrico promoveram grande redução na disponibilidade hídrica do solo, quando comparada com a do tratamento irrigado. Pode-se observar que o genótipo CNPGL 94-34-3 conseguiu ser mais eficiente na utilização dessa água, mantendo-se em boa condição por mais tempo e, conseqüentemente, levando o solo a tensões hídricas mais elevadas (Figura 1).

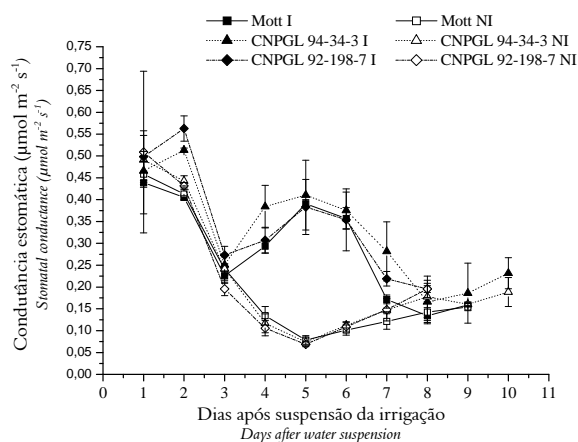
A redução na disponibilidade hídrica do tratamento NI foi acompanhada de uma redução na condutância estomática (Figura 2) e na transpiração (Figura 3), semelhante para as três forrageiras. O estresse hídrico causou o fechamento estomático, o que reduziu a perda de água pela planta (CHAVES, 1991; LAWLOR, 1995). Como conseqüência, a difusão do CO<sub>2</sub> no mesófilo foliar foi restringida (FARQUHAR; SHARKEY, 1982).

Segundo Cornic (2000), a diminuição da concentração interna desse gás no sítio de carboxilação da RUBISCO resulta na limitação da fotossíntese, como observado na Figura 4. Este fato corrobora Taiz e Zeiger (2004), que relataram que muitos processos fisiológicos nas plantas, como a abertura e o fechamento estomático e, conseqüentemente, a fotossíntese, são regulados principalmente pela pressão de turgescência das células.



**Figura 1.** Tensão do solo em genótipos irrigados (I) e não-irrigados (NI) de capim-elefante anão.

**Figure 1.** Soil tension of irrigated (I) and non-irrigated (NI) dwarf elephant grass genotypes.

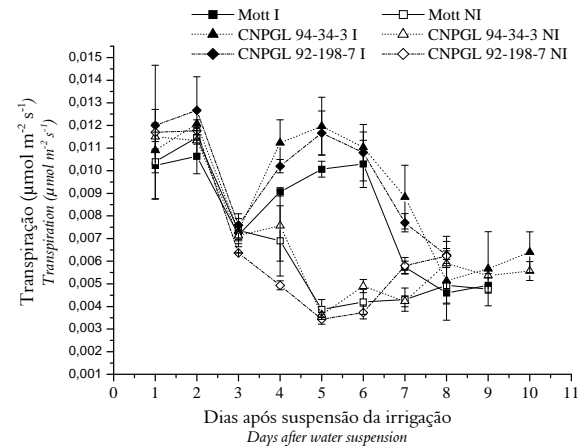


**Figura 2.** Condutância estomática de genótipos de capim-elefante anão irrigados (I) e não-irrigados (NI).

**Figure 2.** Stomatal conductance of irrigated (I) and non-irrigated (NI) dwarf elephant grass genotypes.

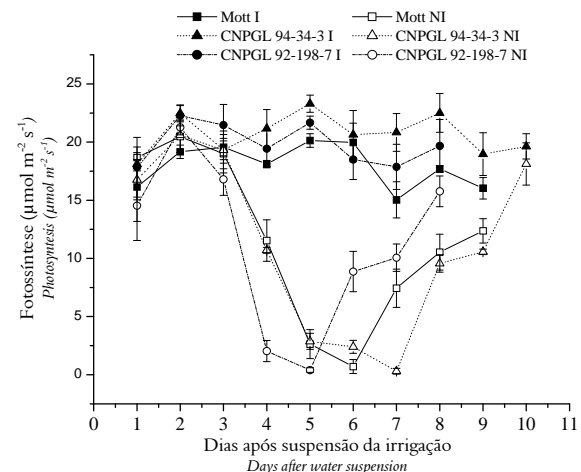
A taxa fotossintética apresentou comportamento semelhante entre os tratamentos irrigados. Entretanto, quando a irrigação foi suprimida, o comportamento fotossintético foi distinto. No tratamento em estresse hídrico, os menores valores de taxa fotossintética líquida foram observados a partir do quinto, sexto e sétimo dias após a suspensão da irrigação, para os genótipos CNPGL 92-198-7, Mott e CNPGL 94-34-

3, respectivamente, chegando a valores muito próximos de zero, os quais determinaram a retomada da irrigação. Além de menos sensível ao estresse hídrico, o genótipo CNPGL 94-34-3 apresentou melhor resposta após a reirrigação, atingindo taxa fotossintética semelhante à do tratamento irrigado. Este fato não ocorreu para os genótipos CNPGL 92-198-7 e a cv. Mott.



**Figura 3.** Transpiração de genótipos irrigados (I) e não-irrigados (NI) de capim-elefante anão.

**Figure 3.** Transpiration of irrigated (I) and non-irrigated (NI) dwarf elephant grass genotypes.



**Figura 4.** Fotossíntese líquida de genótipos irrigados (I) e não-irrigados (NI) de capim-elefante anão.

**Figure 4.** Photosynthesis of irrigated (I) and non-irrigated (NI) dwarf elephant grass genotypes.

Segundo Angelopoulos et al. (1996), a condutância estomática limitaria a fotossíntese em condições moderadas de estresse hídrico, mas, em condições severas, a fotossíntese seria limitada por fatores bioquímicos. Além disso, há evidências de que o estresse hídrico danifica o metabolismo do mesófilo, e que esta resposta se torna progressivamente mais importante com a crescente limitação de água no tecido vegetal (CHAVES,

1991). Contudo, a grande recuperação da taxa fotossintética, após condições severas de estresse hídrico observadas neste experimento (120 a 160 kPa), demonstra que a fotossíntese foi limitada por efeito estomático, havendo pouca ou nenhuma degradação do aparato fotossintético.

De acordo com Loveys et al. (2000), a redução na condutância estomática é resultado de sinais químicos de desidratação das raízes o que, de acordo com Stoll et al. (2000), promove aumento na concentração de ABA, originada pelas raízes em contato com o solo seco, e aumento do pH da seiva do xilema, conhecidos responsáveis pelo fechamento estomático sob condições de estresse hídrico (DAVIES et al., 1990).

Os baixos valores de condutância e transpiração causaram elevações no déficit de pressão de vapor (DPV). O fechamento estomático reduz a transpiração, diminuindo a capacidade de refrigeração da folha e aumentando a temperatura deste órgão, uma vez que a folha continua recebendo luz, causando elevação no DPV (Figura 5).

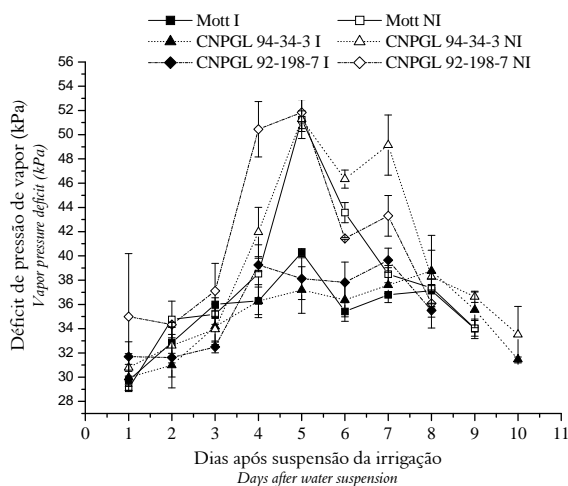


Figura 5. Déficit de pressão de vapor de genótipos irrigados (I) e não-irrigados (NI) de capim-elefante anão.

Figure 5. Vapor pressure deficit of irrigated (I) and non-irrigated (NI) dwarf elephant grass genotypes.

Em relação ao rendimento quântico do fotossistema II, estimado pela razão  $F_v F_m^{-1}$ , pode-se observar que os genótipos submetidos ao estresse hídrico tiveram comportamentos distintos (Figura 6). Até o quarto dia após a suspensão da irrigação não havia ocorrido queda no rendimento quântico das forrageiras estudadas, estando estas com valores dentro do considerado ótimo. A partir do quarto dia, houve queda acentuada nos valores de  $F_v F_m^{-1}$ . Entretanto, o genótipo CNPGL 92-198-7 apresentou-se o mais sensível ao estresse hídrico, chegando a valores de  $F_v F_m^{-1}$  de 0,30 no quinto dia

após a suspensão da irrigação. A cv. Mott apresentou valores de  $F_v F_m^{-1}$  em torno de 0,42 no sexto dia, e o genótipo CNPGL 94-34-3 apresentou menor queda (0,55) no sétimo dia após a suspensão da irrigação.

Uma possível explicação para a maior tolerância do genótipo CNPGL 94-34-3 ao estresse hídrico pode ser pelo elevado conteúdo de antocianina nas suas folhas, quando comparado com ao do genótipo CNPGL 92-198-7 e da cv. Mott (Figura 7). Este fato pode estar ligado ao aspecto de tolerância às condições de deficiência hídrica, evidenciando o aparecimento mais tardio e menos intenso de dano ao PSII.

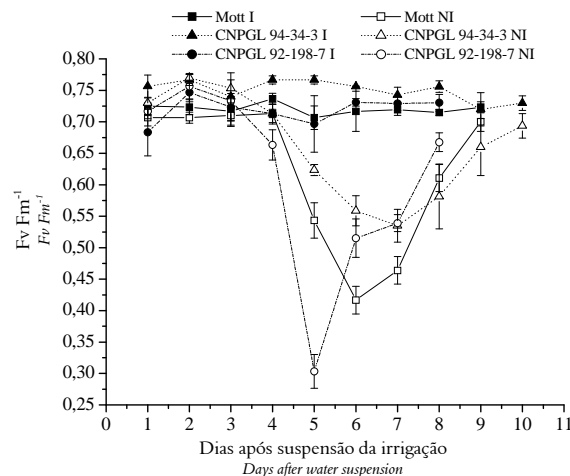


Figura 6. Rendimento quântico ( $F_v F_m^{-1}$ ) de genótipos irrigados (I) e não-irrigados (NI) de capim-elefante anão.

Figure 6. Photochemistry efficiency of irrigated (I) and non-irrigated (NI) dwarf elephant grass genotypes.

O papel da antocianina como pigmento fotoprotetor é relatado por vários autores, a saber, Dugald e Beadle (2003), Pietrini et al. (2002) e Neil e Gould (1999).

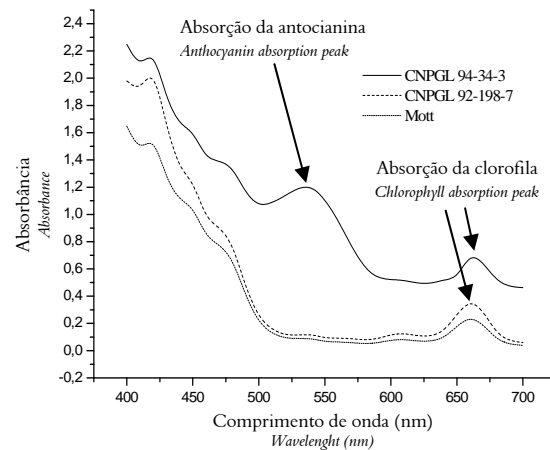


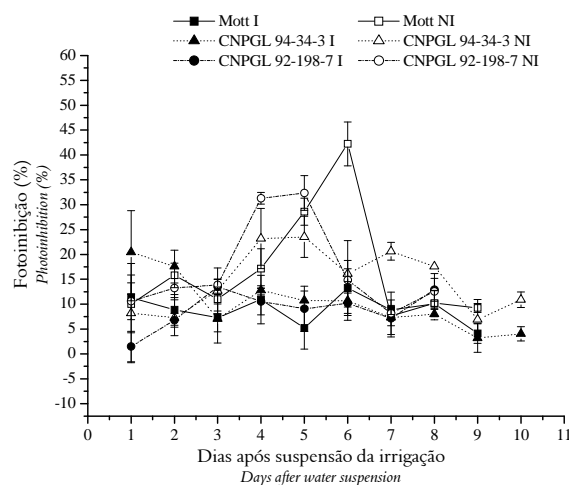
Figura 7. Espectro de absorção da luz visível em genótipos de capim-elefante anão.

Figure 7. Absorption spectrum of visible light of dwarf elephant grass genotypes.

A fotoinibição da fotossíntese foi evidenciada com maior intensidade a partir do quarto dia após a suspensão da irrigação. A cv. Mott apresentou maior fotoinibição, seguida dos genótipos CNPGL 92-198-7 e CNPGL 94-34-3, respectivamente (Figura 8).

De acordo com Baker (1993), tem sido demonstrado que plantas submetidas ao estresse hídrico severo frequentemente apresentam marcante efeito fotoinibitório, caracterizado por decréscimo significativo do rendimento quântico. Nesse caso, o déficit hídrico, em combinação com altos níveis de irradiância, pode causar significativa redução na eficiência da fotossíntese.

Três fatores podem ser identificados como importantes na determinação da resposta da fotossíntese ao déficit hídrico. O primeiro é a extensão da desidratação, o segundo é a taxa deste desenvolvimento e o terceiro é a irradiância. A desidratação suave resulta na inibição da expansão, crescimento e condutância estomática. Essas respostas podem ocorrer antes que haja uma variação mensurável da condição de hidratação da folha, que pode ser iniciada por sinais não-hidráulicos da raiz, que experimenta a aridez no solo. As raízes atuam como sensores do déficit de água no solo, detectado pelas células-guarda dos estômatos, mesmo antes de qualquer déficit hídrico ser observado nas folhas, por meio de sinais químicos (ABA) enviados à parte aérea da planta (SALAH; TARDIEU, 1997).



**Figura 8.** Fotoinibição de genótipos irrigados (I) e não-irrigados (NI) de capim-elefante anão.

**Figure 8.** Photoinhibition of irrigated (I) and non-irrigated (NI) dwarf elephant grass genotypes.

## Conclusão

O genótipo CNPGL 94-34-3 apresentou maior tolerância ao estresse hídrico, seguido pela cv. Mott e pelo genótipo CNPGL 92-198-7. Todos os

genótipos avaliados apresentaram taxa fotossintética elevada em condições ideais de umidade do solo.

## Referências

- ANGELOPOULOS, K.; DICHIO, B.; XILOYANNIS, C. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, n. 301, p. 1093-1100, 1996.
- BAKER, N. R. Light-use efficiency and photonhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In: SMITH, J. A. C.; GRIFFITHS, H. (Ed.). **Water deficit plant responses from cell to community**. Oxford: Bios Scientific Publ., 1993. p. 221-235.
- BUXTON, D. R.; FALES, S. L. Plant environment and quality. In: FAHEY JR., G. C. (Ed.). **Forage quality, evaluation and utilization**. Madison: American Society of Agronomy, 1994. p. 155-199.
- CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, v. 42, n. 234, p.1-16, 1991.
- CORNIC, G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 5, p. 187-188, 2000.
- DAVIES, W. J.; MANSFIELD, T. A.; HETHERINGTON, A. M. Sensing of soil water status and the regulation of plant growth and development. **Plant, Cell and Environment**, v. 13, n. 7, p. 709-719, 1990.
- DUGALD, C. C.; BEADLE, C. L. The ecophysiology of foliar anthocyanin. **The Botanical Review**, v. 69, n. 2, p. 149-161, 2003.
- EPRON, D.; DRYER, E. Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. **Annales des Sciences Forestières**, v. 47, n. 5, p. 435-450, 1990.
- FARIA, T.; GARCIA-PLAZAOLA, J. I.; ABADIA, A.; CERASOLI, S.; PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. **Tree Physiology**, v. 16, p. 115-123, 1996.
- FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, p. 317-45, 1982.
- KRAMER, P. **Water relations of plants**. New York: Academic Press, 1983.
- KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, n. 2, p. 313-349, 1991.
- LAWLOR, D. W. Photosynthesis, productivity and environment. **Journal of Experimental Botany**, v. 46, n. 10, p. 1449-1461, 1995.
- LOVEYS, B. R.; DRY, P. R.; STOLL, M.; Mc CARTHY, M. G. Using plant physiology to improve the water efficiency of horticultural crops. **Acta Horticulturae**, v. 537, p. 187-197, 2000.

- NABINGER, C. Princípios da exploração intensiva de pastagens. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGENS, 13., 1997, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, 1997. p. 15-95.
- NEIL, S.; GOULD, K. S. Optical properties of leaves in relation to anthocyanin concentration and distribution. **Canadian Journal of Botany**, v. 77, p. 1777-1782, 1999.
- NORMAN, M. J. T.; PEARSON, C. J.; SEARLE, P. G. E. The ecology of tropical food crops. **The Journal of Applied Ecology**, v. 33, n. 3, p. 650-651, 1995.
- PIETRINI, F.; IANELLI, M. A.; MASSACCI, A. Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photo-inhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis. **Plant Cell and Environment**, v. 25, n. 10, p. 1251-1259, 2002.
- SALAH, H. B. H.; TARDIEU, F. Control of leaf expansion rate of droughted maize plants under fluctuating evaporative demand. **Plant Physiology**, v. 114, n. 3, p. 893-900, 1997.
- STOLL, M.; LOVEYS, B.; DRY, P. Hormonal changes induced by partial root zone drying of irrigated grapevine. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 350, p. 1627-1634, 2000.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004.

*Received on December 4, 2009.*

*Accepted on March 4, 2010.*

License information: This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.