



Universidade Federal de Alagoas
Centro de Ciências Agrárias
Programa de Pós-graduação em Agronomia - Produção Vegetal

Renato Vieira de Carvalho Filho

**SOMBREAMENTO E ADUBAÇÃO NITROGENADA INFLUENCIANDO O
ACÚMULO DE BIOMASSA EM PALMA FORRAGEIRA *Nopalea cochenillífera*
(L.) Salm - Dick.**

Dissertação de Mestrado

Rio Largo/AL
18 de Maio de 2018

Renato Vieira de Carvalho Filho

**SOMBREAMENTO E ADUBAÇÃO NITROGENADA INFLUENCIANDO O
ACÚMULO DE BIOMASSA EM PALMA FORRAGEIRA *Nopalea cochenillifera*
(L.) Salm - Dick.**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia - Produção Vegetal, CECA, da Universidade Federal de Alagoas, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Eurico Eduardo Pinto de Lemos

Coorientador: Prof. Dr. Ricardo Araújo Ferreira Júnior

**Rio Largo/AL
18 de Maio de 2018**

Catálogo na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Setorial do Centro de Ciências Agrárias
Bibliotecário: Erisson Rodrigues de Santana

C331s Carvalho Filho, Renato Vieira de

Sobreamento e adubação nitrogenada influenciando o acúmulo de biomassa em palma forrageira *nopalea cochenilifera (L.) Salm- Dick*. Rio Largo - AL – 2018.
75 f.; il; 33 cm

Dissertação (Mestrado em Agronomia – Produção Vegetal) - Universidade Federal de Alagoas, Centro de Ciências Agrárias. Rio Largo, 2018.

Orientador(a): Prof. Dr. Eurico Eduardo Pinto de Lemos.

Co-Orientador: Prof. Dr. Ricardo Araújo Ferreira Júnior.

1. Forragem. 2. Palma miúda. 3. Semiárido. 4. Nitrogênio. I.
Título.

CDU: 633.3

TERMO DE APROVAÇÃO

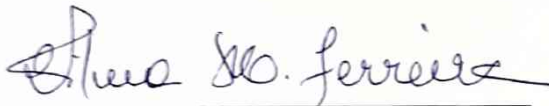
RENATO VIEIRA DE CARVALHO FILHO
(Matricula 16130091)

"Sombreamento e adubação nitrogenada influenciando o acúmulo de biomassa em palma forrageira cv. miúda (*Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick)"

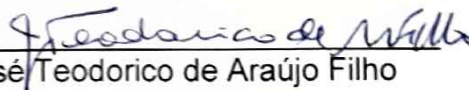
Dissertação apresentada e avaliada pela banca examinadora em dezoito de maio de 2018, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia, área de concentração em Produção vegetal do Programa de Pós-graduação em Agronomia (Produção Vegetal) da Unidade Acadêmica Centro de Ciências Agrárias da UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS.



Prof. Dr. Eurico Eduardo Pinto de Lemos
Presidente



Prof.ª Dr.ª Vilma Marques Ferreira
Membro



Prof. Dr. José Teodorico de Araújo Filho
Membro

Rio Largo - AL
Maio/2018

Dedico a Ana Márcia, Lucas e Renata, minha amada família, pelo amor, carinho e paciência durante toda essa jornada.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por mais uma etapa vivida. Sem dúvida da Sua presença constante, tanto nos bons como nos momentos difíceis. Pela capacidade intelectual para aperfeiçoamento profissional e o prazer de retornar a academia. Finalisticamente, se algum mérito existir neste trabalho a Ele pertence.

Agradeço a Secretaria de Agricultura, Pecuária, Pesca e Aquicultura, pela oportunidade dispensada para o aperfeiçoamento profissional.

Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Eurico Eduardo Pinto de Lemos por me aceitar como seu orientado, a despeito do avultado número de alunos de pós-graduação sob sua tutela. Por acreditar e apoiar sempre na execução desse trabalho. Pelos preciosos momentos de discussão que me abrem novas perspectivas de construção de ideias.

Agradeço ao meu coorientador prof. Dr. Ricardo Ferreira de Araújo Júnior pelas ideias, dados meteorológicos e disponibilidade para discutir os temas pertinentes a este trabalho.

Agradeço ao amigo Dailson Oliveira pela inestimável ajuda na execução do meu trabalho de pesquisa, mas acima de tudo, pela amizade construída durante os últimos dois anos de convivência. Verdadeiramente um amigo!

Agradeço as amigas e colegas de curso Gleica Martins e Juliane Barros pelo companheirismo e ajuda nas disciplinas que compartilhamos.

Agradeço ao amigo e colega de profissão Eng. agrônomo Hibernon Cavalcante Albuquerque pelo apoio e incentivo desde os primeiros momentos quando compartilhada a ideia da realização da pós-graduação.

Agradeço ao Centro de Ciências Agrárias — UFAL, na pessoa do seu diretor prof. Dr. Gaus Silvestre, pela recepção e acolhimento quando do ingresso no curso de pós-graduação.

Agradeço ao corpo docente do programa de pós-graduação em agronomia — produção vegetal, por todo conhecimento compartilhado e crescimento profissional.

*“Procurei sempre os caminhos mais curtos.
Nas estradas que se abriam só há curvas
onde as retas foram inteiramente impossíveis.”*

Graciliano Ramos

RESUMO

A palma forrageira cv. miúda *Nopalea cochenillifera* é uma planta amplamente cultivada na região semiárida do Nordeste brasileiro, principalmente no estado de Alagoas onde representa a segunda maior área cultivada. Essa região é caracterizada por temperaturas elevadas, longo período seco, elevadas temperaturas e alta insolação durante a maior parte do ano. Apesar de ser cultivada a pelo menos um século em Alagoas como planta forrageira, ainda é pouco estudada para outros fins. Nessa região é comum a observação de bom desenvolvimento dessa espécie sob o dossel de árvores de copa rala, tais como algaroba (*Prosopis spp*), revelando a sua capacidade de se adaptar às condições de algum nível de sombreamento. Este trabalho teve o objetivo avaliar a produção de biomassa e o comportamento de variáveis fisiológicas e biométricas de palma forrageira cv. Miúda submetidas a diferentes níveis de sombreamento e adubação nitrogenada. O experimento foi conduzido no campo de pesquisa do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas em Rio Largo. O experimento foi organizado em blocos casualizados em esquema fatorial de 4 x 2 e quatro repetições. Foram testados quatro níveis de sombreamento: 0%, 30%, 40%, 70% produzidos por tela do tipo 'sombrite' e dois níveis de adubação nitrogenada (0 e 200 kg de N/ha). Foram analisadas as seguintes variáveis biométricas: largura e comprimento de cladódios, altura e diâmetro das plantas, área de cladódio, Índice de área de cladódio, número de cladódios por planta, matéria seca e matéria seca das plantas. As variáveis fisiológicas mensuradas foram: fluorescência da clorofila a (Fv/Fm e Yield), acidez noturna, clorofila e carotenoide, temperatura do cladódio e do solo e percentagem de nitrogênio do cladódio. Os resultados revelaram que *Nopalea cochenillifera* cv. Miúda apresenta plasticidade fenotípica para adaptação à sombra, contudo, as plantas cultivadas a pleno sol acumulou mais matéria seca, produzindo o equivalente 9,57 toneladas por hectare 374 dias após o plantio.

Termos de indexação: Palma miúda, Forragem, Semiárido, CAM, Algaroba, Nitrogênio.

ABSTRACT

Nopalea cochenillifera cv. Miúda is a widely cultivated cactus forage in the Brazilian semi-arid zone that covers the states of Alagoas, Pernambuco and Sergipe. In spite of having approximately a century of its presence in this region like fodder plant, is still little studied in what concerns its capacity of use for other purposes and in other forms. In the regions mentioned above, it is very common to observe this plant developing very well under the canopy of some arboreal plants, such as algaroba (*Prosopis* spp) or even umbuzeiro (*Spondias tuberosa* L.), however, it is an eventual and unplanned event, however, reveals the ability of *Nopalea cochenillifera* Salm - Dick to adapt to the shadow condition. The objective of this work was to evaluate the biomass production and adaptation to shading through the investigation of the behavior of physiological and biometric variables inherent to the CAM plant, forage palm cv. (*Nopalea cochenillifera* Salm - Dick) submitted to various levels of shading and nitrogen fertilization. The experiment was carried out in a field in the Agrarian Sciences Center of the Federal University of Alagoas, in a 4 x 2 factorial scheme, in a randomized block design, with four replications, with four levels of shading (0%, 30%, 40%, 70%) and two levels of nitrogen fertilization (0 and 200 kg of N / ha). the shadow effect produced by bamboo supports with sombrite canvas on each parcel. The following biometric variables were analyzed: cladodes width and length, plant height and diameter, cladode area, cladode area index, number of cladodes per plant, dry matter and dry matter of plants. As for physiological variables, fluorescence of chlorophyll a (Fv / Fm and Yield), nocturnal acidity, chlorophyll and carotenoid, cladode and soil temperature and percentage of cladode nitrogen were measured. The results showed that *Nopalea cochenillifera* presents phenotype plasticity for adaptation to shade. However, the treatment with plants in full sun was where the plant had the highest value of accumulation of dry matter, reaching the equivalent of 9.57 tons per hectare 374 after planting.

Index terms: Palma miúda, Fodder, Semiarid, CAM, Algaroba, Nitrogen.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Temperatura e pluviometria - Ano 2017	25
Figura 2 – Radiação solar global - 2017	25
Figura 3 – Visão geral da área do experimento	27
Figura 4 – Biometria	28
Figura 5 – Modelo esquemático das medidas de altura e diâmetro em <i>Nopalea</i>	29
Figura 6 – Detalhe das medidas de comprimento e largura em cladódio de <i>Nopalea</i>	29
Figura 7 – Fixação de pinça	30
Figura 8 – Pinça para mensuração de fluorescência da clorofila	31
Figura 9 – Rendimento potencial do PS II (Fv/Fm) antemanhã período seco	34
Figura 10 – Radiação solar global - 30.10.2017	35
Figura 11 – Radiação solar global - 10.12.2017	36
Figura 12 – Rendimento potencial do PS II (Fv/Fm) meio-dia período seco	37
Figura 13 – Rendimento efetivo do PS II - meio-dia período úmido.	38
Figura 14 – Teor de clorofila (chl a) (mg gmf) em <i>Nopalea cochenillifera</i>	40
Figura 15 – Teor de clorofila (chl b) (mg gmf) em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.	41
Figura 16 – Teor de clorofila total (mg g mf) em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick	42
Figura 17 – Razão entre os teores das clorofilas chl a/chl b em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.	43
Figura 18 – Teor de carotenóides (μ mol g mf) em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick (L.)	44
Figura 19 – Razão entre os teores de clorofila total /carotenóides em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.	44
Figura 20 – Acidez titulável noturna (mmol de H ⁺ /m ²) em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	48
Figura 21 – Produção de matéria seca em função do acúmulo de acidez noturna em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	48
Figura 22 – Área de cladódios em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	50
Figura 23 – Evolução do AC em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.	51
Figura 24 – Índice de área de cladódio em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	52
Figura 25 – Produção de matéria seca em função do IAC em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick.	53
Figura 26 – Evolução do IAC em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	53
Figura 27 – Número de cladódios por planta em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	54

Figura 28 – Evolução do NCP em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	55
Figura 29 – Altura (cm) do dossel em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick	56
Figura 30 – Evolução da altura (cm) de plantas em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	56
Figura 31 – Diâmetro (cm) do dossel em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	57
Figura 32 – Evolução do diâmetro do dossel (cm) de plantas em <i>Nopalea coche-</i> <i>nillifera</i> (L.) Salm - Dick	57
Figura 33 – Temperatura da superfície do cladódio (°C) em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	58
Figura 34 – Temperatura da superfície do solo (°C) em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	60
Figura 35 – Produção de matéria seca de <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick	61
Figura 36 – Produção de matéria seca em função da PAR em <i>Nopalea cochenil-</i> <i>lifera</i> (L.) Salm - Dick.	62
Figura 37 – Produção de matéria seca em função da acúmulo de acidez noturna em <i>Nopalea cochenillifera</i> (L.) Salm - Dick.	62

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Análises de solo	26
Tabela 2 – Teor de clorofila (a) em função de doses de nitrogênio	39
Tabela 3 – Teor de Clorofila (b) em função de doses de nitrogênio.	40
Tabela 4 – Teor de clorofila total sob doses de nitrogênio.	42
Tabela 5 – Análises de solo	71

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AC	Área de cladódio
ATP	Adenosina Trifosfato
°C	Graus Célsius
C3	Mecanismo de concentração de CO ₂ . Plantas C3
C4	Mecanismo de concentração de CO ₂ . Plantas C4
CAM	Mecanismo de concentração de CO ₂ ácido das crassuláceas
CO ₂	Dióxido de Carbono
CTC	Capacidade de troca catiônica
DAP	Dias após o plantio
DFFF	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
Fv/Fm	Rendimento potencial do fotossistema II
IAC	Índice de área de cladódio
IPA	Índice de produtividade ambiental
IRFA	Interceptação de radiação fotossinteticamente ativa
LHC	Complexo de colheita de luz
N	Nitrogênio
NC	Número de cladódio por planta
P	Fósforo
PB	Proteína Bruta
PS	Fotossistema
PS II	Fotossistema II
RFA	Radiação fotossinteticamente ativa
RUE	Eficiência de uso de radiação
Yield	Rendimento efetivo do fotossistema II

SUMÁRIO

1	SOMBREAMENTO E ADUBAÇÃO NITROGENADA INFLUENCIANDO O ACÚMULO DE BIOMASSA EM PALMA FORRAGEIRA CV.MIÚDA <i>NOPALEA COCHENILLIFERA (L.) SALM — DICK.</i>	13
1.1	Introdução	13
1.2	Referencial Teórico	16
1.2.1	Taxonomia e Origem	16
1.2.2	Fisiologia e morfologia	17
1.2.3	Sombreamento	20
1.2.4	Nitrogênio	22
1.3	Material e métodos	24
1.3.1	Dados meteorológicos	24
1.3.2	Preparo da área e implantação do experimento	25
1.3.3	Medidas biométricas.	27
1.3.4	Fluorescência da clorofila (Chl a)	29
1.3.5	Temperatura do Cladódio e Temperatura do Solo	31
1.3.6	Acidez Noturna	31
1.3.7	Clorofilas e Carotenóides	32
1.3.8	Matéria fresca, Matéria Seca e Nitrogênio do Cladódio.	32
1.3.9	Estatística	33
1.4	Resultados e discussão	33
1.4.1	Rendimento potencial do PS II (Fv/Fm) e Rendimento efetivo do PS II (Yield – Y)	33
1.4.1.1	Rendimento potencial do PS II (Fv/Fm)	33
1.4.2	Rendimento efetivo do PS II.	37
1.4.3	Clorofila (chl a), clorofila (chl b), clorofila total, razão (chl a/chl b) e carotenoides.	39
1.4.3.1	Clorofila (chl a)	39
1.4.3.2	Clorofila total	41
1.4.3.3	Razão (a/b)	42
1.4.3.4	Carotenóides	43
1.4.4	Nitrogênio	45
1.4.5	Acúmulo de Acidez Noturna	46
1.4.6	Área de cladódio, Índice de área de cladódio e Número de cladódio	49
1.4.6.1	Área de cladódio	49
1.4.6.2	Índices de área de cladódio	51
1.4.6.3	Número de cladódios por plantas	54
1.4.7	Altura e Diâmetro da Planta	55

1.4.8	Temperatura do cladódio e Temperatura do solo	57
1.4.9	Acúmulo de biomassa — Matéria Seca	60
1.5	Conclusão	63
1.6	Considerações finais	63
	REFERÊNCIAS	65
	ANEXOS	70

1 SOMBREAMENTO E ADUBAÇÃO NITROGENADA INFLUENCIANDO O ACÚMULO DE BIOMASSA EM PALMA FORRAGEIRA CV.MIÚDA *NOPALEA COCHENILLIFERA (L.) SALM — DICK*.

1.1 Introdução

A palma forrageira cv. miúda, ou mesmo palma doce (*Nopalea cochenillifera (L.) Salm - Dick*) é uma cactácea muito utilizada como base da alimentação de ruminantes no Nordeste do Brasil. As espécies de plantas do gênero *Opuntia* e *Nopalea* embora tenham sido introduzidas no Nordeste brasileiro há mais de um século, têm seu centro de origem na região central do México de onde se espalhou por todo o mundo logo após o início da colonização das Américas (OCHOA; BARBERA, 2017). Tais cactáceas adaptaram-se muito bem às condições edafoclimáticas de algumas áreas do Nordeste do Brasil, especialmente na sua porção semiárida que inclui os estados de Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Sergipe, Bahia, Rio Grande do Norte, Ceará e Piauí. Hoje as palmas dos gêneros *Opuntia* e *Nopalea* são consideradas plantas forrageiras fundamentais como fonte de água, energia e sais minerais para o desenvolvimento da pecuária nesta região do Brasil.

A região semiárida do Nordeste do Brasil caracteriza-se por ser uma região de clima seco, com elevadas temperaturas, altas taxas de evaporação, estação seca bastante longa, com índices pluviométricos variando de 200 a 750 mm e distribuição irregular de chuvas no espaço e no tempo. Segundo a Classificação de Koppen, o semiárido brasileiro é considerado de clima quente seco (Bsh). A temperatura média anual acima de 18°C, ausência de excedente hídrico e onde prevalece o bioma, Caatinga. As características edafoclimáticas deste bioma são, de maneira geral, bastante desafiadoras para o desenvolvimento de qualquer atividade agrícola ou pecuária, principalmente quando conduzidas na condição de sequeiro.

As mudanças climáticas tendem a agravar as condições agrícolas da região semiárida, pois os estudos indicam que o Nordeste do Brasil poderá ser afetado com um aumento na frequência e intensidade das secas, não obstante este evento climático ser uma característica natural da região. Tal condição climática tem exacerbado o problema da desertificação em algumas áreas do semiárido brasileiro. Problema este que pode ser potencializado pelas mudanças climáticas globais, porém suas causas iniciais tem origem em fatores locais, tais como a supressão da vegetação nativa para produção de carvão, pastagens ou para dar lugar a culturas muitas vezes inadequadas para esta região. Tais práticas têm como resultado a exposição dos solos, perda de fertilidade, degradação ambiental e posterior processo de desertificação, tornando os solos improdutivos e de difícil recuperação (GUIMARÃES *et al.*, 2016).

A questão fundiária no estado de Alagoas é outro fator que necessita ser

analisado quando se estuda sistemas de produção agrícolas ou pecuários. Sendo uma das menores unidades da federação, Alagoas apresenta a (4^a) maior densidade populacional do Brasil (112,33 hab/km²) (IBGE, 2010), influenciando diretamente os valores atribuídos às terras e, conseqüentemente, o seu acesso. Além do mais, a porção úmida do estado conhecida como Zona da Mata foi ocupada com a cultura da cana-de-açúcar estabelecida em grandes latifúndios associados às unidades industriais produtoras de açúcar e álcool. Por outro lado, as regiões do Agreste e Sertão de Alagoas, de clima seco, possuem menor concentração de terras, mais densamente ocupadas e caracterizadas pela produção agrícola de sequeiro e pecuária de corte e leite. Produzir em tais áreas de clima semiárido tem sido um grande desafio para os produtores rurais.

Ainda que não muito coordenado, há um esforço conjunto de muitas instituições de pesquisa, fomento, assistência técnica e extensão rural, no sentido de desenvolver, adaptar e aplicar tecnologias que atendam às demandas de produtores que se encontram inseridos numa realidade de pequenas propriedades na região semiárida. Parte dos objetivos dessas instituições tem sido subsidiar e viabilizar economicamente tais unidades rurais, sem esquecer a preservação e a recuperação do meio ambiente. Para tanto, a verticalização e intensificação da produção agrícola se constituem como estratégias necessárias para consecução de tais objetivos.

Neste sentido, a cultura da palma forrageira, estabelecida há mais de um século na região semiárida de Alagoas, tem sido considerada o principal suporte de toda produção pecuária leiteira e de corte. Conhecida por ser uma planta capaz de resistir produtivamente em condições de estresse hídrico, tem recebido cada vez mais atenção e desenvolvimento de novas tecnologias de produção. Por ser espécie da família Cactaceae, possui uma série de adaptações ao clima semiárido, tais como, ausência de folhas, capacidade de armazenar água nos caules (raquetes) e, principalmente, mecanismo de concentração de CO₂ (CAM – metabolismo do ácido das crassuláceas). Esse mecanismo inverte o horário de abertura dos estômatos das plantas para ocorrer durante a noite, quando a temperatura é mais amena, capturando o CO₂, o qual é sintetizado em ácidos orgânicos e estocado nos vacúolos das suas células para no decorrer do dia seguinte, com os estômatos fechados, e utilizado na fotossíntese. Este processo diminui consideravelmente a perda de água pela transpiração, o que lhe confere um grau de relevância de planta com alta eficiência no uso da água. Além disso, sua espessa cutícula e a presença de uma camada de cera bem mais espessa do que em plantas C₃ e C₄, minimiza as perdas de água através da epiderme foliar. O tamanho reduzido e a baixa densidade dos seus estômatos também contribuem para a economia de água na transpiração, e um sistema radicular raso e denso, próprio para captação de água de chuvas rápidas. Estas características reunidas possibilitam a esta cactácea a capacidade de captar e armazenar grandes volumes de água e matéria seca sob condições de sequeiro relativamente a outras plantas (SAMPAIO, 2005).

A motivação deste trabalho se baseia na necessidade de produção de conhecimento e novas tecnologias de cultivo capazes de aumentar a produtividade da palma forrageira para atender a demanda por forragem, principalmente no período de estiagem, garantindo bom desempenho dos animais neste período. A hipótese que está em voga nesta pesquisa, foi estabelecida por observações frequentes de cultivos da palma miúda na região semiárida do Estado de Alagoas. É comum se constatar a presença da palma forrageira em áreas abertas e sob a copa (dossel) de várias plantas arbóreas, tais como algaroba (*Prosopis juliflora* Swartz DC), umbu (*Spondias tuberosa* L.), juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Mart.), aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Fr. Allem.), entre outras. A palma forrageira estabelecida sob o dossel de tais árvores se desenvolvem de mais vigorosa e com melhor desempenho que as plantas a pleno sol. Não obstante, essa constatação é pouco comum o plantio intencionalmente consorciado da palma forrageira com árvores nativas ou introduzidas na Caatinga.

No caso da palma sob o dossel de árvores nativas do bioma Caatinga, isto se estabelece pelo simples fato da permanência dessas árvores já existirem e serem conservadas nos terrenos onde o plantio da palma é realizado. Com a algaroba (leguminosa exótica) é um pouco diferente, este consorcio se dá pelo fato da utilização de esterco bovino como adubação de fundação no momento da implantação dos plantios de palma. Os animais, quando do consumo de vagens de algaroba, estercam sementes viáveis desta planta nos currais, as quais são levadas junto com esterco para as áreas de plantio e irão germinar no próximo período chuvoso dentro dos palmais. Assim, tanto a palma como a algaroba terminam crescendo juntas e após alguns anos o dossel da algarobeira influenciará o desenvolvimento da palma.

Tais observações levaram a série de considerações sobre esta relação entre a palma forrageira e as plantas arbóreas a ela associadas. A primeira consideração diz respeito à redução da alta radiação solar característica das regiões árida e semiárida (5,49 kwh/m² dia - irradiação solar horizontal) do Nordeste Brasileiro (PEREIRA *et al.*, 2017). A atenuação da luz solar sob o dossel das árvores poderia funcionar como um filtro que estabeleceria a intensidade adequada para o melhor desenvolvimento da palma forrageira. Tal atenuação da radiação solar sob copa também poderia reduzir a temperatura e a evaporação da água do solo em relação às áreas a pleno sol, principalmente nas horas mais quentes do dia.

A segunda consideração diz respeito ao possível acúmulo de matéria orgânica no solo sob copa pela deposição de folha oriundas do dossel da árvore. O aumento da matéria orgânica localizadamente pode prover uma maior disponibilidade de nitrogênio e melhorar estrutura física do solo. No caso da algarobeira, sendo esta planta o componente arbóreo do sistema agrossilvopastoril, tratando-se de uma leguminosa, que capaz de fixar nitrogênio do ar em associação com bactérias fixadoras, aumenta a

disponibilidade deste nutriente no sistema.

A terceira consideração diz respeito a uma possível redução da temperatura da superfície dos cladódios quando sob influência do dossel, o que permitiria um melhor desempenho do aparato fotossintético e conseqüente maior acúmulo de biomassa. Como a palma forrageira é uma planta com metabolismo ácido das crassuláceas e a abertura estomática se processa durante a noite, poderia o microclima criado sob a copa da árvore diminuir a demanda evaporativa do ar seco mesmo durante esse período noturno?

Objetivou-se com esse trabalho, portanto, estudar a influência do sombreamento simulado por telas e da aplicação de nitrogênio, através da investigação do desenvolvimento e algumas características fisiológicas, na produção de biomassa da palma forrageira.

1.2 Referencial Teórico

A capacidade de uma planta em acumular biomassa em sua estrutura, é inerente as relações estabelecidas entre a planta, o solo e a atmosfera. A água é a substância que permeia todo complexo dessas relações e a energia solar a força motriz que dá dinâmica a toda essa rede de conexões. Todos os outros fatores capazes de influenciar a planta na sua busca por crescer, multiplicar e permanecer são apenas derivações dessa teia de interconexões próprias da vida na terra. Talvez pudéssemos pensar que o código genético de cada espécie de planta, estaria alheio a esta imposição da natureza, contudo, todo código genético é forjado sob a imperiosa força dessas relações.

1.2.1 Taxonomia e Origem

A família *Cactaceae* teve sua origem provável a cerca de 30 milhões de anos atrás e o gênero *Opuntia* a cerca de 5,2 milhões de anos, coincidindo com a aridificação e formação dos desertos Americanos (HERSHKOVITZ; ZIMMER, 1997). As cactáceas são endêmicas das Américas e apresentam distribuição notadamente nas regiões áridas e semiáridas dos continentes americanos. A região central do México, sudoeste dos EUA, região central dos Andes no Peru e Bolívia e nordeste do Brasil são provavelmente áreas de origem das muitas espécies existentes (ARAKAKI *et al.*, 2011). *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick é uma espécie do gênero *Nopalea*, da família *Cactaceae*, subfamília *Opuntioideae*, ordem *Caryophyllales*, classe *Magnoliopsida*, divisão *Magnoliophyta* e reino *Plantae* (ANOOP A. SHETTY; M. K. RANA; S. P. PREETHAM, 2012). A família *Cactaceae* compreende cerca de 1800 espécies, das quais, entre 150 e 180 pertencem ao gênero *Opuntia*, considerado o

maior e mais bem difundido gênero dentre as cactáceas. Com as novas possibilidades de estudo alcançadas pela biologia molecular, *Nopalea* provavelmente poderá ser enquadrada no futuro, taxonomicamente, dentro do gênero *Opuntia* (MAJURE *et al.*, 2012a).

A origem sugerida para o grupo de espécies de *Nopalea*, segundo Majure *et al.* (2012b), seria a região desértica da América do Norte com posterior dispersão para as regiões secas do centro do México, a América Central e Caribe. Para estes autores a espécie *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm — Dick seria originária da região central do México. Segundo (NOBEL *et al.*, 2002), as *Opuntia* chegaram ao Brasil via Portugal durante o século XVI, mas só se tornaram importantes economicamente no final do século XIX. A distribuição de *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm — Dick, no Nordeste do Brasil parece acompanhar a descoberta dessa planta como forrageira do final do século XIX e início do XX.

1.2.2 Fisiologia e morfologia

Há amplo domínio de espécies CAM em ambientes que apresentam multi fatores causadores de estresse. A grande flexibilidade de formas de expressão de CAM, adicionado à ampla possibilidade de plasticidade fenotípica dessas plantas, lhes permitem ocupar nichos ambientais que outras plantas não conseguem (LÜTTGE, 2004). Sendo as plantas C₄, uma resposta evolucionária ao abaixamento dos níveis globais de CO₂, as plantas CAM, além da resposta ao abaixamento dos níveis de CO₂, pode ser considerada também a reação evolucionária a aridificação das Américas.

Cortázar e Nobel (1991), estudando predição e medição de alta produtividade anual em *Opuntia ficus indica* Mill., consideraram um índice de produtividade ambiental (IPA), que é composto por um índice de DFFF, o qual tem na quantidade de fótons interceptados pela cultura o seu peso, um índice do conteúdo de água no solo e um índice de temperatura, todos influenciando a capacidade da planta em captar CO₂. Por esse viés é que entendemos que a palma forrageira cv. miúda, apresentará diferentes possibilidades de expressar seu potencial produtivo em função das condições edafoclimáticas a que é submetida, sejam naturais ou mesmo manejadas.

Segundo Males e Griffiths (2017), uma das características mais marcantes do metabolismo CAM é sua plasticidade em respostas a variações das condições ambientais. Para Adams, Díaz e Winter (1989), *Nopalea cochenillifera* é uma planta que responde muito rapidamente a mudança na umidade relativa do ar. Seu trabalho mostra que com alta umidade noturna do ar há uma maior captação de CO₂, caso a umidade relativa do ar seja reduzida, a captação de CO₂ é reduzida. Os mesmos autores também mostram quão rápida é a resposta de *Nopalea* as mudanças da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos no decorrer do dia.

Nopalea cochenillifera é uma planta que apresenta o mecanismo de concentração de CO₂ ácido das crassuláceas. Com abertura estomática durante a noite para captação de CO₂, portanto, com pouca perda de água na transpiração. É uma planta com vantagens adaptativas para crescer e produzir em regiões áridas e semiáridas, sob condições de sequeiro.

O local de evolução a que foi exposta a *Nopalea cochenillifera* fez com que a mesma desenvolvesse caules denominados cladódios, capazes de fotossintetizar, e folhas que se tornaram espinhos. Tais características permitem a esta planta, diferentemente da maioria das outras, fotossintetizar em ambos os lados dos cladódios. Os cladódios não exibem nenhum movimento e se posicionam no dossel em um ângulo mais ereto o que, de forma geral, diminui a interceptação de luz das plantas (NOBEL, 1980).

É amplamente reconhecido que o requerimento energético em plantas CAM para o processo fotoquímico, é maior que em C₃ e C₄ (NOBEL, 1991). Portanto, é necessário considerar isto como um potencial fator limitante para *Nopalea cochenillifera* se desenvolvendo sob baixos níveis de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos D. Nobel e Hartsock (1983), afirmam que a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos DFFF durante o período de luz determina o grau de acúmulo de ácidos orgânicos durante a noite seguinte. É factível a ideia de que baixos níveis de luz limitam ou impedem a formação e estocagem de carboidratos em quantidades suficientes para suprir a síntese de PEP (fosfoenolpiruvato) durante a noite.

As células do clorênquima dessa planta possuem espessura muito superior às plantas C₃ e C₄, pois, além da função fotossintética, podem armazenar água e, principalmente, ácido málico para concentrar carbono. A suculência dessa cactácea se dá pela grande capacidade de armazenamento de água das células do parênquima, sendo a razão volume/área bastante alta em relação a outras plantas. NOBEL *et al.* (2002) mostraram valores para esta razão de 8,5 e 9 em *Opuntia ficus indica* Mill. e *Opuntia robusta* Wendl. respectivamente. Ainda no mesmo trabalho, os autores mostram medidas de clorênquima de 3,0 mm para ambas as espécies, muito mais espesso que uma folha comum. Liguori *et al.* (2013), provou que cladódios mantiveram atividade fotossintética até 60 dias após a interrupção da irrigação, quando o conteúdo de água do solo estava menor que 2%, abaixo do ponto de murcha permanente.

A grande espessura da cutícula de *Nopalea cochenillifera* possibilita a esta planta pequenas perdas de água por essa via. Adicionalmente à sua espessa cuticular, normalmente esta planta também apresenta uma camada de cera muito mais espessa do que normalmente encontramos em plantas C₃ e C₄. Por exemplo, *Opuntia ficus indica* Mill., pode expressar cutícula com 13 µm de espessura (NOBEL *et al.*, 2002). A camada de cera de plantas CAM também é bastante espessa e pode variar de 10 -

50 μm , diminuindo ainda mais a perda de água pela via cuticular (INGLESE; LIGUORI; BARRERA, 2017). Esta camada de cera tem papel fundamental na redução da perda de água por transpiração, além de refletir uma parte dos raios solares. Salem-Fnayou *et al.* (2014), estudando micromorfologia da epiderme de *Opuntia ficus indica* encontraram que a camada de cera epicular foi mais espessa em cultivares com espinhos. Talvez esta seja uma característica de plantas que sofreram menor pressão de seleção e ainda expressam características fenotípicas de plantas selvagens, em detrimento às plantas selecionadas para ausência de espinhos.

O sistema radicular de plantas que evoluíram em regiões semiáridas ou desérticas, apresenta características peculiares. Para o gênero *Opuntia*, no qual o grupo *Nopalea* está incluído, as raízes são relativamente rasas e concentradas em mais de 90% nos primeiros 20 cm de solo, chegando apenas uma pequena parte aos 30 cm de profundidade. São adaptadas para captar rapidamente água oriunda de chuvas irregulares, pouco volumosas. É comum na dinâmica do correr das estações, a morte das raízes mais finas com avanço do período seco, mas também seu rápido crescimento nos eventos de precipitação. As raízes apresentam-se densas e bem distribuídas num raio de 1,5 m da base da planta. Esta característica de sistema radicular lhe atribui uma grande capacidade de proteção do solo. Snyman (2006), pesquisando sistema radicular de *Opuntia ficus indica* e *Opuntia robusta* encontrou que a maior massa de raízes permanece entre 0 – 20 cm do perfil do solo. Seu raio de distribuição a partir do cladódio semente fica em torno de 1,5 — 1,8 m, ou seja, um sistema radicular raso de configuração horizontal. As plantas pesquisadas apresentaram respectivamente apenas 13% e 21% de sua biomassa total sendo composta pelo sistema radicular. Snyman (2005), concluiu que o sistema radicular de *O. ficus indica* e *O. robusta* são capazes de crescer 5 mm e 7mm/dia respectivamente após reidratação. Destacam ainda que raízes de *O. ficus indica* cresceram 1 mm poucas horas após a reidratação. Snyman (2006) mostra *Opuntia* após dois anos de cultivo com a grande massa de raízes ocupando os 15 cm iniciais do solo e alcançando um raio de 2,5 m em relação ao cladódio semente.

Fisiologicamente, *Nopalea cochenillifera* expressa o metabolismo ácido das crassuláceas CAM, inclusive algumas de suas diversas variações, quando em resposta aos fatores ambientais a que pode vir a ser submetida. A expressão CAM por uma planta é dividida em quatro fases: I - abertura estomática noturna, fixação de CO_2 , acúmulo de ácidos orgânicos, via enzima PEPcase ; II - início do dia, transição PEPcase para RUBISCO; III - descarboxilação do ácido málico, fotossíntese via RUBISCO, fechamento de estômatos; IV - final da tarde, transição de RUBISCO para PEPcase. A captação de CO_2 dessa planta se processa durante a noite, porém, sob boas condições do ambiente, pode haver abertura estomática nas fase II e IV do metabolismo CAM, respondendo por cerca de 10% do CO_2 captado. Em contrapartida, sob condições adversas a planta pode suprimir completamente essas duas fases (II e IV) de abertura

de estômatos ou mesmo reduzir fortemente a abertura estomática noturna em condições de estresse hídrico muito severo. Plantas que expressam metabolismo CAM tem despertado muito interesse, principalmente quando vistas pela perspectiva das mudanças climáticas. Tanto por sua grande flexibilidade na forma de captar CO₂, como pelos altos níveis de eficiência de uso da água, (MALES; GRIFFITHS, 2017).

A consequência direta da abertura estomática noturna é uma sensível redução na perda de água através da transpiração. Este mecanismo, dentre outros, tem papel fundamental na sustentabilidade de cultivo de *Nopalea cochenillifera* em regiões semiáridas. Esta planta alcança valores bem superiores de eficiência do uso da água (WUE), quando comparado com planta C₃ e C₄. *O. ficus indica* e *O. robusta* revelaram (WUE) de 6,52 e 5,39 kg de M.S. ha mm respectivamente (SNYMAN, 2006).

1.2.3 Sombreamento

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) tem efeito pronunciado sobre a capacidade de assimilação de CO₂ por plantas CAM. Nobel e Hartsock (1983), mostraram que para dois níveis de RFA distintos (90 e 560 μmol m² s), a captação de CO₂ e a condutância estomática foram bem diferentes. Na RFA de 560 μmol m² s houve expressiva abertura estomática durante a noite. Com RFA de 90 μmol m² s, a abertura estomática foi bastante reduzida. Os mesmos autores determinaram que abaixo de 4 mol m² dia de RFA integrada não há captação de CO₂. Com 24 mol m² dia de RFA, foi alcançado 90% de saturação da capacidade em acúmulo de acidez noturna (ácidos orgânicos). E que entre 30 e 35 mol m² dia de PAR integrada, ocorreu a saturação tanto para o acúmulo de acidez quanto para captação de CO₂. Nobel (1982a), trabalhando com *Opuntia ficus indica*, encontrou que para alcançar 90% da acidez noturna, a qual expressa a quantidade de carbono assimilado durante a noite, a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos deve ser 24 mol m² de fótons.

As clorofilas presentes nas plantas verdes são moléculas que estão ligadas a complexos proteicos responsáveis pela absorção da radiação fotossinteticamente ativa (PAR). Complexos (antena) para coleta de luz, presentes nas clorofilas, absorvem fótons e os envia para os centros de reação, onde ocorre o processo fotoquímico, seguindo com a produção de oxigênio e a fixação de carbono. Os carotenóides presentes também no cloroplasto têm papel fundamental no processo de dissipação de energia. Quando a planta absorve mais fótons que sua capacidade de utilização, estes são fundamentais no processo de fotoproteção das plantas. Violaxantina, zeaxantina e anteraxantina são carotenóides envolvidos no ciclo das xantofilas, dentre outros mecanismos de fotoproteção, tem importância crucial para plantas como a palma forrageira (*Nopalea cochenillifera*). Plantas adaptadas ao sol, possuem estruturas de tilacoides diferentes de plantas de sombra, também apresentam maior capacidade fotossinté-

tica por área de folha, além de tilacoides menos empilhados (SARIJEVA; KNAPP; LICHTENTHALER, 2007).

Dentre vários outros fatores que determinam alta produtividade em *Opuntia*, a interceptação de cerca de 100% da radiação incidente sobre os cladódios pelos tecidos fotoativos, é fundamental. Da mesma forma, baixos índices de área de cladódio reduzem severamente a interceptação da radiação fotossinteticamente ativa, determinando baixos níveis de produtividade (CORTÁZAR, 1992).

O surgimento de novos órgãos (vegetativos ou reprodutivos) em cladódios destacados da planta e não enraizados de *Opuntia ficus indica*, sob dois níveis de sombra foi investigado por Nobel e Castaneda (1998). O surgimento de novos órgãos foi reduzido pela metade sob 45% de sombra e sob 95% de sombra a redução foi de 96%. Em cladódios mantidos sob sombreamento, houve uma sensível redução do conteúdo de açúcares. Para os autores a sombra reduziu a abertura estomática e a atividade fotossintética, o que se redundou na ausência do surgimento de novos órgãos no cladódio. O acúmulo de matéria seca foi também reduzido em cladódios sombreados, pela provável redução da fixação de carbono. Adams, Smith e Osmond (1987), trabalhando com *Opuntia basilaris* submetida a níveis de restrição da densidade de fluxo de fótons fotossintético (DFFF) de 0%, 50%, 70%, 85% e 95%, com 212 dias de supressão de água e nutrientes em casa de vegetação, encontrou resultados de Fv/Fm crescentes conforme se aumentou a restrição de luz. A concentração de clorofila aumentou no mesmo padrão. Fv/Fm (rendimento potencial do fotossistema II) também apresentou resultados mais baixos para as plantas após 212 dias de seca em relação ao controle.

Para Lüttge (2004), a luz assume duas principais funções nas plantas CAM, obviamente a primeira como fonte de energia para o processo fotoquímico. Em segundo lugar afeta diretamente a forma como as plantas expressam o metabolismo CAM, conseqüentemente seu rendimento. Demmig-Adams (1990), afirma que *Nopalea* possui a capacidade de reverter um queching não fotoquímico muito rapidamente. Então, mesmo em campo, essa planta dificilmente terá seu sistema de fotoproteção saturado.

A resposta de uma planta ao efeito da qualidade e composição da luz a qual ela é submetida, mesmo considerando se é planta de sol ou de sombra, tem uma relação muito forte com a espécie (LEONG; GOODCHILD; ANDERSON, 1985). Cortázar e Nobel (1991) estudando predição de produtividade anual em *Opuntia ficus indica*, julgou que a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos DFFF aumentou a produtividade da planta até um limite de índice de área de cladódio de $m^2 m^{-2}$.

Franck *et al.* (2013), estimando a assimilação de carbono em cladódios de *Opuntia ficus indica*, sob sombreamento de 50%, mostrou que essa redução da DFFF (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos), reduziu em cerca de 50% a captação

de CO₂. Revelou também que sob o sombreamento houve redução dos níveis de respiração em relação às plantas a pleno sol. Nobel (1980), estudando a influência da morfologia de algumas cactáceas na interceptação de radiação solar, que a arquitetura do dossel e o posicionamento dos cladódios tem relação direta com a quantidade de energia absorvida pelos mesmos. Para *Opuntia clorotica* (Griffiths & Hare) e *Opuntia basilaris* (Engelm. & J.M. Bigelow) conforme se aumentou a radiação fotossintética ativa (PAR) até o limite de 30 mol m² dia, a acidez noturna também aumentou. Esta no que lhe concerne esta diretamente ligada a quantidade de carbono fixado pela planta.

Nobel (1982b), através de simulação de computador, afirma que em uma latitude de 34° N, a PAR incidente em um cladódio vertical é de 48% do total e apenas de 34% do total da PAR, para um cladódio localizado próximo alinhado do equador. Por causa da verticalidade normalmente encontrada nas plantas de *Nopalea cochenillifera*, a interceptação de PAR é um pouco reduzida em relação a outras plantas. Com efeito de sombra é possível que a redução seja ainda maior.

1.2.4 Nitrogênio

Níveis de nitrogênio presentes nos tecidos de plantas são um bom indicador do acúmulo e utilização desse nutriente pela planta. Pode ser também um dado a ser comparado com os níveis de clorofila encontrados. Para culturas anuais, segundo Demmig-Adams e Adams (2017), a limitação de nitrogênio no solo normalmente leva a diminuição dos teores de clorofila e das enzimas envolvidas na fixação de carbono (CO₂) pelas plantas. Conseqüentemente, a uma menor capacidade fotossintética. Sabemos que muitas culturas anuais têm sido intensamente trabalhadas em programas de melhoramento genético no intuito de alcançar maiores produtividades. Estas plantas são mais exigentes em nutrientes, o que leva a necessidade de rapidez na absorção dos mesmos, pois, apresentam ciclo muito curto.

Não podemos esperar que a velocidade de absorção de nitrogênio em *Nopalea cochenillifera*, uma espécie pouco estudada e pouco melhorada geneticamente, se revele acumulando nutrientes da mesma forma que plantas anuais. Porém, as culturas do gênero *Opuntia* removem altas quantidades de nutrientes. Isto requer grandes entradas de N, P, K, Ca e Mg para alcançar altas produtividades de matéria fresca (ORONA-CASTILLO *et al.*, 2006). Altas doses de esterco são usadas em *Opuntia* para produção de nopalitos no México. Cerca de 600 toneladas por hectare entre seis meses e dois anos no decorrer do cultivo, a depender da necessidade da cultura (ALVARADO; SÁENZ, 2006). A demanda por nitrogênio pelas plantas CAM parecer maior que C₃ e C₄, quando as mesmas, em condições ambientais favoráveis assimilam CO₂ tanto durante a noite como durante uma pequena parte do dia, o que implica na utilização das enzimas PEPcase e Rubisco (NOBEL; BARRERA, 2002).

Cultivos intensivos demandam grandes quantidades de nutrientes. Apesar da palma forrageira por ser uma planta adaptada as condições edafoclimáticas de regiões áridas e semiáridas, também é exigente em nutrientes pela capacidade em produzir altos volumes de matéria verde. O nitrogênio não é o nutriente mais limitante quantitativamente para *Opuntia ficus indica*, segundo Quintanar *et al.* (2006). Cálcio e Potássio são os nutrientes mais importantes ou mais extraídos pela cultura (cerca de 4 vezes mais que Nitrogênio), em seguida vem o Magnésio que é extraído em quantidades que podem chegar ao dobro de N. Todavia, o nitrogênio é fundamental para todas as plantas e especialmente as que usam metabolismo CAM. Este mecanismo de concentração de CO₂, se processa com a presença de duas enzimas, a PEPcase e Rubisco, diferentemente de plantas C₃ e C₄, que utilizam apenas a rubisco. Além do mais, temos todos os complexos proteicos que formam as estruturas das clorofilas e dos cloroplastos.

O teor de nitrogênio nos tecidos de plantas CAM parece ter uma correlação muito forte com processos metabólicos. NOBEL (1983), estudando a relação de níveis de nutrientes e acúmulo de acidez em cactáceas, encontrou resultados onde a acidez noturna tendeu a aumentar com o aumento dos teores de nitrogênio nos tecidos da planta. Para 10 espécies a acidez noturna foi positivamente correlacionada e significativa com os teores de nitrogênio nos tecidos dessas plantas. O mesmo autor sugere que o nitrogênio pode ser um nutriente limitante para estas plantas. Nobel e Barrera (2002), pesquisando nitrogênio e captação de CO₂ em pitiaia (*Hylocereus undatus*), afirmam que o conteúdo de nitrogênio e clorofila dos cladódios são altamente correlacionados com a habilidade da planta em assimilar CO₂.

O requerimento de nitrogênio por plantas CAM, inferido por NOBEL *et al.* (2002), poderia ser maior para plantas CAM do que para C₃ e C₄, por estas trabalharem como duas enzimas em seu processo fisiológico de fixação de carbono. Durante a noite, as plantas CAM utilizam a PEPcase e, durante o dia, a RUBISCO oxigenase/carboxilase. Contudo, Lüttge (2004), sinaliza poder haver o entendimento que o mecanismo de concentração das plantas CAM, permite-lhes uma maior eficiência no uso da RUBISCO. Provavelmente pela grande concentração de CO₂ próximo do local de atuação desta enzima (NOBEL, 1991). Em C₃, a RUBISCO pode ser responsável por mais de 50% do conteúdo de proteínas solúveis das folhas. Porém, em plantas CAM, a atividade e a quantidade de RUBISCO diminui quando a PEPcase aumenta. Por inferência, pode-se sugerir que o requerimento de nitrogênio para *Nopalea cochenillifera* não seja muito alto para o alcance de boa produção.

Em experimento conduzido com *Opuntia ficus indica* Ochoa e Uhart (2006b), estudando o efeito da disponibilidade de nitrogênio na produção, concluíram que a fertilização com N aumentou a massa aérea da planta. A produção de órgãos vege-

tativos foi maior que de órgãos reprodutivos no primeiro ano de cultivo. Altas doses de N aumentou no primeiro ano de cultivo tanto a interceptação de radiação fotossinteticamente ativa (IRFA), quanto a eficiência do uso de radiação (RUE). Cunha *et al.* (2012), estudando morfometria da palma forrageira *Nopalea cochenillifera* encontraram correlação linear positiva do teor de nitrogênio com o número de cladódios por planta e correlação linear negativa para largura, espessura, volume e peso médio de cladódios. Não encontraram efeito significativo do nitrogênio sobre a produção de biomassa, mesmo usando doses elevadas de N (0, 100, 200 e 300 kg/hc). Estudos para avaliar efeito de nitrogênio em palma forrageira, parecem não ser apropriados para obtenção resultados de muita influência na produção de matéria seca, quando realizado no primeiro ano de cultivo. Além disso, a planta pode não necessitar de aportes muito altos de nitrogênio.

Demmig-Adams e Adams (2017), afirmam que a limitação de nitrogênio no solo para culturas anuais pode reduzir os teores de clorofila e enzimas envolvidas na fixação do carbono. Essa característica só é observada em plantas a pleno sol, em plantas sombreadas este efeito é atenuado. Silva *et al.* (2016), encontraram extrações de nitrogênio pela cultura da palma (*Opuntia*) da ordem de 177 kg de N para cada 10 toneladas de matéria seca produzida.

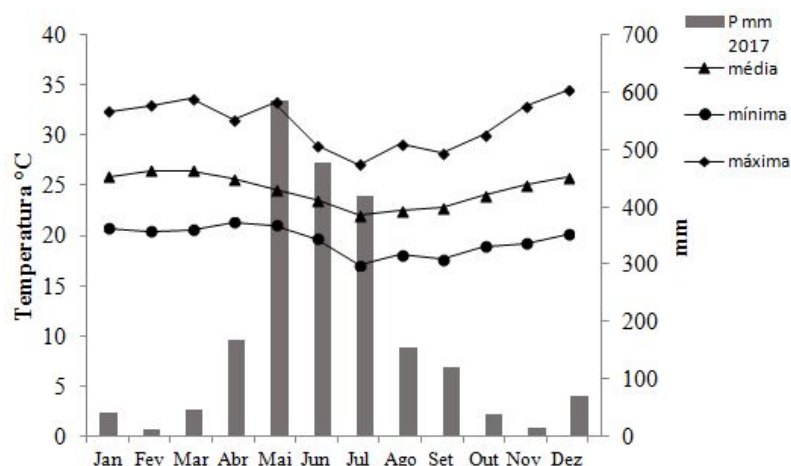
1.3 Material e métodos

1.3.1 Dados meteorológicos

O trabalho foi desenvolvido em campo experimental do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas. O local apresenta as seguintes coordenadas geográficas (latitude 09°28'22" S; longitude 35°49'43" W; altitude 127 m). A região é de tabuleiros costeiros, o solo classificado como latossolo amarelo coeso argissólico, com textura média argilosa (ALMEIDA *et al.*, 2008). O clima da região segundo a classificação de Köppen é As' (tropical megatérmico com chuvas no outono - inverno).

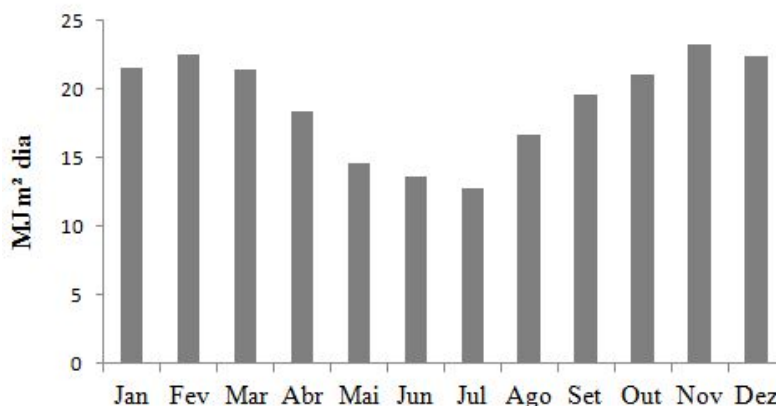
Os dados meteorológicos para o ano de 2017 foram obtidos da estação agrometeorológica, instalada no Centro de Ciências Agrárias da Universidade federal de Alagoas em Rio Largo/AL. O intervalo entre 1972 e 2010, para as variáveis: precipitação pluvial, temperatura do ar, umidade relativa do ar e fração de nebulosidade são 1789,5 mm, 25,4°C, 81,8% e 42,9% respectivamente são apresentadas por Ferreira Junior *et al.* (2014). Para o ano de 2017, a Figura 1 apresenta as médias mensais e temperatura e pluviosidade no período experimental.

Figura 1 – Temperatura e pluviometria - Ano 2017



Na Figura2 , é apresentada a variação mensal durante o ano de 2017 da radiação solar global para o local do experimento.

Figura 2 – Radiação solar global - Ano 2017



Estação Meteorológica CECA/UFAL

1.3.2 Preparo da área e implantação do experimento

O preparo do solo foi realizado um mês antes do plantio, iniciando com uma gradagem. A área recebeu correção de solo por meio de uma mistura de calcário dolomítico com gesso agrícola na proporção de 70% e 30% respectivamente, conforme análise de solo, equivalente a 5 ton/ha. Em seguida uma nova gradagem foi realizada. Os cladódios de palma forrageira cv. miúda foram adquiridos de produtor da região agreste do estado de Alagoas. Os quais foram selecionados e preparados 15 dias antes do plantio.

No dia 26/12/2016 foi realizado o plantio da palma forrageira, enterrando-se de cerca de metade do cladódio com as faces voltadas para posição norte - sul. Cada parcela continha 3 fileiras e cada fileira 7 plantas, totalizando 21 plantas por parcela. Para não limitar o potencial produtivo da palma, aos 39 dias após o plantio (DAP), foi realizada adubação em todas as parcelas, que consta da aplicação de 5 Ton/ha de esterco bovino, e outra parte com adubo químico, sendo a fonte de P_2O_5 o super fosfato simples e a fonte K_2O cloreto de potássio, com doses equivalentes respectivamente de 75 kg de P_2O_5 /ha e 1000 kg de K_2O /ha. A adubação nitrogenada equivalente a 200 kg de N/ha foi realizada em cobertura, tendo como fonte de N o sulfato de amônio. Esta adubação, como fator de variação, foi realizada em três frações iguais, nos seguintes momentos de cultivo, 145, 176 e 219 DAP.

A ausência de diferenças nos tratamentos em relação às doses de nitrogênio aplicadas, foi provavelmente, em razão da realização de uma adubação orgânica inicial com esterco bovino na proporção de 5 toneladas por hectare para todos os tratamentos antes da aplicação dos níveis 0 e 200 kg de nitrogênio nos tratamentos do experimento; e pelo alto índice de matéria orgânica (3,28%) encontrada inicialmente, conforme análises de solo.

Tabela 1 – Análises de solo realizadas durante o experimento

	Data de realização da análise.					
	14/09/2016		25/04/2016		18/01/2018	
Profundidade	0-20	20-30	0-20	20-30	0-20	20-30
Determinações						
pH (água)	5,3	4,9	4,95	4,7	5,95	5,05
CTC efetiva	2,43	1,82	2,91	1,82	3,64	2,46
%M (sat. alum.)	14,4	50,5	5,35	29,9	0,45	20,3
%V	27,8	14,5	42,1	23,8	50,5	33,5
Mat. Org. (%)	3,28	2,34	2,94	1,84	1,02	0,69

Renato Carvalho Filho

Para efeito de classificação, os cladódios foram considerados da seguinte forma: de primeira ordem, os que se originaram do cladódio plantado, ou cladódio semente, de segunda ordem os originados dos de primeira ordem e assim sucessivamente.

O controle de plantas invasoras foi realizado sempre que necessário durante todo o curso do trabalho, através de capinas manuais e ou químicas, utilizando os seguintes princípios químicos: Diuron, com o equivalente a 4 L/ha mais 2 L/ha de Tebuthiuron.

O experimento foi montado em esquema fatorial 4 x 2, sendo quatro níveis de sombreamento (0% , 30%, 40% e 70%) e duas doses de nitrogênio (0 Kg e 200 kg/ha), com quatro repetições, totalizando 32 parcelas. Os cladódios foram plantados em parcelas contendo cada uma três linhas espaçadas em 1,2 m e com espaçamento entre plantas de 0,25 m, ocupando uma área de 6 m², numa densidade de plantio equivalente a 33.000 plantas/ha. Como parcela útil foi considerada apenas as três plantas centrais da linha central da parcela. Para proporcionar o efeito de sombra foram construídas armações planas em bambu medindo 3,5 x 2,5 m, nas quais em seguida foram fixadas tela sombrite de 30%, 40% e 70% (3). Como suporte para o telado, foram usadas quatro estacas de bambu em cada vértice da parcela, que serviu de sustentação para as telas para cobrir toda parcela. Inicialmente a tela foi fixada a 50 cm do solo e conforme a planta cresceu, se aumentou a altura da tela. As parcelas que receberam sombreamento foram cobertas 125 DAP e a colheita final se deu aos 385 DAP.

Figura 3 – Área do experimento



Renato Carvalho

1.3.3 Medidas biométricas.

Foram tomadas medidas biométricas como objetivo de determinar a área de cladódio (AC) e o índice de área de cladódio (IAC), altura do dossel da planta (AP), Diâmetro do dossel da planta (DP) da palma forrageira cv. miúda(Figura 5), em

quatro momentos distintos no decorrer do cultivo. O primeiro momento aos 163 DAP, o segundo 220 DAP, o terceiro 326 DAP, e por fim, a quarta medição com 373 DAP. As medidas biométricas foram as seguintes: comprimento de cladódio (CC), largura de cladódio (LC), altura do dossel da planta (AP) e Diâmetro do dossel da planta (DP). As medidas de largura e comprimento de cladódios (Figura 6) foram tomadas baseados em modelos matemáticos para determinação da área de cladódio, em palma miúda, onde o melhor ajuste foi encontrado utilizando as variáveis de largura e comprimento do cladódio (SILVA *et al.*, 2014).

Figura 4 – Biometria



Renato Carvalho

Para execução de tomadas de medidas de comprimento e largura dos cladódios foi usada fita métrica milimetrada (figura 4). Em cada tomada de dados, todos os cladódios foram medidos exceto o cladódio plantado ou cladódio semente. De cada parcela, foram medidas na fileira central, as três plantas do meio da fileira, totalizando 96 indivíduos utilizados. Também foram contados o número de cladódios por planta nas quatro mensurações realizadas, nas mesmas 96 plantas das parcelas úteis do experimento.

Figura 5 – Modelo esquemático das medidas de altura e diâmetro em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick

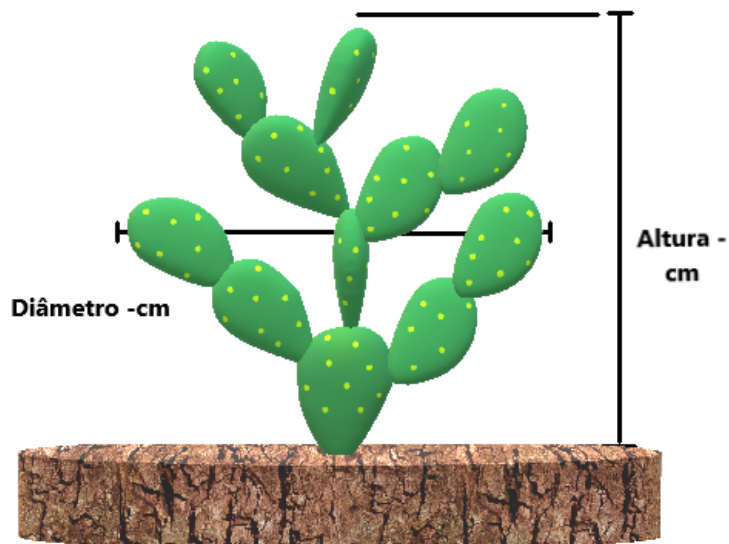
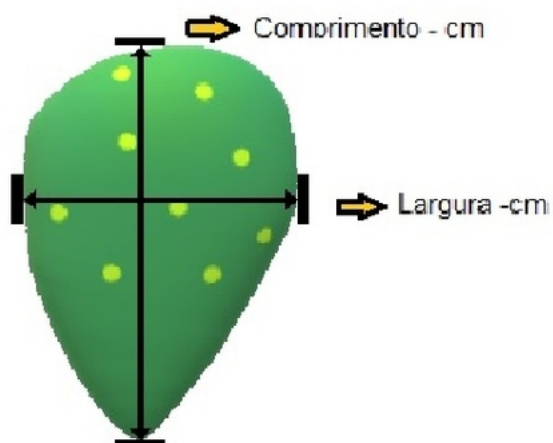


Figura 6 – Detalhe das medidas de comprimento e largura em cladódio de *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick



1.3.4 Fluorescência da clorofila (Chl *a*)

A fluorescência da clorofila *a* foi medida em duas épocas diferentes, no final do período chuvoso (31/10/2017) e início do período seco (11/12/2017). Duas variáveis

foram medidas, o rendimento potencial do fotossistema II (Fv/Fm) e rendimento efetivo do fotossistema II (Yield ou Y). Quanto a Fv/Fm. As medidas além de serem tomadas em duas épocas distintas, também foram realizadas em dois momentos do dia, ao amanhecer e ao meio-dia. Para Yield as medidas foram apenas ao meio-dia. Foi usado um fluorômetro portátil (PAM 2500, Walz - Germany).

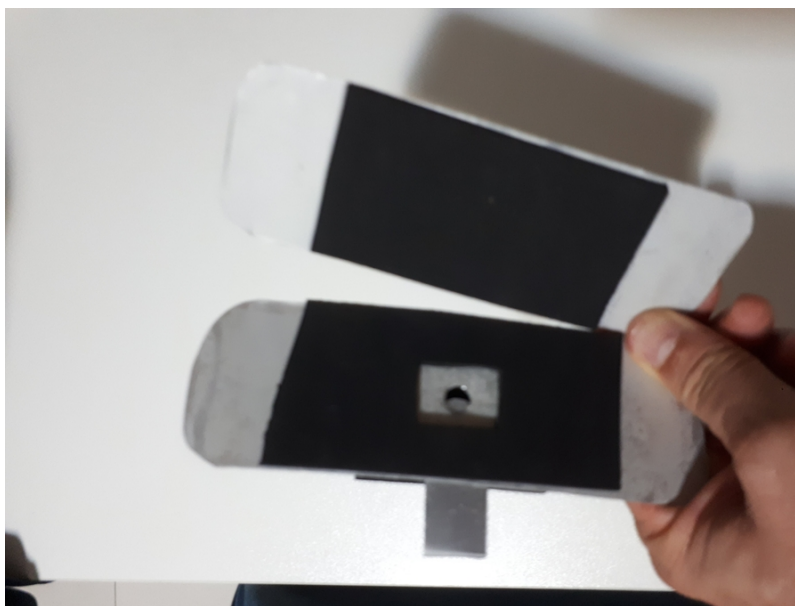
Figura 7 – Fixação de pinça



Renato Carvalho

Para realização de mensurações de rendimento potencial do fotossistema II (Fm/Fm) é necessária adaptação da folha ao escuro por cerca de 30 minutos (BOLHAR-NORDENKAMPF; OQUIST, 1993). Para folhas normais é usada uma pinça própria para isso, contudo, para o cladódio de *Nopalea cochenillifera*, que apresentam espessura muito maior que folhas convencionais, foi necessário a confecção de uma pinça adequada para esta planta (7). Esta pinça foi confeccionada utilizando chapa muito fina de alumínio, emborrachado preto e cola(8). Medidas Fv/Fm foram feitas para ambas as épocas ao amanhecer (04:30h - 05:30h) e ao meio-dia (11:30h -12:30h). Foi escolhido um cladódio de segunda ordem, completamente formado, sem ataque de pragas ou doenças, de um das três plantas da parcela útil. Nesse cladódio se fixou uma pinça para adaptar o cladódio ao escuro por 30 minutos, após o período de adaptação, procedeu-se com a leitura da fluorescência usando o PAM 2500 (Walz Germany). As medidas de rendimento efetivo do Fotossistema II (Yield / Y), seguiram a mesma metodologia com relação à escolha do cladódio a ser usado, como anteriormente descrita. Porém, não se usou pinça para adaptação ao escuro. A medida da variável foi tomada posicionando-se a fonte de luz do equipamento (PAM 2500 Walz, Germany) muito próxima a superfície do cladódio e em seguida procedendo-se com a leitura.

Figura 8 – Pinça adaptada para fluorômetro



Renato Carvalho

1.3.5 Temperatura do Cladódio e Temperatura do Solo

As medidas de temperatura foram obtidas no mesmo momento da realização do rendimento efetivo do fotossistema II (Yield), em duas épocas distintas, final do período chuvoso e início do período seco. Portanto, foram tomadas ao meio-dia com termômetro infravermelho (INFRA. term, Incoterm, Br.). Para temperatura de cladódio se selecionou cladódio de segunda ordem completamente formado e sem ataque de pragas ou doenças, de uma das plantas da parcela útil. Posicionou-se o termômetro apontando-o em direção ao cladódio e se fez medição direta. Para a temperatura do solo, o termômetro foi apontado na direção do mesmo a distância de aproximadamente 15 cm, em seguida se fez a leitura da temperatura. A temperatura foi medida embaixo de cada tratamento de sombra e a pleno sol.

1.3.6 Acidez Noturna

A determinação do acúmulo de acidez noturna seguiu a metodologia descrita por Nobel com algumas adaptações (NOBEL; HARTSOCK, 1983). Os valores encontrados foram determinados em bases de $\text{mmol de H}^+ / \text{m}^2$. Foram retiradas amostra de plantas da parcela útil, de cladódios de segunda ordem, utilizando um vazador em aço inox com $1,14 \text{ cm}^2$ de área. Duas amostras de cada tratamento foram retiradas, uma ao entardecer e outra ao amanhecer, perfurando o cladódio de um lado a outro, embaladas imediatamente após a retirada e posta em recipiente com gelo. As amostras foram levadas ao laboratório e congeladas em freezer a 18°C negativos. Seguiu-se em laboratório com determinação de acidez titulável da amostra, incluindo os dois lados

do cladódio. A amostra foi macerada, diluída em água destilada na proporção de 30 ml por grama de amostra congelada. A titulação foi realizada com NaOH a 0,01 mol/L, tendo como indicador fenolftaleína. O acúmulo de acidez noturna foi determinado pela diferença do resultado entre a amostra do entardecer e a amostra do amanhecer.

1.3.7 Clorofilas e Carotenóides

Na determinação de clorofila e carotenóides foi usada a metodologia segundo Hendry e Grime (1993), em acetona a 80%, com algumas adaptações para *Nopalea cochenillifera* não apresentar folhas funcionais, mas sim, um cladódio bastante espesso. Previamente, devido as particularidades da planta, houve necessidade de uma determinação de clorofila e carotenóides, com o objetivo de encontrar o melhor número de dias para extração da clorofila em acetona (80%). As amostras foram coletadas 309 DAP, retiradas com vazador em inox, foi retirada de um lado ao outro do cladódio, embalados em laminado de alumínio, colocado no gelo e levado imediatamente ao laboratório para análise. No laboratório foi retirada com bisturi a parte referente ao parênquima e deixado apenas o clorênquima, em forma de disco com 1,14 cm². O disco foi cortado em três pedaços, pesado em balança analítica e posto em 10 ml de acetona (80%) por 5 dias, para em seguida proceder com a leitura em espectrofotômetro.

1.3.8 Matéria fresca, Matéria Seca e Nitrogênio do Cladódio.

A coleta do experimento foi realizada aos 385 DAP se retirando toda planta a partir dos cladódios de segunda ordem, deixando no solo apenas o cladódio semente. A produção de cada tratamento foi determinado pelo peso médio das três plantas que compunham a parcela útil, que multiplicado pela densidade de 33,000 plantas por hectare, permitindo-se determinar a produção de matéria fresca por hectare.

Para se chegar aos valores de produção de matéria seca de cada tratamento, o material colhido passou por trituração em picador forrageiro. O material triturado foi pesado em amostras de 1 kg e colocada em bandejas de aço forradas com papel. A secagem da amostra foi realizada em estufa de circulação forçada de ar a 60°C até a estabilização do peso da amostra. Após secagem do material se procedeu a trituração da amostra em equipamento multiprocessador por 30 segundos. Pela diferença de peso entre as amostras frescas e após secagem, determinou-se a percentagem de matéria seca de cada tratamento.

O teor de nitrogênio dos cladódios foi determinado pelo método de digestão ácida Kjeldahl. As amostras secas e trituradas foram pesadas, postas para digestão ácida em bloco de digestor, destilada em destilador de nitrogênio Kjeldahl e em seguida as amostras foram tituladas. Os resultados da titulação foram usados para

determinar o teor de N em $g\ kg^{-1}$, pela seguinte fórmula:

$$N(g\ kg^{-1}) = [(Leit.N - Leit.Br) \times 14 \times 2 \times 0,05] / 0,1 \quad (1.1)$$

1.3.9 Estatística

Para a realização da análise estatístico foi usado o software SISVAR 5.6. Os dados foram submetidos a análise de variância. Não havendo interação, os fatores de variação foram analisados isoladamente. Para o fator de variação, doses de nitrogênio, o teste F quando significativo foi suficiente para determinar qual melhor tratamento. Para o fator de variação, níveis de sombreamento, foi aplicado regressão.

1.4 Resultados e discussão

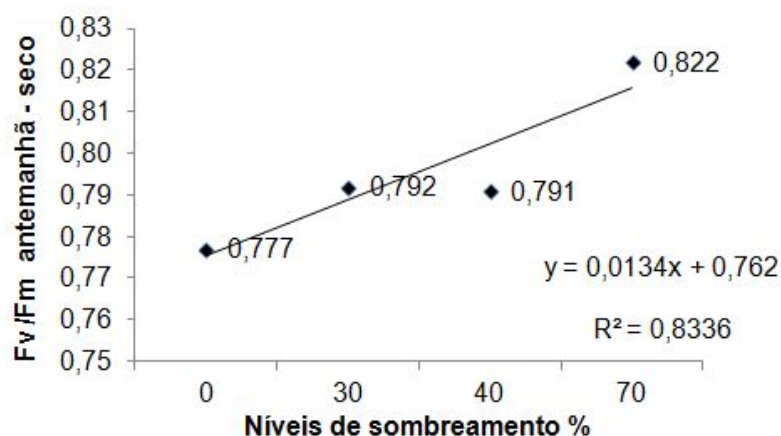
1.4.1 Rendimento potencial do PS II (Fv/Fm) e Rendimento efetivo do PS II (Yield – Y)

1.4.1.1 Rendimento potencial do PS II (Fv/Fm)

A relação Fv/Fm na antemanhã no período seco, para doses de nitrogênio, não diferiu significativamente pelo teste F. No período úmido, A relação Fv/Fm na antemanhã, também não apresentou diferença significativa pelo teste F.

Porém, para o fator sombreamento, como observado na figura 9, a relação Fv/Fm na antemanhã realizado no período seco apresentou uma tendência de aumento à medida que aumentava o sombreamento iniciando com rendimentos em torno de 0,780 para os tratamentos com plantas a pleno sol (0% de sombra) e chegando ao nível mais alto no tratamento com 70% de sombreamento, com o valor de 0,822.

Figura 9 – Rendimento potencial PS II (Fv/Fm) antemanhã período seco em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



Os dados obtidos na relação Fv/Fm na antemanhã para o período seco, refletem a condição em que o PS II das plantas observadas estão operando durante o processo de fotossíntese. Espera-se que medidas de Fv/Fm antemanhã, após um longo período de escuro e com plantas sem nenhum estresse, fiquem em torno de 0,830. A fluorescência da clorofila tem por objetivo medir o rendimento do PS II, ou seja, quantos moles de CO₂ são fixados ou quantos moles de O₂ são produzidos por cada mol de fóton que é absorvido pelo sistema antena de coleta de energia nos tilacóides. Os quais são usados no processo fotoquímico. Em condições onde os centros de reação das moléculas de clorofila estejam completamente relaxados, normalmente após um período de adaptação ao escuro, ou seja, prontos para absorverem fóton, 97% desses fótons são usados na fotoquímica, 2,5% são dissipados como calor e 0,5% são reemitidos como fluorescência. Porém, caso os centros de reações da clorofila não estejam disponíveis para absorção desses fótons, 95% a 97% da energia é dissipada como calor e 2,5% a 5% reemitida como fluorescência (BOLHAR-NORDENKAMPF; OQUIST, 1993).

Assume-se que valores de Fv/Fm na antemanhã variando entre 0,780 e 0,890, implica em sistemas de coleta de energia como completamente relaxado. Esse intervalo de valores depende da espécie, do ambiente onde se desenvolvem a planta e da metodologia de coleta dados (BOLHAR-NORDENKAMPF; OQUIST, 1993).

O rendimento potencial do PS II no período considerado, se comportou dentro de uma faixa de normalidade (entre 0,780 e 0,890) como em plantas que não foram submetidas ao estresse, apontando para fotossistemas (PS II) com altos rendimentos potenciais.

Para o período seco os valores de Fv/Fm na antemanhã foram crescente partindo do tratamento a pleno sol (0% sombra) até o maior nível de sombreamento 70%,

em patamares inferiores aos do período úmido, o que pode-se atribuir à influência de algum nível de estresse hídrico sofrido pelas plantas. Apesar de apresentar rendimento potencial (Fv/Fm) com padrões um pouco abaixo da resposta relativa ao período úmido, as plantas de palma neste estudo apresentaram pouca sensibilidade ao baixo nível de estresse a que foram submetidas. Provavelmente por se tratar de uma espécie que evoluiu originalmente na região central seca do México (GRIFFITH, 2004). Como os tratamentos de sombreamento utilizados no experimento foram com crescentes restrições a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), os valores de Fv/Fm aumentaram à medida que se aumentou os níveis de sombreamento, conforme mostra a figura ?? . As plantas submetidas a baixos níveis de sombreamento normalmente investem mais em sistemas (antena) coletores de luz, exatamente para maximizar a baixa disponibilidade de fótons que chegam as suas folhas (ADAMS *et al.*, 1988).

A variável Fv/Fm também foi analisada ao meio-dia, quando a radiação solar global é maior. Consequentemente a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos também foi superior em relação ao amanhecer, figuras 10 e 11 .

Figura 10 – Radiação solar global

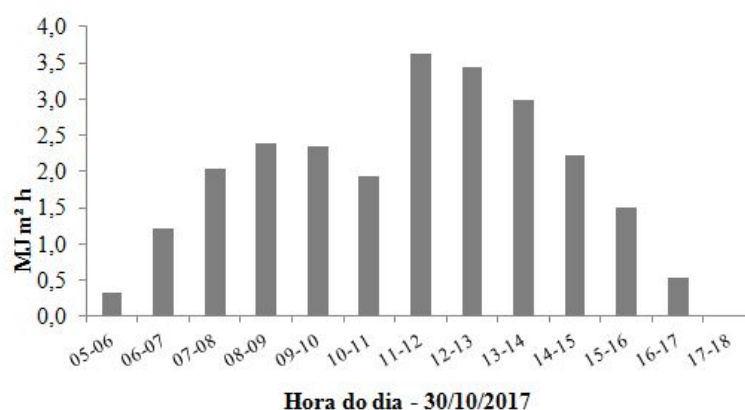
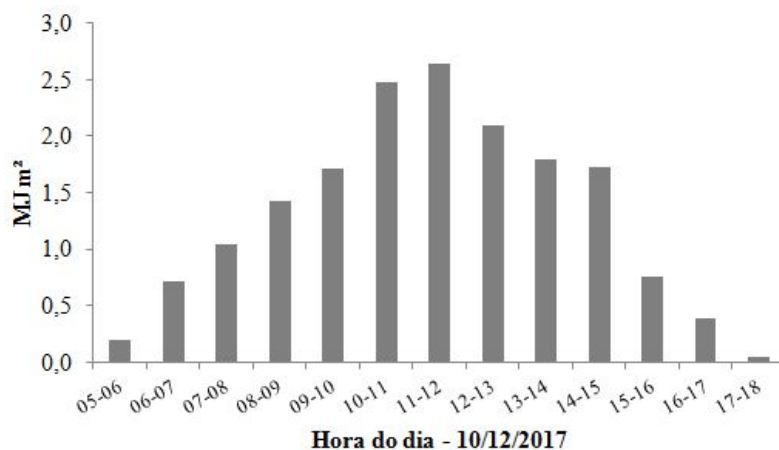


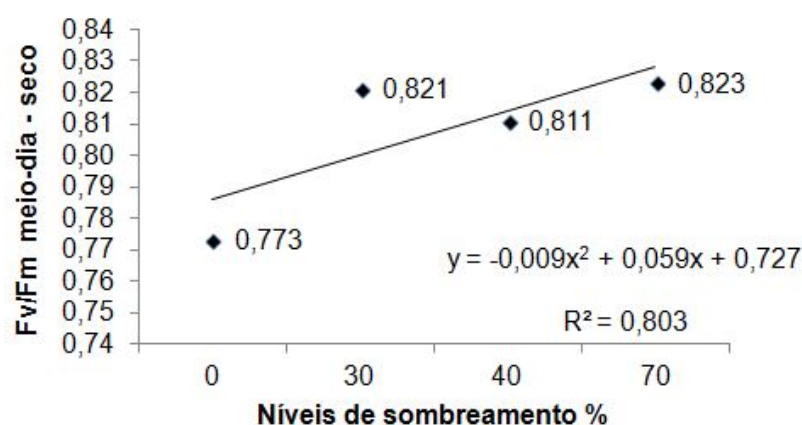
Figura 11 – Radiação solar global



Durante as análises realizadas ao meio-dia no período úmido os resultados para Fv/Fm não apresentaram diferenças significativas pelo teste F entre os tratamentos analisados para qualquer dos fatores de variação, seja dose de nitrogênio ou níveis de sombreamento. Todavia, mostraram uma tendência crescente partindo do menor valor do tratamento a pleno sol (0% de sombra) para o maior sombreamento. Para efeito de comparação, os valores de Fv/Fm ao meio-dia no período úmido foram os seguintes: 0.793, 0.811, 0.810 e 0.814 para os respectivos níveis de sombreamento: 0%, 30%, 40% e 70%.

Os resultados de Fv/Fm ao meio-dia no período seco não apresentou diferença pelo teste F para os tratamentos analisados em relação ao fator de variação dose de nitrogênio. Por outro lado, para o fator sombreamento a figura 12, nos mostra um aumento de valores de Fv/Fm a partir do tratamento com plantas a pleno sol apresentando o menor valor 0,773, sugerindo que as plantas passaram por um leve processo de ajuste no seu aparato fotossintético em função dos níveis de radiação do horário, mas retornaram a valores mais altos no final do dia, o que pode ser inferido pelos valores desta variável quando medida na antemanhã.

Figura 12 – Rendimento potencial PS II (Fv/Fm) meio-dia período seco em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



A grande velocidade de reversão do quenching não fotoquímico da clorofila em *Nopalea*, faz com que esta planta provavelmente não sofra dano em seu fotossistema, por não exceder sua capacidade de dissipar energia (DEMMIG-ADAMS, 1990). Como os processos de absorção (utilização) e de dissipação da energia nas plantas são concorrentes, ou seja, se a fluorescência diminui (quenching fotoquímico PQ), por conseguinte há um aumento na dissipação por calor (quenching não fotoquímico NPQ) (ADAMS; DEMMIG-ADAMS, 2004). Esta forma de proteção das plantas contra o excesso de luz absorvido pelos sistemas (antena), parece ter ocorrido com as plantas a pleno sol. Para os outros três níveis de sombreamento os valores de Fv/Fm se revelaram muito próximos e em altos níveis de rendimento potencial, confirmando a boa condição do fotossistema II (PS II).

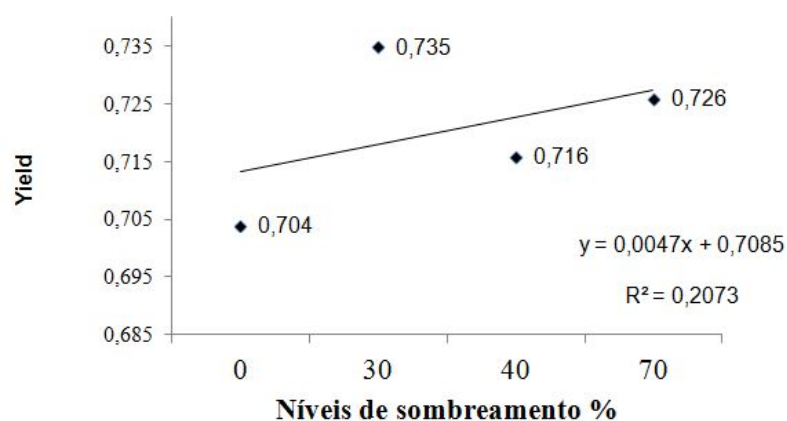
1.4.2 Rendimento efetivo do PS II.

Ainda que nenhum dos dados encontrados revele diferença estatística para o fator dose de nitrogênio, pode-se inferir que a maior disponibilidade de nitrogênio influencia na formação dos complexos proteicos da clorofila responsáveis pela coleta, utilização e dissipação de energia pela planta (JAHNS; HOLZWARTH, 2012).

O rendimento efetivo do PS II (Yield ou Y) foi determinado somente ao meio-dia e não apresentou diferença significativa pelo teste F para o fator de variação dose de nitrogênio em ambas as épocas (úmido e seco). Para o fator níveis sombreamento a variável rendimento efetivo do fotossistema II (PS II), no período seco não revelou diferença entre os tratamentos analisados, contudo, para o período úmido o rendimento efetivo do fotossistema II (Yield PS II) foi menor para o tratamento de plantas a pleno sol (0,704). Para os outros três níveis de sombra o rendimento foi um pouco mais alto, como se espera de plantas que crescem à sombra. Com 30% de sombreamento o

fotossistema II (Yield PS II) apresentou o melhor rendimento efetivo, talvez revelando o melhor conforto microclimático para a planta. A 40% de sombreamento foi obtido o menor valor para (Yield PS II) dentre as plantas submetidas à sombra. A recuperação parcial do rendimento efetivo a 70% de sombra parece estar relacionada com os dados de acidez noturna, como será visto mais à frente. Na figura 13, pode-se observar que o intervalo entre 30% e 40% de sombreamento é o momento em que a planta possivelmente inicia um processo de adequação do seu aparato fotossintético a restrição de luz.

Figura 13 – Rendimento efetivo do PS II - Yield (Y) - período úmido em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



Adams e Demmig-Adams (2004) , afirmam que o rendimento efetivo do PS II pode nos revelar como a energia solar absorvida pelos sistemas (antena) do PS II é efetivamente usada, se para o processo fotoquímico (fixação do carbono) ou como dissipação na forma de calor ou mesmo emissão de radiação. A restrição de luz influencia diretamente produção de ATP e conseqüentemente na fixação de carbono e crescimento da planta. Em baixos níveis de densidade de fluxo de fótons a biossíntese de carboidratos também é prejudicada. Isso pode afetar grandemente o ciclo de fixação de CO₂ noturno das plantas CAM (SHAO *et al.*, 2014). Nobel e Hartsock (1983), estudando *Opuntia ficus indica* Mill., observaram que a relação entre fótons necessários por cada molécula de CO₂captada é bastante alta. Os autores relatam que o requerimento por plantas CAM é de 25 fótons por CO₂ captado, enquanto para plantas cultivadas isto fica entre 11 e 22 fótons/CO₂captado. Conforme os autores sinalizam, parece ser comum o alto requerimento de fótons por CO₂ captado para plantas CAM, isto corrobora com o maior requerimento energético (ATP) dessas plantas CAM em relação as C₃ e C₄. Portanto, a restrição de luz pode influenciar as plantas CAM.

O ano de 2017 apresentou um índice pluviométrico para o local do experimento bem acima da normal climatológica. Conseqüentemente, a fração de nebulosidade durante o período foi acima da normal climatológica. Esta informação se torna relevante, pois, o experimento fundamentalmente trata da adaptação da planta no tocante à quantidade de luz que está disponível para o processo fotoquímico. Os tratamentos aplicados às plantas no experimento que já restringiam a luz, potencializou esta redução.

Considerando todos os dados coletados de rendimento potencial do PS II (Fv/Fm) e rendimento efetivo do PS II (Yield) de maneira genérica, pode-se afirmar que a palma forrageira apresentou altos níveis de rendimento potencial do PS II, mesmo nas plantas a pleno sol e maior ainda como esperado nas planta sob sombreamento. Também podemos observar, que a 30% de sombreamento, a palma forrageira *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick parece ainda não fazer grandes adequações na composição no seu aparato fotossintético em função desse nível de sombra.

1.4.3 Clorofila (chl a), clorofila (chl b), clorofila total, razão (chl a/chl b) e carotenoides.

1.4.3.1 Clorofila (chl a)

A clorofila (chl a) (Tabela 2), é apresentada em seu comportamento relativo ao fator isolado, dose de nitrogênio. A dose de nitrogênio teve efeito positivo sobre o teor de (chl a) das plantas, uma vez que as clorofilas são estruturalmente ligadas aos complexos proteicos responsáveis pela colheita de luz.

Tabela 2 – Teor de clorofila (chl a) (mg g mf) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob duas diferentes doses de Nitrogênio.

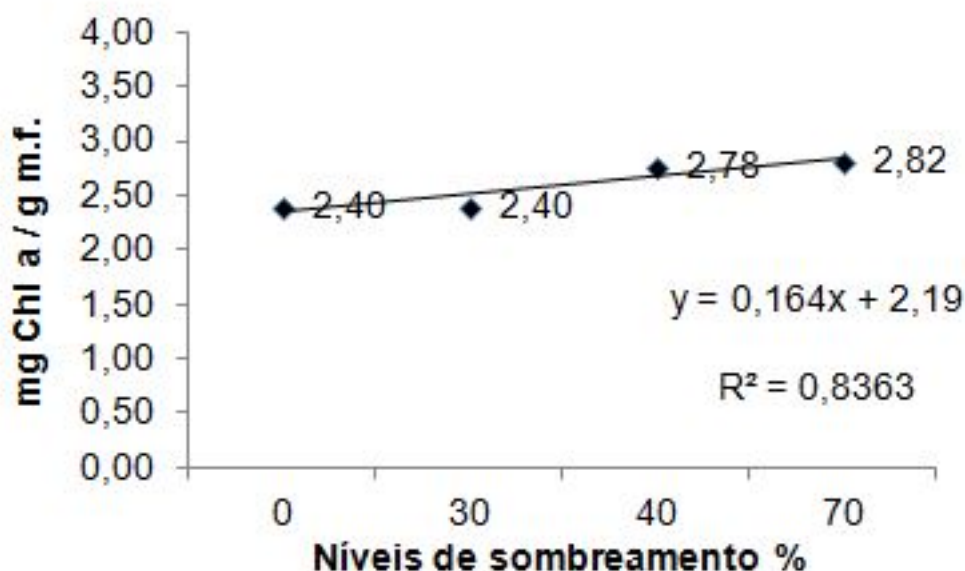
Doses de Nitrogênio	Teor de (chl a)
0 kg de N/ha	2,40 b
200 kg de N/ha	2,80 a*

* Teste F a 1% de probabilidade

Clorofila (chl a) está diretamente envolvida com complexos coletores de luz (LHC II) do fotossistema II (PS II). Baixos níveis dessa clorofila redundam em baixo rendimento do processo fotossintético ou baixa taxa de fotossíntese (BALLOTTARI *et al.*, 2012).

A figura 14 que os teores de clorofila (chl a) crescem à medida que aumenta o nível de sombreamento. As plantas quando submetidas à sombra crescente, provavelmente investiram no aumento dos teores da clorofila (chl a). É possível que as plantas tenham se adequado às intensidades de luz a que foram submetidas, como uma reação de adaptação aos novos níveis de luz disponíveis. Normalmente espera-se que os teores de clorofila (chl a) permaneça o mesmo ou diminua com o aumento do sombreamento, em detrimento a maiores teores de clorofila (chl b). A planta parece ter necessidade da ampliação do seu sistema antena para coleta de luz, tendo em vista a restrição a que foi submetida.

Figura 14 – Teor de clorofila (chl a) (mg gmf) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



Clorofila (chl b)

A clorofila (chl b) foi maior para o tratamento com 200 kg de N/ha (tabela 3) revelando a importância desse elemento na sua capacidade de fotossintetizar.

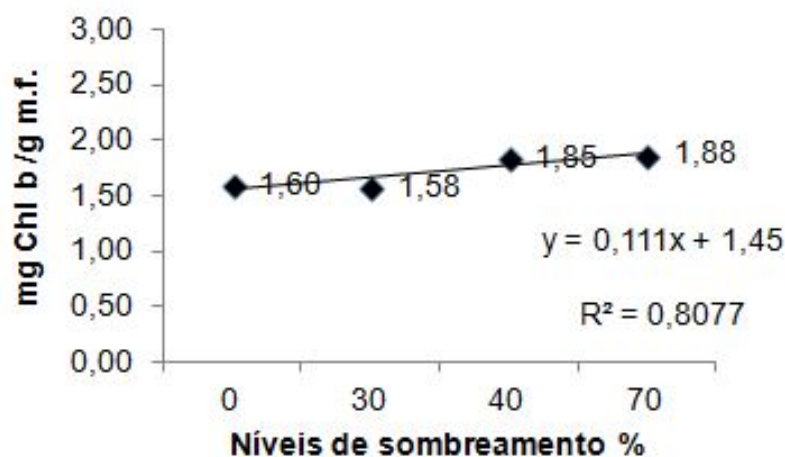
Tabela 3 – Teor de clorofila (b) (mg gmf) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick sob duas doses de nitrogênio.

Doses de Nitrogênio	Teor de (chl b)
0 kg de N/ha	1,60 b
200 kg de N/ha	1,85 a*

* Teste F a 5% de probabilidade.

Para o fator sombreamento, os teores de clorofila (chl b), se apresentaram em teores mais baixos que os de clorofila (a). Estes acompanharam o mesmo comportamento, apresentando os menores valores com plantas a pleno sol (0% de sombra) e aumentando com o aumento do sombreamento (figura15)

Figura 15 – Teor de clorofila (chl b) (mg gmf) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



A clorofila (chl b) está envolvida com os complexos de coleta de luz (LHC) para absorção de energia, apresentando picos de absorção de energia em faixas da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) diferentes de clorofila (chl a). Enquanto a clorofila (chl a) tem seus maiores picos de absorção de fótons, na faixa do espectro de luz, próximo de 400 nm e 700 nm, a clorofila b (Chl b) tem seu pico de absorção de fótons próximo a luz azul do espectro visível (500 nm). Portanto, espera-se que uma planta que tem capacidade de se adaptar a baixos níveis de densidade de fótons, revele maiores conteúdos de clorofila (chl b) quando exposta ao ambiente com pouca luz. O aumento nos conteúdos de clorofila (chl b) pode ser reflexo da reorganização dos componentes da clorofila responsáveis pelo transporte de elétrons e complexo antena de captação de luz (SHAO *et al.*, 2014).

1.4.3.2 Clorofila total

De uma maneira geral, o teor de clorofila total (Chl total) foi maior no tratamento com 200 kg de nitrogênio do que sem nitrogênio, conforme observado na tabela 4. As plantas quando submetidas à restrição de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) normalmente investem mais na construção de complexos proteicos coletores de luz em detrimento dos carotenóides. De fato, isto permite a planta absorver fótons num espectro mais amplo da radiação fotossinteticamente ativa

(PAR). O investimento pela planta na construção de complexos proteicos de carotenoides, em maior quantidade, irá ocorrer caso a mesma necessite de fotoproteção. O que ocorre em patamares bastante altos de irradiância com ou sem a influência de algum outro fator de estresse ambiental.

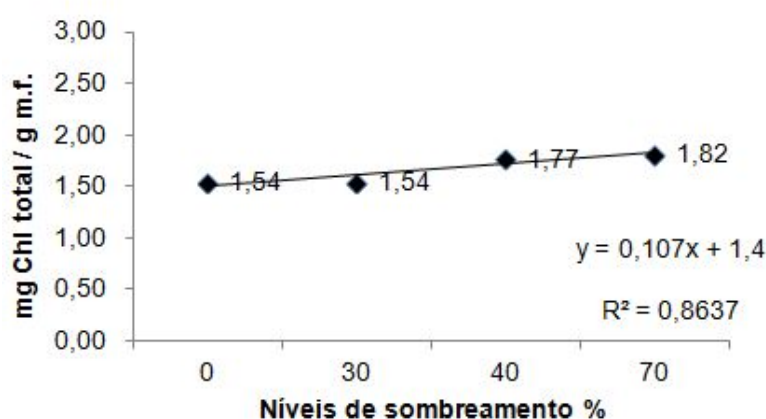
Tabela 4 – Teor de clorofila total (mg gmf) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick sob duas diferentes doses de nitrogênio.

Doses de Nitrogênio	Teor de clorofila total
0 kg de N/ha	1,60 b
200 kg de N/ha	1,87 a*

* Teste F a 1% de probabilidade

Em relação ao fator sombreamento, a figura16 mostra um aumento nos teores de clorofila total com o aumento do sombreamento. Este aumento demonstra a plasticidade da planta na tentativa de adequar seu aparato fotossintético à nova condição luz do ambiente.

Figura 16 – Teor de clorofila total (mg g mf) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.

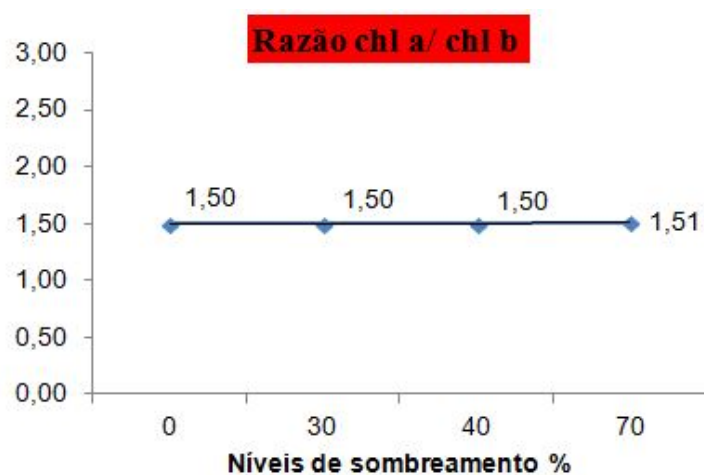


1.4.3.3 Razão (a/b)

A razão entre as clorofila (chl a/chl b) também pode nos indicar qual o grau de adaptação da planta à sombra. Os resultados para ambos os fatores de variação, quais sejam, doses de nitrogênio e sombreamento, não apresentaram diferença entre

os tratamentos pelo teste F. Os valores para esta razão se mantiveram ao redor de 1,5 para todos os tratamentos. De fato, como visto nas seções a clorofila (chl a) aumentou no mesmo patamar que a clorofila (chl b), o que fez a razão (chl a/chl b) permanecer inalterada para todos os tratamentos. Normalmente o decréscimo da densidade de fluxo de fótons, leva a um aumento no conteúdo clorofila (chl b) e, conseqüentemente, a uma diminuição nos valores da razão (chl a/chl b), caso a clorofila (chl a) permanecesse ou diminuísse de valor. Uma característica marcante na razão (chl a/ chl b) é que ela tende a ser maior em folhas a pleno sol do que em folhas à sombra. Plantas de sol tendem a ter alta razão (chl a/chl b), com menos complexos (antena) e mais centros de reação da fotossíntese (LEONG; GOODCHILD; ANDERSON, 1985). Mesmo não se revelando de acordo com o esperado, a razão (chl a/chl b) sozinha não pode definir o grau de adaptabilidade da espécie a sombra. Deve-se considerar outros fatores, inclusive próprio comportamento da planta(17).

Figura 17 – Razão entre os teores das clorofilas chl a/chl b ickem *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm Dsob diferentes níveis de sombreamento.

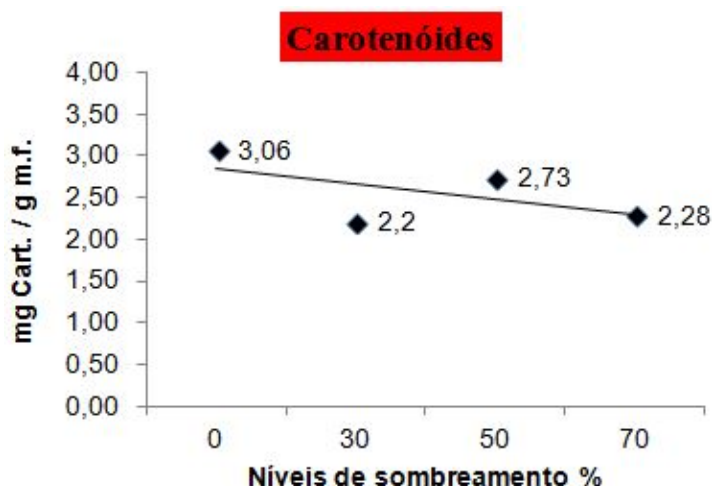


1.4.3.4 Carotenóides

Os teores de carotenoides não apresentaram diferenças significativas pelo teste F para ambos os fatores de variação estudados. A tendência foi dos maiores teores para as plantas que estavam sob condição de plena luz do sol(18). De fato, a pleno sol, as plantas necessitem fazer funcionar seu aparato fotoprotetor, via ciclo das xantofilas. Os teores de carotenoides diminuiram à medida que se aumentou a sombra, exatamente em oposição à tendência dos valores de clorofila total . Em estudos com *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick, Demmig-Adams (1990), observou que os conteúdos de carotenoides são mais altos do que a clorofila total quando sub-

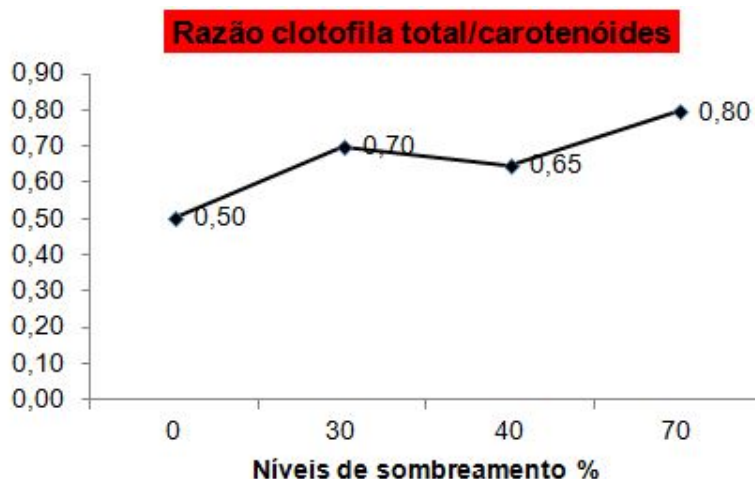
metida a altos níveis de radiação solar, pois, a mesma apresenta grande capacidade de fotoproteção.

Figura 18 – Teor de carotenóides ($\mu\text{mg g mf}$) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



A razão entre clorofila total/carotenóides foi mais alta nas plantas submetidas a maiores sombreamentos diminuindo conforme a sombra foi sendo reduzida até chegar aos menores valores nas plantas a pleno sol. Esta razão clorofila total/carotenóides se mostra naturalmente maior em folhas adaptadas à sombra quando submetidas ao sol e o inverso ocorre para folhas adaptadas ao sol. Os valores menores para esta razão, reflete uma maior porção de carotenóides no denominador da razão (SARIJEVA; KNAPP; LICHTENTHALER, 2007). Notoriamente, à medida que o sombreamento aumentou, a razão entre clorofila total/carotenóides sofreu um aumento significativo, sugerindo que a planta passou a investir mais em complexos proteicos da clorofila responsáveis pela absorção de fótons (19).

Figura 19 – Razão entre os teores de clorofila total /carotenóides em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



1.4.4 Nitrogênio

Os teores de nitrogênio nos tecidos das plantas de palma não apresentaram diferenças significativas pelo teste F para nenhum dos dois fatores de variação (dose de nitrogênio e sombreamento), mesmo aplicando-se aos tratamentos 0 kg de N/ha ou 200 kg de N por ha em níveis crescentes de sombra. Provavelmente, o fato de ter sido feita uma adubação orgânica com 5 toneladas de esterco bovino/ha em todas as parcelas no início do experimento, parece ter influenciado fortemente os resultados. Considerando que este esterco tem cerca 80% de matéria seca e 1% de nitrogênio na sua composição, aplicou-se em todos os tratamentos cerca de 35 kg de N/ha na implantação da cultura..

Para (FELKER; BUNCH, 2009), as *Opuntias* mostram ter uma plasticidade muito grande em relação aos seus níveis de PB na matéria seca. O nitrogênio é o principal componente na determinação de proteína bruta. Plasticidade nos níveis de nitrogênio, podem variar de 4 - % de PB (0,6% N) em um cultivo não fertilizado, para 10 – 12% de PB(1,6 — 1,92% N) em cultivos fertilizados. Os resultados mostraram níveis de nitrogênio nos tecidos da planta variando de 1,00% a 1,18%. Quando comparamos esses números com os resultados obtidos, percebemos que todos os tratamentos alcançaram níveis altos de nitrogênio nos tecidos dos cladódios. Tratamento de (0 kg de N / ha) mesmo não recebendo adubação química, alcançou teores relativamente altos de nitrogênio (1,19%, 1,27%, 1,03% e 1,03%) para os respectivos níveis de sombreamento(0%, 30%, 40% e 70% de sombra), em função da adubação orgânica aplicada.

Para Orona-Castillo *et al.* (2006), a remoção de nutrientes do solo por *Opuntia* tem correlação com o rendimento de matéria fresca da cultura. Ochoa e Uhart (2006b), encontraram interação entre o ano de cultivo e a fertilização com nitrogênio. Os resultados parecem expressar que o melhor efeito da fertilização nitrogenada foi maior no segundo ano de cultivo.

É interessante averiguar o quanto foi extraído pela cultura durante o período experimental para sabermos se a cultura extraiu mais nutriente do que o foi adicionado de nitrogênio. (SILVA *et al.*, 2016), encontraram extrações de N pela cultura da palma (*Opuntia*) da ordem de 177 kg de N para cada 10 toneladas de matéria seca produzida. Orona-Castillo *et al.* (2006), trabalhando com *Opuntia ficus indica* encontram extrações de nitrogênio pela planta de 155 kg de N/ha para produtividade de 160 – 170 ton./ha com 10% de matéria seca.

Considerando que o tratamento de 0% de sombra e 200 kg N/ha obteve o maior resultado para produtividade da matéria seca, com o valor de 9,68 toneladas de M.S./ha. Multiplicando este valor por 1,17% N para este mesmo tratamento, chegamos

a extração de 113 kg de N/ha, o que é menor que o input fornecido (200 kg de N + 35 kg de N). Porém, quando tomamos o tratamento 50% de sombra com 0 kg de N, temos 4,69 toneladas de M.S./ha e 1,03% de N na M.S. O que resulta numa extração de 48Kg de N /ha pela cultura, quantidade muito próximo da entrada em matéria orgânica posta no estabelecimento das plantas. Podemos então inferir que com a adubação orgânica inicial e possivelmente mais alguns kg de nitrogênio advindo da atmosfera via precipitação e fixação por microorganismos do solo, o teor de N disponível parece ter sido suficientes para suprir toda a produção de biomassa medida. Neste caso, o nitrogênio parece ter sido um fator limitante para acúmulo de biomassa seca.

Segundo Nobel e Barrera (2002), a captação de CO₂ e o acúmulo de acidez noturna tem alta correlação com o nível de nitrogênio presente nos tecidos dos cladódios. Diferentemente do nitrogênio, esta variável mostrou acompanhar a mesma tendência dos resultados de acúmulo de biomassa, confirmando para acidez noturna o que os autores afirmam. Quintanar *et al.* (2006), mostraram não haver correlação entre rendimento de *Opuntia* e os nutrientes N e P separadamente. Quando se correlacionou o rendimento com a relação N/P o resultado foi uma correlação positiva.

Estudos para avaliar efeito de nitrogênio em palma forrageira em curto prazo (em torno de 1 ano) parecem não ser apropriados. Os resultados podem não revelar muita influência na produção de matéria seca (CUNHA *et al.*, 2012). Ochoa e Uhart (2006b), estudando a disponibilidade de N em *Opuntia* para produção de frutos, encontrou que a fertilização com N aumentou o IAC, porém, não houve diferença significativa entre os níveis médio e alto de adubação (200 e 300 kg de N/ha). Também julgou que a fertilização com N aumentou a interceptação da radiação fotossinteticamente ativa pela cultura. De fato, o nitrogênio é fundamental para o acúmulo de grandes quantidades de matéria seca em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick, no entanto, adubações da ordem de 50 kg de N para cada 10 toneladas de matéria seca produzida parecem ser suficientes.

1.4.5 Acúmulo de Acidez Noturna

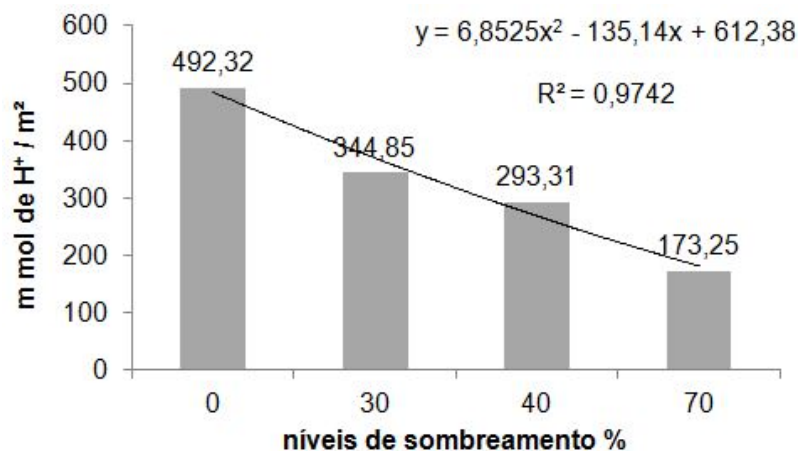
Para o fator, dose de nitrogênio, do período seco, não houve diferença significativa pelo teste F entre os tratamentos aplicados. O resultado para o acúmulo de acidez noturna relativa ao fator sombreamento se mostrou maior quando as plantas estavam submetidas ao tratamento a pleno sol, alcançando 492,32 mmol de H⁺ m², quando o sombreamento foi de 30% de bloqueio da incidência solar, os teores de acidez foram reduzidos em mais que 29% (344,85 mmol de H⁺ m²) em relação à plena luz, a acidez seguiu decrescendo até o tratamento de maior interceptação de luz (70%), com uma redução da ordem de 65% no acúmulo de acidez noturna chegando a apenas 173,25 mmol de H⁺ m² (Figura 20).

A figura 20 mostra quanto a restrição de luz solar para as plantas, influenciou no acúmulo de acidez noturna e, na capacidade de produzir biomassa. Sendo o ácido málico a fonte primária de carbono para o mecanismo CAM, Nobel e Barrera (2002) afirmam que a captação de CO₂, acidez noturna e os teores de nitrogênio nos tecidos das plantas são positivamente correlacionados. As plantas que usam o metabolismo CAM metabolismo ácido das Crassuláceas, para concentração de CO₂, apresentam a abertura estomática durante a noite. A captação de carbono (CO₂) durante este período, é acumulado nos vacúolos das células do parênquima, na forma de ácidos orgânicos, principalmente ácido málico (malato), que será processado durante o dia na fotossíntese como fonte de carbono. Ao mesmo tempo, confere a estas plantas, grande capacidade de economia de água em ambientes áridos ou semiáridos. Sendo assim, a investigação do quanto uma planta CAM pode acumular de ácido málico durante a noite, informa a respeito de quanto carbono esta sendo fixado pela planta. Por conseguinte, traduz sua capacidade em acumular biomassa. O acúmulo de acidez noturna pode ser evidência para selecionar materiais produtivos dentro de espécies menos domesticadas, exceto para *Opuntia ficus indica* Mill. (GARCÍA-NAVA *et al.*, 2015).

A determinação de acidez noturna em plantas CAM, como em palma forrageira cv.miúda, é uma ferramenta bastante útil. Pode-se investigar a capacidade que estas plantas têm em fixar carbono em sua estrutura. Também pode ser comparada com a radiação fotossinteticamente ativa PAR, pois, a acidez noturna se comporta relativamente proporcional a PAR diária, quando esta está acima de 15 mol m² dia. Acima de 36 mol m² dia de PAR o acúmulo de acidez reduz muito, chegando ao ponto de saturação de luz. Já o ponto de compensação é em torno de 4 mol m² dia de (PAR) (NOBEL; HARTSOCK, 1983). A acidez noturna alcança (90% de saturação) para suculentas do deserto, por volta de 24 mol m² dia de PAR (NOBEL, 1982b) . A diminuição da acidez noturna em altos níveis de PAR diário, normalmente é acompanhada da diminuição dos teores de clorofila na planta. Provavelmente pelo maior investimento da planta em carotenoides na fotoproteção, quando submetida a altos níveis de PAR. No local onde o experimento foi desenvolvido, os níveis de PAR foram mais baixos que a normal climatológica da região (seção 1.3.1), no período experimental.

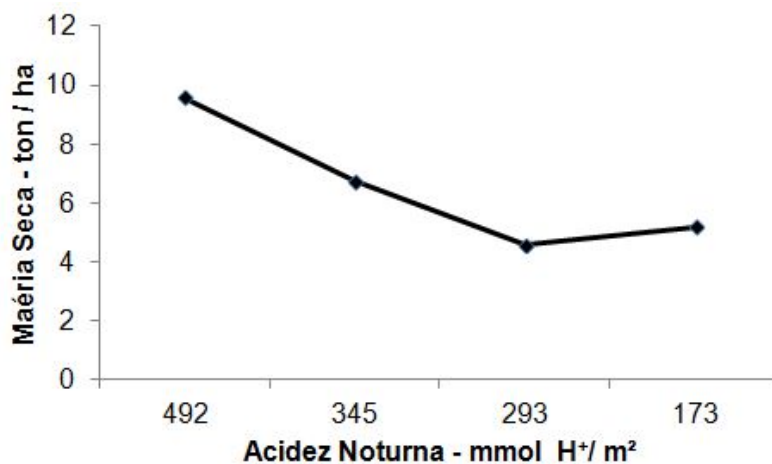
O trabalho avaliou a redução da incidência de luz influenciando a produção de biomassa e, os patamares de restrição de luz foram mais acentuados em 2017 do que na média geral de anos anteriores, o que refletiu diretamente na produção de biomassa.

Figura 20 – Acidez titulável noturna (mmol de H⁺/m²) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick submetida a diferente níveis de sombreamento



A abertura estomática é a forma pela qual as plantas podem capturar novas moléculas de carbono e incorporá-las à sua estrutura. No caso de *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick, que exibe o metabolismo CAM, a restrição na incorporação de novas moléculas de carbono, pode ser explicada na perspectiva da quantidade de PAR diária disponível, para a planta realizar o processo fotossintético. Como visto na figura 21, à medida que se reduziu a disponibilidade de luz a disponibilidade de PAR também foi reduzida. A planta provavelmente não conseguiu processar todo ácido málico estocado em seus vacúolos, forçando-a a diminuir a abertura estomática noturna.

Figura 21 – Produção de matéria seca em função do acúmulo de acidez noturna em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick



Segundo Lee (2010), a limitação das plantas CAM em assimilar CO₂, consiste na quantidade de ácido málico que elas podem estocar nos vacúolos das células do parênquima. Entretanto, muitas plantas CAM conseguem fixar CO₂ pelo ciclo de

Calvin por breves momentos no início da manhã e no final do dia quando as temperaturas não são extremas. Ainda que haja limitação para estocagem de CO₂ nos vacúolos, as plantas CAM conseguem incorporar algum carbono a sua estrutura, mas somente quando as condições ambientais são favoráveis. Provavelmente é o que pode ter acontecido com as plantas submetidas aos tratamentos de 30%, 50% e 70% de sombreamento respectivamente. Cladódios de *Opuntia*, tem de 15 a 20% da captação diária de CO₂ podendo ocorrer durante o início da manhã e começo da noite, via ciclo de Calvin (CUI *et al.*, 1993). Talvez isto pareça ser coerente com a ideia de que a quantidade de CO₂ nos tecidos das plantas CAM é fator determinante para abertura estomática. (LEE, 2010), sugere que o principal agente para o aumento da pressão de turgor das células-guarda de plantas CAM envolvidas na abertura estomática, não seja potássio K⁺ e sacarose, e sim o ácido málico presente nos vacúolos.

Além da quantidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) ou densidade de fluxo fótons fotossintéticos (DFFF), outro fator determinante no acúmulo de acidez noturna em plantas CAM, é a temperatura noturna. Temperatura noturna mínima entre 12 °C e 15 °C é ideal para acúmulo de acidez nos tecidos das plantas. Fica evidente a importância da temperatura noturna para grandes produções em palma forrageira. Em locais onde as noites são quentes e secas a palma só vai bem com irrigação, pois, a disponibilidade de água permite a abertura estomática mesmo em condições de temperatura do ar desfavorável. Conforme (NOBEL, 1980), quando a temperatura noturna mínima foi de 14 °C a acidez foi de aproximadamente 600 mmol m². Com 22 °C, a acidez foi de 500 mmol m². E com 29 °C a acidez só alcançou patamares de 250 mmol m². Em ambientes de noites secas e quentes a demanda evaporativa é alta para *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick e esta planta pode perder a vantagem da abertura de estômatos durante a noite, o que reduz a captação de CO₂ e conseqüentemente sua estocagem via PEPcase na forma de ácido málico.

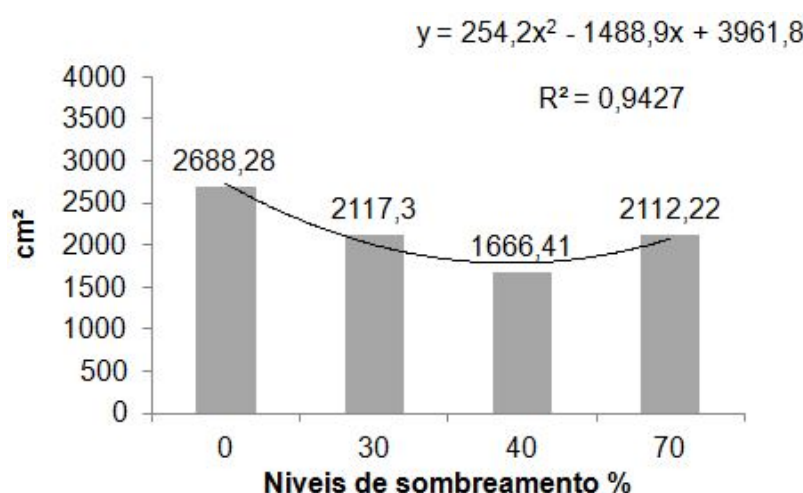
1.4.6 Área de cladódio, Índice de área de cladódio e Número de cladódio

1.4.6.1 Área de cladódio

Aa doses de nitrogênio não influenciaram significativamente pelo teste F, a variável área de cladódio os tratamentos analisados. Já para níveis de sombreamento, plantas a pleno sol (0% de sombra) apresentaram maior valor de área de cladódio (2688,28 cm²), seguindo de forma decrescente da área para os níveis de 30% e 40% de sombreamento (2.117,30 cm² e 1.666,41 respectivamente). O tratamento com sombreamento de 70% (2.112,22 cm²) se mostrou um pouco mais alto que o tratamento de 40% de sombra e praticamente igual ao tratamento com 30% de sombra (Figura 22). É provável que o aumento observado no tratamento com 70% de sombra,

seja efeito do estiolamento da cultura devido a grande restrição de PAR a qual a planta foi submetida. No entanto, apesar desse aumento, com 70% de sombra não apresenta a mesma intensidade no efeito para acúmulo de biomassa, como pode ser observado nos resultados e discussão para matéria seca (seção 1.4.9). O estiolamento não se reverteu, até o momento da colheita, em acúmulo de biomassa. É possível que uma parte desse aumento pode ser devido ao acúmulo de água nos cladódios e não necessariamente a fixação carbono.

Figura 22 – Área de cladódio (média de 03 plantas) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick, sob diferentes níveis de sombreamento aos 374 DAP.



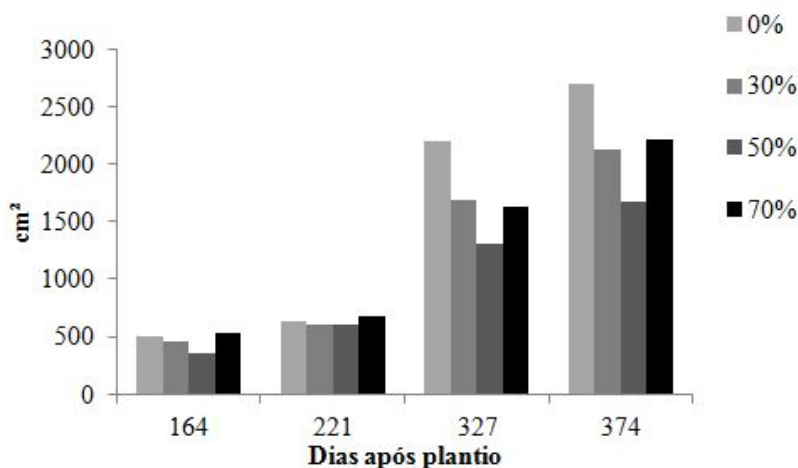
Observando a figura 22, vê-se que o tratamento que recebeu maior radiação, foi aquele se apresentou também a maior área de cladódio. Evidentemente a radiação, qual seja, sua disponibilidade ou ausência, afetou de forma clara a capacidade da planta em desenvolver sua área de cladódio. Essa área foi reduzida em cerca de 20% quando comparamos o tratamento de plantas a pleno sol (0% de sombra) e o tratamento com 30% de sombra. A redução em relação ao tratamento com 40% de sombra foi ainda maior, cerca de 37% do valor em relação às plantas a pleno sol.

Silva *et al.* (2014) , em experimento avaliando ajuste de modelos matemáticos AC e IAC em palma forrageira, encontrou que a palma cv. miúda *Nopalea colhenillifera* (L.) Salm - Dick comparada com outros clones dos gêneros *Opuntia* e *Nopalea*, a mesma apresentou os menores valores para AC, mas quanto ao IAC, a palma miúda foi a que apresentou a maior IAC, isto em valores absolutos. Confirmando o que parecer inerente a esta planta, mais cladódios por planta, o que proporciona uma boa capacidade de interceptação de radiação fotossinteticamente ativa (PAR).

Verificando a evolução da AC no decorrer do tempo de cultivo (Figura 23), observa-se que os tratamentos só mostram diferenças expressivas na terceira tomada

de dados, aos 327 dias após o plantio da palma. A partir daí houve um crescimento acentuado da cultura até a última mensuração com 374 dias após o plantio, apenas 10 dias antes da colheita final.

Figura 23 – Evolução do AC em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.

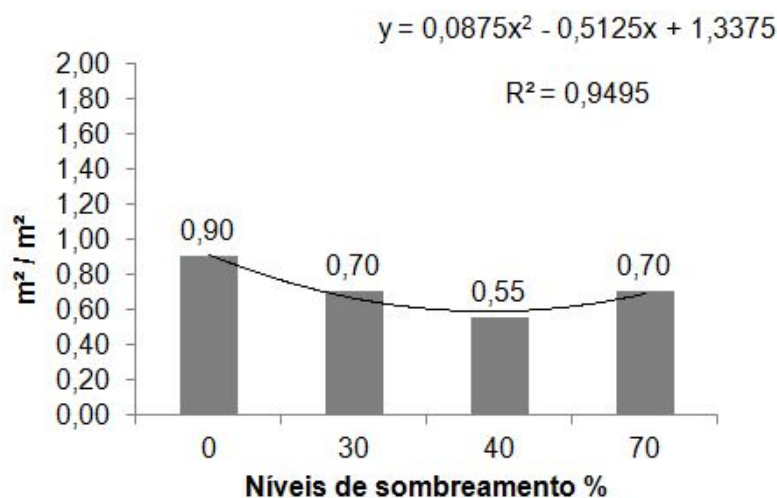


1.4.6.2 Índices de área de cladódio

Este índice relaciona a área de cladódio com a área espacial de solo que a planta ocupa. Portanto, evidentemente o espaçamento adotado no momento do plantio, o qual determina a densidade de plantas por hectare, influencia no resultado deste índice. Também se deve esclarecer que no caso deste estudo, no cálculo de AC e IAC foi considerando apenas um lado do cladódio. Diferentemente das plantas não suculentas, a palma forrageira (cactácea) apresenta ambos os lados dos cladódios capazes de realizar fotossíntese. Se o enfoque da discussão é a capacidade de fotossintetizar que a planta apresenta em relação à área de solo que ocupa, é razoável perceber que esse índice dobra o seu valor.

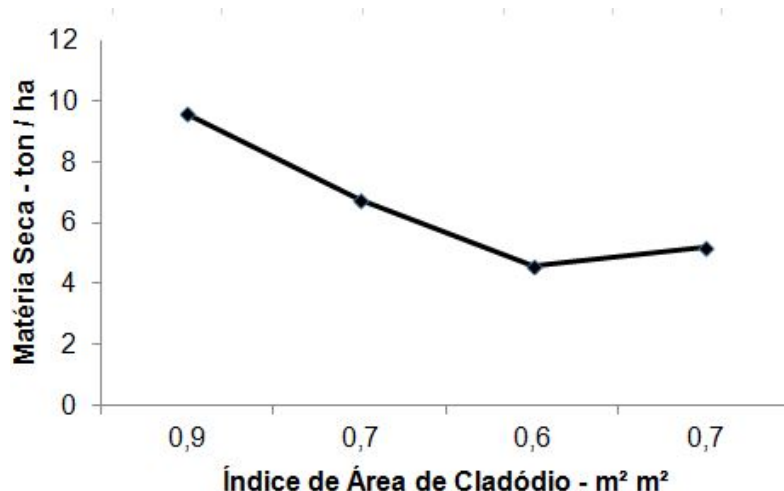
Para o IAC, não houve diferença significativa pelo teste F para os tratamentos analisados em relação às doses de nitrogênio. No caso do fator de variação níveis de sombreamento, como visto na figura 24, o maior IAC se deu no tratamento de plantas a pleno sol (0,9) e reduziu para 0,7 e 0,55 nos tratamentos de 30% e 40% de sombra respectivamente. No tratamento com 70% de sombra houve um leve aumento do IAC (0,7) em relação ao tratamento com 40% de sombra e o pareamento em relação ao tratamento com 30% de sombra. O IAC está ligado à capacidade da planta em interceptar a PAR, tendo assim, influencia direta no crescimento da planta. (OCHOA; UHART, 2006a).

Figura 24 – Índice de área de cladódio em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick, sob diferentes níveis de sombreamento.



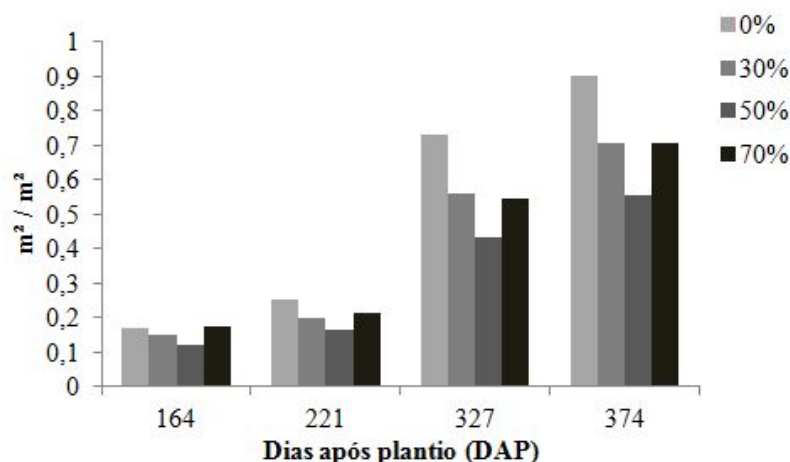
O IAC de plantas a pleno sol foi de 0,9 (Figura 24) , um valor relativamente baixo para a cultura. Deve-se então considerar dois fatores determinantes. O primeiro, é que a cultura foi colhida com pouco mais de um ano (374 dias) após o plantio. Normalmente, a colheita é realizada a partir de um ano e meio (575 dias) ou mesmo dois anos (730 dias). Outro fator determinante foi a densidade de plantio utilizada no estudo, o qual foi 33 000 plantas por hectare (1,2 × 0,25 m). Para melhor entendimento, de acordo com Cortázar e Nobel (1991), é possível alcançar produtividade de 50 ton/ha/ano, mantendo-se o IAC 4.0 m²/m² para *Opuntia ficus indica* Mill.. Esses mesmos autores afirmam que acima desse valor (4,0 m² m²), para *Opuntia*, o sombreamento dos próprios cladódios, começa interferir de forma que alguns cladódios recebem PAR abaixo do nível de compensação, o que reduz o rendimento da cultura (Figura 25). Deve-se considerar o agravante que, 2017 foi climaticamente atípico, apresentando altos níveis de nebulosidade em boa parte do seu curso.

Figura 25 – Produção de matéria seca em função do IAC em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm Dick.



Quanto à evolução do IAC durante o período de cultivo (Figura 26), o seu comportamento foi semelhante à evolução da AC. O IAC até em torno de 221 após o plantio, de maneira geral, foi lento. Contudo, a partir dos 327 dias após o plantio, houve um grande desenvolvimento da cultura, com uma amplitude bem maior entre os tratamentos e dentro dos próprios tratamentos. Isto se deve provavelmente pelo surgimento dos cladódios de segunda e terceira ordem, os quais são os mais importantes na formação do dossel para a palma forrageira cv. miúda *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick (BARBOSA *et al.*, 2018).

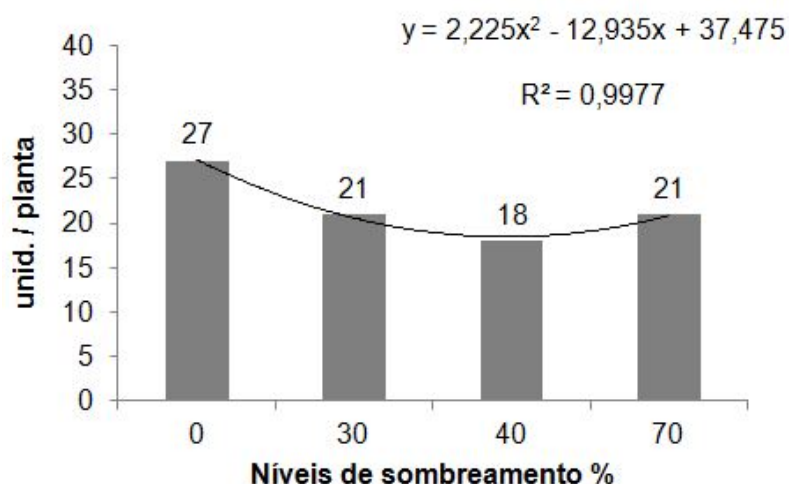
Figura 26 – Evolução do IAC em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



1.4.6.3 Número de cladódios por plantas

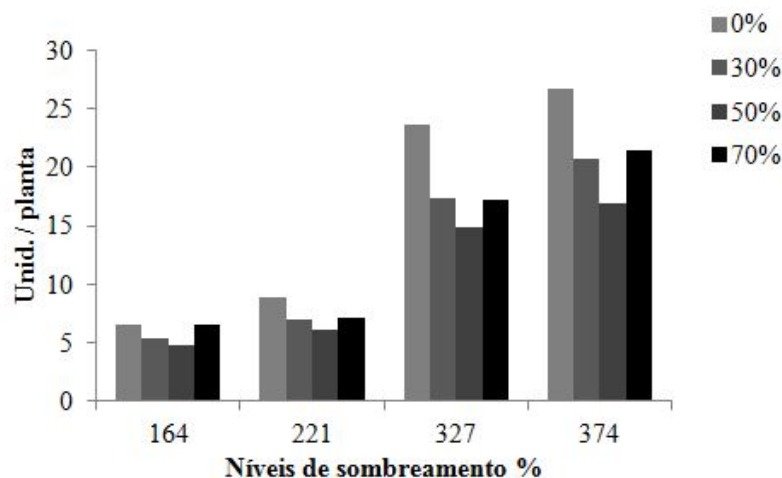
Não houve diferença significativa para doses de nitrogênio, através do teste de Tukey a 5% para variável número de cladódios por planta. No entanto, para o fator sombreamento, plantas a pleno sol apresentaram 23% mais cladódios que os tratamentos de 30% e 70% de sombra e 33% mais cladódios por planta que o tratamento 40% de sombra, como mostra a figura 27 . O alto número de cladódios reflete uma característica da cultivar miúda utilizada neste trabalho, mas quando submetida à sombra, a planta diminuiu a emissão de cladódios, o que redundava em menores produções de matéria seca. Cunha *et al.* (2012), trabalhando com efeito de nitrogênio sobre a morfogênese da palma, encontraram correlação negativa para algumas variáveis morfológicas, no entanto, para número de cladódios a correlação foi positiva. O resultado da figura 27 pode estar sinalizando para uma planta que com boa disponibilidade de nitrogênio no solo, investe mais na emissão de novos cladódios em detrimento ao crescimento dos cladódios já existentes. Dentro de uma perspectiva espacial, essa estratégia, de aumentar o número de cladódios, parece ser mais eficiente para o aumento da área fotossintetizante.

Figura 27 – Número de cladódios por planta em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick, sob diferentes níveis de sombreamento.



A evolução do número de cladódios por planta teve comportamento semelhante à evolução da AC e do IAC, pois, todos estão diretamente relacionados com capacidade de expansão da área fotossintética da planta (Figura 28). Como observado na figura, a maior quantidade de cladódios está relacionada ao surgimento dos cladódios de segunda e terceira ordem. Não obstante, o fato da planta ter sido submetida a graus de sombreamento bastante altos, chegando a 70% de sombra, a palma cv. miúda, parecer não ter muita dificuldade em se adaptar sob níveis baixos de sombreamento.

Figura 28 – Evolução do NCP em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.

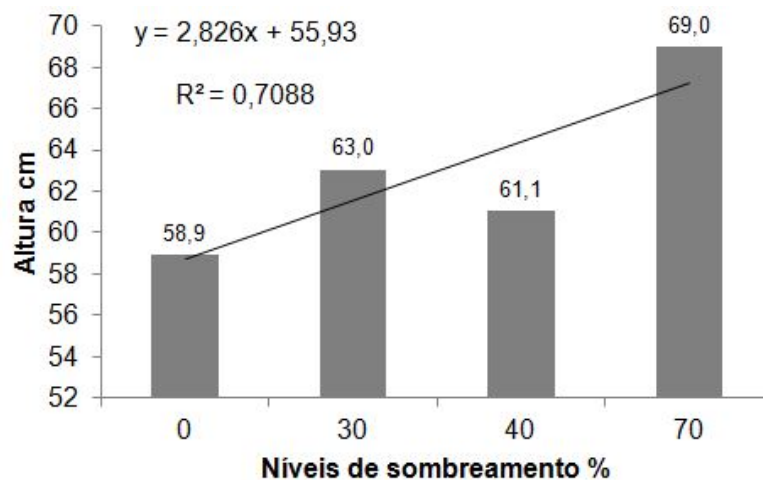


1.4.7 Altura e Diâmetro da Planta

As variáveis, altura da planta e diâmetro, não apresentaram diferença entre os tratamentos pelo teste F para o fator de variação, doses de nitrogênio.

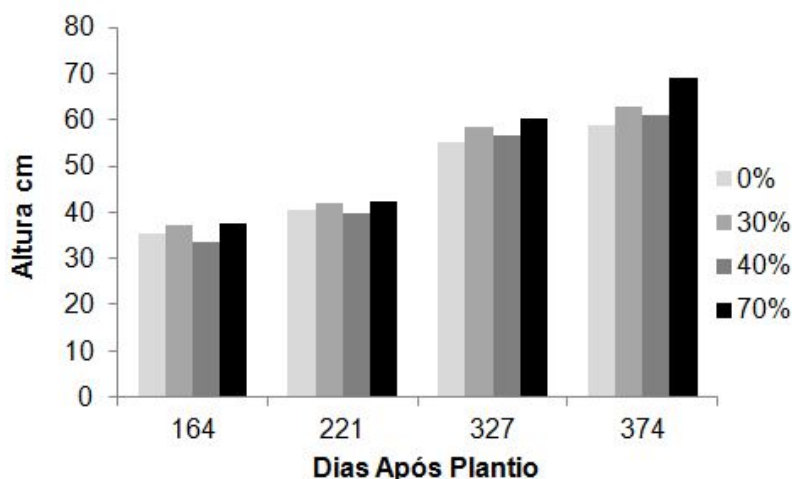
As plantas não sombreadas, apresentarem a menor altura (58,9 cm). Para os tratamentos com sombra de 30%, 40% e 70%, as alturas foram 63 cm, 61,1 cm e 69 cm respectivamente (Figura 29). O tratamento com 70% de sombra proporcionou es-tiolamento com a restrição de luz. Sob sombreamento de 40%, a palma cv. miúda apresentou altura menor que a 30% de sombra, quase se igualando ao tratamento a pleno sol. As plantas assumiram maior desenvolvimento em altura conforme a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) diminuiu, uma provável resposta a auxina, que reconhecidamente é inibida pela luz (Figura 29).

Figura 29 – Altura (cm) do dossel em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



A evolução da altura das plantas apresentou tendência de crescimento com o passar dos dias, havendo um crescimento mais acentuado a partir de 221 DAP, com provável aparecimento dos cladódios de terceira ordem (Figura30).

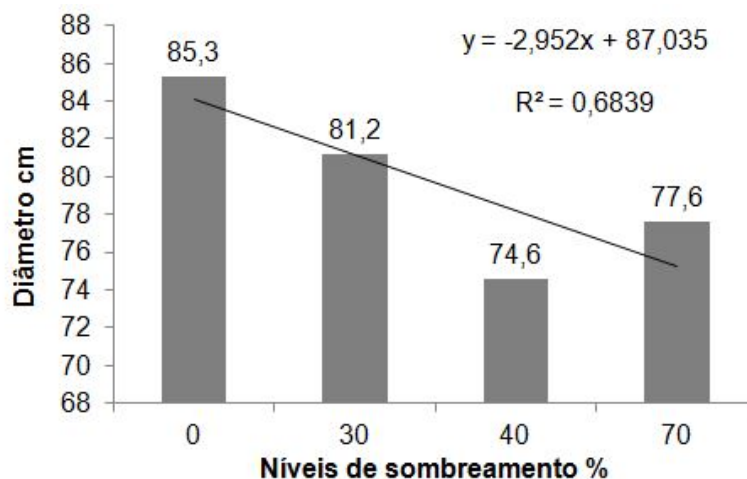
Figura 30 – Evolução da altura (cm) de plantas em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



O maior diâmetro do dossel, ao contrário do que aconteceu com a altura, apresentou o maior valor, 85,3 cm, exatamente nas plantas submetidas a pleno sol (0% sombra). O menor valor em diâmetro (74,6), foi para plantas sob sombreamento de 40% (Figura 31). *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm dick sob sombreamento aparenta assumir uma forma de dossel influenciado pela restrição de luz. Pinheiro *et al.* (2014),

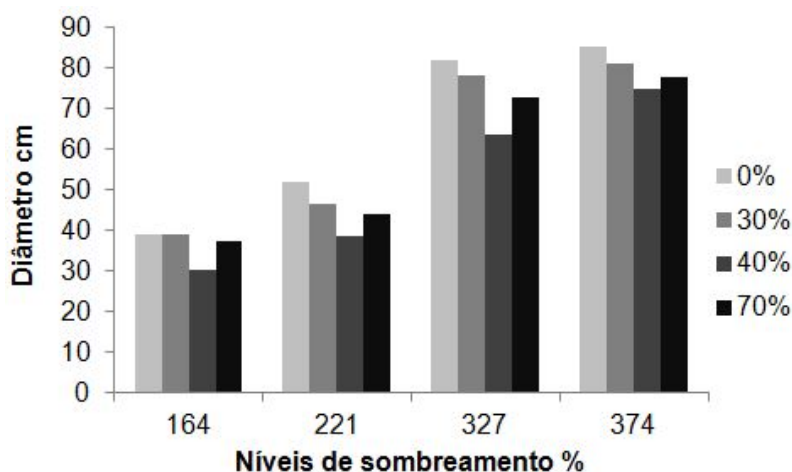
trabalhando com *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick , encontraram alta correlação entre rendimento e altura (x) largura do dossel. Infere-se assim, que o arranjo espacial para plantas de *Nopalea*, deve considerar a forma que o dossel apresentará em função da intensidade da luz. A distribuição espacial de plantas, para produção em policultivo, principalmente com espécies arbóreas, é muito relevante.

Figura 31 – Diâmetro (cm) do dossel em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



A evolução do diâmetro do dossel em *Nopalea cochenillifera*, apresentou um aumento mais acentuado a partir de 221 DAP (Figura 32).

Figura 32 – Evolução do diâmetro do dossel (cm) de plantas em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento.



1.4.8 Temperatura do cladódio e Temperatura do solo

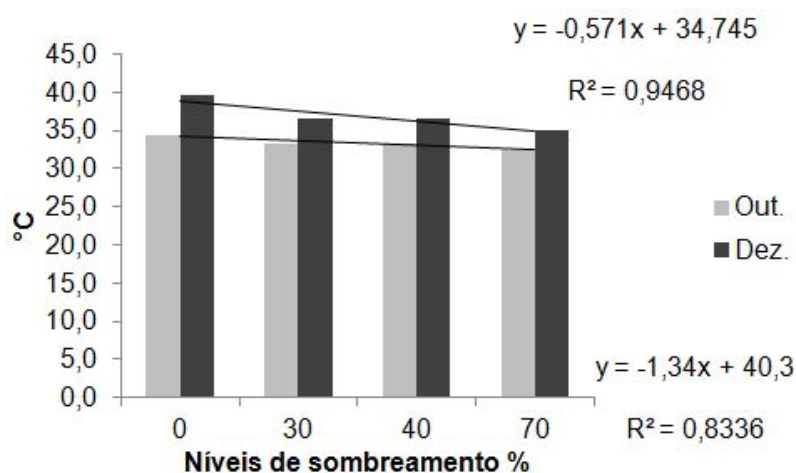
Nas duas épocas em que a temperatura dos cladódios foi medida (Outubro/2017 e Dezembro/) não houve diferença significativa pelo teste F para o fator dose

de nitrogênio. Para o fator níveis de sombreamento, o comportamento da temperatura na superfície do cladódio foi maior no tratamento a pleno sol, chegando a 33,4 °C para o final do período chuvoso e 36,5 °C para o início do período seco, cerca de 3 °C acima da temperatura máxima média para os meses em que foram tomados os dados. De forma geral as cactáceas apresentam uma grande tolerância a altas temperaturas e pouca tolerância a baixas temperaturas. No caso de *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick, segundo Nobel e Zutta (2008), quando o ambiente apresenta pequena amplitude térmica (dia/noite 25 °C/20 °C), a planta exibe grande tolerância a altas temperaturas. Esta planta responde rapidamente a mudanças microclimáticas, o que lhes confere grande capacidade de aclimação as altas temperaturas. Portanto, altas temperaturas diurnas em campo, não parecem ser problema para *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick.

A temperatura dos cladódios para os tratamentos a 30 e 40 % de sombra reduziu em apenas 2,6% e 8% em relação ao tratamento a pleno sol (0% de sombra), respectivamente para seguntes datas de medição, outubro/2017 e dezembro/2017. Tomando como referência o tratamento a pleno sol, a redução da temperatura no cladódio para sombra de 70% foi cerca de 6%, quando a temperatura alcançou 32,5° em outubro/2017. Em dezembro/2017 a amplitude foi maior em relação ao tratamento com 70% de sombra, refletindo as temperaturas da estação, quando a redução foi de 11% em relação ao tratamento a pleno sol (Figura 33).

Barker e Adams (1997), trabalhando com *Opuntia marcorrhiza* na latitude 40° N, observou que a temperatura do cladódio acompanhou a temperatura do ar durante o curso do dia, exceto ao meio-dia quando estes apresentaram temperatura de 6 °C a 8 °C acima da temperatura ambiente.

Figura 33 – Temperatura da superfície do cladódio (°C) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento em duas épocas.



Em nenhum tratamento, a temperatura do cladódio alcançou níveis limitantes para *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick cv. miúda. Nobel e Zutta (2008), trabalhando

com esta planta, apresentaram LT50 (temperatura letal para 50% das células do clorênquima) de 56,5 °C, o que está ainda muito longe das temperaturas alcançadas, em dezembro/2017, como se vê na figura 33, para *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick.

Segundo Wise *et al.* (2004), a fotossíntese é um dos fatores de crescimento de plantas mais sensíveis às altas temperaturas. Sendo que em torno de 30 °C é possível ocorrerem as maiores taxas de fotossíntese e acima dessa temperatura, para cada 1 °C que aumenta, há uma diminuição na capacidade da planta em assimilar CO₂.

Wise *et al.* (2004), trabalhando com algodão mostrou que altas temperaturas podem desencadear a interrupção ou diminuição na cadeia de transporte de elétrons, como também a limitação pela não regeneração da rubisco, ou seja, a desativação da atividade da rubisco. Todavia, a fisiologia característica das plantas CAM e sua morfologia adaptada a ambientes áridos e semiáridos, sugere sua grande capacidade de aclimação a alta temperatura.

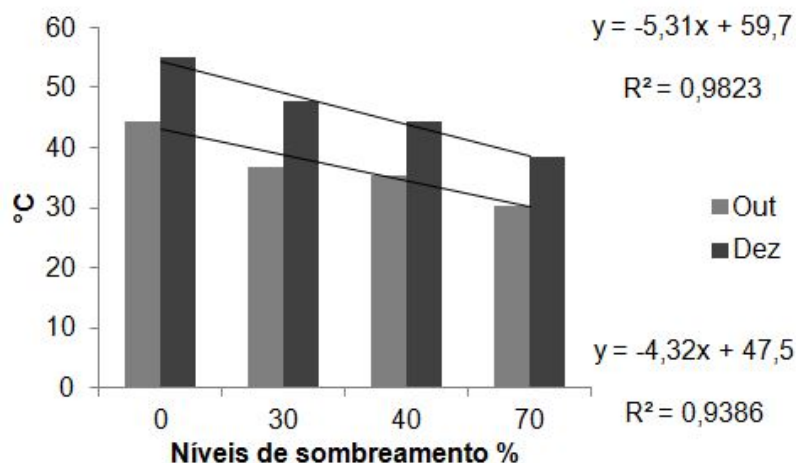
Extrapolando para temperaturas do ar que ocorrem na região semiárida dos estados de Alagoas, Pernambuco e Sergipe, onde esta planta é largamente cultivada, a temperatura do cladódio continua não sendo um fator limitante para o bom desempenho fotossintético da planta. O fato de ser uma cactácea suculenta *Nopalea*, é constituída em cerca de 90% dos seus tecidos de água, e sendo água um líquido de alto calor específico, ou seja, é necessária muita energia para que um determinado conteúdo de água seja elevado em sua temperatura, isto permite a esta planta não só suportar, mas também produzir grandes quantidades de matéria seca, em ambientes que a maioria das plantas sequer sobrevive.

A temperatura do solo nos tratamentos analisados foi muito semelhante à temperatura do cladódio, sendo mais alta no tratamento a pleno sol e reduzindo conforme o nível de sombreamento aumentou. Como visto na figura este dado foi tomado em duas épocas distintas, outubro e dezembro de 2017. É perceptível que a temperatura do solo em outubro/2017, foi cerca de 10 °C menor que os valores medidos em dezembro/2017. Evidenciando a influência do grau de nebulosidade de cada estação e o agravante de ser um ano muito chuvoso, acima da normal climatológica para o local do experimento.

A redução de temperatura do tratamento a pleno sol para o de maior sombreamento (70%) alcançou cerca de 30%. Para os tratamentos com 30% e 40% de sombra, as reduções da temperatura do solo foram de 16% e 20% respectivamente (Figura 34). Estes valores representam um impacto muito grande na evaporação da água do solo e evapotranspiração da cultura, principalmente se considerar que para ambientes semiáridos e áridos. Água é um fator limitante para se atingir altos rendimentos de matéria seca por hectare. Contudo, vale salientar que no caso desse estudo,

mesmo no período seco, a disponibilidade de água no solo não foi fator limitante para o desenvolvimento da *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick, como pode ser observado nos dados meteorológicos relativos à precipitação na seção 1.3.1 .

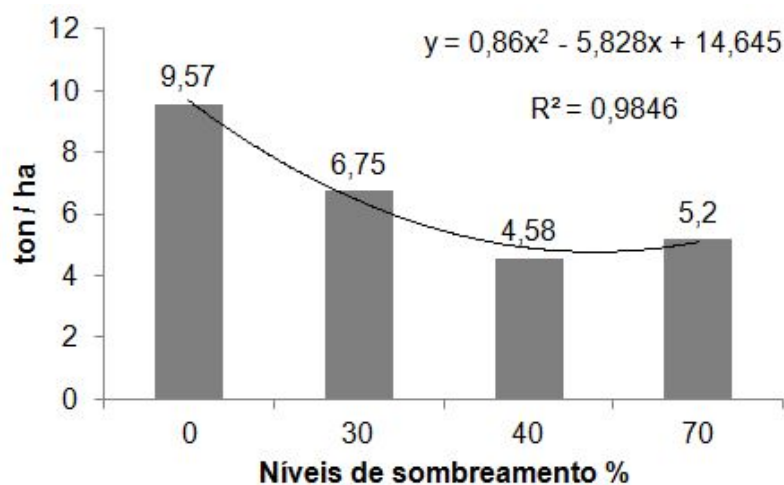
Figura 34 – Temperatura da superfície do solo (°C) em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick sob diferentes níveis de sombreamento em duas épocas.



1.4.9 Acúmulo de biomassa — Matéria Seca

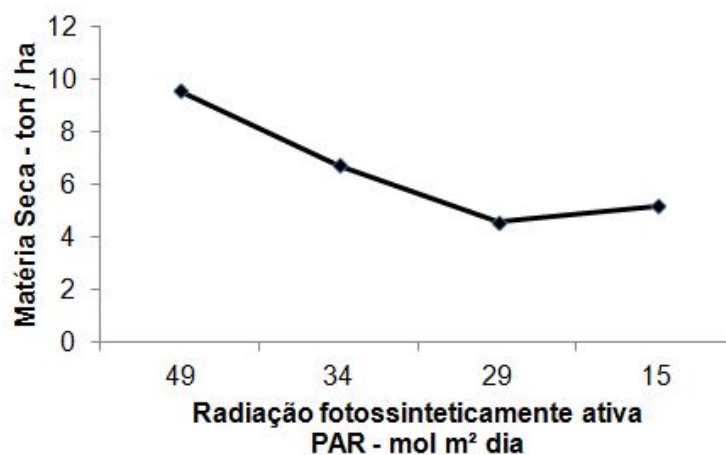
Não houve efeito significativo, pelo teste F, da dose de nitrogênio sobre produção de matéria seca. Como antes já esclarecido, a adubação orgânica aplicada para todos os tratamentos (5 ton/ha — esterco bovino) no início do experimento, foi suficiente para anular qualquer possibilidade de deficiência de N nas plantas. Contudo, no que tange aos níveis de sombreamento aplicados, o comportamento da planta resultou no maior acúmulo de biomassa para as plantas estabelecidas a pleno sol (0% de sombra) com uma produção equivalente a 9,57 toneladas por hectare. Em seguida, houve uma redução progressiva conforme se restringiu a passagem de luz, com valores reduzidos em 30%, 48% e 46% na produção de matéria seca respectivamente para 30%, 40% e 70% de sombra(Figura 35).

Figura 35 – Produção de matéria seca de *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick submetida a diferentes níveis de sombreamento.



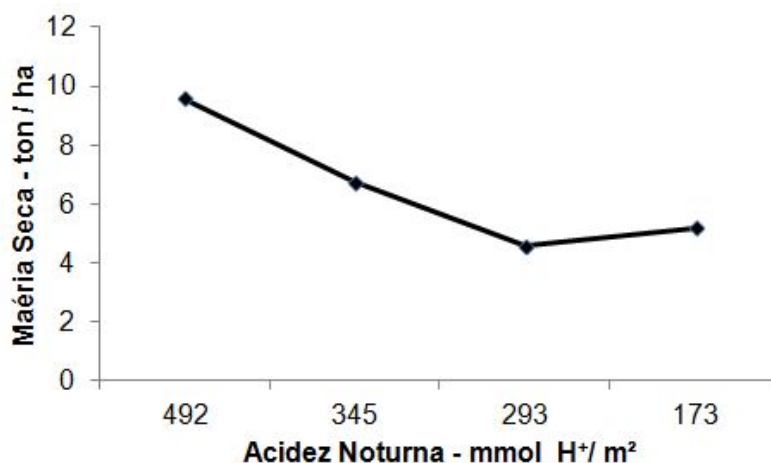
Acima de 30% de sombreamento é bastante evidente redução de praticamente metade na capacidade no acúmulo de biomassa. Inegavelmente a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), afetou diretamente a fixação de carbono (CO_2) pela planta. Como vemos na figura 36, quando comparada à produção de matéria seca com a radiação fotossinteticamente ativa (PAR), que a limitação de energia acompanhou de maneira muito próxima a redução na produção de biomassa, havendo uma pequena discrepância para os tratamentos de 40% e 70% de sombreamento. Em se tratando de uma planta CAM, *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick tem sua limitação em acumular carbono CO_2 (ácidos orgânicos), durante a sua abertura estomática noturna, estabelecida na capacidade volumétrica dos vacúolos das células dos tecidos do parênquima. Em não sendo essa a limitação, pode-se inferir que por não haver energia diurna suficientemente capaz de utilizar todo o carbono disponível nos vacúolos a através da fotoquímica que se processa durante o dia, a planta irá limitar a captação de CO_2 através da abertura estomática.

Figura 36 – Produção de matéria seca em função da PAR em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick.



Os resultados de acidez noturna informam o quanto os tratamentos de sombreamento afetaram a planta na sua capacidade em acumular biomassa (figura 37). O acúmulo de acidez noturna apresentou o mesmo comportamento que a radiação fotossinteticamente ativa (PAR). Esse paralelismo, revela quão grande é a influência dessas duas variáveis sobre a produção da planta.

Figura 37 – Produção de matéria seca em função da acúmulo de acidez noturna em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick.



Deve-se considerar, que o experimento foi executado em local onde a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) é mais baixa do que os encontrados em algumas regiões semiárida do Nordeste do Brasil onde *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm - Dick é amplamente cultivada. Além disso, o período em que o experimento foi desenvolvido

(ano 2017), o regime de chuvas e conseqüentemente a fração de nebulosidade foi muito acima da normal climatológica reduziu ainda mais a PAR.

1.5 Conclusão

Nopalea cochenillifera (L.) Salm-Dick apresentou o maior acúmulo de biomassa no tratamento em que as plantas foram submetidas a pleno sol. A aplicação de nitrogênio não apresentou influência significativa sobre a produção de biomassa em *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm Dick.

1.6 Considerações finais

A hipótese construída inicialmente neste trabalho teve como cerne, observações de campo na zona semiárida em que a palma forrageira cv. miúda *Nopalea cochenillifera* Salm – Dick se desenvolve melhor quando submetida a algum nível de sombreamento sob copa de árvores principalmente de algaroba. A hipótese inicial estabelecia que a palma forrageira apresentaria melhor resultado para o acúmulo de matéria seca sob 30%, 40% ou 70% de sombreamento quando comparado com plantas a pleno sol, vislumbrando a possibilidade de utilização desta planta em sistemas de produção em policultivo, tal como sistemas agrosilvopastoril. Contudo, esta hipótese não se confirmou, pois, os resultados mostraram que o tratamento de plantas a pleno sol foi o melhor para acúmulo de biomassa.

Não obstante, a hipótese construída não ter sido confirmada, algumas considerações devem ser feitas para o melhor aproveitamento das informações obtidas pela pesquisa. A primeira é de que a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) ou radiação fotossinteticamente ativa (RFA). O local onde o experimento foi conduzido apresenta naturalmente patamares de radiação fotossinteticamente ativa menor do que na região onde a planta estuda encontra-se amplamente distribuída e cultivada. Adicionalmente, o ano de execução do experimento (2017) sem mostrou com precipitação e nebulosidade muito acima da normal climatológica. Considerando também que o período seco característico do semiárido do Nordeste do Brasil, a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) nesta região, de cultivo da palma forrageira cv. miúda, por certo, excede por vários meses do ano o limite de saturação por luz dessa planta, que gira em torno de 35 mol m² dia.

A segunda consideração trata do fato da palma forrageira cv. miúda no experimento não ter sofrido praticamente nenhum estresse por déficit hídrico, o que ao contrário, é muito comum na sua área de cultivo, o semiárido do Nordeste brasileiro. Além disso, o cultivo sob a copa rala de alguns tipos de leguminosas como a algarobeira poderia beneficiar as plantas nas condições extremas de verão no semiá-

rido, garantindo-lhes menor temperatura do ar e do solo, a manutenção de maiores níveis de umidade do solo por mais tempo do que em áreas abertas, maiores níveis de matéria orgânica pela queda das folhas e fixação de N pelas bactérias nas raízes das árvores e, portanto, de nitrogênio para as plantas.

Portanto, por estas razões, pode-se acreditar que em condição de ambiente semiárido, a planta poderá confirmar a hipótese aqui formulada. Sendo assim, sugere-se que se faça mais estudos de preferência no local de cultivo da planta, ou mesmo em laboratório onde possam ser simuladas as condições de radiação solar e estresse hídrico encontrados na região semiárida do Nordeste do Brasil.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, W. W.; DEMMIG-ADAMS, B. Chlorophyll fluorescence as a tool for monitoring plant response to the environment. In: _____. **Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis**. [S.l.]: Springer, 2004. cap. 22, p. 583 – 604.
- ADAMS, W. W. *et al.* Diurnal changes in photochemical efficiency, the reduction state of Q, radiationless energy dissipation, and non-photochemical fluorescence quenching in cacti exposed to natural sunlight in northern Venezuela. **Oecologia**, v. 80, n. 4, p. 553 – 561, 1989.
- ADAMS, W. W. *et al.* Photoinhibition of the CAM succulent *Opuntia basilaris* growing in Death Valley: evidence from 77K fluorescence and quantum yield. **Oecologia**, v. 71, n. 2, p. 221 – 228, 1987.
- ADAMS, W. W. *et al.* Comparisons of photosynthesis and photoinhibition in the CAM vine *Hoya australis* and several C3 vines growing on the coast of eastern Australia. **Plant, Cell & Environment**, v. 11, n. 3, p. 173 – 181, 1988.
- ALMEIDA, A. C. dos S. *et al.* Vegetative development and production of sugarcane varieties as a function of water availability and thermic units. **Ciências e Agrotecnologias, Lavras**, v. 32, n. 5, p. 1441 – 1448, 2008. Disponível em: <<http://www.scielo.br/pdf/cagro/v32n5/13.pdf>>.
- ALVARADO, R. E. V.; SÁENZ, E. O. Utilization of Manure and Fertilizers to Improve the Productivity of Cactus Pear (*Opuntia* spp .) a Review. **Acta Horticulturae**, p. 151 – 158, 2006.
- ANOOP A. SHETTY; M. K. RANA; S. P. PREETHAM. Cactus: A medicinal food. **Journal of Food Science and Technology**, v. 49, n. 5, p. 530 – 536, 2012.
- ARAKAKI, M. *et al.* Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 20, p. 8379 – 8384, 2011. Disponível em: <<http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1100628108>>.
- BALLOTTARI, M. *et al.* Evolution and functional properties of Photosystem II light harvesting complexes in eukaryotes. **Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics**, v. 1817, n. 1, p. 143 – 157, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.06.005>>.
- BARBOSA, M. L. *et al.* THE INFLUENCE OF CLADODE MORPHOLOGY ON THE CANOPY FORMATION OF FORAGE CACTUS PLANTS 1. **Revista Caatinga**, v. 31, p. 180 – 190, 2018.
- BARKER, D. H.; ADAMS, W. W. The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. **Oecologia**, v. 109, n. 3, p. 353 – 361, 1997.
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H.; OQUIST, G. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: _____. **Photosynthesis and Production in a Changing Environment**. [S.l.]: Springer-Science+Business Media, B.V., 1993. cap. 12, p. 193 – 205.

- CORTÁZAR, V. G. D. Biomass and Fruit Production for the Prickly Pear Cactus , *Opuntia ficus-indica*. . **Amer. Soc. Hort. Sci.**, v. 117, n. 4, p. 558 – 562, 1992.
- CORTÁZAR, V. G. D.; NOBEL, P. S. Prediction and measurement of high annual productivity for *Opuntia ficus-indica*. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 56, p. 261 – 272, 1991.
- CUI, M. *et al.* CO₂ Exchange and Growth of the Crassulacean Acid Metabolism Plant *Opuntia ficus-indica* under Elevated CO₂ in Open-Top Chambers. **Plant Physiology**, v. 103, n. 1 993, p. 519 – 524, 1993.
- CUNHA, D. de Noronha Figueiredo Vieira da *et al.* Morfometria e acúmulo de biomassa em palma forrageira sob doses de nitrogênio. **Rev. Bras. Saúde Prod. Anim.**, v. 13, n. 4, p. 1156 – 1165, 2012.
- DEMMIG-ADAMS, B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. **BBA - Bioenergetics**, v. 1020, n. 1, p. 1 – 24, 1990.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. Photoinhibition. **Encyclopedia of Applied Plant Sciences**, v. 2, p. 78 – 85, 2017. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780123948076000939>>.
- FELKER, P.; BUNCH, R. A. Mineral Nutrition of Cactus for Forage and Fruits. **Acta Horticulturae**, p. 389 – 394, 2009.
- FERREIRA JUNIOR, R. A. *et al.* Cana-de-açúcar com irrigação por gotejamento em dois espaçamentos entrelinhas de plantio. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental.**, v. 18, p. 798 – 804, 2014.
- FRANCK, N. *et al.* Estimating the carbon assimilation of growing cactus pear cladodes through different methods. **Acta Horticulturae**, v. 995, n. May, p. 157 – 164, 2013.
- GARCÍA-NAVA, F. *et al.* Biophysical and physiological characteristics of nopalitos (*Opuntia* spp., Cactaceae) as influenced by domestication. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 62, n. 6, p. 927 – 938, 2015.
- GRIFFITH, M. P. The origins of an important cactus crop, *OPUNTIA FICUS INDICA*. **American Journal of Botany**, v. 91, p. 1915 – 1921, 2004.
- GUIMARÃES, S. O. C. *et al.* Projeções de mudanças climáticas sobre o nordeste Brasileiro dos modelos do CMIP5 e do CORDEX. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 31, p. 337 – 365, 2016.
- HENDRY, G. A. F.; GRIME, J. P. **Methods in Comparative Plant Ecology**. primeira. [S.l.]: Chapman & Hall, 1993.
- HERSHKOVITZ, M. A.; ZIMMER, E. A. On the evolutionary origins of the cacti. **International Association for Plant Taxonomy**, v. 46, n. 2, p. 217 – 232, 1997.
- IBGE. 2010. Disponível em: <<https://cidades.ibge.gov.br/brasil/al/panorama>>. Acesso em: 21/05/2018.

INGLESE, P. *et al.* Ecophysiology and Reproductive Biology of Cultivated Cacti. In: _____. **Crop Ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear**. [S.l.]: the Food and Agriculture Organization of the United Nations and the International Center for Agricultural Research in the Dry Areas Rome, 2017, 2017. cap. 4, p. 29 – 39.

JAHNS, P.; HOLZWARTH, A. R. The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II. **Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics**, v. 1817, n. 1, p. 182 – 193, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.04.012>>.

LEE, J. S. Stomatal opening Mechanism of CAM plants. **Journal of Plant Biology**, v. 53, p. 12 – 23, 2010.

LEONG, T. Y. *et al.* Effect of Light Quality on the Composition, Function, and Structure of Photosynthetic Thylakoid Membranes of *Asplenium australasicum* (Sm.) Hook. **Plant physiology**, v. 78, n. 3, p. 561 – 7, 1985. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1064776&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>.

LIGUORI, G. *et al.* CO₂ Fluxes of *Opuntia ficus-indica* mill. trees in relation to water status. **Acta horticulturae**, v. 995, p. 125 – 132, 2013. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-84880158876&partnerID=40&md5=d807dee173a75ad2438ab07abb66c46f>>.

LÜTTGE, U. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). **Annals of Botany**, v. 93, n. 6, p. 629 – 652, 2004.

MAJURE, L. C. *et al.* Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. **American journal of botany**, v. 99, n. 5, p. 847 – 64, 5 2012. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22539520>>. Acesso em: 2017-10-02T00:00:00+00:00.

MAJURE, L. C. *et al.* Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, reticulate evolution. **American journal of botany**, v. 99, n. 5, p. 847 – 864, 2012.

MALES, J.; GRIFFITHS, H. Stomatal Biology of CAM Plants. **Plant Physiology**, v. 174, p. 550 – 560, 2017. Disponível em: <<http://www.mendeley.com/research/stomatal-biology-cam-plants>>.

NOBEL, P. S. Interception of photosynthetically active radiation by cacti of different morphology. **Oecologia**, v. 45, n. 2, p. 160 – 166, 1980.

NOBEL, P. S. Orientation, PAR interception, and nocturnal acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. **American journal of botany**, v. 69, n. 9, p. 1462 – 1469, 1982.

NOBEL, P. S. Orientations of terminal cladodes of *Platyopuntias*. **Botanical Gazette**, v. 143, n. 2, p. 219 – 224, 1982.

NOBEL, P. S. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. **New Phytologist**, v. 119, p. 183 – 205, 1991.

NOBEL, P. S.; BARRERA, E. D. Ia. Nitrogen relations for net CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. **Scientia Horticulturae**, v. 96, n. 1-4, p. 281 – 292, 2002.

NOBEL, P. S.; CASTANEDA, M. Seasonal, Light, and Temperature Influences on Organ Initiation for Unrooted Cladodes of the Prickly Pear Cactus *Opuntia ficus-indica*. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.**, v. 123, n. 1, p. 47 – 51, 1998.

NOBEL, P. S.; HARTSOCK, T. L. Relationships between Photosynthetically Active Radiation , Nocturnal Acid Accumulation , and CO₂ Uptake for a. **Plant Physiology**, v. 1, n. 1, p. 71 – 75, 1983.

NOBEL, P. S. *et al.* Historical aspects and net CO₂ uptake for cultivated Crassulacean acid metabolism plants in Mexico. **Annals of Applied Biology**, v. 140, n. 2, p. 133 – 142, 2002. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1744-7348.2002.tb00165.x>>.

NOBEL, P. S.; ZUTTA, B. R. Temperature tolerances for stems and roots of two cultivated cacti, *Nopalea cochenillifera* and *Opuntia robusta*: Acclimation, light, and drought. **Journal of Arid Environments**, v. 72, n. 5, p. 633 – 642, 2008.

NOBEL, S. P. NUTRIENT LEVELS IN CACTI RELATION TO NOCTURNAL ACID ACCUMULATION AND GROWTH PARK. **American Journal of Botany**, v. 70, n. 8, p. 1244 – 1253, 1983.

OCHOA, M.; UHART, S. Nitrogen Availability and Fruit Yield Generation in Cactus Pear (*Opuntia ficus-indica*): I . Effects on Cladode Area and Crop Solar Radiation Interception. **Acta Horticulturae**, p. 117 – 124, 2006.

OCHOA, M.; UHART, S. Nitrogen Availability and Fruit Yield Generation in Cactus Pear (*Opuntia Ficus-Indica*): Iii. Effects on Fruit Yield and Dry Matter Allocation To Reproductive Sinks. **Acta Horticulturae**, n. 728, p. 131 – 136, 2006. Disponível em: <https://www.actahort.org/books/728/728_17.htm>.

OCHOA, M. J.; BARBERA, G. History and economic and agro-ecological importance. In: _____. **CROP ECOLOGY , CULTIVATION AND USES OF CACTUS PEAR**. [S.l.]: FAO, 2017. cap. 1.

ORONA-CASTILLO, J. C. W. I. *et al.* N , P and K Removal by Vegetable Cactus Pear Cultivated with Dairy Manure under Drip Irrigation. **Acta Horticulturae**, p. 193 – 198, 2006.

PEREIRA, E. B. *et al.* **Atlas Brasileiro de Energia Solar**. 2017. Disponível em: <http://ftp.cptec.inpe.br/labren/publ/livros/Atlas_Brasileiro_Energia_Solar_2a_Edicao.pdf>. Acesso em: 21/05/2018.

PINHEIRO, K. M. *et al.* Correlações do índice de área do cladódio com características morfogênicas e produtivas da palma forrageira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 49, n. 12, p. 939 – 947, 2014.

QUINTANAR, R. M. *et al.* Nutrient interactions in cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and their effect on biomass production. **Acta Horticulturae**, v. 728, p. 145 – 150, 2006.

- SALEM-FNAYOU, A. B. *et al.* Micromorphology of cactus-pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill) cladodes based on scanning microscopies. **Micron**, v. 56, p. 68 – 72, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.micron.2013.10.010>>.
- SAMPAIO, E. V. S. B. Fisiologia da Palma. In: _____. **A palma no nordeste do Brasil: conhecimento atual e novas perspectivas de uso.** [S.l.: s.n.], 2005. cap. 5.
- SARIJEVA, G. *et al.* Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. **Journal of Plant Physiology**, v. 164, n. 7, p. 950 – 955, 2007.
- SHAO, Q. *et al.* Effects of shade treatments on photosynthetic characteristics, chloroplast ultrastructure, and physiology of *Anoectochilus roxburghii*. **PLoS ONE**, v. 9, n. 2, 2014.
- SILVA, J. A. da *et al.* Extração/exportação de nutrientes pela palma forrageira 'Gigante' em diferentes espaçamentos e adubações químicas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 20, n. 3, p. 236 – 242, 2016.
- SILVA, T. G. F. da *et al.* Área do cladódio de clones de palma forrageira : modelagem , análise e aplicabilidade Material e Métodos. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 9, n. 4, p. 633 – 641, 2014.
- SNYMAN, H. A case study on in situ rooting profiles and Water-Use Efficiency of cactus pears , *Opuntia ficus-indica* and *O. robusta*. **Journal of the Professional Association for Cactus Development**, p. 1 – 21, 2005.
- SNYMAN, H. Root distribution with changes in distance and depth of two-year-old cactus pears *Opuntia ficus-indica* and *O. robusta* plants H.A. **South African Journal of Botany**, v. 72, p. 434 – 441, 2006.
- WISE, R. R. *et al.* Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high. **Plant, Cell and Environment**, v. 27, p. 717 – 724, 2004.

Anexos

Tabela 5 – Resultados de Análises de Solo realizadas durante o experimento

Determinações	Data de amostragem					
	14/09/2016		25/04/2017		18/01/2018	
	0 - 20 cm	20 -30 cm	0 -20 cm	20 - 30 cm	0 -20 cm	20 -30 cm
pH (água)	5.3	4.9	4.95	4.7	5.95	5.05
Na (ppm)	18	12	17.5	11	23.00	21.0
P (ppm)	3	2	5	4.5	4.00	3.0
K (ppm)	41	19	51.5	31	32.00	28.0
Ca + Mg (meq/100 ml)	1.9	0.8	2.55	1.15	3.45	1.80
Ca (meq/100 ml)	1.2	0.7	1.85	0.80	2.20	1.05

Data de amostragem						
Mg (meq/100 ml)	0.7	0.1	0.70	0.35	0.95	1.05
Al (meq/100 ml)	0.35	0.92	0.15	0.55	0.02	0.50
H + Al (meq/100 ml)	5.4	5.3	3.3	4.1	3.55	3.9
S (bases)	2.08	0.90	2.76	1.28	3.63	1.96
CTC efetiva	2.43	1.82	2.91	1.82	3.64	2.46
CTC (pH 7,0)	7.48	6.20	6.56	5.38	7.18	5.86
% V	27.8	14.5	42.1	23.8	50.5	33.5
% M (sat. al %)	14.4	50.5	5.35	29.9	0.45	20.3
% Na (PST)	1.1	0.8	1.2	0.9	1.40	1.55
Sat. de K (%)	1.4	0.8	2.05	1.50	1.15	1.25

Data de amostragem

Mat. Org. (%)	3.28	2.34	2.94	1.84	1.02	0.69
---------------	------	------	------	------	------	------
