

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE CLONES DE *Theobroma cacao* L.
AO ALAGAMENTO DO SUBSTRATO**

BRUNA CARMO REHEM

**ILHÉUS – BAHIA
2006**

BRUNA CARMO REHEM

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE CLONES DE *Theobroma cacao* L.
AO ALAGAMENTO DO SUBSTRATO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal, da Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal,

Linha de Pesquisa:
Cultivos em ambiente de clima tropical úmido

Orientador: Prof. Dr. Alex-Alan Furtado de Almeida

Co-orientadores: Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke e Prof. Dr^a Delmira da Costa Silva

**ILHÉUS – BAHIA
2006**

BRUNA CARMO REHEM

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE CLONES DE *Theobroma cacao* L.
AO ALAGAMENTO DO SUBSTRATO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal, da Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal,

Linha de Pesquisa:
Cultivos em ambiente de clima tropical úmido

Orientador: Prof. Dr. Alex-Alan Furtado de Almeida

Co-orientadores: Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke e Prof. Dr^a Delmira da Costa Silva

Ilhéus, BA, 24/02/2006

**Prof. Dr. Alex-Alan Furtado de Almeida
(Orientador)**

Prof. Dr. Raúl René Meléndez Valle

Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke

DEDICATÓRIA

À meu pai Guilherme Kruschewsky Rehem,
à minha mãe Lucia Vitória Braitt Carmo Kruschewsky Rehem,
a minha irmã Paula e ao meu sobrinho Filipe.

AGRADECIMENTOS

A DEUS.

À Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) que viabilizou a conclusão do meu trabalho.

Aos Departamentos de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA) e de Ciências Biológicas (DCB) pelo constante e imprescindível auxílio.

Aos Eng. Agr. José Carlos de Castro Macedo e Jesus Bahamonde Palácios, do Instituto Biofábrica de Cacau (IBC) pela cessão das instalações e pelo grande apoio dispensado, e a todos os funcionários do IBC, pela colaboração na execução deste trabalho.

À Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC) pelo fornecimento de suporte técnico, indispensável à realização da pesquisa. Em especial ao Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC) e à Seção de Fisiologia Vegetal (SEFIS) que com seus técnicos, propiciaram a realização deste trabalho. Um agradecimento especial aos funcionários Waldemar, Antônio e Rufino, e todos os outros que direta ou indiretamente ajudaram-me.

Aos mestrandos Alberto e Fabiana e ao bolsista de Iniciação Científica Lucas, pela constante contribuição para a realização dos trabalhos e a toda equipe do

Laboratório de Anatomia Vegetal pelo grande auxílio nas atividades sempre que solicitei.

Em especial ao meu orientador Dr. Alex-Alan Furtado de Almeida, pessoa de imensa importância em todos os momentos, e aos meus co-orientadores Dr. Marcelo Schramm Mielke e Dr^a Delmira da Costa Silva pelo valioso apoio em todas as etapas deste trabalho.

Aos amigos pelo incentivo nos momentos difíceis.

A todos aqueles que participaram direta e indiretamente na realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO.....	ix
ABSTRACT.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE TABELAS.....	xii
1. INTRODUÇÃO.....	14
2. REVISÃO DE LITERATURA	
2.1. Cacaueiro (<i>Theobroma cacao</i> L.).....	17
2.2. Estresse por alagamento.....	18
2.3. Adaptações morfo-fisiológicas ao alagamento.....	23
2.4. Abordagem sócio-econômica.....	26
3. MATERIAL E MÉTODOS	
3.1. Material vegetal e condições de cultivo.....	28
3.2. Trocas gasosas foliares.....	30
3.3. Parâmetros de crescimento.....	31
3.5. Delineamento Experimental e Análise Estatística.....	32
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	
4.1. Trocas gasosas foliares.....	33

4.2. Parâmetros de Crescimento.....	56
5. CONCLUSÕES.....	68
REFERÊNCIAS.....	69

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE CLONES DE *Theobroma cacao* L. AO ALAGAMENTO DO SUBSTRATO

Autora: Bruna Carmo Rehem

Orientador: Alex-Alan Furtado de Almeida

RESUMO

O alagamento do solo pode causar alterações nas trocas gasosas foliares e nas condições ótimas de crescimento das plantas, gerando uma condição de estresse. Avaliou-se os efeitos do alagamento do solo nas trocas gasosas foliares de sete clones de *T. cacao* (CCN-10, CP-49, PH-16, CP-06, CEPEC-2007, CEPEC-2008 e PS-1319). Conduziu-se três experimentos consecutivos com duração máxima de 45 dias de alagamento, um com seis tratamentos, contendo três clones e dois regimes hídricos (alagado e controle), e dois compostos de quatro tratamentos, contendo dois clones e dois regimes hídricos, com cinco repetições e uma planta por unidade experimental. Medições de trocas gasosas foram efetuadas quinzenalmente com o medidor portátil de fotossíntese Li-6400 (Li-Cor, USA). Os maiores valores médios para a taxa fotossintética líquida (**A**) e para a condutância estomática (**gs**) nas plantas controle foram de 6,6 e 0,06, 5,0 e 0,04, e 5,1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e 0,06 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para os clones CCN-10, CP-49 e CP-06, respectivamente. Após 15 dias houve um aumento de **Ci/Ca** e um decréscimo nos valores de **gs** e da taxa fotossintética máxima em luz saturante (**A_{sat}**) nas plantas alagadas, especialmente para os clones CEPEC-2008 e PS-1319, quando comparados com as mudas controle. A partir do 15º dia as mudas alagadas dos clones CCN-10 e CP-49 demonstraram valores médios de **A** e **gs** relativamente elevados, ao passo que para os clones CEPEC-2008, CEPEC-2007 e PS-1319 houve uma queda drástica nesses valores. Verificou-se um decréscimo nos valores da taxa respiratória no escuro (**Rd**) e da eficiência quântica aparente (**α**) nas plantas alagadas em relação ao controle. Aos 45 dias houve diminuições na biomassa seca de raiz e de folha, na razão entre raiz e parte aérea, na área foliar e no número de folhas, além de um incremento na biomassa caulinar para todos os clones, exceto para os clones CP-06 e CEPEC-2007. Os clones CCN-10 e CP-49, por apresentarem os maiores valores médios dos parâmetros de trocas gasosas foliares e de crescimento, demonstraram maior tolerância à deficiência de O_2 no substrato. Os clones CEPEC-2008 e PS-1319 não resistiram ao alagamento.

Palavras-chave: cacau, estresse abiótico, fotossíntese, mudas clonais.

PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF *Theobroma cacao* L. CLONES TO SUBSTRAT FLOODING

Author: Bruna Carmo Rehem

Supervisor: Alex-Alan Furtado de Almeida

ABSTRACT

Soil flooding causes stress condition that provoke alterations in leaf gas exchanges and plant growth, therefore, this work was conducted to evaluate. The effects of soil waterlogging on gas exchanges of seven *T. cacao* clones (CCN-10, CP-49, PH-16, CP-06, CEPEC-2007, CEPEC-2008 and PS-1319). Three consecutive complete randomized experiments were performed with 45 days duration each, one with six treatments – three clones and two water regimes (flooded and non-flooded) and two with four treatments – two clones and two water regimes– five replications and one plant per experimental unit. Gas exchanges were measured biweekly using a Li-6400 (Li-Cor, USA) portable photosynthetic system. The higher net photosynthetic rates (**A**) and stomatal conductance (**gs**) values in control plants were 5.0 and 0.04, 6.6 and 0.06, 5.1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and 0.06 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for the clones CP-49, CCN-10 and CP-06, respectively. Fifteen day after the application of the flooding treatment there was an increase on **Ci/Ca** and decreases in **gs** and in the maximum photosynthetic rate (**A_{sat}**) values on flooded plants, estimated by an hyperbolic model, mainly on the clones CEPEC-2008 and PS-1319. Starting from the 15° day, flooded seedlings of the clones CCN-10 and CP-49 showed relatively high mean values of **A** and **gs**. On the contrary, the clones CEPEC-2008, CEPEC-2007 and PS-1319 showed an accentuated decrease for these parameters. It was verified a decrease on dark respiration (**Rd**) and on the apparent quantum yield (**α**) in flooded plants when compared to control values. At the end of the experimental period, flooded plants of all clones showed decreases in root and leaf biomass, root:shoot ratio, leaf area and leaf number and increments in stem biomass, except the clones CP-06 and CEPEC-2007. The clones CCN-10 and CP-49, showed the higher mean values of **A**, **gs** and growth parameters, which suggest tolerance to soil waterlogging. The clones CEPEC-2008 and PS-1319 are not tolerant to waterlogging.

Key words: cacao, abiotic stress, photosynthesis, clonal seedlings.

LISTA DE FIGURAS

Figura - 1: Mudanças na taxa fotossintética líquida por unidade de área foliar (A) em função da condutância estomática ao vapor de água (gs) em folhas de sete clones *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. 55

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Valores médios da taxa fotossintética líquida por unidade de área foliar (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 36
- Tabela 2 - Valores médios da condutância estomática ao vapor de água (g_s , $\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 37
- Tabela 3 - Valores médios da taxa transpiratória foliar (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 39
- Tabela 4 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CCN-10 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. ($n = 40$). 42
- Tabela 5 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CP-49 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. ($n = 40$). 43
- Tabela 6 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* PH-16 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. ($n = 40$). 44
- Tabela 7 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CP-06 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. ($n = 40$). 45
- Tabela 8 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CEPEC-2007 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. ($n = 40$). 46
- Tabela 9 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CEPEC-2008 aos 0, 15 e 30 dias de alagamento do substrato. ($n = 40$). 47

Tabela 10 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de <i>T. cacao</i> PS-1319 aos 0, 15 e 30 dias de alagamento do substrato. (n = 40).	48
Tabela 11 - Valores médios da razão entre as concentrações interna e atmosférica de CO ₂ (Ci/Ca) em folhas de sete clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de 800 μmol m ⁻² s ⁻¹ .	50
Tabela 12 - Valores médios da eficiência instantânea do uso da água (WUE, μmol CO ₂ mmol H ₂ O ⁻¹) em folhas de sete clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de 800 μmol m ⁻² s ⁻¹ .	52
Tabela 13 - Valores médios da eficiência intrínseca do uso da água (A/gs, μmol CO ₂ mmol H ₂ O ⁻¹) em folhas de sete clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de 800 μmol m ⁻² s ⁻¹ .	53
Tabela 14 - Parâmetros de crescimento de sete clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 15 dias.	60
Tabela 15 - Parâmetros de crescimento de sete clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 30 dias.	61
Tabela 16 - Parâmetros de crescimento de cinco clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 45 dias.	62
Tabela 17 - Parâmetros da análise de crescimento de sete clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 15 dias.	65
Tabela 18 - Parâmetros da análise de crescimento de sete clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 30 dias.	66
Tabela 19 - Parâmetros da análise de crescimento de cinco clones de <i>T. cacao</i> submetidos ao alagamento do substrato por 45 dias.	67

1. INTRODUÇÃO

O sul da Bahia, por mais de cem anos, foi considerada como a principal região de cultivo do cacauzeiro (*Theobroma cacao* L.). No Brasil, esta cultura ganhou importância como alternativa para o desenvolvimento econômico de regiões como a Amazônia brasileira (SOUZA e DIAS, 2001). As lavouras com cacauzeiro no sul da Bahia ocupam uma área correspondente a 600 mil ha distribuídos em aproximadamente 30 mil propriedades rurais. No Brasil, sua cadeia produtiva envolve investimentos da ordem de 2,3 bilhões de reais; e é responsável por cerca de três milhões de empregos dos quais, 300 mil são diretos (SOUZA e DIAS, 2001).

Recentemente, clones de *T. cacao* estão sendo recomendados pelo Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC), unidade de geração de tecnologia da Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC), aos cacauicultores baianos objetivando a formação de novas lavouras mais produtivas e com maior uniformidade. Trata-se, na realidade, de clones resistentes ao *Crinipellis pernicioso* (Stahel) Singer, agente causal da vassoura-de-bruxa do cacauzeiro, que infecta as regiões de crescimento vegetativo e, ou reprodutivo, promovendo modificações fisiológicas e anatômicas nas plantas (FONSECA, 1990; ALMEIDA et al. 1998, SANTOS et al., 1998). Seu ciclo de vida é constituído de duas fases morfo-fisiológicas distintas, uma parasítica intercelular e outra saprofítica intracelular. Na fase parasítica o fungo necessita do tecido hospedeiro para sua nutrição, principalmente no fornecimento de carboidratos que, quando esgotado, ocasiona a transição para a fase saprofítica, responsável pela reprodução do patógeno

(ORCHARD e HARDWICK, 1988), provocando, conseqüentemente, proliferação de esporos e novas infecções.

O controle da vassoura-de-bruxa consiste na utilização de cacauzeiros geneticamente resistentes e, ou tolerantes, associados às medidas de controle cultural e químico (ALMEIDA et al. 1998). A CEPLAC vem envidando esforços no sentido de substituir grande parte das plantações de cacau da Bahia suscetíveis ao fungo *C. pernicioso* por esses genótipos tolerantes, de onde surgiu o Projeto Instituto Biofábrica de Cacau (IBC). Este projeto, desenvolvido em parceria com o governo Federal, governo da Bahia e produtores de cacau, tem como objetivo final a produção massal de material vegetativo ou mudas enraizadas de clones de *T. cacao* resistentes/tolerantes à vassoura-de-bruxa que são utilizados para substituir os cacauzeiros suscetíveis à doença por plantio das mudas ou por enxertia do material tolerante em chupões do cacauzeiro suscetível (SOUZA e DIAS, 2001).

Os clones resistentes à vassoura-de-bruxa, provenientes do Banco Germoplasma de Cacau do CEPEC/CEPLAC, Ilhéus, BA (14°47'S, 39°16'W, 55m a.s.l.), que contém aproximadamente 30.000 acessos, são multiplicados em jardins clonais instalados no CEPEC e em outras regiões do Sul da Bahia. Dessas plantas matrizes são retirados ramos ortotrópicos e plagiotrópicos para a produção de mudas clonais no IBC.

Os mecanismos morfo-fisiológicos e bioquímicos das plantas relacionados com as adaptações aos estresses ambientais têm grande significado ecológico e econômico (VARTAPETIAN e JACKSON, 1997). Estresses abióticos, como o alagamento do substrato, causam diversas perturbações fisiológicas e bioquímicas nas plantas (ASHRAF, 2003). Assim estudos sobre as respostas fisiológicas de espécies arbóreas frutíferas tropicais e subtropicais ao alagamento do substrato,

podem auxiliar na seleção de espécies e,ou variedades tolerantes à inundação (SCHAFFER, 1998). Além do mais, pode contribuir para elucidar as bases fisiológicas, bioquímicas e moleculares das plantas relacionadas à esse tipo de estresse (VARTAPETIAN e JACKSON, 1997).

Os resultados do presente trabalho poderão subsidiar os cacauicultores quanto ao crescimento futuro dos clones de *T. cacao* no campo, orientando os tipos de solos adequados ao seu plantio na propriedade rural, levando em consideração a topografia do terreno e o teor de umidade do solo. Pode também indicar os clones adaptados aos solos hidromórficos, comum na região sul da Bahia, que poderão ser utilizados como porta-enxertos para clones pouco tolerantes ao alagamento do solo, de alta produtividade e resistente ao *C. pernicioso* e a outros patógenos.

O presente trabalho teve como objetivos estudar as respostas fisiológicas de sete clones de *T. cacao*, de alta produtividade e tolerantes ao *C. pernicioso*, ao alagamento do substrato avaliando os efeitos do estresse hídrico sobre as trocas gasosas foliares e o crescimento, visando subsidiar o cultivo do cacaueteiro em solos hidromórficos; e selecionar clones tolerantes e,ou resistentes ao alagamento.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Cacaueiro (*Theobroma cacao* L.)

O cacaueiro (*Theobroma cacao*, L.) é uma espécie nativa das florestas quentes e úmidas das terras baixas do México e da América Central e das bacias do rio Amazonas e Orinoco (METCALFE e CHALK, 1979). É uma árvore de pequeno porte, podendo atingir seis metros de altura, de copa globosa e baixa, com pequenas flores inseridas no tronco, nos ramos principais e na axila das folhas caducas de onde surgem os frutos de tamanho e formato variáveis (LORENZI e MATOS, 2002). Segundo esses autores essa espécie é comercialmente explorada para a produção de sementes destinadas principalmente à fabricação de chocolate. Contudo, derivados e subprodutos do cacau podem também serem transformados em cosméticos, bebidas finas, geléias, sorvetes e sucos, dentre outros produtos.

Recentemente a espécie *T. cacao*, que pertencia anteriormente à família Sterculiaceae, foi reclassificado e inserido na família Malvaceae (SOUNIGO et al., 2003). A família Malvaceae Juss., contém cerca de 75 gêneros, e aproximadamente, 1.500 espécies, possui distribuição cosmopolita, predominando nos trópicos (CRONQUIST, 1981), e compreendem plantas de grande importância econômica (LORENZI, 1992). As plantas pertencentes a esta família podem ser herbáceas ou lenhosas, com as flores, em sua maioria, hermafroditas, actinomorfas com tendência ao zigomorfismo e pentâmeras (PIO CORREA, 1926). Fahn (1982) descreve para as

espécies pertencentes à família Malvaceae a característica de apresentarem canais secretores de mucilagem.

Com base nas características morfológicas e na distribuição geográfica, a espécie *T. cacao* foi subdividida em três grupos denominados Forasteiro, Criolo e Trinitário (N'GORAN et al., 1994). O tipo Criolo tem sido cultivado há longo tempo na América Central e no norte da América do Sul. O primeiro Forasteiro cultivado foi do Baixo Amazonas, sendo cultivado principalmente no Brasil e na Venezuela (SOUNIGO et al., 2003). A espécie *T. cacao* foi introduzida na Bahia em 1746, procedente do estado do Pará, passando a ser plantado em vários municípios do sul do estado, onde esses materiais genéticos receberam a denominação de “cacau comum da Bahia” (LEAL, 2004).

2.2. Estresse por alagamento

Esse tipo de estresse abiótico é comum em regiões alagadiças, em solos de pouca drenagem ou regiões com elevado índice pluviométrico (PEZESHKI, 1994; KOZLOWSKI, 1997). O aumento da incidência de períodos de inundação pode estar relacionado com mudanças climáticas, marcadas por um aumento das chuvas devido à rápida evaporação das águas marítimas ocasionada pela elevação da temperatura ou, ainda, pode ser atribuída à prática intensiva e em larga escala de irrigação em fazendas (JACKSON, 2004).

O uso eficiente da agricultura em áreas que passam por períodos de inundação, requer a identificação de espécies e, ou cultivares tolerantes ao

alagamento, incluindo árvores frutíferas com potencial econômico (SCHAFFER, 1998). O alagamento pode devastar vegetações de espécies mal adaptadas a este tipo de estresse (JACKSON, 2004). A tolerância aos estresses por hipoxia ou anoxia pode variar em horas, dias ou semanas a depender das espécies, dos órgãos diretamente afetados, do estágio de desenvolvimento e das condições externas (VARTAPETIAN e JACKSON, 1997). A duração e a severidade do alagamento podem ser influenciadas não somente pela taxa de entrada de água, mas também pela taxa do fluxo hídrico ao redor da zona radicular e pela capacidade de absorção de água do solo (JACKSON, 2004).

Embora as plantas superiores requeiram água, o excesso hídrico no ambiente radicular das plantas terrestres pode ser letal, pois causa bloqueio na transferência de oxigênio (O_2) e outros gases entre o solo e a atmosfera (DREW, 1997). Além disso, o estresse imposto pela saturação hídrica do substrato elimina os espaços aéreos, anteriormente preenchidos por ar, limitando as trocas gasosas com a atmosfera e, em poucas horas, raízes e microrganismos consomem o O_2 dissolvido na água, criando um ambiente hipóxico ou anóxico. A indução de condições de hipoxia ou anoxia em torno das raízes é o maior determinante de efeitos adversos provocados pelo alagamento (DENNIS et al., 2000).

O excesso de alguns fatores abióticos, como a água, ocasiona desvios nas condições ótimas de crescimento para uma dada espécie, gerando uma condição de estresse. Respostas das plantas ao alagamento podem incluir fechamento estomático, senescência foliar prematura, redução do volume de raízes e do crescimento da parte aérea (KOZLOWSKI, 1997). O alagamento pode também alterar uma série de propriedades físico-químicas do solo, produzidas por meio de processos de redução biológica resultantes da depleção de O_2 disponível, como o

aumento na disponibilidade de P e Mn, a diminuição da disponibilidade de Zn e Cu, o aumento excessivo de Fe, além da formação de ácido sulfídrico e de ácidos orgânicos (CAMARGO et al., 1999). Além da anaerobiose, este tipo de solo caracteriza-se por acumular uma maior quantidade de CO₂ (JACKSON, 2004).

Oxigênio é indispensável para o metabolismo e o crescimento das plantas superiores (SOUSA e SODEK, 2002), além de ser vital para o centro de fornecimento de energia da célula, e a sua presença ou ausência determina a atividade metabólica e a produção de energia (DENNIS et al., 2000). Um período de estresse anaeróbico em plantas, causado por alagamento, diminui os níveis de O₂ ao redor das raízes, podendo levar à hipoxia, que estimula a síntese de etileno, ou à anoxia, marcada pelo bloqueio da respiração aeróbia e da síntese de ATP mitocondrial (MCKERSIE, 2001). A deficiência de O₂ provoca hipertrofia de lenticelas, inibe o crescimento da planta, induz clorose e abscisão foliar; sintomas característicos de plantas não-tolerantes, podendo tais efeitos levar a morte do vegetal (MEDRI et al, 1998; PEREIRA et al, 2001).

As plantas superiores são aeróbias e dependem do suprimento de O₂ do ambiente para dar suporte à respiração e a várias outras reações de oxidação e de oxigenação vitais (VARTAPETIAN e JACKSON, 1997). Sob deficiência de O₂, a glicólise e a fermentação podem exceder a taxa metabólica aeróbica e tornarem-se o único caminho para a produção de energia (SOUSA e SODEK, 2002). Os maiores produtos da fermentação nos tecidos vegetais são o lactato, o etanol e a alanina, todos três derivados do piruvato, o produto final da glicólise (DREW, 1997). Evidências sugerem que a fermentação láctica causa acidose citossólica e, por isso, a manutenção do pH citossólico é importante para a sobrevivência das plantas sob condições de alagamento (DENNIS et al., 2000).

A diminuição da disponibilidade de O_2 no solo é o fator principal, em ecossistemas alagadiços, que influencia a sobrevivência, o crescimento e a produtividade das plantas terrestres, pois afeta vários processos metabólicos, incluindo: (i) as trocas gasosas foliares, (ii) as relações hídricas, (iii) a absorção de macro e micronutrientes pela morte e supressão do metabolismo das raízes, (iv) a partição e translocação de fotoassimilados, (v) a produção de biomassa (PEZESHKI, 2001), (vi) alterações no balanço hormonal, verificada pelo aumento na produção de etileno (KOZLOWSKI et al., 1991), que, por sua vez, pode implicar no declínio da capacidade fotossintética (PEZESHKI, 2001). Além disso, o acúmulo desse hormônio pode ainda diminuir o crescimento axial das raízes das plantas (JACKSON, 2004).

O crescimento das plantas e a produtividade primária dos ecossistemas são, em última instância, dependentes da fotossíntese (PEREIRA, 1995). Qualquer fator estressante do ambiente que, de alguma forma, possa interferir na taxa fotossintética, irá afetar o ganho líquido de matéria seca e, conseqüentemente, o crescimento (PEREIRA, 1995). Nesse sentido, a intensificação de estudos que avaliem no tempo os efeitos do estresse sobre os parâmetros de crescimento e da fotossíntese, em nível de trocas gasosas e de alocação de fotoassimilados, pode auxiliar na elucidação e na interpretação dos possíveis mecanismos de tolerância ao estresse, particularmente, nas espécies que alteram os padrões de crescimento quando submetidas a condições de estresse ambiente.

O crescimento e o desenvolvimento da grande maioria das espécies vegetais vasculares são impedidos pelo alagamento do solo, particularmente quando se encontram totalmente submersas, podendo resultar em morte (JACKSON e COLMER, 2005). Geralmente, solos inundados inibem a formação de novas folhas,

retardam a expansão das folhas que se formaram antes do alagamento e reduzem crescimento do diâmetro do caule de espécies não tolerantes à inundação (KOZLOWSKI, 1997). As respostas das plantas ao alagamento, nas fases de crescimento, incluem injúria, inibição da germinação de sementes, do crescimento vegetativo e reprodutivo e mudanças na anatomia vegetal (KOZLOWSKI, 1997).

O alagamento também pode causar um declínio no crescimento dos pecíolos e na condutância estomática foliar (DOMINGO et al., 2002). Além do mais, a saturação do solo (i) reduz a alocação de biomassa nas raízes; (ii) interfere na alocação de fotoassimilados nas plantas herbáceas e lenhosas, podendo diminuir o metabolismo radicular e a demanda de oxigênio (CHEN et al., 2002); (iii) inibe a iniciação de botões florais e o aumento dos frutos em espécies não tolerantes ao alagamento; (iv) induz a abscisão de flores e frutos; (v) reduz a qualidade dos frutos em virtude da redução de seu tamanho, alterando sua aparência e interferindo na sua composição química; (vi) induz a produção de etileno (KOZLOWSKI, 1997).

O alagamento do substrato afeta vários processos fisiológicos e anatômicos das plantas, alterando as condições ótimas de crescimento, principalmente em solos hidromórficos comumente encontrados na região sul da Bahia. O alagamento decresce a absorção de N, P e K e, em algumas espécies, esse tipo de estresse altera a partição de carboidratos para produção de células de xilema e para o espessamento da parede celular (KOZLOWSKI, 1997). De acordo com este autor, a diminuição de macronutrientes e o decréscimo de nutrientes contidos nas folhas das plantas não tolerantes ao alagamento podem ser atribuídos à mortalidade das raízes, a diminuição das micorrizas, do metabolismo radicular, da transpiração e da condutividade hídrica.

2.3. Adaptações morfo-fisiológicas ao alagamento

Os mecanismos apresentados pelas plantas tolerantes ao estresse por excesso hídrico que sobrevivem a períodos de inundação são complexos e envolvem interações morfológicas, anatômicas e adaptações fisiológicas (PEZESHKI, 2001). As respostas fisiológicas ao alagamento representam mudanças nos processos metabólicos, hormonais e de desenvolvimento das plantas (DOMINGO et al., 2002).

As propriedades físicas da água interferem nas trocas gasosas foliares quando os solos ficam submersos em água (VARTAPETIAN e JACKSON, 1997). O declínio na fotossíntese líquida por unidade foliar (A) em plantas alagadas pode ser atribuído principalmente, ao decréscimo na absorção de CO₂ pelas folhas, promovido pelo fechamento estomático, ou ao decréscimo na atividade da Rubisco, associados às alterações na relação fonte-dreno e à diminuição na absorção de nutrientes (KOZLOWISKI, 1997; PEZESHKI, 1993). A adaptação primária das plantas ao alagamento do substrato é a capacidade de absorver O₂ pelos tecidos aéreos, aumentando sua concentração nesses tecidos e favorecendo as formações de lenticelas hipertróficas, aerênquima e raízes adventícias (KOZLOWISKI, 1997). O transporte de O₂ é necessário para a manutenção da respiração aeróbica principalmente nas raízes que se encontram sob hipoxia ou anoxia (PEZESHKI, 2001).

Sob condições de estresse, se a assimilação de carbono for dependente do fechamento estomático, a concentração interna de CO₂ nas folhas (C_i), poderá ser

baixa, implicando em limitações da atividade fotossintética (ASHRAF, 2003). Num período de tempo relativamente longo, as limitações não-estomáticas da fotossíntese estão fortemente associadas às alterações nas enzimas do ciclo de Calvin e na degradação dos pigmentos fotossintéticos, que, por sua vez, estão diretamente relacionados ao decréscimo na eficiência carboxilativa e ao rendimento quântico fotossintético aparente (α) das plantas sob alagamento (PEZESHKI, 1994). Além disso, o estresse por alagamento promove a redução das taxas transpiratórias das plantas, resultante das mudanças na condutância estomática, pois, nessa situação, a rota apoplástica poderá ser pouco usada e a resistência hidráulica, conseqüentemente, aumentada (STEUDLE e PETERSON, 1998; JONES, 1998). Dessa forma, a avaliação periódica de parâmetros fisiológicos, durante a exposição de uma determinada espécie vegetal ao estresse ambiental, permite uma melhor compreensão dos mecanismos específicos de respostas aos fatores estressantes e de sua evolução no tempo (LICHTENTHALER, 1996).

A análise quantitativa do crescimento é uma técnica de estudo que utiliza modelos matemáticos para analisar os índices de crescimento das plantas, sendo os dados obtidos por meio de métodos de coletas sucessivas, em intervalos equidistantes; seguida da divisão em partes (raiz, caule, folha) e da secagem do material vegetal (LUCHESE, 1984; CHIARELLO et al., 1989). Sob o ponto de vista fitotécnico, a análise quantitativa do crescimento permite avaliar diferenças no crescimento entre cultivares comerciais (LUCHESE, 1984). Sob o ponto de vista ecofisiológico, é possível analisar os efeitos de fatores do ambiente sobre o crescimento das espécies de uma determinada comunidade vegetal, e avaliar a capacidade dessas espécies em ocupar nichos ecológicos específicos, além de possibilitar análises comparativas do crescimento entre espécies típicas de

diferentes ecossistemas (CHIARELLO et al., 1989; HUNT et al., 1993).

Espécies tolerantes ao alagamento normalmente formam aerênquimas, lenticelas e raízes adventícias (KOZLOWSKI, 1997). As lenticelas participam da captação e difusão de O₂ para o sistema radicular e na liberação de produtos voláteis potencialmente tóxicos como etanol, acetaldeído e etileno (MEDRI, 1998). Alemanno et al. (2003), verificaram em condições “in vitro” que o *T. cacao* em resposta a uma condição de estresse, pode sintetizar novos compostos fenólicos, como forma de proteção dos seus tecidos contra a detoxicação.

A melhor estratégia de tolerância à inundação é o suprimento de aeração interna, incrementado com a formação de lenticelas hipertrofiadas, que são os principais locais de entrada de O₂ nas plantas; associadas ao aparecimento de espaços aéreos intercelulares (TOPA e MCLEOD, 1986; WHITE e GANF, 2002). Segundo Topa e McLeod (1986), o aumento desses espaços aéreos permite que haja uma entrada eficiente de O₂ fazendo com que as lenticelas assumam a função das trocas gasosas em condições de hipoxia.

Conforme Kozlowski (1997), as raízes adventícias são produzidas a partir do sistema radicular original e das porções de caule submersas. Segundo este autor em condições de alagamento a indução da formação de raízes adventícias pode ser reportada tanto em angiospermas como em gimnospermas tolerantes e não tolerantes a esse tipo de estresse (KOZLOWSKI, 1997). Para Chen et al. (2002), as raízes adventícias são importantes em plantas com alta hipoxia radicular, pois são responsáveis pela obtenção de O₂ necessário para o seu desenvolvimento. O aumento do número de raízes adventícias pode ser acompanhado pelo incremento de danos e morte das raízes originais (CHEN et al., 2002). Dentre as adaptações radiculares ao alagamento podemos citar também o desenvolvimento de

aerênquima, induzido pelo aumento dos níveis endógenos de etileno (MCKERSIE, 2001). Esse tecido serve como um sistema de transporte de ar em plantas aquáticas, podendo se desenvolver em plantas que crescem em solos hidromórficos. Os espaços intercelulares se desenvolvem principalmente por desintegração de células (lisogenia), devido a um aumento na atividade da celulase, ou por aumento de espaços intercelulares (esquisogenia) quando há deficiência de O₂ e, conseqüentemente, aumento na produção de etileno (FAHN, 1982). Em algumas plantas, esse tipo de estresse induz a formação anormal do lenho e aumenta a proporção de tecidos parenquimatosos do xilema e do floema (KOZLOWSKI, 1997).

2.4. Abordagem Sócio-econômica

Após a introdução do *C. pernicioso* (Stahel) Singer na Bahia, a doença proliferou por toda a região, apesar das medidas de contenção da CEPLAC, ocasionando um desastre econômico jamais visto nesta área, provocando um aumento do êxodo rural (SOUZA e DIAS, 2001).

A importância sócio-econômica do cultivo de *T. cacao* é muito grande para os países produtores, em particular para o Brasil (LEAL, 2004). O país é o oitavo produtor mundial de *T. cacao* e tem o quinto maior parque industrial chocolateiro do mundo. A cadeia produtiva do cacau envolve, atualmente investimentos da ordem de 2 bilhões de reais, sendo 1,7 bilhão no setor primário (terra, árvores e benfeitorias) (LEAL, 2004).

Atualmente, na Bahia, a lavoura cacaeira deve empregar, diretamente, em torno de 150 mil trabalhadores, dos 400 mil que existiam anos atrás (PINAZZA e ALIMANDRO, 2001). Esse êxodo rural da região cacaeira do Sul da Bahia para os grandes centros urbanos no Brasil, deveu-se, principalmente, ao surgimento da vassoura-de-bruxa na região por volta de 1989, que contribuiu grandemente com a queda na produção de *T. cacao*, associados aos baixos preços da amêndoa praticados no mercado internacional.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material vegetal e condições de cultivo

Foram avaliados sete clones de *T. cacao* (CCN-10, CP-49, PH-16, CP-06, CEPEC-2007, CEPEC-2008 e PS-1319) em três experimentos consecutivos; o primeiro foi realizado no período de 30/06/2004 a 14/08/2004, utilizando três clones (CCN-10, CP-49 e PH-16); o segundo de 16/08/2004 a 30/09/2004, com dois clones (CP-06 e CEPEC-2007); e o terceiro de 02/12/2004 a 01/01/2005, também com dois clones (CEPEC-2008 e PS-1319), ambos submetidos a dois regimes hídricos (alagado e controle). Estes clones de alta produtividade e resistentes à vassoura-de-bruxa são recomendados pelo CEPEC/CEPLAC, sendo obtidos, normalmente, por meio de enraizamento de estacas de extremidades de ramos plagiotrópicos, incluindo a gema apical, com aproximadamente 16 cm de comprimento, coletadas de plantas matrizes, com 5 a 10 anos de idade, e enraizadas em condições de viveiro do Instituto Biofábrica de Cacau, no distrito do Banco do Pedro, Ilhéus, BA.

Em cada experimento, as estacas contendo quatro gemas axilares, das quais três permaneceram na superfície acima do substrato de enraizamento com três folhas, cujos comprimentos foram reduzidos a $\frac{1}{4}$, e a gema axilar remanescente na base da estaca permaneceu no interior do substrato. Momento antes do estaqueamento, as bases das estacas (cerca de 3 cm) foram imersas em pó inerte (talco) contendo auxina sintética (ácido indolbutírico – AIB) na concentração de 4000 mg kg⁻¹. Logo em seguida, foram colocadas para enraizar em tubetes plásticos

pretos com capacidade de 0,3 L, tendo como substrato artificial Plantmax[®] [(turfa + cascas de *Pinnus* trituradas) + fibra de coco triturada (1:1)], enriquecido com micronutrientes, [Osmocote[®] (19-06-20) e PGmix[®] (14-16-18)] na proporção de 300 g de cada produto para 120 L de substrato. Estes tubetes foram colocados em bandejas plásticas perfuradas, utilizadas como suporte, com capacidade para 54 unidades. Foi utilizado, no primeiro experimento, um total de 12 bandejas e nos demais 8, sendo quatro para cada clone. Em seguida, as bandejas foram mantidas no viveiro de enraizamento do IBC, coberto com telas plásticas pretas 'sombrite' (que permite a redução de 50% da radiação global logo abaixo de sua superfície), com sistema de irrigação por microaspersão com vazão de 40 L h⁻¹, irrigação a cada cinco minutos por 30 segundos, nos primeiros 60 dias, e a cada dez minutos por 30 segundos até o quarto mês.

Quatro meses após o estaqueamento, 56 mudas de cada um dos clones foram transplantadas para sacos plásticos com capacidade de 3 kg, contendo o mesmo substrato de enraizamento. Posteriormente, as mudas foram transportadas para a casa de vegetação da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, BA, onde permaneceram por dois meses para adaptação local. Findo este período, iniciou-se as avaliações dos efeitos do alagamento do substrato sobre as características fisiológicas dos sete clones. O alagamento do substrato foi obtido colocando-se quatro mudas de cada clone em baldes plásticos com capacidade de 15 L, cheios com água até 2 cm acima do nível do substrato (tratamento alagado) por um período de 45 dias. No tratamento controle, as mudas foram colocadas em baldes com a mesma capacidade, mas com fundos perfurados para escoamento do excesso da água de irrigação.

3.2. Trocas gasosas foliares

Avaliações das trocas gasosas foliares foram realizadas quinzenalmente, ao longo do período após a aplicação dos tratamentos, sempre entre 7:30 e 13:00 h. Curvas de saturação de luz foram obtidas utilizando-se um sistema portátil computadorizado para medições de fotossíntese LI-6400 (Li-Cor, inc. Lincoln, Nebraska, USA) equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B RedBlue. Foram realizadas medições em dez níveis de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), (0, 5, 10, 25, 50, 100, 200, 400, 600 e 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), iniciando-se a seqüência em ordem decrescente. O tempo mínimo permitido para a aclimatização das folhas em cada nível de RFA foi de 60s e, o tempo máximo para salvar cada leitura foi de 120s. O coeficiente de variação máximo permitido para o salvamento de cada leitura foi de 0,8%.

As medições foram realizadas em uma folha completamente expandida e madura, em cinco mudas por tratamento. A taxa de fotossíntese líquida por unidade de área foliar (A), a condutância estomática ao vapor de água (gs), a taxa transpiratória foliar (E) e as concentrações de CO_2 interno (C_i) e atmosférico (C_a) foram estimadas a partir dos valores da variação de CO_2 e da umidade no interior da câmara, determinados pelo analisador de gases por infravermelho do referido aparelho. A taxa de respiração no escuro (R_d) correspondeu a leitura realizada quando $\text{RFA} = 0 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ajustes para as curvas lineares de $A \times \text{RFA}$, para obtenção dos valores da eficiência qu\u00e2ntica aparente da fotoss\u00edntese (α) e de R_d , foram realizados utilizando-se os valores de A obtidos em n\u00edveis de RFA de 0, 5,

10, 25 e 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A taxa fotossintética líquida máxima (A_{sat}) e a condutância estomática máxima ao vapor de água (g_{sat}) em luz saturante foram obtidas em RFA de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Estimou-se também as razões entre C_i e C_a (C_i/C_a) e entre A_{sat} e g_{sat} ($A_{\text{sat}}/g_{\text{sat}}$) aos 0, 15, 30 e 45 dias após a aplicação dos tratamentos.

3.3. Parâmetros de crescimento

Em cada experimento, os parâmetros de crescimento foram avaliados quinzenalmente após o início do alagamento do substrato, por meio de coleta das plantas dos diversos tratamentos. Em cada avaliação foram medidos o diâmetro do coleto, o comprimento do caule, o número de folhas e a área foliar total por planta. Em seguida, as plantas foram divididas em partes (raiz, caule e folha) e armazenadas, isoladamente, em sacos de papel e colocadas para secar em estufa de circulação forçada de ar a 75°C até massa constante, para obtenção da biomassa seca total da planta e de suas partes. A área foliar foi estimada utilizando um medidor de área foliar LI-3100 (Li-Cor, inc. Lincoln, Nebraska, USA). O diâmetro do coleto e o comprimento do caule foram medidos com o uso de paquímetro digital e régua, respectivamente.

A partir da biomassa seca das diferentes partes das mudas clonais (raiz - BR, caule - BC e folhas - BF), da biomassa total (BT) e da área foliar total por planta (AFT), estimadas em diferentes coletas equidistantes, determinou-se a área foliar específica ($AFE = BF/AFT$) e a razão de área foliar ($RAF = AFT/BT$) de acordo com as metodologias descritas por Radford (1967) e Richards (1969).

3.5. Delineamento Experimental e Análise Estatística

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado, com seis tratamentos, referentes aos três clones e aos dois regimes hídricos (controle e alagado) para o primeiro experimento, e com quatro tratamentos, para os dois experimentos seguintes. Cada tratamento foi composto por cinco repetições e quatro plantas por unidade experimental. Os resultados experimentais foram submetidos a análise de variância (ANOVA). Fez-se comparações entre as médias dos tratamentos por meio do teste Tukey ($P < 0,05$) e do teste t ($P < 0,05$). Realizaram-se também análises de regressão entre os parâmetros A e gs avaliados.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Trocas gasosas foliares

Os clones de *T. cacao* analisados sobreviveram durante os 45 dias de alagamento, exceto o CEPEC-2008 e o PS-1319 que morreram aos 30 dias. Sintomas de estresse foram observados em todos os clones dentre os quais se incluem clorose de folhas maduras, formação de aerênquima, provavelmente induzido pela produção de etileno, o decréscimo na emissão de folhas e senescência foliar. A clorose foliar pode ter sido induzida pela diminuição da porosidade no substrato, comum em condições de alagamento, que, por sua vez, aumentou a retenção do dióxido de carbono (CO_2) e formação de bicarbonato provocando queda na absorção de micronutrientes especialmente ferro (JACKSON, 2004).

Na segunda semana de alagamento foi observado o desenvolvimento de lenticelas hipertróficas na base do caule e a formação de raízes adventícias, nos sete clones avaliados. Aos 15 dias de inundação, observaram-se reduções significativas em A (Tabela 1) e gs (Tabela 2) em todos os clones estudados. Os decréscimos nos valores de A e gs foram de aproximadamente 68 e 75% para o CCN-10, de 68 e 60% para o CP-49, de 88 e 75% para o PH-16, de 84 e 67% para o CP-06, de 90 e 83% para o CEPEC-2007, de 95 e 86% para o CEPEC-2008 e de 81 e 75% para o PS-1319 em relação ao controle, respectivamente (Tabelas 1 e 2). O clone PH-16 apresentou decréscimo no valor de A a partir do 1º dia de alagamento

(Tabela 1). Para os valores de gs, o clone PH-16 exibiu um declínio já na primeira semana (Tabela 2). Já os clones CP-49, CEPEC-2007, CEPEC-2008, CEPEC-2008 e PS-1319 exibiram diminuições dos valores de gs apenas após a primeira semana. Para os clones CEPEC-2008 e PS-1319, esse declínio acentuado se verificou na primeira semana de alagamento, ficando aproximadamente constante até o 30º dia. Em contrapartida, para os clones CCN-10 e CP-06, essa diminuição acentuada de A e gs aconteceu no 30º dia de alagamento (Tabela 2).

Os sintomas do estresse por alagamento em árvores frutíferas subtropicais e tropicais, como o *T. cacao*, são redução de A, gs e E foliar (SCHAFFER, 1998). Períodos prolongados de inundação normalmente resultam na paralisação do crescimento da parte aérea e do sistema radicular, seguidos de murcha, decréscimo na absorção de nutrientes, e, muitas vezes, podem levar à morte da planta (SCHAFFER et al., 1992). No presente estudo, verificou-se todos estes eventos durante o período de alagamento, exceto a morte das plantas clonais.

O declínio nos valores de A dos clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento pode ser atribuído à limitação da difusão do CO₂, promovida pelo fechamento dos estômatos, ou ainda pela diminuição do transporte de fotoassimilados para os drenos ativos (KOZLOWSKI et al., 1991). Segundo Schaffer (1998), reduções na taxa de assimilação de CO₂ de algumas plantas arbóreas frutíferas, resultantes de um estresse hídrico por excesso de água, também podem ser atribuídas a fatores não estomáticos como mudanças bioquímicas associadas com reações fotossintéticas.

Um fator bioquímico que afeta A em plantas alagadas é a diminuição da concentração e/ou atividade da Rubisco nessas plantas, geralmente observada poucos dias após o alagamento do solo, quando apresentam uma tendência a

ficarem com os seus estômatos fechados (JONES, 1998). Isso acarreta um declínio em g_s , que, por sua vez, é o principal fator que afeta A em populações tolerantes ao alagamento (ASHRAF, 2003). O decréscimo de g_s em plantas arbóreas tolerantes e não-tolerantes é uma resposta comum ao alagamento do solo (KOZLOWSKI, 1997). Em determinados casos, após algumas semanas de alagamento, as plantas tolerantes demonstram uma tendência a recuperar os valores de g_s à semelhança das plantas controle (MIELKE et al., 2005). Os decréscimos nos valores de g_s observados para as plantas controle dos clones CCN-10, CP-49 e PH-16 foram ocasionados pelo aumento do déficit de pressão de vapor ocorrido durante o período experimental.

Tabela 1 – Valores médios da taxa fotossintética líquida por unidade de área foliar (A, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Clone	Tratamento	Tempo (dias)			
		0	15	30	45
CCN-10	Controle	5,2 ± 0,3 Ab	6,8 ± 0,5 Aa	6,4 ± 0,5 Aa	6,6 ± 0,5 Aa
	Alagado	7,3 ± 0,4 Aa	5,1 ± 0,5 Bb	3,0 ± 0,5 Cb	1,3 ± 0,3 Cb
CP-49	Controle	4,3 ± 0,3 Bb	5,7 ± 0,4 ABa	6,3 ± 0,3 Aa	5,0 ± 0,3 ABa
	Alagado	6,4 ± 0,5 Aa	3,5 ± 0,5 Bb	1,7 ± 0,2 Cb	1,4 ± 0,2 Cb
PH-16	Controle	7,6 ± 0,6 Aa	5,5 ± 0,1 Ba	5,9 ± 0,3 Ba	4,8 ± 0,2 Ba
	Alagado	6,2 ± 0,3 Ab	4,1 ± 0,5 Bb	0,9 ± 0,1 Cb	0,7 ± 0,1 Cb
CP-06	Controle	4,7 ± 0,2 Aa	5,6 ± 0,4 Aa	6,3 ± 0,4 Aa	5,1 ± 0,5 Aa
	Alagado	4,7 ± 0,5 Aa	5,5 ± 0,8 Aa	1,8 ± 0,3 Bb	0,8 ± 0,2 Bb
CEPEC-2007	Controle	4,0 ± 0,3 Bb	5,4 ± 0,4 ABa	6,8 ± 0,6 Aa	5,2 ± 0,5 Ba
	Alagado	6,3 ± 0,4 Aa	2,9 ± 0,4 Bb	1,7 ± 0,2 BCb	0,7 ± 0,2 Cb
CEPEC-2008	Controle	4,5 ± 0,8 Aa	6,0 ± 0,3 Aa	6,0 ± 0,3 Aa	-
	Alagado	4,5 ± 0,7 Aa	2,1 ± 0,6 Bb	0,4 ± 0,1 Bb	-
PS-1319	Controle	6,4 ± 0,4 Aa	6,6 ± 0,6 Aa	6,8 ± 0,4 Aa	-
	Alagado	6,6 ± 0,5 Aa	1,6 ± 0,6 Bb	0,7 ± 0,2 Bb	-

Médias de cinco repetições ± S.E. Comparação de médias pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$). Para cada variável letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e maiúsculas entre épocas para o mesmo tratamento.

Tabela 2 - Valores médios da condutância estomática ao vapor de água ($\text{gs}, \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Clone	Tratamento	Tempo (dias)			
		0	15	30	45
CCN-10	Controle	0,08 ± 0,007 Ab	0,10 ± 0,006 Ab	0,06 ± 0,009 A,a	0,06 ± 0,004 Aa
	Alagado	0,14 ± 0,023 Aa	0,14 ± 0,020Aa	0,03 ± 0,004 Ba	0,01 ± 0,002 Bb
CP-49	Controle	0,09 ± 0,020 ABa	0,11 ± 0,012 Aa	0,05 ± 0,005 Ba	0,04 ± 0,003 Ba
	Alagado	0,13 ± 0,027 Aa	0,8 ± 0,020 ABa	0,02 ± 0,003 BCa	0,01 ± 0,001 Ca
PH-16	Controle	0,20 ± 0,022 Aa	0,11 ± 0,003 Ba	0,05 ± 0,005 Ca	0,03 ± 0,002 Ca
	Alagado	0,12 ± 0,016 Ab	0,07 ± 0,009 Bb	0,01 ± 0,001 Cb	0,01 ± 0,001 Ca
CP-06	Controle	0,04 ± 0,005 Aa	0,06 ± 0,009 Aa	0,07 ± 0,012 Aa	0,06 ± 0,009 Aa
	Alagado	0,05 ± 0,006 ABa	0,07 ± 0,010 Aa	0,02 ± 0,004 Bb	0,02 ± 0,002 Bb
CEPEC-2007	Controle	0,04 ± 0,004 Bb	0,05 ± 0,005 Ba	0,08 ± 0,009 Aa	0,05 ± 0,008 Ba
	Alagado	0,05 ± 0,003 Aa	0,03 ± 0,005 Bb	0,02 ± 0,001 Bb	0,01 ± 0,001 Bb
CEPEC-2008	Controle	0,04 ± 0,008 Aa	0,05 ± 0,004 Aa	0,05 ± 0,004 Aa	-
	Alagado	0,05 ± 0,010 Aa	0,03 ± 0,009 ABb	0,01 ± 0,003 Bb	-
PS-1319	Controle	0,07 ± 0,005 Aa	0,06 ± 0,005 Aa	0,06 ± 0,006 Aa	-
	Alagado	0,08 ± 0,012 Aa	0,03 ± 0,006 Bb	0,01 ± 0,002 Bb	-

Médias de cinco repetições ± S.E. Comparação de médias pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$). Para cada variável letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e maiúsculas entre épocas para o mesmo tratamento.

O clone PH-16 apresentou um decréscimo nos valores de E já no 1º dia de alagamento, tornando-se constante a partir do 30º até o final do experimento (Tabela 3). Entretanto, para os clones CP-49, CP-06, CEPEC-2007, CEPEC-2008 e PS-1319, esse declínio foi verificado a partir do 15º dia de tratamento, ao passo que para os clones CP-06 e CEPEC-2007 o decréscimo ocorreu apenas no 15º dia, permanecendo constante até o 45º dia. Em contrapartida, para o CCN-10, essa diminuição acentuada de E aconteceu no 30º dia de alagamento. Tais resultados assemelham-se aos obtidos para a maioria das espécies já estudadas (BRADFORD, 1983; MIELKE et al., 2003 e 2005a,b,c; PEZESKI, 1994; SING et al., 1991).

Tabela 3 - Valores médios da taxa transpiratória foliar (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Clone	Tratamento	Tempo (dias)			
		0	15	30	45
CCN-10	Controle	1,3 ± 0,23 Ab	1,2 ± 0,17 Aa	1,0 ± 0,10 A,a	1,5 ± 0,28 Aa
	Alagado	1,9 ± 0,36 Aa	1,4 ± 0,12 Aa	0,5 ± 0,04 Ba	0,4 ± 0,06 Bb
CP-49	Controle	1,1 ± 0,35 Aa	0,8 ± 0,15 Aa	0,9 ± 0,04 Aa	0,9 ± 0,14 Aa
	Alagado	1,4 ± 0,24 Aa	0,6 ± 0,13 ABa	0,4 ± 0,03 Bb	0,3 ± 0,03 Bb
PH-16	Controle	1,8 ± 0,23 Aa	1,2 ± 0,24 ABa	1,2 ± 0,25 ABa	0,9 ± 0,08 Ba
	Alagado	1,4 ± 0,33 Aa	0,7 ± 0,19 ABa	0,2 ± 0,02 Bb	0,2 ± 0,02 Bb
CP-06	Controle	1,1 ± 0,18 Aa	1,7 ± 0,25 Aa	1,3 ± 0,17 Aa	1,8 ± 0,22 Aa
	Alagado	1,1 ± 0,16 ABa	1,6 ± 0,30 Aa	0,5 ± 0,07 Bb	0,5 ± 0,04 Bb
CEPEC-2007	Controle	1,1 ± 0,19 Ab	1,4 ± 0,16 Aa	1,5 ± 0,23 Aa	1,5 ± 0,27 Aa
	Alagado	1,6 ± 0,03 Aa	0,8 ± 0,13 Bb	0,3 ± 0,02 Bb	0,3 ± 0,03 Bb
CEPEC-2008	Controle	1,1 ± 0,14 Bb	0,9 ± 0,09 Ba	1,7 ± 0,09 Aa	-
	Alagado	1,5 ± 0,23 Aa	0,6 ± 0,11 Ba	0,3 ± 0,08 Bb	-
PS-1319	Controle	1,7 ± 0,28 Aa	1,4 ± 0,20 Aa	1,5 ± 0,28 Aa	-
	Alagado	2,1 ± 0,35 Aa	0,6 ± 0,15 Bb	0,5 ± 0,04 Bb	-

Médias de cinco repetições ± S.E. Comparação de médias pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$). Para cada variável letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e maiúsculas entre épocas para o mesmo tratamento.

Aos 15 dias de alagamento do substrato todos os clones apresentaram decréscimos nos valores de A_{sat} , os quais se acentuaram no 30° dia (Tabelas 4 - 10). A partir deste período, os decréscimos nos valores de A_{sat} das plantas alagadas, em relação ao controle, foram de 53, 72, 86, 71, 74, 93 e 90% para os clones CCN-10, CP-49, PH-16, CP-06, CEPEC-2007, CEPEC-2008 e PS-1319, respectivamente (Tabelas 4 - 10). A inibição metabólica da fotossíntese, em condições de alagamento do substrato, promove alterações na relação fonte-dreno (KOZLOWSKI, 1997; PEZESHKI, 2001), em virtude das mudanças no transporte de açúcares para a zona apical da planta (DREW, 1997). Neste caso, os açúcares solúveis são rapidamente canalizados para o metabolismo fermentativo devido ao decréscimo de O_2 (VISSER et al., 2003).

Ao final de cada experimento todos os clones alagados apresentaram decréscimos nos valores de g_{sat} , (Tabelas 4 - 10), quando comparados com os seus respectivos controles, cujos declínios foram de 83, 75, 75, 67, 80, 80 e 67% para os clones CCN-10, CP-49, PH-16, CP-06, CEPEC-2007, CEPEC-2008 e PS-1319, respectivamente (Tabelas 4 - 10). Esse decréscimo é justificado pelo fato do estresse por inundação causar uma progressiva diminuição na condutância estomática foliar (DOMINGO et al., 2002). O fechamento estomático foliar de plantas alagadas está associado à diminuição na condutividade hidráulica das raízes (ANDERSEN et al. 1984), cujo decréscimo pode aumentar o estresse hídrico interno, reduzindo ainda mais os valores de g_s (DAVIES e FLORE, 1986).

Para a relação $A_{\text{sat}}/g_{\text{sat}}$ foram observadas reduções significativas ($P < 0,05$), ao final do período experimental, para as plantas alagadas dos clones PH-16 (Tabela 6), CP-06 (Tabela 7), CEPEC-2008 (Tabela 9) e PS-1319 (Tabela 10) de 35, 51, 42 e 58%, respectivamente, em relação às plantas controle.

Durante o período de alagamento, quando se comparou os sete clones com os respectivos controles, verificou-se um decréscimo acentuado nos valores de Rd para os clones CP-49 (Tabela 5), PH-16 (Tabela 6), CEPEC-2007 (Tabela 8) e CEPEC-2008 (Tabela 9), quando comparados com os clones CCN-10 (Tabela 4), CP-06 (Tabela 7) e PS-1319 (Tabela 10), cujas reduções foram de aproximadamente 71, 42, 65 e 32%, respectivamente em relação ao controle, ao final dos experimentos. Em contrapartida, para plântulas de *Genipa americana* submetidas ao alagamento do solo, os valores de Rd permaneceram relativamente constantes nas plantas alagadas, ao contrário das plantas controle, cujos valores apresentaram grandes variações (MIELKE et al., 2003).

Para os valores de α foi observada, no final do período experimental, uma diminuição para os clones CP-49 (Tabela 5), PH-16 (Tabela 6), CP-06 (Tabela 7), CEPEC-2007 (Tabela 8), CEPEC-2008 (Tabela 9) e PS-1319 (Tabela 10) de 67, 67, 50, 100, 75 e 50%, respectivamente, em relação às plantas controle. Ehleringer e Björkman (1977) obtiveram valores médios de α para as plantas C_3 , em condições normais, de $0,073 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol fótons}^{-1}$. Pachepsky e Acock (1996) afirmam que α geralmente é constante em condições favoráveis, mas muito sensível em situações de estresse, podendo sofrer variação, como observado no presente trabalho para os clones avaliados. Decréscimos nos valores de α observados, sob condições de alagamento, para as mudas clonais, exceto para a CP-06, podem estar diretamente associados às limitações da fotossíntese, que, por sua vez, estão relacionados com a degradação de pigmentos fotossintéticos (PEZESHKI, 1994).

Tabela 4 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CCN-10 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. (n = 40)

Tempo (dias)	Tratamento	A_{sat} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	g_{sat} ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$A_{\text{sat}} / g_{\text{sat}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\u00f3tons}^{-1}$)
0	Controle	5,15 ± 0,31**	0,08 ± 0,01 NS	62,3 ± 4,39 NS	0,80 ± 0,04 NS	0,04 ± 0,03 x 10 ⁻¹ NS
	Alagado	7,33 ± 0,42	0,14 ± 0,02	58,3 ± 6,36	0,86 ± 0,05	0,04 ± 0,02 x 10 ⁻¹
	% do Controle	142	175	93	107	100
15	Controle	6,77 ± 0,52*	0,10 ± 0,01 NS	66,1 ± 2,15**	0,74 ± 0,06 NS	0,04 ± 0,03 x 10 ⁻¹ NS
	Alagado	5,13 ± 0,49	0,14 ± 0,02	38,2 ± 4,94	0,67 ± 0,08	0,05 ± 0,03 x 10 ⁻¹
	% do Controle	76	140	58	90	125
30	Controle	6,44 ± 0,47**	0,06 ± 0,01*	119,7 ± 12,72 NS	0,57 ± 0,04**	0,04 ± 0,01 NS
	Alagado	3,02 ± 0,54	0,03 ± 0,04 x 10 ⁻¹	108,2 ± 12,15	0,27 ± 0,02	0,02 ± 0,01
	% do Controle	47	50	90	47	50
45	Controle	6,60 ± 0,51**	0,06 ± 0,04 x 10 ⁻¹ **	120,3 ± 12,43 NS	0,30 ± 0,06 NS	0,03 ± 0,01 NS
	Alagado	1,33 ± 0,27	0,01 ± 0,03 x 10 ⁻¹	89,0 ± 8,59	0,27 ± 0,04	0,02 ± 0,01
	% do Controle	20	17	74	90	67

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. A_{sat} = Taxa fotossintética líquida em irradiância de saturação; g_{sat} = condutância estomática ao vapor de água em irradiância de saturação; α = eficiência quântica aparente da fotossíntese (calculada por meio dos valores de A em níveis de RFA de 0, 5, 10, 25 e 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Rd = taxa de respiração no escuro. Irradiância de saturação = 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 5 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CP-49 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. (n = 40)

Tempo (dias)	Tratamento	A_{sat} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	g_{sat} ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$A_{\text{sat}} / g_{\text{sat}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\u00f3tons}^{-1}$)
0	Controle	4,29 ± 0,29**	0,09 ± 0,02 NS	58,9 ± 13,40 NS	0,75 ± 0,04 NS	0,05 ± 0,02 × 10 ⁻¹ NS
	Alagado	6,39 ± 0,47	0,13 ± 0,03	53,8 ± 6,96	0,77 ± 0,06	0,04 ± 0,02 × 10 ⁻¹
	% do Controle	149	144	91	103	80
15	Controle	5,70 ± 0,42**	0,11 ± 0,01 NS	51,3 ± 0,77 NS	0,61 ± 0,04 NS	0,06 ± 0,01 × 10 ⁻¹ NS
	Alagado	3,55 ± 0,51	0,08 ± 0,02	59,5 ± 14,15	0,64 ± 0,10	0,06 ± 0,02
	% do Controle	62	73	116	105	100
30	Controle	6,27 ± 0,31**	0,05 ± 0,01**	134,9 ± 10,77**	0,39 ± 0,06 NS	0,05 ± 0,03 × 10 ⁻¹ **
	Alagado	1,75 ± 0,18	0,02 ± 0,04 × 10 ⁻¹	85,2 ± 9,76	0,34 ± 0,03	0,02 ± 0,01 × 10 ⁻¹
	% do Controle	28	40	63	87	40
45	Controle	4,98 ± 0,32**	0,04 ± 0,03 × 10 ⁻¹ **	123,5 ± 4,69 NS	0,52 ± 0,09**	0,03 ± 0,05 × 10 ⁻¹ **
	Alagado	1,45 ± 0,18	0,01 ± 0,04 × 10 ⁻²	117,0 ± 12,82	0,15 ± 0,03	0,01 ± 0,02 × 10 ⁻¹
	% do Controle	29	25	95	29	33

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. A_{sat} = Taxa fotossintética líquida em irradiância de saturação; g_{sat} = condutância estomática ao vapor de água em irradiância de saturação; α = eficiência quântica aparente da fotossíntese (calculada por meio dos valores de A em níveis de RFA de 0, 5, 10, 25 e 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Rd = taxa de respiração no escuro. Irradiância de saturação = 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 6 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* PH-16 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. (n = 40)

Tempo (dias)	Tratamento	A_{sat} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	g_{sat} ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$A_{\text{sat}} / g_{\text{sat}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\u00f3tons}^{-1}$)
0	Controle	7,56 ± 0,58 NS	0,20 ± 0,02*	39,1 ± 2,74 NS	0,47 ± 0,08 NS	0,05 ± 0,03 × 10 ⁻¹ NS
	Alagado	6,24 ± 0,30	0,12 ± 0,02	53,0 ± 6,45	0,73 ± 0,08	0,06 ± 0,04 × 10 ⁻¹
	% do Controle	82	60	135	155	120
15	Controle	5,55 ± 0,10*	0,11 ± 0,03 × 10 ⁻¹ **	52,2 ± 0,77 NS	0,70 ± 0,05**	0,07 ± 0,04 × 10 ⁻¹ **
	Alagado	4,14 ± 0,50	0,07 ± 0,01	62,8 ± 5,35	0,22 ± 0,04	0,03 ± 0,04 × 10 ⁻¹
	% do Controle	74	64	120	31	43
30	Controle	5,94 ± 0,32**	0,06 ± 0,01**	111,3 ± 10,77*	0,54 ± 0,04**	0,05 ± 0,02 × 10 ⁻¹ **
	Alagado	0,86 ± 0,13	0,01 ± 0,01 × 10 ⁻¹	73,2 ± 9,03	0,20 ± 0,05	0,01 ± 0,02 × 10 ⁻¹
	% do Controle	14	17	66	37	20
45	Controle	4,81 ± 0,19**	0,04 ± 0,02 × 10 ⁻¹ **	136,6 ± 4,69**	0,33 ± 0,03**	0,03 ± 0,03 × 10 ⁻¹ **
	Alagado	0,68 ± 0,09	0,01 ± 0,01 × 10 ⁻¹	88,7 ± 8,14	0,19 ± 0,03	0,01 ± 0,03 × 10 ⁻¹
	% do Controle	14	25	65	58	33

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. A_{sat} = Taxa fotossintética líquida em irradiância de saturação; g_{sat} = condutância estomática ao vapor de água em irradiância de saturação; α = eficiência quântica aparente da fotossíntese (calculada por meio dos valores de A em níveis de RFA de 0, 5, 10, 25 e 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Rd = taxa de respiração no escuro. Irradiância de saturação = 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 7 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CP-06 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. (n = 40)

Tempo (dias)	Tratamento	A_{sat} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	g_{sat} ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$A_{\text{sat}} / g_{\text{sat}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\u00f3tons}^{-1}$)
0	Controle	4,74 ± 0,22 NS	0,04 ± 0,01 NS	115,3 ± 15,34 NS	0,61 ± 0,04**	0,04 ± 0,03 x 10 ⁻¹ NS
	Alagado	4,68 ± 0,55	0,04 ± 0,01	120,1 ± 10,26	0,33 ± 0,04	0,03 ± 0,02 x 10 ⁻¹
	% do Controle	99	100	104	54	75
15	Controle	5,65 ± 0,37 NS	0,06 ± 0,01 NS	98,1 ± 8,72 NS	0,68 ± 0,11 NS	0,05 ± 0,01 NS
	Alagado	5,53 ± 0,77	0,06 ± 0,01	92,1 ± 7,45	0,43 ± 0,06	0,03 ± 0,01
	% do Controle	98	100	94	63	60
30	Controle	6,35 ± 0,40**	0,07 ± 0,01**	96,6 ± 10,58 NS	0,36 ± 0,05 NS	0,04 ± 0,02 x 10 ⁻¹ **
	Alagado	1,82 ± 0,31	0,03 ± 0,04 x 10 ⁻¹	74,8 ± 9,12	0,32 ± 0,03	0,01 ± 0,03 x 10 ⁻¹
	% do Controle	29	43	77	89	25
45	Controle	5,09 ± 0,51**	0,06 ± 0,01**	91,4 ± 5,32**	0,53 ± 0,08 NS	0,04 ± 0,03 x 10 ⁻¹ **
	Alagado	0,78 ± 0,17	0,02 ± 0,02 x 10 ⁻¹	45,2 ± 6,49	0,57 ± 0,03	0,02 ± 0,01 x 10 ⁻¹
	% do Controle	15	33	49	107	50

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. A_{sat} = Taxa fotossintética líquida em irradiância de saturação; g_{sat} = condutância estomática ao vapor de água em irradiância de saturação; α = eficiência quântica aparente da fotossíntese (calculada por meio dos valores de A em níveis de RFA de 0, 5, 10, 25 e 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Rd = taxa de respiração no escuro. Irradiância de saturação = 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 8 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CEPEC-2007 aos 0, 15, 30 e 45 dias de alagamento do substrato. (n = 40)

Tempo (dias)	Tratamento	A_{sat} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	g_{sat} ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$A_{\text{sat}} / g_{\text{sat}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\u00f3tons}^{-1}$)
0	Controle	3,97 ± 0,30**	0,04 ± 0,04 × 10 ⁻¹ **	111,30 ± 13,46 NS	0,52 ± 0,06**	0,03 ± 0,03 × 10 ⁻¹ *
	Alagado	6,28 ± 0,36	0,06 ± 0,03 × 10 ⁻¹	112,22 ± 1,36	0,74 ± 0,02	0,04 ± 0,05 × 10 ⁻¹
	% do Controle	158	150	101	142	133
15	Controle	5,45 ± 0,44**	0,05 ± 0,01**	109,10 ± 8,18 NS	0,49 ± 0,06 NS	0,03 ± 0,03 × 10 ⁻¹ NS
	Alagado	2,93 ± 0,42	0,03 ± 0,05 × 10 ⁻¹	109,13 ± 6,50	0,51 ± 0,08	0,02 ± 0,03 × 10 ⁻¹
	% do Controle	54	60	100	104	67
30	Controle	6,79 ± 0,57**	0,08 ± 0,01**	88,03 ± 5,11 NS	0,26 ± 0,05 NS	0,03 ± 0,05 × 10 ⁻¹ NS
	Alagado	1,75 ± 0,19	0,02 ± 0,01 × 10 ⁻¹	99,06 ± 13,36	0,17 ± 0,02	0,02 ± 0,05 × 10 ⁻¹
	% do Controle	26	25	112	65	67
45	Controle	5,16 ± 0,48**	0,05 ± 0,01**	104,05 ± 8,80 NS	0,57 ± 0,03**	0,03 ± 0,03 × 10 ⁻¹ **
	Alagado	0,72 ± 0,19	0,01 ± 0,01 × 10 ⁻¹	70,75 ± 16,63	0,20 ± 0,04	0,02 × 10 ⁻² ± 0,01
	% do Controle	14	20	68	35	1

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. A_{sat} = Taxa fotossintética líquida em irradiância de saturação; g_{sat} = condutância estomática ao vapor de água em irradiância de saturação; α = eficiência quântica aparente da fotossíntese (calculada por meio dos valores de A em níveis de RFA de 0, 5, 10, 25 e 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Rd = taxa de respiração no escuro. Irradiância de saturação = 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 9 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* CEPEC-2008 aos 0, 15 e 30 dias de alagamento do substrato. (n = 40)

Tempo (dias)	Tratamento	A_{sat} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	g_{sat} ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$A_{\text{sat}} / g_{\text{sat}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\u00f3tons}^{-1}$)
0	Controle	4,48 ± 0,81 NS	0,04 ± 0,01 NS	115,46 ± 5,74*	0,57 ± 0,09 NS	0,04 ± 0,03 x 10 ⁻¹ NS
	Alagado	4,53 ± 0,67	0,05 ± 0,01	91,73 ± 8,48	0,59 ± 0,04	0,04 ± 0,02 x 10 ⁻¹
	% do Controle	101	125	79	103	100
15	Controle	6,04 ± 0,81**	0,05 ± 0,04 x 10 ⁻¹ NS	122,37 ± 10,77 NS	0,33 ± 0,03 NS	0,04 ± 0,04 x 10 ⁻¹ **
	Alagado	2,10 ± 0,59	0,03 ± 0,01	78,60 ± 22,81	0,38 ± 0,06	0,02 ± 0,03 x 10 ⁻¹
	% do Controle	35	60	64	115	50
30	Controle	5,99 ± 0,28**	0,05 ± 0,04 x 10 ⁻¹ **	110,47 ± 3,56*	0,56 ± 0,06*	0,04 ± 0,02 x 10 ⁻¹ **
	Alagado	0,41 ± 0,08	0,01 ± 0,03 x 10 ⁻¹	64,02 ± 20,05	0,38 ± 0,03	0,01 ± 0,01 x 10 ⁻¹
	% do Controle	7	20	58	68	25

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. A_{sat} = Taxa fotossintética líquida em irradiância de saturação; g_{sat} = condutância estomática ao vapor de água em irradiância de saturação; α = eficiência quântica aparente da fotossíntese (calculada por meio dos valores de A em níveis de RFA de 0, 5, 10, 25 e 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Rd = taxa de respiração no escuro. Irradiância de saturação = 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 10 – Parâmetros pontuais de trocas gasosas foliares do clone de *T. cacao* PS-1319 aos 0, 15 e 30 dias de alagamento do substrato. (n = 40)

Tempo (dias)	Tratamento	A_{sat} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$g_{s_{sat}}$ ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$A_{sat} / g_{s_{sat}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\u00f3tons}^{-1}$)
0	Controle	6,45 ± 0,44 NS	0,07 ± 0,01 NS	93,54 ± 4,52 NS	0,71 ± 0,10 NS	0,04 ± 0,01 × 10 ⁻¹ NS
	Alagado	6,61 ± 0,53	0,08 ± 0,01	90,85 ± 17,92	0,80 ± 0,06	0,05 ± 0,02 × 10 ⁻¹
	% do Controle	102	114	97	113	125
15	Controle	6,57 ± 0,57**	0,06 ± 0,01**	104,98 ± 8,67**	0,56 ± 0,08 NS	0,05 ± 0,04 × 10 ⁻¹ **
	Alagado	1,62 ± 0,60	0,03 ± 0,01	44,62 ± 14,10	0,50 ± 0,12	0,03 ± 0,05 × 10 ⁻¹
	% do Controle	25	50	42	89	60
30	Controle	6,81 ± 0,37**	0,06 ± 0,01**	118,27 ± 13,29**	0,51 ± 0,04 NS	0,04 ± 0,01 × 10 ⁻¹ **
	Alagado	0,71 ± 0,22	0,02 ± 0,02 × 10 ⁻¹	49,37 ± 13,33	0,55 ± 0,04	0,02 ± 0,04 × 10 ⁻¹
	% do Controle	10	33	42	108	50

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. A_{sat} = Taxa fotossintética líquida em irradiância de saturação; $g_{s_{sat}}$ = condutância estomática ao vapor de água em irradiância de saturação; α = eficiência quântica aparente da fotossíntese (calculada por meio dos valores de A em níveis de RFA de 0, 5, 10, 25 e 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Rd = taxa de respiração no escuro. Irradiância de saturação = 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. * P < 0,05; **P < 0,01.

Os valores de Ci/Ca foram mais elevados nas plantas alagadas a partir do 15º dia para os clones CCN-10 e CP-06. Entretanto, para os clones CEPEC-2008 e PS-1319, esse aumento ocorreu a partir do primeiro dia de alagamento (Tabela 11). Em estudos realizados por Mielke et al. (2005a), com espécies arbóreas neotropicais, não se observou diferenças entre as plantas controle e alagadas para os valores de Ci/Ca nos primeiros dias de alagamento, como foi observado no presente estudo, exceto para os clones CEPEC-2008 e PS-1319. Entretanto, estes autores verificaram, com o avanço do tempo do alagamento, que houve redução de Ci/Ca . Segundo Ashraf (2003) esse comportamento é normal em populações arbóreas tolerantes a este tipo de estresse. Considera-se que a relação Ci/Ca seja um indicador apropriado para a limitação estomática da fotossíntese (FARQUHAR e SHARKEY, 1982). Baixos valores de Ci/Ca implicam em grandes limitações estomáticas da fotossíntese e maior conservação da planta em relação ao uso de água. Esse fato foi observado no presente trabalho, aos 30 dias de alagamento, para as plantas alagadas dos clones CP-49 e CEPEC-2007, sendo que o primeiro apresentou baixos valores já a partir do primeiro dia de alagamento (Tabela 11), indicando que esse clone apresenta uma tendência de ser não-conservativo em relação ao uso da água, diferente de muitas outras espécies arbóreas de floresta tropical úmida (MIELKE et al., 2005c).

Tabela 11 - Valores médios da razão entre as concentrações interna e atmosférica de CO₂ (Ci/Ca) em folhas de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Clone	Tratamento	Tempo (dias)			
		0	15	30	45
CCN-10	Controle	0,7 ± 0,02 Aa	0,7 ± 0,01 Ab	0,5 ± 0,06 Ba	0,4 ± 0,05 Bb
	Alagado	0,7 ± 0,02 ABa	0,8 ± 0,02 Aa	0,5 ± 0,05 BCa	0,6 ± 0,03 Ca
CP-49	Controle	0,8 ± 0,04 Aa	0,8 ± 0,02 Aa	0,6 ± 0,04 Bb	0,4 ± 0,01 Ba
	Alagado	0,7 ± 0,03 Aa	0,7 ± 0,06 Aa	0,4 ± 0,05 ABa	0,5 ± 0,04 Ba
PH-16	Controle	0,8 ± 0,01 Aa	0,7 ± 0,01 Aa	0,5 ± 0,04 Bb	0,4 ± 0,03 Bb
	Alagado	0,8 ± 0,02 Aa	0,7 ± 0,03 Aa	0,7 ± 0,04 ABa	0,6 ± 0,03 Ba
CP-06	Controle	0,5 ± 0,06 Aa	0,5 ± 0,03 Aa	0,5 ± 0,05 Aa	0,6 ± 0,02 Ab
	Alagado	0,5 ± 0,03 Ca	0,6 ± 0,02 BCa	0,6 ± 0,04 ABa	0,8 ± 0,02 Aa
CEPEC-2007	Controle	0,5 ± 0,05 Aa	0,5 ± 0,03 Aa	0,6 ± 0,02 Aa	0,5 ± 0,03 Ab
	Alagado	0,5 ± 0,01 Ba	0,5 ± 0,03 ABa	0,5 ± 0,06 ABa	0,6 ± 0,07Aa
CEPEC-2008	Controle	0,5 ± 0,02 Aa	0,4 ± 0,05 Aa	0,5 ± 0,02 Ab	-
	Alagado	0,6 ± 0,04 Ba	0,6 ± 0,10 ABa	0,9 ± 0,15 Aa	-
PS-1319	Controle	0,5 ± 0,01 Aa	0,5 ± 0,04 Ab	0,5 ± 0,04 Ab	-
	Alagado	0,6 ± 0,07 Aa	0,8 ± 0,06 Aa	0,7 ± 0,06 Aa	-

Médias de cinco repetições ± S.E. Comparação de médias pelo Teste de Tukey (P < 0,05). Para cada variável letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e maiúsculas entre épocas para o mesmo tratamento.

Em relação à eficiência instantânea do uso de água (WUE) (Tabela 12), os valores nas plantas alagadas do clone PH-16 se sobrepuseram aos do controle entre o 1º e o 15º dia de alagamento; já para a eficiência intrínseca do uso de água (A/g_s) (Tabela 13), apenas as plantas alagadas dos clones CP-49 e PH-16 apresentaram valores superiores em relação as do controle até o 15º dia de inundação. Pois, a tendência inicial das plantas submetidas ao alagamento é usar mais água para sobreviver a tal condição, porém com o passar do tempo o metabolismo da planta é afetado, reduzindo o uso de água. Mielke et al. (2005b) em seu estudo com espécies arbóreas neotropicais também não observaram diferenças entre as plantas controle e alagadas para os valores de A/g_s, na primeira semana. Porém nas semanas seguintes, esses autores verificaram um aumento em A/g_s nas plantas alagadas, o que não foi detectado no presente estudo.

Tabela 12 - Valores médios da eficiência instantânea do uso da água (WUE, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) em folhas de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Clone	Tratamento	Tempo (dias)			
		0	15	30	45
CCN-10	Controle	4,3 ± 0,52 Aa	6,2 ± 1,03 Aa	6,4 ± 0,46 Aa	5,0 ± 0,85 Aa
	Alagado	4,5 ± 0,92 Aa	3,7 ± 0,32 Ab	5,6 ± 0,81 Aa	3,1 ± 0,45 Aa
CP-49	Controle	6,2 ± 2,03 Aa	7,4 ± 1,10 Aa	7,7 ± 1,51 Aa	5,9 ± 1,25 Aa
	Alagado	5,0 ± 0,63 Aa	6,2 ± 1,04 Aa	4,4 ± 0,39 Aa	5,7 ± 1,29 Aa
PH-16	Controle	4,5 ± 0,67 Aa	5,1 ± 0,97 Aa	5,5 ± 0,82 Aa	5,7 ± 0,29 Aa
	Alagado	5,3 ± 1,08 ABa	6,4 ± 0,99 Aa	3,4 ± 0,45 ABa	3,2 ± 0,23 Bb
CP-06	Controle	5,0 ± 1,18 Aa	3,8 ± 0,39 Aa	5,1 ± 0,44 Aa	2,9 ± 0,13 Aa
	Alagado	4,7 ± 0,98 Aa	3,6 ± 0,72 ABa	3,9 ± 0,79 ABa	1,4 ± 0,25 Ba
CEPEC-2007	Controle	4,0 ± 0,81 Aa	4,0 ± 0,26 Aa	5,3 ± 0,51 Aa	3,6 ± 0,40 Aa
	Alagado	3,9 ± 0,28 ABa	3,9 ± 0,28 ABa	4,9 ± 0,77 Aa	2,0 ± 0,51Bb
CEPEC-2008	Controle	4,0 ± 0,37 Ba	6,7 ± 0,63 Aa	3,5 ± 0,29 Ba	-
	Alagado	3,1 ± 0,38 ABa	3,8 ± 1,10 Ab	1,6 ± 0,43 Bb	-
PS-1319	Controle	4,2 ± 0,71 Aa	5,2 ± 0,82 Aa	5,6 ± 1,70 Aa	-
	Alagado	3,8 ± 1,14 Aa	2,1 ± 0,71 Ab	1,4 ± 0,38 Ab	-

Médias de cinco repetições ± S.E. Comparação de médias pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$). Para cada variável letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e maiúsculas entre épocas para o mesmo tratamento.

Tabela 13 - Valores médios da eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s, $\mu\text{mol CO}_2$ $\text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$) em folhas de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Clone	Tratamento	Tempo (dias)			
		0	15	30	45
CCN-10	Controle	62,3 ± 4,39 Ba	66,0 ± 2,15 Ba	119,7 ± 12,72 Aa	120,3 ± 12,43 Aa
	Alagado	58,3 ± 6,36 BCa	38,3 ± 4,94 Cb	108,3 ± 12,15 Aa	88,9 ± 8,59 ABb
CP-49	Controle	58,8 ± 13,40 Aa	51,3 ± 5,07 Aa	135,0 ± 11,51 Aa	123,5 ± 5,42 Aa
	Alagado	53,8 ± 6,96 Ba	59,5 ± 14,15 Ba	85,2 ± 9,76 ABb	117,0 ± 12,83 Aa
PH-16	Controle	53,0 ± 2,74 Ba	52,1 ± 0,77 Ba	111,2 ± 10,77 Aa	136,6 ± 4,69 Aa
	Alagado	39,1 ± 6,45 Ba	62,7 ± 5,35 ABa	73,1 ± 9,03 ABb	88,7 ± 8,14 Ab
CP-06	Controle	120,0 ± 15,34 Aa	98,0 ± 8,72 Aa	96,5 ± 10,58 Aa	91,3 ± 5,32 Aa
	Alagado	115,3 ± 10,26 Aa	92,0 ± 7,45 ABa	74,8 ± 9,12 BCa	45,2 ± 6,49 Cb
CEPEC-2007	Controle	112,2 ± 13,46 Aa	109,1 ± 8,18 Aa	99,9 ± 5,11 Aa	104,0 ± 8,80 Aa
	Alagado	111,3 ± 1,36 Aa	109,1 ± 6,50 Aa	88,0 ± 13,36 Aa	70,7 ± 16,63 Ab
CEPEC-2008	Controle	115,4 ± 5,74 Aa	122,4 ± 10,77 Aa	110,5 ± 3,56 Aa	-
	Alagado	91,7 ± 8,48 Aa	78,6 ± 12,81 Ab	64,0 ± 2,05 Ab	-
PS-1319	Controle	93,5 ± 4,52 Aa	105,0 ± 8,67 Aa	118,3 ± 3,29 Aa	-
	Alagado	90,8 ± 7,92 Aa	44,6 ± 4,10 Bb	49,4 ± 3,33 ABb	-

Médias de cinco repetições ± S.E. Comparação de médias pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$). Para cada variável letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e maiúsculas entre épocas para o mesmo tratamento.

Ao final de cada experimento houveram reduções significativas ($P < 0,05$) em A e gs. Pode-se observar que as plantas alagadas de todos os clones permaneceram com os estômatos mais fechados em relação às plantas controle. Como era de se esperar, verificou-se a existência de uma forte relação entre A e gs em todos os clones avaliados (Figura 1). Essa relação foi relativamente proporcional até aproximadamente $6,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $0,09 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. O aumento na relação entre A e gs nas plantas alagadas para os sete clones de cacau avaliados (Figura 1), foi semelhante à das plantas controle e alagadas de *G. americana* (MIELKE et al., 2003). O declínio em gs pode diminuir A, mas o estresse hídrico por inundação pode afetar diretamente o aparelho fotossintético, independente de gs (ARRUDA e CALBO, 2004).

Alguns estudos sugerem que o fechamento dos estômatos de plantas alagadas está associado à diminuição na condutividade hidráulica das raízes (ANDERSEN et al. 1984; DAVIES e FLORE, 1986) ou com a produção de ácido abscísico em raízes ou folhas (ZHANG e ZHANG, 1994). Esse decréscimo pode aumentar o estresse hídrico interno, reduzindo a turgescência da folha e os valores de gs (DAVIES e FLORE, 1986). A reabertura estomática geralmente está relacionada ao desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas e de raízes adventícias, e se caracteriza por conduzir as plantas alagadas a apresentarem valores de gs semelhantes ao controle, fato que justifica o menor decréscimo em gs dos clones de cacau CCN-10 e PS-1319 e em outras espécies lenhosas, encontradas em regiões de clima tropical úmido (MIELKE et al., 2003; MIELKE et al., 2005a,b).

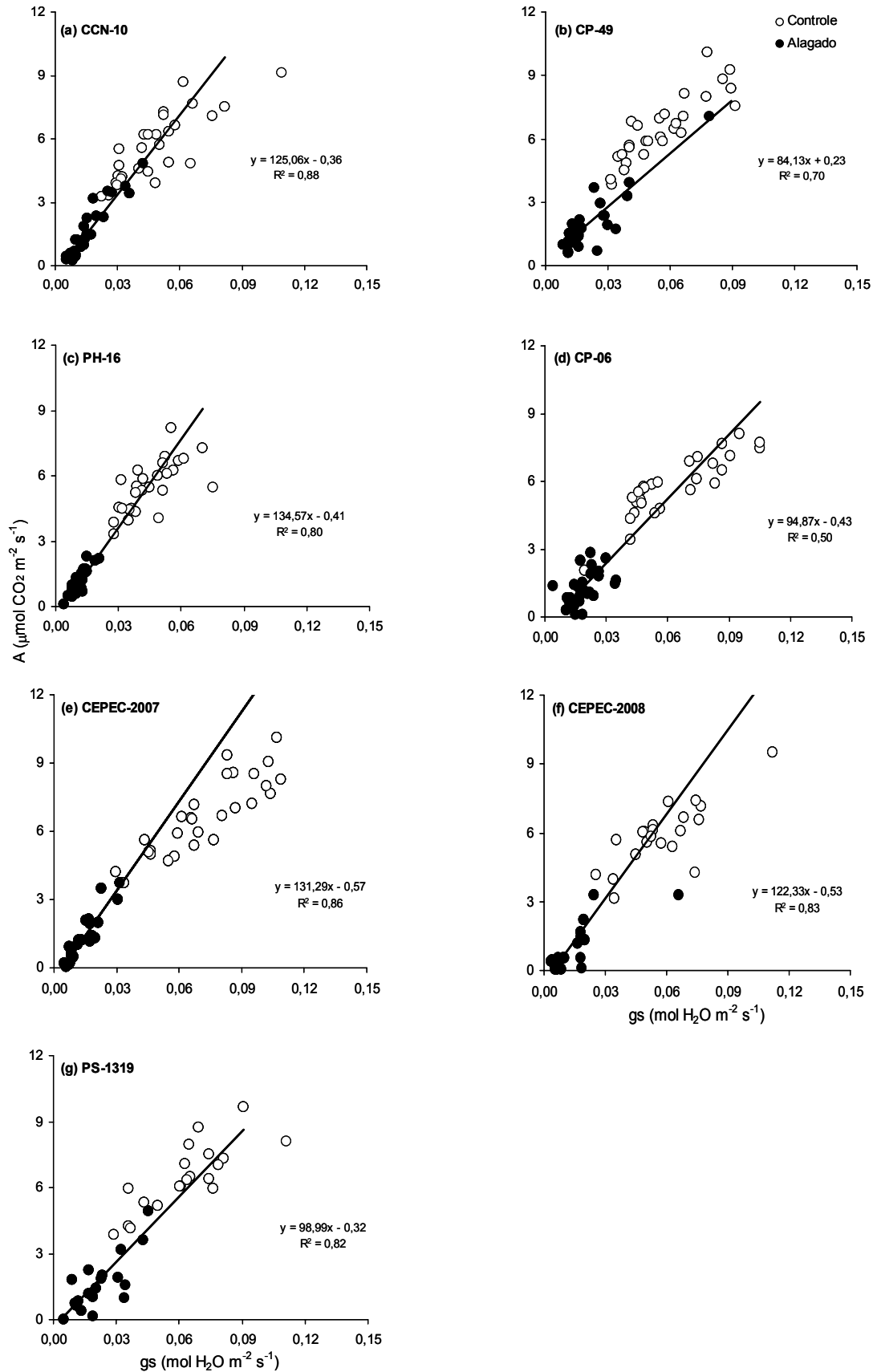


Figura - 1: Mudanças na taxa fotossintética líquida por unidade de área foliar (A) em função da condutância estomática ao vapor de água (g_s) em folhas de sete clones *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 e 45 dias, em radiação fotossinteticamente ativa de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

4.2. Parâmetros de Crescimento

A biomassa é o principal determinante da respiração e da área foliar para a fotossíntese (BLANCH et al., 1999). O decréscimo da biomassa acaba por intensificar a glicólise, marcada por ser pouco eficiente na produção de energia, e produzir grandes quantidades de piruvato, que é convertido em acetaldeído, ácido láctico e etanol, compostos que podem ser fitotóxicos em altas concentrações (PEZESHKI, 1994). A variação da biomassa seca é mais utilizada, pois determina o ganho ou a perda de material acumulado na formação de um órgão, ou da planta toda, sem levar em consideração o conteúdo de água da planta (LUCCHESI, 1984).

Em geral, aos 15 dias de alagamento foi observada uma tendência de diminuição da biomassa seca em todas as partes da planta nos clones estudados. Diferenças significativas foram encontradas em BR para os clones CP-49 e PS-1319; de BF, BT e BPA para os clones CCN-10 e CEPEC-2008 (Tabela 14). Quanto à BC houve uma tendência de diminuição nos clones CCN-10, CP-49, PH-16, CEPEC-2008 e PS-1319. Ao final do experimento, observou-se grandes alterações, principalmente, na BR do clone CEPEC-2007, que apresentou uma redução de 65%, em relação ao controle.

Quando o sistema radicular é submetido a um estresse hídrico, conseqüentemente, há uma redução na alocação de fotoassimilados para as folhas e caule que refletem em uma redução na fixação de carbono (FRITZ et al., 2004). Segundo Lobo et al. (2000), para compensar a baixa produtividade energética há uma aceleração da fermentação com a quebra de um maior número de moléculas de glicose por unidade de tempo, levando há um aumento da atividade de várias

enzimas, principalmente da desidrogenase alcoólica (ADH), responsável pela última etapa da via fermentativa alcoólica. De acordo com os mesmos autores, essa estratégia é dependente do suprimento ilimitado de carboidratos, geralmente transportados da parte aérea para as raízes, que gera uma quantidade considerável de lactato e etanol, cujas concentrações podem atingir níveis intracelulares tóxicos. O etanol como solvente orgânico, pode promover a desestruturação da membrana plasmática, solubilizando os componentes lipídicos (LOBO et al., 2000).

Após 15 dias de alagamento do substrato os clones CCN-10, CEPEC-2007 e PS-1319 apresentaram decréscimos em BPA de 35, 14 e 47%, respectivamente, embora essa diminuição foi estatisticamente significativa ($P < 0,05$) apenas para o CCN-10. No 30º dia de aplicação dos tratamentos somente os clones CP-06 e CEPEC-2008 apresentaram diminuições em BPA, sendo estatisticamente significativo apenas para o CP-06. Aos 45 dias todos os cinco clones que conseguiram sobreviver até esse período apresentaram diminuições de BPA, principalmente os clones CP-06 e o CEPEC-2007. O crescimento da parte aérea de mudas ou enxertos arbóreos geralmente decresce em resposta ao alagamento (NÚÑEZ-ELISEA et al., 1999), promovendo um decréscimo nos valores de BPA e do número de folhas (NF), como foi verificado para os clones de *T. cacao* avaliados.

Reduções significativas ($P < 0,01$) de BR, na razão entre raiz e parte aérea (R/PA) e na área foliar total por planta (AFT), foram observadas para todos os clones avaliados ao final de cada experimento (Tabelas 15 e 16). Segundo Shaffer et al. (1992), essas reduções se devem aos efeitos primários do alagamento na diminuição do crescimento radicular e da parte aérea, devido a ausência de O_2 no substrato. Segundo Kozłowski (1997) e Chen et al. (2002), esse declínio pode ser justificado pelo fato da inundação do substrato ser responsável pelo declínio do

crescimento radicular e foliar de algumas plantas lenhosas. Este decréscimo na alocação de biomassa em raízes alagadas pode ser observado tanto em espécies arbóreas tolerantes como não tolerantes. A redução da área foliar também pode ser devido ao aumento da clorose e da senescência de folhas com o alagamento (ISMAIL e NOOR, 1996). Mielke et al. (2003), acreditam que este fato possa estar relacionado com a baixa atividade metabólica sob anoxia, que provoca um bloqueio no transporte mitocondrial de elétrons, na oxidação de NADH e na síntese de ATP.

Verificou-se, também, uma tendência de aumento em BC para o clone CEPEC-2007 a partir dos 15 dias (Tabela 14). Aos 30 dias os clones CCN-10, CP-49, PH-16, CEPEC-2007 e PS-1319, apresentaram uma tendência a aumentar a massa caulinar. Os incrementos foram de 18, 24, 14, 23 e 20%, respectivamente (Tabela 15). No 45º dia de alagamento somente os clones CCN-10, CP-49 e PH-16 apresentaram valores elevados para esse parâmetro (Tabela 16). Esse aumento pode estar relacionado com a formação de raízes adventícias e com o aparecimento de lenticelas hipertróficas nesse órgão. Conforme Akilan et al. (1997), clones alagados de *Eucalyptus camaldulensis* formam raízes adventícias e produzem significativamente grande quantidade de massa seca caulinar, como foi observado no presente trabalho para esses clones. Segundo Kozłowski (1997), o alagamento, depois de algum tempo, aumenta a espessura do caule, pois ocorre o crescimento dos tecidos corticais e a produção de células do xilema aumenta.

Houve uma redução significativa ($P < 0,01$) no número de folhas (NF) nos clones, em função do alagamento, já nos 15 dias após a aplicação dos tratamentos principalmente para os clones CCN-10, PH-16, CEPEC-2007 e CEPEC-2008 (Tabela 14). As plantas controle dos clones CCN-10, CP-49, PH-16, CP-06, CEPEC-2007, CEPEC-2008 e PS-1319, ao final de cada experimento, apresentaram uma

diferença de 52, 38, 44, 67, 60, 52 e 39%, respectivamente, em relação as plantas alagadas (Tabelas 15 e 16). Decréscimos significativos em NF também foram observados em plântulas alagadas de *G. americana* (MIELKE et al., 2003). Segundo Núñez-Elisea et al. (1999), há um decréscimo da parte aérea e da produção de folhas em mudas ou enxertos arbóreos em resposta ao alagamento.

Tabela 14 - Parâmetros de crescimento de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 15 dias

Clone	Tratamento	Parâmetro							
		BR (g)	BC (g)	BF (g)	BT (g)	BPA (g)	AFT (m ²)	NF	R/PA (g)
CCN-10	Controle	4,48 ± 1,05 NS	4,31 ± 0,48 NS	5,77 ± 0,86**	14,56 ± 2,34*	10,25 ± 1,87*	0,08 ± 0,02 NS	21 ± 3,94*	0,42 ± 0,05 NS
	Alagado	3,02 ± 0,24	3,24 ± 0,38	2,76 ± 0,38	9,02 ± 0,54	6,65 ± 1,01	0,05 ± 0,01	8 ± 1,59	0,50 ± 0,02
	% do Controle	67	75	48	62	65	62	41	119
CP-49	Controle	3,57 ± 0,35**	3,96 ± 0,49 NS	6,05 ± 0,54 NS	13,58 ± 1,35 NS	8,21 ± 1,28 NS	0,12 ± 0,01 NS	18 ± 4,35 NS	0,36 ± 0,01**
	Alagado	1,74 ± 0,25	3,70 ± 0,47	5,48 ± 0,61	10,92 ± 1,21	8,43 ± 0,78	0,11 ± 0,01	16 ± 1,36	0,19 ± 0,02
	% do Controle	49	93	91	80	103	92	86	53
PH-16	Controle	2,12 ± 0,41 NS	3,05 ± 0,35 NS	5,16 ± 0,66 NS	10,34 ± 1,36 NS	7,06 ± 1,48 NS	0,10 ± 0,01*	17 ± 1,53**	0,25 ± 0,02 NS
	Alagado	1,78 ± 0,17	2,96 ± 0,12	3,79 ± 0,40	8,52 ± 0,64	7,59 ± 1,41	0,07 ± 0,01	10 ± 1,70	0,26 ± 0,01
	% do Controle	84	97	73	82	107	70	58	104
CP-06	Controle	2,75 ± 0,26 NS	3,72 ± 0,13 NS	7,09 ± 0,73 NS	13,56 ± 1,02 NS	5,65 ± 0,99 NS	0,14 ± 0,02 NS	26 ± 3,56 NS	0,25 ± 0,01 NS
	Alagado	2,71 ± 0,36	3,84 ± 0,36	7,25 ± 1,15	13,81 ± 1,45	8,69 ± 1,78	0,13 ± 0,02	23 ± 5,07	0,25 ± 0,03
	% do Controle	98	103	102	102	154	93	88	98
CEPEC-2007	Controle	2,31 ± 0,13 NS	2,88 ± 0,25 NS	4,12 ± 0,42 NS	9,31 ± 0,68 NS	10,26 ± 1,51 NS	0,10 ± 0,01 NS	21 ± 1,77*	0,34 ± 0,03**
	Alagado	1,89 ± 0,23	3,32 ± 0,32	5,87 ± 1,13	11,08 ± 1,61	8,88 ± 1,34	0,11 ± 0,02	12 ± 2,13	0,21 ± 0,03
	% do Controle	82	115	142	119	86	110	60	62
CEPEC-2008	Controle	0,94 ± 0,18 NS	2,24 ± 0,33 NS	4,88 ± 1,02**	8,06 ± 1,40*	6,67 ± 0,75**	0,12 ± 0,02**	23 ± 3,76**	0,13 ± 0,02**
	Alagado	0,83 ± 0,14	1,82 ± 0,24	1,35 ± 0,25	4,00 ± 0,42	7,43 ± 1,23	0,04 ± 0,01	7 ± 1,46	0,26 ± 0,03
	% do Controle	88	81	28	71	111	33	31	200
PS-1319	Controle	1,02 ± 0,18*	2,08 ± 0,26 NS	4,46 ± 0,78 NS	7,57 ± 1,07 NS	5,82 ± 1,16 NS	0,11 ± 0,01 NS	13 ± 1,17 NS	0,16 ± 0,02 NS
	Alagado	0,56 ± 0,06	1,66 ± 0,24	3,15 ± 1,04	5,38 ± 1,04	3,07 ± 0,71	0,08 ± 0,01	12 ± 2,93	0,14 ± 0,04
	% do Controle	55	80	70	71	53	73	89	94

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. BF = biomassa seca foliar; BC = biomassa seca caulinar; BR = biomassa seca radicular; BT = biomassa seca total; BPA = biomassa seca parte aérea; AFT= área foliar total; NF = número de folhas; R/PA= razão biomassa radicular por biomassa seca da parte aérea. * P < 0,05; **P<0,01.

Tabela 15 - Parâmetros de crescimento de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 dias

Clone	Tratamento	Parâmetro							
		BR (g)	BC (g)	BF (g)	BT (g)	BPA (g)	AFT (m ²)	NF	R/PA (g)
CCN-10	Controle	2,87 ± 0,19 NS	3,67 ± 0,37 NS	5,19 ± 0,20 NS	11,73 ± 0,41 NS	8,87 ± 0,49 NS	0,11 ± 0,01**	23 ± 2,42*	0,33 ± 0,04 NS
	Alagado	3,16 ± 0,48	4,33 ± 0,43	4,81 ± 0,59	12,30 ± 1,35	9,14 ± 0,90	0,08 ± 0,01	14 ± 1,88	0,34 ± 0,02
	% do Controle	110	118	92	105	103	73	62	103
CP-49	Controle	2,80 ± 0,23 NS	4,34 ± 0,27 NS	6,16 ± 0,71 NS	13,30 ± 1,03 NS	10,50 ± 0,86 NS	0,14 ± 0,01 NS	23 ± 3,12*	0,27 ± 0,02 NS
	Alagado	2,22 ± 0,24	5,37 ± 0,56	5,74 ± 0,72	13,33 ± 1,34	11,11 ± 1,26	0,10 ± 0,01	13 ± 2,96	0,21 ± 0,03
	% do Controle	79	124	93	100	106	92	56	78
PH-16	Controle	2,1 ± 0,41*	3,29 ± 0,19*	5,57 ± 0,64 NS	11,23 ± 0,81 NS	8,86 ± 0,66 NS	0,15 ± 0,02*	28 ± 2,50**	0,27 ± 0,02*
	Alagado	1,8 ± 0,17	3,77 ± 0,09	5,44 ± 0,59	10,98 ± 0,74	9,22 ± 0,67	0,09 ± 0,01	15 ± 1,38	0,19 ± 0,01
	% do Controle	84	114	98	98	104	60	53	70
CP-06	Controle	3,81 ± 0,50 NS	5,97 ± 0,85 NS	11,94 ± 0,68**	21,72 ± 1,92**	17,91 ± 1,51**	0,24 ± 0,01**	40 ± 2,01**	0,21 ± 0,02 NS
	Alagado	2,78 ± 0,20	4,32 ± 0,30	5,87 ± 1,12	12,98 ± 1,38	10,19 ± 1,31	0,10 ± 0,01	13 ± 7,97	0,29 ± 0,03
	% do Controle	73	72	49	60	57	42	32	138
CEPEC-2007	Controle	3,36 ± 0,15 NS	5,13 ± 0,70 NS	9,77 ± 1,62 NS	18,26 ± 2,07 NS	14,90 ± 2,19 NS	0,21 ± 0,02 NS	32 ± 3,47 NS	0,27 ± 0,08 NS
	Alagado	3,56 ± 0,97	6,29 ± 0,69	8,79 ± 1,43	18,65 ± 2,28	15,09 ± 2,02	0,14 ± 0,04	17 ± 6,16	0,25 ± 0,07
	% do Controle	106	123	90	102	101	67	53	92
CEPEC-2008	Controle	1,67 ± 0,26 NS	3,42 ± 0,51 NS	7,96 ± 0,85 NS	13,05 ± 1,55 NS	11,38 ± 1,30 NS	0,18 ± 0,02*	32 ± 5,82*	0,14 ± 0,01 NS
	Alagado	1,21 ± 0,15	3,42 ± 0,57	5,74 ± 1,13	10,38 ± 1,77	9,17 ± 1,64	0,11 ± 0,01	15 ± 1,50	0,14 ± 0,01
	% do Controle	72	100	72	79	80	60	48	95
PS-1319	Controle	1,72 ± 0,11*	3,20 ± 0,36 NS	6,83 ± 0,32 NS	11,76 ± 0,60 NS	10,04 ± 0,56 NS	0,15 ± 0,01 NS	22 ± 2,99 NS	0,17 ± 0,01**
	Alagado	1,08 ± 0,22	3,85 ± 0,57	7,11 ± 0,76	12,05 ± 1,50	10,97 ± 1,31	0,12 ± 0,01	14 ± 2,94	0,10 ± 0,01
	% do Controle	63	120	104	102	109	81	61	56

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. BF = biomassa seca foliar; BC = biomassa seca caulinar; BR = biomassa seca radicular; BT = biomassa seca total; BPA = biomassa seca parte aérea; AFT= área foliar total; NF = número de folhas; R/PA= razão biomassa radicular por biomassa seca da parte aérea. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 16 - Parâmetros de crescimento de cinco clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 45 dias

Clone	Tratamento	Parâmetro							
		BR (g)	BC (g)	BF (g)	BT (g)	BPA (g)	AFT (m ²)	NF	R/PA (g)
CCN-10	Controle	4,40 ± 0,95 NS	4,03 ± 0,17 NS	6,99 ± 0,65NS	15,43 ± 1,59 NS	11,02 ± 0,75 NS	0,15 ± 0,01*	30 ± 2,01**	0,39 ± 0,06 NS
	Alagado	3,58 ± 1,12	4,95 ± 0,91	4,80 ± 0,95	13,34 ± 2,96	9,75 ± 1,85	0,08 ± 0,01	14 ± 2,44	0,34 ± 0,04
	% do Controle	81	123	69	86	88	51	48	87
CP-49	Controle	3,81 ± 0,33**	4,69 ± 0,34 NS	10,24 ± 0,43**	18,74 ± 0,93**	14,94 ± 0,66 *	0,19 ± 0,01**	20 ± 0,77**	0,25 ± 0,02*
	Alagado	2,13 ± 0,09	5,61 ± 0,46	6,22 ± 0,46	13,97 ± 0,80	11,83 ± 0,84	0,11 ± 0,01	12 ± 1,03	0,18 ± 0,02
	% do Controle	56	119	61	74	79	55	62	73
PH-16	Controle	3,28 ± 0,34**	3,69 ± 0,21 NS	8,66 ± 0,25**	15,63 ± 0,60**	12,35 ± 0,41 NS	0,16 ± 0,01**	25 ± 1,39**	0,27 ± 0,03 NS
	Alagado	1,96 ± 0,19	4,95 ± 0,91	5,52 ± 0,56	12,43 ± 0,69	10,47 ± 0,72	0,08 ± 0,01	14 ± 1,14	0,19 ± 0,02
	% do Controle	60	134	64	79	85	51	55	72
CP-06	Controle	4,61 ± 0,46**	7,89 ± 0,65 NS	17,12 ± 1,85*	29,63 ± 2,84*	25,01 ± 2,48 *	0,34 ± 0,04**	54 ± 6,44**	0,18 ± 0,01 NS
	Alagado	2,61 ± 0,55	5,65 ± 1,17	7,61 ± 2,35	15,87 ± 3,96	13,26 ± 3,52	0,13 ± 0,04	18 ± 5,01	0,22 ± 0,04
	% do Controle	56	71	44	53	53	38	33	121
CEPEC-2007	Controle	7,15 ± 1,25*	7,37 ± 1,08 NS	15,49 ± 1,83 **	30,01 ± 3,54**	22,86 ± 2,52 **	0,30 ± 0,02**	37 ± 1,52**	0,31 ± 0,05 NS
	Alagado	2,54 ± 0,74	5,26 ± 0,68	6,81 ± 1,21	14,61 ± 2,40	12,07 ± 1,84	0,11 ± 0,02	15 ± 2,42	0,21 ± 0,05
	% do Controle	35	71	44	93	53	37	40	69

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. BF = biomassa seca foliar; BC = biomassa seca caulinar; BR = biomassa seca radicular; BT = biomassa seca total; BPA = biomassa seca parte aérea; AFT= área foliar total; NF = número de folhas; R/PA= razão biomassa radicular por biomassa seca da parte aérea. * P < 0,05; **P< 0,01.

Houve um decréscimo na altura dos clones de *T. cacao* alagados ao final do período experimental quando comparados aos respectivos controles, exceto para os clones PH-16 e CEPEC-2007, que já apresentavam valores baixos de altura. Foi possível também verificar um decréscimo na altura das plantas dos clones PH-16 e PS-1319, aos 30 dias de alagamento. Os decréscimos na altura foram inversamente proporcionais ao alagamento durante todo o período experimental (Tabelas 17, 18 e 19). Em experimento com plântulas de espécies arbóreas neotropicais submetidas ao alagamento do substrato foi possível também se verificar diminuições em seu comprimento (MIELKE et al., 2003; MIELKE et al., 2005a,b).

Em relação ao diâmetro do coleto (Tabelas 17, 18 e 19), verificou-se diminuição significativa ($P < 0,01$) ao final do experimento somente para o clone CEPEC-2007. O aumento dessa região nos demais clones pode estar relacionado com o aparecimento de uma grande quantidade de lenticelas hipertrofiadas nessa região (KOZLOWSKI et al., 1991). Em condições de solos anóxicos, verificou-se um aumento no diâmetro do coleto associadas à formação de lenticelas hipertróficas e aerênquima na base do caule, para a espécie *Annona glabra* (MIELKE et al., 2005b).

A área foliar específica (AFE) representa a relação entre a área foliar e a sua biomassa seca correspondente (HUNT, 1990). Os valores máximos de AFE, apresentados pelas mudas dos sete clones de *T. cacao* avaliados, aos 15, 30 e 45 dias de alagamento, foram de 55,6, 53,8 e 41,9 g m⁻² respectivamente.

Esse parâmetro apresentou valores mais elevados para as plantas alagadas dos clones CP-49, aos 15 dias, CCN-10 e o CP-06 aos 30 dias, exceto para o clone PS-1319. O aumento de AFE pode ser atribuído a um mecanismo adaptativo, enquanto o decréscimo desse parâmetro durante o crescimento indica que as folhas não se expandem às mesmas taxas, quando o crescimento progride (RICHARDS,

1969). De acordo com Almeida e Valle (1988), o aumento de AFE pode ser um mecanismo adaptativo de clones de *T. cacao*.

A razão de área foliar (RAF) representa a razão entre a área foliar e a biomassa seca total da planta (LUCCHESI, 1984) e, também, pode demonstrar os efeitos do alagamento sobre a economia de carbono na planta (BLANCH et al., 1999). Segundo Radford (1967), RAF tem como componentes a razão de massa foliar e a AFE. A partir dos 15 dias de alagamento foi possível verificar as reduções significativas ($P < 0,05$) em RAF para as plantas alagadas do clone PH-16. Plantas que apresentam baixo RAF têm dreno mais ativo para seus produtos de assimilação (ALMEIDA e VALLE, 1988). Aos 30 dias, as plantas alagadas dos clones CCN-10, CP-49, PH-16, CP-06 e PS-1319 apresentaram diminuições significativas ($P < 0,01$, $P < 0,05$). No fim do período experimental, quando se comparou as plantas alagadas com os seus respectivos controles, observou-se que os cinco clones que conseguiram sobreviver aos 45 dias de alagamento do substrato apresentavam baixos valores de RAF. Baixos valores de RFA favorecem a obtenção de altas taxas fotossintéticas (ALMEIDA e VALLE, 1988).

Tabela 17 - Parâmetros da análise de crescimento de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 15 dias

Clone	Tratamento	Parâmetro			
		DIAM (mm)	ALT (mm)	AFE (g m ⁻²)	RAF (m ² g ⁻¹)
CCN-10	Controle	11,3 ± 0,0004 NS	497,0 ± 0,0199 NS	54,5 ± 1,7220 **	0,006 ± 0,0013 NS
	Alagado	10,3 ± 0,0004	433,0 ± 0,0220	53,8 ± 1,8740	0,006 ± 0,0006
	% do Controle	91	86	99	100
CP-49	Controle	9,3 ± 0,0002 NS	509,0 ± 0,0261 NS	51,5 ± 1,7261 NS	0,009 ± 0,0003 NS
	Alagado	8,4 ± 0,0006	477,0 ± 0,0230	51,1 ± 1,4790	0,010 ± 0,0004
	% do Controle	90	94	99	111
PH-16	Controle	8,5 ± 0,0004 NS	468,0 ± 0,0185 NS	51,8 ± 2,5716 NS	0,010 ± 0,0005*
	Alagado	8,9 ± 0,0004	477,0 ± 0,0194	53,5 ± 1,2205	0,008 ± 0,0003
	% do Controle	105	102	120	80
CP-06	Controle	9,6 ± 0,0004 NS	569,0 ± 0,0328 NS	51,3 ± 2,2841 NS	0,010 ± 0,0013 NS
	Alagado	9,2 ± 0,0005	517,0 ± 0,0342	53,5 ± 3,4303	0,009 ± 0,0008
	% do Controle	96	92	104	92
CEPEC-2007	Controle	8,6 ± 0,0002 NS	548,0 ± 0,0112 NS	55,6 ± 1,5892 NS	0,011 ± 0,0008 NS
	Alagado	8,1 ± 0,0002	511,0 ± 0,0300	40,7 ± 3,6694	0,009 ± 0,0009
	% do Controle	94	93	73	82
CEPEC-2008	Controle	6,4 ± 0,0003 NS	463,0 ± 0,0247 NS	40,6 ± 1,3826 NS	0,015 ± 0,0013 NS
	Alagado	5,9 ± 0,0001	425,0 ± 0,0244	33,5 ± 4,9990	0,011 ± 0,0026
	% do Controle	92	92	82	73
PS-1319	Controle	7,6 ± 0,0076 NS	449,0 ± 0,0213 NS	40,5 ± 1,5231 NS	0,015 ± 0,0021 NS
	Alagado	7,4 ± 0,0074	387,0 ± 0,0120	33,1 ± 1,7164	0,016 ± 0,0008
	% do Controle	97	86	82	107

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. DIAM = diâmetro do coleto; ALT = altura; AFE = área foliar específica; RAF= razão de área foliar. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 18 - Parâmetros da análise de crescimento de sete clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 30 dias

Clone	Tratamento	Parâmetro			
		DIAM (mm)	ALT (mm)	AFE (g m ⁻²)	RAF (m ² g ⁻¹)
CCN-10	Controle	11,0 ± 0,0004 NS	443,0 ± 0,0375 NS	45,8 ± 2,5441*	0,010 ± 0,0009**
	Alagado	11,0 ± 0,0006	443,0 ± 0,0228	59,7 ± 2,0190	0,007 ± 0,0006
	% do Controle	100	100	130	70
CP-49	Controle	9,4 ± 0,0003 NS	565,0 ± 0,0190 NS	44,4 ± 2,1013*	0,011 ± 0,0012*
	Alagado	8,8 ± 0,0004	514,0 ± 0,0233	57,3 ± 0,6420	0,007 ± 0,0004
	% do Controle	94	91	129	64
PH-16	Controle	9,0 ± 0,0003 NS	529,0 ± 0,0112*	38,8 ± 3,6660**	0,013 ± 0,0017*
	Alagado	8,4 ± 0,0003	478,0 ± 0,0122	60,7 ± 1,0282	0,008 ± 0,0003
	% do Controle	93	90	156	61
CP-06	Controle	11,7 ± 0,0004 NS	620,0 ± 0,0276 NS	95,2 ± 3,3550**	0,019 ± 0,0008**
	Alagado	10,5 ± 0,0007	549,0 ± 0,0273	23,7 ± 1,0629	0,005 ± 0,0016
	% do Controle	90	89	25	26
CEPEC-2007	Controle	10,6 ± 0,0002**	631,0 ± 0,0443 NS	74,0 ± 4,7305**	0,008 ± 0,0012 NS
	Alagado	8,7 ± 0,0004	627,0 ± 0,0319	49,9 ± 4,0973	0,012 ± 0,0025
	% do Controle	82	99	67	150
CEPEC-2008	Controle	7,7 ± 0,0007 NS	509,0 ± 0,0177 NS	44,8 ± 0,8247 NS	0,014 ± 0,0008 NS
	Alagado	7,0 ± 0,0004	472,0 ± 0,0361	51,2 ± 0,9333	0,011 ± 0,0005
	% do Controle	91	93	114	78
PS-1319	Controle	8,8 ± 0,0004 NS	539,0 ± 0,0213*	57,2 ± 1,0576*	0,013 ± 0,0006*
	Alagado	7,9 ± 0,0006	455,0 ± 0,0146	44,6 ± 1,3403	0,010 ± 0,0006
	% do Controle	90	84	78	77

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. DIAM = diâmetro do coleto; ALT = altura; AFE = área foliar específica; RAF = razão de área foliar. * P < 0,05; **P < 0,01.

Tabela 19 - Parâmetros da análise de crescimento de cinco clones de *T. cacao* submetidos ao alagamento do substrato por 45 dias

Clone	Tratamento	Parâmetro			
		DIAM (mm)	ALT (mm)	AFE (g m ⁻²)	RAF (m ² g ⁻¹)
CCN-10	Controle	11,2 ± 0,0005 NS	505,4 ± 0,0159**	34,0 ± 4,8994 NS	0,010 ± 0,0011**
	Alagado	10,6 ± 0,0005	430,0 ± 0,0116	41,9 ± 5,5180	0,006 ± 0,0004
	% do Controle	95	85	123	60
CP-49	Controle	9,9 ± 0,0005 NS	571,0 ± 0,0121**	26,2 ± 2,0768 NS	0,010 ± 0,0006**
	Alagado	9,0 ± 0,0003	515,2 ± 0,0113	27,8 ± 1,9728	0,008 ± 0,0003
	% do Controle	91	90	106	80
PH-16	Controle	9,0 ± 0,0003 NS	505,0 ± 0,0172 NS	26,8 ± 2,9172 NS	0,010 ± 0,0005**
	Alagado	9,5 ± 0,0004	475,0 ± 0,0172	33,9 ± 2,4983	0,007 ± 0,0007
	% do Controle	105	51	126	70
CP-06	Controle	28,7 ± 0,0196 NS	697,0 ± 0,0411*	21,8 ± 1,6120 NS	0,011 ± 0,0007**
	Alagado	9,2 ± 0,0004	569,0 ± 0,0319	32,0 ± 4,7144	0,008 ± 0,0005
	% do Controle	32	81	147	73
CEPEC-2007	Controle	12,3 ± 0,0006*	607,0 ± 0,0472 NS	28,6 ± 3,3325 NS	0,010 ± 0,0007*
	Alagado	9,9 ± 0,0006	562,0 ± 0,0315	31,2 ± 7,5269	0,008 ± 0,0008
	% do Controle	80	93	109	80

Para cada parâmetro, a significância estatística entre os tratamentos foi obtida por meio do teste- *t*. As médias representam cinco repetições ± S.E. DIAM = diâmetro do coleto; ALT = altura; AFE = área foliar específica; RAF= razão de área foliar. * P < 0,05; **P< 0,01.

5. CONCLUSÕES

Foram verificadas variações interclonais em relação à tolerância ao alagamento do substrato. Os sete clones de *T. cacao* avaliados apresentaram de um modo geral, diminuições no crescimento, mesmo com incremento na alocação de biomassa caulinar, exceto para os clones CP-06 e CEPEC-2007.

O decréscimo na abertura estomática e, conseqüentemente, limitação difusiva de CO₂ para a fotossíntese, acompanhados pela diminuição de área foliar, contribuíram para redução da fixação de carbono e da biomassa de plantas alagadas.

Dentre os clones avaliados, os CCN-10 e CP-49 apresentaram maior tolerância ao estresse hídrico por alagamento, justificada pelo fato desses clones terem apresentado os maiores valores médios para a maioria dos parâmetros fotossintéticos avaliados, mesmo apresentando alterações em seu comportamento fisiológico.

Altas taxas de sobrevivência e crescimento do clone CCN-10 estão relacionadas com a capacidade de manutenção de valores elevados de *g_s* e *A* em condições de alagamento do substrato.

O presente estudo mostrou que dentre os sete clones de *T. cacao* avaliados de acordo com a tolerância ao alagamento do substrato, os clones CEPEC-2008 e PS-1319 não são tolerantes a esse tipo de estresse.

REFERÊNCIAS

AKILAN, K.; FARREL, R. C. C.; BELL, D. T.; MARSHALL, J. K. Responses of clonal river red gum (*Eucalyptus camaldulensis*) to waterlogging by fresh and salt water. **Austr. J. Exp. Agric.** v. 37, p. 243-248, 1997.

ALEMANNI, L.; RAMOS, T.; GARGADENEC, A.; ANDARY, C.; FERRIERE, N. Localization and identification of phenolic compounds in *Theobroma cacao* L. somatic embryogenesis. **Ann. Bot.** v. 92, p. 613-623, 2003.

ALMEIDA, A-A.F.; VALLE, R.R. Análise de crescimento de dez cacauzeiros híbridos. **Theobroma.** v. 18, n. 2, p. 95-113, 1988.

ALMEIDA, A-A.F.; AGUILAR, M.A.G.; ARAÚJO, I.S.; VALLE, R.R. Anatomical modifications in two cacao genotypes infected by *Crinipellis pernicioso*. **Agrotropica.** v. 10, n. 3, p. 199-202, 1998.

ANDERSEN, P.C.; LOMBARD, P.B.; WESTWOOD, M.N. Effect of root anaerobiosis on the water relations of several *Pyrus* species. **Physiol. Plant.** v. 62, p. 245-252, 1984.

ARRUDA, G.M.T.; CALBO, M. E. P. Efeitos da inundaç o no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carna ba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore). **Acta Bot. Bras.** v. 18, n. 2, p. 219-224, 2004.

ASHRAF, M. Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of Blue panicgrass (*Panicum antidotale* Retz) under salinity or waterlogging. **Plant Sci.** v. 165, p. 69-75, 2003.

BLANCH, S.J.; GANF, G.G.; WALKER, K.F. Growth and resource allocation in response to flooding in the emergent sedge *Bolboschoenus medianus*. **Aquat. Bot.** v. 63, p. 145-160, 1999.

BRADFORD, K.J. Effects of soil flooding on leaf gas exchange of tomato plants. **Plant Physiol.** v. 73, p. 475-479, 1983.

CAMARGO, F.A.O.; SANTOS, G.A.; ZONTA, E. Altera es eletroqu micas em solos inundados. **Ci ncia Rural.** v.29, n.1, p.171-180, 1999.

CHEN, H.; QUALLS, R.G.; MILLER, G.C. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. **Env. Exp. Bot.** v. 48, p. 119-128, 2002.

CHIARELLO, N.R.; MOONEY, H.A.; WILLIAMS, K.. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. In: PEARCY, R.W.; EHLERINGER, J.R.; MOONEY, H.A.,

RUNDEL, P.W. (eds.). **Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation**. New York: Chapman and Hall. p.327-365, 1989.

CRONQUIST, A.. **An integrated system of classification of flowering plants**. N. York, Columbia Univ. Press. 1262 p, .1981.

DAVIES, F.S.; FLORE, J.A. Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of highbush blueberry. **Physiol. Plant**. v. 67, p. 545-551, 1986.

DENNIS, E.S.; DOLFERUS, R.; ELLIS, M.; RAHMAN, M.; WU, Y.; HOEREN, F.U.; GROVER, A.; ISMOND, K.P.; GOOD, A.G.; PEACOCK, W.J. Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants. **J. Exp. Bot**. v. 51, p. 89-97, 2000.

DOMINGO, R.; PÉREZ - PASTOR, A.; RUIZ – SÁNCHEZ, M.C. Physiological responses of apricot plants grafted on two different rootstocks to flooding conditions. **J. Plant Physiol**. v. 159, p. 725-732, 2002.

DREW, M.C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol**. v. 48, p. 223-250, 1997.

EHLERINGER, J.; BJÖRKMAN, O. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration. **Plant Physiol**. v. 59, p. 86-90, 1977.

FAHN, A. **Plant Anatomy**. 3^a ed. Pergamon Press. 544p, 1982.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Ann. Rev. Plant Physiol.** v. 33, p. 317-345, 1982.

FONSECA, S. E. Avaliação de resistência a *Crinipellis pernicioso* em novos clones de *Theobroma cacao* . **Rev. Agrotr.** v. 2, p. 137-143,1990.

FRITZ, K.M.; EVANS, M.A.; FEMINELLA, J.W. Factors affecting biomass allocation in the riverine macrophyte *Justicia Americana*. **Aquat. Bot.** v. 78, p. 279-288, 2004.

HUNT, R. Growth analysis – plant growth analysis for beginners. **Unwin Hyman**. London. 112p, 1990.

HUNT, R., NEAL, A.M., LAFFARCA, J., MONTSERRAT-MARTI, G., STOCKEY, A., WHITEHOUSE, J. Mean relative growth rate. In: HENDRY, G.A.F.; GRIME, J.P. (eds.). **Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual**. London: Chapman and Hall, p. 98-102, 1993.

ISMAIL, M.R.; NOOR, K.M. Growth and physiological processes of young starfruit (*Averrhoa carambola* L.) plants under soil flooding. **Scien. Hortic.** v. 65, p. 229-238, 1996.

JACKSON, M.B. The impact of flooding stress on plants and crops. http://www.plantstress.com/Articles/waterlogging_i/waterlog_i.htm, 2004

JACKSON, M.B.; COLMER, T.D. Response and adaptation by plants to flooding stress. **Ann. Bot.**, v. 96, p. 501-505, 2005.

JONES, H.G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **J. Exp. Bot.** v. 49, p. 387-398, 1998.

KOZLOWSKI, T.T.; KRAMER, P.L.; PALLARDY, S.G. **The physiological ecology of wood plants**. Academic Press, San Diego, p. 656, 1991.

KOZLOWSKI, T.T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiol. Mon.** 1, p. 1–29, 1997.

LEAL, J. B. Diversidade genética de cacauzeiros (*Theobroma cacao* L.) resistentes à vassoura-de-bruxa com base em marcadores RAPD e microssatélites. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular), Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, 2004. 61p.

LICHTENTHALER, H.K. Vegetation stress: an introduction to stress concepts in plants. **J. Plant Physiol.** v. 148, p. 4-14, 1996.

LOBO, P.C.; JOLY, C.A. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do Sudeste do Brasil. in: RODRIGUES, R. R.; FILHO, F. L. (eds.) **Matas ciliares conservação e recuperação**. Edusp, p. 143-157, 2000.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras - Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Ed. Plantarum LTDA, Nova Odessa, 1992.

LORENZI, H., MATOS, F.J.A. **Plantas Medicinais no Brasil - Nativas e Exóticas**. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda, p. 528, 2002.

LUCHESE, A.A. Utilização prática da análise de crescimento vegetal. **Anais da ESALQ**, Piracicaba, v. 41, p. 181-202, 1984.

MCKERSIE, B.D. **Plant environment interactions and stress physiology**. Module 2. p. 83-460, 2001.

MEDRI, M.E. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e à aplicação de etrel. **Rev. Bras. Bot.** v. 21, p. 261-267, 1998.

METCALFE, C.R., CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. Clarendon Press, Oxford, 2ª edição, v. 1, p. 724, 1979.

MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A-A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, M.A.G.; MANGABEIRA, P.A.O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Env. Exp. Bot.** v. 50, p. 221-231, 2003.

MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A-A.F.; GOMES, F.P.; SILVA, D.C.; MANGABEIRA, P.A.O. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. **New Forest**. v. 29, p. 161-168, 2005a.

MIELKE, M.S.; MATOS, E.M.; COUTO, V.B.; ALMEIDA, A-A.F.; GOMES, F.P.; MANGABEIRA, P.A.O. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. **Acta Bot. Bras.** v. 19, n. 4, p. 905-911, 2005b.

MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A-A.F.; GOMES, F.P. Photosynthetic traits of five neotropical rainforest tree species: interactions between light response curves and leaf-to-air vapour pressure deficit. **Braz. Arch. Biol. Techn.** v. 48, p. 815-824, 2005c.

N'GORAN, J.A.K.; LAURENT, V.; RISTERUCCI, A.M.; LANAUD, C. Comparative genetic diversity studies of *Theobroma cacao* L. using RFLP and RAPD markers. **Heredity**. v. 73, p. 589-597, 1994.

NÚÑEZ-ELISEA, R.; SCHAFFER, B.; FISHER, J. B.; COLLS, A. M.; CRANE, J. H. Influence of flooding on net CO₂ assimilation, growth and stem anatomy of *Annona* species. **Ann. Bot.** v. 84, p. 771-780, 1999.

ORCHARD, J. E., HARDWICK, K. Photosynthesis, carbohydrate translocation and metabolism of host and fungal tissues in cacao seedlings infected with *Crinipellis pernicioso*. **Proc. 10th Int. Cocoa Res. Conf.**, Santo Domingo, 1987, p. 325-330, 1988.

PACHEPSKY, L.B.; ACOCK, B. An adequate model of photosynthesis – II. Dependence of parameter on environmental factors. **Agric. Syst.** v. 50, p. 227-238, 1996.

PEREIRA, J.S. Gas exchange and growth. In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (eds.) **Ecophysiology of Photosynthesis**. Berlin: Springer-Verlag, p. 147-181, 1995.

PEREIRA, J. N.; RIBEIRO, J. F.; FONSECA, C. E. L. Crescimento inicial de *Piptadenia gonoacantha* (Leguminosae, Mimosoideae) sob inunda  o em diferentes n veis de luminosidade. **Rev. Bras. Bot.** v 24, n. 4, p. 561-566, 2001.

PEZESHKI, S.R. Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. **Photosynthetica**. v. 28, p. 423–430, 1993.

PEZESHKI, S.R. Responses of baldcypress (*Taxodium distichum*) seedlings to hypoxia: leaf protein content, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activity and photosynthesis. **Photosynthetica**. v. 30, p. 59-68, 1994.

PEZESHKI, S.R. Wetland plant responses to soil flooding. **Env. Exp. Bot.** v. 46, p. 299-312, 2001.

PIO CORREA, M. **Diccion rio das plantas  teis do Brasil e das ex ticas cultivadas**. Imprensa Nacional. Rio de Janeiro. 1926.

PINAZZA, L.A., ALIMANDRO, R. Uma longa crise: a saga do cacau no Brasil e no mundo se espalha em uma cronologia de altas e baixas. Gosto de vitória: desmancha-se a densa nuvem cinzenta que paira sobre as perspectivas da cacauicultura baiana. **Agroanalysis**, v. 9, n. 21, p. 59-66, 2001.

RADFORD, R. J. Growth analysis formula their use and abuse. **Crop Scien.** V. 7, p. 171-175, 1967.

RICHARDS, F.J. The quantitative analysis of growth. In: STEWARD, F. C. (Ed.) **Plant physiology: a treatise**. New York: Academic Press. p. 3-76, 1969.

SANTOS, I.C.F., ALMEIDA, A-A.F., VALLE, R.R. Chlorophyll fluorescence parameters characterizing the development of two cacao genotypes infected by witches' broom. *Photosynthetica*, v. 35, n. 1, p. 29-39, 1998.

SCHAFFER, B.; ANDERSEN, P. C.; PLOETZ, R. C. Responses of fruit trees to flooding. **Hort. Rev.** v. 13, p. 257-313, 1992.

SCHAFFER, B. Flooding responses and water – use efficiency of subtropical and tropical fruit trees in an environmental sensitive wetland. **Ann. Bot.** v. 81, p. 475-481, 1998.

SING, A.B.P.; TUCKER, K.A.; SUTTON, J.D. ; BHARDWAJ, H.L. Flooding reduced gas exchange in snap bean. **Hort Scien.** v. 26, p. 372-373, 1991.

SOUNIGO, O., LACHENAUD, P., BASTIDE, P., CILAS, C., N'GORAN, J., LANAUD, C. Assessment of the value of doubled haploids as progenitors in cocoa (*Theobroma cacao* L.) breeding. **J. Appl. Gen.** v. 44, n. 3, 2003.

SOUSA, C. A. F.; SODEK, L. The metabolic response of plants to oxygen deficiency. **Braz. J. Plant Physiol.** v. 14, n. 2, p. 83-94, 2002.

SOUZA, C.A.S.; DIAS, L.A.S. Melhoramento ambiental e sócio-economia. In.: DIAS, L.A.S., ed. **Melhoramento genético do cacauero**. Viçosa, FUNAPE, UFG, p. 1-47, 2001.

STEUDLE, E.; PETERSON, C.A. How does water get through roots? **J. Exp. Bot.** v. 49, n. 322, p. 775-788, 1998.

TOPA, M. A.; MCLEOD, K. W. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: A possible avoidance mechanism to anerobic growth conditions. **Physiol. Plant.** v. 68, p. 540-550, 1986.

VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. Plant adaptations to anaerobic stress. **Ann. Bot.** v. 79, p. 3-20, 1997.

VISSER, E.J.W.; VOESENEK, L.A.C.J.; VARTAPETIAN, B.B.; JACKSON, M.B. Flooding and plant growth. **Ann. Bot.** v. 91, p. 107-109, 2003.

ZHANG, J.; ZHANG, X. Can early wilting of old leaves account for much of the ABA accumulation in flooded pea plants? **J. Exp. Bot.** v. 45, p. 1335-1342, 1994.

WHITE, S. D.; GANF, G. G. A comparison of the morphology, gas space anatomy and potential for internal aeration in *Phragmites australis* under variable and static water regimes. **Aquat. Bot.** v. 73, p. 115-127, 2002.