

TROCAS GASOSAS EM MAMOEIRO 'GOLDEN': RELAÇÕES ENTRE  
PLANTAS INTEIRAS E FOLHAS INDIVIDUAIS

**TIAGO MASSI FERRAZ**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE  
DARCY RIBEIRO - UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
FEVEREIRO - 2008

TROCAS GASOSAS EM MAMOEIRO 'GOLDEN': RELAÇÕES ENTRE  
PLANTAS INTEIRAS E FOLHAS INDIVIDUAIS

**TIAGO MASSI FERRAZ**

Tese apresentada ao Centro de Ciências e  
Tecnologias Agropecuárias da Universidade  
Estadual do Norte Fluminense Darcy  
Ribeiro, como parte das exigências para  
obtenção do título de Mestre em Produção  
Vegetal

Orientador: Prof. Eliemar Campostrini

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
FEVEREIRO - 2008

# TROCAS GASOSAS EM MAMOEIRO 'GOLDEN': RELAÇÕES ENTRE PLANTAS INTEIRAS E FOLHAS INDIVIDUAIS

**TIAGO MASSI FERRAZ**

Tese apresentada ao Centro de Ciências e  
Tecnologias Agropecuárias da Universidade  
Estadual do Norte Fluminense Darcy  
Ribeiro, como parte das exigências para  
obtenção do título de Mestre em Produção  
Vegetal

Aprovada em 15 de fevereiro de 2008

Comissão Examinadora:

---

Dr. Ricardo Miguel Penchel Filho (Ph.D., Fisiologia Vegetal) – Aracruz Celulose S.A.

---

Prof. Elias Fernandes de Sousa (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF

---

Prof<sup>ª</sup>. Mara de Menezes de Assis Gomes (D.Sc., Biologia Vegetal) - FAETEC

---

Prof. Eliemar Campostrini (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF  
(Orientador)

Aos meus pais Sebastião Ferraz (*in memoriam*) e Eliane Zappala Massi;  
A minha irmã Talita Zappala Massi Magalhães;  
À minha amada Monique Carriello Gama,

Dedico este trabalho.

## AGRADECIMENTO

A Deus, por tudo;

À CAPES, pela concessão da bolsa;

À UENF e à Caliman Agrícola SA, pela oportunidade de realizar este trabalho;

Aos meus pais Sebastião Ferraz (*in memoriam*) e Eliane Zappala Massi, pelo amor, carinho, dedicação e exemplo de vida;

À minha amada Monique Carriello Gama, pelo amor, dedicação, compreensão, apoio e companheirismo;

A minha irmã Talita, pelo carinho e dedicação, e ao meu padrasto, Jorge Neves de Magalhães, pelos conselhos;

Ao meus avós de consideração, Walter Freitas da Câmara e Conceição Carriello, pelo incentivo e exemplo de caráter e honestidade;

À minha sogra e amiga, Nilma Carriello Gama, pelas palavras de incentivo e pelo apoio;

Ao mestre e amigo, Prof. Eliemar Campostrini, pelos ensinamentos, conselhos e orientações;

Ao Prof. Elias Fernandes de Souza, pela colaboração e ao Dr. David Michael Glenn, pela co-orientação e total apoio;

Aos parceiros de campo; Fabrício, Elieuder e, em especial, a Alena pela ajuda incondicional neste trabalho.

## SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS .....	vii
LISTA DE TABELAS .....	ix
LISTA DE FIGURAS .....	x
RESUMO .....	xiii
ABSTRACT .....	xiv
1.INTRODUÇÃO .....	01
2. REVISÃO DE LITERATURA .....	05
2.1 Aspectos econômicos .....	05
2.2 Estudos ecofisiológicos .....	06
2.2.1 Água .....	09
2.2.2 Temperatura .....	13
2.2.3 Luz .....	15
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	19

3.1 Material vegetal e condições de cultivo .....	19
3.2 Variáveis ambientais .....	20
3.3 Medição das trocas gasosas.....	21
3.4 Determinação da eficiência fotoquímica.....	24
3.5 Índice SPAD-502.....	25
3.6 Determinação do fluxo de seiva xilemática.....	25
3.7 Delineamento experimental e análise estatística .....	27
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	28
4.1 Variáveis climáticas, eficiência fotoquímica e trocas gasosas.....	28
4.2 Relações entre o fluxo de seiva xilemática e a transpiração em planta inteiras.....	47
5. RESUMO E CONCLUSÕES .....	54
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	56
7. APÊNDICE .....	67

## LISTA DE SÍMBOLOS

A	Taxa fotossintética líquida
ABA	Ácido abscísico
AF	Área foliar
D	Densidade do ar
DFMD	Depressão da fotossíntese ao meio dia
$DPV_{\text{folha-ar}}$	Déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar
E	Transpiração
$e_{\text{ar}}$	Pressão de vapor do ar que circunda a folha
$e_{\text{sfolha}}$	Pressão de vapor de saturação dentro da folha
FFF	Fluxo de fótons fotossintéticos
F	Fluxo de ar
$F_0$	Fluorescência inicial
$F_m$	Fluorescência máxima
$F_v$	Fluorescência variável
$F_v / F_m$	Rendimento quântico máximo do PSII
$g_c$	Condutância da planta inteira
$g_s$	Condutância estomática
LEDS	Light Emitting Diodes

NCF	Nervura central da folha
PSII	Fotossistema II
Qa	Quinona A
$q_N$	Quenching não-fotoquímico
$q_P$	Quenching fotoquímico
$T_{ar}$	Temperatura do ar
u	Densidade de fluxo de seiva

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Dados de temperatura da copa ( $^{\circ}\text{C}$ ): máxima, média e mínima dos quatro dias de experimento das plantas cobertas com balão (Plantas c/balão) e das plantas sem os balões (plantas s/balão).

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Esquema do aparato utilizado para a medição das trocas gasosas na planta inteira. O mamoeiro foi coberto por um balão feito de filme de poliéster transparente Mylar<sup>®</sup>, acoplado a um ventilador.
- Figura 2 - Valores diários de temperatura máxima e mínima do ar e valores médios de umidade relativa do ar nos quatro dias de experimento em julho de 2006.
- Figura 3 - Valores por hora do fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) e do déficit de pressão de vapor de ar (DPV) nos quatro dias de experimento em julho de 2006.
- Figura 4 - Valores médios da relação  $F_v/F_m$  em três horários do dia nos quatro dias de experimento em julho de 2006. Plantas dentro dos balões (■) e plantas fora dos balões (□). Cada símbolo representa a média de 32 repetições. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem estatisticamente entre si – comparação entre tratamentos e médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem estatisticamente entre si – comparação entre horários (Tukey 5%).

- Figura 5 - Comparação entre a % de fotoinibição entre os tratamentos. Plantas dentro dos balões (■) e plantas fora dos balões (□). Cada coluna representa a média de 30 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).
- Figura 6 - Valores médios diários da condutância na planta inteira ( $g_c$ , ●) e na folha única ( $g_s$ , ○) e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV, ▲) em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão, n=30.
- Figura 7 - Relação entre a condutância estomática ( $g_s$ , mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e a transpiração (mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) medidas em folhas individuais.
- Figura 8 - Valores médios diários da taxa fotossintética líquida em plantas inteiras em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão, n=30.
- Figura 9 - Valores médios diários da taxa fotossintética líquida em quatro dias de julho de 2006. Taxa fotossintética líquida em plantas inteiras (■) e taxa fotossintética líquida em folhas individuais (□). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).
- Figura 10 - Relação entre a taxa fotossintética líquida em plantas inteiras com a taxa fotossintética líquida em folhas individuais em quatro dias de julho de 2006. As barras indicam o erro padrão, n=30.
- Figura 11 - Foto ilustrativa de uma planta de mamoeiro com sete meses (A) e três meses de idade (B) a fim de mostrar a inserção das folhas no tronco, o que permite uma otimização da luz no dossel da cultura, evitando o auto-sombreamento do dossel.
- Figura 12 - Valores diários da taxa transpiratória em plantas inteiras em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão, n=30.

Figura 13 - Valores médios diários da transpiração em quatro dias de julho de 2006. Medidas da transpiração em plantas inteiras (■) e medidas da transpiração em folhas individuais (□). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 14 - Relação entre a transpiração medida na planta inteira com a transpiração medida em folhas individuais. Valores médios diários da transpiração em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão, n=30.

Figura 15 - Relações entre a assimilação fotossintética de carbono e transpiração em plantas inteiras de mamoeiro Golden cultivadas em condição de campo (Sooretama/ES).

Figura 16 - Relação entre a transpiração instantânea medida na planta inteira com o coeficiente de Granier (Granier, 1985). Valores da transpiração em  $L\ m^{-2}\ h^{-1}$  de área foliar.

Figura 17 - Relações entre o fluxo de seiva xilemática e o coeficiente de Granier (GRANIER, 1985).

Figura 18 - Valores médios diários do coeficiente de Granier (Granier, 1985 (■), valores da transpiração em  $L\ m^{-2}\ h^{-1}$  de área foliar (□) ) em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão, n=30.

Figura 19 -Relação entre o fluxo de seiva xilemática e a evapotranspiração de referência. Cada ponto representa a media de 10 repetições.

Figura 20 - Relação entre a transpiração da planta inteira e a evapotranspiração de referência. Cada ponto representa a media de 10 repetições.

## RESUMO

FERRAZ Tiago Massi; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; fevereiro 2008; **Trocas gasosas em mamoeiro em condições de campo: plantas inteiras versus folhas individuais**; Orientador: Professor Eliemar Campostrini (UENF); Co-orientador: David Michael Glenn (USDA/USA).

Os objetivos deste trabalho foram (i) quantificar a assimilação fotossintética do carbono e a taxa transpiratória em plantas inteiras de mamoeiro do genótipo Golden (seis meses de idade e área foliar média de  $3,5\text{m}^2$ ) cultivadas em condição de campo e fertirrigadas por gotejamento; (ii) buscar possíveis relações entre a transpiração da planta inteira e a temperatura das sondas do medidor do fluxo de seiva xilemática inseridas no tronco das plantas; (iii) efetuar relações entre as medidas das trocas gasosas de plantas inteiras com folhas individuais. O experimento foi conduzido em um plantio comercial na fazenda Caliman Agrícola SA, Sooretama/ES. Para tanto, foi montado um aparato para a medição das trocas gasosas em cinco plantas inteiras. Cada planta foi coberta com um balão feito de filme de poliéster transparente Mylar<sup>®</sup> com uma transmitância na região fotossinteticamente ativa de aproximadamente 90%, e o volume de cada balão transparente foi de 3.400L. Em cada balão, foi acoplado um ventilador com fluxo de ar constante, e a completa renovação de ar dentro do balão foi a cada 4 s. Ao

mesmo tempo, e em outras quatro plantas ao lado das plantas com balão, foi feita a medição das trocas gasosas em folha individual completamente expandida e crescida a pleno Sol (13<sup>a</sup> a 14<sup>a</sup> folha contada a partir do ápice), por meio de um sistema portátil de medições de trocas gasosas modelo LI-6200. Dentro de cada balão utilizado para cobrir as plantas e em cada planta, foram instalados sensores do medidor do fluxo de seiva xilemática. Nas condições climáticas avaliadas (céu claro, temperatura média do ar de 23°C) e nas condições de manejo da cultura, uma planta de mamoeiro transpirou diariamente (6 às 17h) 8,6L de água e assimilou 67g de CO<sub>2</sub> (18,27g de C). Nestas condições, as plantas dentro dos balões apresentaram uma razão de transpiração de 154g de H<sub>2</sub>O por cada grama de CO<sub>2</sub> assimilado. Em ambas as condições (plantas dentro e plantas fora dos balões), foi observado o processo fotoinibitório da fotossíntese, avaliado por meio da fluorescência. Entretanto, por meio da termometria infravermelho e em relação às plantas fora dos balões, não foi observado estresse por alta temperatura nas plantas avaliadas dentro dos balões. As medidas da taxa fotossintética líquida em plantas inteiras de mamoeiro foram bem correlacionadas com as medidas da taxa fotossintética líquida de folhas individuais. Porém, as medidas feitas em folhas individuais superestimaram a transpiração da planta inteira. Neste experimento, foi obtida ainda uma relação positiva ( $R^2=0,85$ ) entre a transpiração instantânea medida na planta inteira com o coeficiente de Granier. Foi possível encontrar uma correlação satisfatória ( $R^2=0,89$ ) entre a transpiração instantânea medida na planta inteira e a evapotranspiração de referência ( $ET_0$ ), o que pode representar uma metodologia de baixo custo e fácil manutenção para a estimativa de demanda hídrica do mamoeiro. Tal fato pode ser importante para o manejo de irrigação localizada e fertirrigação do mamoeiro, o que possivelmente pode resultar em uma maior eficiência de uso da água e fertilizantes em plantios comerciais da espécie.

## ABSTRACT

FERRAZ Tiago Massi; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; February 2008; **Gas exchange in papaya plants on field: whole canopy versus single leaves**; Advisor: Professor Eliemar Campostrini (UENF); Co-advisor: David Michael Glenn (USDA/USA).

The aims of this work were (1) quantify the photosynthetic carbon assimilation and transpiration rate in whole plants of 'Golden' papaya (six months of age and average leaf area of 3.5m<sup>2</sup>) cultivated under field conditions with drip fertigation; (2) to determine the relationship between whole plant transpiration and sap flow temperature inserted in the trunk of the plants; (3) to determine the relationship between whole plant gas exchange measures and individual leaves. The experiment was conducted in a commercial planting at the Caliman Agricola SA farm, Sooretama/ES. A chamber was constructed to measuring gas exchange in five whole plants. Each plant was covered with a chamber made of transparent polyester film Mylar®, with transmittance in the photosynthetic active region of almost 90% and the volume of each chamber was 3.400L. Each chamber used a constant air flow fan, resulting in the complete exchange of air inside the chamber every 4 seconds. Gas exchange of individual fully exposed and expanded leaves (13th and 14th leaf counted from the apex) was measured with a portable gas exchange system (model

LI-6200). Individual leaf measurements were conducted on plants adjacent to the 5 plants. Within each chamber sap flow meter sensors were installed. A climatological mini-station was located nearby. Under the climatological conditions evaluated (clear sky, average air temperature of 23°C) and crop management conditions, a papaya plant transpired (6:00 to 17:00 pm) 8,6 L of water and assimilated 67g of CO<sub>2</sub> (18,27g of C). In this study, the plants within the chamber had a transpiration ratio of 154g of H<sub>2</sub>O per gram of assimilated CO<sub>2</sub>. In both studies (plants inside and outside the chamber), we measured significant photoinhibition by fluorescence emission. An infrared thermometer measured leaf temperature inside and outside the chambers, and did not indicate high temperature stress in plants within the chambers. The net photosynthetic rate measured in whole papaya plants were well correlated with net photosynthetic rate measured in individual leaves. However, the individual leaves data overestimated the whole plant transpiration. A satisfactory relation ( $R^2=0,85$ ) was observed between instant transpiration in the whole plant with the Granier's coefficient. It was possible to obtain a satisfactory correlation ( $R^2=0,89$ ) between instant transpiration values in the whole plant and the evapotranspiration reference (ET<sub>0</sub>), which may represent a low cost methodology to estimate papaya water demand. These results are important for irrigation management and fertigation of papaya plants, and will result in greater water and fertilizer use efficiency in commercial papaya plantings.

## 1. INTRODUÇÃO

No Brasil, a produtividade do mamão está entre as maiores do mundo ( $45,2t\ ha^{-1}$ ), o que faz ser considerado o maior produtor mundial (FAO, 2007). Em 2005, o Brasil produziu 1.612,35t (FAO, 2007). O Estado da Bahia é o maior produtor nacional, com uma produção de 727.000t. Em 2005, este valor representou 46,2% da produção nacional e, na classificação nacional, o estado do Espírito Santo, com 40% (629.230t), é o segundo colocado (IBGE, 2007).

Essas informações mostram a grande importância da produção brasileira de mamão. Implica a geração de emprego e renda para as regiões produtoras, bem como a criação de saldo positivo na balança comercial brasileira, em virtude das exportações de frutos da espécie para o mercado europeu e norte americano.

Tal importância econômica e social da cultura pode mostrar a necessidade constante de pesquisas relacionadas à compreensão dos efeitos da disponibilidade de água no solo e no ar, da temperatura e da irradiância sobre a assimilação fotossintética do carbono e sobre a transpiração. Ainda torna-se importante buscar metodologias mais precisas, e que realmente quantifiquem as trocas gasosas no local onde os frutos do mamoeiro são produzidos. Ao se conhecer como os efeitos do ambiente supracitados afetam a assimilação fotossintética do carbono e a transpiração, podem-se traçar práticas de manejo para otimizá-los, bem como melhorar a eficiência no uso da água.

Por meio das ações dos fatores do ambiente sobre a planta do mamoeiro, a taxa fotossintética líquida pode ser controlada pelos mecanismos estomáticos e não-estomáticos. O entendimento da contribuição desses mecanismos sobre o processo de incorporação do carbono em *Carica papaya* L. é de extrema relevância para se traçar práticas de manejo em plantios comerciais da espécie. Aumentar a taxa fotossintética em plantas cultivadas em condição de campo poderá ser uma importante alternativa para se obter ganhos de produtividade.

A busca do aumento de produtividade é o maior objetivo das empresas produtoras de frutos do mamoeiro. Assim, o entendimento de como os fatores do ambiente influenciam a taxa fotossintética torna-se muito importante, uma vez que a otimização de tais fatores pode propiciar elevações na taxa fotossintética líquida e, possivelmente, contribuir para o aumento da produtividade e qualidade do mamoeiro (Salazar, 1978).

Em todo o ciclo da cultura, a produtividade final é o resultado de um processo integrado entre a planta e o ambiente. Zelitch (1982) mostrou que a taxa fotossintética líquida e a produção estão relacionadas positivamente, quando as determinações da taxa fotossintética líquida são efetuadas na planta inteira. Entretanto, os aparelhos portáteis utilizados para a estimativa da assimilação fotossintética foram projetados para a medida de uma única folha, ou parte desta. Tal medida apresenta uma grande variabilidade, quando comparada a de uma planta inteira (Poni et al., 1997). Essas diferenças se devem às alterações na quantidade de luz recebida, no déficit de pressão de vapor e na ontogenia diferencial entre as folhas em diferentes pontos do dossel (Katerji et al., 1994). Diante da diferença da taxa fotossintética entre as folhas nos diversos pontos, existe a dificuldade em extrapolar as medidas feitas em apenas uma única folha para a planta inteira. Portanto, a utilização de técnicas para medir assimilação/liberação de CO<sub>2</sub> em plantas inteiras sob condições de campo torna-se de grande importância, uma vez que se pode ter a medida mais precisa e real da incorporação de carbono na planta. Um raciocínio semelhante pode ser feito ao se relatar sobre a transpiração.

A quantificação da assimilação fotossintética e das taxas de transpiração tem sido feita em plantas inteiras em condição de campo. Esta técnica utiliza balões que cobrem toda a parte aérea da planta e, a estes balões, são acoplados os

analisadores de gás por infravermelho e coletores de dados de temperatura e umidade relativa. Esta ação permite determinar valores mais próximos de fotossíntese e transpiração de plantas cultivadas em condição de campo. Esta técnica também é muito importante pois, por meio dela, é possível estimar *in situ* o uso da água pelas culturas (Corelli e Magnanini, 1993; Lakso et al., 1996, Wunsche e Palmer, 1997; Ferrara e Flore, 2003).

Na produção comercial do mamoeiro, a água é um recurso que necessita de considerável racionalidade, uma vez que, em reduzidas quantidades, e em excesso, implica diretamente queda de produtividade. O estresse hídrico no mamoeiro pode induzir uma redução no diâmetro do caule e no crescimento da planta, além de aumentar a produção de flores estéreis (Bernardo et al., 1996). Em elevadas quantidades de água, este recurso pode causar lixiviação de nutrientes e problemas significativos relacionados à reduzida quantidade de oxigênio no solo, com comprometimentos significativos nas trocas gasosas (Marler et al., 1994).

O conhecimento do volume de água transpirado é fundamental no manejo da irrigação localizada e da fertirrigação. Ao se efetuar um manejo de água e aplicação de nutrientes de maneira correta, pode-se ter uma maior eficiência do uso deste recurso e fertilizantes, com redução das perdas por evaporação e por drenagem. Tal ação pode garantir maior produtividade e redução de ações danosas ao meio ambiente, por meio da contaminação do lençol freático e de rios (Coelho Filho et al., 2004). Ter maior eficiência no uso da água pode significar redução nos custos de produção.

A estimativa do uso de água pelas plantas tem sido feita por meio de técnicas que determinam o fluxo de seiva xilemática no caule, utilizando o calor como o marcador do movimento da seiva (Smith e Allen, 1996). Granier (1985) mostrou o método que determina a velocidade da seiva xilemática por meio de sondas inseridas radialmente no tronco. Esta técnica tem sido usada com sucesso em vários estudos relacionados ao uso da água em árvores (Bréda et al., 1985; Loustau et al., 1996; Andrade et al., 1998).

Em mamoeiro, Reis et al. (2006) obtiveram um modelo exponencial para ajustar a técnica que determina o fluxo de seiva xilemática no caule da espécie *Carica Papaya* L. Estes autores observaram que o fluxo de seiva xilemática

apresentou uma correlação elevada e positiva com a taxa fotossintética líquida, mostrando que práticas de manejo que propiciem a elevação no movimento de água na planta (otimização do estado hídrico) podem elevar o ganho de carbono na espécie *Carica papaya* L.

Apesar de Reis et al. (2006) terem mostrado uma técnica para a calibração entre a temperatura das sondas inseridas no tronco do mamoeiro e a quantidade de água que passa pelo tronco, tal proposta foi feita utilizando a injeção de água em um pedaço do tronco da espécie em condições experimentais de laboratório. Para melhor ajuste da técnica, deve-se refazer a calibração das sondas por meio de uma relação entre a temperatura das sondas e o movimento de água no tronco das plantas cultivadas em condição de campo, a fim de se aprimorar ainda mais esses resultados.

Assim sendo, o objetivo deste trabalho foi quantificar a assimilação fotossintética do carbono e a taxa transpiratória em plantas inteiras de mamoeiro do genótipo 'Golden' cultivadas em condição de campo, bem como relacionar estas medidas com as medidas das trocas gasosas em folhas individuais. Além disso, foi possível efetuar relações entre a transpiração determinada em plantas inteiras com a diferença de temperatura de sondas inseridas no tronco.

## **2. REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1. Aspectos econômicos**

Em 2005, de acordo com os dados da Organização para a Agricultura e Alimentação das Nações Unidas (FAO), o Brasil é o maior produtor mundial de mamão, e a produção brasileira representou cerca de 25% da produção mundial. Em 2005, o país produziu 1,6 milhões de toneladas da fruta num total de 5,9 milhões de toneladas da fruta de todo o planeta (FAO, 2007).

A exportação brasileira de frutos do mamoeiro está aumentando ano a ano, e os Estados Unidos e a Europa são os principais mercados importadores desse produto. Em 2004, o país exportou 35.929t (BRAPEX, 2006). Essa quantidade significativa de mamão exportada demonstra todo o potencial desta cultura do ponto de vista econômico relacionado às exportações brasileiras.

As maiores produções e produtividades de mamão no Brasil estão concentradas nos estados do Espírito Santo e Bahia. Como, nestas unidades da federação, as maiores áreas produtivas estão, respectivamente, no extremo sul da Bahia e no norte do Espírito Santo, estas são, portanto, as principais regiões produtoras de mamão do mundo. Essas áreas produtoras, para estes estados, representam uma importante parcela no índice de empregos diretos e indiretos gerados pelo cultivo do mamão (IBGE, 2007; Ruggiero et al., 2003).

No Brasil, os grupos de mamão mais cultivados são o 'Solo' e o 'Formosa' ('Tainung N<sup>o</sup> 1'). Dentro do grupo 'Solo', um mutante selecionado, a partir de uma população do 'Sunrise Solo', é intensamente plantado, tendo boa aceitação no mercado externo, principalmente o europeu. Este mutante é conhecido como 'Golden'. Quando comparado com o genótipo 'Solo', o genótipo 'Golden' se caracteriza por apresentar uma menor concentração de clorofila (Torres-Netto, 2005) e menor produtividade.

## **2.2. Estudos ecofisiológicos**

A vida na terra depende da energia proveniente do sol. A fotossíntese é o único processo de importância biológica, que pode utilizar a energia solar para sintetizar compostos carbonados, que não poderiam ser formados sem uma fonte de energia. A energia estocada nestas moléculas pode ser utilizada mais tarde para impulsionar processos celulares na planta e servir como fonte de energia para todas as formas de vida (Taiz e Zeiger, 2004).

O conceito de seqüestro de carbono foi proposto pela Conferência de Kyoto, em 1997, com a finalidade de conter e reverter o acúmulo de CO<sub>2</sub> na atmosfera, visando à diminuição do efeito estufa. A agricultura é um dos processos que podem contribuir para a redução da concentração do CO<sub>2</sub> na atmosfera. Portanto, nestas condições, a busca de práticas de manejo que visem maximizar o ganho de carbono é de extrema importância. Os resultados do efeito do seqüestro de carbono podem ser quantificados por meio do cálculo da quantidade de CO<sub>2</sub> absorvida no processo de fotossíntese. Entretanto, não deverão ser desconsideradas as perdas de carbono, por meio do processo respiratório da planta e dos microrganismos do solo.

Dentre os aparelhos utilizados para a estimativa da assimilação fotossintética do carbono, os sistemas portáteis de medições de trocas gasosas a infravermelho tem sido os mais utilizados. Porém, estes equipamentos apresentam limitações, quando se extrapolam as medidas feitas por estes equipamentos, em apenas uma folha ou parte desta, para a planta inteira. Estes aparelhos possuem câmaras projetadas para a medida de pequenas partes da planta, tais como, porções

de folhas. As medidas feitas utilizando partes das folhas ou folhas inteiras apresentam uma grande variabilidade, quando comparadas com as de uma planta inteira. Essas diferenças se devem às alterações na quantidade de luz recebida, no déficit de pressão de vapor dentro e nas diferentes fases de crescimento das folhas do dossel. Conseqüentemente, torna-se difícil integrar as medidas feitas em algumas folhas e estimar a assimilação fotossintética da planta inteira. Neste caso, é necessária a utilização de técnicas específicas para medir o fluxo do CO<sub>2</sub> em plantas inteiras sob condições de campo, que poderão ser de extrema importância na estimativa da incorporação de carbono real.

Uma das técnicas disponíveis para quantificar o fluxo de CO<sub>2</sub> e, ao mesmo tempo, medir diretamente as taxas de transpiração de plantas no campo é a técnica que utiliza balões que cobrem a planta inteira. Nesta condição, na estrutura montada com os balões que cobrem toda a planta, são acoplados os analisadores de gás por infravermelho e coletores automáticos dos dados. Os dados coletados são: diferencial de CO<sub>2</sub>, vapor de água, temperatura do ar, umidade relativa do ar e fluxo do ar que circula nos balões (Corelli e Magnanini, 1993; Lakso et al., 1996, Wunsche e Palmer, 1997; Ferrara e Flore, 2003). Nas condições de campo, tal técnica permite maior precisão para a medida das trocas gasosas e leva em conta a ação dos fatores ambientais nas espécies vegetais em estudo.

Os sistemas para medir as trocas gasosas em plantas inteiras podem ser classificados em três tipos; sistema fechado, semifechado e aberto (Coombs et al., 1985; Bugbee, 1992; Mitchell, 1992). No sistema aberto, a fotossíntese é determinada pelo diferencial de CO<sub>2</sub> do ar que entra e o ar que sai da câmara que envolve a planta. Esse sistema permite determinar rapidamente pequenas alterações na taxa fotossintética com muita precisão (Takahashi et al., 2007). Da mesma forma que a fotossíntese, a transpiração também é determinada no sistema aberto, porém, levando-se em conta o diferencial de vapor de água que entra e o que sai da câmara.

Os sistemas abertos funcionam com a entrada de ar na câmara que mantém a câmara pressurizada. O fluxo de ar que entra na câmara deve ser monitorado constantemente, pois a precisão das medidas das trocas gasosas está relacionada diretamente com as medidas do fluxo de ar (Takahashi et al., 2007; Long, 1985).

Perez Peña (2004) utilizou esta técnica de determinação das trocas gasosas em plantas inteiras de videiras cultivadas no campo com área foliar entre  $6\text{m}^2$  e  $10\text{m}^2$ . Este autor comparou as medidas das trocas gasosas feitas em plantas inteiras, por meio do sistema aberto, com as trocas gasosas em folhas individuais, e verificou que os valores das taxas fotossintéticas das plantas inteiras foram bem menores em relação aos valores das taxas fotossintéticas da folha única. Em contrapartida, os valores das taxas transpiratórias foram maiores quando determinados na folha única em comparação com os valores determinados na planta inteira.

Em condição de campo, Giuliani et al. (1997) também utilizaram a técnica de determinação das trocas gasosas em plantas inteiras e calcularam a condutância estomática de macieiras de cinco anos de idade e área foliar entre  $10\text{m}^2$  e  $20\text{m}^2$ . Estes autores observaram que os ajustes na condutância estomática da planta inteira dependem do *status* vegetativo-reprodutivo da planta, e tais ajustes controlam o equilíbrio entre a fotossíntese e a transpiração. Neste trabalho, os autores demonstraram que as câmaras de trocas gasosas em macieiras podem estimar muito bem as taxas fotossintéticas/transpiratórias e sobrepor as dificuldades de extrapolar as respostas fisiológicas em nível foliar para a planta inteira.

A busca pelo aprimoramento e automatização da técnica de determinação das trocas gasosas em plantas inteiras em condição de campo poderá permitir o monitoramento das características fisiológicas em um período de tempo maior. Dessa forma, Medhurst et al. (2006) projetaram câmaras para determinar as trocas gasosas em pinheiros de 40 anos de idade na região norte da Suécia. Estes autores monitoraram 12 plantas por um ano, utilizando o sistema fechado, o que permitiu comparar as respostas fisiológicas sob diferentes concentrações de  $\text{CO}_2$  (365 ppm e 700 ppm, utilizando atmosfera forçada) e diferentes temperaturas do ar dentro das câmaras ( $+2.8^\circ\text{C}$  a  $+5.6^\circ\text{C}$ ). Este trabalho mostrou que o incremento de  $\text{CO}_2$  promoveu maiores taxas fotossintéticas, porém não foi relatado efeito nas taxas transpiratórias. Desta maneira, devem ser feitos mais estudos, uma vez que estes autores tiveram o objetivo de projetar e demonstrar a eficiência da técnica automática utilizada.

### 2.2.1. Água

A demanda e a disponibilidade de água estão entre os fatores mais importantes que influenciam a adaptação, o desenvolvimento e o crescimento das plantas, bem como a produtividade e a economia de sistemas agrícolas. Devido ao cenário de mudança climática global, que vem gerando um aumento da escassez de água, reduções enormes no rendimento das culturas estão ocorrendo e essa escassez de água representa uma das grandes limitações à expansão da agricultura (Chaves e Oliveira, 2004).

As respostas das plantas ao estresse hídrico podem ser maiores ou menores de acordo com a superposição de outros estresses, como temperatura e luz. O estresse hídrico pode ocorrer como consequência de uma diminuição sazonal da disponibilidade de água no solo, ou ainda pelas variações de demanda transpiratória ao longo do dia. A intensidade e a duração desses estresses determinam os efeitos produzidos pela seca (Chaves e Oliveira, 2004).

A exposição das plantas à deficiência hídrica pode reduzir a capacidade de assimilação de  $\text{CO}_2$  e induzir o acúmulo de ABA (Popova et al., 1996). Como o estômato controla a difusão de  $\text{CO}_2$  e de vapor de água, as respostas dos estômatos (efeitos estomáticos) à deficiência hídrica são fundamentais no controle da eficiência de assimilação de  $\text{CO}_2$  e na economia de água (Gomes et al., 1997). O estresse hídrico também afeta a fotossíntese da planta devido aos efeitos não-estomáticos. Tais efeitos estão relacionados às perturbações nos processos fotoquímicos, por meio da redução no transporte de elétrons, diminuindo a formação de ATP e o poder redutor na forma de NADPH (Lawlor, 2002). Os efeitos não-estomáticos estão relacionados ainda com alterações nos processos bioquímicos (Wise et al., 1991; Kanechi et al., 1996; Lu e Zhang, 1999).

Em mamoeiro, a limitação de água pode causar significativas reduções na condutância estomática, na taxa fotossintética líquida e no rendimento quântico (Marler e Mickelbart, 1998), o que pode afetar significativamente a produtividade. Em plantas de mamoeiro do genótipo Golden, sob condição de deficiência hídrica, a taxa fotossintética líquida é afetada pelos efeitos estomáticos e não-estomáticos (Reis et al., 2004). Estes autores mostraram a existência de algum dano bioquímico e/ou

fotoquímico, que pode ser verificado por meio da redução nos valores do medidor portátil de clorofilas. Esses danos causados pelos efeitos não-estomáticos na assimilação fotossintética do carbono podem causar sérios comprometimentos ao processo fotossintético e, ainda, após a reirrigação, um retardamento ou até um não-restabelecimento dos níveis anteriores ao estresse.

Em relação à disponibilidade de água no solo, o mamoeiro apresenta-se bastante sensível, pois o déficit hídrico pode resultar em estresse e causar uma diminuição da assimilação fotossintética do carbono, o que implica diretamente uma queda de produtividade. Em contrapartida, o excesso de umidade no solo compromete significativamente as trocas gasosas e pode até causar a morte das plantas da espécie (Malo e Campbell, 1986; Ogden et al., 1981; Samson, 1980). Portanto, a avaliação do uso da água no mamoeiro é muito importante para compreender os processos fisiológicos dessa espécie e seus mecanismos regulatórios (como por exemplo, regulação estomática), além de ser importante para o manejo de irrigação, o que possibilita uma maior eficiência de uso de água e fertilizantes.

A eficiência das plantas em moderar a perda de água, ao mesmo tempo em que permite absorção suficiente de  $\text{CO}_2$  para a fotossíntese, pode ser abordada por um parâmetro denominado razão de transpiração. Esse valor é definido como a quantidade de água transpirada pela planta dividida pela quantidade de  $\text{CO}_2$  assimilado pela fotossíntese (Taiz e Zeiger, 2004).

Nas plantas em que o primeiro produto estável da fixação de carbono é um composto de três carbonos (plantas  $\text{C}_3$ ), cerca de 500 moléculas de água são perdidas para cada molécula de  $\text{CO}_2$  fixada pela fotossíntese, resultando em uma razão de transpiração de 500. O inverso da razão de transpiração é chamado de eficiência no uso da água. Plantas com uma razão de transpiração de 500 têm uma eficiência no uso da água de 1/500 ou 0,002 (Taiz e Zeiger, 2004).

Algumas plantas estão adaptadas para a vida em ambientes ou estações do ano especialmente quentes. Essas plantas, denominadas  $\text{C}_4$  e CAM, utilizam variações da rota fotossintética usual para a fixação do gás carbônico. As plantas com fotossíntese  $\text{C}_4$ , cuja razão de transpiração típica é de cerca de 250 e, nas quais um composto de quatro carbonos é o primeiro produto estável da fotossíntese em

geral, transpiram menos água por molécula de CO<sub>2</sub> fixado. As plantas adaptadas ao deserto e com fotossíntese CAM (metabolismo ácido das crassuláceas), nas quais o CO<sub>2</sub> é de início fixado à noite, em ácidos orgânicos de quatro carbonos, têm razões de transpiração ainda menores. Assim, valores de aproximadamente 50 não são pouco usuais (Taiz e Zeiger, 2004).

Diversas técnicas estão disponíveis atualmente para medir ou estimar o uso de água pelas plantas. Porém, a quantificação da transpiração de fruteiras em campo depende de uma série de fatores, como a disponibilidade hídrica, as condições de demanda atmosférica e os fatores ligados à própria planta, como área foliar e arquitetura de copa, e fatores que afetam a capacidade de interceptação da radiação solar e a interação com o vento (Angelocci, 1996; Valancogne et al., 2000).

A estimativa da transpiração pode ser feita por meio de técnicas que determinam o fluxo de seiva xilemática, que utilizam o calor como o marcador do movimento da seiva xilemática (Smith e Allen, 1996), cujo método mais utilizado é o que consiste na instalação de sondas no caule (Wullschlegel et al., 1998). Essa técnica oferece diversas vantagens como a medida direta do fluxo de água na planta, número elevado de repetições, monitoração contínua e, em longo prazo, e uma análise não-destrutiva da transpiração da parte aérea ou da raiz da planta. Atualmente, três tipos gerais de sondas estão disponíveis, a sonda de dissipação térmica, a de balanço de calor e a de pulso de calor (Sakuratani, 1981; Granier, 1985; Smith e Allen, 1996).

O método de dissipação térmica foi relatado por Granier (1985) e determina a velocidade da seiva xilemática por meio da diferença entre sondas aquecidas e não-aquecidas inseridas radialmente no tronco. A dissipação do calor aumenta e a diferença no valor da temperatura entre as duas sondas (aquecida e não-aquecida) decresce, num modelo representado por uma assíntota, com o aumento da velocidade da seiva (Clearwater et al., 1999). Uma grande vantagem desta técnica é a possibilidade de automatizar o sistema de irrigação com base na transpiração da planta (Van Bavel et al., 1996). Uma adaptação do método é a utilização do pulso de calor e não do uso de calor constante (Smith e Allen, 1996). Entretanto, estes autores (1996) relatam que o pulso de calor deverá ser calibrado para cada espécie.

Em mamoeiro, Reis et al. (2006), por meio de calibrações utilizando injeção de água sob pressão, ajustaram um modelo exponencial ( $u=0,5511 \cdot k^{1,9104}$ ) para a relação entre o valor de K e o valor de densidade de fluxo de seiva (u) em  $L h^{-1} m^{-2}$  área de xilema. Este modelo matemático diferiu do modelo proposto por Granier (1985). Reis et al (2006) verificaram que o fluxo de seiva xilemática em  $L h^{-1} m^{-2}$  de área foliar apresentou uma correlação positiva com a taxa fotossintética líquida até valores de  $0,28 L h^{-1} m^{-2}$ , o que evidencia que práticas de manejo que propiciem a elevação no movimento de água na planta (otimização do estado hídrico) podem elevar o ganho de carbono na espécie *Carica papaya* L.

Schmid e Bettner (1999) adaptaram o método de dissipação do calor proposto por Granier (1985) para medir o fluxo de seiva xilemática em videiras com 10 anos de idade e área foliar entre  $3,19 m^2$  e  $4,90 m^2$ . Essas medidas foram comparadas com as medidas das trocas gasosas (planta inteira) feitas nas mesmas plantas, por meio de um analisador de gás por infravermelho. Estes autores encontraram valores máximos da densidade do fluxo de seiva de  $0,09 L m^{-2}$  área foliar  $h^{-1}$  ( $0,06 L cm^{-2}$  xilema ativo  $h^{-1}$ ), e velocidades do fluxo de seiva xilemática entre  $8,4$  e  $12,4 m h^{-1}$ . Observaram também que altas taxas de fluxo de seiva xilemática foram sempre correlacionadas com altas taxas de fotossíntese líquida. Nesse trabalho, o consumo de água nas plantas com área foliar de  $3,19 m^2$  e  $4,90 m^2$ , em um período de 94 dias, foi de 169 e 287L por planta, respectivamente.

Sob condição de campo e por um período de cinco dias, Dragoni et al. (2005), trabalhando em macieiras ('Empire'/M.9), apresentaram uma técnica combinada para medir as taxas transpiratórias. Estes autores relacionaram a taxa transpiratória determinada, por meio do fluxo de seiva xilemática (FSX), utilizando o método de pulso de calor calibrado, e as medidas simultâneas da transpiração de plantas inteiras, por meio de balões montados sobre as plantas. Os valores máximos da taxa transpiratória determinada na planta inteira variaram entre 3 a  $4 L h^{-1} planta^{-1}$ , enquanto os valores da taxa transpiratória estimados pelo FSX variaram entre 3 a  $9 L h^{-1} planta^{-1}$ . Uma análise de regressão revelou uma alta correlação ( $R^2=0,94$ ) entre as duas técnicas, justificando o uso de medidas do fluxo de seiva xilemática para estimar as taxas transpiratórias, após serem calibradas com as medidas das trocas gasosas na planta inteira.

### 2.2.2. Temperatura

Segundo Malo e Campbell (1986), o mamoeiro é originário da América Tropical e, desta forma, apresenta maior crescimento e desenvolvimento em latitudes entre 21° Norte e 21° Sul (Alvez, 2003). Sob condições do campo, os aparatos fotossintéticos são expostos a intensidades variáveis de temperatura que podem resultar em uma típica depressão da fotossíntese ao meio-dia (DFMD) (Hirasawa e Hsiao, 1999). A DFMD é um fenômeno comum em muitas plantas C3, incluindo a soja (Huck et al., 1983), algodão (Pettigrew et al., 1990), arroz (Hirasawa et al., 1989), girassol e videira (Quick et al., 1992).

Este fenômeno ocorre nos horários de maiores valores de déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ( $DPV_{\text{folha-ar}}$ ), reduzindo drasticamente a assimilação de carbono, por meio da redução na condutância estomática (efeitos estomáticos) (Su e Liu, 2005). Tal redução pode causar baixa pressão parcial do  $CO_2$  no mesófilo foliar, limitando a reação de carboxilação da Rubisco. Os fatores do ambiente, como temperatura do ar e umidade relativa, contribuem na magnitude do  $DPV_{\text{folha-ar}}$ , pois esta variável é caracterizada pela diferença entre a pressão de vapor de saturação dentro da folha ( $e_{\text{sfolha}}$ ), controlada pela temperatura da folha, uma vez que, no interior da folha, considera-se 100% de umidade relativa, e a pressão de vapor do ar que circunda a folha ( $e_{\text{ar}}$ ), controlada pela temperatura e umidade relativa do ar. Portanto, nos horários mais quentes do dia, esta variável apresenta-se mais elevada em valores elevados de temperaturas e valores reduzidos de umidade relativa do ar.

Nas folhas, a condutância estomática é reduzida com a sua exposição ao ar seco em condição de campo (Huang et al., 2006). Em geral, o dossel das culturas pode apresentar a mesma resposta à ação do ar seco que as folhas. Portanto, é aceito que modelos de respostas dos estômatos ao ambiente devam incluir a variável DPV ou umidade relativa (Monteith, 1995). O déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ( $DPV_{\text{folha-ar}}$ ) é um dos maiores fatores que controlam a condutância estomática ( $g_s$ ) (El-Sharkawy et al., 1985). Porém, o mecanismo de resposta dos estômatos à ação desta variável do ambiente ainda não é bem conhecido. Alguns autores sugerem que o efeito do  $DPV_{\text{folha-ar}}$  sobre a condutância estomática esteja associado à evaporação periestomática, ou seja, as células estomáticas perderiam

água diretamente para o ar seco em torno da folha, reduzindo a pressão de turgescência (El-Sharkawy et al., 1985).

Marler e Mickelbart (1998) mostraram a dependência no padrão diário das medidas das trocas gasosas em plantas de mamoeiro 'Red Lady' sob condição de campo em relação às condições climáticas. Estes autores observaram que, mesmo em plantas com boa disponibilidade de água no solo e em dias de céu claro (ausência de nuvens), a taxa fotossintética líquida (A), a condutância estomática ( $g_s$ ) e a eficiência instantânea no uso da água declinaram ao meio-dia. Entretanto, nos dias com nuvens, não houve a presença da depressão da fotossíntese ao meio-dia. Essas informações mostram que, em plantas irrigadas durante o horário do meio-dia e em dias claros, um moderado estresse por alta temperatura ou os elevados valores de DPV do ar ( $\approx 3,0$  kPa) podem contribuir para a redução da taxa fotossintética líquida.

Reis (2003) também observou uma relação elevada e negativa entre o  $DPV_{\text{folha-ar}}$  e  $g_s$  em plantas de mamoeiro, e, em dias de céu claro, os valores de  $DPV_{\text{folha-ar}}$  entre 6 e 7kPa corresponderam a valores nulos de condutância estomática, com correspondentes valores próximos de nulos da taxa fotossintética líquida. Em relação à ação do  $DPV_{\text{folha-ar}}$  sobre  $g_s$ , foram obtidos resultados semelhantes aos de El-Sharkawy et al. (1985). Segundo esses autores, a espécie *Carica papaya* foi extremamente responsiva ao  $DPV_{\text{folha-ar}}$ . Em ambientes com uma variação de  $DPV_{\text{folha-ar}}$  de 3,5 a 4,5 kPa, os valores da taxa fotossintética líquida (A) foram 40% inferiores aos medidos em folhas de plantas crescidas em ambientes com 1,0 a 1,5 kPa de  $DPV_{\text{folha-ar}}$ . No trabalho publicado por Reis (2003), os valores extremamente elevados de  $DPV_{\text{folha-ar}}$  foram obtidos no verão, em dias com ausência de nuvens no céu.

Em duas variedades de macieiras, Francesconi et al. (1997) estudaram os efeitos da temperatura, luz e DPV nas trocas gasosas na planta inteira. Estes autores também fizeram medidas das trocas gasosas em folhas individuais, e observaram que a taxa fotossintética líquida estava relacionada negativamente aos aumentos na temperatura do ar de 15 para 34°C e DPV de 7 a 30g m<sup>-3</sup>. Ainda neste trabalho, foi encontrado um ponto de compensação luminoso mais alto na planta inteira do que na folha única, devido à inclusão do componente respiração do tronco e de frutos nas

medidas feitas na planta inteira. Este fato revela que a medida das trocas gasosas feitas na planta inteira apresenta uma maior representatividade com as condições reais da cultura no campo.

Em plantas de mamoeiro dos genótipos 'Sunrise Solo' e 'Tainung 1' cultivados no cerrado baiano, Machado Filho et al. (2006) relacionaram a demanda hídrica da atmosfera avaliada por meio do  $DPV_{ar}$  com as trocas gasosas. Estes autores mostraram que, em ambos os genótipos, valores desta variável do ambiente, em torno de 2,5 kPa às 15h na época seca, em comparação com valores em torno de 1kPa na época chuvosa, causou significativas reduções na condutância estomática, transpiração e taxa fotossintética líquida. Entretanto, nas condições do cerrado baiano, os autores efetuaram medições diárias da taxa fotossintética líquida, tanto no verão como no inverno, e não observaram a DFMD. Segundo estes autores, a presença de nuvens esparsas nos horários potenciais em ocorrer a DFMD pode ter sido o fator responsável pela não-detecção do fenômeno. Nesse estudo, constatou-se que o fechamento estomático causou elevação na eficiência intrínseca no uso da água, cuja resposta foi semelhante para os dois genótipos estudados.

### **2.2.3. Luz**

O processo fotossintético inicia-se com a utilização da luz solar para efetuar a oxidação de moléculas de água. A energia química armazenada na reação de oxidação é processada pela cadeia de transporte de elétrons nos tilacóides dos cloroplastos por uma série de carreadores. Desta maneira, esta energia produz o poder redutor (NADPH) e moléculas de alta energia (ATP), os quais serão utilizados nas reações de redução de carbono (Melis, 1999). A luz é capturada pelos complexos coletores de luz que afunilam a energia luminosa para os centros de reação fotoquímica nos fotossistemas I e II (Cruz et al., 2004). Porém, o excesso desta energia pode ter como consequência a redução ou mesmo a inibição da taxa fotossintética líquida.

O aumento excessivo da luz acima da capacidade de utilização pela fotossíntese pode resultar em uma condição de estresse conhecido como fotoinibição, que causa diminuição da eficiência na incorporação do carbono (Barber

e Anderson, 1992). Esta energia em excesso pode resultar em acúmulo de compostos danosos ao metabolismo, denominados radicais livres, que podem destruir os pigmentos nos cloroplastos e membranas lipídicas (Taiz e Zeiger, 2004).

A fotoinibição é uma condição de estresse em que se verifica uma diminuição do rendimento quântico da fotossíntese, que vem acompanhada por alterações nas atividades do fotossistema II (PSII) (Krause e Weis, 1991). De acordo com o tempo requerido para reverter mudanças no decréscimo da eficiência fotossintética do PSII, esse fenômeno pode ser crônico ou dinâmico (depressão da fotossíntese do meio dia). Na fotoinibição, a energia de excitação excessiva é dissipada como calor, resultando em dano de uma proteína específica (D1), essencial na manutenção da integridade do centro de reação do PSII, o qual pode ser danificado ou apenas inativado (Osmond, 1994). Assim, o fenômeno conhecido como dinâmico ocorre quando a luz excessiva promove uma queda temporária e reversível na eficiência quântica (energia em excesso é desviada em calor e o PSII é apenas inativado). Neste caso, não há redução na taxa máxima de assimilação de CO<sub>2</sub>. Quando o fenômeno é crônico, ou seja, quando o excesso de luz é alto, este excesso provoca dano à proteína D1 (PSII danificado). E, nesse caso, a planta inicia o processo de reparo e, desse modo, tanto a eficiência quântica quanto a taxa máxima de assimilação de CO<sub>2</sub> decaem. Estes efeitos podem durar semanas e até meses (Taiz e Zeiger, 2006).

O funcionamento do PSII pode ser avaliado por meio da fluorescência da clorofila *a*, que é uma das vias de dissipação do excesso de energia de excitação que não foi utilizada na cadeia de transporte de elétrons (Bolhàr-Nordenkampf e Öquist, 1993), sendo um indicador muito sensível de estresse em plantas (Ball et al., 1994). De acordo com Baker (1993), tem-se demonstrado que plantas sob estresse moderado não apresentam decréscimo na atividade potencial do PSII. Entretanto, sob estresse severo, freqüentemente observa-se um marcante efeito fotoinibitório, caracterizado por um decréscimo significativo no rendimento quântico desse fotossistema. O estresse severo pode causar redução na eficiência da fotossíntese, quando em combinação com altos níveis de irradiância. O rendimento quântico máximo do PSII, estimado pela razão  $F_v/F_m$ , indica a probabilidade de um elétron, quando absorvido pelos pigmentos fotossintéticos do PSII, causar a redução da

quinona A ( $Q_A$ ) (Baker, 1991; Krause e Weis, 1991). Valores da relação  $F_v/F_m$  entre 0,75 e 0,85, considerados valores ideais em tecidos fotossintéticos sadios (Bolhàr-Nordenkampf et al., 1989), indicam existir uma probabilidade de 75 a 85% de que os fótons absorvidos pelos pigmentos fotossintéticos do PSII promovam redução em  $Q_A$ .

Uma outra variável da fluorescência utilizada nos estudos relacionados ao processo fotossintético é o dissipador não-fotoquímico (*quenching não-fotoquímico*,  $q_N$ ). O valor dessa variável é incrementado em condições fotoinibitórias (Schreiber e Bilger, 1993). O dissipador fotoquímico (*quenching fotoquímico*,  $q_P$ ) está relacionado com a transferência de elétrons do  $P_{680}$  para a redução da quinona a ( $Q_A$ ) (Baker, 1991). O  $q_N$  é o mais utilizado entre os dois tipos de dissipadores utilizados na determinação dos efeitos de elevados fluxos de fótons fotossintéticos (FFF) sobre o processo fotoquímico. O *quenching* não-fotoquímico é diretamente proporcional à taxa de dissipação da energia na forma de calor (Osmond, 1994). Segundo este autor, em condições fotoinibitórias, os valores do  $q_N$  tornam-se elevados e os valores da relação  $F_v/F_m$  são reduzidos.

Reis (2003) trabalhando com mamoeiros do grupo Formosa cultivados sob condição de campo no norte fluminense, por meio de medições da fluorescência emitida, não verificou o efeito fotoinibitório do processo fotossintético. Segundo este autor, a não-detecção do dano fotoinibitório nas folhas dessas plantas pode estar relacionado ao movimento paraheliotrópico das folhas nos horários mais quentes do dia (11:00 às 14:00h). Este movimento ocorre em situações de elevados valores de fluxo de fótons fotossintéticos (FFF), e nesta condição, as folhas das plantas se mantêm paralelas em relação aos raios solares. Esta condição é característica de genótipos que apresentam elevada área foliar como é o caso do genótipo “Formosa”. Entretanto, ao que tudo indica este “escape” é característica deste genótipo. Desta maneira, ocorre uma minimização da absorção direta da energia luminosa (Long et al., 1994). Em algumas plantas, as folhas apresentam-se perpendiculares aos raios solares na parte da manhã e na parte da tarde, caracterizando o movimento diaheliotrópico. Entretanto, em torno do meio dia, a resposta é paraheliotrópica (Kao e Forseth, 1992). Este movimento, em adição ao controle da fotoinibição, apresenta a capacidade de evitar a elevação da temperatura foliar (Gamon e Percy, 1989). Porém, a saturação luminosa depende em grande intensidade do fluxo de fótons

fotossintéticos na região em que a planta de mamoeiro é cultivada (Campostrini, 2005).

O mamoeiro apresenta os estômatos extremamente responsivos à variação no fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) e, por ser uma espécie característica de países tropicais, as folhas desta planta estão constantemente submetidas a elevadas flutuações nos valores do FFF. Este fato revela a grande importância do manejo de irrigação da cultura, pois em condição de limitação de água no solo, a resposta dos estômatos ao FFF é ainda maior, ou seja, ocorre o fechamento dos estômatos em maior intensidade, provocando assim uma redução na assimilação fotossintética líquida, o que pode resultar em uma queda da produtividade (Clemente e Marler, 1996).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Material vegetal e condições de cultivo

O experimento foi realizado num plantio comercial na fazenda Caliman Agrícola S/A, localizada no município de Sooretama/ES (Latitude: 19° 11' 49" S; Longitude: 40° 05' 52" O). A área escolhida apresenta baixa declividade, com o solo classificado em Argissolo Amarelo. Nesta área, foram utilizadas nove plantas de mamoeiro da espécie *Carica papaya* L. do genótipo 'Golden' pertencente ao grupo Solo, sendo que cinco plantas foram utilizadas para a avaliação das características fisiológicas na planta inteira e quatro plantas, para a avaliação das características em folhas individuais.

O transplântio das mudas foi feito em fevereiro de 2006 e o início do experimento foi no final de julho deste mesmo ano. Portanto, as plantas estavam com seis meses de idade e apresentavam área foliar média de 3,5m<sup>2</sup>.

A lavoura foi irrigada com o sistema do tipo gotejamento com uma média diária de 4,5L por planta e o espaçamento utilizado foi de 3,60m entre linhas e 1,50m entre plantas. A adubação foi feita por meio de fertirrigação, de acordo com o sistema de produção comercial de frutos utilizado pela empresa Caliman Agrícola S/A. A média mensal de adubos por fertirrigação foi de: 106,67kg ha<sup>-1</sup> de Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>; 21,07kg ha<sup>-1</sup> de MgSO<sub>4</sub>; 50,33kg ha<sup>-1</sup> de KCl; 9,67kg de MAP (fosfato monoamônico,

fonte de  $P_2O_5$ ) e  $0,35\text{kg ha}^{-1}$  de micronutrientes. Nestas condições de cultivo, as plantas apresentaram uma produtividade média de  $44,2\text{t ha}^{-1}$ .

### 3.2. Variáveis ambientais

Próximo ao experimento, foi instalada uma miniestação climatológica modelo 700ET (Spectrum Technologies, Illinois, USA) que armazenou os dados referentes às variáveis climatológicas, como temperatura e umidade relativa do ar, direção e velocidade do vento, radiação solar e precipitação pluviométrica. A partir dos dados de temperatura e umidade relativa do ar, foi possível calcular os valores do déficit de pressão de vapor do ar, segundo a equação proposta por Naves-Barbiero et al. (2000):

$$DPV = 0,61137e^{t^*} (1 - UR/100) \quad \text{Eq. (1)}$$

Em que:

t é calculado pela equação:

$$t = 17,502 * (T_{ar}) / (240,97 + T_{ar}) \quad \text{Eq. (2)}$$

Onde:

$T_{ar}$  = temperatura do ar

A partir dos dados da miniestação climatológica instalada próxima ao experimento, a evapotranspiração de referência ( $ET_0$ ) foi calculada por intermédio da equação de Penman parametrizada pela Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura - FAO (Pereira et al., 1997) (Equação 3). Considerou-se que o balanço diário do fluxo de calor no solo foi igual a zero ( $G=0$ ).

$$ET_0 = \frac{s}{s + \gamma^*} (Rn - G) \frac{1}{\lambda} + \frac{\gamma}{(s + \gamma^*)(T + 275)} U_2 (e_s - e_a) \quad \text{Eq. (3)}$$

Onde:

s = declividade da curva de pressão de vapor,  $\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$ ;

$\gamma^*$  = constante psicrométrica modificada,  $\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$ ;

Rn = saldo de radiação,  $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ;

$G$  = fluxo de calor no solo,  $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ;  
 $\lambda$  = calor latente de evaporação,  $\text{MJ kg}^{-1}$ ;  
 $\gamma$  = coeficiente psicrométrico,  $\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$ ;  
 $T$  = temperatura média,  $^\circ\text{C}$ ;  
 $U_2$  = velocidade do vento a 2 m,  $\text{m s}^{-1}$ ;  
 $e_s$  = pressão de saturação de vapor,  $\text{kPa}$ ;  
 $e_a$  = pressão parcial de vapor,  $\text{kPa}$ .

### 3.3. Medição das trocas gasosas

A medição das trocas gasosas foi feita na planta inteira e em folhas individuais.

Para a medição das trocas gasosas na planta inteira, foram utilizadas cinco plantas, as quais foram cobertas individualmente com um balão feito de filme de poliéster transparente Mylar<sup>®</sup> (Dupont, Wilmington, DE, USA), com uma transmitância na região da radiação fotossinteticamente ativa de aproximadamente 90% (Corelli e Magnanini, 1993; Lakso et al., 1996) e o volume de cada balão transparente foi de 3.400 L. Em cada planta coberta com o balão, foi acoplado um ventilador que injetava um volume de ar conhecido, e a completa renovação de ar dentro do balão foi a cada 4s (Figura 1) (Apêndice).

O fluxo de ar era monitorado a cada 1 hora durante todos os quatro dias do experimento por meio de um fluxômetro modelo (Velocicalc<sup>®</sup> 8345/8346, TSI Incorporated, MN, USA). Para tanto, foram feitos seis furos na parte superior do ventilador, e, em cada furo eram feitas 10 determinações da velocidade do ar no sentido descendente que passava no interior do ventilador. A partir da média de 60 determinações dentro dos ventiladores, a velocidade média calculada era multiplicada pela área da secção transversal ( $781,75\text{cm}^2$ ) do ventilador para se ter o valor da vazão do ar que era injetado no balão. Em tais balões, o ar era aspirado por meio de mangueiras em dois pontos: um ponto localizado dentro do ventilador (aproveitando os furos feitos para a medição do fluxo de ar que entrava no ventilador), e o outro ponto no topo do balão, pelo qual o ar era aspirado.

As mangueiras eram conectadas a um sistema portátil de medições de trocas gasosas modelo LI-6200 (LI-COR, Lincoln, NE, USA). O ar era aspirado utilizando-se

a própria bomba interna do equipamento. Neste equipamento, eram determinadas as concentrações de CO<sub>2</sub> e a pressão de vapor de água do ar nos dois pontos de medidas. Em uma hora de medida, eram determinadas duas leituras por balão, totalizando 30 avaliações em cada hora. As medidas foram feitas durante quatro dias de julho de 2006 e a cada uma hora, iniciando às 8h e terminando às 17h.



Figura 1. Esquema do aparato utilizado para a medição das trocas gasosas na planta inteira. O mamoeiro foi coberto por um balão feito de filme de poliéster transparente Mylar<sup>®</sup>, acoplado a um ventilador.

O fluxo de ar (F) em L h<sup>-1</sup> injetado dentro dos balões pelos ventiladores foi calculado pela seguinte equação:

$$F = (V_{AR} * 60 * 30,5 * A_V) / 10^3 \quad \text{Eq. (4)}$$

Onde:

$A_V$  (cm<sup>2</sup>) é a área da seção transversal de saída de ar do ventilador;

$V_{AR}$  (ft min<sup>-1</sup>) é a velocidade do ar.

E a densidade do ar (D) em  $\text{g m}^{-3}$  é calculada com a seguinte equação:

$$D = 101300 / (287,05 * (T_{\text{ar}} + 273,15)) \quad \text{Eq. (5)}$$

Onde:

$T_{\text{ar}}$  é a temperatura do ar ( $^{\circ}\text{C}$ ).

Os cálculos para estimativa da transpiração E ( $\text{g (H}_2\text{O) h}^{-1}$ ) foram:

$$E = ((D * (18/29) * \Delta \text{H}_2\text{O}) / 1013) * F \quad \text{Eq. (6)}$$

Onde:

$\Delta \text{H}_2\text{O}$  é a pressão de vapor de água na saída do ar no topo do balão menos a pressão de vapor de água dentro do ventilador;

A condutância da planta inteira ( $g_c$ ) expressa em  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  foi calculada segundo a equação proposta por Campbell e Norman (1998):

$$g_c = (E / \text{DPV}) * P_a \quad \text{Eq. (7)}$$

Onde:

E = transpiração da planta inteira calculada pela eq. (5) e convertida em  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

DPV = déficit de pressão de vapor do ar que entra no balão calculado pela eq. (1), (KPa);

$P_a$  = pressão atmosférica, (KPa).

Os cálculos para estimativa da taxa fotossintética líquida A ( $\text{g CO}_2 \text{h}^{-1}$ ) foram:

$$A = (D * (\Delta \text{CO}_2 / 10^6) * F) * (-1) \quad \text{Eq. (8)}$$

Onde:

$\Delta \text{CO}_2$  é a concentração de  $\text{CO}_2$  na saída do ar no topo do balão menos a concentração de  $\text{CO}_2$  dentro do ventilador.

O ganho de carbono e a transpiração diária foram estimados por meio da área sob a curva de assimilação de  $\text{CO}_2$  / transpiração versus horário do dia. Para tanto, foi utilizado o programa *Logger Pro* (Vernier software, Portland, Oregon Canadá).

Com o objetivo de verificar se as plantas dentro dos balões estavam sob condição de estresse supra-ótimo de temperatura, a temperatura do terço superior do dossel das plantas dentro e fora dos balões foi feita no mesmo horário das medidas das trocas gasosas, por meio de um termômetro infravermelho (Infrarot-Thermometer, TFA, Germany). Em cada planta e a cada hora (8:00 às 17:00 h), foram feitas três medidas no topo da planta, mantendo-se o equipamento em torno de 30cm de distância das folhas.

Ao mesmo tempo, em outras quatro plantas próximas às plantas cobertas com os balões, foi feita a medição das trocas gasosas em uma parte de uma folha ( $6,8\text{cm}^2$ ) completamente expandida e crescida a pleno sol (13<sup>a</sup> a 14<sup>a</sup> folha contada a partir do ápice). A parte da folha era sempre mantida ortogonalmente ao sol.

Nas avaliações das folhas individuais, a taxa fotossintética líquida ( $A$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e a condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foram determinadas com um sistema portátil de medições de trocas gasosas modelo LI-6200 (LI-COR, Lincoln, NE, USA). As medições das folhas individuais foram feitas em dois dias, iniciando às 8:00 h e terminando às 17:00 h.

### **3.4. Determinação da eficiência fotoquímica**

As medições da emissão da fluorescência da clorofila foram feitas às 8h, 13h e 17h em todos os tratamentos e em todos os dias do experimento, por meio de um fluorímetro não-modulado modelo PEA (Hansatech Instruments Ltd, King's Lynn, Norfolk, UK). Para tanto, foram utilizadas pinças fornecidas pelo fabricante para a adaptação do tecido foliar ao escuro, por 30min, para que todos os centros de reação adquirissem a condição de abertos ( $Q_a$  oxidada) (Bòlhar-Nordenkampf et al., 1989). Foi possível obter as medidas de fluorescência inicial ( $F_0$ ), fluorescência máxima ( $F_m$ )

e fluorescência variável ( $F_v$ ). A partir dos valores de  $F_v$  e  $F_m$ , foi possível obter a relação  $F_v/F_m$ , rendimento quântico máximo do fotossistema II (Bòlhar-Nordenkamp et al., 1989). A indução da fluorescência foi feita por um pulso de luz vermelha (650nm) com duração de 2s com intensidade de  $600 \text{ W m}^{-2}$  (100% de intensidade), obtido por meio de seis LEDs (Light Emitting Diodes), localizados na sonda do aparelho.

A estimativa da intensidade da fotoinibição foi calculada pela seguinte equação:

$$\% \text{fotoinibição} = [1 - (F_v / F_m \text{ 13:00}) / F_v / F_m \text{ 8:00}] \times 100 \quad \text{Eq. (9)}$$

### 3.5. Índice SPAD- 502

A estimativa do teor de clorofilas foi avaliada por meio do medidor portátil de clorofila (MPC), SPAD-502 (Minolta, Japão). Estas determinações, 10 medições por folha, foram feitas nas mesmas folhas onde foram feitas as medições da emissão da fluorescência da clorofila. As medições dos valores SPAD-502 foram feitas nas plantas em que foram determinadas a taxa fotossintética líquida por meio do uso dos balões, bem como nas plantas em que foram determinadas a taxa fotossintética líquida de folhas individuais.

### 3.6. Determinação do fluxo de seiva xilemática

A medição do fluxo de seiva xilemática foi feita, segundo o trabalho proposto por Granier (1985), utilizando sondas TDP, Sap Flow System, Dynamax, USA, por meio do método de dissipação de calor (calor constante). As sondas cilíndricas de 0,2cm de diâmetro e 3cm de comprimento foram inseridas radialmente no nó do caule das cinco plantas onde foram feitas as medidas das trocas gasosas na planta inteira a 30 cm da região de interface solo/tronco.

Em cada planta, foram inseridos dois pares de sondas. Ambas as sondas eram espaçadas uma da outra em aproximadamente 5 cm. A sonda superior possui

uma resistência (elemento aquecedor) e uma junção de termopar (medidor de temperatura). A sonda inferior possui apenas uma junção de termopar. Uma corrente constante era aplicada à resistência e a diferença de temperatura entre as duas sondas ( $\Delta T$ ) era dependente do fluxo de seiva ( $U$ ) nos vasos xilemáticos. Com o aumento do fluxo, o calor era dissipado mais rapidamente e, portanto, a variável  $\Delta T$  decrescia. Quando não havia fluxo de seiva, principalmente em horários noturnos, a diferença de temperatura entre as sondas atingia o valor máximo ( $\Delta T_{\text{máx}}$ ).

Durante as instalações das sondas nos troncos das plantas em condição de campo, estas sondas foram protegidas por uma manta térmica que envolveu o tronco, cujo objetivo foi evitar os possíveis efeitos diretos da radiação e da temperatura do ar e do solo sobre os termopares inseridos dentro das sondas. As medidas foram determinadas automaticamente a cada 30min durante os quatro dias de experimento.

A área do xilema ativo foi calculada de acordo com o trabalho proposto por Reis et al. (2006), que encontrou uma relação entre esta área e o perímetro do tronco [ $Y=3,317X - 47,887$ ;  $R^2=0,9356$ ; em que  $Y$  = área do xilema ativo ( $\text{cm}^2$ ) e  $X$  = circunferência do tronco ( $\text{cm}$ )]. O fluxo de seiva xilemática foi expresso por unidade de área foliar. Para tanto, a estimativa da área foliar da planta de mamoeiro foi obtida pela equação ( $\text{Log AF} = 0.315 + 1.85 \text{ Log NCF}$ ,  $R^2 = 0.898$ ; em que  $AF$  é a área foliar ( $\text{cm}^2$ ) e  $NCF$  é o comprimento da nervura central da folha ( $\text{cm}$ ), segundo o trabalho proposto por Campostrini e Yamanishi (2001).

O valor da densidade de fluxo de seiva xilemática  $U$  ( $\text{L h}^{-1} \text{ m}^{-2}$  de área foliar) foi calculado por meio da equação proposta por Reis et al. (2006):

$$U = 0,5511 * k^{1,9104} \quad \text{Eq. (10)}$$

Onde o coeficiente  $K$  de Granier foi calculado pela eq. (11):

$$K = (\Delta T_{\text{máx}} / \Delta T) - 1 \quad \text{Eq. (11)}$$

Nesta equação,  $\Delta T_{\text{máx}}$  é a máxima variação da temperatura entre as sondas inseridas no tronco ao longo do dia.  $\Delta T$  é a diferença de temperatura entre as sondas no horário da medida.

### **3.7. Delineamento experimental e análises estatísticas**

O experimento foi montado seguindo um delineamento inteiramente casualizado, utilizando-se 30 repetições. Os resultados foram submetidos ao teste de Tukey a 5% de probabilidade, por meio do programa SAEG (Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas), desenvolvido pela Universidade Federal de Viçosa.

## **4. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

### **4.1. Variáveis climáticas, eficiência fotoquímica e trocas gasosas**

A temperatura e umidade relativa do ar, nos quatro dias em que se efetuaram as medições das características fisiológicas são mostradas na Figura 2. Nesta figura, observa-se que o último dia de experimento se caracterizou por apresentar temperatura máxima do ar maior que os valores máximos desta variável nos outros dias de experimento, atingindo em torno de 34°C. Quando se observa a temperatura mínima do ar; no primeiro dia de experimento, o valor mínimo desta variável foi em torno de 18°C, enquanto no último dia de experimento, o valor foi próximo de 20°C. Apesar do ligeiro aumento da temperatura do ar ao longo do experimento, as temperaturas médias diárias do ar se mantiveram entre 22 e 24°C. Os valores da umidade relativa do ar ficaram em torno de 74 e 78%.

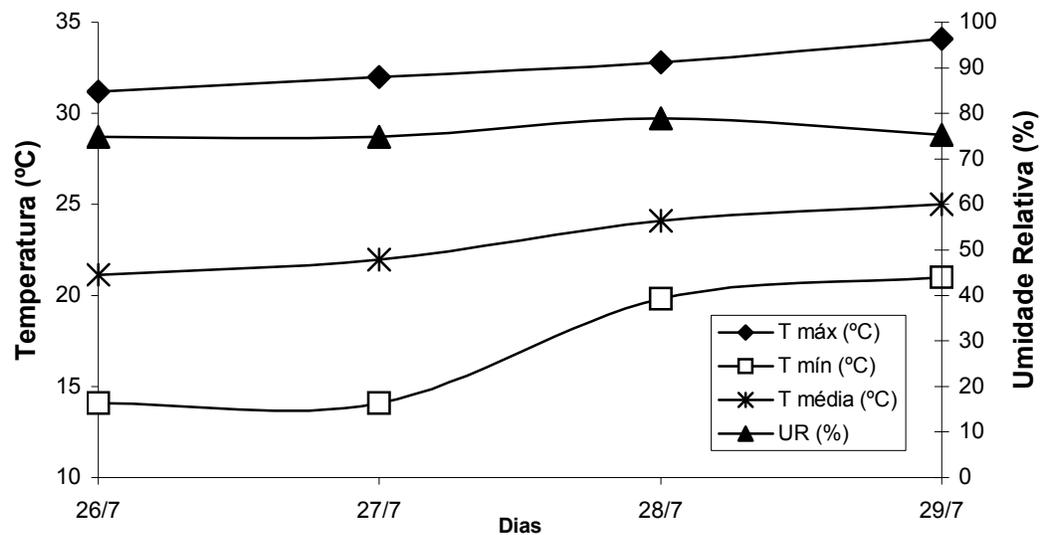


Figura 2. Valores das médias diárias de temperatura máxima, média e mínima do ar e umidade relativa do ar nos quatro dias de experimento em julho de 2006. Dados obtidos por uma miniestação climatológica localizada ao lado do experimento.

A Figura 3 mostra os valores por hora do fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) e do déficit de pressão de vapor do ar ( $DPV_{ar}$ ) nos quatro dias de experimento em julho de 2006. Os quatro dias de experimento foram caracterizados por céu claro, chegando a valores em torno de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no horário das 12h e valores de  $DPV_{ar}$  em torno de 3,0 KPa às 14h (Figura 3). Nesta figura, observa-se uma defasagem entre os valores do FFF e do  $DPV_{ar}$ . Ou seja, os valores desta última variável são posteriores aos valores do FFF. Este fato mostra que a energia solar atinge primeiramente a superfície, interage com a matéria, ocorre o aquecimento do ar, e posteriormente, os sensores de umidade relativa e temperatura do ar são sensibilizados.

No horário das 13h e em ambos os tratamentos, nas plantas envolvidas por balões e plantas fora dos balões, houve decréscimo nos valores do rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ). A relação  $F_v/F_m$  é utilizada como indicador de fotoinibição (Ort e Baker, 2002) e representa a probabilidade de um fóton absorvido ser capturado pelos centros de reação do PSII e, desta maneira, ser capaz de reduzir a quinona A (Qa) (Force et al., 2003). Na Figura 4, é mostrado que, às 8h, a variável

$F_v/F_m$  estava ao redor de 0,76 em ambos os tratamentos e, às 13h, os valores foram reduzidos para 0,65 em ambos os tratamentos. Em plantas de mamoeiro 'Golden' cultivado em condição de campo na região de Linhares-ES, Reis (2007) encontrou uma redução nos valores do rendimento quântico máximo do PSII, mostrando que as plantas apresentaram fotoinibição ao meio dia, tanto em valores de FFF em torno de  $2200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (verão), como em valores em torno de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (inverno). Estes resultados mostram que o processo fotossintético do mamoeiro 'Golden' cultivado em condição de campo é comprometido por efeitos não-estomáticos associados a danos no PSII, causados pelo excesso de FFF.

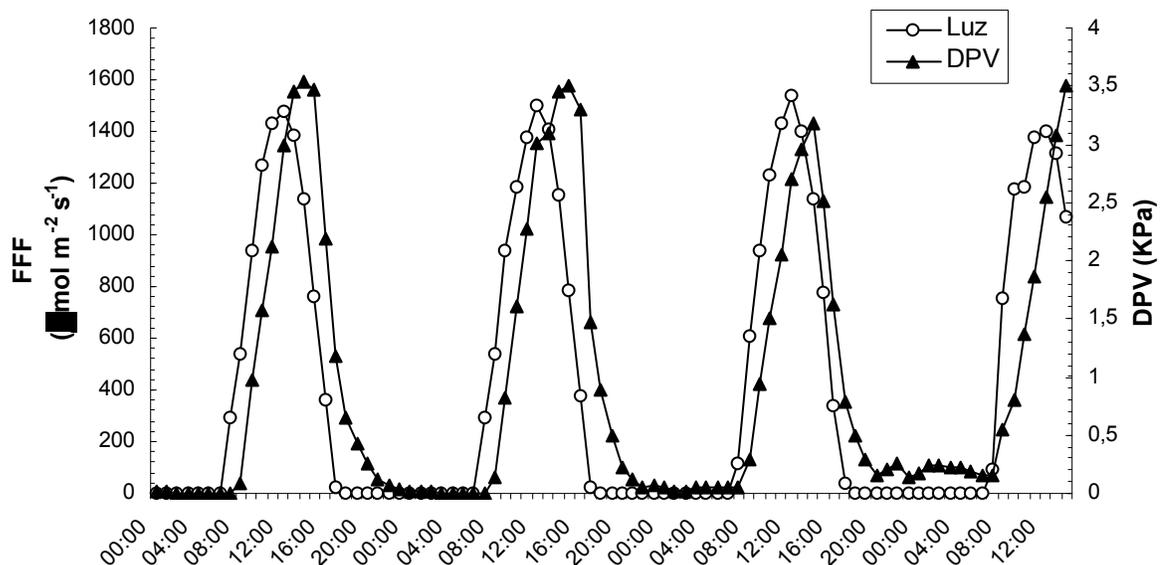


Figura 3. Valores por hora do fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) e do déficit de pressão de vapor de ar (DPV) nos quatro dias de experimento em julho de 2006.

Os métodos para medir as trocas gasosas em plantas inteiras superam muitas limitações do método que mede as trocas gasosas na folha única (Steduto et al., 2002). Entretanto, mesmo com uma cobertura altamente transparente, a câmara pode reduzir a radiação solar dentro dos balões, bem como alterar as trocas gasosas entre a planta e a atmosfera (Corelli-Grappadelli e Magnanini, 1993). Este efeito

chamado “efeito câmara” deve ser minimizado por taxas suficientes de renovação de ar dentro das câmaras (Perez Peña, 2004), bem como utilizar materiais altamente transparentes. Neste trabalho, a taxa de renovação completa de ar dentro dos balões foi a cada 4s (Apêndice); o material utilizado (Mylar®), altamente transparente (90% de transmitância), contribuiu para que não fossem observadas diferenças no FFF entre os tratamentos causadas pelo “efeito câmara”.

A Figura 5 mostra que não houve diferenças significativas entre o percentual de fotoinibição das plantas dentro dos balões comparado com o percentual de fotoinibição das plantas que estavam fora dos balões, mostrando que os valores deste percentual foram respectivamente de 13 e 15,6%. Tal resultado mostra que o genótipo ‘Golden’ apresenta uma sensibilidade do PSII em valores máximos do FFF de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Entretanto, Reis (2003) mostrou que o genótipo ‘Tainung’ não apresentou dano no PSII, mesmo sendo cultivado em condição de campo no norte do Estado do Rio de Janeiro. Segundo o autor, nos horários mais quentes do dia (12h - 14h), as folhas deste genótipo apresentaram-se paralelas aos raios solares (movimento paraheliotrópico das folhas), fato este relatado pelos autores como um mecanismo para evitar o processo fotoinibitório. Marler e Mickelbart (1998) mostraram que a limitação hídrica no sistema radicular não comprometeu a eficiência do PSII, avaliado pela relação  $F_v/F_m$  em folhas do genótipo ‘Red Lady’. Entretanto, os autores verificaram que os valores da relação  $F_v/F_m$  foi menor às 12h nos tratamentos irrigados e não irrigados quando comparados com a relação  $F_v/F_m$  às 5h. Como resultado, é observado que existem diferenças genotípicas na espécie quando se têm interações entre a energia luminosa e o dossel das plantas.

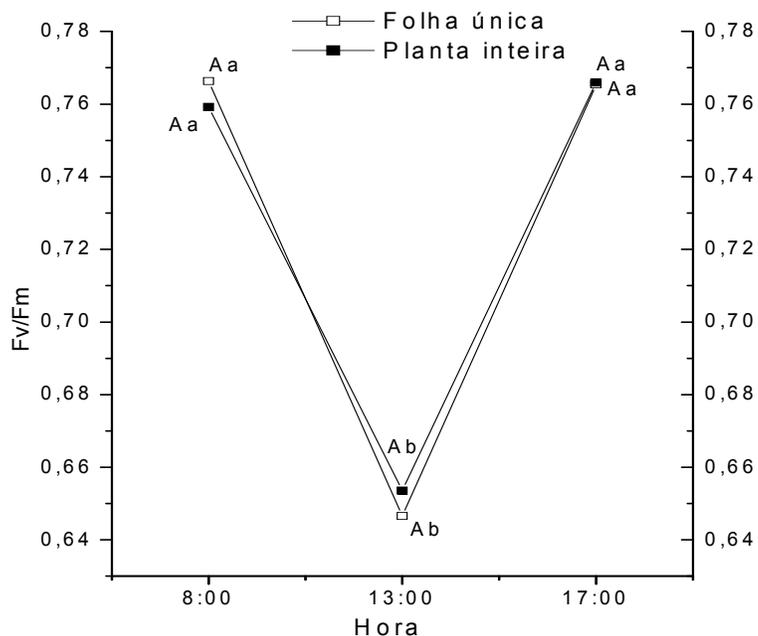


Figura 4. Valores médios da relação Fv/Fm em três horários do dia nos quatro dias de experimento em julho de 2006. Plantas dentro dos balões (■) e plantas fora dos balões (□). Cada símbolo representa a média de 32 repetições. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem estatisticamente entre si – comparação entre tratamentos e médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem estatisticamente entre si – comparação entre horários (Tukey 5%).

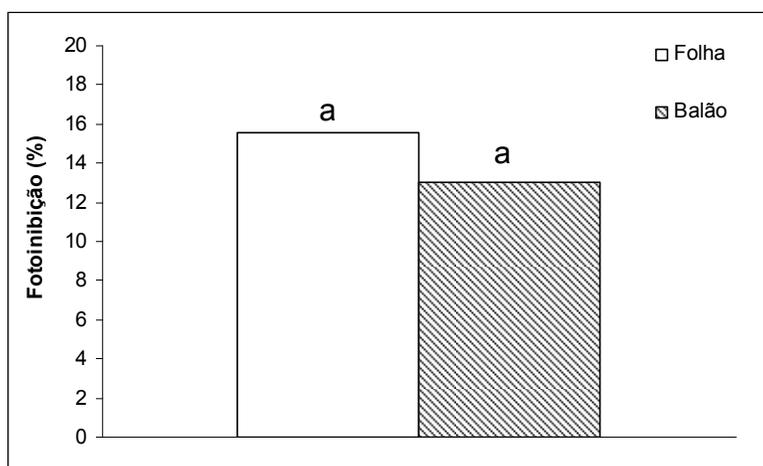


Figura 5. Comparação entre a % de fotoinibição entre os tratamentos. Plantas dentro dos balões (■) e plantas fora dos balões (□). Cada coluna representa a média de 30 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

De acordo com os dados de temperatura da copa, não se verificaram diferenças entre as plantas que estavam cobertas com balão e as plantas que estavam fora dos balões (Tabela 1). Nas plantas cobertas com balão, foi encontrado um valor médio de 28,53<sup>0</sup>C ao longo do dia, chegando a um valor máximo encontrado de 37,5<sup>0</sup>C, no horário mais quente do dia (13h). Da mesma forma, nas plantas que estavam fora dos balões, foi encontrado um valor médio de 28,96 <sup>0</sup>C, atingindo um valor máximo de 36,5 <sup>0</sup>C, também no horário mais quente do dia. O fato de não serem encontradas diferenças na temperatura da copa entre as plantas dentro dos balões para as plantas fora dos balões corrobora a afirmação de que não houve o “efeito câmara” nas plantas cobertas pelos balões, bem como mostra ausência de estresse supra-ótimo de temperatura nas plantas cobertas pelos balões.

Foi estimado o teor de pigmentos fotossintéticos, avaliado por meio dos valores do índice de SPAD-502, e não se verificou diferenças significativas entre as plantas, com valores médios em torno de 45, nos dois tratamentos (dados não-mostrados). Segundo Castro (2005), para o genótipo ‘Golden’, valores do índice SPAD de 45 mostram elevada concentração de clorofila e ótimos teores de N-org nos tecidos foliares, evidenciando, assim, que as plantas do experimento apresentavam teores adequados relacionados ao N.

Tabela 1: Dados de temperatura da copa (<sup>0</sup>C): máxima, média e mínima dos quatro dias de experimento das plantas cobertas com balão (Plantas c/balão) e das plantas sem os balões (plantas s/balão).

Temperatura da copa ( <sup>0</sup> C)		
	Plantas c/balão	Plantas s/balão
Máxima	37,5	36,5
Média	28,53 ± 1,12 (n=45)	28,96± 1,49 (n=15)
Mínima	21	23,4

Em mamoeiro, elevados valores de  $DPV_{\text{folha-ar}}$  podem causar reduções significativas na condutância estomática e, conseqüentemente, no processo fotossintético (El-Sharkawy et al, 1985). A Figura 6 mostra os valores de condutância estomática ( $g_s$ ), medida em uma parte da folha, comparados com os valores da condutância medida na planta inteira ( $g_c$ ). De acordo com os resultados obtidos,  $g_s$  e  $g_c$  reduziram, enquanto o  $DPV_{\text{ar}}$  aumentou entre 8h e 14h. A partir das 14h, o valor do  $DPV_{\text{ar}}$  diminuiu e, tanto  $g_s$  quanto  $g_c$  continuaram a tendência de redução. Segundo Marler e Mickelbart (1998), o padrão diário das trocas gasosas em mamoeiros cultivados sob condição de campo é dependente das condições climáticas e, sob condição de céu limpo (sem nuvens), o DPV do ar pode afetar significativamente os valores de  $A$ , por meio da redução de  $g_s$ , fato não observado nos dias nublados. Neste trabalho, o horário das 8h foi o momento em que foram encontrados os maiores valores de condutância, tanto para  $g_c$  quanto para  $g_s$ , sendo, respectivamente,  $1,2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $0,6 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Esta tendência de maiores valores de  $g_c$  em relação aos de  $g_s$  se mantém no horário das 9h, mas se inverte a partir das 10h, em que  $g_s$  apresenta valor em torno de  $0,4 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $g_c$  em torno de  $0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Estes valores de  $g_s$  se mantêm superiores em relação aos de  $g_c$  até as 17h. Por meio dos resultados obtidos, parece claro que  $g_c$  foi mais sensível à ação do  $DPV_{\text{ar}}$  do que  $g_s$ .

Estes resultados corroboram com os resultados obtidos por El-Sharkawy et al. (1985), Marler e Mickelbart (1998), Reis (2003) e Machado-Filho et al (2006). Estes autores mostraram que o  $DPV_{\text{ar}}$  e o  $DPV_{\text{folha-ar}}$  promovem reduções significativas na condutância estomática, refletindo, assim, na condutância do dossel. Entretanto, nos horários finais do dia (redução nos valores do  $DPV_{\text{ar}}$ ), torna-se importante relatar que a diminuição nos valores do FFF pode contribuir para a redução de  $g_s$  e  $g_c$ .

A ação do  $DPV_{\text{ar}}$  e do  $DPV_{\text{folha-ar}}$  sobre a condutância estomática é questionável entre os autores e a exata explicação de como estas variáveis controlam  $g_s$  ainda é desconhecida (Young et al., 1997). A evaporação periestomática (Schulze et al., 1972) e a resistência do fluxo de água entre os vasos terminais do xilema e as células estomáticas (Tyree e Yianoulis, 1980), bem como

uma ação hormonal indireta via ácido abscísico e citocinina (Mansfield, 1997; Raschke, 1987), são algumas justificativas para tal fato.

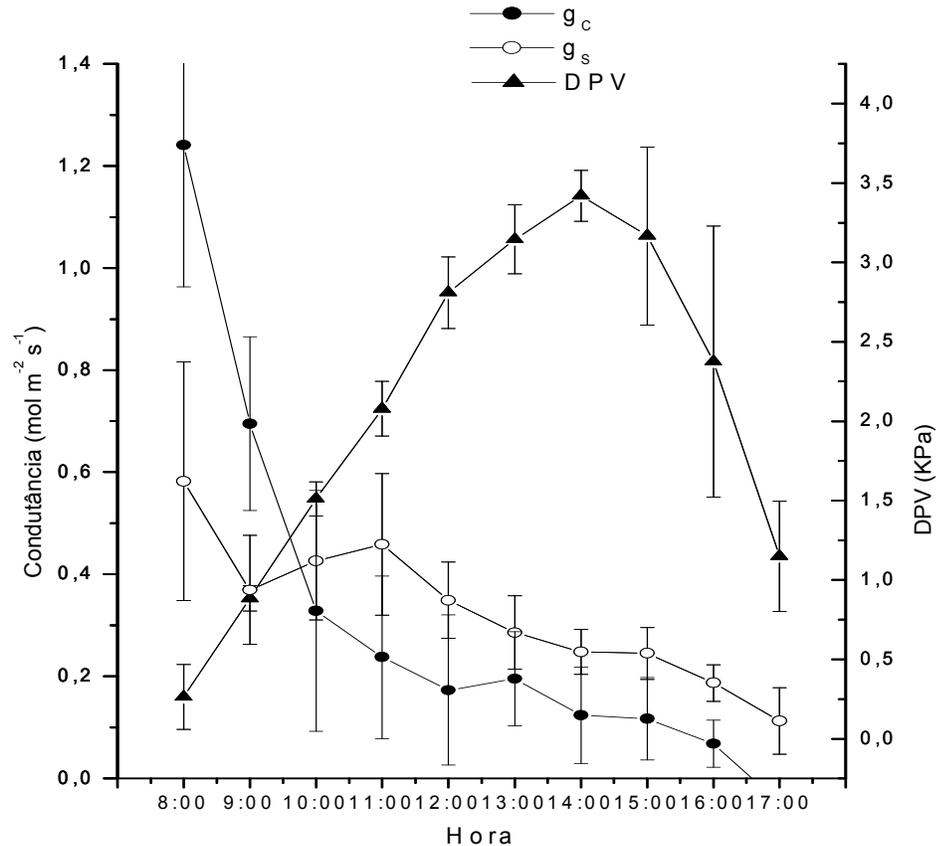


Figura 6. Valores médios diários da condutância na planta inteira ( $g_c$ , ●) e na folha única ( $g_s$ , ○) e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV, ▲) em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão, n=30.

A Figura 7 mostra a relação de  $g_s$  em mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> com a transpiração medida (em mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) em uma parte da folha. Foi possível obter uma relação não linear entre estas duas variáveis ( $R^2=0,55$ ). De acordo com tais dados, a relação entre  $g_s$  e a transpiração é linear e positiva até valores de  $g_s$  de 0,45 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. A partir destes valores de  $g_s$ , a relação não se torna mais linear, ou seja, elevam-se os valores de  $g_s$  sem haver incrementos proporcionais nos valores de transpiração. Esta condição é

encontrada principalmente no horário das 8h, em que se observam elevados valores de condutância estomática, porém não se observam valores tão elevados de transpiração. Isto ocorre, já que a demanda evapotranspiratória desse horário é baixa, ou seja, o DPV do ar é baixo. Um outro fator que pode servir de justificativa para esta não-linearidade ( $> 0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) é que as resistências no *continuum* solo-folha podem ser elevadas de modo que os estômatos estejam abertos. Entretanto, as resistências radicular e xilemática e dos vasos terminais do xilema impedem a chegada da molécula de água até a parte externa da folha.

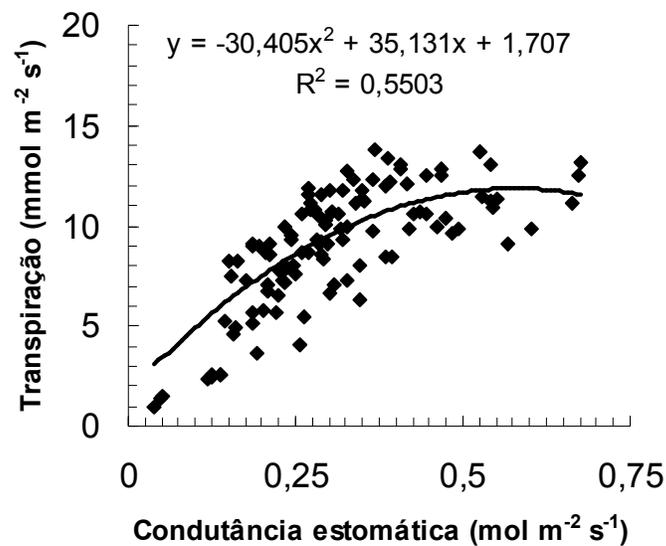


Figura 7. Relação entre a condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e a transpiração ( $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) medidas em folhas individuais.

Nas condições climáticas avaliadas [céu com ausência de nuvens ( $\text{FFF}_{\text{máx}}$  de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), temperatura e umidade relativa médias de  $24^\circ\text{C}$  e  $75\%$ , respectivamente], e nas condições de manejo do experimento (fertirrigação por gotejamento, aplicação de 4 a 5L de água por dia), no tratamento em que foram feitas as medições das trocas gasosas na planta inteira, durante o dia, as plantas de mamoeiro com média de  $3,5\text{m}^2$  de área foliar e seis meses de idade assimilaram diariamente  $67\text{g CO}_2 \text{ planta}^{-1}$  ( $19\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ área foliar dia}^{-1}$ ), o que representa um ganho de  $18,27\text{g}$  de carbono. Este ganho diário de carbono foi determinado por meio

da área sob a curva da taxa fotossintética líquida *versus* horário do dia (Figura 8). Ainda no tratamento das trocas gasosas na planta inteira, o horário de maior taxa fotossintética líquida foi o das 9h, em que foi determinado o valor em torno de  $19 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $10\text{g CO}_2 \text{ planta}^{-1}$ ). No tratamento em que foi feita a medição das trocas gasosas em uma parte de uma folha, um valor bem próximo a  $19 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  foi encontrado no horário das 11h, (Figura 9). Os valores da taxa fotossintética líquida determinados tanto na planta inteira quanto em uma única folha seguiram a tendência de queda ao longo do dia da condutância estomática (Figuras 6 e 8). Esta resposta está relacionada aos efeitos do  $\text{DPV}_{\text{ar}}$  entre 8 e 14h (Figura 6), e do FFF no final do dia (após 15h) sobre  $g_s$  e  $g_c$  (figura 3). Perez Peña (2004) mediu as trocas gasosas em videiras inteiras no campo (área foliar entre  $6\text{m}^2$  e  $10\text{m}^2$ ) e comparou com as trocas gasosas em folhas individuais e encontrou valores máximos da taxa fotossintética líquida de  $14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (planta inteira) e  $17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (folha única) entre 9h e 10h. Este autor ainda observou que os valores das taxas fotossintéticas das plantas inteiras foram bem menores em relação aos valores das taxas fotossintéticas da folha única.

Schmid e Bettner (1999) também utilizaram esta técnica de determinação da taxa fotossintética líquida em plantas inteiras de videiras com 10 anos de idade e área foliar entre  $3,19 \text{ m}^2$  e  $4,90 \text{ m}^2$ , e determinaram que o valor máximo desta variável foi de  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ao meio dia (com 45% de umidade no solo e aproximadamente  $600 \text{ W m}^{-2}$  de radiação).

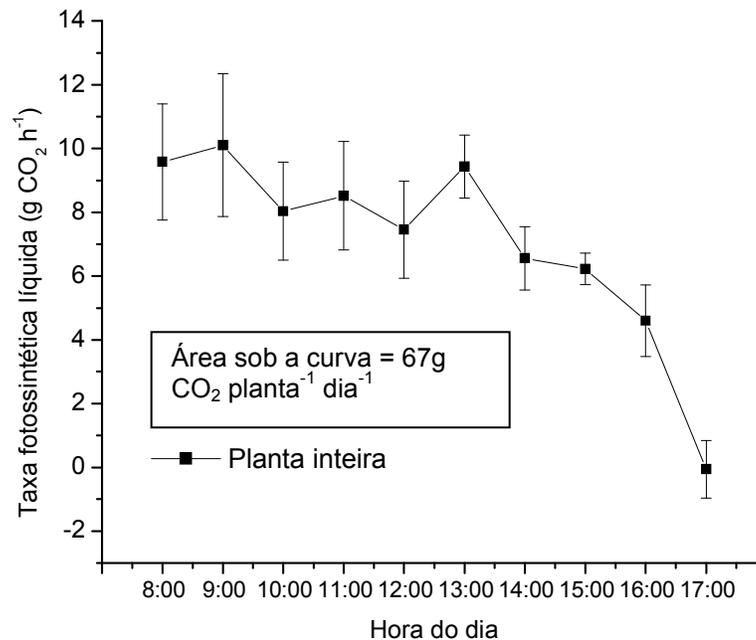


Figura 8. Valores médios diários da taxa fotossintética líquida em plantas inteiras em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão, n=30.

Foi possível verificar que as medidas da taxa fotossintética líquida em plantas inteiras de mamoeiro ficaram bem próximas das medidas da taxa fotossintética líquida de folhas individuais, não apresentando diferenças estatísticas em todos os horários de medidas (Figura 9). A Figura 10 mostra que houve correlação entre a taxa fotossintética líquida em plantas inteiras com a taxa fotossintética líquida em folhas individuais ( $r^2 = 0,84$ ). Estes resultados diferem dos encontrados por Francesconi et al. (1997) que compararam as medidas das trocas gasosas em plantas inteiras de macieiras com as medidas das trocas gasosas em folhas individuais. Estes autores observaram que as medidas das trocas gasosas feitas na planta inteira apresentaram uma maior representatividade com as condições reais da cultura no campo do que as medidas das trocas gasosas em folhas individuais. Perez Peña (2004) também obteve uma baixa relação entre a taxa fotossintética líquida em plantas inteiras e a taxa fotossintética líquida em folhas individuais ( $r^2 = 0,38$ ) de videiras em condição de campo. De acordo com outros

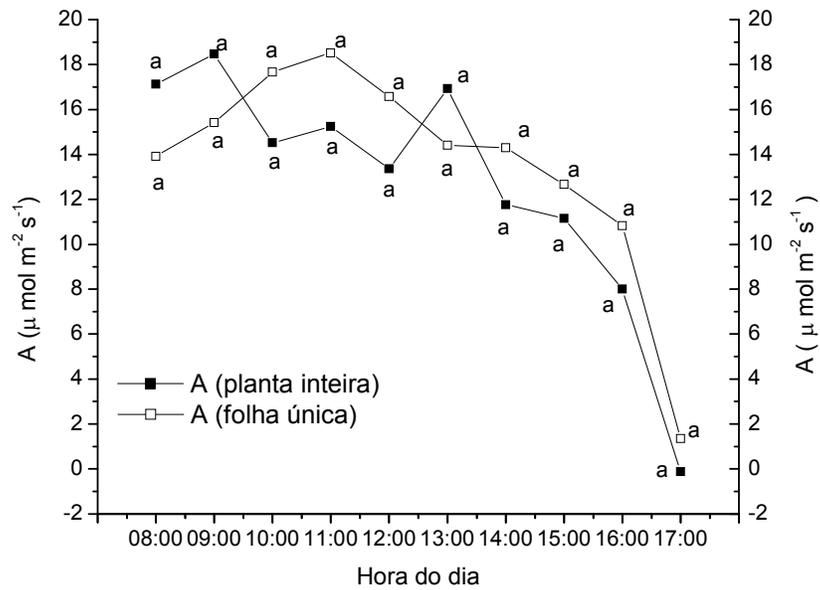


Figura 9. Valores médios diários da taxa fotossintética líquida em quatro dias de julho de 2006. Taxa fotossintética líquida em plantas inteiras (■) e taxa fotossintética líquida em folhas individuais (□). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

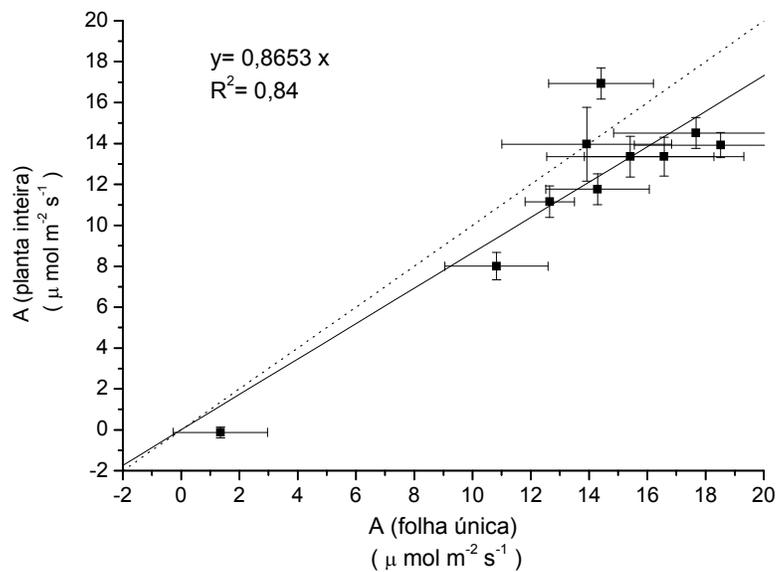


Figura 10. Relação entre a taxa fotossintética líquida em plantas inteiras e a taxa fotossintética líquida em folhas individuais em quatro dias de julho de 2006. As barras indicam o erro padrão, n=30. Cada ponto representa a média de 30 repetições.

trabalhos encontrados na literatura, as medidas da fotossíntese determinadas em folhas únicas podem superestimar a fotossíntese real da planta toda, chegando a um percentual de até 40% em videiras e em outras fruteiras (Edson et al., 1995; Katerji et al., 1994; Poni et al., 1997). O fato desses resultados encontrados em macieiras, videiras e outras fruteiras serem contrários aos resultados encontrados em mamoeiros, possivelmente deve-se à distribuição das folhas de mamoeiro no dossel. Nesta espécie, a inserção das folhas no tronco permite uma otimização da luz no dossel da cultura, o que evita o sombreamento das folhas (Figura 11). Fato oposto deve acontecer nas outras espécies, já que apresentam um dossel fechado, o que pode permitir um auto-sombreamento no dossel.

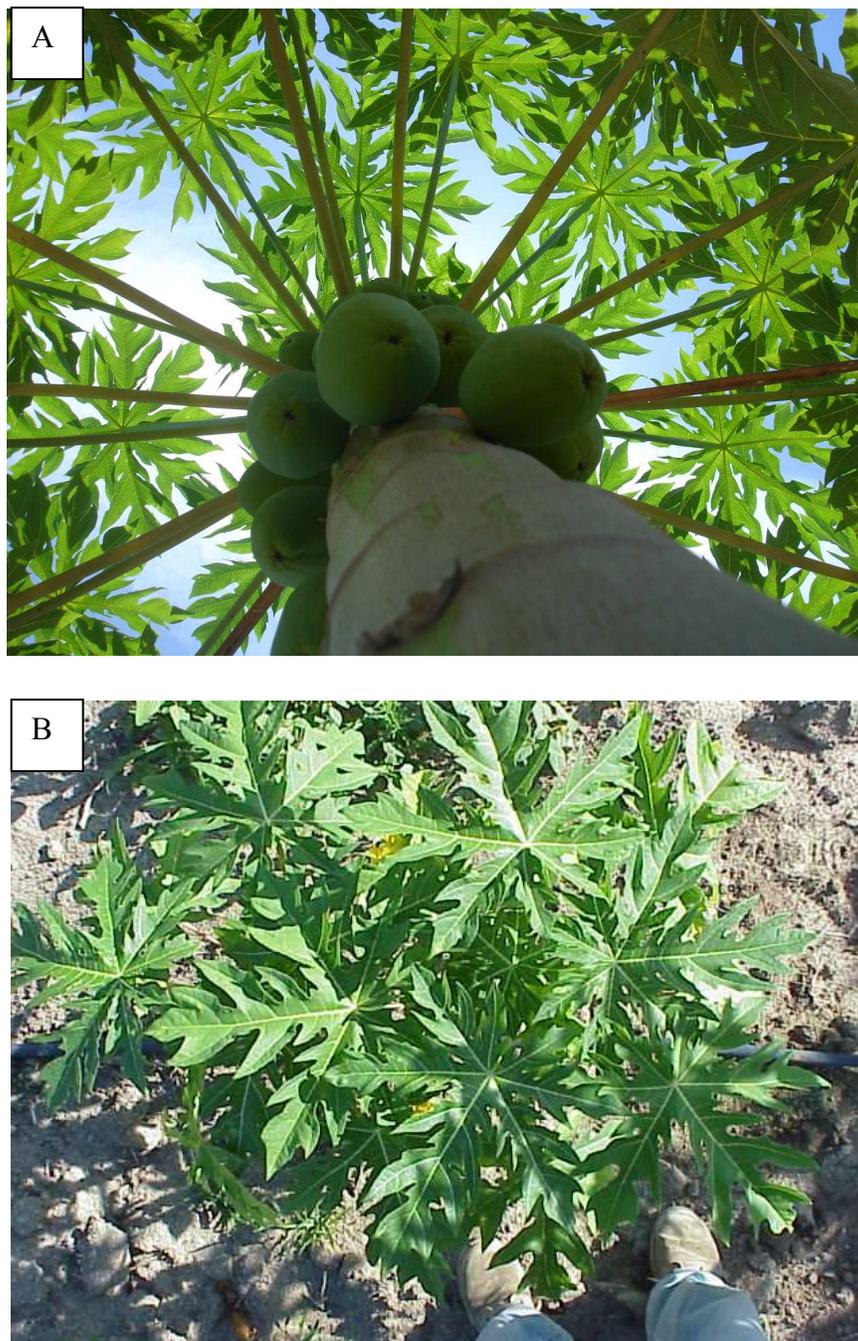


Figura 11. Foto ilustrativa de uma planta de mamoeiro com sete meses (A) e três meses de idade (B) a fim de mostrar a inserção das folhas no tronco, o que permite uma otimização da luz no dossel da cultura, evitando o auto-sombreamento do dossel.

Nas condições climáticas e de manejo do experimento, nas plantas em que foram feitas as medições das trocas gasosas na planta inteira, as plantas de mamoeiro com média de  $3,5 \text{ m}^2$  transpiraram  $8,6 \text{ L de H}_2\text{O planta}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ . Esta perda diária de água foi determinada por meio da área sob a curva transpiração *versus* horário do dia (Figura 12). Na época em que determinou este valor de  $8,6 \text{ L}$ , em cada planta eram aplicados por dia em torno de  $4,5 \text{ L}$  de água. Este fato mostra que a aplicação de água utilizada pelo produtor estava abaixo da transpiração diária da planta. Nesta condição, a planta de mamoeiro 'Golden' estava retirando água de outras partes do solo, para compensar a pouca quantidade de água aplicada pelo produtor. Este pequeno déficit, ou seja, a planta de mamoeiro estar transpirando em maior intensidade do que a quantidade de água recebida na raiz, poderá justificar alguma resistência no *continuum* solo-folha e, assim, explicar as reduções em  $g_s$  e  $g_c$  à medida que foi incrementando o  $\text{DPV}_{\text{ar}}$ . Isto é, o déficit hídrico no sistema radicular pode potencializar o efeito do  $\text{DPV}_{\text{ar}}$  sobre  $g_s$  e  $g_c$ .

Os horários 9h e 13h foram os horários de maior taxa transpiratória (E), com valores em torno, respectivamente, de  $1300$  e  $1400 \text{ g (H}_2\text{O) h}^{-1}$  (Figura 12). Nestes horários, também foram encontrados os maiores valores de taxa fotossintética líquida em plantas inteiras (Figura 8). A partir das 13h, a taxa transpiratória declinou, chegando ao valor nulo por volta das 17h. Tal redução foi associada à diminuição dos valores de  $g_s$  e  $g_c$ , bem como associada às reduções do FFF. Os valores mais elevados de E, nos horários a partir de 11h até 14h, mesmo com reduzidos valores de  $g_s$  e  $g_c$ , podem ser explicados pelo incremento no valor de  $\text{DPV}_{\text{ar}}$  a partir das 8h. Ou seja, mesmo com os estômatos mais fechados, o ar mais seco foi suficiente para promover maior saída de água da folha e do dossel.

Perez Peña (2004) determinou a taxa transpiratória em plantas inteiras de videiras no campo com área foliar entre  $6 \text{ m}^2$  e  $10 \text{ m}^2$ . Este autor verificou que a média de perda de água pela transpiração foi de  $20 \text{ L planta}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ . Perez Peña encontrou valores máximos da taxa transpiratória de  $4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (planta inteira) e  $6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (folha única) no horário das 13h. Embora não tenha encontrado uma relação entre a transpiração medida na planta inteira e a transpiração medida na folha única, ele observou que os valores das taxas transpiratórias foram maiores quando

determinados na folha única em comparação com os valores determinados na planta inteira.

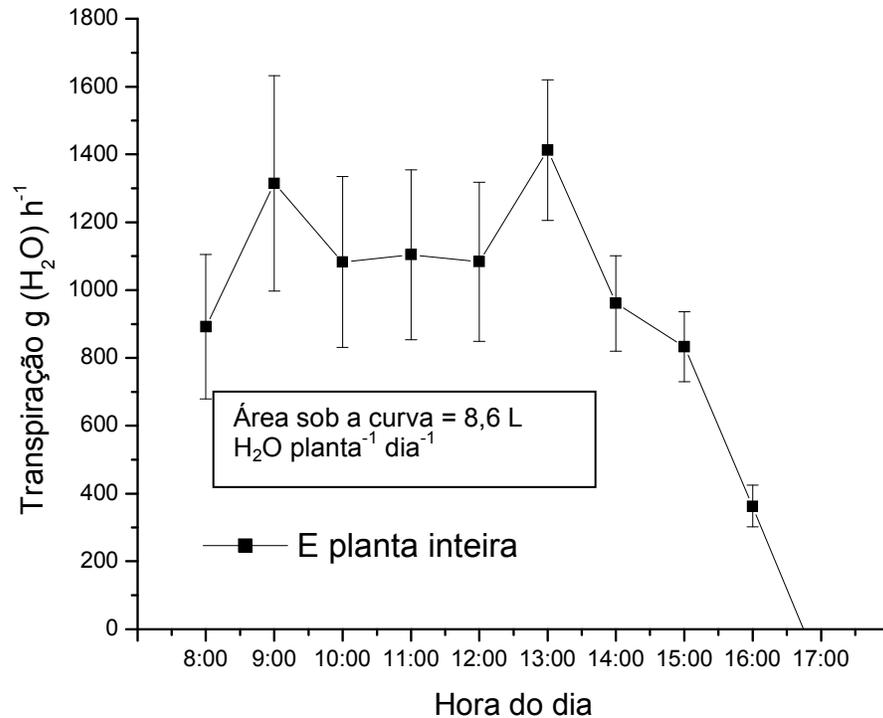


Figura 12. Valores médios diários da taxa transpiratória em plantas inteiras em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão, n=30.

Quando os valores da transpiração das plantas inteiras foram convertidos para  $\text{mmol m}^{-2}$  de área foliar  $\text{s}^{-1}$  e estes foram comparados com as medições das folhas individuais, em ambas as condições determinadas, os valores das taxas transpiratórias foram maiores nos horários das 8h às 13h (Figuras 13 e 14). O horário de maior transpiração, tanto para as medições de planta inteira quanto de folhas individuais, foi o das 13h. Neste horário e em uma parte de uma folha, foram encontrados valores de taxas transpiratórias de  $9,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e, neste mesmo horário, foram encontrados valores de  $6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  nas medições feitas nas plantas inteiras.

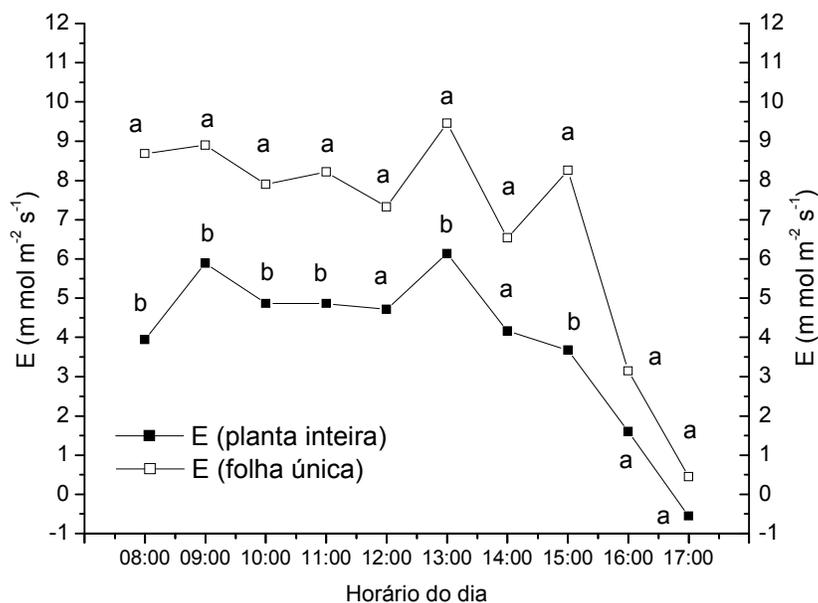


Figura 13. Valores médios diários da transpiração em quatro dias de julho de 2006. Medidas da transpiração em plantas inteiras (■) e medidas da transpiração em folhas individuais (□). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

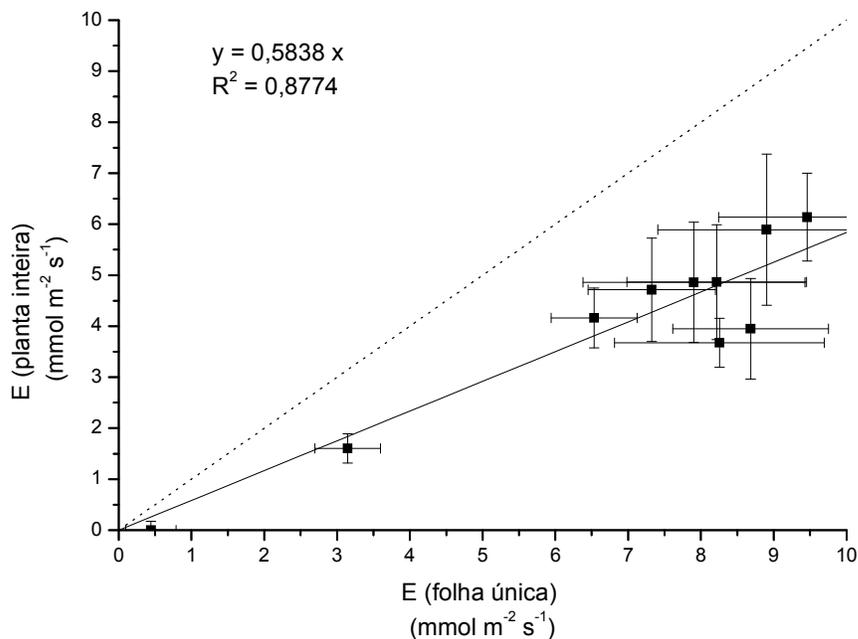


Figura 14. Relação entre a transpiração medida na planta inteira e a transpiração medida em folhas individuais. Valores médios diários da transpiração em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão,  $n=30$ .

Para esta característica de transpiração, foi verificado que as medidas das folhas individuais superestimaram os valores das plantas inteiras. A transpiração da planta inteira é reduzida quando comparada com a transpiração da folha, pois a camada de ar limítrofe da folha é menor que a camada de ar limítrofe da planta toda (Wullschleger et al., 1998). Possivelmente, neste trabalho, os ventiladores dentro das minicâmaras do analisador de gás a infravermelho possam ter reduzido em grande intensidade a camada de ar limítrofe, uma vez que a área foliar amostrada foi pequena, quando comparada com o volume da câmara do aparelho. Este fato teria promovido maior transpiração nas folhas individuais quando comparado com a das plantas inteiras, mesmo tendo estas um fluxo de ar fornecido pelos ventiladores individuais colocados em cada planta de mamoeiro. De fato, Mcdermitt (1990) mostrou que a velocidade mais elevada do ar nos ventiladores dentro das minicâmaras dos analisadores de gás a infravermelho pode reduzir a camada de ar limítrofe da folha ou de parte desta folha amostrada.

A relação entre a assimilação fotossintética do carbono e a transpiração das plantas inteiras de mamoeiro é mostrada na Figura 15. Nesta figura, observa-se uma relação linear e positiva entre as duas variáveis. A partir desta relação, foi possível obter a razão de transpiração que foi de 154g H<sub>2</sub>O transpirado g<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> assimilado. O inverso desta relação é a eficiência no uso da água, ou seja, nas condições climáticas e de cultivo, as plantas de mamoeiro 'Golden' assimilaram em média 6,5mg de CO<sub>2</sub> por cada grama de água transpirada.

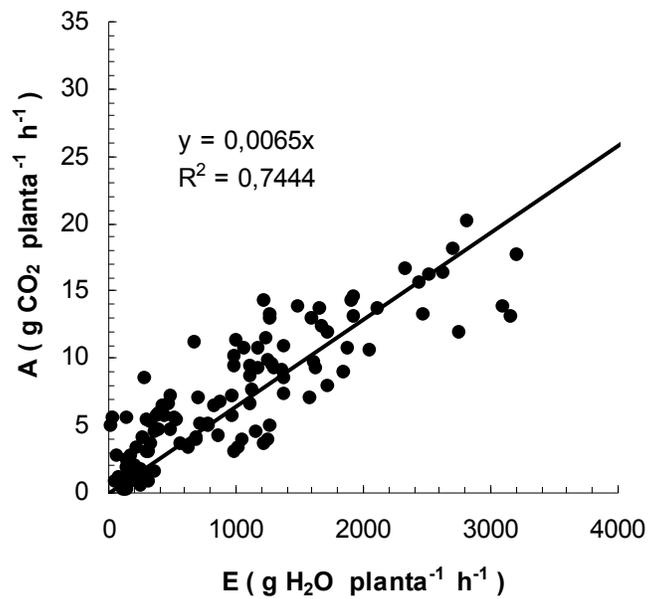


Figura 15. Relações entre a assimilação fotossintética de carbono e transpiração em plantas inteiras de mamoeiro Golden cultivadas em condição de campo (Sooretama/ES).

O valor de 154g de água transpirada por cada g de CO<sub>2</sub> assimilado (Figura 15) mostrou que, nas condições de clima e de cultivo do experimento, as plantas de mamoeiro (planta metabolismo C<sub>3</sub>) apresentaram uma elevada eficiência no uso da água e uma reduzida razão de transpiração (RT), podendo ser comparada com uma planta do metabolismo ácido crassuláceo. Em videira (planta metabolismo C<sub>3</sub>) irrigada e cultivada em Washington, USA, Perez Pena (2004) encontrou 149g de água transpirada por cada g de CO<sub>2</sub>, o que pode mostrar que a eficiência do uso da água pode ser influenciada pelas condições de cultivo, principalmente associadas ao manejo da irrigação. Novamente, este valor reduzido de RT pode mostrar que a quantidade água aplicada pelo produtor estava abaixo daquela exigida pela cultura, o que pode justificar as reduções nos valores de  $g_s$  e  $g_c$ , ao longo do dia.

#### 4.2. Relações entre o fluxo de seiva xilemática e a transpiração em plantas inteiras

O fluxo de seiva xilemática (FSX) foi estimado por meio do valor de  $K$   $[(\Delta T_{\max}/\Delta T) - 1]$ , coeficiente térmico de Granier (Granier, 1985). A Figura 16 mostra a relação entre este valor de  $K$  e a transpiração instantânea medida na planta inteira em  $L\ m^{-2}$  de área foliar  $h^{-1}$ . Foi encontrada uma relação positiva ( $R^2=0,85$ ) entre estas duas variáveis.

Os resultados encontrados, tanto neste trabalho quanto em outros trabalhos citados na literatura, justificam o uso da técnica combinada para medir as taxas transpiratórias, ou seja, é possível determinar o FSX pelo método de dissipação de calor após este ser calibrado com as medidas simultâneas da transpiração de plantas inteiras, por meio de balões transparentes montados sobre as plantas. Dragoni et al. (2005), trabalhando em macieiras ('Empire'/M.9), conseguiram diminuir os erros em menos de 10% entre a transpiração real e a estimada pelo FSX pelo método de pulso de calor. Estes autores obtiveram estes resultados das taxas transpiratórias, após calibrarem as sondas para medir FSX com as medidas das trocas gasosas na planta inteira. Encontraram ainda valores do fluxo de seiva xilemática de  $1,5 - 2L\ h^{-1}$  em macieiras de área foliar média de  $14m^2$ .

A Figura 17 mostra a relação entre a transpiração da planta inteira de mamoeiro determinada por duas metodologias diferentes e o coeficiente térmico de Granier. A primeira metodologia (círculos abertos), proposta por Reis et al (2006), propõe o uso de um sistema artificial (Fernández et al., 2001) para injetar água em uma parte de um tronco do mamoeiro. Nesta metodologia, a vazão de água que passa através do tronco é controlada pela injeção de água sob pressão neste tronco. No tronco, são inseridas as sondas de modo a se ter uma relação matemática entre a vazão de água que passa pelo tronco com as temperaturas das sondas representadas pelo coeficiente  $K$ . A segunda metodologia (círculos fechados) é a técnica proposta neste presente trabalho, ou seja, inseriram-se no tronco das plantas as sondas do fluxo de seiva xilemática, e a transpiração foi medida na planta inteira por meio da utilização dos balões transparentes.

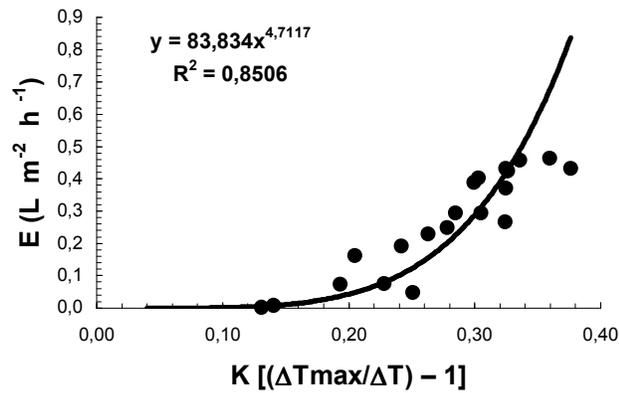


Figura 16. Relação entre a transpiração instantânea medida na planta inteira com o coeficiente de Granier (Granier, 1985). Valores da transpiração em  $L\ m^{-2}\ h^{-1}$  de área foliar.

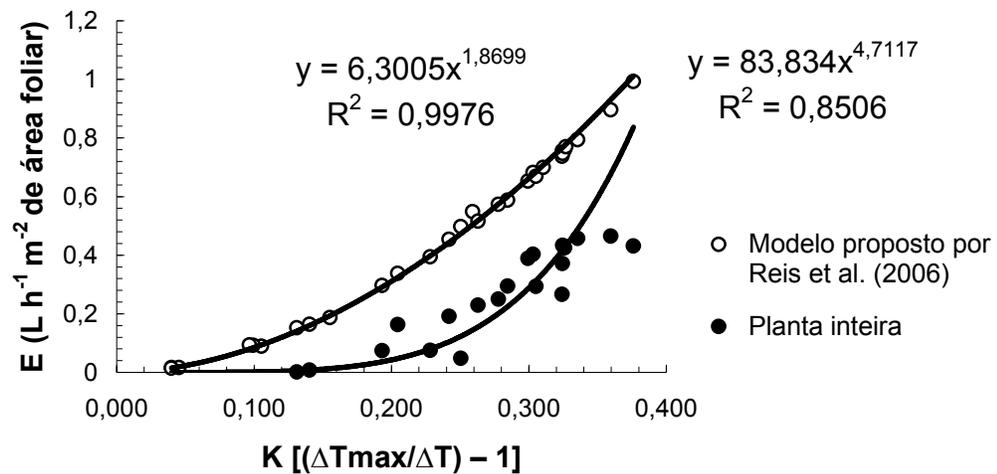


Figura 17. Relações entre o fluxo de seiva xilemática e o coeficiente de Granier (GRANIER, 1985).

Nesta figura 17, observou-se que o modelo proposto por Reis et al. (2006), em relação ao modelo obtido em plantas inteiras e para um mesmo valor de K, superestimou a transpiração. Possivelmente, o método proposto por Reis et al. (2006) não represente fielmente as plantas de mamoeiro em condições de campo, pois o mesmo foi obtido em condições laboratoriais com um sistema de injeção de água forçado no caule. Tal injeção de água pode ter promovido um extravasamento de água dos vasos xilemáticos e, desta forma, apresentar valores maiores de fluxo de seiva xilemática e, por conseguinte, valores maiores estimados de transpiração. A metodologia em que se utiliza a planta inteira representa realmente as condições com que a água se movimenta no sistema solo-planta-atmosfera, o que pode demonstrar maior confiabilidade no processo de calibração entre as temperaturas das sondas e a real taxa de perda de água pela planta de mamoeiro. Vários autores têm utilizado o método gravimétrico para efetuar a relação entre o fluxo de seiva xilemática com a transpiração das plantas (Devitt et al., 1993; Dugas, 1990; Dugas et al., 1993; Gutierrez et al., 1994; Lu e Chacko, 1998; Lu et al., 2002).

A Figura 18 mostra os valores médios por hora do coeficiente térmico de Granier (Granier, 1985) e da taxa transpiratória instantânea medida na planta inteira nos quatro dias de experimento. O valor de K no horário das 8h foi baixo, em torno de 0,5, enquanto o valor da transpiração foi em torno de  $0,25 \text{ L h}^{-1} \text{ m}^{-2}$  de área foliar. O valor da taxa transpiratória aumentou para aproximadamente  $0,4 \text{ L h}^{-1} \text{ m}^{-2}$  de área foliar às 9h e o valor de K aumentou para 0,12 neste mesmo horário. Após este horário, ocorreu um decréscimo da taxa transpiratória que se manteve em valores de  $0,3 \text{ L h}^{-1} \text{ m}^{-2}$  de área foliar até as 12h. Porém, esta resposta foi inversa à resposta de K, que continuou aumentando no horário das 10h e atingiu o valor máximo de 0,35 às 11h. A partir desse horário, iniciou o declínio até o final do dia. O valor da transpiração voltou a aumentar para  $0,4 \text{ L h}^{-1} \text{ m}^{-2}$  de área foliar às 13h e, a partir desse horário, ocorreu a redução deste valor até o final do dia.

A justificativa para as respostas diferenciadas, a partir das 9h até as 13h, pode estar relacionada com a fase denominada lag (Zhang et al., 1997; Wullschleger et al., 1998; Reis, 2007). Ou seja, logo no início da manhã, o dossel perde água numa intensidade maior do que a base do tronco é capaz de repor. Nesta condição, as folhas, o pecíolo, bem como a parte superior do dossel do mamoeiro perdem água

numa taxa bem maior. A partir das 9h, essa transpiração é reduzida pelo fechamento estomático e das resistências internas da planta, e, neste momento, o fluxo de água torna-se mais elevado (incremento nos valores de K) na região em que foram inseridas as sondas (30 cm), para repor a água perdida desta parte superior do dossel.

A fase de abastecimento de água pela planta é bem caracterizada entre o horário das 9h às 12h, quando ocorre a redução dos valores da transpiração e o concomitante aumento dos valores de K (Figura 18).

Os resultados encontrados neste trabalho estão de acordo com os resultados encontrados por Reis (2007), que caracterizou o comportamento do mamoeiro do genótipo 'Golden', em relação ao FSX e em duas épocas do ano. Este autor pôde constatar que, no inverno, houve um grande número de valores de FSX bem próximos de zero, em elevados valores de FFF, e valores elevados de FSX, em quantidades de FFF bem baixas ou quase nulas, caracterizando, portanto, a fase lag em relação a FSX nesta espécie. Este concluiu ainda que a fase lag foi observada em maior intensidade no inverno, embora estivesse presente no verão. A fase lag foi observada no período da manhã, quando havia a demanda de água do ar, sem haver FSX.

Ainda, esta fase lag pode ser explicada pela relação entre a área foliar das plantas do mamoeiro e a área do xilema ativo. Neste experimento, a área foliar média das plantas foi de 3,5 m<sup>2</sup> e a área média do xilema ativo foi de 36,36 cm<sup>2</sup>. Desta maneira, a relação área foliar/área do xilema ativo foi de 0,10 m<sup>2</sup> de folha cm<sup>-2</sup> de xilema ativo. Ainda, o mamoeiro apresenta um caule oco. Possivelmente, este valor de 0,10 associado à presença de espaços vazios no caule podem contribuir para a existência da fase lag. Ou seja, tal característica pode promover maior resistência ao movimento de água no tronco.

A máxima taxa do fluxo de seiva xilemática foi de 0,48 L m<sup>-2</sup> de área foliar h<sup>-1</sup>. Considerando que as plantas apresentaram uma área foliar média do xilema ativo de 36,36 cm<sup>2</sup> e uma área foliar média de 3,5m<sup>2</sup>, este valor equivale a 0,046 kg H<sub>2</sub>O cm<sup>-2</sup> de xilema ativo h<sup>-1</sup>. Em bananeira (Lu et al., 2002), em uma espécie de pinheiro (Lu et al., 1995), em manga (Lu et al., 2000) e em algumas árvores tropicais (Granier et al., 1996), os máximos valores encontrados foram de 0,015, 0,019, 0,035

e  $0,040 \text{ kg cm}^{-2}$  de xilema ativo  $\text{h}^{-1}$ . Tais resultados mostram que os valores medidos em mamoeiros estão coerentes.

Os resultados do presente trabalho mostraram que as plantas de mamoeiro, mesmo com um elevado conteúdo de água no tronco, apresentaram a fase lag. Segundo Malo e Campbell (1986), o mamoeiro é considerado uma planta herbácea de grande porte. Esta característica pode conferir a esta planta uma capacidade elevada em acumular água no tronco, o que poderia torná-la eficiente no tamponamento hídrico da parte aérea por meio desta elevada quantidade de água no tronco. Entretanto, tal fato não ocorre. Possivelmente, outros mecanismos como uma maior resistência à condução dos vasos xilemáticos e ao transporte radial de água no tronco possam não permitir esta capacidade de tamponamento hídrico.

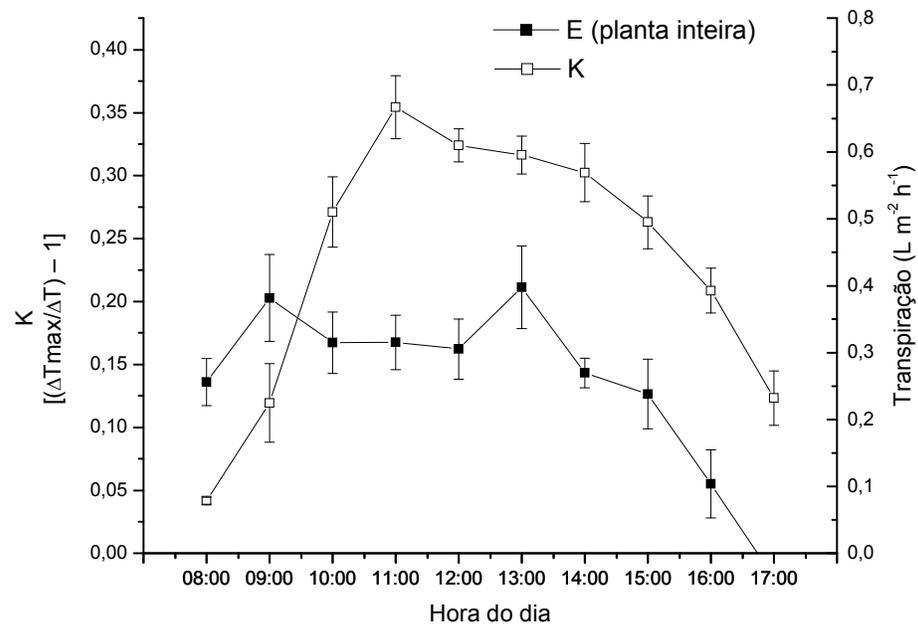


Figura 18. Valores médios diários do coeficiente de Granier (Granier, 1985 (■), valores da transpiração em  $\text{L m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  de área foliar (□) ) em quatro dias de julho de 2006. As barras verticais indicam o erro padrão,  $n=30$ .

A relação entre o FSX e a evapotranspiração de referência  $ET_0$  Penman-FAO (Pereira et al., 1997) é mostrada na Figura 19. Nesta figura, o fluxo de seiva

xilemática é expresso em  $L h^{-1} m^{-2}$  de área foliar e a  $ET_0$  é expressa em  $mm h^{-1}$ . Foi possível obter um coeficiente de determinação razoável e positivo para esta relação,  $R^2=0,622$ . Os valores elevados de FSX se ajustaram melhor com os valores de  $ET_0$ , como pode ser observado na Figura 17, a partir de valores de FSX acima de  $0,4 L h^{-1} m^{-2}$  de área foliar. Tais resultados estão de acordo com os resultados encontrados por Reis (2007) que também obteve a relação entre FSX determinado por meio do método de dissipação de calor e a  $ET_0$  em mamoeiro do genótipo 'Golden'. Este autor determinou esta relação tanto no inverno quanto no verão, encontrando uma correlação ( $R^2=0,6576$ ) bem próxima da encontrada, neste trabalho, para esta época estudada.

A relação entre a transpiração da planta inteira com a evapotranspiração de referência é mostrada na Figura 20. Foi possível encontrar uma alta e positiva correlação ( $R^2=0,8945$ ) entre a transpiração instantânea medida na planta inteira em  $L h^{-1} m^{-2}$  de área foliar e a  $ET_0$  expressa em  $mm h^{-1}$ . A relação encontrada, neste trabalho, entre a transpiração medida na planta inteira com  $ET_0$  torna-se de extrema importância, pois representa uma metodologia de baixo custo e fácil manutenção para a estimativa de demanda hídrica do mamoeiro, sendo importante para o manejo de irrigação localizada e fertirrigação. Tal fato pode resultar em uma maior eficiência de uso de água e fertilizantes em plantios comerciais da espécie.

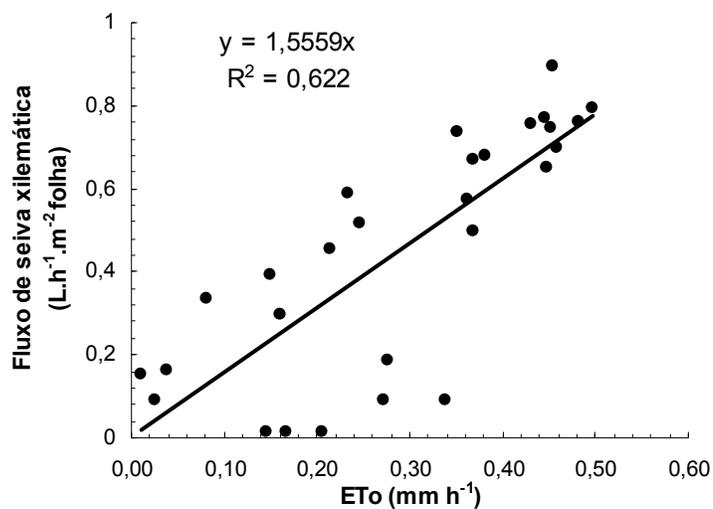


Figura 19. Relação entre o fluxo de seiva xilemática e a evapotranspiração de referência. Cada ponto representa a média de 10 repetições.

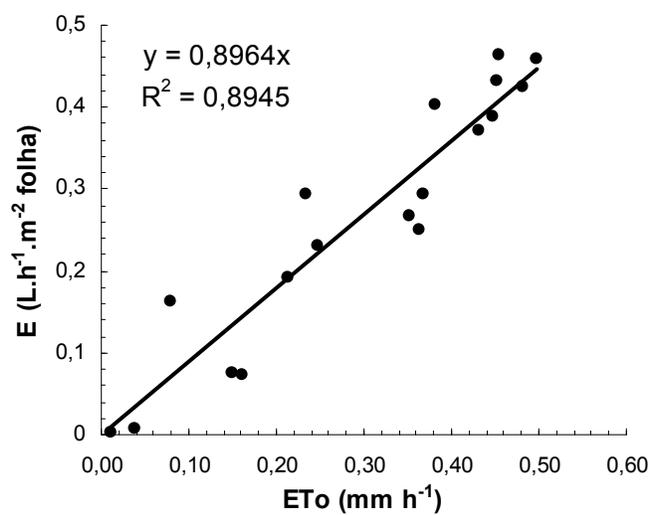


Figura 20. Relação entre a transpiração da planta inteira e a evapotranspiração de referência. Cada ponto representa a média de 10 repetições.

## 5. RESUMO E CONCLUSÕES

Em condições de cultivo comercial (Caliman Agrícola SA) no município de Sooretama/ES, em dias de céu com ausência de nuvens, mês de julho, as plantas inteiras de mamoeiro 'Golden' fertirrigadas apresentaram uma razão de transpiração de 154g H<sub>2</sub>O transpirado g<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> assimilado.

No tratamento em que foram feitas as medições das trocas gasosas na planta inteira, as plantas de mamoeiro com média de 3,5 m<sup>2</sup> de área foliar e seis meses de idade transpiraram diariamente 8,6 L de H<sub>2</sub>O planta<sup>-1</sup> e assimilaram 67 g CO<sub>2</sub> planta<sup>-1</sup> (18,7g C).

As medidas da taxa fotossintética líquida em plantas inteiras de mamoeiro correlacionaram-se positivamente com as medidas da taxa fotossintética líquida de folhas individuais, quando se ajustou essa taxa à área foliar dessas plantas (fotossíntese folha individual x área foliar). Porém, para a transpiração, esse ajuste não foi tão eficiente, uma vez que as folhas individuais superestimaram essa taxa, após a correção, para a área foliar.

Neste trabalho, foi possível verificar que o modelo matemático proposto por Reis et al. (2006), em relação ao modelo em que se utilizam plantas inteiras de mamoeiro, proposto por este presente trabalho, superestimou os valores da transpiração de plantas inteiras desta espécie. Ainda, foi obtida uma relação elevada

e positiva ( $R^2=0,85$ ) entre a transpiração instantânea medida na planta inteira com o coeficiente de Granier.

Foi possível encontrar uma correlação satisfatória ( $R^2=0,89$ ) entre a transpiração instantânea medida na planta inteira em  $L h^{-1} m^2$  de área foliar e a  $ET_0$  expressa em  $mm h^{-1}$ . A relação encontrada, neste trabalho, entre a transpiração medida na planta inteira e a  $ET_0$  torna-se de extrema importância, pois representa uma metodologia de baixo custo e fácil manutenção para a estimativa de demanda hídrica do mamoeiro. Tal metodologia pode ser importante para o manejo de irrigação localizada e fertirrigação, o que pode resultar em uma maior eficiência de uso de água e fertilizantes em plantios comerciais desta espécie em estudo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvez, F.L. (2003) A cultura do mamão *Carica papaya* L. no mundo, no Brasil e no Estado do Espírito Santo. *In: Martins, D.S., Costa, A. F. S. (eds.) A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção*. Vitória: Incaper, p. 11-34.
- Andrade, J.L.; Meinzer, F.C.; Goldstein, G.; Holbrook, N.M.; Cavelier, J.; Jackson, P.; Silvera, K. (1998) Regulation of water flux Through trunks, branches and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia* 115:463-471.
- Angelocci, L.R. (1996) Estimativa da transpiração máxima de macieiras (*Malus spp*) em pomares pelo modelo de Penman-Monteith. Piracicaba: USP, 1996. 103 p. *Tese (Livre-Docência) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo*.
- Baker, N.R. (1991) A possible role for Photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol. Plant.* 81:563-570.
- Baker, N. R. (1993) Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. *In: J.A.C. Smith & H. Griffiths (eds.) Water deficit plant responses from cell to community. Bioscience Scientific Publication, Oxford*, pp. 221 – 235.
- Ball, M. C.; Butterworth, J. A.; Roden, J. S.; Christian, R. & Egerton, J. J. G. (1994) Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 311 – 319.

- Barber, J. & Anderson, B. 1992. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Science* 17:61-66.
- Bernardo, S. Carvalho, J.A.; Souza, E.F. (1996) Irrigação do mamoeiro. 1. ed. Campos dos Goytacazes, RJ: UENF Boletim Técnico. 20p
- Bolhàr-Nordenkampf, H. R. e Öquist, G. O. (1993) Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhàr-Nordenkampf, R. C. Leegood & S. P. Long. *Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual*. Chapman & Hall, London, pp. 193 – 206.
- Bolhàr- Nordenkampf, H. R., Long, S. P., Baker, N. R., Öquist, G., Schreiber, U., Lechner, E. G. (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, 3:497-514.
- BRAPEX. (2006) Disponível em: <http://www.brapex.net>. Acesso em: 08 de dezembro de 2006.
- Bréda, N.; Granier, A.; Aussenac, G. (1998) Effect of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in a oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology* 15:295-306.
- Bugbee, B. (1992) Steady-state canopy gas exchange: System design and operation. *HortScience* 27: 770-776.
- Campbell, G. S. e Norman, J. M. (1998) Heat and mass transport, p. 77-85. In: An introduction to environmental biophysics, 2<sup>nd</sup> Ed. Springer-Verlag New York, Inc.
- Campostrini, E.; Yamanishi, O.K. (2001) Estimation of papaya leaf area using the central vein length. *Science Agricola*. 58:39-42.
- Campostrini, E. (2005) Interação planta-ambiente: o processo fotossintético e os distúrbios fisiológicos em *Carica papaya* L. in: Martins, D.S. *Papaya Brasil: qualidade do mamão para o mercado interno*. Vitória: Incaper. p. 129 - 144.
- Castro, F.A. (2005) Relações do valor do medidor portátil de clorofila (SPAD-502) com o processo fotossintético e com o teor de nitrogênio orgânico em dois genótipos de *Carica papaya* L. Tese (Mestrado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro– UENF, 70p.

- Chaves, M.M., Oliveira, M.M. (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of experimental Botany* 55(407): 2365-2384.
- Clearwater, M.J.; Meinzer, F.C.; Andrade, J.L.; Goldstein, G.; Holbrook, N.M. (1999) Potential errors in measurements of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology* 19:681-687.
- Clemente, H.S.; Marler, T.E. (1996) Drought stress influences gas-exchange responses of papaya leaves to rapid changes in irradiance. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 12 (2):292-295.
- Coelho Filho, M.A.; Angelocci, L.R.; Rojas, J.S.D., Souza, L.F.; Campeche, M. ; Folegatti, M.V. (2004) Relações entre transpiração máxima, área foliar e evapotranspiração de referência em pomar jovem de lima ácida 'Tahiti'. *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, 12: 265-274, 2004.
- Corelli, G.L. & Magnanini, E. (1993) A whole-tree system for gas-exchange studies, *HortScience*, 28 (1): 41–45.
- Coombs, J., Hall, D.O.; Long, S.P.; Scurlock, J.M.O. (1985) *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. Pergamon Press, Oxford.
- Cruz, J. A.; Avenson, T. J., Kanazawa, A.; Takizawa, K.; Edwards, G. E. e Kramer, D. M. (2004) Plasticity in light reactions of photosynthesis for energy production and photoprotection. *Journal of Experimental Botany* 56: 395-406.
- Devitt, D.A.; Berkowitz, M.; Schulte, P.J.; Morris, R.L. (1993) Estimating transpiration for three woody ornamental tree species using stem-flow gauges and lysimetry. *HortScience*, 28: 320-322.
- Dragoni, D.; Lakso, A.N.; Piccioni, R.M. (2005) Transpiration of apple trees in a humid climate using heat pulse sap flow gauges calibrated with whole-canopy gas exchange chambers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 130:85-94.
- Dugas, W.A. (1990) Sap flow in stems. *Remote Sens. Rev.* 5:225–235.
- Dugas, W.A.; Wallace, J.S.; Roberts, J.M. (1993) Heat balance, porometer, and deuterium estimates of transpiration from potted trees. *Agric. Forest Meteorol.* 64:47-62.

- Edson, C. E.; Howell, G. S.; Flore, J. A. (1995) Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partitioning of Seyval grapevines II. Seasonal changes in single leaf and whole vine photosynthesis. *American Journal of Enology and Viticulture* 46: 469-477.
- El-Sharkawy, M.A., Cock, M.J.H., Hernandez, A.D.P. (1985) Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynthesis research*. 7:137-149.
- FAO. (2007) Disponível em: <http://www.faostat.org.br> Acesso em: 15 de outubro de 2007.
- Fernández, J.E., Palomo, M.J., Diaz-Espejo, A., Clothier, B.E., Green, S.R., Girón, I.F., Moreno, F. (2001) Heat-pulse measurements of sap flow in olives for automating irrigation: tests, root flow and diagnostics of water stress. *Agricola Water of Management*. 51:99-123.
- Ferrara, G.; Flore, J.A. (2003) Comparison between different methods for measuring transpiration in potted apple trees. *Biol. Plant*, 46 (1): 41–47.
- Force, L., Critchley, C, Van Rensen, J.J.S. (2003) New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants 1. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test. *Photosynthesis Research*, 78:17-33.
- Francesconi, A.H.D.; Lakso, A.N.; Denning, S.S. (1997) Light and temperature effects on whole-canopy net carbon dioxide exchange rates of apple trees. *Acta Horticultural*, 451: 287-294.
- Gamon, J.A.; Pearcy, R.W. (1989) Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia* 79:475-481.
- Giuliani, R.; Nerozzi, F.; Magnanini, E.; Corelli-Grappadelli, L. (1997) Influence of environmental and plant factors on canopy photosynthesis and transpiration of apple trees. *Tree Physiology*. 17: 637-645.
- Gomes, M. M. A., Lagôa, A. M. A., Machado, E. C., Furlani, P. R., (1997) Trocas gasosas e quantificação do ácido abscísico em duas cultivares de arroz de sequeiro submetidas à deficiência hídrica. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 9(3):177-183.
- Granier, A. (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. for.* 42 (2), 193-200.

- Gutiérrez, V.M., A.R. Harrington, C.F. Meinzer, and H.J. Fownes. 1994. The effect of environmentally induced stem temperature gradients on transpiration estimates from the heat balance method in two tropical woody species. *Tree Physiol.* 14:179–190.
- Hirasawa, T.; Iida, Y.; Ishihara, K. (1989) Dominant factors in reduction of photosynthetic rate affected by air humidity and leaf water potential in rice plants. *Jpn. J. Crop Sci.* 58: 383–389.
- Hirasawa, T., Hsiao, T.C. (1999) Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. *Field Crops Research*, 62:53-62.
- Huang, L.F., Zheng, J.H., Zhang, Y.Y., Hu, W.H., Mao, W.H., Zhou, Y.H., Yu, J.Q. (2006) Diurnal variations in gas exchange, chlorophyll fluorescence quenching and light allocation in soybean leaves: The cause for midday depression in CO<sub>2</sub> assimilation. *Scientia Horticulturae*, 110:214-218.
- Huck, M.G., Ishihara, K., Peterson, C.M., Ushijima, T. (1983) Soybean adaptation to water stress at selected stages of growth. *Plant Physiology*, 73:422–427.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2007) Sistema IBGE de recuperação automática SIDRA. Disponível em [www.sidra.ibge.gov.br/bda/agric/](http://www.sidra.ibge.gov.br/bda/agric/). Acesso em: 9 de janeiro de 2007.
- Kanechi, M., Uchida, N., Yasuda, T., Yamaguchi, T. (1996) Non-stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. *Plant Cell and Physiology* 37: 455-460.
- Kao, W. - Y.; Forseth, I.N. (1992) Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availabilities. *Plant Cell Environ.* 15:703-710.
- Katerji, N.; Daudet, F. A.; Carbonneau, A.; Ollat, N.; 1994: Etude à l'échelle de la plante entière du fonctionnement hydrique et photosynthétique de la vigne: comparaison des systèmes de conduite traditionnel et en Lyre. *Vitis* 33, 197-203.
- Krause, G.H.; Weis, E. 1991 Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review Plant Physiology. Plant Molecular Biology.* (42): 313-349.
- Lakso, A.N.; Mattii, G.B.; Nyrop, J.P.; Denning, S.S. (1996) Influence of European Red Mite on leaf and whole-canopy carbon dioxide exchange, yield, fruit size, quality, and return cropping in 'Starkrimson Delicious' apple trees, *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 121 (5): 954–958.

- Lawlor, D.W. (2002) Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany* 53 (370): 773-787.
- Long, S.P.; Humphries, S.; Falkowski, P.G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45:633-662.
- Long, S.P. (1985) Measurement of photosynthetic gas exchange. In *Techniques in bioproductivity and photosynthesis.*, 25-36. Pergamon Press, Oxford.
- Loustau, D.P.; Berbigier, P.; Roumaginac, P.; Arruda-Pacheco, C.; David, J.S.; Ferreir, M.I.; Pereira, J.S.; Tavares, R. (1996) Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. I. Seasonal course of Water flux through maritime pine. *Oecologia* 107:33-42.
- Lu, P., Biron, P., Breda, N., Granier, A. (1995) Water relations of Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: water potential, stomatal conductance and transpiration. *Annals of Forest Science* 52:117-129.
- Lu, P.; Chacko, E. (1998) Evaluation of Granier's sap flux sensor in young mango trees. *Agronomie* 18:461-471.
- Lu, C., Zhang, J. (1999) Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany* 50 (336): 1199-1206.
- Lu, P.; Muller, W.J.; Chacko, E.K. (2000) Spatial variations in xylem sap flux density in the trunk of orchard-grown, mature mango trees under changing soil water conditions. *Tree Physiology*, 20 (10):683-692.
- Lu, P., Woo, K.C., Liu, Z.T. (2002) Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. *Journal of Experimental Botany*, 53:1771-1779.
- Machado Filho, J.A.; Campostrini, E.; Yamanishi, O.K.; Fagundes, G.R. (2006) Variação sazonal das trocas gasosas de mamoeiro cultivado em condições de campo. *Bragantia*, 65:185-196.
- Malo, S.E.; Campbell, C.W. (1986) The papaya. *Univ. of Florida Cooperative Extension Service Fruits Crops Fact Sheet FC-11*. Gainesville, Fla.

- Mansfield, T.A. (1997) Hormones as regulators of water balance. *In: Davies, P.J. Plant hormones and their role in plant growth and development.* ed. Martinus Nijhof Publisher, p.411-430.
- Marler, T.E., George, A.P., Nissen, R.J., Anderssen, P.C. (1994) Miscellaneous tropical fruits. *In: Schaffer, B., Anderssen, P.C. (eds.) Handbook of environmental physiology of fruits crops. V.II: Sub-tropical and tropical crops.* Florida: CRC Press, p. 199-224.
- Marler, T.E.; Mickelbart, M.V. (1998) Drought, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of field grown papaya. *Journal of the American Society of the Horticultural Science*, 123 (4):714-718.
- McDermitt, D.K. (1990) Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. *HortScience* 25:1538-1548.
- Medhurst, J.; Parsby, J.; Linder, S.; Wallin; Ceschia, E.; Slaney, M. (2006) A whole-tree chamber system for examining tree-level physiological responses of field-grown trees to environmental variation and climate change. *Plant, Cell and Environment*. 29:1853–1869.
- Melis, A. (1999) Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage in vivo? *Trends in Plant Science* 4 (4): 130-135.
- Mitchell, C.A. (1992) Measurement of photosynthetic gas exchange in controlled environments. *HortScience* 27:764-767.
- Monteith, J.L. (1995) A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment*. 18:357-364.
- Naves-Barbiero, C.C., Franco A.C., Bucci S.J., Goldstein G. (2000) Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerradão. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 12:119-134.
- Ogden, M.A.H.; Jackson, L.K.; Campbell, C.W. (1981) Florida Tropical Fruit culture via master gardener. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 94: 222.
- Ort, D.R.; Baker, N.R. (2002) A photoprotective role for O<sup>2</sup> as an alternative electron sink in photosynthesis? *Curr. Opin. Plant Biol.* 5:193–198.

- Osmond, C.B. (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker, N.R. & Bowyer, J.R. eds. *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. BIOS Science Publishers, Oxford, UK: 13-25.
- Pereira, A.R., villa Nova, N.A., Sedyama, G.C. (1997) *Evapo(transpi)ração*. Piracicaba: Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz (FEALQ), 183p.
- Perez Peña, J.E. (2004) Whole-canopy photosynthesis and transpiration under regulated deficit irrigation in *Vitis vinifera* L. CV. cabernet sauvignon. Tesis (Doctor of Philosophy) – Washington-USA, Washington State University, 234p.
- Pettigrew, W.T., Hesketh, J.D., Peters, D.B., Woolley, J.T. (1990) A vapor pressure deficit on crop canopy photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 24:27-34.
- Poni, S.; Magnanini, E.; Rebutti, B.; 1997: An automated chamber system for measurements of whole vine gas exchange. *HortScience* 32, 64-67.
- Popova, L.P., Riddle, K.A. (1996) Development and accumulation of ABA in fluridone-treated and drought-stressed *Vicia faba* plants under different light conditions. *Physiologia Plantarum* 98: 791-797.
- Quick, W.P., Chaves, M.M., Wendler, R. (1992) The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell and Environment*, 15:25-35.
- Raschke, K. (1987) Action of abscisic acid on guard cells. In: Zeiger, E., Farquhar, G.D., Cowan, I.R. (eds.) *Stomatal function*. Stanford: University Press, p.253-279.
- Reis, F.O. (2003) *Trocas gasosas, eficiência fotoquímica e fluxo de seiva xilemática em mamoeiro do grupo 'Formosa' cultivado em condição de campo na região norte fluminense*. Tese (Mestrado em Produção Vegetal). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Campos dos Goytacazes, 59p.
- Reis, F.O.; Campostrini, E.; Chiquieri, T.B.; Castro, F.A.; Torres Netto, A.; Santos, A.M. dos; Azevedo, L.C.; Gomes, M.M.A.; Souza, M.A. de. (2004) Estresse hídrico em plantas de mamoeiro Golden: efeitos estomáticos e efeitos não estomáticos. In: *Congresso Brasileiro de Fruticultura*, 18, Florianópolis, SC.
- Reis, F.O.; Campostrini, E.; Sousa, E.F.; Silva, M.G. (2006) Sap flow in papaya plants: Laboratory calibrations and relationships with gas exchanges under field conditions. *Scientia Horticulturae*, 110: 254-259.

- Reis, F.O. (2007) Microaspersão sobre copa em mamoeiro 'golden': um estudo relacionado às trocas gasosas, à eficiência fotoquímica e ao fluxo de seiva xilemática. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro– UENF, 93p.
- Ruggiero, C.; Durigan, J.F.; Goes, A., Natalew.; Benassai, A.C. (2003). Panorama da cultura do mamão no Brasil e no mundo: Situação atual e tendências. *in*: Martins, D.S. *Papaya Brasil: qualidade do mamão para o mercado interno*. Vitória: Incaper. p. 13 - 32.
- Sakuratani, T. (1981) A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, 37 (1):9 -17.
- Salazar, R. (1978) Determination of photosynthesis in commercial varieties of papaw (*Carica papaya* L.) and its possible relationship with the production and quality of the fruits. *Revista ICA*, Bogota, 2 (13):291-295.
- Samson, J.A. (1980) *Tropical fruits*. Logman, London.
- Schmid, J; Bettner, W. (1999) Experience with granier-type sensors for sap flow measurements in grapevines. *Acta Horticultural*, 493: 177-186.
- Schreiber, U.; Bilger, W. (1993) III Progress in chlorophyll fluorescence research: major developments during the past years in retrospect. *Progress in botany*. 54:151-173.
- Schulze, E.-D., Lange, O.L., Buschbom, U., Kappen, L., Evenary, M. (1972) Stomatal response to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta*, 108:259-270.
- Smith, D.M.; Allen, S.J. (1996) Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of experimental Botany*. 305 (47):1833-1844.
- Steduto, P.; Çetinkökü, Ö.; Albrizio, R.; Kanber, R. (2002) Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology* 111: 171-186.
- Su, P., Liu, X. (2005) Photosynthetic characteristics of linze jujube in conditions of high temperature and irradiation. *Scientia horticulturae*, 104 (3):339-350.

- Taiz, L., Zeiger, E. (eds.) (2006) *Plant Physiology*. 4ª edição. Massachusetts, Sinauer.. 705p.
- Taiz, L., Zeiger, E. (eds.) (2004) *Fisiologia Vegetal*. 3ª edição. Porto Alegre: Artmed editora. 719p.
- Takahashi, N.; Ling, P.P.; Frantz, J.M. (2007) Considerations for Accurate Whole Plant Photosynthesis Measurement. ASABE Annual International Meeting - Minneapolis, Minnesota, 17 - 20 June 2007.
- Torres-Netto, A. (2005) *Atributos fisiológicos e relações hídricas em genótipos de mamoeiro (Carica papaya L.) na fase juvenil*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, 116p.
- Tyree, M.T., Yianoulis, P. (1980) The site of water evaporation from sub-stomatal cavities, liquid path resistances and hydroactive stomatal closure. *Annals of Botany*, 46:175-193.
- Valancogne, C.; Dayau, S; Pieri, P.; Ferreira, M.I.; Silvestre, J.; Angelocci, L.R. (2000) Influence of orchard and vineyard characteristics on maximal plant transpiration. *Acta Horticultural*, 537: 61-68.
- Van Bavel, Cornelius, H.M.; Van Bavel; Michael G., Lascano; Robert, J. (1996) Automatic irrigation based on monitoring plant transpiration. *American Society of Ag. Engineers, proceeding of the International Conference*. 1088-1092.
- Wise, R.R., Sparrow, D.H., Ortiz-Lopez, A., Ort, D.R. (1991). Biochemical regulation during the midday decline of photosynthesis in field-grown sunflower. *Plant Science* 74: 45-52.
- Wullschlegel, S.D.; Meinzer F.C.; Vertessy, R.A. (1998) A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology*. 18:499–512.
- Wunsche, J.N.; J.W. Palmer, J.W. (1997) Portable through-flow cuvette system for measuring whole-canopy gas exchange of apple trees in the field, *HortScience* 32 (4): 653–658.
- Young, J.W.H.; Wong, S.C.; Farquhar, G.D. (1997) Stomatal responses to changes in vapour pressure difference between leaf and air. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, 20: 1213-1216.

Zelitch, I. (1982) The close relationship between net photosynthesis and yield.  
*BioScience*, 32:796-802.

Zhang, H. Simmonds, L.P., Morison, J.I.L., Payne, D. (1997) Estimation of transpiration by single trees: comparison of sap flow measurements with a combination equation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87:155-169.

## APÊNDICE

1) Cálculo do volume do balão utilizado para cobrir as plantas:

Altura do balão = 1,20 m

Diâmetro do balão = 1,90 m

$$\text{Área da base} = (\pi d^2) / 4$$

Área da base = 2,8338 m<sup>2</sup>

$$\text{Volume} = \text{Área da base} \times \text{Altura}$$

Volume = 3,40 m<sup>3</sup>

Portanto,

$$\text{Volume do balão} = 3400 \text{ L}$$

2) Cálculo do fluxo de ar que entra no balão:

Base da saída de ar do ventilador = 0,295 m

Altura da saída de ar do ventilador = 0,265 m

$$\text{Área da saída de ar do ventilador} = \text{base} \times \text{altura}$$

Área da saída de ar do ventilador = 0,07815 m<sup>2</sup>

Velocidade média do ar do ventilador = 2100 pés / min = 38430 m / h

Fluxo de ar do ventilador = Velocidade do ar do ventilador X Área da saída de ar do ventilador

Fluxo de ar do ventilador = 3004,2 m<sup>3</sup> / h

2) Cálculo da taxa de renovação completa de ar do balão:

Fluxo de ar do ventilador =  $3004,2 \text{ m}^3 / \text{h}$

Volume do balão =  $3,40 \text{ m}^3$

Tempo de renovação =  $0,00113 \text{ h} = 4 \text{ s}$

Portanto,

A taxa de renovação completa de ar do balão foi a cada 4 segundos.