

MICROASPERSÃO DE ÁGUA SOBRE A COPA: UM ESTUDO RELACIONADO ÀS TROCAS GASOSAS E À EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA EM PLANTAS DE MAMOEIRO

WATER MICROASPERSSION UPON TREE CANOPY: A STUDY RELATING TO GAS EXCHANGE AND PHOTOCHEMICAL EFFICIENCY IN PAPAYA TREES

Fabício de Oliveira Reis^{1*}; Eliemar Campostrini².

RESUMO

As regiões de baixas latitudes onde se cultiva o mamoeiro são caracterizadas por valores elevados de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) e de temperatura do ar (T_{ar}), o que pode resultar em maior temperatura foliar (T_f). Embora esta espécie apresente uma adaptação a estas condições, nos horários mais quentes do dia pode ocorrer o fenômeno denominado “depressão da fotossíntese ao meio dia” (DFMD). Tal fenômeno está associado ao fechamento estomático e conseqüentemente a redução da assimilação fotossintética do carbono (A). Essa redução na assimilação de CO_2 é causada por elevados valores de déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ($DPV_{folha-ar}$). Entretanto, os efeitos não-estomáticos sobre A também podem estar envolvidos. Nesse experimento, aplicou-se água no horário mais quente do dia via microaspersão sobre o dossel das plantas de mamoeiro ‘Golden’ cultivado em condição de campo, com o objetivo de reduzir a temperatura foliar, reduzir o $DPV_{folha-ar}$, e, como consequência aumentar a condutância estomática (g_s) e A. Como resultado desta pesquisa, em duas épocas estudadas, a aplicação de água sobre o dossel não foi eficiente para evitar o dano causado por excesso de luz (efeitos não-estomáticos, mostrados através da eficiência fotoquímica). Contudo, em ocasiões de temperaturas elevadas, o tratamento em que se aplicou água sobre a copa foi eficiente na otimização da abertura estomática. Nas plantas que não receberam a aplicação de água, ao meio dia a assimilação fotossintética de carbono foi reduzida em 13%.

Palavras-chave: *Carica papaya* L., trocas gasosas, eficiência fotoquímica.

ABSTRACT

Low latitude regions, where papaya trees are cultivated, are characterized by high photosynthetic photon flux density and high air temperature, consequently resulting in a high leaf temperature. Although this plant is well adapted to this climate, a phenomenon named “midday photosynthesis depression” may occur at the hottest hours of the day. Such change may be related to stomatal closure and consequently to the decrease of CO_2 photosynthetic assimilation (A). This decrease is caused by high leaf to air vapor pressure deficit ($VPD_{leaf-to-air}$) values. However, the non-stomatal effects can also be involved in it. In this experiment, it was applied water by microaspersion upon ‘Golden’ papaya tree canopy cultivated under field conditions, at the hottest hour of the day, aiming to reduce the leaf temperature and the $VPD_{leaf-to-air}$, and consequently increasing the stomatal conductance (g_s) and A. The studies were conducted in two seasons, and as a result, the microaspersion upon tree canopy could not cope with the damages caused by the excess of light (non-stomatal effects, shown through the photochemical efficiency). However, under high temperatures, this treatment was efficient in the stomatal mechanisms. At midday, the plants that were not under microaspersion presented a decrease of 13% in the carbon photosynthetic assimilation.

Key words: *Carica papaya* L., gas exchange, photochemical efficiency.

INTRODUÇÃO

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma espécie de clima tropical e, portanto, apresenta maior crescimento

^{1*}Professor Adjunto I, Doutor em Produção Vegetal, Universidade Estadual do Maranhão, Centro de Ciências Exatas e Naturais, Departamento de Química e Biologia. Cidade Universitária Paulo VI, s/nº Tirirical CEP.: 65055-310 - São Luis, MA – Brasil. fareoli@gmail.com

²Professor Associado I, Doutor em Produção Vegetal, Setor de Fisiologia Vegetal, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias

(Recebido para Publicação em 28/04/2010, Aprovado em 04/03/2011)

e desenvolvimento em latitudes entre 21° Norte e 21° Sul (ALVEZ, 2003). Essa região se caracteriza por apresentar valores elevados de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), o que está fortemente associado a elevadas temperaturas do ar (T_{ar}) e da folha (T_f). Embora o mamoeiro seja adaptado a essas condições, normalmente, apresenta, nos horários mais quentes do dia, redução da assimilação fotossintética de CO_2 (A), fenômeno conhecido como "depressão da fotossíntese ao meio-dia" (DFMD). Conseqüentemente, reduções da condutância estomática (g_s) e das reações fotossintéticas podem ocorrer, visto a forte relação entre g_s e A (CAMPOSTRINI & YAMANISHI, 2001; MACHADO FILHO et al., 2006). A DFMD é comum em várias culturas como soja (HUCK et al., 1983), algodão (PETTIGREW et al., 1990), girassol e videira (QUICK et al., 1992), e pode estar relacionado a efeitos estomáticos e a efeitos não-estomáticos. A redução de A ao meio-dia pode reduzir a produtividade de algumas culturas (XU & SHEN, 1997; Guo et al. 2009). Segundo XU & SHEN (1997), a DFMD pode causar uma redução de 30 a 50% na produtividade de culturas como mandioca, trigo e soja.

Estudos têm mostrado que a condutância estomática em folhas é reduzida com a exposição ao ar seco, sendo o déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}) é um dos maiores fatores que controlam a condutância estomática (EL-SHARKAWY & COCK, 1984; EL-SHARKAWY et al., 1984; COCK et al., 1985; EL-SHARKAWY, 1990). Por outro lado, como já salientado, a DFMD pode estar associada aos efeitos não-estomáticos (XU & WU, 1996; PONS & WELSCHEN, 2003; HUANG et al., 2006). Neste caso, a redução em A é associada à inativação irreversível nos centros de reação do fotossistema II (FSII), ao incremento na dissipação térmica no sistema antena e à elevação na fotorrespiração (GUO et al., 1994; HUANG et al., 2006), caracterizando o fenômeno conhecido como fotoinibição. De uma maneira geral, a medição da emissão da fluorescência da clorofila a, por ser uma técnica rápida, precisa e não-destrutiva, tem sido a mais usada para a determinação e quantificação da fotoinibição. A fotoinibição é o reflexo de danos severos ao fotossistema II, causados pelo excesso de energia luminosa, que resulta em decréscimo na assimilação fotossintética de carbono, que é um fator não-estomático da DFMD (CHEESEMAN & LEXA 1996).

Estratégias de manejo no cultivo das espécies de interesse agrônômico têm sido buscadas, objetivando minimizar os efeitos da DFMD sobre a produtividade das culturas. Uma dessas estratégias é a aplicação de água, via nebulização sobre a copa, que aumentou a assimilação fotossintética de CO_2 em mandioca, elevou a produção de massa seca de raízes e a produção total de biomassa em alguns trabalhos (COCK et al., 1985; GUO et al., 2009).

O objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos da aplicação de água via microaspersão, nos horários de

maior temperatura do ar, sobre o dossel de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L. genótipo 'Golden') cultivadas sob condição de campo, sobre a redução da DFMD.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal e condições de cultivo

Neste trabalho, utilizou-se a espécie *Carica papaya* L., genótipo 'Golden' pertencente ao grupo 'Solo'.

O estudo foi realizado em uma área de plantio comercial localizada no município de Linhares-ES (19° 10' S e 39° 50' O), totalizando 0,25 ha, relevo plano e com classificação de solo de Argissolo Amarelo.

O transplântio das mudas do viveiro para o campo foi feito em agosto de 2004, e o início dos tratamentos (microaspersão sobre copa) foi em dezembro de 2004. Os tratamentos foram aplicados no início do florescimento das plantas (4 meses de idade) e estes foram finalizados em janeiro de 2006. As mudas foram feitas em tubetes no viveiro da própria empresa, permanecendo no local até completarem 30 dias de semeadura.

As avaliações foram realizadas em duas épocas: nas avaliações de março de 2005, as plantas tinham 7 meses de idade, 11 cm de diâmetro de tronco (a 30 cm do solo) e 2,40 m de altura; e em junho de 2005 aos 10 meses de idade, as plantas tinham em média 14 cm de diâmetro de tronco (a 30 cm do solo) e 3,15 de altura. As duas épocas estudadas foram escolhidas para representar o verão, caracterizado por altas temperaturas e alta pluviosidade e representar o inverno da região, com temperaturas mais amenas e umidade relativa do ar mais baixa e baixa pluviosidade.

A lavoura foi irrigada com o sistema do tipo gotejamento, com 1 gotejador por planta e o espaçamento utilizado foi de 1,50 x 3,80 m. 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: 36,56 kg ha⁻¹ de Ca (NO₃)₂; 12,75 kg ha⁻¹ de MgSO₄; 22,84 kg ha⁻¹ de K₂SO₄; 4,05 de MAP (fosfato monoamônico, fonte de P₂O₅); e 0,35 kg ha⁻¹ de micronutrientes.

Na área experimental, para se efetuar a aplicação da água por meio da microaspersão sobre a copa (MASC) nas plantas de mamoeiro, foi instalado um cabo de arame galvanizado sobre cada linha de plantio com altura de 5 m. Neste arame, foram instalados os microaspersores espaçados de 3 m de distância um do outro, ficando um microaspersor para cada duas plantas. No tratamento considerado controle, não foi aplicado água por meio da microaspersão sobre copa. Entre os tratamentos (controle e microaspersão sobre copa), havia duas linhas como bordadura. O

tratamento com microaspersão sobre copa e o controle tiveram quatro linhas cada.

Os microaspersores foram acionados por um sensor automático de temperatura, e uma bomba hidráulica era acionada quando a temperatura do ar atingia 27°C. Esta informação foi baseada em um trabalho preliminar (Reis, 2003). O sensor de temperatura foi colocado dentro do dossel, na sombra, numa planta que recebia microaspersão sobre copa. Em aproximadamente dez minutos de funcionamento dos microaspersores, estes eram desligados automaticamente quando a temperatura diminuía em até 25°C.

Variáveis ambientais:

As variáveis meteorológicas como temperatura e umidade relativa do ar, radiação solar, velocidade do vento e precipitação pluviométrica foram monitoradas por meio de uma mini estação climatológica 'WatchDog' modelo 900ET (Spectrum Technologies, Inc. Illinois, U.S.A.). Os valores das variáveis foram armazenados a cada hora.

Medições das trocas gasosas:

As medições das trocas gasosas foram feitas quando as plantas apresentavam 7 e 10 meses de idade (março e junho de 2005, respectivamente). Para tanto, a assimilação fotossintética de carbono (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ($DPV_{\text{folha-ar}}$, kPa), a transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a temperatura foliar (T_F , °C) foram determinados por meio de um sistema portátil de medições de trocas gasosas, modelo LI-6200 (LI-COR, Lincoln, NE, USA).

Foram estabelecidas duas épocas de trabalho. Na primeira época as avaliações foram realizadas entre 12 de janeiro e 31 de março de 2005, e na segunda época as avaliações foram realizadas entre 01 de junho e 31 de agosto de 2005. Escolheram-se, então, quatro plantas representativas de cada tratamento, e nessas plantas trabalhou-se com a 8ª folha contada a partir do ápice, sendo uma folha completamente expandida e crescida a pleno sol. Nessas folhas foram feitas as determinações das trocas gasosas nos horários de 8:00h, 9:00h e 12:00h. No tratamento em que foi aplicada a água via microaspersão, as medidas eram feitas logo após as folhas serem delicadamente enxugadas com um papel absorvente de textura fina. Isso era feito para que houvesse a certeza de uma remoção completa da água sobre a folha, de modo a não superestimar a transpiração e a condutância estomática (Tanvir H. Demetriades-Shah, técnico LI-Cor, NE, USA, comunicação pessoal), bem como evitar o efeito mecânico da ação de se enxugar as folhas sobre o fechamento estomático. Nas determinações das trocas

gasosas, no LI-6200, utilizou-se uma câmara de 250 mL de volume e com uma área de 9 cm^2 .

Determinação da eficiência fotoquímica

As medidas da emissão da fluorescência da clorofila a, por meio de um fluorímetro não-modulado modelo PEA (Hansatech Instruments Ltd, King's Lynn, Norfolk, UK). As leituras foram feitas na mesma área da folha, horário e época da determinação das trocas gasosas.

As folhas foram pré-adaptadas ao escuro por 30 minutos [para que todos os centros de reação adquirissem a condição de abertos (Q_a oxidada)] (BØLHAR-NORDENKAMPF et al., 1989). Por meio desse equipamento, foi possível obter a relação F_v/F_m (rendimento quântico máximo do fotossistema II) (BØLHAR-NORDENKAMPF et al., 1989) e Variáveis do *JIP-Test*, o que permite a detecção de diversos tipos de estresse na planta.

A indução da fluorescência foi feita por meio de um pulso de luz vermelha (650nm) com duração de 5 s com intensidade de 600 W m^{-2} (100% de intensidade).

Variáveis do JIP-Test

O *JIP-test*, o qual utiliza variáveis propostas por STRASSER et al., (1999), fornece informações sobre a estrutura e atividade do FSII. Por meio do software Biolyzer (R. Maldonado-Rodriguez e R.J. Strasser, University of Geneva, Laboratory of Bioenergetics, Switzerland) e das medidas obtidas pelo fluorímetro de excitação contínua foi possível obter cinco níveis de fluorescência [$F_1(t=50\mu\text{s})$, $F_2(t=100\mu\text{s})$, $F_3(t=300\mu\text{s})$, $F_4(t=2\text{ms})$, $F_5(t=30\text{ms})$] (STRASSER & STRASSER, 1995). Com o uso do programa Biolyzer e utilizando os níveis de fluorescência supracitados, calculou-se DI_0/RC , ET_0/TR , DI_0/CS_0 e ET_0/CS_0 , denominadas por STRASSER et al., (1999) como índices de vitalidade. Tais índices representam o fluxo de energia em biomembranas e o desempenho do processo fotoquímico da fotossíntese, com base na quantidade de centros de reação ativos. O índice DI_0/RC refere-se à energia dissipada, principalmente na forma de calor, por unidade de centro de reação ativo; ET_0/TR está relacionada à probabilidade de que um elétron que tenha causado a redução de Q_a entre na cadeia de transporte de elétron nas membranas dos tilacóides; a relação DI_0/CS_0 está relacionada à dissipação de energia na forma de calor e fluorescência por unidade de seção transversal da área amostrada (*Cross Section*, CS); e ET_0/CS_0 é a taxa de transporte de elétrons por unidade de seção transversal da área foliar amostrada.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A temperatura máxima do ar foi aproximadamente

35 e 32°C, em março e junho, respectivamente (figura 1A e 1B). A temperatura mínima foi em torno de 20 e 15°C, em março e junho, respectivamente. Os valores máximos registrados de radiação global diária foram de aproximadamente 24 MJ m⁻²d⁻¹, em março e próximos a 14 MJ m⁻²d⁻¹ em junho (figura 1C e 1D). Como é mostrado na figura 1E, os valores médios diários do DPV_{ar} em março foram maiores, atingindo valores médios máximos em torno de 1,0 kPa, enquanto que em junho (figura 1F) esta variável atingiu valores médios máximos em torno de 0,6 kPa. A precipitação pluviométrica foi maior em março, com um somatório do mês próximo a 120 mm e em junho, a precipitação total do mês foi de 31 mm.

No mês de março, devido à maior radiação global diária, a temperatura foliar foi maior do que no mês de junho em todos os horários observados (figuras 2A e 2B). A variável DPV_{folha-ar} (figura 2C e 2D) também teve forte influência da radiação global (RG). Uma vez que a RG elevada promove maior aquecimento foliar, tal

aquecimento pode promover incrementos exponenciais na pressão de vapor de saturação no interior da folha (LONG & HÄLLGREN, 1993; Machado Filho et al., 2006).

Em março, a aplicação de água sobre a copa das plantas às 12:00h promoveu a redução da temperatura da folha em cerca de 1,4 °C (figura 2A). Conseqüentemente, essas folhas apresentaram menor DPV_{folha-ar}. Com a aplicação de água sobre a superfície das folhas, houve um decréscimo em média de 0,7 kPa nos valores desta variável (figura 2C). Ao meio dia, nas folhas das plantas que não receberam água na superfície, o DPV_{folha-ar} atingiu os maiores valores de 4,2kPa. No mês de junho, não houve diferença entre os tratamentos (figura 2D), mesmo havendo o acionamento do sistema de aplicação de água sobre a copa. Este fato indica que neste mês, a Radiação Global não foi suficiente para aquecer em grande intensidade as folhas no tratamento sem a aplicação de água sobre a copa.

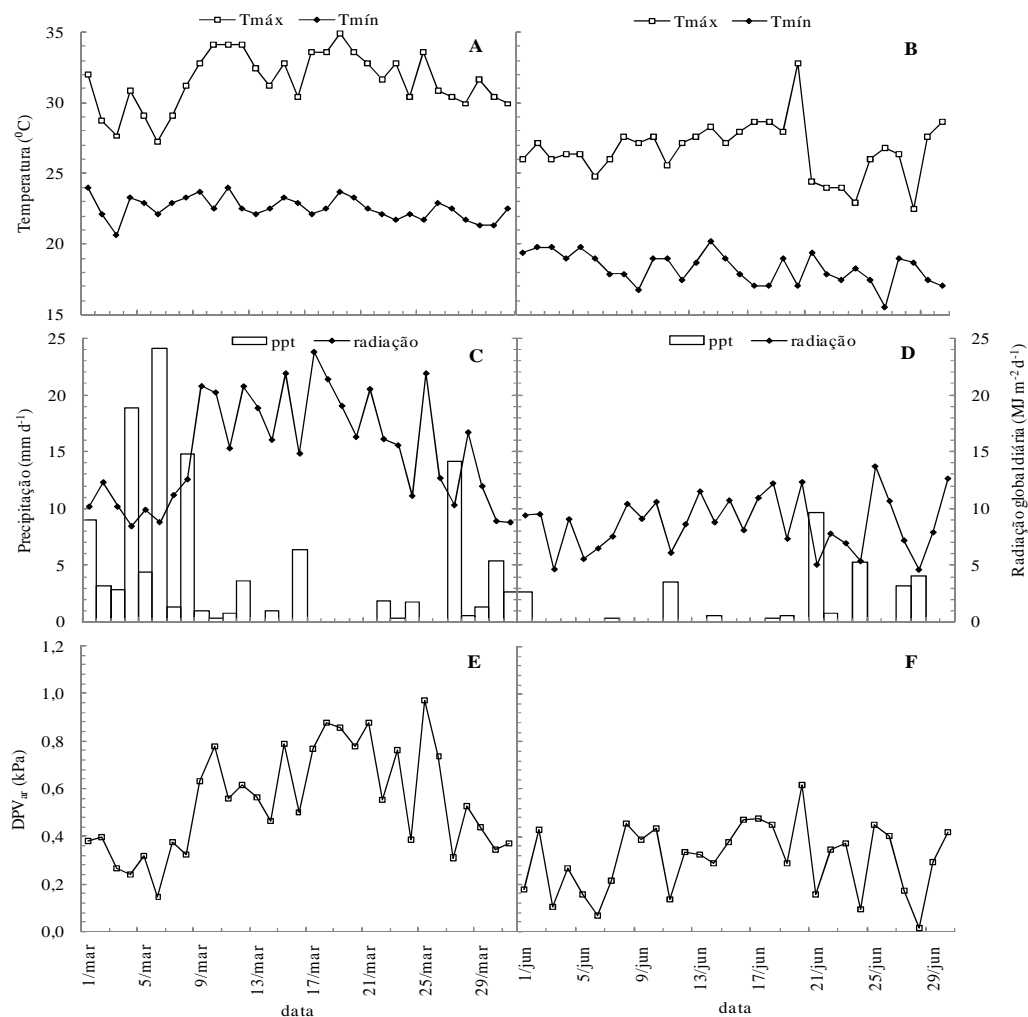


Figura 1 Valores diários de temperatura máxima (□) e mínima (◆) do ar (A e B); valores médios de radiação global diária (◆) e precipitação total do dia (□) (C e D); valores médios diários de déficit de pressão de vapor do ar (□) nos meses de março (A, C e E) e junho (B, D e F).

No mês de março, a aplicação de água via microaspersão sobre a copa manteve a condutância estomática medida ao meio-dia no mesmo valor obtido às 08:00h (figura 3A).

Entretanto, nas folhas das plantas controle, a condutância estomática foi reduzida em 24% (de 0,44 para 0,33 mol m⁻² s⁻¹).

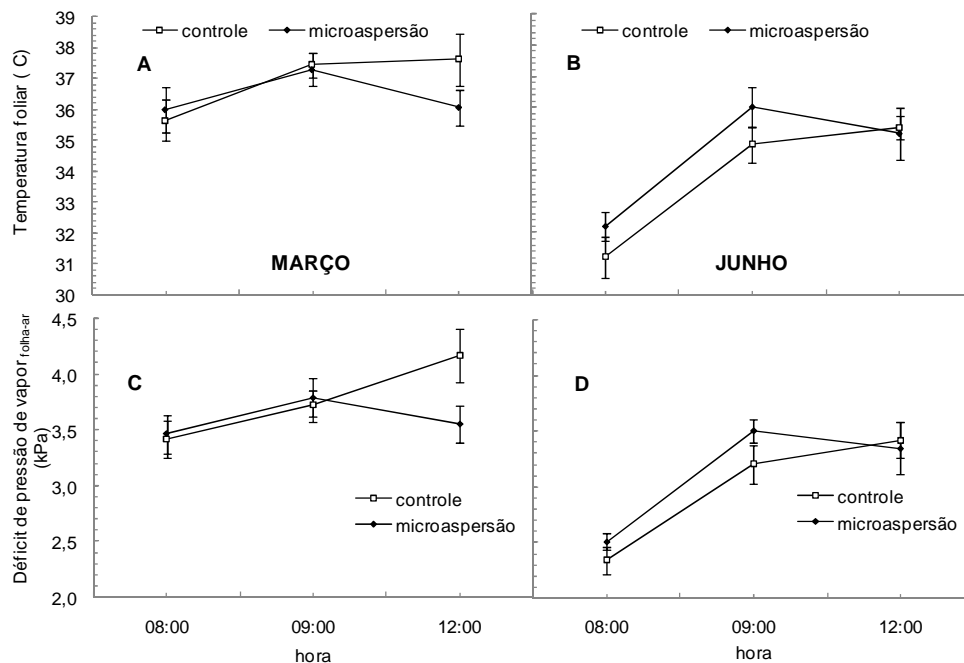


Figura 2 Valores médios da temperatura foliar em 4 dias de março de 2005 (A) e em 4 dias de junho de 2005 (B) e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar em 4 dias de março de 2005 (C) e em 4 dias de junho de 2005 (D). Plantas controle (□) e plantas com microaspersão sobre copa (◆). As barras verticais indicam o erro padrão, n=16.

Uma vez que existe uma ação negativa do DPV_{folha-ar} sobre g_s (SCHULZE & HALL, 1982; EL-SHARKAWY et al., 1985; PATHRE et al., 1998; FRANKS & FARQUHAR, 1999, Reis 2003, Campostrini & Glenn, 2007), provavelmente, o aumento dos valores de g_s, tenham sido devido à redução da temperatura foliar e do DPV_{folha-ar}. No mês de março, o aumento dos valores do DPV_{folha-ar} (>4kPa) ao meio-dia (figura 2C) refletiu em menor condutância estomática (figura 3A), nas plantas controle, o que resultou em menor assimilação fotossintética de CO₂ (A) (figura 3C). Em junho, o aumento de 2,5 kPa para 3,5 kPa nos valores

de DPV_{folha-ar} promoveu redução em g_s e concomitante redução em A (figuras 3B e 3D).

No mês de março, ao meio dia, as plantas controle sofreram um decréscimo na assimilação fotossintética de CO₂ de 13% em relação às plantas MASC (plantas que receberam MicroAspersão Sobre a Copa) (figura 3C). No tratamento com microaspersão, em março, ao meio-dia, a aplicação de água sobre o dossel promoveu uma manutenção da condutância estomática em relação aos horários anteriores (figura 3A), o que contribuiu para manter a assimilação fotossintética de CO₂ em níveis semelhantes aos horários de 8:00h e 9:00h.

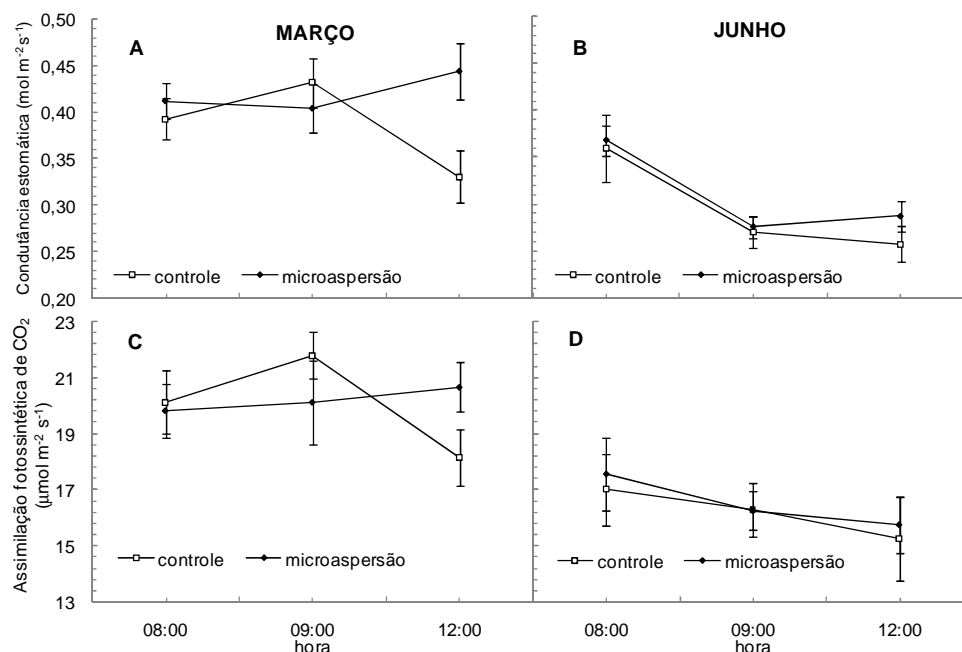


Figura 3 Valores médios de condutância estomática em 4 dias de março de 2005 (A) e em 4 dias de junho de 2005 (B) e assimilação fotossintética de CO₂ em 4 dias de março de 2005 (C) e em 4 dias de junho de 2005 (D) em plantas de mamoeiro 'Golden' cultivadas em condição de campo. Plantas controle (□) e plantas com microaspersão sobre copa (◆). As barras verticais indicam o erro padrão, n=16.

No mês de março, houve uma redução nos valores de A, medidos ao meio-dia, nas plantas controle (figura 3C). Esta redução de A as 12:00h, denominada "depressão da fotossíntese ao meio-dia" (DFMD) foi detectada em várias culturas como soja, girassol, videira, algodão, arroz e em algumas plantas lenhosas (HUCK et al., 1983; CORREIA et al., 1990; PETTIGREW et al., 1990; QUICK et al., 1992; PATHRE et al., 1998; PONS & WELSCHEN, 2003) e pode reduzir a produtividade das culturas (XU & SHEN, 1997). Neste mesmo período, a microaspersão de água sobre a copa das plantas de mamoeiro minimizou a DFMD, segundo os valores de temperatura foliar, DPV_{folha-ar}, g_s e A (figuras 2A, 2C, 3A, 3C).

Na maioria das espécies de clima tropical, nos horários de maiores valores de DPV_{folha-ar}, a DFMD pode reduzir drasticamente a assimilação de carbono, por meio da redução na condutância estomática (RASCHKE & ROSEMAN, 1986; CHAUMONT et al., 1997; SU & LIU, 2005).

Em junho, o efeito da aplicação de água sobre a temperatura foliar, DPV_{folha-ar}, g_s e A não foi evidenciado (figuras 2B, 2D, 3B, 3D). Em média, os valores destas variáveis foram menores em junho quando comparados aos do mês de março. Em junho, a aplicação de água sobre o dossel não foi eficiente para evitar a DFMD.

Em ambos os meses, os maiores valores de DPV_{folha-ar} foram causados por valores mais elevados de T_F (temperatura foliar) (figura 2A e 2B), e esta maior temperatura foliar está associada à maior

interceptação de RG (radiação global) pelas folhas do mamoeiro. A ação da radiação global em grande intensidade pode promover um aquecimento da folha (REIS, 2003). O aquecimento da folha pode causar uma elevação nos valores do DPV_{folha-ar}. Consequentemente, há reduções significativas na condutância estomática reduzindo, assim, a concentração do CO₂ nos sítios de carboxilação da rubisco, com diminuição na assimilação fotossintética do carbono (EL-SHARKAWY et al., 1985; RASCHKE & RESEMANN, 1986; MONTEITH, 1995; REIS, 2003).

Nas condições experimentais deste trabalho, os efeitos negativos do DPV_{folha-ar} sobre g_s ocorreram em valores de DPV_{folha-ar} acima de 2,5 kPa, o que está associado a uma temperatura foliar acima de 27°C (figura 2A).

Em março (figura 4A) e em junho (figura 4B), a redução na transpiração (E) ocorrida nas folhas das plantas do mamoeiro do tratamento controle foi devido ao fechamento estomático, uma vez que a transpiração está diretamente relacionada com a abertura estomática. Este fato pode ser justificado, pois $E = g_L$, onde g_L é a condutância ao vapor de água da folha. Nas condições em que se foi medida a transpiração (E) (condições dentro da câmara do LI-6200), com valores constantes da condutância da camada de ar limítrofe, esta variável g_L é controlada quase unicamente por g_s. Portanto, a transpiração fica controlada pelo balanço entre os valores de g_s e DPV_{folha-ar}.

Em março, a aplicação de água sobre copa ao meio dia elevou o ganho de carbono e aumentou a transpiração (figura 4A). Segundo MARSCHNER (1995), a elevação na transpiração pode otimizar a absorção

dos nutrientes minerais. Este fato mostra que essa técnica de aplicação de água por meio da microaspersão sobre o dossel poderá otimizar o estado nutricional de plantas de mamoeiro 'Golden'.

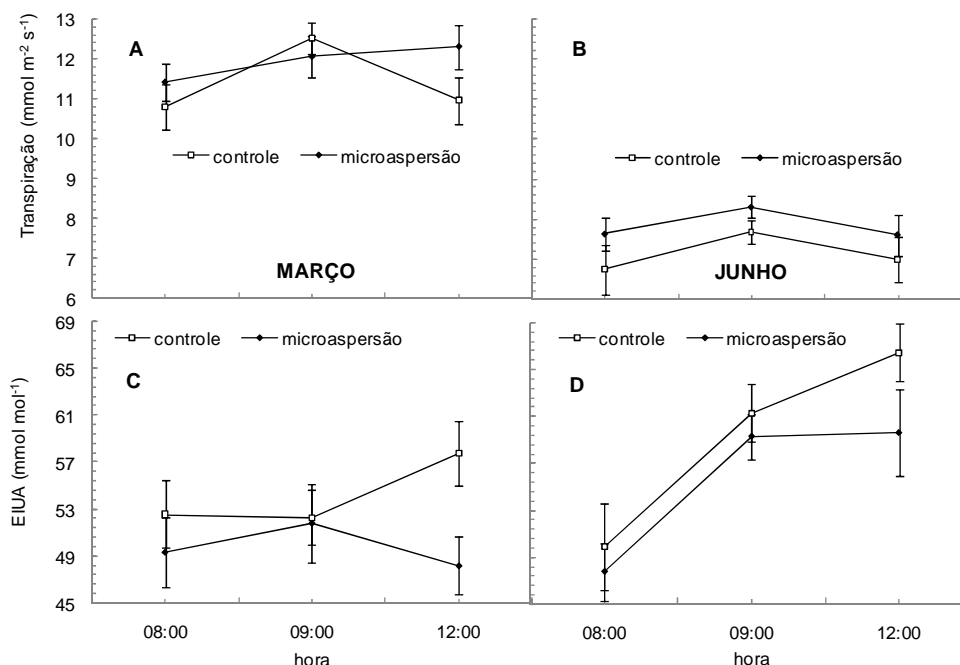


Figura 4 Valores médios de transpiração em 4 dias de março de 2005 (A) e em 4 dias de junho de 2005 (B) e EIUa em 4 dias de março de 2005 (C) e em 4 dias de junho de 2005 (D). Plantas controle (□) e plantas com microaspersão sobre copa (◆). As barras verticais indicam o erro padrão, n=16.

A relação entre a assimilação fotossintética de carbono e a condutância estomática, denominada eficiência intrínseca no uso da água (EIUA=A/g_s), é mostrada na figura 4 (C e D). A EIUA é menos dependente da pressão de vapor e, desta maneira, é frequentemente usada como um valor normalizado, quando se compara a eficiência no uso da água (EUA, A/E) em diferentes valores de DPV_{ar} (CHAVES et al., 2004). Na figura 4, foi observado que no horário de meio-dia, em ambas as épocas estudadas (março e junho), os valores da EIUA do tratamento controle foram maiores e as maiores diferenças foram observadas no mês de março. Tal fato está associado aos decréscimos mais acentuados da condutância estomática neste horário. Entretanto, em junho, os valores da EIUA ao meio-dia foram acentuados no tratamento controle. A redução na eficiência intrínseca no uso da água foi evidenciada pela otimização da abertura estomática, principalmente no verão, por meio da aplicação de água sobre o dossel.

A DFMD além de ser causada pelos efeitos estomáticos (CORREIA et al., 1990; HIRASAWA & HSIAO, 1999; PONS & WELSCHEN, 2003; SPUNDA et al., 2005; SU & LIU, 2005), também pode ser causada pelos efeitos não-estomáticos (SINHA, et al., 1997; FRANCO &

LÜTTGE, 2002; HUANG et al., 2006) ou ainda, pela ação dos efeitos estomáticos e não-estomáticos atuando em conjunto (MATOS et al., 1998; PONS & WELSCHEN, 2003). Os efeitos não-estomáticos estão associados principalmente à fotoinibição, à elevação da fotorrespiração e ao comprometimento na eficiência carboxilativa (SINHA, et al., 1997; FRANCO & LÜTTGE, 2002; HUANG et al., 2006). Tais efeitos podem ser conseqüências indiretas dos efeitos estomáticos, ou por ação indireta da elevação da temperatura foliar, em outros processos metabólicos como fotorrespiração (PONS & WELSCHEN, 2003) e o transporte de elétrons nos tilacóides (WISE et al., 2004).

No horário de 12:00h em ambos os tratamentos, em março e em junho, quando comparado com o horário de 8:00h, houve decréscimo nos valores do rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), o qual representa a probabilidade de um fóton absorvido ser capturado pelos centros de reação do FSII e, desta maneira, ser capaz de reduzir a quinona A (QA) (FORCE et al., 2003). Na figura 5, é mostrado que a variável F_v/F_m, em ambos os tratamentos e nas duas épocas, teve os valores reduzidos de 0,740 para 0,710. Não foi verificado efeito da aplicação de água sobre o dossel, na redução do processo fotoinibitório,

uma vez que a redução nos valores de F_v/F_m significa que o tecido vegetal estudado foi prejudicado pelo excesso de energia luminosa (ORT & BAKER, 2002; FORCE et al., 2003). Como se pôde observar na figura

5, o mamoeiro 'Golden' apresentou fotoinibição ao meio-dia em março ($DFFF=2200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e em junho ($DFFF=1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

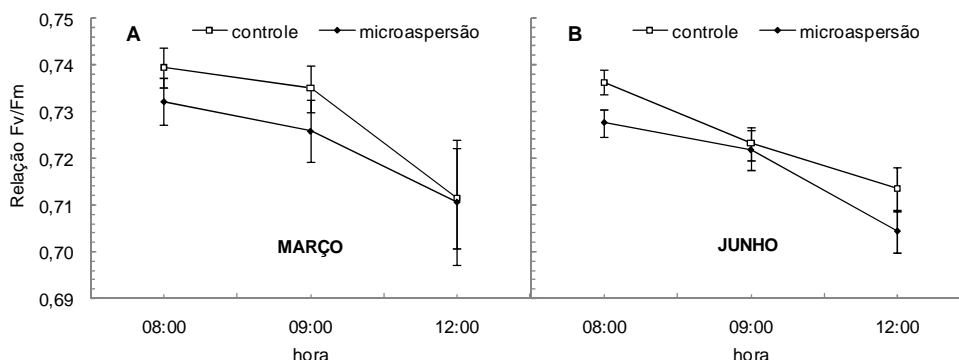


Figura 5. Valores médios da relação F_v/F_m em 4 dias de março de 2005 (A) e em 4 dias de em junho de 2005 (B). Plantas controle (□) e plantas com microaspersão sobre copa (◆). As barras verticais indicam o erro padrão, $n=48$.

Em plantas de mamoeiro do grupo 'Formosa' cultivado em condição de campo no Norte Fluminense, REIS (2003) não encontrou redução nos valores do rendimento quântico máximo do FSII, mostrando que essas plantas não apresentaram fotoinibição, mesmo recebendo $2400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa.

Segundo TARDIEU & SIMONNEAU (1998), algumas plantas em condição de limitação de água na raiz podem apresentar redução na condutância estomática, sem haver redução no potencial hídrico foliar. Neste caso, as plantas são consideradas isohídricas, e um sinal químico produzido na raiz (possivelmente ácido abscísico) pode estar envolvido na redução da condutância estomática. TORRES-NETTO (2005) mostrou que o mamoeiro 'Golden' cultivado em potes de 12L em casa de vegetação apresentou um comportamento do tipo anisohídrico, ou seja, com a diminuição da disponibilidade de água no solo, houve redução nos valores do teor relativo de água, do potencial hídrico da folha e na condutância estomática. Porém, em cultivos comerciais da espécie, em que se tem o uso da irrigação, isso não é observado. Possivelmente, nestas condições de campo, a irrigação não permite que o estresse hídrico no solo se estabeleça, mostrando que a condutância estomática fica mais dependente da ação direta da demanda hídrica da atmosfera. Sendo assim, em condições de campo, o genótipo 'Golden' pode apresentar redução na condutância estomática, sem haver redução na turgescência foliar. Portanto, neste genótipo e nestas condições de plantio, pode haver a fotoinibição, uma vez que as folhas se mantêm paralelas à incidência da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos, o que pode potencializar a incidência de luz nos fotossistemas.

A capacidade de reoxidação de QA (via transporte de elétrons por unidade de secção transversal amostrada da folha contendo centros de reação ativos e inativos, simbolizada pelo índice de vitalidade denominado ET_0/CS_0) se mostrou reduzida ao meio-dia (figura 6A e 6B), entretanto, tal capacidade se mostrou maior em março. Possivelmente, esta resposta possa ser devido aos maiores valores de radiação fotossinteticamente ativa registrados no mês de março. Contudo, não houve diferença entre os tratamentos, isto é, a aplicação de água via microaspersão sobre o dossel não se mostrou eficiente na otimização desta capacidade de reoxidação de Qa.

A aplicação de água sobre copa, principalmente em março, proporcionou nas folhas do mamoeiro 'Golden' maior dissipação (em relação ao número de centros de reação ativos) de energia de excitação não-capturada por todos os centros de reação (ativos e inativos), avaliada pelo índice DI_0/RC (figura 6C e 6D). Esta dissipação se refere à energia calorífica, fluorescência e transferências para outros sistemas, que não o utilizado para reduzir Qa. Esta dissipação foi maior no horário de meio-dia em ambas as épocas estudadas. Quando esta dissipação de energia na forma de calor é expressa por unidade de secção transversal da área amostrada (DI_0/CS_0), não se observou uma diferença entre os tratamentos (figura 7A e 7B). Entretanto, a dissipação da energia que não é utilizada para o processo fotoquímico é maior no horário de meio-dia, em ambas as épocas. A maior dissipação da energia avaliada por DI_0/RC e DI_0/CS_0 mostra que, da energia luminosa que chegou à folha, uma parte significativa não foi usada para a fase fotoquímica da fotossíntese, o que foi evidenciado pelo valor reduzido da relação F_v/F_m (figura 5).

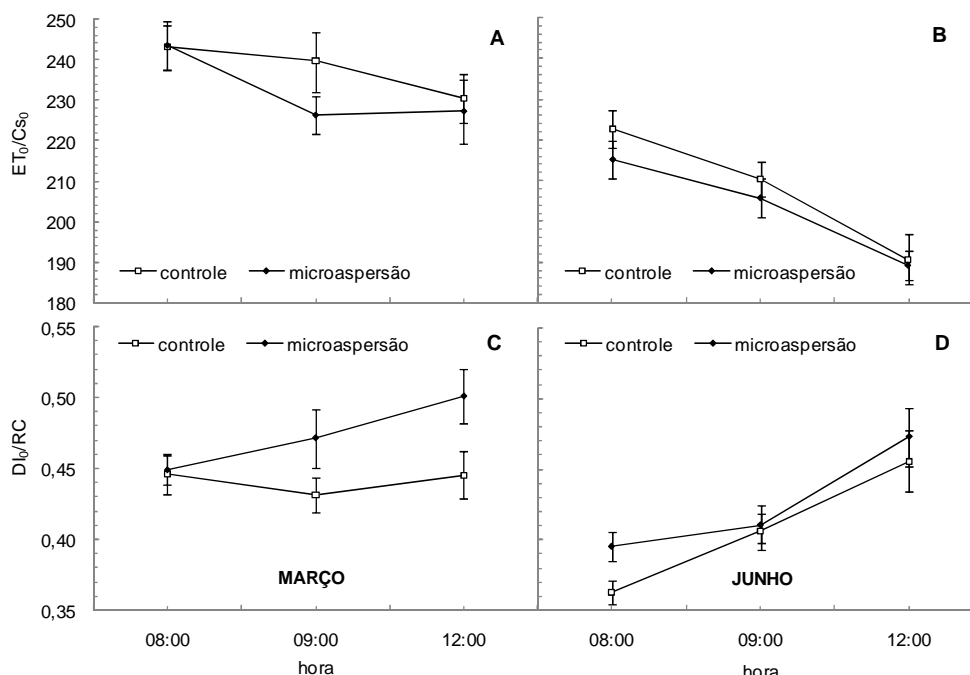


Figura 6 Valores médios da relação ET_0/CS_0 em março de 2005 (A) e em junho de 2005 (B) e relação DI_0/RC em março de 2005 (C) e em junho de 2005 (D). Plantas controle (□) e plantas com microaspersão sobre copa (◆). As barras verticais indicam o erro padrão, n=48.

Segundo FORCE et al. (2003), uma outra variável importante no diagnóstico do processo fotoinibitório é a relação ET_0/TR_0 (figuras 7C e 7D). Esta variável está relacionada à probabilidade de que um elétron que tenha causado a redução de Qa entre na cadeia de transporte de elétron localizada nos tilacóides. Em adição às outras variáveis relacionadas à estrutura e atividade do FSII, no horário de 8:00h, esta variável mostrou que tal processo associado à probabilidade no transporte de elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese foi comprometido ao meio-dia. Em junho, os efeitos sobre a probabilidade do transporte de elétrons foram maiores. Este fato reforça que a

aplicação de água via microaspersão não foi eficiente para evitar a fotoinibição e que, embora esta estratégia de manejo não seja eficiente em amenizar os problemas fotoquímicos (efeitos não-estomáticos da DFMD), tal tratamento foi eficiente nos mecanismos relacionados à ação dos estômatos no controle da assimilação fotossintética do carbono. Sendo assim, mesmo que o mamoeiro 'Golden' tenha sido submetido a um dano fotoquímico, o aumento na abertura estomática superou tal comprometimento na fase fotoquímica da fotossíntese, o que foi evidenciado pela manutenção ao meio-dia do valor da assimilação fotossintética do carbono.

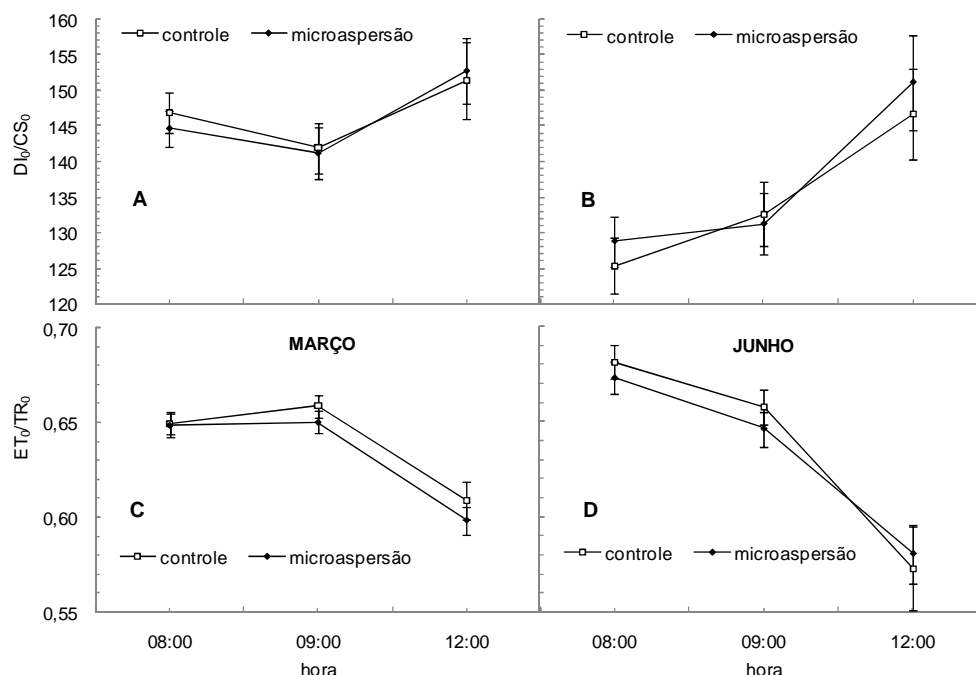


Figura 7. Valores médios da relação DI_0/CS_0 em março de 2005 (A) e em junho de 2005 (B) e relação ET_0/TR_0 em março de 2005 (C) e em junho de 2005 (D). Plantas controle (\square) e plantas com microaspersão sobre copa (\blacklozenge). As barras verticais indicam o erro padrão, n = 48.

Embora neste trabalho não se tenha quantificado fotorrespiração e eficiência carboxilativa, pode ter havido elevação na fotoinibição e diminuição da eficiência carboxilativa em ambos os tratamentos (SINHA, et al., 1997; FRANCO & LUTTGE, 2002 e PONS & WELSCHEN, 2003).

Uma vez que um estresse hídrico moderado, especialmente déficit hídrico atmosférico, pode contribuir na elevação da temperatura do dossel, foi possível no mês de março, por meio da técnica de microaspersão de água sobre copa, reduzir a temperatura foliar nos horários mais quentes do dia, o que favoreceu as trocas gasosas do mamoeiro cultivado em condições de campo, visto que nas plantas que não receberam a aplicação de água, ao meio dia a assimilação fotossintética de carbono foi reduzida em 13%.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVEZ, F.L. 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, 2003. p.11-34.

BÔLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; ÔQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, E. G. Chlorophyll fluorescence as a probe

of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. **Functional Ecology**, Bognor Regis, v. 3, p.497-514, 1989

CAMPOSTRINI, E.; GLENN, D.M. Ecophysiology of papaya: a review. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Pelotas, v. 19, n.4, p.413-424, 2007.

CAMPOSTRINI, E.; YAMANISHI, O.K. Influence of mechanical root restriction on gas-exchange of four papaya genotypes **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 13, n.2, p.129-138, 2001.

CHAUMONT, M.; OSÓRIO, M.L.; CHAVES, M.M.; VANACKER, H.; MOROT-GAUDRY, J.-F.; FOYER, C.H. The absence of photoinhibition during the mid-morning depression of photosynthesis in *Vitis vinifera* grown in semi-arid and temperate climates. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 150, p.743-751, 1997.

CHAVES, M.M.; OSÓRIO, J.; PEREIRA, J.S. Water use efficiency and photosynthesis. In: Bacon, M. A. (Ed.) **Water use efficiency in plant biology**. Boca Raton: CRC Press, 2004. p.42-74.

CHEESEMAN, J.M.; LEXA, M. Gas exchange: model and measurements. In: Baker, N.R. (Ed.) **Photosynthesis and the environment**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. p.223-240.

- COCK, J.H.; PORTO, M.C.M.; EL-SHARKAWY, M.A. Water use efficiency of cassava. III. Influence of air humidity and water stress on gas exchange of field grown cassava. **Crop Science**, Madison, v. 25, p.265-272, 1985.
- CORREIA, M.J.; CHAVES, M.M.C.; PEREIRA, J.S. Afternoon depression in photosynthesis in grapefruit leaves-evidence for a high light stress effect. **Journal of Experimental Botany**, Southampton, v. 41, n.225, p.417-426, 1990.
- EL-SHARKAWY, M.A. Effect of humidity and wind on leaf conductance of field grown cassava. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 2, n.2, p.17-22, 1990.
- EL-SHARKAWY, M.A.; COCK, M.J.H. Water Use Efficiency of Cassava. I. Effects of Air Humidity and Water Stress on Stomatal Conductance and Gas Exchange. **Crop Science**, Madison, v. 24, p.497-502, 1984.
- EL-SHARKAWY, M.A.; COCK, M.J.H.; HELD, A.A.K. Water use efficiency of cassava. II. Differing sensitivity of stomata to air humidity in cassava and other warm-climate species. **Crop Science**, Madison, v. 24, p.503-507, 1984.
- EL-SHARKAWY, M.A.; COCK, M.J.H.; HERNANDEZ, A.D.P. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. **Photosynthesis research**, New York, v. 7, p.137-149, 1985.
- FORCE, L.; CRITCHLEY, C.; VAN RENSEN, J.J.S. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants 1. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test. **Photosynthesis Research**, New York, v. 78, p.17-33, 2003.
- FRANCO, A.C.; LÜTTGE, U. Midday depression in savana trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia**, New York, v. 131, p.356-365, 2002.
- FRANKS, P.J.; FARQUHAR, G. D. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C₃ plants. **Plant, Cell and environment**, Oxford, v. 22, p.1337-1349, 1999.
- GUO, L.W.; XU, D.Q.; SHEN, Y.K. The cause of midday decline of photosynthesis efficiency in cotton leaves under field condition. **Acta Phytophysiologica Sinica**, Beijing, v. 20, p.360-366, 1994.
- GUO, W.-D.; GUO, Y.-P.; Liu, J.-R.; Mattson, N. Midday depression of photosynthesis is related with carboxylation efficiency decrease and D1 degradation in bayberry (*Myrica rubra*) plants. **Scientia Horticulturae**, Alexandria, v. 123, p.188-196, 2009.
- HIRASAWA, T.; HSHIAO, T.C. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 62, p.53-62, 1999.
- HUANG, L.F.; ZHENG, J.H.; ZHANG, Y.Y.; HU, W.H.; MAO, W.H.; ZHOU, Y.H.; YU, J.Q. Diurnal variations in gas exchange, chlorophyll fluorescence quenching and light allocation in soybean leaves: The cause for midday depression in CO₂ assimilation. **Scientia Horticulturae**, Alexandria, v. 110, p.214-218, 2006.
- HUCK, M.G.; ISHIHARA, K.; PETERSON, C.M.; USHIJIMA, T. Soybean adaptation to water stress at selected stages of growth. **Plant Physiology**, Rockville, v. 73, p.422-427, 1983.
- LONG, S.P.; HÄLLGREN, J.-E. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhàr-Nordenkampf, H.R., Leegood, R.C., Long, S.P. (Eds.) **Photosynthesis and production in a changing environment-A field and laboratory manual**. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras: Chapman e Hall, 1993. p.129-167.
- MACHADO FILHO, J.A.; CAMPOSTRINI, E.; YAMANISHI, O.K.; FAGUNDES, J.R. Variação sazonal das trocas gasosas em folhas de mamoeiro cultivado em condições de campo. **Bragantia**, Campinas, v. 65, n.2, p.185-196, 2006.
- MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. ed. San Diego: Academic Press, 1995. 899p.
- MATOS, M.C.; MATOS, A.A.; MANTAS, A.; CORDEIRO, V.; SILVA, J.B.V. Diurnal and seasonal changes in *Prunus amygdalus* gas exchange. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 35, n.4, p.517-524, 1998.
- MONTEITH, J.L. A reinterpretation of stomatal response to humidity. **Plant, Cell and environment**, Oxford, v. 18, p.357-364, 1995.
- ORT, D.R.; BAKER, N.R. A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? **Current Opinion in Plant Biology**, Amsterdam, v. 5, p.193-198, 2002.
- PATHRE, U.; SINHA, A.K.; SHIRKE, P.A.; SANE, P.V. Factors determining the midday depression of

photosynthesis in trees under monsoon climate. **Trees**, Dordrecht, v. 12, p.472-481, 1998.

PETTIGREW, W.T.; HESKETH, J.D.; PETERS, D.B.; WOOLLEY, J.T. A vapor pressure deficit on crop canopy photosynthesis. **Photosynthesis Research**, New York, v. 24, p.27-34, 1990.

PONS, T.L.; WELSCHEN, R.A.M. Midday depression of net photosynthesis in the tropical rainforest tree *Eperua grandiflora*: contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning. **Tree Physiology**, Victoria 23:937-947, 2003.

QUICK, W.P.; CHAVES, M.M.; WENDLER, R. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 15, p.25-35, 1992.

RASCHKE, K.; RESEMANN, A. The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. **Planta**, Heidelberg, v. 168, p. 546-558, 1986.

REIS, F.O. **Trocas gasosas, eficiência fotoquímica e fluxo de seiva xilemática em mamoeiro do grupo 'Formosa' cultivado em condição de campo na região Norte Fluminense**. 2003. 59f. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Estadual do Norte Fluminense-UENF, Campos dos Goytacazes.

SCHULZE, E.-D.; HALL, A.E. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Zeigler, H. (eds.) **Physiological Plant Ecology II. Water relations and carbon assimilation**. Berlin: Springer-Verlag, 1982.

SINHA, A.K.; SHIRKE, P.A.; PATHRE, U.; SANE, P.V. Midday depression in photosynthesis: Effect on sucrose-phosphate synthase and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in leaves of *Prosopis juliflora* (Swartz) DC. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 34, n.1, p.115-124, 1997.

SPUNDA, V.; KALINA, J.; URBAN, O.; LUIS, V.C.; SIBISSE, I.; PUERTOLAS, J.; SPRTOVÁ, M.; MAREK, M.V. Diurnal dynamics of photosynthetic parameters of

Norway spruce trees cultivated under ambient and elevated CO₂: the reasons of midday depression in CO₂ assimilation. **Plant Science**, Amsterdam, n. 168, p.1371-1381, 2005.

STRASSER, B.J.; STRASSER, R. J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP- Test. In: Mathis, P. **Photosynthesis: from light to biosphere**. ed. The Netherlands: Kluwer academic publishers, 1995. p.977-980.

STRASSER, R.J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. Screening the vitality and photosynthetic activity of plants by fluorescent transient. In: Behl, R.K., Punia, M.S., Lather, B.P.S (Eds.) **Crop Improvement for Food Security**: Hisar: SSARM, 1999. p.72-115.

SU, P.; LIU, X. Photosynthetic characteristics of linze jujube in conditions of high temperature and irradiation. **Scientia horticulturae**, Alexandria, v. 104, n.3, p.339-350, 2005.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and an isohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, p.419-432, 1998.

TORRES-NETTO, A. **Atributos fisiológicos e relações hídricas em genótipos de mamoeiro (Carica papaya L.) na fase juvenil**. 2005. 116f. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Universidade Estadual do Norte Fluminense-UENF, Campos dos Goytacazes.

WISE, R.R.; OLSON, A.J.; SCHRADER, S.M.; SHARKEY, T.D. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown pima cotton plants at high temperature. **Plant, Cell and environment**, Oxford, v. 27, p.717-724, 2004.

XU, D.Q.; SHEN Y. Midday depression of Photosynthesis. In: Pessarakli, M. (Ed.) **Handbook of photosynthesis**. New York: Marcel Dekker Inc., 1997. p.451-459.

XU, D.Q.; WU, S. Three phases of dark-recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field conditions. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 32, p.417-423, 1996.