

Irrigação parcial do sistema radicular e déficit de irrigação regulado  
em mamoeiro (*Carica papaya* L.): capacidade fotossintética,  
crescimento e eficiência no uso da água

**ROBERTA SAMARA NUNES DE LIMA**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE  
DARCY RIBEIRO

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
MARÇO - 2014

## FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do CCTA / UENF 070/2014

Lima, Roberta Samara Nunes de

Irrigação parcial do sistema radicular e déficit de irrigação regulado em mamoeiro (*Carica papaya* L.) : capacidade fotossintética, crescimento e eficiência no uso da água / Roberta Samara Nunes de Lima. – 2014.

129 f. : il.

Orientador: Eliemar Campostrini.

Tese (Doutorado - Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. Campos dos Goytacazes, RJ, 2014.

Bibliografia: f. 103 – 129.

1. Irrigação parcial do sistema radicular 2. Trocas gasosas 3. Fluorescência da clorofila 4. Termografia 5. Eficiência do uso da água I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. II. Título.

CDD – 634.651

Irrigação parcial do sistema radicular e déficit de irrigação regulado  
em mamoeiro (*Carica papaya* L.): capacidade fotossintética,  
crescimento e eficiência no uso da água

**ROBERTA SAMARA NUNES DE LIMA**

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 Doutor (a) em Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Eliemar Campostrini

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
MARÇO - 2014

Irrigação parcial do sistema radicular e déficit de irrigação regulado em mamoeiro (*Carica papaya* L.): capacidade fotossintética, crescimento e eficiência no uso da água

**ROBERTA SAMARA NUNES DE LIMA**

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 Doutorado em Produção Vegetal.

Comissão Examinadora

---

Prof. Marco Antonio da Silva Vasconcellos (D.Sc., Agronomia) – UFRRJ

---

Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith (D.Sc., Produção Vegetal) – UENF

---

Fábio Afonso M. M. de Assis Figueiredo (D.Sc., Produção Vegetal) – UENF

---

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

---

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

*Aos meus irmãos, Bruno e Sarah, a minha querida mãe Benigna e ao meu filho Gabriel,  
dedico e ofereço.*

*Valeu a pena? Tudo vale a pena  
Se a alma não é pequena.  
Quem quer passar além do Bojador  
Tem que passar além da dor.  
Deus ao mar o perigo e o abismo deu,  
Mas nele é que espelhou o céu.  
Fernando Pessoa*

## **AGRADECIMENTOS**

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal pela realização do curso e pela bolsa de estudos; a FAPERJ pelo apoio financeiro e pela bolsa de doutorado sanduiche. Agradeço a empresa Caliman Agrícola pelo material vegetal fornecido, e ao grupo de Biogeoquímica de Ecossistemas Aquáticos do Laboratório de Ciências Ambientais da UENF, pela realização das análises da discriminação isotópica de carbono;

Ao Setor de Fisiologia Vegetal do Laboratório de Genética e Melhoramento de Plantas, meus sinceros agradecimentos, pela oportunidade de fazer parte da equipe, e aos amigos e colegas do setor pela ajuda necessária para realização de todas as etapas do trabalho. De forma especial agradeço a Amanda, Bruna, Fábio, Tiago e Tatiana, pelo apoio e pela ajuda imprescindível que me ofereceram ao longo do trabalho, e ao Leandro Hespanhol, por todo ensinamento no início do doutoramento e na orientação para execução do experimento;

Agradeço ao orientador Eliemar Campostrini pelos ensinamentos teórico e metodológico, por todo esforço e toda criatividade para o desenvolvimento do trabalho, pela paciência e pelo incentivo. Aos professores Elias Fernandes, Ricardo Bressan e Marco Antonio pelas sugestões e contribuições para elaboração da tese, e a todos os professores que contribuíram para a formação;

Durante o doutorado sanduiche em Portugal, tenho inúmeros agradecimentos a fazer. Um agradecimento especial a equipe de trabalho em Évora: Margarida Vaz, Renato Coelho, Ana Elisa Rato e Bia, pela hospitalidade, pela orientação, pela convivência, pela confiança e fundamentalmente pela valiosa amizade. A equipe de trabalho do Laboratório de Ecofisiologia Molecular no ITQB, um agradecimento a prof<sup>a</sup> Maria Manuela Chaves pela receptividade e confiança, e aos parceiros de trabalho Olfa Zarrouk, Joaquim Miguel Costa e, especialmente, Ivan García Tejero, por todos os ensinamentos e pela amizade. Opá, vocês são muito fixe!!!!

Aos meus amigos e colegas conquistados em minha jornada em Campos durante esses seis anos. Um agradecimento especial a família Barbé, Livia, Evandro, Livinha, Gonzaga, João Miguel, Jorge Cabeleira, Marcos Franco, as irmãs Rossi, Milene, Keila, as minhas queridas vizinhas Renata Soares, Juliana Barreto e Inês Azevedo;

Aos meus amigos que tive a honra e o prazer de reencontrar nesta encarnação, durante o período da graduação, Cherre e Ivanice, os maiores responsáveis por toda esta loucura acadêmica. Meu muito obrigada!!!

Aos meus familiares pelo apoio, pelo estímulo, pela confiança e principalmente pelas orações. Aos meus irmãos, Sarah e Bruno, e à minha mãe, por tudo! E especialmente ao meu filho Gabriel, por toda paciência e compreensão pela minha ausência durante esse período. Tu és meu maior estímulo!

Serei sempre grata a ti, Senhor! Obrigada pelos encontros e reencontros que me proporcionaste nesta vida.

## SUMÁRIO

RESUMO	viii
ABSTRACT	xi
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	5
2.1 A espécie <i>Carica papaya</i>	5
2.2. Importância econômica	8
2.3. Relações hídricas e capacidade fotossintética do mamoeiro	9
2.4. Estresse hídrico: efeitos e respostas fisiológicas no metabolismo das plantas	16
2.5. Déficit de irrigação regulado (RDI) e Irrigação parcial do sistema radicular (IPSR)	28
2.5.1. <i>Déficit de Irrigação Regulado (RDI)</i>	29
2.5.2. <i>Irrigação Parcial do Sistema Radicular (IPSR)</i>	30
3. MATERIAL E MÉTODOS	36
3.1 . Localização, condições e material do ensaio	36
3.2. Tratamentos	37
3.2.1. <i>Capacidade de campo do substrato e aplicação de água</i>	38
3.3. Monitoramento das condições climáticas	39
3.4. Monitoramento da umidade do substrato	41
3.5. Avaliações	42
3.5.1. <i>Medidas de crescimento</i>	42

3.5.2. <i>Volume de raiz e massa seca</i>	42
3.5.3. <i>Índice de qualidade de Dickson (IQD)</i>	43
3.5.4. <i>Trocas gasosas foliares</i>	43
3.5.4.1. <i>Determinação de características fotossintéticas</i>	43
3.5.4.2. <i>Curvas de saturação da fotossíntese em resposta à radiação fotossinteticamente ativa (A versus RAF)</i>	44
3.5.5. <i>Determinação do índice de cor verde (Índice SPAD)</i>	45
3.5.6. <i>Rendimento quântico máximo do Fotossistema II (<math>F_v/F_m</math>) e o Índice Fotossintético (PI)</i>	45
3.5.7. <i>Termografia por infravermelho</i>	46
3.5.8. <i>Eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência agrônômica do uso da água (EAUA)</i>	47
3.5.9. <i>Quantificação do teor de prolina</i>	47
3.5.10. <i>Discriminação isotópica do Carbono (<math>\delta^{13}C</math>)</i>	48
3.5.10. <i>Ontogenia foliar</i>	49
3.6. ANÁLISES ESTATÍSTICAS	49
4. RESULTADOS	50
4.1. Monitoramento de umidade do solo	50
4.2. Trocas gasosas foliares, eficiência do uso da água e discriminação isotópica do $^{13}C$	51
4.3. Índice de cor verde nas folhas (Índice SPAD)	64
4.4. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	65
4.5. Termografia por infravermelho	72
4.6. Crescimento da planta e massa seca	76
4.7. Teor de Prolina	81
4.8. Ontogenia foliar	82
5. DISCUSSÃO	85
6. RESUMO E CONCLUSÕES	101
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103

## LISTA DE SÍMBOLOS

$^{13}\text{C}$ : carbono 13  
A: Taxa fotossintética líquida  
ABA: Ácido abscísico  
AF: Área Foliar  
AFT: Área foliar total  
 $A_{\text{máx}}$ : Taxa fotossintética líquida máxima  
AP: Altura da Planta  
ATP: Adenosina trifosfato  
CC: Capacidade de Campo  
 $C_i/C_a$ : relação da concentração interna/concentração atmosférica de  $\text{CO}_2$   
CI: Completamente irrigado  
 $\text{CM}_2$ : Comprimento médio das duas últimas folhas  
CNC: Comprimento da nervura central  
 $\text{CO}_2$ : Dióxido de carbono  
CRA: Conteúdo relativo de água  
DAAT: Dias após aplicação dos tratamentos  
DC: Diâmetro do caule  
DI/ABS: Fluxo de energia dissipada por luz absorvida pelas clorofilas  
DI: Déficit de irrigação  
DIC: Delineamento inteiramente casualizado  
 $\text{DI}/\text{CS}$ : fluxo de energia dissipada sobre a secção transversal que contenha centro de reação ativos e inativos  
 $\text{DI}/\text{RC}$ : Fluxo de energia dissipada por centro de reação  
DPV: Déficit de pressão de vapor  
 $\text{DPV}_{\text{folha-ar}}$ : Déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar  
E: Transpiração  
EAUA: Eficiência agrônômica do uso da água  
EIUA: Eficiência intrínseca do uso da água  
ET/ABS: Fluxo de transporte de elétrons por unidade de fótons absorvidos  
ET/TR: Probabilidade de que o elétron reduzido da  $Q_a^-$  entre na cadeia transportadora de elétrons  
EUA: Eficiência do uso da água  
FAO: Food and Agriculture Organization  
FAOSTAT: Food and Agriculture Organization Statistical Database  
FFF: Fluxo de fótons fotossintéticos  
 $F_{\text{max}}$ : Fluorescência máxima  
 $F_o$ : fluorescência mínima  
 $F_v/F_m$ : Rendimento quântico máximo do fotossistema II  
 $F_v/F_o$ : Fluxo de energia capturada por energia dissipada  
 $F_v$ : fluorescência variável  
 $g_s$ : Condutância estomática  
há: hectare

IPSR: Irrigação parcial do sistema radicular  
IQD: Índice de qualidade de Dickson  
IRGA: Analisador de gás a infravermelho  
LED: Light Emitting Diodes  
MPC: Medidor portátil de clorofila  
MS<sub>C</sub>: Massa seca do caule  
MS<sub>F</sub>: Massa seca da folha  
MS<sub>PA</sub>/MS<sub>R</sub>: Relação massa seca da parte aérea/massa seca das raízes  
MS<sub>PA</sub>: Massa seca da parte aérea  
MS<sub>R</sub>: Massa seca das raízes  
N<sub>2</sub>: Nitrogênio  
NADP<sup>+</sup>: Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato  
NADPH: Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato desidrogenase  
NF: Número de Folhas  
NI: Não irrigado  
O<sub>2</sub>: Oxigênio  
OJIP: curva da fluorescência da clorofila transiente  
PDB: Pee Dee Belemnite  
PEA: Plant Efficiency Analyser  
PI: Índice fotossintético (“Photosynthetic index”)  
PSII: Fotossistema II  
PVC: Cloreto de polivinila  
Q<sub>a</sub>: Quinona A  
RAF: radiação fotossinteticamente ativa  
RDI: Déficit de irrigação regulado  
Rubisco: Ribulose-1,5-Bifosfato Carboxilase-Oxigenase  
RuBP: Ribulose 1,5 Bisfosfato  
SPAD: Soil Plant Analyser Development  
t: tonelada  
T<sup>o</sup>: Temperatura em graus Celsius  
TR/ABS: fluxo de energia capturada, em relação ao que foi absorvido  
Trioses-P: Trioses fosfato  
UR: Umidade relativa  
VTR: Volume total de raiz  
 $\delta^{13}\text{C}$ : discriminação isotópica de carbono 13  
 $\Delta T$ :  $T_{\text{folha}} - T_{\text{ar}}$   
 $\Psi_o$ : Potencial osmótico  
 $\Psi_s$ : Potencial hídrico do solo  
 $\Psi_w$ : Potencial hídrico

## RESUMO

LIMA, Roberta Samara Nunes de, D.Sc. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Março de 2014. Irrigação parcial do sistema radicular e déficit de irrigação regulado em mamoeiro (*Carica papaya* L.): capacidade fotossintética, crescimento e eficiência no uso da água. Orientador: Prof. Eliemar Campostrini.

O efeito da irrigação parcial do sistema radicular (IPSR) e do déficit de irrigação regulado (RDI) comparado a outros dois tratamentos de irrigação, completamente irrigado (CI) e não-irrigado (NI), foi avaliado em plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) genótipo Golden, cultivadas em vasos e em condição de casa de vegetação. As plantas foram mantidas na capacidade de campo (CC) até os 96 dias de idade. Para o tratamento CI, os dois lados das raízes foram irrigados diariamente na CC, enquanto que para o tratamento NI, a irrigação foi completamente suspensa até que a taxa fotossintética líquida ( $A$ ) atingisse valores próximos à zero. Após 14 dias, as plantas foram reirrigadas por seis dias e a recuperação monitorada até que  $A$  atingisse valores próximos ao valor inicial. Para o tratamento IPSR apenas em um lado da raiz foi fornecido água (100% da CC aplicado em cada metade da raiz), com a irrigação suspensa do outro lado da raiz. Sete dias após a aplicação dos tratamentos (DAAT) (plantas com 103 dias de idade), a irrigação foi alternada entre os dois lados da raiz, resultando em dois ciclos de "secagem e irrigação". Para o tratamento RDI, ambos os lados do sistema radicular foram irrigados simultaneamente (ou seja, 50% da CC aplicada em cada lado da raiz). Todos os tratamentos (10 repetições por tratamento) foram

irrigados durante 21 dias, exceto o tratamento NI (irrigado por seis dias). Durante os 21 DAAT, foram monitoradas a umidade do solo, as variáveis climatológicas e a quantidade de água aplicada em cada vaso. As medidas das trocas gasosas, da eficiência fotoquímica (índice SPAD e a emissão da fluorescência da clorofila), da termografia por infravermelho, da discriminação isotópica do carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ), do crescimento, do teor de prolina e da biomassa seca foram avaliadas em plantas com 96 dias de idade até o final do experimento (plantas com 117 dias de idade). A partir destas avaliações e da quantidade de água aplicada, foi possível calcular a eficiência intrínseca no uso da água (EIUA,  $A/g_s$ ), a eficiência no uso da água (EUA,  $A/E$ ), e a eficiência agrônômica no uso da água (EAUA, massa seca total/água aplicada). Durante a ontogenia foliar da folha mais jovem (21 DAAT), foram avaliados o comprimento da nervura central da folha (CNC) e a eficiência fotoquímica. Os resultados obtidos mostram que a IPSR e o RDI promoveram uma economia de água de 50% em relação ao controle. No entanto, estas técnicas causaram uma redução na biomassa total (parte aérea + raiz) em 27%, como consequência da redução na massa seca da raiz (28% e 37%), nas folhas (33% e 25%) e do caule (19% e 16%), para IPSR e RDI, respectivamente. Esta redução na biomassa foi causada por mudanças em  $A$ , em maior intensidade pelos efeitos estomáticos (maior sensibilidade dos estômatos ao  $DPV_{ar}$ ), embora para o tratamento IPSR, o efeito não estomático associado à eficiência do FSII [comprometimentos em maior intensidade no complexo de evolução do  $O_2$  ( $<F_v/F_o$ )] não deva ser descartado. Não foi observada a ocorrência de ajustamento osmótico para as plantas submetidas aos tratamentos IPSR e RDI. Nas plantas dos tratamentos RDI, IPSR e NI, a redução na aplicação de água no substrato promoveu o fechamento dos estômatos para evitar a perda de água pela transpiração, e com isso, resultou em um aumento na temperatura foliar em relação ao tratamento CI. O consumo de água em IPSR e RDI causou uma elevação na EAUA, com um ganho de 4,55 e 4,57 g MS.L<sup>-1</sup>, respectivamente. Não houve uma relação significativa entre a EAUA, a EUA e a EIUA em todos os tratamentos. Contudo, quando estas variáveis foram calculadas com base nos valores pontuais, os tratamentos IPSR e RDI apresentaram elevados valores quando comparados ao tratamento controle. A assinatura de  $\delta^{13}\text{C}$  mostrou que as plantas dos tratamentos IPSR ( $-28,71\text{‰} \pm 0,46$ ) e RDI ( $-28,63\text{‰} \pm 0,46$ )

apresentaram uma maior EUA do que as plantas do tratamento CI (-29,74‰ ± 0,5).

Palavras-chave: Irrigação parcial do sistema radicular, trocas gasosas, fluorescência da clorofila, termografia, eficiência do uso da água, discriminação isotópica do carbono.

## ABSTRACT

LIMA, Roberta Samara Nunes de, D.Sc. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. March, 2014. Partial irrigation of the root system and regulated irrigation deficit in papaya trees (*Carica papaya* L.): photosynthetic capacity, growth and water-use efficiency. Advisor: Eliemar Campostrini

The effect of partial rootzone drying (PRD) and of the regulated deficient irrigation (RDI) compared to full irrigation (FI) and non-irrigated (NI) was evaluated in Golden papaya genotype, cultivated in pots in greenhouse conditions. The plants were kept at field capacity (FC) until they were 96 days old. For the FI treatment, both sides of the split root were kept at 100% FC, and water was applied daily, while for the NI treatment the irrigation was interrupted on both sides until the liquid photosynthetic rate ( $A$ ) reached values close to zero. After 14 days, the plants were again irrigated for six days and its recovery was monitored until  $A$  reached values similar to those seen at the beginning of the experiment. For the PRD treatment water was initially applied daily to one side of the root (100% FC), and no irrigation was applied on the other side of the root (100% FC applied to each root half). Beginning seven days after initiating treatments (DAT) (103-day-old plants), irrigation was alternated between the two root sides, resulting in two cycles of “drying and irrigation”. For the RDI treatment, both sides of the split root were simultaneously irrigated at 50% FC (i.e., 50% FC applied to each root half). All the treatments (ten replicates for each treatment) were irrigated for 21 days, except NI (irrigated for six days). During 21 DAT, soil moisture,

micrometeorological variables and water applied to each pot were monitored. Gas exchange, photochemical efficiency (SPAD index and chlorophyll fluorescence), infrared thermal imaging, carbon isotope discrimination ( $\delta^{13}\text{C}$ ), proline content and biomass were evaluated in plants with 96 days old until in the end of the experiment (117-day-old plants). Using these evaluations and water applied, was possible to obtain the water-use efficiency (WUE), the intrinsic water-use efficiency (iWUE) and the agronomic water-use efficiency (AWUE). During foliar ontogeny of the younger leaf (21 DAT) were measured the central vein length (CVL) and photochemical efficiency. The results obtained showed that PRD and RDI promoted a water savings of 50% when compared to control. However, PRD and RDI decreased the total biomass (shoot + root) of 27%, as a consequence of a reduction in the dry matter of roots (28 and 37%), leaves (33 and 25%) and stem (19 and 16%), for PRD and RDI, respectively. The decrease of net photosynthetic rate ( $A$ ) reduced the total biomass in PRD and RDI and was due the stomatal limitation (higher sensibility of the stomata to  $\text{VPD}_{\text{air}}$ ). However, the non-stomatal limitation associated to the PSII [evolution complex of  $\text{O}_2$  ( $<F_v/F_o$ )] in PRD treatment was observed. The osmotic adjustment of plants of PRD and RDI was not obtained. The reduction of the water consumption in PRD, RDI and NI promoted closure stomata to avoid water loss by transpiration, and caused increase of leaf temperature in PRD, RDI and NI when compared to FI treatment. The water consumption in PRI and RDI caused increase in AWUE, with 4.55 and 4.57  $\text{DM L}^{-1}$ , respectively. Agronomic water use efficiency and the WUE ( $A/E$ ) and WUEi ( $A/g_s$ ) did not have a significant relationship in PRD, RDI, FI and NI. However, when WUE and WUEi were calculated based on instantaneous measurements, PRD and RDI showed higher values when compared to the control treatment. The  $\delta^{13}\text{C}$  signature suggested that the plants submitted to the PRD ( $-28.71\text{‰} \pm 0.46$ ) and RDI ( $-28.63\text{‰} \pm 0.46$ ) treatments exhibited a higher WUE than FI ( $-29.74\text{‰} \pm 0.5$ ).

Keywords: Partial irrigation of the root system, gas exchange, chlorophyll fluorescence, thermography, water-use efficiency, isotopic discrimination of carbon.

## 1. INTRODUÇÃO

O mamoeiro é amplamente cultivado e consumido em vários países localizados em regiões tropical e subtropical, tendo como produto principal o fruto, o qual tem ganhado popularidade no mundo. Atualmente, a produção do mamão representa cerca de 15,36% da produção total de frutos, excluindo a produção de banana (Evans e Ballen, 2012), e a comercialização do mamão contribui significativamente para economia dos países considerados em desenvolvimento.

No período de 2008 a 2010, os países que mais produziram mamão foram a Índia, o Brasil e a Indonésia, com 38,6; 17,5 e 6,89% em relação a produção total, respectivamente (FAOSTAT, 2012). As descobertas de compostos importantes para a saúde presentes nos frutos de diversas plantas frutíferas tanto tropicais, incluindo o mamoeiro, como temperadas, têm sido um grande incentivo ao aumento do consumo, bem como um forte estímulo para se cultivar esta espécie. A produção mundial de frutos do mamoeiro tem crescido em torno de 372000 toneladas por ano (FAOSTAT, 2012), e para que esta produção seja mantida e até incrementada, a aplicação de água é de extrema importância, e deverá ser feita de maneira adequada sem causar impactos negativos ao ambiente.

A disponibilidade de água no solo e no ar varia em escala geográfica e em escala local devido à distribuição desuniforme e à imprevisibilidade de chuvas. A frequência de eventos que causam a deficiência hídrica em plantas tem aumentado nas últimas décadas e provavelmente está associada às mudanças

climáticas decorrentes dos fenômenos relacionados ao aquecimento global (Hoerling et al., 2012; Hoerling e Kumar, 2003).

As previsões meteorológicas, por intermédio de projeções de modelos de simulação climática, indicam um aumento do aquecimento global nas próximas décadas, sendo esperada até o final do século XXI, uma variação de 1,4 a 5,8 °C na temperatura média do ar. Com isso, a incidência de eventos climáticos extremos (períodos de seca e altas temperaturas) e estresses relacionados, podem causar mudanças na biodiversidade de plantas e na redução da produção de plantas de interesse agrônômico e florestal (Fedoroff et al., 2010). Com efeito, as plantas são frequentemente expostas a várias condições ambientais adversas potencialmente capazes de gerar estresses, afetando negativamente o crescimento e a produtividade. A compreensão das respostas fisiológicas das plantas a tais condições é de fundamental importância para minimizar os impactos deletérios desses estresses com vistas à maximização da produtividade (Cavatte et al., 2011).

Os primeiros sintomas da folha relacionados ao estresse hídrico podem ser vistos como uma primeira linha de defesa, permitindo a sobrevivência em uma curta escala de tempo. Para sobreviver a períodos de estresse mais severos, as plantas precisam se submeter a um processo de aclimatação (Sharp et al., 2004), resultando em alterações no metabolismo. As respostas fisiológicas ao estresse ambiental têm que ser ativadas para evitar danos teciduais graves (Hare et al., 1999), e uma das primeiras reações das plantas à limitação hídrica do solo e do ar é o fechamento estomático.

O controle dos processos fisiológicos de algumas plantas é possível por meio do manejo de água, notadamente nas regiões onde a irrigação é praticamente a única fonte de água para as culturas. De acordo com Salazar (1978), as estratégias de manejo no mamoeiro que maximizem a condutância estomática podem incrementar a fotossíntese, com elevação na produção e qualidade dos frutos.

Em regiões áridas e semiáridas, a irrigação é frequentemente essencial para alcançar as produções de culturas economicamente viáveis. Com o objetivo de atingir a sustentabilidade em longo prazo com relação ao manejo de água via elevação da eficiência no uso da água (EUA), é necessário melhorias na exploração de práticas da gestão deste recurso na agricultura (Sarwar et al.,

2001), com a redução da lâmina de irrigação real necessária durante as fases de crescimento e desenvolvimento consideradas não críticas das plantas, sem comprometimento significativo da produtividade potencial esperada.

As pesquisas visando à economia de água têm sido desenvolvidas em diversas espécies frutíferas, para as quais algumas técnicas de irrigação são utilizadas, como a do déficit de irrigação regulado (RDI) em estádios de desenvolvimento da cultura cujo crescimento e qualidade do fruto têm baixa sensibilidade ao estresse hídrico, realizando uma irrigação sem déficit nos outros períodos de desenvolvimento da cultura. De acordo com de Souza et al. (2005), esta técnica preconiza a redução da irrigação em nível de déficit ao longo de todo o período de crescimento. Se a gestão da irrigação com déficit é feita de forma adequada, esta gestão pode ter um impacto mínimo sobre o crescimento e desenvolvimento da planta, quando comparado com uma prática de irrigação que supre totalmente a evapotranspiração da cultura (ETc), sem afetar a produção e a qualidade da colheita. Com isso, é necessário ter um bom conhecimento dos estádios no qual a deficiência de água poderá provocar perdas consideráveis de produtividade e da qualidade.

A partir da década de 90, simultaneamente ao uso do RDI, os estudos para otimização da irrigação com déficit hídrico foram desenvolvidos por meio do uso da técnica de irrigação parcial do sistema radicular (IPSR). Esta técnica consiste na alternância do lado de irrigação no sistema radicular, ou seja, enquanto parte das raízes é irrigada, outra parte do sistema radicular fica exposta ao déficit hídrico do solo. Os lados de umedecimento e secamento são alternados com uma frequência que depende do tipo de solo e o tipo de planta em estudo. Teoricamente, as raízes do lado irrigado podem manter um estado favorável de água na planta, enquanto que a desidratação do outro lado da raiz irá sintetizar sinais químicos, os quais são transportados para as folhas pelo fluxo de transpiração, levando à redução da condutância estomática e/ou ao crescimento com o aumento na eficiência do uso da água (Liu et al., 2007; Shahnazari et al., 2007; Antolín et al., 2006; de Souza et al., 2003; Davies et al., 2000; Loveys et al., 2000; Stoll et al., 2000).

As pesquisas utilizando a IPSR têm mostrado que é possível reduzir o uso de água pelas culturas mantendo a produção em um patamar satisfatório, mesmo com impactos no crescimento vegetativo das plantas. A teoria defendida é a de

que o sistema radicular submetido a um estresse hídrico moderado passa a produzir uma maior quantidade de ácido abscísico (ABA) nas raízes, e este fitormônio é translocado pelos vasos do xilema, concentrando-se na parte aérea, ocasionando um fechamento parcial dos estômatos e diminuindo a perda de água para atmosfera (Antolín et al., 2006; de Souza et al., 2005; Davies et al., 2005; Davies e Zhang, 1991).

Ao considerar a relação linear entre a condutância estomática ao vapor de água ( $g_s$ ) e a transpiração ( $E$ ) sob um déficit de pressão de vapor do ar constante (DPV), e a relação não linear entre  $g_s$  e taxa fotossintética ( $A$ ), uma diminuição da abertura estomática sob os primeiros estágios do estresse pode melhorar a EUA, com um impacto positivo no crescimento e adaptação ao ambiente. Nesta condição, a assimilação fotossintética do carbono pode se manter inalterada mesmo com redução de  $g_s$ . No entanto, quando o estresse torna-se prejudicial ao crescimento vegetal, um forte declínio na assimilação de carbono leva à diminuição EUA, com a fotossíntese sendo limitada não somente pelo fechamento dos estômatos, mas também em algumas situações, por limitações bioquímicas e fotoquímicas (Chaves et al., 2003). A perda de água pelas folhas, regulada por um controle eficiente da abertura e fechamento de estômatos minimiza os riscos de embolia, e também, reduz a ocorrência de cavitação no xilema, regulando fluxos de água na planta (Melotto et al., 2008).

Diante do exposto, este trabalho teve como objetivos:

1. Estudar os efeitos da irrigação parcial do sistema radicular (IPSR) e do déficit de irrigação regulado (RDI) sobre a condutância estomática, a transpiração, a assimilação fotossintética do carbono, o crescimento, a eficiência fotoquímica, e a eficiência do uso da água de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden, cultivadas em casa de vegetação;
2. Efetuar uma análise do efeito destas técnicas na ontogenia foliar associada à eficiência fotoquímica e ao crescimento foliar em plantas de mamoeiro.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1. A espécie *Carica papaya* L.

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) pertence à família Caricaceae, a qual possui 34 espécies distribuídas em cinco gêneros: *Jaracatia* (sete espécies), *Cylicomorpha* (duas espécies), *Horovitzia* - gênero mais novo - (uma espécie), *Jarilla* (três espécies) e *Carica*. O gênero *Carica* possui duas sessões: *Vasconcellea*, formado por 20 espécies, e a *Carica*, com uma espécie (*Carica papaya*) (Badillo, 1993).

*Carica papaya* L. é uma espécie considerada trioica, ou seja, pode apresentar plantas masculinas, femininas e hermafroditas (Ming et al., 2007), sendo considerada sexualmente polimórfica. As variedades comerciais do mamoeiro podem ser dioicas, com plantas femininas e masculinas, ou ginodioicas, com plantas femininas e hermafroditas (Yu et al., 2008). A expressão fenotípica do sexo do mamoeiro pode ser influenciada por fatores ambientais, como temperatura e umidade do ar (Awada, 1961) e fatores nutricionais (Awada e Ikeda, 1957). Entretanto, as três formas sexuais são determinadas geneticamente (Holfmeyr, 1938), pela presença de um gene com três alelos ( $M_1$ ,  $M_2$ , e  $m$ ). Devido aos fatores ambientais supracitados, a cultura apresenta instabilidade na expressão sexual, e esta instabilidade é comum no campo, como a ocorrência de flores masculinas em plantas hermafroditas, e vice-versa, fenômeno este conhecido como reversão sexual. A reversão sexual ocorre nas três formas

sexuais das flores do mamoeiro, porém é mais frequente em flores masculinas e hermafroditas (Storey, 1958), sendo um grande problema em plantios comerciais, especialmente no verão quando ocorrem altas temperaturas. Quando ocorre em plantas hermafroditas, a reversão sexual causa uma queda na produção de frutos, sendo assim um grande problema na cultura do mamoeiro.

Provavelmente a espécie *C. papaya* seja originária da América Central (Sul do México e Nicarágua) (Crane, 2005). É uma planta de crescimento rápido, com fase juvenil curta (3 a 8 meses), o caule é raramente ramificado, considerada uma planta semilenhosa (Ming et al., 2007). Segundo estes últimos autores, nesta espécie, o número de genes envolvidos na síntese de lignina está em um número intermediário entre o *Populus* sp. e a *Arabidopsis thaliana*, o que leva a concluir que a cultura está evoluindo de uma planta herbácea para uma planta lenhosa.

As folhas do mamoeiro emergem do meristema apical, são simples e alternadas com grandes limbos foliares (até 0,7 m de diâmetro), com longos pecíolos, lâminas ovais ou orbiculares, profundamente palmatilobadas, e com sete a 11 nervuras principais (Martins e Costa, 2003). Estas folhas estão inseridas no caule em forma de espiral. Esta inserção permite que a distribuição da radiação fotossinteticamente ativa seja de maneira eficiente, uma vez que a inserção das folhas nesta forma evita o autossombreamento. Em comparação a uma planta com dossel fechado, e com folhas que se autossombream, a inserção das folhas em espiral pode otimizar a taxa fotossintética de todo o dossel do mamoeiro, e conseqüentemente elevar a assimilação fotossintética de toda a planta.

Em relação ao caule, é cilíndrico, verde, oco, ereto e único, apresentando epiderme lisa, com espessura de até 40 cm, tornando-se mais fino até uns 5 a 7,5 cm no topo, e pode atingir até 10 m de altura. O fruto é uma baga variável de acordo com o tipo de flor, geralmente polposo, de forma arredondada, alongada, cilíndrica, elipsoide, esférica, periforme, oblonga, ovoide ou sulcada. O tamanho pode variar, podendo ser pequeno, médio, grande ou muito grande, pesando entre 0,121 a 7,8 kg, de diferentes tipos e formas (Manica et al., 2006). São ricos em vitaminas A e C, com altos valores nutritivos e digestivo, sendo incorporado na dieta alimentar (Chan, 2009). A casca é fina e lisa, de coloração verde, amarelo-clara, a alaranjada, protegendo uma polpa de 2,5 a 5 cm de espessura, com coloração que pode variar de amarela a avermelhada. As sementes são

pequenas, redondas, rugosas e recobertas com uma camada mucilaginosa, apresentando coloração diferente para cada variedade. Em plantas silvestres, o interior do fruto pode ser completamente preenchido por sementes ou massa placentária.

Em regiões de clima tropical, a espécie *Carica papaya* pode ser considerada como a segunda espécie mais cultivada, seguida da cultura da banana, com destaque na produção de frutos em várias regiões do mundo, sendo consumido tanto *in natura*, como também em forma de bebidas, doces, geleias, tortas, fruta seca e cristalizada (Villegas, 1997; Facciola, 1990; Morton, 1987). De acordo com Hinojosa e Montgomery (1988), o mamão apresenta componentes como açúcares e vitaminas A, B1, C e niacina, sendo também uma fonte de cálcio (Oliveira et al., 1994), nutrientes antioxidantes (caroteno, vitamina C e flavonoides), de vitaminas do complexo B (ácido fólico), fontes de sais mineirais e fibras (Evans e Balen, 2012), tornando o fruto um excelente alimento para todas as idades.

Diversos produtos podem ser extraídos do mamoeiro, entre eles a papaína, uma importante enzima proteolítica (cisteína protease), encontrada no látex dos frutos verdes e em folhas (Konno, 2011). É semelhante à pepsina gástrica, e pode ser utilizada na indústria farmacêutica, têxtil, alimentícia e cosmética. Um outro produto é a carpaína, um alcaloide que é utilizado como ativador cardíaco (Oliveira et al., 1994).

No Brasil, os genótipos de mamoeiro mais cultivados são classificados em dois grupos, conforme o tipo de fruto: o grupo Solo e o grupo Formosa. As cultivares do grupo Solo são comercializadas tanto no mercado interno como no mercado externo, enquanto que as cultivares do grupo Formosa são adequadas apenas à comercialização do mercado interno (Trindade et al., 2000).

O genótipo 'Sunrise Golden' é uma cultivar proveniente de uma seleção massal de plantas pela Caliman Agrícola S/A no município de Linhares, ES. Neste genótipo, os frutos das flores hermafroditas são piriformes, com cor rosa-salmão, cavidade interna tipo estrelada, casca lisa com certa tolerância à mancha fisiológica do mamoeiro, tamanho uniforme, com peso médio de 0,450 Kg e de aspecto visual excelente. Este genótipo possui uma coloração da folha verde-amarelada devido à menor concentração de clorofilas totais (Torres-Netto et al., 2009). Embora seja uma cultivar tolerante à mancha fisiológica, e por essa razão

tem uma maior aceitação no mercado externo, apresenta produtividade e qualidade da polpa inferior à das demais cultivares comerciais do grupo Solo, além de constituir-se em um tipo não-fixado e, portanto, sujeito a elevadas taxas de segregação (Costa e Pacova, 2003).

## **2.2. Importância econômica do mamoeiro**

O mamoeiro é amplamente cultivado e consumido em vários países localizados em regiões de clima tropical e subtropical (Marin et al., 1995). A Ásia é o continente que produz a maior quantidade de frutos do mamoeiro com 55,5% da produção total, seguido pela América do Sul (23,0%) e África (13,16%) (FAOSTAT, 2012). O país que apresenta a maior área plantada é a Índia (102.600 ha), seguido da Nigéria (94.236 ha) e do Brasil (34.213 ha). A produtividade brasileira foi de 52,3 t ha<sup>-1</sup> e representa 17% de toda a produção mundial (FAOSTAT, 2012). Em 2011, o estado brasileiro que produziu a maior quantidade de frutos foi a Bahia (902.525 t), seguido do Espírito Santo (630.124 t) e o Rio Grande do Norte ficou na terceira posição com 106.064 t. O estado brasileiro que tem a maior produtividade é o Espírito Santo, com cerca de 80 t ha<sup>-1</sup> (Agrianual, 2013).

Segundo Evans e Ballen (2012), o fruto do mamoeiro tem ganhado popularidade no mundo, e atualmente sua produção representa cerca de 15,36% da produção total de frutos (excluindo a produção de banana), posição esta consolidada após a manga (52,86%) e o abacaxi (26,58%). A comercialização do mamão contribui significativamente para economia dos países considerados em desenvolvimento, e a renda gerada com a comercialização interna e a exportação dos frutos é de grande importância para milhares de pessoas da Ásia e América Latina.

No período de 2007 a 2009, três países foram responsáveis por 63,3% da exportação total de frutos do mamoeiro, sendo o México (40,9%), o Brasil (11,2%) e Belize (11,2%) (Evans e Ballen, 2012). No período de 2008 a 2010, os países que mais produziram mamão foram a Índia, o Brasil e a Indonésia, com 38,6; 17,5 e 6,89% em relação à produção total, respectivamente (FAOSTAT, 2012).

Uma vez que a economia dos países em desenvolvimento e o número de produtores de mamão estão em crescimento, e esta condição está aliada às

últimas descobertas de compostos presentes nos frutos de diversas plantas frutíferas como substâncias importantes para a saúde, o consumo desta espécie pode ser incrementado nestes países e assim tornar a produção e comercialização do mamão sensivelmente incrementada, com grandes benefícios para a saúde das pessoas que habitam estes locais. De fato, a produção mundial de frutos do mamoeiro tem crescido em torno de 372.000 toneladas por ano (FAOSTAT, 2012). Para que esta produção seja mantida e até incrementada, a aplicação de água é de extrema importância, e deverá ser feita de maneira adequada sem causar impactos negativos à produtividade desta espécie e ao ambiente.

### **2.3. Relações hídricas e capacidade fotossintética do mamoeiro**

Como relatado nos trabalhos publicados por Campostrini et al. (2010) e Campostrini e Glenn (2007), as características de crescimento e desenvolvimento, e a fotossíntese do mamoeiro são significativamente alteradas pela ação de fatores do ambiente como a radiação fotossinteticamente ativa (RAF), a temperatura, a água no solo e no ar, o vento e o impedimento mecânico do solo. Os estudos das ações destes fatores sobre o processo fisiológico do mamoeiro são fundamentais para o zoneamento agrícola, para o manejo de água em plantios comerciais, bem como no auxílio em programas de melhoramento. Conhecer como os efeitos dos fatores que afetam o processo fotossintético, torna possível traçar estratégias que maximizem a ação dos fatores e, assim, otimize a EUA e a assimilação fotossintética do carbono, com grandes expectativas de ganhos na produtividade.

Embora a luz seja um fator do ambiente de extrema importância para a fotossíntese, o excesso da RFA pode causar significativos comprometimentos no processo fotossintético do mamoeiro (Reis, 2003). O efeito do excesso da RFA sobre a fotossíntese pode estar relacionado aos efeitos estomáticos e não-estomáticos. No mamoeiro, há indicações de que os efeitos da radiação luminosa no processo fotossintético estão relacionados a efeitos estomáticos, promovidos indiretamente pelo aquecimento foliar, por meio da elevação no déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ( $DPV_{\text{folha-ar}}$ ). Estes efeitos são negativos, uma vez que altos valores da RFA elevam a temperatura foliar ( $T_F$ ). Em consequência, os

elevados valores de  $T_F$  promovem maior  $DPV_{\text{folha-ar}}$ , o que causa redução na condutância estomática, com efeitos negativos sobre a taxa fotossintética líquida (Reis e Campostrini, 2008; Reis, 2003).

Reis (2003) relatou que o  $DPV_{\text{folha-ar}}$  em torno de 6 a 7 kPa correspondeu a valores próximos de zero de fotossíntese. Os elevados valores da RFA ocorrem no verão e próximo ao meio-dia, o que podem causar o fenômeno conhecido como a depressão da fotossíntese ao meio-dia (Reis, 2007). Tal fenômeno pode comprometer a produtividade do mamoeiro por meio da redução na condutância estomática, e conseqüentemente a redução na assimilação fotossintética do carbono. Torres-Netto et al. (2009) relataram que o genótipo Golden, que possui menor quantidade de clorofila nas folhas, foi o que apresentou maior condutância estomática no horário de meio-dia. Os autores relataram que a menor coloração verde da folha deste genótipo, devido à menor concentração de clorofila foliar, reduziu a absorção da RFA (Lin e Ehleringer, 1982), o que não possibilitou um aquecimento maior da folha, quando comparado aos demais genótipos (UENF/Caliman01, JS12, Sunrise Solo 7212 e Tainung). De fato, Lin e Ehleringer (1982) mostraram que um incremento na concentração de clorofila de 10 para 50  $\mu\text{g cm}^{-2}$  levou a uma elevação na absorção da luz de 50 para 80%. Os resultados obtidos por Torres-Netto et al. (2009) podem ser importantes em programa de melhoramento da espécie, uma vez que tal característica pode ser um fator de interesse em regiões com elevados valores da RFA, pois reduções na temperatura foliar podem permitir maior abertura estomática, e conseqüentemente, maior taxa fotossintética, com expectativas de ganho na produtividade. Em condição de manejo de irrigação, as informações relatadas por estes últimos autores, podem mostrar que este genótipo Golden pode apresentar respostas diferenciais em relação a outros genótipos de mamoeiro relacionadas à disponibilidade hídrica, uma vez que, sob limitação de água do solo, a qual reduz a condutância estomática (Campostrini e Glenn, 2007), este genótipo pode ter um menor aquecimento foliar, com menores efeitos negativos sobre a assimilação fotossintética do carbono.

O excesso de radiação luminosa está diretamente relacionado com o estresse por alta temperatura. Desta maneira, em regiões tropicais, torna-se difícil separar o estresse luminoso do estresse supra-ótimo de temperatura. A folha, sendo uma superfície plana, recebe em grande intensidade a radiação e, desta

maneira, pode ser seriamente comprometida pela elevação da temperatura foliar. A temperatura foliar e dos demais órgãos da planta está bem relacionada com a temperatura do ar. Sendo assim, quando a temperatura do ar incrementou de 20 para 40°C, a taxa fotossintética do mamoeiro reduziu de 20 para 5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e tal comprometimento ocorreu devido ao fechamento estomático causado pela elevação do  $\text{DPV}_{\text{folha-ar}}$  (Torres-Netto, 2002). Uma maneira de evitar o aquecimento foliar pelo excesso da radiação luminosa ao meio-dia é a aplicação de microaspersão sobre a copa (Reis, 2007; Allan e Jager, 1978). Usando esta técnica de redução da temperatura foliar, Reis (2007) obteve uma maior produção de frutos e Allan e Jager (1978) obtiveram maior taxa de crescimento. Tal resposta foi obtida por meio da redução na temperatura da folha, elevação na condutância estomática e incremento na taxa fotossintética líquida.

Ainda, o uso da aplicação de água via microaspersão sobre a copa de plantas de mamoeiro pode aliviar o estresse supra-ótimo de temperatura, principalmente em pomares produtores de sementes, pois este estresse causa um intenso aborto das flores nesta espécie. Em temperaturas superiores a 35°C, existe uma tendência das partes masculinas e femininas das flores hermafroditas apresentarem complicações no desenvolvimento (estas partes se fundem), e serem não-funcionais, o que pode causar deformações intensas nos frutos (Chang, 2009).

Em mamoeiro, os estômatos exercem um intenso controle sobre o processo fotossintético (Campostrini e Glenn, 2007). Estratégias de manejo que maximizem a condutância estomática podem incrementar a fotossíntese, com elevação na produção e qualidade dos frutos (Salazar, 1978). Clemente e Marler (1996) mostraram que variações bruscas na RFA promovem alterações na condutância estomática ( $g_s$ ) e efeitos no processo fotossintético. Quando a RFA mudou bruscamente de 2000 para 320  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , a taxa fotossintética ( $A$ ) decresceu de 20 para 9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e  $g_s$  alterou de 0,38 para 0,34  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , promovendo assim uma elevação significativa na eficiência do uso da água. Após o retorno dos valores da RFA para 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , os valores de  $A$  e  $g_s$  retornaram rapidamente aos valores iniciais. Estes resultados mostraram a elevada capacidade do mamoeiro de ajustar o metabolismo fotossintético, quando ocorrem mudanças bruscas na RFA. Estes autores mostraram ainda que quando as plantas estão submetidas ao período de seca, o mamoeiro pode responder

mais rápido às mudanças bruscas na intensidade luminosa, ou seja, com reduções mais intensas em  $g_s$ . Este fato é de extrema importância nas regiões tropicais onde é cultivado o mamoeiro, uma vez que na maior parte do ano, os dias estão nublados, e alterações bruscas na RFA são verificadas. Uma outra importância é pelo fato de que, como relatado pelos autores, quando o mamoeiro está sob limitação hídrica, a resposta do estômatos à ação da luz é mais intensa do que sob uma adequada disponibilidade de água no solo.

Embora o mamoeiro seja considerado uma planta relativamente tolerante a seca, para se ter um elevado crescimento e um incremento na produtividade, esta espécie necessita de uma aplicação adequada de água via irrigação (Kruger e Mostert, 1999). O mamoeiro, quando submetido à limitação de água na rizosfera, tem a capacidade de manter inalterado o teor relativo de água nas folhas, bem como o potencial hídrico do xilema. Em adição a esta resposta, em plantas de mamoeiro sob estresse hídrico durante uma semana (-60 kPa de potencial hídrico do substrato) e em condição de crescimento em vasos, ocorreu uma redução cerca de 85% na taxa fotossintética, e esta redução foi devido ao fechamento estomático (Marler et al., 1994). No entanto, em condição de campo, o potencial hídrico do solo de -60 kPa foi atingido entre 4 e 5 semanas, e nestas condições, as trocas gasosas foram reduzidas em 50% (Marler e Mickelbart, 1998). Este resultado mostra que, sob condição de campo, a velocidade de desidratação do solo ocorre de maneira mais lenta, quando comparada com plantas crescidas em vasos e em casa-de-vegetação, e desta maneira, as respostas das plantas podem ser diferenciadas em razão dos diferentes volumes ocupados pelo sistema radicular (Blum e Sullivam, 1997). Em plantas cultivadas em vasos, a velocidade de desidratação do substrato é bem mais elevada (Turner e Jones, 1980).

Ainda, em experimentos com plantas de mamoeiro cultivadas em vasos, Reis et al. (2004) mostraram que a limitação de água no sistema radicular da planta por um período de sete dias causou significativa redução nos valores de  $A$  [ $A$  atingiu valores próximos de zero no dia de estresse máximo do solo (7º dia) com  $\Psi = -200$  kPa], de  $g_s$ , da transpiração ( $E$ ) e na concentração de clorofilas totais. Contudo, sob condição de campo, e em plantas de mamoeiro adultas, Aiyelaadgbe et al. (1986) relataram que -200 kPa de potencial hídrico é o limite crítico de umidade do solo.

Mahouachi et al. (2007; 2006) mostraram que o déficit hídrico aplicado em plantas cultivadas em vasos aos 6 meses de idade, em que no dia de estresse máximo (34 dias após a aplicação do tratamento) o solo estava com 10% de umidade, quando comparado com o controle, com 23%, apresentou redução na altura, no diâmetro do tronco, induziu a abscisão foliar, diminuiu a massa fresca das raízes, reduziu drasticamente a taxa fotossintética, induziu o acúmulo de  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  e  $\text{Cl}^-$  nas folhas e raízes. De acordo com os autores, tal incremento na concentração destes íons pode ter ocorrido devido ao ajustamento osmótico. No experimento realizado por Mahouachi et al. (2007), o nível de ácido abscísico (ABA) foi elevado nas folhas, bem como nas raízes das plantas sob limitação hídrica. Os autores relataram que o ABA está envolvido na indução das respostas fisiológicas do mamoeiro sob condição de estresse hídrico. Outros trabalhos com limitação hídrica do solo em plantas de mamoeiro também confirmaram a elevação na concentração deste hormônio na parte aérea das plantas (Gomes et al., 2005ab; Gomes et al., 2007).

Baseado nas características da cultura do mamoeiro, tanto no período de crescimento, como no período de produção, a planta exige um adequado suprimento de água no solo. Este fato é de extrema importância para o mamoeiro, pois, após um ano de idade, esta planta produz frutos continuamente, o que mostra a importância de se ter um contínuo suprimento adequado de água para a cultura.

A necessidade hídrica dessa cultura varia de acordo com a fase do desenvolvimento vegetativo da planta, com as condições climáticas locais e com a variedade cultivada (Coelho et al., 1999). De acordo com as condições climáticas, em média, nas regiões de cultivo, o mamoeiro consome anualmente entre 1200 a 3125 mm de água. A necessidade hídrica é dependente das condições edafoclimáticas da região. Em condições de temperatura amena, umidade relativa mais alta e reduzido número de horas de céu com ausência de nuvens, o consumo de água pela cultura pode variar de 2 a 4 mm dia<sup>-1</sup>, e em períodos de alta temperatura e luminosidade, e baixa umidade relativa, o consumo pode chegar até 8 mm dia<sup>-1</sup>. Sob condição de campo ( $\text{RFA}_{\text{max}} = 1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $T_{\text{ar}} = 23^\circ\text{C}$ ,  $\text{DPV}_{\text{ar}} = 3,5 \text{ kPa}$ ) no município de Linhares, ES, Ferraz et al. (2011) mostraram que plantas inteiras de mamoeiro com 3,5 m<sup>2</sup> de área foliar transpiraram 8,6 L de água por dia. Este fato mostra que existe uma

variabilidade na transpiração do mamoeiro, e esta variabilidade é devido ao manejo da irrigação e às condições climáticas locais.

A deficiência de água no solo é, normalmente, o fator mais limitante para a obtenção de produtividades elevadas e produtos de boa qualidade, mas o excesso também pode ser prejudicial. Assim, a reposição de água ao solo por meio da irrigação na quantidade adequada, e no momento oportuno, é decisiva para o sucesso da produção do mamoeiro (Bernardo et al., 1996).

A espécie *Carica papaya* L. é exigente em água e em situações de deficiência hídrica, o desenvolvimento da cultura poderá ser lento, reduzindo assim a taxa de crescimento do caule e das folhas, além de provocar queda das flores ou estímulo à produção de flores estéreis (Coelho et al., 1999; Bernardo et al., 1996; Marin et al., 1995). Por outro lado, o excesso de água no sistema radicular (hipoxia) diminui a aeração e afeta a absorção de nutrientes, possibilitando a lixiviação destes. Nesta condição, ocorre o aumento de doenças, bem como pode provocar uma redução acentuada na condutância estomática (Marler et al., 1994). Em solos completamente encharcados, a mortalidade das plantas de mamoeiro ocorre em cerca de 48 horas (Khondaker e Ozawa, 2007; Wolf e Lynch, 1940). Segundo Marler et al. (1994), o mamoeiro é considerado uma espécie sensível à redução de oxigênio causada pelo excesso de água, pois nesta condição, responde de maneira acentuada a senescência das folhas, e não se recupera após a remoção da hipoxia.

Segundo Manica (1982), plantas jovens de mamoeiro são tolerantes ao déficit de umidade no solo. Contudo, no período de florescimento, a ocorrência de uma semana ou mais de déficit hídrico pode causar queda das flores. Em plantas adultas, embora sejam mais resistentes ao déficit de umidade, não chegam a produzir o máximo nas condições de limitação de água no sistema radicular (Marinho, 2007).

Para não comprometer o desenvolvimento da planta, toda a água consumida pela evapotranspiração deve ser reposta sob a forma de precipitação ou irrigação, de forma a manter no solo, a umidade ideal para que as raízes consigam retirar a quantidade de água necessária, sem restrições. Assim, estudos da evapotranspiração e a estimativa dos coeficientes de cultura, nas diferentes fases de desenvolvimento, são de fundamental importância para o projeto e o manejo de irrigação, contribuindo para o aumento de produtividade e a

otimização dos recursos hídricos e energéticos, que estão cada vez mais escassos (Posse et al., 2009).

Sendo o mamoeiro uma das fruteiras mais cultivadas nos países de clima tropical, alguns autores relatam que, nas regiões com precipitações inferiores a 1500 mm por ano, o cultivo desta espécie responde significativamente ao uso da irrigação suplementar, em virtude da necessidade de atender à demanda de água pela cultura. Às vezes, mesmo com precipitações superiores, mas distribuídas irregularmente, a irrigação é de extrema importância. Em regiões com precipitações inferiores a 1000 mm por ano, o uso da irrigação é fundamental ao cultivo racional e econômico desta cultura (Bernardo, 1996).

Em algumas regiões onde a precipitação média supera 1200 mm, alguns produtores de mamão estão adotando sistemas de irrigação adequados, pois o fornecimento de água constante, e na quantidade ideal, resulta em aumento de produtividade. Esses sistemas de irrigação vão desde irrigação por superfície até o uso de irrigação localizada (microaspersão e gotejamento). A irrigação localizada torna-se mais utilizada e mais eficiente, pelo fato da eficiência desta técnica tender a ser maior que 90%. Essa eficiência também está relacionada à capacidade de poder vincular de forma mais racional e econômica, um fornecimento de nutrientes por fertirrigação (Bernardo, 1996). Na aplicação de fertilizantes por fertirrigação existe a possibilidade do total controle da quantidade de fertilizantes que devem ser aplicados e o tempo de chegada de fertilizantes até as raízes das plantas é significativamente reduzido, uma vez que o fertilizante já solúvel em água infiltra no solo de forma uniforme em toda a região da zona radicular, garantindo máxima interceptação (Bernardo et al., 1996).

Um bom aproveitamento dos fertilizantes pela planta depende muito de uma adequada disponibilidade hídrica. A absorção de alguns nutrientes pode ser severamente prejudicada pela falta, assim como pelo excesso de água. Desse modo, a irrigação permite que a planta mantenha um fluxo contínuo de água e nutrientes do solo para a parte aérea, favorecendo a transpiração e a fotossíntese, o que acarreta em obtenção de maior vigor das plantas, resultando assim em uma maior produtividade e melhor qualidade dos frutos, o que torna importante para o produtor. Dentro desse contexto, a adoção da tecnologia de irrigação para a cultura do mamoeiro, com o objetivo de se obter sucesso no empreendimento, deve ser respaldada por recomendações adequadas de manejo

de água, que possibilitam o uso racional da técnica (Coelho et al., 2003; Sanches e Dantas, 1999).

Vários trabalhos foram desenvolvidos em alguns estados brasileiros com o objetivo de estudar o manejo da irrigação do mamoeiro. Sanches e Dantas (1999) afirmaram que a irrigação acarreta aumento na produtividade do mamoeiro, favorecendo os processos de crescimento, floração e frutificação da planta. Desse modo, verifica-se a essencialidade da água na produção do mamoeiro, dada a correlação observada entre a aplicação de lâminas de irrigação e a capacidade produtiva da planta.

Garcia (2004), em Limoeiro do Norte, CE, constatou que a água teve efeito altamente significativo sobre a massa média e o número de frutos por planta, e a produtividade do mamão Formosa Híbrido "Know you Seed", irrigado por microaspersão.

Silva et al. (2001) avaliaram os efeitos da interação entre lâmina de água aplicada e frequências de aplicação, sobre a produção comercial e outros componentes produtivos do mamoeiro Sunrise Solo Line 72/12, em Sooretama, ES. Os autores verificaram que a produtividade, a massa média e o número de frutos por planta cresceram linearmente com a lâmina aplicada, correspondente às reposições de 40, 60, 80, 100 e 120% da evapotranspiração obtida a partir do tanque Classe "A". Coelho et al. (2003) verificaram o mesmo efeito na produtividade do mamoeiro, tendo obtido o valor máximo com a utilização de lâmina de irrigação equivalente a 120% da evapotranspiração obtida pelo tanque Classe "A", na mesma região. Aplicando lâminas de 0 até 240% da evapotranspiração de referência, baseada no tanque Classe "A", Almeida et al. (2003) verificaram aumento de quase 420% na produtividade do mamão Improved Sunrise Solo 72/12, em Campos dos Goytacazes, RJ.

#### **2.4. Estresse hídrico: efeitos e respostas fisiológicas no metabolismo das plantas**

O estresse hídrico é um dos fatores ambientais mais importantes que atuam no comprometimento do processo fotossintético, e pode limitar o crescimento das plantas, bem como o rendimento e a qualidade das culturas. As mudanças climáticas globais provavelmente contribuirão em grande intensidade

para que a limitação de água se torne um fator de restrição ainda maior da produção em diversas culturas (Chaves et al., 2003; Hamdy et al., 2003).

O aumento na utilização da água, a má gestão de recursos hídricos e a poluição estão contribuindo com a escassez da água de boa qualidade do planeta (Petit et al., 1999). Com isso, o uso eficiente da água se tornou uma questão de relevância nos últimos anos (Tang et al., 2005). A elevação no crescimento ou produção do produto colhido por unidade de água utilizada pelas culturas, denominado como a eficiência do uso da água (EUA), é um dos principais objetivos em muitos sistemas agrícolas. De acordo com Wakrim et al. (2005), devido à escassez de água disponível, a otimização na gestão de irrigação necessita ser elevada, e assim poder maximizar a EUA da cultura, objetivando uma produção agrícola sustentável.

Segundo Zhang e Yang (2004), o século 20 foi marcado pela Revolução Verde, em que nesta época foram aplicadas intensas práticas agrícolas como a irrigação, o uso intenso de defensivos agrícolas e híbridos altamente produtivos, principalmente os de porte anão, uma vez que estes suportam uma dose mais elevada de adubos nitrogenados. Ainda, segundo os autores, o mundo está iniciando uma segunda revolução, denominada Revolução Azul, e que a importância desta nova revolução será a mesma da Revolução Verde. Esta Revolução Azul preconiza “mais produção por cada gota” (“*More crop for every drop*”). Este fato é justificado devido ao esgotamento dos recursos a uma velocidade muito rápida, especialmente em países desenvolvidos, com o aumento da população mundial.

A competição por água disponível e de boa qualidade nunca foi tão crucial como nos dias atuais. Cerca de 70% da superfície da terra é coberta por água. Contudo, somente 2,5% da água é não-salina, e grande parte dela está nos gelos da Antártida. Estima-se que somente 1% da água não-salina está no solo, lagos, rios e reservatórios e nos aquíferos, e este valor representa 0,007% da água da terra. A agricultura consome cerca de 70% (incluindo precipitação e irrigação) das fontes de água disponíveis de vários países. Uma vez que as terras irrigáveis do mundo (17%) produzem 40% dos alimentos, em comparação com as terras cultivadas não-irrigadas (83%) que produzem apenas 60% do alimento mundial (Borlaug e Dowsell, 2000), este fato mostra como a irrigação é fundamental na agricultura mundial (Zhang e Yang, 2004).

O crescimento das áreas irrigadas é responsável pela maior parcela de consumo de água no planeta. A tendência de escassez dos recursos hídricos, no contexto do aquecimento global, torna necessário a otimização dos sistemas de irrigação e o aumento da EUA pelas culturas. A relação entre a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> pela fotossíntese (*A*) e a taxa de perda de água pela transpiração (*E*) pode ser expressa numericamente pela razão *A/E*, resultando em um índice denominado “eficiência do uso da água” (EUA) (Syvertsen et al., 2010; Bacon, 2004; Kramer e Boyer, 1995). Em geral, uma alta EUA de plantas submetidas a um déficit hídrico moderado é resultado do fechamento parcial dos estômatos com uma concomitante redução relativamente pequena em *A* (Chaves e Oliveira, 2004).

Os efeitos do estresse hídrico variam em resposta a diversos fatores, tais como a intensidade do estresse, a velocidade de imposição e o estágio de desenvolvimento em que a planta se encontra (Kramer e Boyer, 1995). As diferentes espécies têm desenvolvido mecanismos para enfrentar a baixa quantidade de água no solo, seja evitando ou tolerando (Lambers et al., 1998), por meio de modificações na morfologia externa, na histologia, na citologia e na fisiologia da planta (Dickison, 2000). O conteúdo de água nos tecidos é mantido em condições ótimas, de forma que as taxas de perda e captação de água estejam em equilíbrio, o qual é sustentado em princípio, devido ao movimento estomático. A deficiência no suprimento hídrico pode conduzir ao fechamento estomático e ao movimento das folhas, mecanismos estes que evitam perda de água (Osmond et al., 1987).

A adaptação das plantas ao déficit hídrico é um mecanismo muito complexo, envolvendo alterações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares (Passioura, 1997). A área foliar e a condutância estomática são os principais fatores que afetam as taxas transpiratórias e, com isso, a sua diminuição permite que o potencial hídrico aumente ou se mantenha dentro dos limites que possibilitem a manutenção do desenvolvimento vegetal. No entanto, esses fatores são os principais determinantes da quantidade de carbono acumulado nas plantas. A redução na condutância estomática, por sua vez, leva a menor influxo de CO<sub>2</sub> para os cloroplastos, reduzindo as taxas fotossintéticas, contribuindo para o menor acúmulo de biomassa, e o crescimento das raízes requer uma maior quantidade de energia, a qual é desviada dos tecidos

fotossintéticos e reprodutivos. Além disso, com o prolongamento do estresse, esses mecanismos que visam evitar a perda de água não oferecem mais proteção contra os efeitos do baixo potencial hídrico, o que pode causar um comprometimento no metabolismo da planta (Verslues et al., 2006). De fato, a redução na condutância estomática é normalmente o principal fator limitante do processo fotossintético em condições de deficiência hídrica. Outro fator que ocorre com a redução da transpiração via redução da condutância estomática é o aumento da temperatura foliar.

Em regiões áridas e semiáridas, a irrigação é frequentemente essencial para alcançar as produções de culturas economicamente viáveis. Para atingir o objetivo de sustentabilidade em longo prazo com EUA, é necessário melhorias no desempenho das atribuições com o uso dos recursos hídricos, bem como na exploração de práticas da gestão da água na agricultura (Sarwar et al., 2001). Uma das alternativas para aumentar a EUA é a redução da transpiração ou evapotranspiração, para as quais algumas metodologias são utilizadas, como a do déficit hídrico em fases de crescimento vegetativo das culturas, e a do próprio uso de sistemas de irrigação localizada, como exemplo, a irrigação por gotejamento.

Na agricultura, a disponibilidade hídrica é um dos grandes fatores que condicionam a produtividade e o sucesso de uma cultura, por estar envolvido direta ou indiretamente em todos os processos fisiológicos (Angelocci, 2002). A capacidade das plantas para resistir ao estresse hídrico é de grande importância para o desenvolvimento do agronegócio de qualquer país. A deficiência hídrica provoca alterações na resposta da planta, cuja irreversibilidade vai depender da cultura, da duração e severidade do estresse, e do estágio de desenvolvimento da planta (Santos e Carlesso, 1998).

As respostas celulares ao estresse podem incluir mudanças no ciclo e na divisão celular, nas membranas celulares, na arquitetura da parede celular e no metabolismo celular, por exemplo, na acumulação de substâncias osmoticamente ativas (Bray et al., 2001). No caso de um estresse gradual, as plantas podem escapar da desidratação diminuindo o ciclo de vida, ou otimizando o ganho energético em longo prazo por meio de respostas de aclimatação. No caso de rápida desidratação do substrato, as plantas reagem minimizando a perda de

água via fechamento estomático ou exibindo proteção metabólica (induzida ou constitutiva) contra os efeitos deletérios (Chaves et al., 2003).

Em virtude da escassez de água em grande intensidade em um futuro próximo, várias técnicas de irrigação têm sido estudadas objetivando elevar a eficiência no uso da água pelas culturas. Entre estas técnicas, destacam-se a irrigação parcial do sistema radicular (IPSR) e o déficit de irrigação regulado (RDI).

Vários estudos comparativos entre a irrigação convencional, o RDI e a IPSR foram realizados, avaliando tanto em níveis de produção quanto em relação a EUA. Entretanto, informações relacionadas a respostas fisiológicas das plantas submetidas à técnica de IPSR ainda são escassas na literatura, e constituem como fator preponderante para o aprimoramento do manejo de irrigação utilizando esta técnica. O uso de indicadores fisiológicos relacionados ao estado hídrico do vegetal pode explicar os mecanismos de conservação de água em plantas submetidas à IPSR, quando comparado com outros métodos de irrigação. No caso específico do mamoeiro, não se encontra na literatura trabalhos que relatam o uso desta técnica a esta importante cultura, o que pode mostrar a importância deste trabalho.

Os estudos realizados com espécies de interesse agrônomo relatam que em plantas submetidas à deficiência hídrica, há um maior investimento no crescimento das raízes, resultando em aumento de comprimento e de matéria seca destes órgãos (Pereira e Pallardi, 1989), redução de matéria seca total (parte aérea + raiz), diminuição da expansão foliar e, em alguns casos, a diminuição na produção de folhas (Steinberg et al., 1990). A deficiência de água ocorrida em plantas durante a diferenciação celular das folhas determina redução irreversível da área e do espessamento foliar e aumento da densidade estomática (Zagdanska e Kosdoj, 1994).

Em casos de déficit hídrico severo, com a diminuição da transpiração, a planta perde a capacidade de manter o equilíbrio entre a absorção e a perda de água, já que os níveis de água tanto no solo quanto nas células são baixos. Como mecanismo de tolerância, as plantas evitam a dessecação celular, seja impedindo o efluxo ou promovendo o influxo de água. O primeiro caso ocorre devido ao espessamento da parede celular, e o segundo é resultado do acúmulo de solutos na célula, que reduz o potencial osmótico, em processo denominado ajustamento

osmótico (Zhang et al., 1999). Esses solutos são denominados solutos compatíveis, osmólitos compatíveis ou osmoprotetores, e podem ser acumulados em grandes quantidades, não interferindo no metabolismo celular, além de apresentarem outras funções protetoras (Yancey et al., 1982).

Nestas condições de estresse, pode ocorrer acúmulo de prolina no vacúolo celular (Bohnert et al., 1995; Pandey e Agarwall, 1998), o que aumenta a capacidade das células de extrair água do solo (Boyer, 1996). A presença do estresse induz à síntese de prolina e inibe a sua degradação, sendo que a concentração deste aminoácido nessas condições varia entre as espécies vegetais e depende do nível do estresse ao qual foram expostas (Delauney e Verma, 1993). Segundo Verbruggen e Hermans (2008), sob condição de estresse, este aminoácido pode acumular 100 vezes mais do que em condições não-estressantes. O acúmulo de prolina nas plantas que ocorre em resposta a estresses ambientais como déficit hídrico, alta salinidade, temperaturas extremas, metais pesados, presença de patógenos, anaerobiose, deficiência nutricional, poluição atmosférica e radiação UV, pode ter função na regulação osmótica (Xu et al., 2002), proteção da integridade celular (Shevyakova, 1984; Stewart e Lee, 1974) ou, ainda, participar na constituição de um estoque de nitrogênio e carbono, que poderiam ser utilizados após o período de estresse (Taylor, 1996).

As respostas das plantas frente ao déficit hídrico podem ser constatadas por meio de diversas variáveis. O sistema hidráulico das plantas permite a perda de vapor d'água por meio da transpiração ( $E$ ). As plantas que possuem altas taxas de absorção de  $\text{CO}_2$  apresentam grandes perdas por  $E$ . Com isso, pode-se dizer, assim, que o método mais simples e útil para se caracterizar o *status* de água nas plantas é o potencial hídrico (Klar, 1984). As medições de potencial hídrico podem determinar o grau de hidratação da planta, e esta variável fornece um índice relativo do estresse hídrico ao qual a planta está submetida (Taiz e Zeiger, 2013).

As primeiras respostas das plantas submetidas ao déficit hídrico estão associadas à redução na transpiração, por meio do decréscimo na abertura estomática, na assimilação fotossintética do carbono e, por conseguinte, na produtividade da cultura (Syvertsen e Lloyd, 1994; Nobel, 1999). As principais funções adaptativas dos estômatos são a otimização das trocas gasosas foliares, a redução da desidratação, especialmente em folhas com potencial hídrico abaixo

do ponto de cavitação do xilema (Tyree e Sperry, 1989), e regulação da temperatura foliar por meio do resfriamento pela transpiração (Jones, 1999).

Além do fechamento dos estômatos, outro efeito do estresse hídrico é a inibição direta dos processos bioquímicos e fotoquímicos (efeitos não-estomáticos) pela alteração das condições iônicas e/ou osmóticas. Estas alterações afetam, por exemplo, a atividade da ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase oxigenase (Rubisco) (Lawlor, 1995) e da ATP sintase (Tezara et al., 1999). A deficiência de CO<sub>2</sub>, ATP ou RuBP, assim como a inibição da Rubisco, pode comprometer o Ciclo de Calvin e a produção do primeiro aceptor dos elétrons fotossintéticos, o NADPH (Haupt-Herting e Fock, 2000).

Uma importante propriedade da Rubisco é a capacidade de catalisar tanto a reação de carboxilação, quanto a oxigenação da RuBP. A oxigenação é a reação primária em um processo conhecido como fotorrespiração. Em condições de estresse hídrico, o fechamento dos estômatos limita a difusão do CO<sub>2</sub> do meio externo para o mesófilo da folha, ocasionando uma redução da pressão parcial de CO<sub>2</sub> no interior da folha. Uma das primeiras consequências desta redução é o aumento da atividade oxigenase da Rubisco, e consequente estímulo da fotorrespiração (Gaudillère, 1982). Devido ao fato de a fotossíntese e a fotorrespiração trabalharem em direções diametralmente opostas, a fotorrespiração resulta em perda de CO<sub>2</sub> de células que estejam simultaneamente fixando CO<sub>2</sub> por meio do Ciclo de Calvin. Contudo, em uma revisão sobre os efeitos do déficit hídrico sobre o metabolismo fotossintético, Lawlor e Tezara (2009) mostraram que o déficit hídrico atua de maneira muito complexa neste processo, uma vez que a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) tem uma ação importante nos efeitos deste estresse sobre o processo fotossintético.

O conteúdo de pigmentos fotossintéticos, principalmente as clorofilas, pode ser afetado devido à ação de fatores do ambiente como deficiências minerais, estresse hídrico, poluição industrial, baixas e altas temperaturas (Hendry e Price, 1993). Este fato mostra que a determinação dos pigmentos fotossintéticos pode ser uma importante ferramenta no diagnóstico de estresse. O decréscimo da concentração destes pigmentos em resposta ao estresse hídrico, por exemplo, pode também ter uma função adaptativa, diminuindo a captação de luz nessas plantas (Chaves, 2003).

A avaliação do teor de clorofila utilizando o medidor portátil de clorofila (MPC) como SPAD-502 (*Soil Plant Analysis Development*) é importante para os estudos da fisiologia das plantas, possibilitando a sua utilização como critério de avaliação do estado de nitrogênio das plantas (Esposti et al., 2003; Guimarães et al., 1999), indicar a senescência foliar (Noodén et al., 1997), além de ser uma importante ferramenta no diagnóstico de estresse em plantas (Hendry e Price, 1993), uma vez que diferentes tipos de estresse, tais como o hídrico, nutricional e estresses bióticos, causam reduções significativas na concentração de clorofila nas folhas.

O MPC SPAD-502 avalia, quantitativamente, a intensidade de verde da folha, medindo as transmissões de luz a 650 nm, onde ocorre a absorção de luz pela molécula de clorofila, para o cálculo do teor relativo da clorofila, e a 940 nm, onde não ocorre a absorção, o qual serve como um fator de correção para compensar a absorção de fótons em 650 nm por partes do tecido foliar desprovidas de clorofila (Jesus e Marengo, 2008; Marengo e Lopes, 2007; Minolta, 1989). Com esses valores, o equipamento calcula um número (ou índice SPAD), que normalmente é correlacionado com o teor de clorofila na folha (Guimarães et al., 1999).

A medida da fluorescência da clorofila *a* pode estar relacionada com a capacidade fotossintética das plantas, o qual permite verificar a atividade do transporte de elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese, fornecendo uma análise espacial detalhada da inibição deste processo, induzida pelo estresse (Meyer e Genty, 1999). A medição da fluorescência da clorofila *a* é uma técnica rápida, precisa e não-destrutiva para detectar o desequilíbrio energético e metabólico da fotossíntese (Araus et al., 1998). O rendimento quântico máximo do fotossistema II (FSII) ( $F_v/F_m$ ) pode variar em uma faixa que vai de 0,75 a 0,85 em plantas não submetidas a estresses (Bolhàr-NordenKampf et al., 1989). Essa relação é altamente correlacionada com o rendimento fotossintético das folhas. A diminuição da relação  $F_v/F_m$  é um excelente indicador de efeito fotoinibitório quando as plantas estão submetidas a qualquer tipo de estresse (Yang et al., 1996), e esta redução pode representar tanto uma regulação fotoprotetora reversível ou uma inativação irreversível do FSII (Araus e Hogan, 1994 Long et al., 1994).

A fotoinibição é definida como a inibição da fotossíntese causada por excessos de luz. A imposição de fatores adicionais de estresse, durante a exposição a altas irradiâncias, aumenta o potencial de efeitos fotoinibitórios, podendo resultar na fotodestruição dos pigmentos fotossintéticos (Powles, 1984). As consequências da fotoinibição são as reduções no rendimento quântico máximo de absorção de CO<sub>2</sub> e liberação de O<sub>2</sub>, na atividade de FSII e, em longo prazo, na taxa fotossintética máxima (Long et al., 1994; Boese e Huner, 1992). A resposta mais rápida ao incremento de luz é o aumento da dissipação térmica do complexo-antena e, ou do centro de reação de FSII. O que acontece é que se a radiação for excessiva, uma quantidade de energia fotoquímica maior que a capacidade de utilização dessa radiação para a fotossíntese, sobrecarrega o processo fotoquímico e, finalmente, resulta não somente em uma baixa utilização quântica, mas, também, em um baixo rendimento fotoassimilatório (fotoinibição) (Taiz e Zeiger, 2013). Sabe-se que o fechamento estomático em condições de deficiência hídrica causa uma redução na assimilação do CO<sub>2</sub>. Desta maneira, a energia luminosa se torna excessiva, mesmo sob baixas irradiâncias (Maury et al., 1996), podendo levar a fotoinibição (Lima et al., 2002). Estas informações mostram que o estresse hídrico pode tornar as plantas mais suscetíveis à ação da RFA.

Segundo Živčák et al. (2008), algumas variáveis da fluorescência que são derivadas da análise de medições de alta resolução, podem fornecer informações detalhadas sobre a estrutura e atividade do aparato fotossintético das plantas, principalmente do FSII. Strasser e Strasser (1995) desenvolveram um teste (JIP-teste), para traduzir as medições de fluorescência, que é utilizado como um indicador da vitalidade do material vegetal em função do FSII, ao invés de utilizar apenas uma variável, como a razão  $F_v/F_m$  (Force et al., 2003). A análise mais completa proporcionada pelas variáveis do JIP-teste também é vantajosa por indicar precocemente possíveis estresses nas plantas antes que os mesmos sejam visualizados (Christen et al., 2007).

Em situações em que o estresse não provoca modificações que possam ser analisadas apenas pela relação  $F_v/F_m$ , Strasser et al. (2000) introduziram uma análise multiparamétrica, denominada índice fotossintético ("*Photosynthetic index*", PI). Esta variável PI é considerada mais sensível aos efeitos dos estresses do que a relação  $F_v/F_m$  devido à combinação de 3 passos da atividade

fotossintética dos centros de reações do FSII: a densidade dos centros de reação ativos com base na quantidade de moléculas de clorofilas, ou seja, a eficiência na absorção de luz (RC/ABS); a probabilidade de captura da energia luminosa, i.e., a capacidade de reduzir  $Q_a$  ( $F_v/F_0$ ); esta relação está relacionada com a atividade do complexo de liberação do oxigênio no lado doador do FSII (Kalaji et al., 2011); e a taxa de transporte de elétrons (ET/TR-ET); representa a conversão da energia luminosa para o transporte de elétrons no FSII, ou seja, a contribuição das reações bioquímicas (Strasser e Strasser, 1995; Strasser et al, 2004; 2000). Os valores elevados da variável PI indicam elevada eficiência nos processos fotoquímicos citados acima (Strasser et al., 2004; 2000).

A temperatura foliar pode ser utilizada como indicador do grau de déficit hídrico da planta, com a vantagem de poder ser analisada em plantas de diferentes tamanhos, tanto sob condições de campo como em ambiente controlado. De acordo com Liu et al. (2001), as plantas cultivadas em condições de estufa podem minimizar os efeitos desfavoráveis do ambiente devido às condições mais contrastantes, tais como o vento, o qual, em condição de campo, pode promover um resfriamento artificial na folha.

Nas últimas décadas, várias tecnologias de imagem foram desenvolvidas, avaliando de forma remota e não destrutiva, a temperatura da folha por meio de imagens termográficas (Chaerle et al., 2007, 2004; Jones, 2004; Nilsson, 1995). Esta metodologia tornou-se uma abordagem viável para medir a temperatura das plantas e, indiretamente, avaliar a transpiração foliar e a condição hídrica da planta. Quando os estômatos se fecham, a transpiração é reduzida, elevando a temperatura foliar em comparação com folhas com os estômatos abertos (Araus et al., 2008; Jones et al., 2002; Jones, 1999).

De acordo com Maggiotto (1996), dependendo do nível de radiação que a folha recebe, a temperatura foliar pode incrementar cerca de 4 a 5°C acima da temperatura ambiente, ou indiretamente, via fechamento estomático, causado por meio da elevação no  $DPV_{folha-ar}$  (Campostrini et al., 2010; Reis e Campostrini, 2008; El-Sharkawy et al., 1985). A temperatura foliar alta pode provocar diminuição na taxa fotossintética, por meio da redução na atividade enzimática, e até causar a desnaturação de enzimas (efeitos não-estomáticos) (Hale e Orcutt, 1987).

A termografia por infravermelho também tem sido utilizada para selecionar genótipos com diferentes níveis de condutância estomática (Sirault et al., 2009; James et al., 2008; Merlot et al., 2007, 2002; Raskin e Ladyman, 1988). Vários estudos têm demonstrado a viabilidade da termografia como uma ferramenta para monitorar o estresse hídrico e apoiar a programação de irrigação de culturas relevantes, como a videira (Möller et al., 2007; Grant et al., 2007, 2006; Jones et al., 2002), o algodão (Alchanatis et al., 2010), as oliveiras (Ben-Gal et al., 2009) e as frutas cítricas (García-Tejero et al., 2011). Portanto, o uso desta técnica pode apresentar uma vantagem adicional sobre as medidas diretas de transpiração e condutância estomática por meio do analisador de gás a infravermelho, pois estes equipamentos indicam o aumento médio da umidade do ar circulante em sistema fechado nas medidas de trocas gasosas, além de serem mais trabalhosas e necessitarem de repetidas análises (Costa et al., 2012).

Diferentemente das técnicas de trocas gasosas as quais prevêm as medições das taxas de fotossíntese em um único ponto no tempo, e, assim, pode-se estimar a eficiência de uso da água (EUA) pela razão  $A/E$  ou  $A/g_s$ , a composição isotópica de carbono da folha ( $\delta^{13}C$ ) integra a razão da concentração de  $CO_2$  intercelular ( $C_i$ ) e  $CO_2$  atmosférico ( $C_a$ ) ao longo do tempo (Farquhat et al., 1989). Em resposta a diferentes condições ambientais, o  $^{13}C$  pode ser usado para avaliar a eficiência intrínseca do uso da água em muitas espécies de plantas (Araus et al., 2003; Gaudillère et al., 2002; Osório et al., 1998).

Os isótopos são átomos do mesmo elemento químico, que apresentam diferentes propriedades físicas, com massa maior ou menor, e mesmas propriedades químicas. Os isótopos estáveis são assim chamados por não alterarem a massa ao longo de sua existência. O elemento carbono tem dois isótopos que ocorrem naturalmente:  $^{12}C$  (98,89 %) e  $^{13}C$  (1,11 %). Os valores de enriquecimento do  $^{13}C$  são expressos em delta per mil da razão isotópica  $^{13}C/^{12}C$  ( $\delta^{13}C$ ) da amostra em relação a um padrão internacional definido, *PeeDee Belemnite* PDB (Ducatti et al., 1979). O material padrão é um fóssil carbonatado sólido, do período Cretáceo, denominado *Belemnitela americana*, da formação geológica *PeeDee* do Estado norte-americano da Carolina do Sul, o qual é o padrão internacional para o carbono.

$\delta_{\text{‰}}^{13}\text{C}$ , PDB = enriquecimento da amostra em relação ao padrão PDB, com o resultado expresso em per mil. Para efeito de Terminologia simplificada, adotar-se-á a simbologia  $\delta^{13}\text{C}$ .

O  $\delta^{13}\text{C}$  do  $\text{CO}_2$  atmosférico tem um valor de -8‰, significando que existe menos  $^{13}\text{C}$  no  $\text{CO}_2$  atmosférico do que é encontrado no carbonato *Belemnite-padrão*.

Como resultado das propriedades bioquímicas das enzimas de fixação do  $\text{CO}_2$  atmosférico (RuBisCo e PEPcase) e as limitações à difusão do  $\text{CO}_2$  para o interior das folhas, todas as plantas discriminam contra o  $^{13}\text{CO}_2$  durante a fotossíntese (O'Leary, 1988).

A base bioquímica contra a discriminação do  $^{13}\text{C}$  em plantas é assimilação de  $\text{CO}_2$  e difusão em folhas, pois metabolismo de assimilados primários pode produzir diferenças de  $\delta^{13}\text{C}$  entre os órgãos da planta. As plantas do ciclo fotossintético  $\text{C}_3$ , durante a fotossíntese, absorvem o  $\text{CO}_2$  através dos estômatos da folha pelo processo de difusão, que é transferido até as células do mesófilo (cloroplasto). Nestas células, ocorre o processo de síntese orgânica, onde a reação química entre o  $\text{CO}_2$  com um composto de cinco carbonos (ribulose 1,5 bifosfato) é catalizada pela enzima RuBP-carboxilase, formando duas moléculas de três carbonos (ácido 3-fosfoglicerato), que serão convertidas em açúcar (Lehninger et al., 1995).

Por outro lado, as plantas com ciclo fotossintético  $\text{C}_4$  possuem dois tipos de cloroplastos: o do mesófilo e o da bainha. Funcionalmente, a produção de carboidratos não ocorre nas células do mesófilo, mas sim nas células da bainha. O  $\text{CO}_2$  que entra nos estômatos por difusão passa para as células do mesófilo, onde é fixado na forma de  $\text{HCO}_3^-$ . Este composto reage com fosfoenol-piruvato (PEP), uma reação catalizada pela enzima primária de fixação de  $\text{CO}_2$ , a PEPcase, formando oxalacetato, que por sua vez é reduzido a um composto de quatro carbonos (malato ou aspartato). Estes compostos são transportados para as células da bainha e nestas células são descarboxilados para formar o  $\text{CO}_2$  e piruvato. O  $\text{CO}_2$  concentrado por esse processo entra para o ciclo de síntese orgânica idêntico ao ciclo das plantas  $\text{C}_3$  (Lehninger et al., 1995).

Ao longo do processo de síntese de carboidratos, o carbono do  $\text{CO}_2$  sofre um fracionamento isotópico, ocorrendo diminuição da concentração de  $^{13}\text{C}$  e aumento da concentração de  $^{12}\text{C}$ . Este fracionamento existente na fotossíntese foi

elucidado por Fauquhar et al. (1982), no qual o enriquecimento isotópico relativo ocorre, principalmente, em função das propriedades bioquímicas de fixação primária de CO<sub>2</sub> por ação enzimática e, parâmetros físicos como a difusão e a relação da pressão interna ( $p_i$ ) e externa ( $p_a$ ) do CO<sub>2</sub> nos estômatos. Sendo assim, o valor do enriquecimento relativo ( $\delta^{13}\text{C}$ ) varia, entre -22 a -34 ‰ para as plantas C<sub>3</sub> e entre -9 a -16‰ nas plantas C<sub>4</sub> (Fritz e Fontes, 1986; Boutton, 1991b).

Assim, a composição isotópica reflete o efeito da condição hídrica da planta no processo fotossintético durante todo o período de crescimento (Farquhar e Richards, 1984). Em diferentes plantas e em diferentes condições ambientais, a discriminação isotópica do <sup>13</sup>C foi realizada para avaliar a eficiência intrínseca do uso da água (de Sousa et al., 2005; Araus et al., 2003; Gaudillère et al., 2002; Robinson et al., 2000; Osório et al., 1998).

## **2.5. Déficit de irrigação regulado (RDI) e irrigação parcial do sistema radicular (IPSR)**

A economia de água na irrigação tem o propósito de melhorar a produtividade diminuindo a quantidade de água aplicada. Em regiões áridas e semiáridas, a utilização eficaz da água utilizada na irrigação tornou-se uma estratégia de importância para a produção das culturas. O consumo elevado de água em projetos de irrigação e as múltiplas disputas pelos recursos hídricos, pressionam a agricultura irrigada a replanejar modelos de irrigação que permitam maior eficiência no uso da água (EUA).

O déficit de irrigação regulado (RDI) e a irrigação parcial ou sistema radicular (IPSR) são estratégias de gestão que têm sido utilizadas com sucesso para melhorar o uso da água em algumas culturas. Essas estratégias controlam a quantidade e a aplicação da água na irrigação para manter um déficit de umidade do solo, total ou parcial, na época de cultivo. Já a irrigação total é usada pelos agricultores sem limitações, até mesmo em áreas com disponibilidade de água limitada. A irrigação total é considerada um luxo, e essa quantidade de água pode ser reduzida sem provocar efeito negativo sobre a produção rentável (Zhang e Kang, 2004).

As técnicas de irrigação RDI e IPSR têm sido bastante estudadas em diferentes partes do mundo e em diversas culturas (Kang et al., 2002; Gu et al., 2000; Goodwin et al., 1992). A principal diferença entre as duas estratégias é que o RDI limita a disponibilidade de água ao longo do tempo, enquanto que a IPSR a água é manipulada no tempo e no espaço (Kriedmann e Goodwin, 2003).

### **2.5.1. Déficit de Irrigação Regulado (RDI)**

O déficit de irrigação regulado (RDI) tem como objetivo otimizar a produtividade do uso da água, reduzir o crescimento vegetativo e aumentar a produtividade da planta (Marsal et al., 2002; Mpelasoka et al., 2001; Kang et al., 2000; Hutmacher et al., 1994; Mitchell e Shennan, 1991).

Por definição, o RDI ocorre quando a quantidade de água na irrigação é aplicada em quantidade suficiente para manter a condição hídrica da planta dentro dos limites prescritos de déficit (em relação ao potencial hídrico máximo), para uma parte (ou partes) do ciclo sazonal de desenvolvimento da planta, muitas vezes, quando o crescimento do fruto é menos sensível a reduções de água (Marsal et al., 2002; Mpelasoka, et al., 2001; Torrecillas et al., 2000; Kang et al., 2000; Hutmacher et al., 1994; Mitchell e Shennan, 1991). Nesta técnica, a irrigação é feita em um nível de déficit ao longo de toda a estação de crescimento. Se a gestão da irrigação com déficit é feita de forma adequada, este pode ter um impacto mínimo sobre o desempenho da planta, quando comparado com uma prática de irrigação total, ou seja, que substitui totalmente evapotranspiração da cultura ( $ET_c$ ) (de Souza et al., 2005a). O principal efeito da deficiência hídrica moderada é causar uma redução na abertura dos estômatos, sem afetar significativamente a aquisição de carbono, o que pode com isso, melhorar a EUA.

Os experimentos iniciais com RDI em pêssegos e peras objetivaram maximizar a produção de biomassa dos frutos por meio da redistribuição de fotoassimilados. A aplicação desta técnica também buscou atingir concentrações prescritas de açúcar e outras qualidades sensoriais do vinho produzido a partir de uvas (Kriedemann e Goodwin, 2003). A utilização do RDI em milho teve o objetivo de melhorar o crescimento das plantas (maior alongamento do caule e estímulo ao crescimento radicular), e melhorar assim a relação raiz/parte aérea (Kang et al., 2000). A maturação avançada e o aumento dos sólidos solúveis totais em

macieiras também foram otimizados a partir da implementação do RDI (Mpelasoka et al., 2001).

Quando as plantas estão submetidas ao estresse hídrico moderado, o ABA torna-se um sinalizador químico importante antes da mudança da condição hídrica da planta (sinal hidráulico). No entanto, sob estresse hídrico severo, tanto o sinal químico como o sinal hidráulico podem estar envolvidos na regulação de processos fisiológicos das plantas (Liu et al., 2005b; Liu et al., 2003; Ali et al., 1999). Em algumas plantas, os sinais químico e hidráulico ocorrem de forma independente, enquanto em outras plantas ocorrem em conjunto (Wakrim et al., 2005; Comstock, 2002; Tardieu e Davies, 1993).

### **2.5.2. Irrigação Parcial do Sistema Radicular (IPSR)**

A técnica de irrigação parcial do sistema radicular (IPSR) é uma forma modificada de déficit hídrico regulado (RDI) (English et al., 1990). O conceito de IPSR foi aplicado pela primeira vez por Grimes et al. (1968) nos Estados Unidos da América, em um campo de irrigação de algodão com irrigação por sulcos alternados. A partir deste trabalho, outros pesquisadores passaram a utilizar esta técnica, por meio de irrigação por gotejamento superficial e subsuperficial (Samadi e Sepaskhah, 1984; Sepaskhah et al., 1976; Sepaskhah e Sichani, 1976). Posteriormente, alguns estudos abrangentes sobre a IPSR foram realizados na Austrália, e neste país, o sistema de IPSR foi utilizado e desenvolvido para a videira (Kriedmann e Goodwin, 2003; Loveys et al., 2000).

A IPSR depende de uma simples separação espacial de raízes que, durante um período, podem ser mantidas secas de um lado e úmidas do outro lado (Liu et al., 2007; Shahnazari et al., 2007). Esta técnica permite que as plantas cresçam com uma redução parcial da condutância estomática ( $g_s$ ), sem grandes perdas na produtividade, mesmo com uma redução na perda de água devido à transpiração ( $E$ ) (Kang e Zhang, 2004; Santos et al., 2003).

Teoricamente, existem três alterações que podem ser ocasionadas nas plantas sob IPSR: sinalização química das raízes para a parte aérea; modificação do crescimento da planta; e a prevenção no comprometimento do processo metabólico associado com o estresse hídrico severo (Kang e Zhang, 2004; Davies et al., 2002; ; Stoll et al., 2000; Davies e Zhang, 1991).

A técnica de IPRS parte do pressuposto de que as raízes irrigadas de um lado devem manter um estado favorável de água da planta, enquanto que a desidratação do outro lado do sistema radicular pode produzir sinais químicos (via síntese de compostos, principalmente o ABA), que são transportados para as folhas por meio da transpiração. O sinal químico promove a redução de  $g_s$ , e com isso, um aumento na EUA (Antolin et al., 2006; de Souza et al., 2003; Liu et al., 2001; Davies et al., 2000; Loveys et al., 2000; Stoll et al., 2000; Davies e Zhang, 1991; Dodd et al., 1996; Loveys, 1984). Com relação ao incremento do ABA sob déficit hídrico, em plantas de mamoeiro, outros trabalhos com limitação hídrica do solo confirmaram a elevação na concentração deste fitormônio na parte aérea das plantas (Gomes et al., 2007; 2005ab). Este incremento na produção de ABA é a base para os estudos com irrigação parcial do sistema radicular (Loveys et al., 2004).

A redução da  $g_s$  promove uma redução na fotossíntese ( $A$ ) em menor intensidade, sem um comprometimento acentuado no estado hídrico da planta como um todo. No entanto, alguns autores relatam que a planta submetida à IPSR pode restringir a perda de água, e ao mesmo tempo manter a taxa de  $A$  em níveis equivalentes a plantas bem irrigadas (Chaves e Oliveira, 2004; de Souza et al., 2003), e assim aumentar EUA (Bravdo, 2005), devido à relação não linear entre a  $A$  e  $g_s$ , em maiores valores de  $g_s$  (Düring et al., 1996). Com isso, em maiores valores de  $g_s$ , os valores de  $A$  mostram uma saturação devido a abertura dos estômatos ser máxima. Contudo, a resposta de  $g_s$  em relação à taxa de transpiração é mais linear. Desta maneira, um fechamento parcial dos estômatos (a partir de  $g_s$  máximo) irá reduzir substancialmente a perda de água (reduz a transpiração), mas têm pouco efeito sobre a taxa de fotossíntese (Kang e Zhang, 2004).

Como resultado da técnica de IPSR, é necessário saber quanto tempo essas raízes podem sobreviver, e quais os efeitos que serão causados a estes órgãos se o ciclo de secagem e umedecimento é feito com maior ou menor frequência. Outro efeito que tem sido estudado é a atuação de genes de tolerância à seca nesta condição de cultivo (Kasuga et al., 2005; Diab et al., 2004; Rabbani et al., 2003; Ivanovic et al., 1992).

Quando as plantas são submetidas ao déficit hídrico severo, o fluxo de água através do sistema solo-planta-atmosfera é reduzido, o que pode causar um

comprometimento na entrada de CO<sub>2</sub> no mesófilo, no transporte de elétrons, na formação de ATP e NADPH, e nos processos bioquímicos (redução na eficiência carboxilativa e/ou a quantidade/atividade da Rubisco e de outras enzimas do metabolismo fotossintético) (Lu e Zhang, 1999), no crescimento e na produção da cultura (Hsiao, 1973).

A limitação no crescimento pelo déficit de água acontece devido à redução na pressão de turgescência (redução na expansão celular), na inibição da divisão celular, e na redução da assimilação fotossintética do carbono por meio do fechamento estomático (Hutton et al., 2007). A IPSR pode manter um estresse hídrico moderado, o que pode reduzir o excesso de vigor da parte aérea e a competição por carboidratos entre crescimento de folhas, raízes e frutos e, assim, promover uma mudança no particionamento dos carboidratos para tecidos reprodutivos. Essas mudanças no metabolismo da planta também podem afetar positivamente a produtividade e qualidade de frutos. Em plantas de videira, esta técnica reduz a biomassa de folhas e expõe os cachos à radiação fotossinteticamente ativa, e tal exposição pode elevar o teor de sólidos solúveis dos frutos (Loveys et al., 2000).

A IPSR pode ser estabelecida de duas formas, com alternância regular das zonas de raiz úmida e seca, ou fixa, onde os lados úmidos e secos da zona radicular são continuamente mantidos durante a estação de crescimento (Dodd, 2007). Tipicamente, a IPSR mais eficaz é constituída da alternância de irrigação, onde uma parte das raízes é molhada, enquanto a outra parte é exposta ao secamento do solo, por um período determinado. Como resultado, além da sinalização não-hidráulica promovendo o aumento da produção de ABA (Liu et al, 2008; Costa et al., 2007; Stoll et al., 2000), ocorre também aumento do pH do xilema (Stoll et al., 2000; Dry e Loveys, 1999; Dry et al., 1996; Davies e Zhang, 1991), redução da quantidade de citocininas (Davies et al., 2005; Stoll et al., 2000), bem como a manutenção do potencial hídrico em valores mais elevados proporcionado pelo lado irrigado da raiz. A frequência de alternâncias na irrigação pela IPSR terá que ser determinada de acordo com o tipo de solo e da planta analisada (Ahmadi et al., 2010ab; Kriedemann e Goodwin, 2003) e de outros fatores, tais como a precipitação, temperatura e demanda evaporativa.

Coelho et al. (2009) avaliaram a desidratação e o umedecimento de um solo franco arenoso em plantas de magueira, cv. Kent, sob o regime de IPSR.

Após aplicação do déficit de 50% da  $ET_c$ , e variando os lados de irrigação na frequência de sete, 14 e 21 dias, os autores observaram que a alternância de sete dias foi o suficiente para reduzir a água disponível abaixo da capacidade de campo, sendo o intervalo que, teoricamente, parte das raízes de um lado da planta cessa a absorção de água e passa a restringir o processo transpiratório.

Em comparação com a técnica RDI, alguns autores relatam um melhor resultado em IPSR quando a mesma quantidade de água foi aplicada para ambas as técnicas (Shahnazari et al., 2007; Liu et al., 2006a; Leib et al., 2006; Kang e Zhang, 2004; Kirda et al., 2004; Kriedmann e Goodwin, 2003; Kang et al., 1998; Sepaskhah e Kamgar-Haghighi, 1997). Wakrim et al. (2005) afirmaram não haver diferença significativa na EUA entre o RDI e a IPSR, mas resultou em um aumento substancial da EUA pelas duas técnicas quando comparadas ao tratamento controle.

Sadras (2009) realizou uma análise específica de trabalhos obtidos em plantas sob IPSR, RDI e irrigação convencional (controle), e relatou que a técnica IPSR é destinada a melhorar o rendimento por unidade de água aplicada na irrigação. O autor demonstrou que para uma mesma lâmina de água aplicada, não foi encontrada diferença na EUA entre a IPSR e as demais formas de irrigação. Com isso, concluiu que a melhoria substancial na EUA pode ser alcançada utilizando o déficit de irrigação convencional cuidadosamente monitorado, sem a complexidade e o custo adicional conferido com montagem do sistema da IPSR.

Os efeitos agrônômicos e fisiológicos da IPSR têm sido testados em várias culturas hortícolas e árvores frutíferas, em estudos realizados tanto em vaso conduzido em casa de vegetação, como em condições de campo. Estes incluem uva (de Souza et al., 2005a; Chalmers et al., 2004; Chaves e Oliveira, 2004), maçã (Gowing et al., 1990), citros (Hutton, 2000), amêndoa (Heilmeyer et al., 1990), pera (Kang et al., 2003, 2002), oliva (Wahbi et al., 2005), tomate (Sobeih et al., 2004; Mingo et al., 2003; Davies et al., 2000), soja (Bahrun, 2003), milho (Kang et al., 2000; Kang et al., 1998) e feijão comum (Wakrim et al., 2005). Os resultados variam como consequência das diferenças entre as espécies e as características de cada experimento: solos, clima e práticas agrônômicas.

Kang et al. (2001) em estudos com pimenta utilizando a IPSR, e com umidade de manejo de irrigação de 55 e 65% da água disponível, observaram

que a taxa de fotossíntese líquida, medida entre às 10 e 11 horas da manhã, foi afetada somente com o manejo de 55% da água disponível, sendo de 13,67 e 12,10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para os tratamentos controle e IPSR, respectivamente. A condutância estomática das plantas sob IPSR também foi significativamente inferior à do controle em ambos os manejos. Não houve diminuição na produtividade, e a EUA foi significativamente superior em IPSR. De acordo com esses resultados, esta técnica mostrou ser uma estratégia de manejo que possibilitou uma significativa economia de água, mantendo a produtividade.

Dry et al. (1996) estudando a variedade *Cabernet Sauvignon* enxertada sobre *Ramsey*, mostraram que a área foliar, a massa de ramos após a poda, a condutância estomática, a taxa de crescimento de ramos e o volume de água aplicado na irrigação foram reduzidos de maneira significativa quando foi usado a IPSR como estratégia de irrigação, e ainda assim foi mantida a produção. Ocorreu um aumento significativo na EUA em 46%, na acidez titulável de 5,4 para 8,4  $\text{g L}^{-1}$ , na intensidade de cor em 45% e no teor de sólidos solúveis totais em 42%.

Em estudos com tomate, Stikic et al. (2003) relataram que a *A* e a *E* não foram afetadas significativamente pela IPSR, assim como a produção por planta. A EUA e o teor de açúcar do fruto em IPSR foram superiores comparado ao tratamento controle. Na cultura da manga, Spreer et al. (2007) mostraram que durante dois anos, os efeitos da IPSR e RDI, reduzindo a lâmina em 50% em relação ao tratamento controle, ocorreu uma pequena redução na produção de frutos sem o comprometimento da qualidade.

Gomes et al. (2007; 2005) trabalhando com mamoeiro em casa de vegetação sob condição de IPSR, verificaram que ao irrigar apenas um lado da raiz, as trocas gasosas são ligeiramente reduzidas, ficando com valores intermediários entre o tratamento não irrigado e o tratamento controle (os dois lados irrigados). Entretanto, tal efeito não causou alterações nas características de crescimento, como a área foliar, o diâmetro do tronco e a altura. Ao reduzir a aplicação de água, via irrigação de apenas uma parte do sistema radicular, espera-se que a produtividade do mamoeiro possa ser constante, elevando assim a EUA. Contudo, no trabalho relatado por Gomes et al. (2005ab); Gomes et al. (2007), não foi realizada a quantificação da água aplicada e nem foi feita alternância de irrigação nos lados do tratamento de IPSR.

Com isso, tornam-se necessários estudos caracterizando diferentes culturas, solo, tempo de alternância dos lados de irrigação, épocas de aplicação e eficiência do uso da água para a recomendação do uso de estratégias da IPSR na prática. É necessário avaliar o custo/benefício, pois a adoção desta estratégia poderá significar adaptação do sistema de irrigação para o funcionamento da técnica, bem como a necessidade de mão de obra especializada para manejo.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Localização, condições e material do ensaio

O ensaio experimental foi realizado em casa de vegetação no campus da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), localizada em Campos dos Goytacazes, RJ (21°44'47''S e 41°18'24''W e 10 m de altitude), no período de Janeiro a Abril de 2012. Segundo a classificação climática de Köppen, a região Norte Fluminense insere-se na classe Aw, com clima tropical úmido, verão chuvoso, inverno seco e temperatura média do mês mais frio superior a 18°C. A temperatura média anual situa-se em torno de 24°C, sendo a amplitude térmica considerada pequena, e a precipitação pluviométrica média anual está em torno de 1.020 mm (Mendonça et al., 2011).

O material vegetal estudado foi obtido do fruto de mamoeiro (*Carica papaya* L.) cultivar Golden, fornecidos pela Empresa Caliman Agrícola S/A, localizada no município de Linhares, Norte do Estado do Espírito Santo. As plantas dessa cultivar apresentam características fenotípicas de folhas e frutos com coloração verde-clara, casca do fruto lisa, com certa tolerância à mancha fisiológica do mamoeiro, o que torna uma cultivar de maior aceitação no mercado externo.

As sementes foram cultivadas em tubetes entre os dias 14/12/2011 e 31/01/2012, conforme os padrões de cultivo estabelecidos pela Empresa Caliman Agrícola S/A. As mudas foram irrigadas manual e diariamente, pela manhã e pela tarde e, posteriormente, foram transplantadas para dois vasos de PVC com uma capacidade de 15L cada, unidos um ao outro com o auxílio de um perfurador e

arames, de forma que o sistema radicular fosse dividido de maneira proporcional entre os vasos (Figura 1). Os vasos foram nomeados de vaso 1 (V1) e vaso 2 (V2) para identificação da separação espacial das raízes. Foi feita a poda da raiz pivotante e, desta forma, uma parte da raiz ficou em um lado do vaso, e a outra parte, no outro vaso. O transplante foi realizado no dia 31/01/2012, ao final do dia, em um horário de temperatura mais amena, para evitar a desidratação das raízes.

Como forma de diminuir aquecimento e a evaporação da água do substrato após o plantio, os vasos foram envolvidos e cobertos utilizando uma manta aluminizada (Figura 1). O substrato utilizado nos vasos foi composto de latossolo amarelo distrófico e areia, na proporção de 1:2 (v/v) e 2L de esterco bovino. No dia seguinte ao transplante, foi aplicado  $53 \text{ g vaso}^{-1}$  ( $\approx 3 \text{ g L}^{-1}$ ) do fertilizante Osmocote (NPK, 14:14:14).

Todas as plantas foram submetidas à irrigação uniforme, mantendo o substrato próximo à capacidade de campo até o momento da aplicação dos tratamentos.



Figura 1: (a) Detalhe dos vasos unidos e da separação espacial da raiz; (b) Disposição dos vasos na casa de vegetação com plantas de *Carica papaya* cobertos com a manta aluminizada.

### 3.2. Tratamentos

A partir do dia 19/03/13 (plantas com 96 dias de idade), e uma altura média de 0,55 m, a irrigação foi feita manual e diariamente, com base nos seguintes tratamentos:

T1- Completamente irrigado (CI): ambos os lados do sistema radicular foram mantidos em 100% da capacidade de campo (CC) com a umidade do substrato mantida em torno de -10 kPa (a metodologia para manter os vasos na CC será relatada posteriormente);

T2- Não irrigado (NI): a irrigação de ambos os lados do sistema radicular foi suspensa. A umidade do substrato foi diminuindo ao longo dos dias até atingir -180 kPa, aos 14 dias após a aplicação dos tratamentos (DAAT). A partir deste dia, as plantas foram reirrigadas até o final do ensaio experimental (durante 6 dias), e a quantidade de água aplicada na reirrigação foi a mesma do tratamento CI;

T3- Irrigação parcial do sistema radicular (IPSR): inicialmente, apenas um lado do sistema radicular foi aplicado 100% da CC, mantendo a umidade do substrato do vaso irrigado (IPSR-2, V2) em torno de -10 kPa. Já o outro vaso foi suspensa a irrigação (IPSR-1, V1). Sete DAAT (plantas com 103 dias de idade) e de suspensão de água no IPSR-1, a umidade do substrato atingiu -100 kPa. Nesta data, ocorreu a primeira alternância de irrigação, em que o lado da IPSR-1 foi reirrigado e o IPSR-2 foi feito a suspensão da rega. Após a reirrigação do IPSR-1, a umidade do substrato retornou a valores próximos a -20 kPa. Contados mais sete dias, ou seja, aos 14 DAAT (plantas com 110 dias de idade), foi feita mais uma alternância do lado da irrigação;

T4- Déficit de irrigação regulada (RDI): os dois lados do sistema radicular foram irrigados com 50% da CC. A umidade do substrato foi mantida em torno de -20 kPa ao longo dos dias.

O experimento foi composto de dez repetições por tratamento, distribuídos em delineamento inteiramente casualizado.

### **3.2.1. Capacidade de campo do substrato e aplicação de água**

Para estimar a capacidade de campo (CC) do substrato, foram utilizadas três plantas extra do experimento. Inicialmente colocou-se bandejas abaixo de cada vaso (2 bandejas por planta) e as plantas foram irrigadas com um volume de água conhecido, suficiente para saturar o substrato. Após ter finalizado a drenagem

(≈30 minutos), o volume drenado foi medido, e a diferença entre a quantidade de água aplicada e o volume drenado representou a quantidade de água armazenada pelo substrato (volume necessário para colocar a umidade do substrato na capacidade de campo). O tratamento que recebeu esta quantidade de água representou o tratamento controle (CI). Para os demais tratamentos, a aplicação de água de irrigação foi realizada com base no tratamento CI, como anteriormente explicado (Item 3.2). Este procedimento foi feito diariamente ao final da tarde, durante todo período experimental. A cada dia, o volume necessário para colocar a umidade do substrato na capacidade de campo representou o consumo de água pela planta no dia anterior.

Durante o período total de irrigação a partir da aplicação dos tratamentos (21 dias), o tratamento CI recebeu 47,49 L planta<sup>-1</sup>, os tratamentos IPSR e RDI receberam 23,75 L planta<sup>-1</sup>, e o tratamento NI recebeu 21,3 L planta<sup>-1</sup> (quantidade de água aplicada a partir da reirrigação, o que representa 6 dias de irrigação).

Para saber o momento ideal de reirrigação do tratamento NI, os dados de umidade do substrato e de trocas gasosas foliar foram monitorados a cada dois dias a partir do início da aplicação dos tratamentos. Por meio desses dados, foi observado que aos 14 DAAT a umidade do substrato ficou em torno de -180kPa, e a taxa de fotossíntese líquida (*A*) atingiu valores muito próximos ou igual a zero. Neste dia (plantas com 110 dias de idade), considerado o pico de estresse máximo para este tratamento, foi feita a reirrigação. A quantidade de água aplicada no momento da reirrigação foi igual à do tratamento controle (CI).

### 3.3. Monitoramento das condições climáticas

Durante o período experimental, as condições ambientais da casa de vegetação foram monitoradas com o auxílio de uma miniestação meteorológica (modelo 450, Spectrum Technologies, Inc., Illinois, USA), e os dados foram coletados ao longo do dia com intervalos de 60 minutos.

A partir dos dados máximos, médios e mínimos de temperatura e umidade relativa, foi obtido o déficit de pressão de vapor do ar (DPV), segundo equação proposta por Jones (1992):

$$DPV = 0,61137 * \exp (17,502 * T^{\circ} / 240,97 + T^{\circ}) * ( 1,0 - (UR\% / 100)) \quad (Eq.1)$$

Em que:

DPV = Déficit de Pressão de Vapor;

exp = Exponencial;

T° = Temperatura (°C) ;

UR = Umidade Relativa (%).

A média dos valores da temperatura ficou em torno de 25 °C, com valores máximos acima de 40 °C em alguns dos dias estudados. A média da umidade relativa ficou em torno de 80%, sendo o valor máximo de 100% em alguns momentos do período de monitoramento. Esta condição promoveu o aumento do  $DPV_{ar}$  que, em média, apresentou valores em torno de 1 kPa, com valores máximos encontrados acima de 2 kPa. Todos os valores elevados de temperatura,  $DPV_{ar}$  e a reduzida UR, foram associados ao aumento do fluxo de fótons fotossintéticos (FFF), com valores médios desta variável de  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mas em alguns dias de céu com ausência de nuvens, o valor máximo chegou a  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 2).

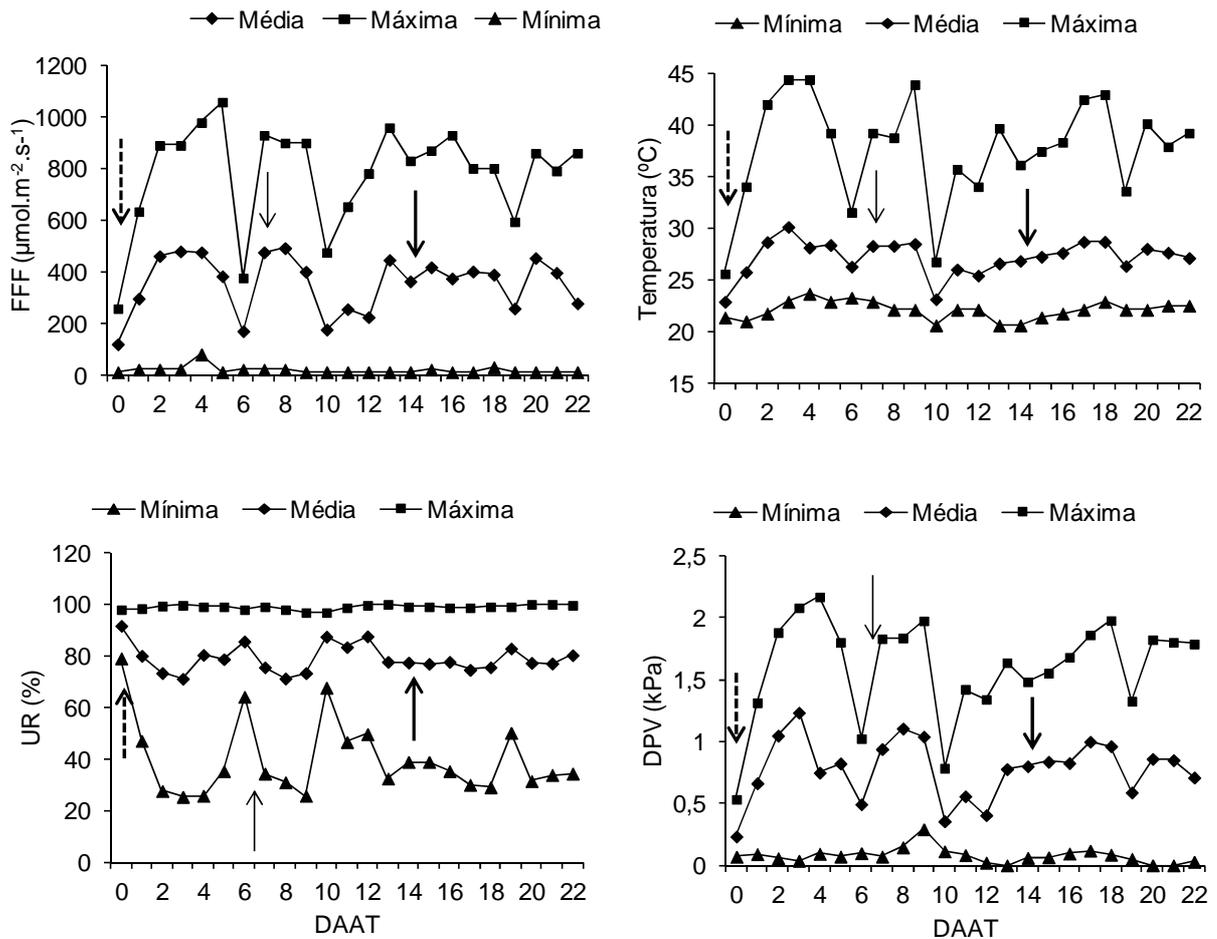


Figura 2: Fluxo de fótons fotossintéticos (FFF), temperatura, umidade relativa (UR), e déficit de pressão de vapor do ar (DPV) máximo, médio e mínimo, dentro da casa de vegetação. Os pontos representam a média diária. Setas pontilhadas indicam o início da aplicação dos tratamentos; seta estreita indica a primeira alternância de irrigação da IPSR; seta larga indica a segunda alternância da IPSR e a reirrigação do NI.

### 3.4. Monitoramento da umidade do substrato

Para cada tratamento foi feito o monitoramento da umidade do substrato dos dois vasos que comportavam o sistema radicular das plantas, por meio de sensores modelo 6450 WD (Watermark Soil Mixture Sensor, Spectrum Technologies, USA) instalados em quatro plantas por tratamento, sendo que para o tratamento IPSR foram instalados oito sensores. Estes foram instalados nos vasos com auxílio de um trado, na parte central, aproximadamente a 15 cm de profundidade e cerca de 10 cm do caule da planta. Os sensores foram acoplados a um coletor de dados modelo Watchdog 200 (Spectrum Technologies, Inc.,

Illinois, USA) e as informações tomadas ao longo do dia com intervalos de 30 minutos.

### 3.5. Avaliações

#### 3.5.1. Medidas de crescimento

A partir do dia da aplicação dos tratamentos, e a cada dois dias, foram feitas as seguintes medições:

- Altura da planta (AP): determinada com o auxílio de uma trena, da base do caule até o ápice foliar;
- Número de folha (NF): determinado pela contagem dos órgãos;
- Diâmetro do caule (DC): utilizando um paquímetro digital (Digital Caliper, USA) a 10cm de altura do solo;
- Comprimento da nervura central (CNC): determinado com o auxílio de uma trena, da base da nervura até a ponta. As folhas utilizadas para estas medições foram as mesmas em que foram realizadas as medidas de trocas gasosas;
- Área foliar total da planta (AFT) estimada, segundo modelo matemático proposto por Posse et al. (2009):

$$AFT = (-89,6623 + (5,0328 * NF) + (4,9998 * NF * CM_2) - (7,5120 * CM_2))^{1,2607} * 10^{-4} \quad (Eq. 2)$$

Em que:

NF= número de folhas;

CM<sub>2</sub>= comprimento médio das duas últimas folhas da copa do mamoeiro contadas a partir do ápice.

#### 3.5.2. Volume de raiz e massa seca

Ao final do experimento, 21 DAAT, as plantas foram divididas em parte aérea (folhas + caule) e raiz.

- *Volume de raiz*

Com auxílio de uma proveta graduada de 2L contendo água destilada e um volume conhecido, foi possível calcular o volume total de raiz (VTR) mergulhando as raízes das plantas na proveta. Após mergulhar a raiz, observou-se o deslocamento do volume de água na coluna da proveta, e por diferença calculou-se o volume do sistema radicular, determinado pelo volume de água deslocado pela massa fresca das raízes.

*- Massa seca*

As partes separadas da planta (folhas, caule e raízes) foram postas em sacos de papel identificados e secas em estufa de circulação forçada de ar a 70°C até a biomassa constante. Por meio de pesagem, foi determinada a massa seca de cada parte da planta, ou seja, a massa seca das raízes ( $MS_R$ ) (soma de cada lado da raiz), a massa seca das folhas ( $MS_F$ ) e a massa seca do caule ( $MS_C$ ).

### **3.5.3. Índice de qualidade de Dickson (IQD)**

O IQD (Dickson et al., 1960) é uma ferramenta para avaliar a qualidade das plantas em função da matéria seca total ( $MS_T$ ), da altura da parte aérea ( $H_{PA}$ ), do diâmetro do caule (DC), e da matéria seca da parte aérea ( $MS_{PA}$ ) (massa seca do caule + massa seca das folhas) e massa seca das raízes ( $MS_R$ ). Este índice é obtido por meio da equação:

$$IQD = MS_{T(g)} / (H_{PA(cm)}/DC_{(mm)}) + (MS_{PA(g)}/MS_{R(g)}) \quad (Eq. 3)$$

O IQD é considerado uma medida integrada promissora de caracteres morfológicos e é utilizado como um bom indicador de qualidade de plantas, pois calcula distribuição de biomassa das partes da planta (Fonseca et al., 2002).

### **3.5.4. Trocas gasosas foliares**

#### *3.5.4.1 Determinação de características fotossintéticas*

A determinação da taxa fotossintética líquida por unidade de área foliar,  $A$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), da condutância estomática ao vapor d'água,  $g_s$  ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), da taxa transpiratória,  $E$  ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), do déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar,  $DPV_{\text{folha-ar}}$  (kPa) e da razão entre a concentração de  $\text{CO}_2$  interna da folha e concentração de  $\text{CO}_2$  do ar em torno da folha ( $C_i/C_a$ ), foi realizada a cada dois dias a partir da aplicação dos tratamentos (19/03/2012), denominada como medida do tempo zero, até o final do ensaio experimental (21 DAAT).

As medidas pontuais foram realizadas entre 7:00 e 9:00 horas, em duas folhas completamente expandidas de cada planta (3ª ou 4ª folhas contadas a partir do ápice, posicionadas em lados opostos) (folhas diferentes das utilizadas para as avaliações da ontogenia foliar; ver item ontogenia foliar, posteriormente), e em dez plantas de cada tratamento, utilizando o analisador de gás a infravermelho (IRGA, *Infrared Gas Analyzer*), modelo Li-6400 (Li-Cor, Biosciences Inc., Nebraska, EUA). A radiação fotossinteticamente ativa (RAF) foi mantida constante no interior da câmara, com uma intensidade de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , e foi aplicada sobre uma área foliar de  $6 \text{ cm}^2$ , por meio do sistema de iluminação artificial composto de uma mistura de LED's (*Light Emitting Diodes*) azuis e vermelhos acoplados ao equipamento (a fonte de luz artificial foi fornecida pelo fabricante Li-Cor, USA). O  $\text{CO}_2$  atmosférico, a temperatura do bloco e a umidade relativa da câmara ficaram em torno de  $392 \pm 8,7 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ,  $34,5 \pm 1,64^\circ\text{C}$  e  $60 \pm 8,7\%$ , respectivamente. O ar de referência foi coletado a aproximadamente 3,5 m de altura do solo antes de alcançar a câmara foliar. Posteriormente, foram estimadas a eficiência intrínseca ( $A/g_s$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ ) e a eficiência instantânea no uso da água ( $A/E$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ ).

#### 3.5.4.2 *Curvas de saturação da fotossíntese em resposta à radiação fotossinteticamente ativa (A versus RAF)*

As curvas de resposta à luz (*A versus RAF*) foram obtidas utilizando o analisador de gás a infravermelho (IRGA, *Infrared Gas Analyzer*), modelo Li-6400 (Li-Cor, Biosciences Inc., Nebraska, EUA), equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B RedBlue #SI-925, em uma folha completamente expandida (uma das folhas em que foi feita a medida de trocas gasosas), e em três plantas

por tratamento. As curvas de saturação de luz foram realizadas entre as 7:00 e 11:00 horas aos sete DAAT (103 dias após o plantio), data em que a taxa de fotossíntese líquida ( $A$ ) do tratamento NI chegou a 50% do valor da fotossíntese máxima ( $A_{m\acute{a}x}$ ). Por meio da rotina *Light Curve* do software Open 3.4 do IRGA, foram realizadas medições de trocas gasosas em diferentes níveis de PAR incidente na superfície foliar (0, 50, 100, 250, 500, 750, 1000, 1250, 1500 e 2000,  $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), iniciando as sequências sempre dos valores decrescentes. O tempo mínimo preestabelecido para a estabilização das leituras em cada nível de PAR foi de 60 segundos, e o máximo, para armazenar cada leitura, foi de 120 segundos. O coeficiente de variação máximo, admitido para armazenar cada leitura, foi de 0,5 %. Durante as determinações das curvas de saturação de luz, o  $\text{CO}_2$  dentro da câmara foi de  $358 \pm 7,7 \mu\text{mol mol}^{-1}$ , e a temperatura de folha de  $29,3 \pm 1,9^\circ\text{C}$  e a umidade relativa de  $57 \pm 8,6\%$ . O ar de referência foi coletado a aproximadamente 3,5 m de altura do solo.

A partir da curva  $A$  versus RAF foi possível obter o rendimento quântico aparente ( $\Phi_i$ ) [inclinação da curva na parte linear da curva (até  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de RAF)] e a taxa fotossintética máxima ( $A_{max}$ ). Em cada tratamento, e durante a confecção das curvas ( $A$  versus RAF), na intensidade de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , foram obtidos os valores de transpiração ( $E$ ) e condutância estomática ( $g_s$ ) médios.

### **3.5.5. Determinação do índice de cor verde (Índice SPAD)**

O índice de cor verde foi avaliado por meio do medidor portátil de clorofila modelo SPAD-502 "Soil Plant Analyser Development" (Minolta, Japão), nas mesmas folhas e nos mesmos dias em que foram realizadas as medidas de trocas gasosas. Foram utilizadas a média de cinco leituras por folha, duas folhas por planta, dez repetições por tratamento.

### **3.5.6. Rendimento quântico máximo do Fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) e Índice Fotossintético (PI)**

O rendimento quântico máximo do FSII ( $F_v/F_m$ ) e o índice fotossintético (PI) foram obtidos com auxílio do fluorímetro Pocket PEA (*Plant Efficiency Analyser*), nas mesmas folhas em que foram realizadas as medidas de trocas gasosas (3ª ou

4ª folhas contadas a partir do ápice, posicionadas em lados opostos), duas folhas por planta, as quais foram adaptadas ao escuro por 30 minutos com auxílio de pinças adequadas (acompanhadas com o equipamento, pelo mesmo fabricante). Essa adaptação ao escuro foi feita para que os centros de reações estivessem completamente abertos com perda mínima de calor (Strasser et al. 2000). Após a adaptação, um único pulso forte de luz ( $3500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foi aplicado com a ajuda de três diodos emissores de luz (650 nm). As avaliações foram realizadas às 5:00 e 12:00 horas.

Para as avaliações da variável PI foi feito o mesmo procedimento, já que os valores também são fornecidos pelo fluorímetro Pocket PEA (*Plant Efficiency Analyser*).

### **3.5.7. Termografia por infravermelho**

As imagens térmicas foram registradas com uma câmera termográfica por infravermelho modelo Flir i50 (Flir Systems, EUA) com uma emissividade fixada em 0,96. Para estas medidas, e aproximando o equipamento cerca de 0,30 m das folhas, as imagens foram capturadas pelas mesmas folhas em que foram realizadas as medidas das trocas gasosas (3ª ou 4ª folhas contadas a partir do ápice, posicionadas em lados opostos). Estas avaliações foram realizadas entre 12:00 e 14:00 horas, e em três épocas ao longo do experimento: dia em que iniciou a aplicação dos tratamentos; aos nove DAAT, dia em que a taxa de fotossíntese líquida ( $A$ ) do tratamento NI chegou a 50% do valor da fotossíntese máxima ( $A_{m\acute{a}x}$ ) e a umidade do substrato alcançou valores em torno de -140 kPa; e aos 14 DAAT, dia em que os valores de  $A$  do tratamento NI chegaram próximo ou igual a zero, e a umidade do substrato ficou em torno de -180 kPa.

As imagens foram analisadas utilizando o Software Flir QuickReport (versão 1.2) e a média da temperatura absoluta foi calculada pelas imagens de duas folhas por planta, cinco plantas por tratamento. A escala e a paleta de cores no software adequadas foram escolhidas para resultar em uma imagem térmica clara e informativa. Este software fornece a função de medição de ponto, linha e área. Neste estudo, a terceira opção foi adotada para medir a temperatura global de cada folha.

Levando-se em conta que a temperatura do ar muda ao longo do período experimental, também foram analisadas as diferenças entre temperatura da folha ( $T_{\text{folha}}$ ) e a temperatura do ar ( $T_{\text{ar}}$ ) em todos os tratamentos. Jackson et al. (1977) definem a diferença entre a  $T_{\text{folha}}$  e a  $T_{\text{ar}}$  como um índice de normalização para estudar o estado hídrico da cultura relatando esta diferença ( $\Delta T$ ) pela quantidade de água nas plantas. De acordo com este índice, se  $T_{\text{folha}}$  é inferior a  $T_{\text{ar}}$  ( $\Delta T < 0$ ), assume que as plantas não se encontram em estresse hídrico. Se  $T_{\text{folha}}$  é maior do que o  $T_{\text{ar}}$  ( $\Delta T > 0$ ), as plantas se encontram sob estresse hídrico.

### ***3.5.8. Eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência agrônômica do uso da água (EAUA)***

A partir dos dados de trocas gasosas, foi estimada a eficiência instantânea de uso da água (EUA), calculada pela razão entre a taxa fotossintética líquida ( $A$ ) e transpiração ( $E$ ). A EUA foi também estimada indiretamente pela discriminação isotópica de carbono 13 ( $^{13}\text{C}$ ) (ver item discriminação isotópica do Carbono, posteriormente).

A eficiência intrínseca de uso da água (EIUA) foi estimada pelo cálculo da razão entre  $A$  e condutância estomática ( $g_s$ ). A eficiência agrônômica do uso da água (EAUA) foi estimada por meio da relação massa seca total (MST) pela quantidade de água aplicada durante os 21 dias de avaliações.

### ***3.5.9. Quantificação do teor de prolina***

A determinação do teor de prolina foi feita baseada em metodologia descrita por Bates (1973), com algumas modificações. Foram coletadas duas folhas por planta no final do experimento, as mesmas folhas em que foram realizadas as medições das trocas gasosas. Para a avaliação do tratamento NI, as folhas foram coletadas no dia considerado de estresse máximo (14 DAAT). Para avaliação deste tratamento após a reirrigação (48h após a reirrigação, 16 DAAT), foi coletada a folha mais próxima a folha que foi coletada antes da reirrigação. As folhas foram removidas da planta com o auxílio de uma tesoura de poda, imediatamente coberta com papel alumínio, e logo em seguida colocadas em um

recipiente contendo N<sub>2</sub> líquido. Posteriormente, o material vegetal foi armazenado em ultrafreezer a -80°C até o momento da análise.

As amostras foram preparadas em “*bulk*”. Aproximadamente 30 mg de tecido foliar, previamente macerados em N<sub>2</sub> líquido, foram homogeneizados em 6 mL de ácido sulfossalicílico 3% (p/v). Após centrifugação (7500 rpm) por 10 min, 2 mL do extrato foram coletados e adicionados a 2 mL de solução ácida de ninhidrina (1,25 g de ninhidrina; 30 mL de ácido acético glacial; 20 mL de ácido fosfórico 6 M) e 2 mL de ácido acético glacial, em tubos de microcentrífuga de 15 mL. As amostras foram incubadas a 100 °C por 1 h, e em seguida colocadas em gelo para paralisar a reação. À solução, foram adicionados 4 mL de tolueno, e em seguida foi feita uma agitação por 20s para a completa extração da prolina. O sobrenadante foi utilizado para a leitura em espectrofotômetro a 520 nm e as absorbâncias comparadas à curva-padrão de prolina (0 a 100 µg mL<sup>-1</sup>). As análises foram realizadas em triplicata e os resultados obtidos expressos em micromol de prolina por grama de massa fresca (µmol g MF<sup>-1</sup>).

#### **3.5.10. Discriminação isotópica do Carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ )**

A análise isotópica do carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) foi realizada no Laboratório de Ciências Aplicadas (LCA) (Grupo de Biogeoquímica de Ecossistemas Aquáticos – UENF). As folhas retiradas foram as mesmas em que foram realizadas as medições de trocas gasosas, no final do ensaio experimental. Parte das folhas foi utilizada para quantificação do teor de prolina (conforme item 3.5.9) e a outra parte utilizada para esta análise. Após a coleta, as folhas foram submetidas a uma secagem em estufa de circulação forçada a 70°C até a biomassa constante. Em seguida, as amostradas foram homogeneizadas em moinho de Faca Tipo Willy - MSSL-031. Para a determinação de isótopos estáveis de carbono (razão isotópica  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ), foram pesados em cápsulas de estanho 0,5 mg de amostra vegetal seca e moída e posteriormente analisadas em um espectrômetro de massa Isotópica (modelo Thermo Delta V Advantage) acoplado a um analisador elementar do tipo Flash 2000. Neste analisador foi feita a combustão. Os compostos orgânicos, oxidados na presença de oxigênio ultrapuro e de catalisador, foram transformados em CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O. Estes gases foram separados em linha por cromatografia antes da análise isotópica, a qual se processa também em linha.

Os resultados são inicialmente obtidos a padrões de trabalho, para depois serem expressos em relação ao carbonato de formação *Pee Dee Belemnite* ( $\delta^{13}\text{C} = ((R_s - R_b) / R_b) \times 1000$ , em que,  $R_s$  é razão isotópica de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  da amostra e  $R_b$  é a  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  do padrão PDB). A precisão da análise foi de 0,1% (Meyers, 1994; Cloern et al., 2002).

### **3.5.10. Ontogenia foliar**

Para as avaliações relativas à ontogenia foliar, no início da aplicação dos tratamentos foi escolhida a folha mais jovem de cada planta (a folha mais recentemente lançada). Nestas folhas, foram avaliados a eficiência fotoquímica (a intensidade de verde, a relação  $F_v/F_M$  e o índice PI) e o crescimento da folha (comprimento da nervura central da folha, CNC). As avaliações foram feitas entre 7:00 e 9:00 horas, a cada 2 dias, durante 20 dias. Foi utilizada uma média de 10 repetições por tratamento.

Na avaliação de crescimento, o CNC foi estimado com o auxílio de uma fita métrica. Na avaliação da eficiência fotoquímica, a intensidade de verde e a emissão da fluorescência foram avaliadas por meio do medidor portátil de clorofila SPAD-502 (Minolta, Japão) e por meio do fluorímetro Pocket PEA (Hansatech, Inglaterra), respectivamente. Ambas as avaliações da eficiência fotoquímica foram feitas na parte superior das folhas, e os procedimentos foram semelhantes aos relatados nos itens 3.5.5 e 3.5.6.

## **3.6. ANÁLISES ESTATÍSTICAS**

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado com 10 repetições para cada tratamento. Todos os dados foram submetidos à análise de variância, e foi aplicado o teste Tuckey em 5% de probabilidade para efetuar a comparação entre as médias de tratamentos com auxílio do software ASSISTAT 7.6 beta (2011) (Silva e Azevedo 2009; Silva e Azevedo, 2006; Silva e Azevedo, 2002; Silva, 1996).

Nas avaliações relativas à ontogenia foliar, para efeito de comparação entre os tratamentos, calculou-se, para cada média, o respectivo erro padrão utilizando Microsoft Office Excel 2007.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Monitoramento de umidade do solo

Para os tratamentos NI e IPSR-1 (Lado 1 inicialmente submetido à secagem do substrato), o monitoramento da umidade indicou que a partir do terceiro DAAT iniciou-se a desidratação do substrato. Para o tratamento NI e aos 14 DAAT, a máxima tensão de água chegou a -180 kPa. Neste mesmo dia, todas as plantas deste tratamento foram reirrigadas e o valor de umidade retornou ao valor inicial (0 kPa) (Figura 3).

A umidade do substrato do vaso em que foi suspensa a rega do tratamento IPSR (IPSR-1) diminuiu ao longo dos dias e atingiu a tensão máxima de -100 kPa aos sete DAAT. Neste dia, o vaso da IPSR-1 foi reirrigado e o outro lado da raiz (IPSR-2) foi feita a suspensão da rega do vaso. O valor de umidade do substrato do vaso da IPSR-1 retornou ao valor inicial, próximo de -10 kPa, e foi mantido até os 14 DAAT. A partir desta data ocorreu novamente a alternância de irrigação dos lados irrigados onde o lado da IPSR-1 chegou a valores em torno de -140kPa no final do ensaio experimental. O lado inicialmente molhado, IPSR-2, manteve a umidade do solo em torno de -10 kPa até o sétimo DAAT. Com a primeira alternância dos lados de irrigação, este vaso foi submetido à secagem com valores de umidade chegando a -100 kPa. Novamente após a segunda alternância de irrigação (14 DAAT), este lado da raiz chegou a valores próximos de -10 kPa.

A irrigação dos tratamentos CI e RDI manteve a umidade do solo com valores em torno de -10kPa e -30kPa, respectivamente, até o final do ensaio experimental.

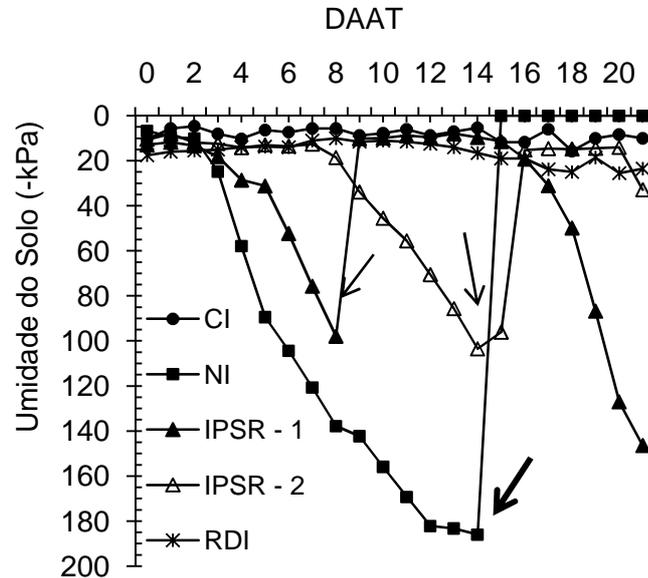


Figura 3: Tensão de água no substrato nos vasos cultivados com plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob diferentes tratamentos de irrigação: CI, NI, RDI e IPSR. Seta estreita indica o momento da alternância de irrigação no tratamento IPSR. Seta larga indica o momento da reirrigação do tratamento NI.

#### 4.2. Trocas gasosas foliares, discriminação isotópica do $^{13}\text{C}$ e eficiência do uso da água

##### *Trocas gasosas foliares*

Para avaliar a capacidade fotossintética das plantas submetidas aos tratamentos, e em todas as variáveis de trocas gasosas, foi feita uma avaliação no tempo zero (19/03/12), ou seja, antes da imposição dos tratamentos.

Aos três DAAT, os valores de  $A$  foram  $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , os valores de  $g_s$  foram  $0,45 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $0,24 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $0,39 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $0,36 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e os valores de  $E$  foram  $6,67 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $4,15 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $6,77 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $5,96 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , para CI, IPSR, RDI e NI, respectivamente. Neste dia, observa-se que os valores destas variáveis foram acima dos valores encontrados no tempo zero, porém para as mesmas datas, os valores médios de temperatura do ar, FFF e o  $\text{DPV}_{\text{ar}}$  dentro do ambiente de

cultivo foram menores no tempo zero em comparação ao terceiro DAAT, bem como a umidade relativa do ar foi maior na primeira avaliação (Figura 4).

As variáveis de trocas gasosas foram significativamente reduzidas, acompanhadas pelo decréscimo do potencial hídrico do substrato no tratamento NI até o final do período avaliado (Figura 2). É possível observar na Figura 4 que a partir do terceiro DAAT os valores de  $A$  diminuíram de  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para  $1,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , sendo que este último valor foi observado no dia de estresse máximo para este tratamento (14 DAAT). Ainda nesta figura observa-se que, em média, houve redução de  $g_s$  de  $0,41 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para  $0,001 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e em  $E$  uma redução de  $3,99 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para  $0,06 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Aos 14 DAAT, todas as plantas deste tratamento foram reirrigadas. Após 24h da reirrigação, os valores de  $A$  recuperaram 54% do valor inicial, e 48h após a reirrigação, os valores de  $A$  das plantas deste tratamento já estavam 76% recuperados, em relação ao valor inicial, mantendo esse valor até o final do ensaio experimental. Embora tenha ocorrido recuperação dos valores de  $A$  após a reirrigação do tratamento NI, os valores desta variável permaneceram sempre abaixo dos valores encontrados no tratamento CI (60% 24h após reirrigação e 55% após 48h).

Ao comparar a taxa fotossintética do tratamento NI com os tratamentos IPSR e RDI, observa-se que os valores ficaram 43 e 54% e 24 e 37% abaixo, 24h e 48h após a reirrigação, respectivamente. Ainda para o tratamento NI, em relação aos valores de  $g_s$  e  $E$ , os resultados mostram uma recuperação mais lenta do que para os valores de  $A$ . Cerca de 24h após a reirrigação, os valores de  $g_s$  e de  $E$  recuperaram 15 e 28%, e no final do período avaliado, a recuperação foi de 71 e 59%, respectivamente, em relação ao valor inicial. De acordo com Chaves et al. (2009), a recuperação da taxa fotossintética após a reirrigação é fundamental para predizer a capacidade da planta de resistir ao estresse e prevenir grandes perdas de produção.

Para o tratamento IPSR, observa-se a redução nas trocas gasosas ao longo do tempo. Aos nove DAAT, ocorre uma queda nos valores em  $A$  em relação ao valor inicial de  $14,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para  $6,38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , em  $g_s$  de  $0,24 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para  $0,07 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e em  $E$  de  $4,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para  $1,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , com diferença significativa quando comparado aos tratamentos CI e NI, diferença esta não encontrada em relação ao tratamento RDI. Aos sete DAAT os lados de irrigação foram alternados, e, com isso, os valores de  $A$ ,  $g_s$  e  $E$  aos 12 DAAT

retornaram aos valores próximos ao valor inicial, não encontrando diferença significativa com os tratamentos CI e RDI para os valores de  $A$  e  $E$ . Nesta mesma data é possível observar que a média da temperatura do ambiente de cultivo, do FFF e do  $DPV_{ar}$  foi mais baixa, bem como a UR estava em torno de 85% (Figura 2). Embora tenha encontrado diferença significativa entre a IPSR e os tratamentos RDI e NI, os valores de  $g_s$  para IPSR ficaram mais próximos de RDI do que do tratamento NI. Já aos 14 DAAT, a diminuição de  $A$  atingiu valores de  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , resposta também observada em relação a  $g_s$  e  $E$ , que decresceram paralelamente com as taxas de  $A$ , atingindo valores de  $0,10 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $3 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente, diferindo significativamente entre os tratamentos apenas para as taxas de  $A$  e  $E$ , e não diferindo do tratamento NI para os valores de  $g_s$ . Assim como no tratamento IPSR, para o tratamento RDI, também foram observadas reduções nos valores de  $A$ ,  $g_s$  e  $E$  durante o período avaliado, não diferindo significativamente aos nove DAAT. No entanto, aos 14 DAAT, os valores destas variáveis foram superiores a IPSR, ficando mais próximos ao tratamento controle.

Com relação aos tratamentos IPSR e RDI, a sensibilidade demonstrada nos valores de  $g_s$  mostra que, as pequenas reduções da disponibilidade hídrica no substrato podem indicar uma forte regulação estomática, o que permite que a planta tenha uma menor transpiração, e diminui os possíveis danos do baixo teor de água nas folhas do mamoeiro, apesar do fechamento estomático causar redução da assimilação de  $\text{CO}_2$ . Como visto, o efeito da IPSR e do RDI foi mais pronunciado em  $g_s$  do que em  $A$ .

Os valores de  $g_s$  concordam com a hipótese de que um intenso fechamento estomático acontece em plantas sob deficiência hídrica, principalmente em dias de alta luminosidade, elevada temperatura, baixa umidade relativa e elevado  $DPV$  do ar, como observado nos valores de  $A$ , de  $g_s$ , de  $E$  e de  $DPV_{folha-ar}$ , aos seis, nove, 12 e 14 DAAT (Figura 4). Os valores de  $DPV_{folha-ar}$  foram elevados nas plantas que não receberam irrigação durante os 14 DAAT, valores em torno de 5,2 kPa, maiores do que os encontrados nas folhas dos tratamentos IPSR e RDI (4,55 e 3,5 kPa, respectivamente). Os menores valores de  $DPV_{folha-ar}$  foram encontrados no tratamento CI, em torno de 2kPa, e foi significativamente diferente dos demais tratamentos (Figura 4D). Embora tenha ocorrido uma diminuição em  $g_s$ , o desempenho fotossintético das plantas sob IPSR e RDI foi semelhante para

as plantas de mamoeiro no tratamento CI, e as menores taxas fotossintéticas foram encontradas no tratamento NI ao longo de todo período experimental, até mesmo após a reirrigação.

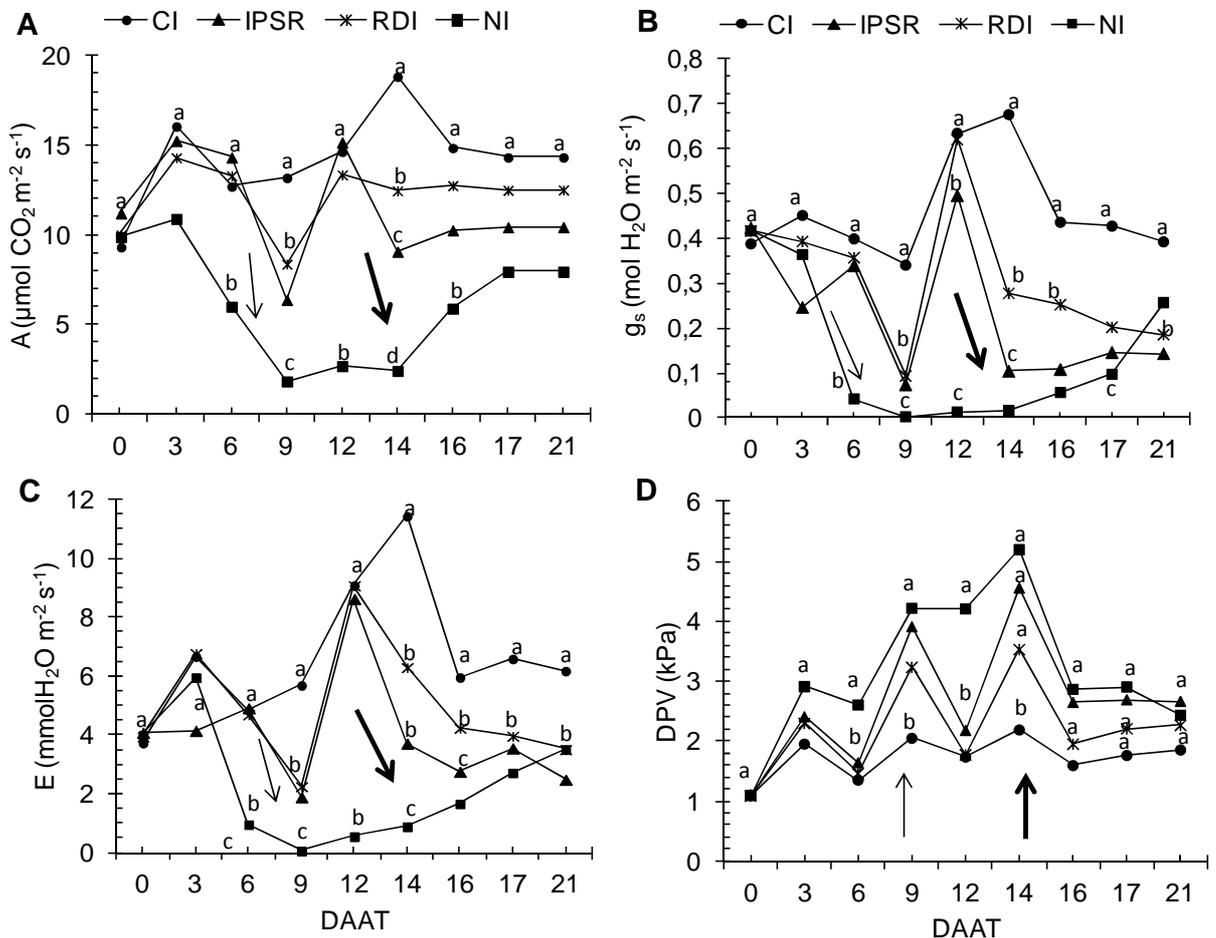


Figura 4: (A) Taxa fotossintética líquida ( $A$ ), (B) condutância estomática ( $g_s$ ), (C) transpiração ( $E$ ) e (D) déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ( $DPV_{\text{folha-ar}}$ ) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob aplicação de diferentes tratamentos de irrigação (CI, IPSR, RDI e NI). Cada ponto representa média de 20 repetições (10 plantas x 2 folhas). Seta estreita indica a primeira alternância de irrigação do tratamento IPSR. Seta larga indica o momento da segunda alternância da irrigação do tratamento IPSR e da reirrigação do tratamento NI. Médias seguidas de letras iguais não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

A relação  $C_i/C_a$  foi significativamente maior no tratamento CI (0,79) em relação aos tratamentos IPSR, RDI e NI. O tratamento NI teve o menor valor (0,43), significativamente igual ao tratamento IPSR (0,57), bem como o valor desta relação no tratamento RDI (0,66) foi significativamente igual ao IPSR,

diferindo dos demais tratamentos. A relação da concentração de CO<sub>2</sub> intercelular e o CO<sub>2</sub> atmosférico é, portanto, dependente de  $A$  e  $g_s$  (Figura 5).

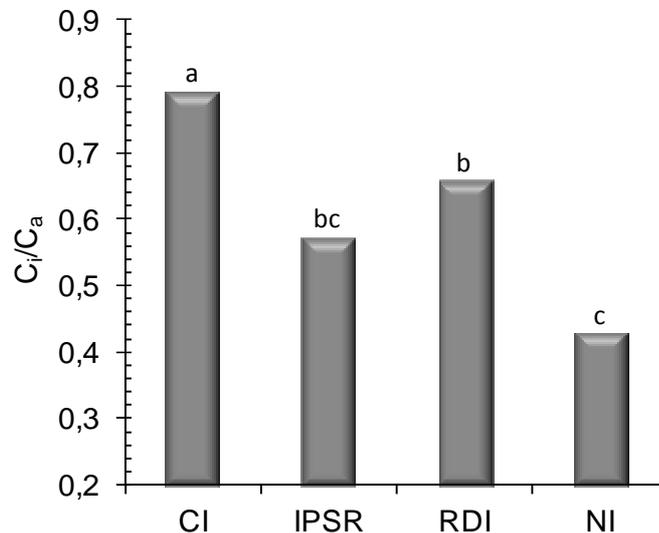


Figura 5: Razão entre as concentrações interna e atmosférica de CO<sub>2</sub> ( $C_i/C_a$ ) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob aplicação de diferentes tratamentos de irrigação (CI, IPSR, RDI e NI). Cada barra representa média de 20 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

Com relação à curva de luz, realizada aos sete DAAT, o tratamento NI teve o valor de fotossíntese máxima ( $A_{max}$ ) de  $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , enquanto os valores desta variável foram de 16,6; 14,5 e  $14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para os tratamentos CI, IPSR e RDI, respectivamente, não diferindo estatisticamente (Figura 6). Neste sétimo dia de estresse, e para o tratamento NI, o decréscimo no valor de  $A_{max}$  foi acompanhado pelos reduzidos valores no rendimento quântico efetivo ( $\Phi_i$ ) ( $0,011 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ fótons}$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) ( $0,025 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e transpiração instantânea ( $E$ ) ( $0,7 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Em relação ao tratamento controle, os tratamentos IPSR e RDI, obtiveram uma redução em  $A$  de 12,6% e 15,7%, em  $g_s$  uma redução de 43,1% e 47,4% e em  $E$  reduziram em 34,9% e 25,4%, respectivamente (Tabela 1).

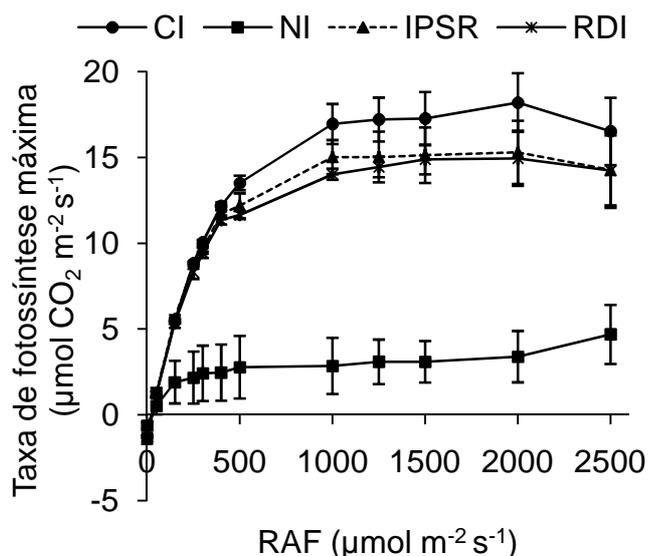


Figura 6: Taxa de fotossíntese líquida máxima *versus* radiação fotossinteticamente ativa (RAF) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) aos sete dias após a aplicação dos diferentes tratamentos de irrigação [Completamente Irrigado (●), Irrigação Parcial do Sistema Radicular (▲), Déficit de Irrigação Regularizado (\*) e Não Irrigado (■)]. Cada ponto representa a média de 3 plantas.

Tabela 1: Taxa fotossintética líquida máxima ( $A_{max}$ ), rendimento quântico aparente ( $\Phi_i$ ); condutância estomática ( $g_s$ ) e transpiração instantânea ( $E$ ) em folhas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) aos sete dias após a aplicação dos tratamentos (CI, IPSR, RDI e NI). As medições de  $A_{max}$  e  $\Phi_i$  foram realizadas utilizando curva de luz ( $A$  *versus* RAF).

Trat.	$A_{max}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$\Phi_i$ ( $\mu\text{mol CO}_2\cdot\mu\text{mol}$ fótons)	$g_s$ ( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$E$ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )
CI	16,6 a	0,034 a	0,045 a	6,3 a
IPSR	14,5 a (12,6)	0,033 a	0,253 a (43,1)	4,1 a (34,9)
RDI	14,0 a (15,7)	0,032 ab	0,234 ab (47,4)	4,7 a (25,4)
NI	3,0 b (81,9)	0,011 b	0,025 b (94,4)	0,7 b (88,8)

Médias seguidas por uma mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade. Valores entre parênteses significam a redução em porcentagem em relação ao tratamento controle (CI = 100%).

*Eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência agrônômica do uso da água (EAUA)*

Com a imposição dos diferentes tratamentos de irrigação, as variações observadas em  $A$ ,  $g_s$  e  $E$  causaram modificações nos valores médios para estimar

a eficiência instantânea do uso da água ( $A/E$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) e a eficiência intrínseca do uso da água ( $A/g_s$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ). Observa-se na Figura 7 a dispersão dos dados  $A$  vs.  $E$  em todos os tratamentos, sendo que o tratamento NI apresentou uma melhor relação ( $EUA=1,96$ ) seguido do tratamento IPSR ( $EUA=1,33$ ). O tratamento RDI mostrou uma menor eficiência ( $EUA=0,74$ ) em relação aos demais tratamentos.

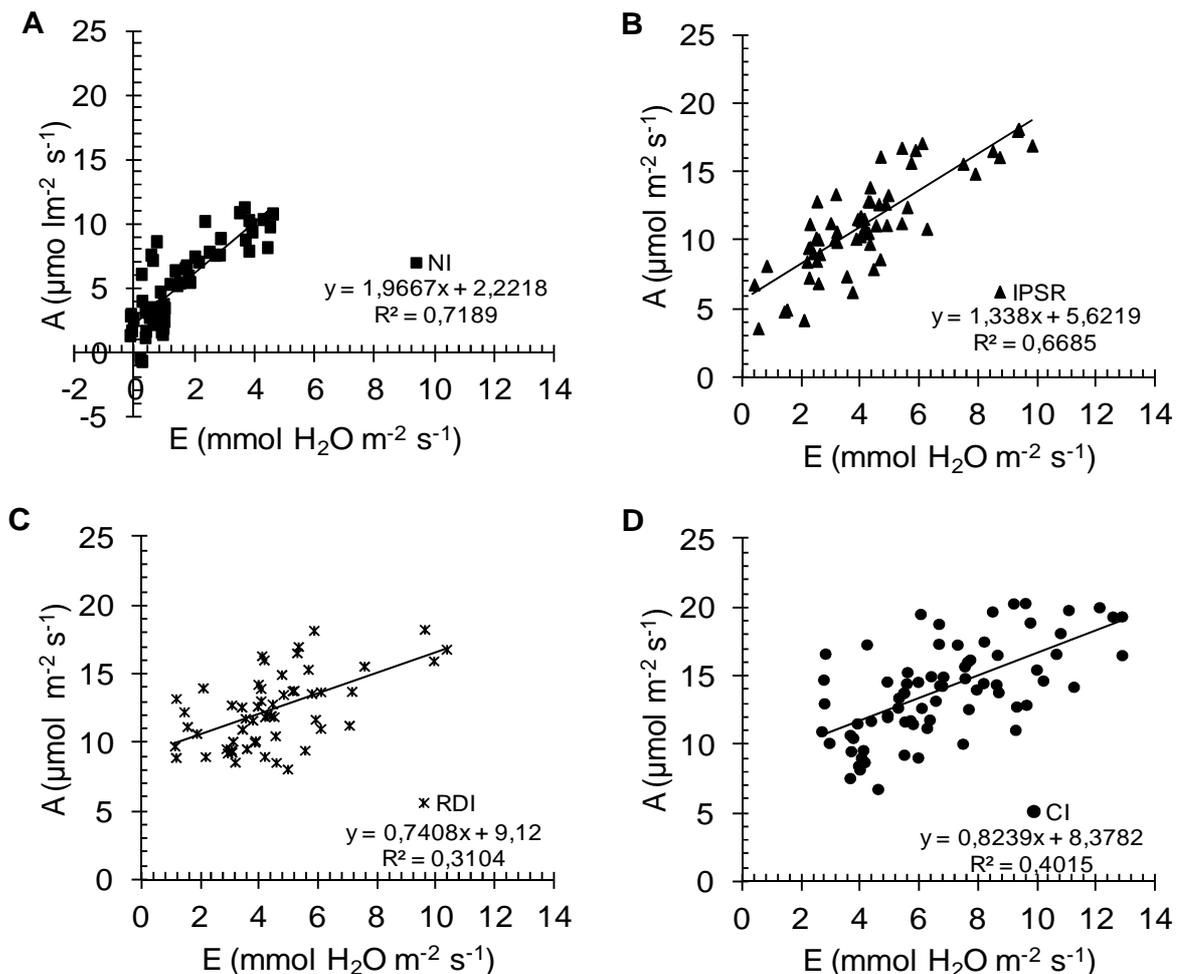


Figura 7: Dispersão da taxa fotossintética líquida ( $A$ ) versus transpiração ( $E$ ) (Eficiência do uso da água - EUA) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob aplicação de diferentes tratamentos de irrigação (A) NI (■), (B) IPSR(▲), (C) RDI (\*) e (D) CI (●). Cada ponto representa 1 dado coletado ao longo do período experimental.

Ao analisar a dispersão de  $A$  vs.  $g_s$  observa-se que os tratamentos NI ( $EIUA=16,41$ ) e IPSR ( $EIUA=14,79$ ) apresentaram maiores eficiências intrínsecas do uso da água em relação ao tratamento CI ( $EIUA=13,89$ ) (Figura 8), assim como aconteceu ao analisar a EUA. Ainda para o tratamento NI, na relação de

$A/g_s$ , ocorre a formação de dois grupos de dados, considerando que as maiores taxas de  $A$  estão relacionadas a maiores valores de  $g_s$  (pontos circulados). Esses valores podem estar relacionados às medições iniciais, em que o substrato tinha valor elevado de água armazenado, bem como os valores medidos após a reirrigação.

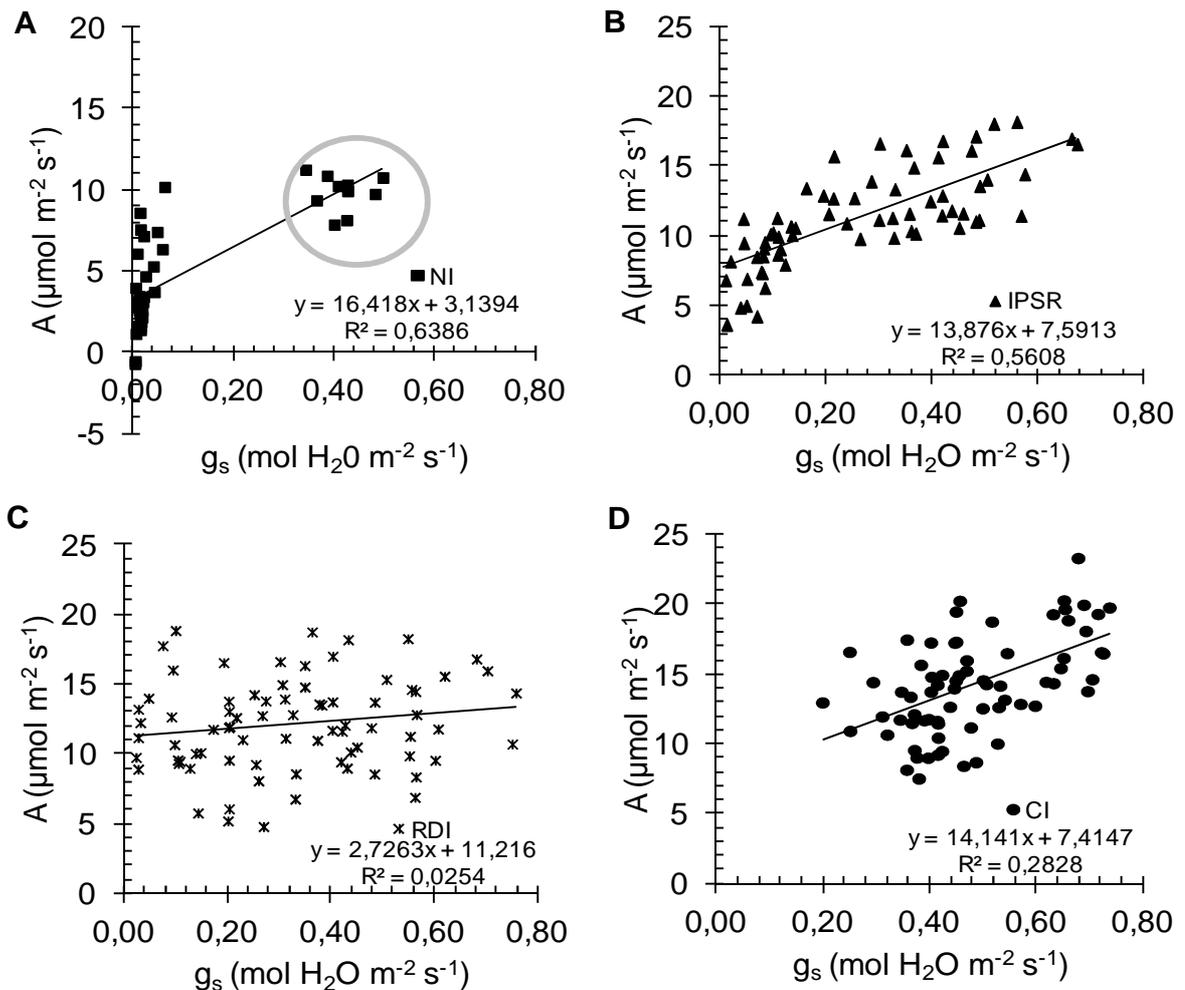


Figura 8: Dispersão da taxa fotossintética líquida ( $A$ ) versus condutância estomática ( $g_s$ ) (Eficiência intrínseca do uso da água - EIUA) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob aplicação de diferentes tratamentos de irrigação (A) NI (■), (B) IPSR (▲), (C) RDI (\*) e (D) CI (●). Cada ponto representa 1 dado coletado ao longo do período experimental.

A avaliação da eficiência agrônômica mostra que, no mamoeiro, as interpretações das metodologias de medição das eficiências no uso da água [EUA ( $A/E$ ), EIUA ( $A/g_s$ ) e EAUA ( $g \text{ MS L H}_2\text{O aplicada}^{-1}$ )] podem ser conflitantes e os valores destas variáveis nem sempre estão correlacionados entre si. Para os

dados da EAUA é possível notar que os tratamentos IPSR e RDI em relação ao CI obtiveram um consumo de água reduzido em 23,7% com um ganho de massa por litro de 4,55 e 4,57 g MS.L<sup>-1</sup>, respectivamente (Tabela 2).

Tabela 2. Consumo de água, economia de água e eficiência agrônômica do uso da água em plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob diferentes tratamentos de irrigação durante 21 dias após a aplicação dos tratamentos.

Tratamento	Consumo de água (L planta <sup>-1</sup> )	Economia de água em relação ao tratamento Controle (%)	EAUA (g MS.L <sup>-1</sup> )
CI	47,49	-	3,12 b
IPSR	23,7	50	4,55 a
RDI	23,7	50	4,57 a
NI	21,3	55,14	2,46 b

Médias seguidas por letras iguais na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

De um modo geral, as eficiências instantâneas ( $A/E$ ) e intrínsecas ( $A/g_s$ ) de uso da água acompanharam a diminuição gradativa de  $g_s$  e tiveram os valores reduzidos sob deficiência hídrica no solo. Com isso, ao avaliar  $A/E$  e  $A/g_s$  ao longo dos dias apenas para os tratamentos CI, IPSR e RDI, é possível observar que tanto aos nove DAAT quanto aos 14 DAAT, os tratamentos IPSR e RDI obtiveram as maiores eficiências do uso da água quando comparados ao tratamento controle (Figura 9). Nota-se ainda que aos três DAAT, o tratamento RDI teve uma redução de 9% na  $A/E$  em relação ao tratamento controle e 43% em relação a IPSR, e aos 12 DAAT reduziu em torno de 16% para  $A/E$ , e 30% para  $A/g_s$  em relação a IPSR.

Em plantas do tratamento IPSR, os valores de  $A/E$  variaram de 1,7 a 4,2  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$  e os valores de  $A/g_s$  variaram na ordem de 26,5 a 95,3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ . Observa-se ainda que, para o tratamento RDI a variação dos valores de  $A/E$  e  $A/g_s$  ficou em torno de 1,5 a 3,7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$  e 21,6 a 89,5  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ , respectivamente. A partir dos 12 DAAT, observa-se no tratamento IPSR que maiores valores da relação  $A/g_s$  são encontrados até o final do período experimental. Sendo assim, a alta razão de  $A/g_s$  em IPSR e RDI,

em relação a CI, pode ser atribuída a uma maior redução na  $g_s$ , principalmente a partir dos nove DAAT até os 14 DAAT (Figura 9).

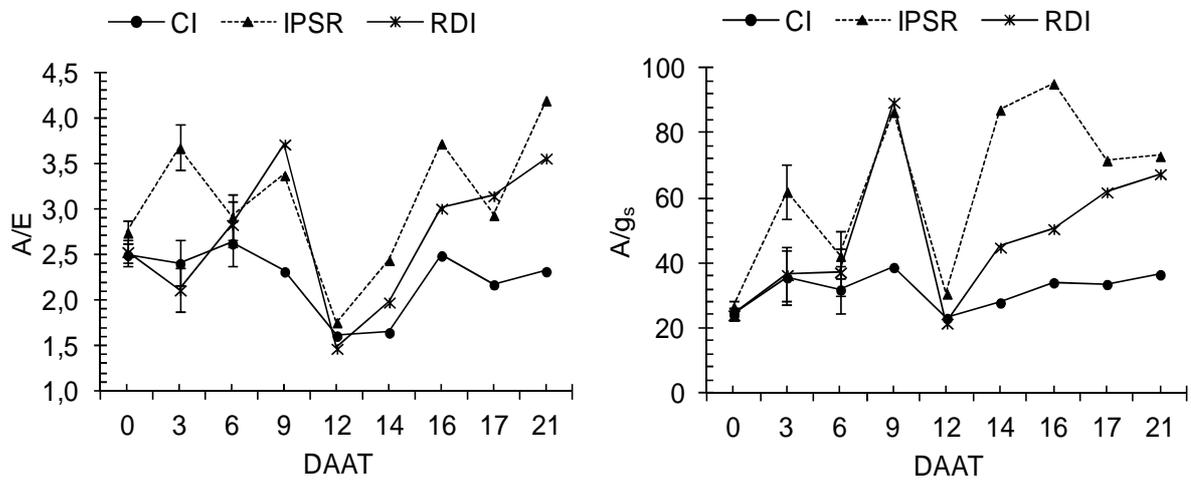


Figura 9: (A) Eficiência do uso da água ( $A/E$ ) e (B) eficiência intrínseca do uso da água ( $A/g_s$ ) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob aplicação dos tratamentos de irrigação [CI (●), IPSR (▲) e RDI (\*)] ao longo do período experimental. Cada ponto representa a média de 20 repetições.

Ao avaliar a relação entre a taxa de  $E$  e a de  $g_s$  em resposta ao DPV do ar no interior da casa de vegetação, é possível observar que em relação ao tratamento controle, tanto para o tratamento IPSR quanto para o RDI, as taxas de redução  $g_s$  e de  $E$  foram maiores (Figura 10). Para estes tratamentos, a  $E$  foi reduzida com o aumento de DPV do ar, assim como mostra um efetivo controle estomático em ambas as técnicas de irrigação. Embora a relação entre a  $E$  e o  $DPV_{ar}$  tenha apresentado uma baixa relação negativa ( $R^2=0,29$  e  $R^2=0,04$ , respectivamente para IPSR e RDI), uma melhor relação foi encontrada entre  $g_s$  e  $DPV_{ar}$  ( $R^2=0,56$  e  $R^2=0,35$ , respectivamente para IPSR e RDI), sugerindo que nas condições experimentais em que as plantas de mamoeiro foram cultivadas (altos valores de temperatura e  $DPV_{ar}$ ), a limitação hídrica para os tratamentos IPSR e RDI promove um fechamento estomático, evitando assim a perda de água pela transpiração das plantas. Ressalta-se neste estudo que, quando houve incremento no  $DPV_{ar}$ , os estômatos das folhas das plantas de mamoeiro sob o tratamento IPSR resultaram em uma maior sensibilidade quando comparados aos das plantas do tratamento RDI.

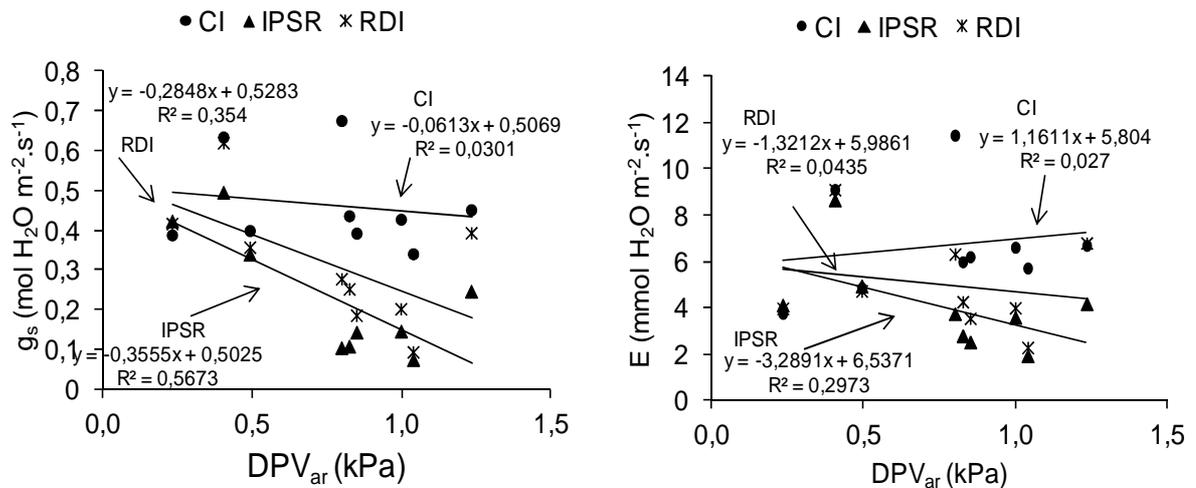


Figura 10: (A) Condutância estomática ( $g_s$ , mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e (B) transpiração total ( $E$ , mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) do tratamento controle (CI, ●) da irrigação parcial do sistema radicular (IPSR, ▲) e do déficit de irrigação regulado (RDI, \*) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em resposta ao incremento do déficit de pressão de valor do ar (DPV) durante o período experimental. Cada ponto representa a média de 20 repetições.

### Discriminação isotópica de <sup>13</sup>C

Para os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  nas folhas de plantas de mamoeiro, foram observadas diferenças significativas apenas entre os tratamentos IPSR ( $-28,71\text{‰} \pm 0,46$ ), RDI ( $-28,63\text{‰} \pm 0,46$ ) e NI ( $-28,72\text{‰} \pm 0,8$ ) em relação ao tratamento CI ( $-29,74\text{‰} \pm 0,5$ ) (Figura 11). Estes resultados são bem característicos de plantas do ciclo fotossintético C<sub>3</sub>. Um dos principais efeitos do cultivo de mamão sob IPSR e RDI foi em obter uma melhoria da eficiência do uso da água (EUA) em relação às plantas controle. Assim, a composição isotópica mostra o efeito integrado da condição hídrica da planta na fotossíntese durante todo o período de crescimento. Com isso, alguns autores relatam que a avaliação da EUA pode ser melhor avaliada por meio da discriminação isotópica do carbono, quando comparada a medidas pontuais por meio do analisador a infravermelho.

A diminuição em  $g_s$  é refletida no aumento da  $\delta^{13}\text{C}$  (valor menos negativo) devido à reduzida discriminação pela Rubisco (Farquhar et al., 1982). Durante todo o experimento, a permanência dos estômatos mais abertos das plantas do

tratamento CI permitiu maior “escape” do  $^{13}\text{C}$ , e assim, o tecido vegetal das plantas deste tratamento CI teve uma menor composição isotópica deste  $^{13}\text{C}$ .

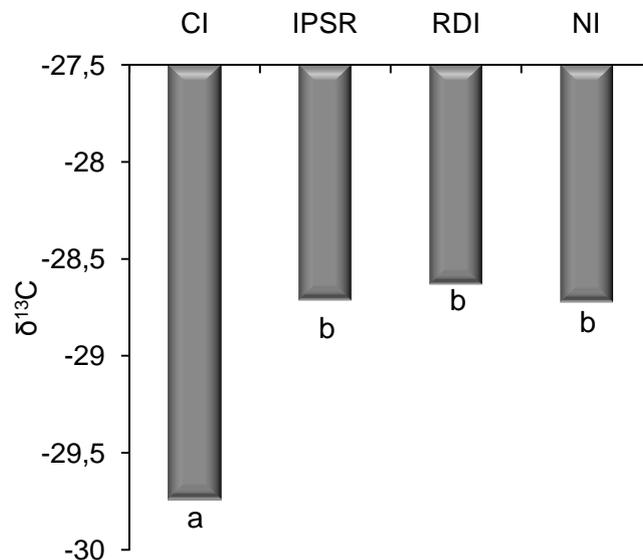


Figura 11: Efeito dos diferentes tratamentos de irrigação na composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$ ) em folhas de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.). Cada barra representa a média de 10 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

As razões entre os isótopos de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) podem também ser expressas como eficiência intrínseca no uso da água, que é a razão do carbono fixado e a quantidade de água perdida, já que ambos são regulados pela atividade estomática e pela rubisco. Ao relacionar os valores médios instantâneos obtidos pelo analisador de gás a infravermelho de  $A/g_s$  com os valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , é possível perceber uma maior razão de  $A/g_s$  no tratamento NI, seguido dos tratamentos IPSR e RDI, em comparação com o tratamento CI (Figura 12). Este resultado é atribuído a uma redução maior na condutância estomática do que na taxa de fotossíntese.

Os maiores valores da EUA ( $A/E$ ) e da EIUA ( $A/g_s$ ) foram das plantas dos tratamentos em que se limitou a água no solo (NI, IPSR e RDI), os quais apresentaram um maior valor (menos negativo) de  $\delta^{13}\text{C}$ , ou seja, foram mais enriquecidos de carbono quando comparados ao tratamento controle, devido ao controle da perda de carbono no processo de difusão devido ao fechamento parcial dos estômatos. Embora o tratamento NI tenha obtido um melhor resultado, foi o

tratamento que apresentou o menor acúmulo de biomassa. Esse aumento da eficiência do uso da água para estes tratamentos também pode indicar uma maior resistência das plantas de mamoeiro em condição de limitação de água, devido ao fechamento do estômatos e conseqüentemente, evitando a perda de água para atmosfera.

Pela Figura 12 é possível perceber uma alta relação negativa entre a EUA e  $\delta^{13}\text{C}$ , o que mostra mais uma vez aumento da eficiência no uso deste recurso para os tratamentos supracitados. Embora tenha sido encontrada uma baixa relação negativa entre EIUA e a  $\delta^{13}\text{C}$ , ainda assim observa-se que os tratamentos IPSR e RDI foram mais enriquecidos em relação ao tratamento controle. A relação positiva entre a EUA e EIUA comprova uma maior eficiência para os tratamentos com redução da quantidade de água do substrato.

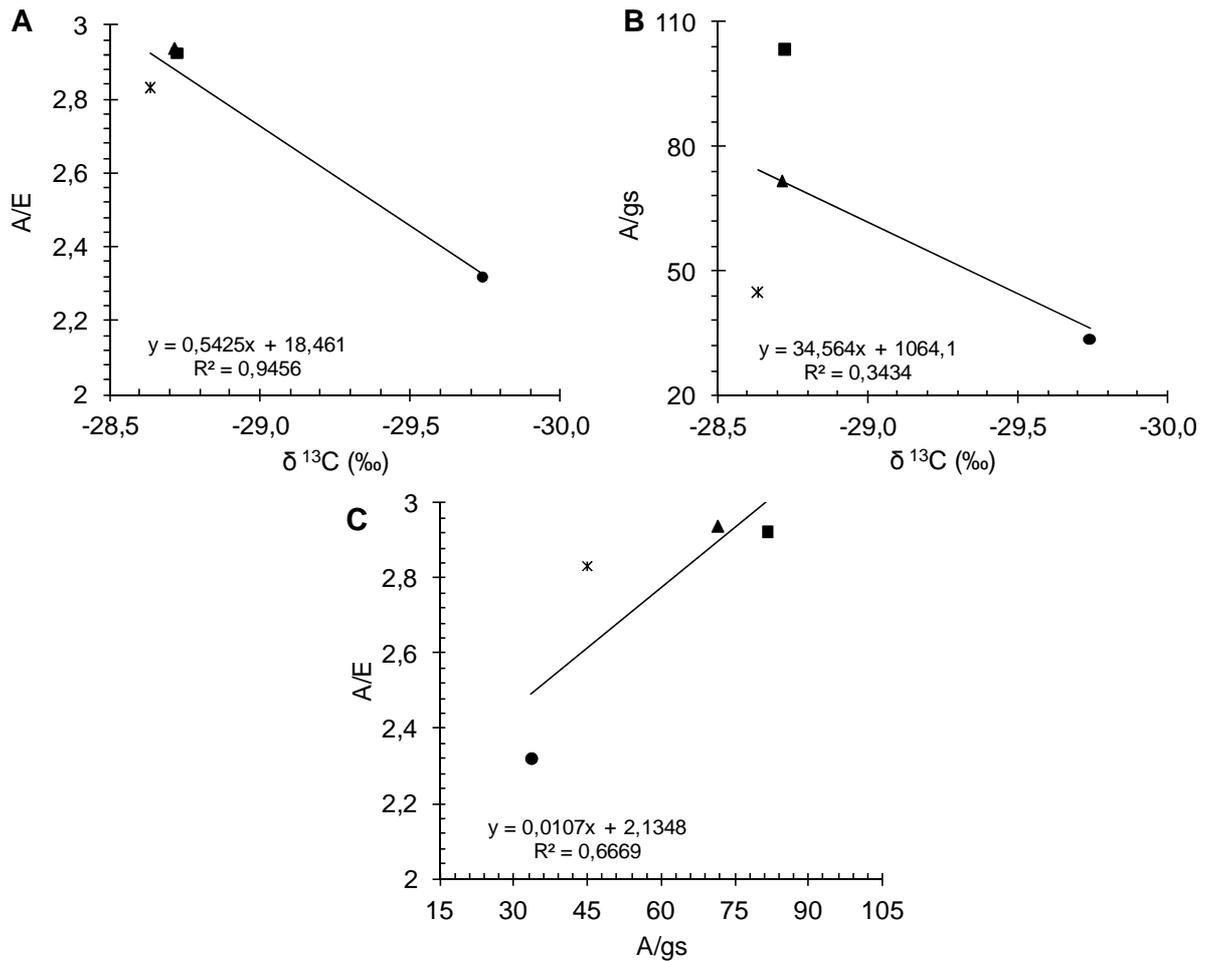


Figura 12: (A) Relação entre  $A/E$  e (B)  $A/g_s$  e a discriminação isotópica de carbono ( $\delta^{13}C$ ) e (C) relação entre a eficiência do uso da água ( $A/E$ ) e a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) em plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob aplicação dos tratamentos de irrigação CI (●), IPSR(▲), RDI (\*) e NI (■), ao longo do tempo. Cada ponto representa a média de 10 repetições.

### 4.3. Índice de cor verde nas folhas (Índice SPAD)

A intensidade de verde nas folhas de mamoeiro avaliada por meio do índice SPAD não teve efeito significativo ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos durante todo o período de crescimento avaliado, exceto na última avaliação, em que o tratamento CI diferiu estatisticamente dos demais (Figura 13). No entanto, o estresse hídrico causou uma pequena redução nos valores do índice SPAD, que iniciou com valores nos tratamentos IPSR, RDI e NI em 42,5, 42,8 e 42,9, e no final do experimento os valores encontrados foram 39,8, 39,8, 40,7. Para o tratamento CI, houve uma queda nos valores desta variável de 18,6%, que iniciou em 43 e no

final do período avaliado o valor encontrado foi de 35. Esta redução nos valores pode ser um indicativo de que houve degradação de clorofila para este tratamento, contudo, em relação aos demais tratamentos, tal degradação não afetou a taxa fotossintética líquida (Figura 4). Durante todo o experimento, os maiores valores desta variável foram encontrados no tratamento NI, e os valores dos tratamentos IPSR e RDI ficaram entre o NI e o CI. Ainda para o tratamento NI, é possível observar aumento no valor do índice SPAD após a reirrigação, o que mostra uma boa recuperação desta espécie quando submetida a um período de estresse hídrico.

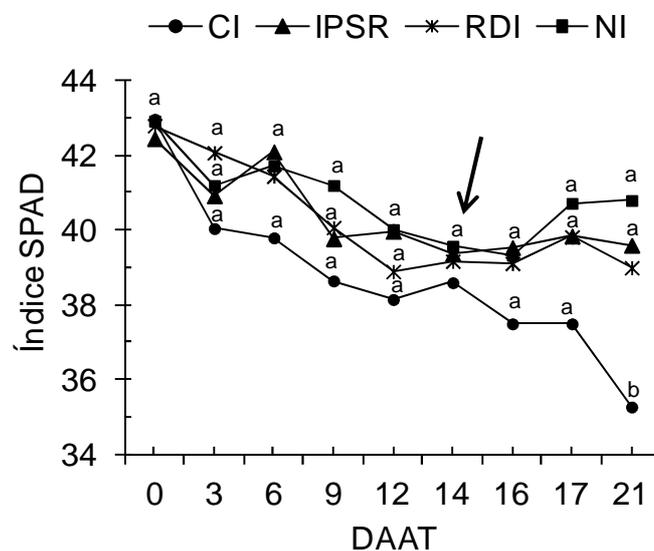


Figura 13: Intensidade de verde das folhas (Índice SPAD) das plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob aplicação dos tratamentos de irrigação (CI, IPSR, RDI e NI) durante o período experimental. Cada ponto representa média de 20 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade. A seta indica o momento da reirrigação.

#### 4.4. Fluorescência da clorofila a

Os valores das variáveis da fluorescência da clorofila mostram que, nas avaliações realizadas nas primeiras horas do dia, a máxima eficiência quântica do FSII ( $F_v/F_m$ ) decresceu ao longo do período experimental, com uma diferença significativa a partir dos nove DAAT, ao comparar o tratamento NI dos demais tratamentos (Figura 14A). No entanto, mesmo com uma redução dos valores,

estes não ficaram abaixo dos valores considerados ideais (0,75-0,85). É possível observar que a queda da relação  $F_v/F_m$  foi acompanhada com um pequeno decréscimo dos valores do índice SPAD (Figura 13), bem como as variáveis das trocas gasosas ( $A$ ,  $g_s$  e  $E$ ) também foram reduzidas a partir do incremento do estresse hídrico para os tratamentos NI, IPSR e RDI (Figura 4).

Nas avaliações realizadas ao meio-dia, observa-se que aos três e nove DAAT houve uma queda acentuada na relação  $F_v/F_m$  para valores abaixo de 0,75 em todos os tratamentos, não diferindo significativamente entre eles (Figura 14B). Esta redução pode estar ligada a uma possível regulação fotoprotetora da planta. Com isso observa-se que, nas avaliações seguintes, os valores de  $F_v/F_m$  retornaram a valores dentro da faixa considerada ótima. Ainda é possível observar que para a relação  $F_v/F_m$  os valores mantiveram-se semelhantes para os tratamentos CI, IPSR e RDI durante todo o período avaliado, bem como nos dois horários de medições.

Os resultados da variável PI foram similares aos da relação  $F_v/F_m$ , nos dois horários avaliados, não diferindo significativamente entre os tratamentos durante o período avaliado. Observa-se que houve um declínio nos valores desta variável, e para as medidas realizadas às 5h, uma redução nos valores ocorreu aos nove DAAT em todos os tratamentos, assim como aconteceu para a relação  $F_v/F_m$  (Figura 14C). Para as medições realizadas no horário de maior temperatura (12h), também foi observada redução nos valores de PI em todos os tratamentos, não diferindo entre si (Figura 14D). No entanto, aos três, nove e 17 DAAT os valores de PI tiveram uma diminuição acentuada, assim como ocorreu para a relação  $F_v/F_m$  aos três e nove DAAT no mesmo horário avaliado. Esta queda dos valores das variáveis da fluorescência associados à queda dos valores de  $A$ ,  $g_s$  e  $E$ , pode ser atribuída às condições climáticas do dia e ao horário da avaliação (entre 12h e 14h), pois nestas datas, foram relatados altos valores de DPV dentro do ambiente de cultivo durante o horário avaliado (6,1, 3,2 e 5,14 kPa aos três, nove e 17 DAAT, respectivamente), aliados às altas temperaturas (42°C, 35,3°C e 40,6°C aos três, nove e 17 DAAT, respectivamente). Alguns autores relatam que o horário de medições pode influenciar nos resultados (Campostrini, 2002; Valentini et al., 1994).

Ainda, é possível observar nas medidas avaliadas às 12h, que após a reirrigação do tratamento NI, os valores de PI são superiores aos demais

tratamentos. Contudo, estes valores não diferiram estatisticamente entre eles, o que pode indicar uma forte recuperação da maquinaria fotoquímica das plantas após um período de 14 dias de estresse hídrico em condição de cultivo em vaso e em casa de vegetação. Sendo assim, pode-se relatar que a diminuição na taxa da fotossíntese ocorreu em maior intensidade devido à limitação estomática.

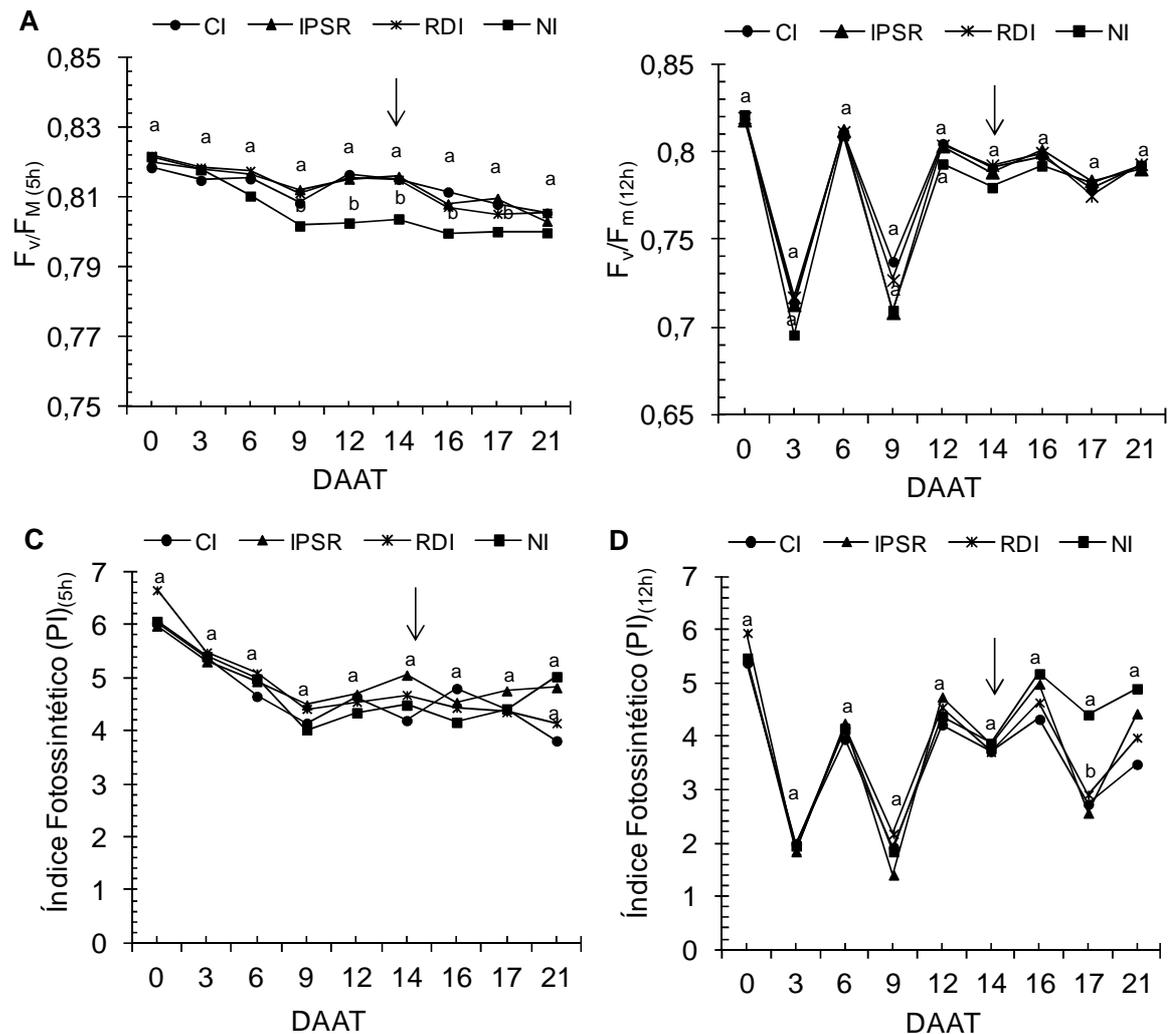


Figura 14: (A) Eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) às 5h e (B) às 12h, (C) Índice fotossintético (PI) às 5h e (D) às 12h em plantas de *Carica papaya* sob aplicação dos tratamentos de irrigação [CI (●), IPSR (▲), RDI (\*) e NI (■)]. Cada ponto representa média de 20 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade. A seta indica o momento da reirrigação.

Ao relacionar os valores da eficiência quântica máxima do FSII ( $F_v/F_m$ , 12h), com as medidas das taxas fotossintéticas pontuais (A), observa-se que não houve relação para os tratamentos CI e RDI ( $R^2=0,0422$  e  $0,0098$ ,

respectivamente), assim como para os tratamentos IPSR e NI uma baixa relação ( $R^2=0,3019$  e  $0,2288$ , respectivamente) (Figura 15). Observa-se que os valores de  $F_v/F_m$  ficaram em uma faixa de 0,61 e 0,83 em todos os tratamentos, e os valores de  $A$  demonstraram ter uma grande variabilidade. Com isso, é possível verificar que os valores de  $F_v/F_m$  abaixo de 0,75 nem sempre correspondem a menores taxas fotossintéticas, embora algumas medidas desses valores estejam correlacionadas.

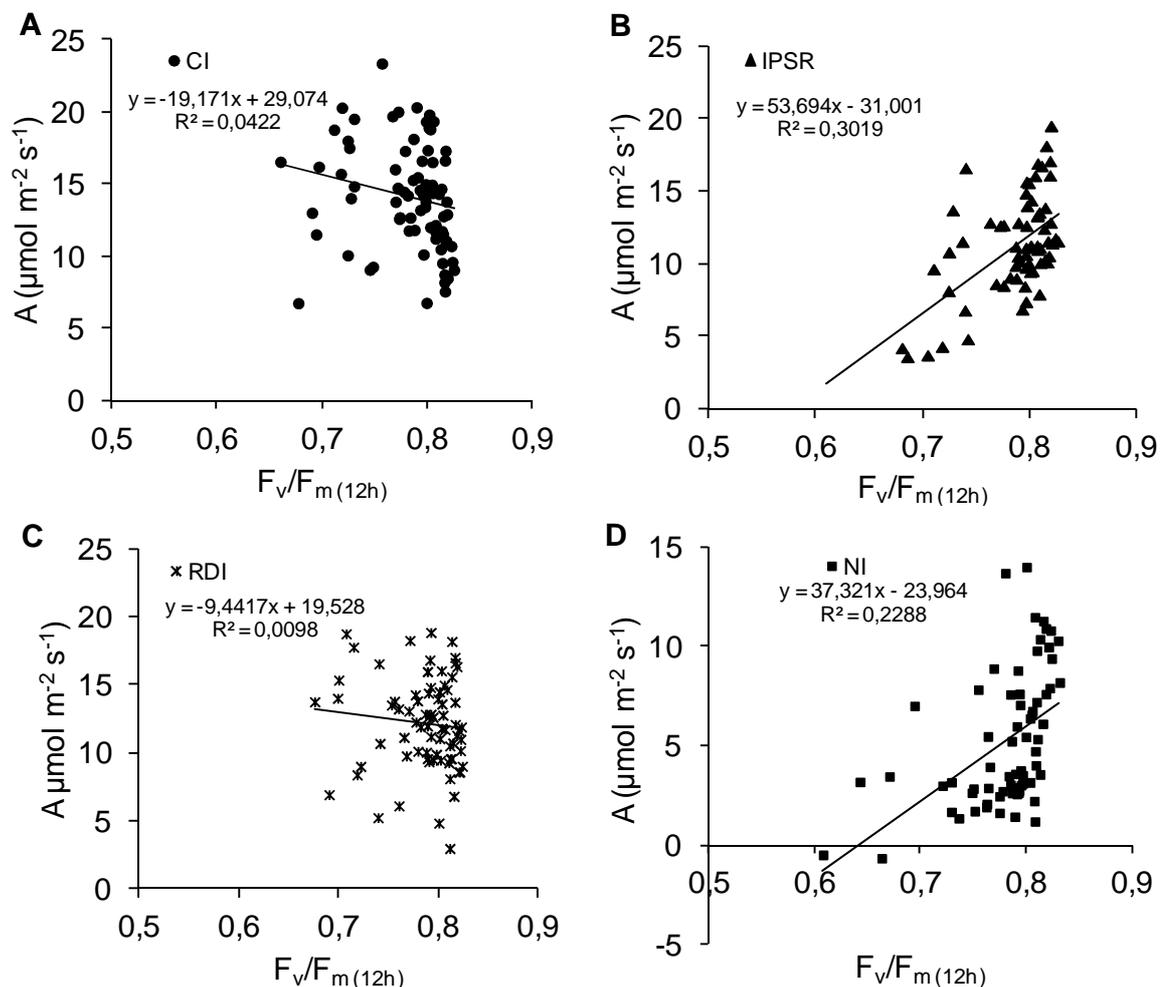


Figura 15: Relação entre a dispersão da taxa fotossintética líquida ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e a eficiência quântica máxima do FSII ( $F_v/F_m$ ) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) para os tratamentos (A) CI, (B) IPSR, (C) RDI e (D) NI. Cada ponto representa uma medida.

Para a relação do índice fotossintético (PI, 12h) com a taxa fotossintética líquida ( $A$ ), também não foram encontradas boas relações para os tratamentos

IPSR e NI ( $R^2=0,1621$  e  $0,2465$ , respectivamente), e ainda foi demonstrado uma baixa relação negativa para CI e RDI ( $R^2=0,0599$  e  $0,0211$ , respectivamente) (Figura 16). Este fato demonstra uma alta variabilidade nos dados e em todos os tratamentos. É possível observar que, para o tratamento IPSR, as maiores taxas fotossintéticas estão associadas a valores de PI acima de 3. No entanto, pela grande variabilidade entre os dados, possivelmente devido à variação das condições climáticas dentro do ambiente de cultivo nos dias avaliados, foi possível encontrar o menor valor de PI (0,51) relacionado a um valor de A em uma faixa intermediária ( $10,84 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para este último tratamento. Ainda para este tratamento, um valor de  $19,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para A correspondeu a um valor de PI de 4,28.

Para o tratamento NI, observa-se que elevadas taxas de A estão relacionadas a valores de PI acima de 4. Neste tratamento, o menor valor de PI relacionou-se a um menor valor de A (PI=0,76 e  $A=2,87 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), e a maior taxa fotossintética ( $13,99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) relacionou a um valor de PI de 6,11. No tratamento controle, o maior valor de A ( $23,99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) correspondeu a um valor de PI intermediário (3,92), bem como também foram encontrados elevados valores de PI relacionados a uma taxa de A em um valor intermediário para o tratamento (PI=7,18 e  $A=9,52 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). No entanto, o menor valor de PI (0,80) foi associado a um valor de A de  $13,0 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Já para o tratamento RDI, os valores de PI variaram de 0,64 a 6,99. Para este tratamento, a maior taxa fotossintética ( $A=18,85 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) teve um valor de PI de 4,02.

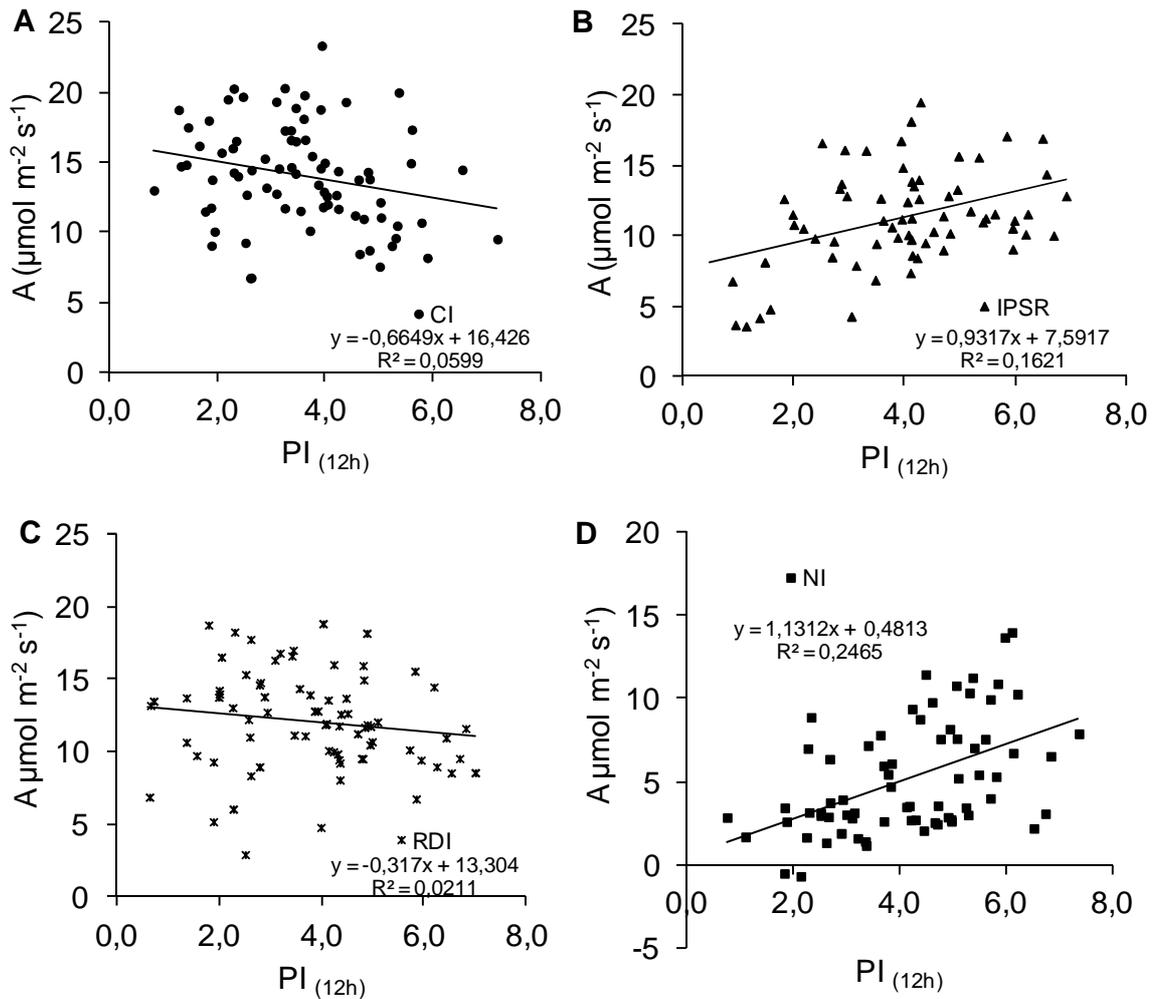


Figura 16: Relação entre a dispersão da taxa fotossintética líquida ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e o índice fotossintético ( $\text{PI}$ ) de plantas de *Carica papaya* sob aplicação dos tratamentos (a) CI (●), (b) IPSR (▲), (c) RDI (\*) e (d) NI (■).

Com a imposição do estresse hídrico, reduções nos valores das taxas de fotossíntese líquida e condutância estomática foram encontradas ao longo do período experimental, como já mencionado neste trabalho. No entanto, ao analisar as variáveis da fluorescência por meio do JIP-teste, não foram observadas mudanças acentuadas nas curvas da fluorescência da clorofila transiente (OJIP) aos nove e 14 DAAT (Figura 17). Nesta figura, pode-se observar que a  $F_o$  (O) e a  $F_{\text{max}}$  (P) não mostraram diferenças significativas entre os tratamentos, embora os valores demonstrados na  $F_{\text{max}}$  (P) aos 14 DAAT sejam menores em todos os tratamentos comparado às medidas realizadas aos nove DAAT, e para o tratamento NI, este parâmetro obteve um valor abaixo dos demais tratamentos.

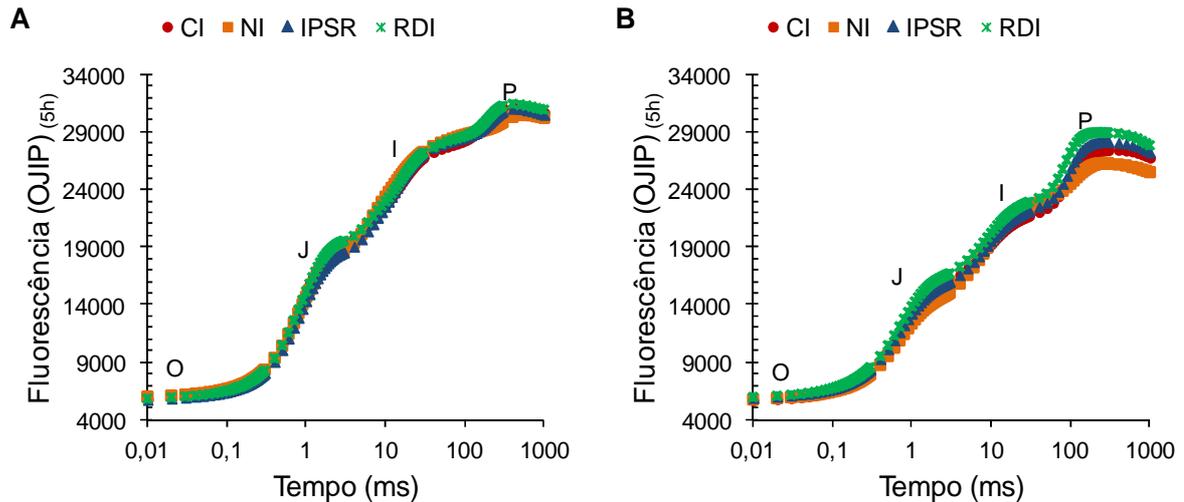


Figura 17: Curva da fluorescência da clorofila *a* transiente aos (A) nove dias após a aplicação dos tratamentos (DAAT) e aos (B) 14 DAAT, por meio do JIP-teste de folhas de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob diferentes tratamentos de irrigação (CI, IPSR, RDI e NI). O, J, I, P são os pontos dos dados da fluorescência no tempo de 0,05, 0,30, 2,0, 30,0 e 1000 ( $F_m$ ) (ms), respectivamente.

Após o incremento do estresse hídrico, e aos nove DAAT, os valores da maioria das variáveis da fluorescência que avaliam a eficiência do FSII ilustradas no 'spider graphic' (Strasser, 2000) foram similares aos encontrados nas plantas do tratamento controle. Para todos os tratamentos, e aos nove e 14 DAAT, a área acima da curva (entre  $F_o$  e  $F_m$ ) manteve-se inalterada (Figura 18). Para o tratamento NI, aos nove DAAT observa-se um incremento de 20% na relação  $F_v/F_o$  (fluxo de energia capturada por energia dissipada), bem como uma redução de 10% nas variáveis  $DI_o/RC$  (fluxo de energia dissipada por centro de reação) e  $DI_o/CS$  (fluxo de energia dissipada sobre a secção transversal que contenha centro de reação ativos e inativos). Em relação às variáveis  $ET/TR$  (probabilidade de que o elétron reduzido da  $Q_a^-$  entre na cadeia transportadora de elétrons),  $ET/ABS$  (fluxo de transporte de elétrons por unidade de fótons absorvidos),  $TR/ABS$  (fluxo de energia capturada em relação ao que foi absorvido) e  $DI/ABS$  (fluxo de energia dissipada por luz absorvida pelas clorofilas) não foram observadas alterações para este tratamento nesta data. No entanto, aos 14 DAAT a relação  $F_v/F_o$  foi reduzida em 20%, e para as variáveis  $DI/ABS$ ,  $DI_o/RC$  e  $DI_o/CS$ , observa-se um incremento de 35%, 38% e 43%, respectivamente, em relação ao tratamento controle.

As variáveis da fluorescência para o tratamento RDI não foram alteradas nas duas datas avaliadas. Já para o tratamento IPSR, não houve alteração dos

parâmetros aos nove DAAT, mas aos 14 DAAT observa-se uma redução em 20% da razão  $F_v/F_o$  e os valores de  $DI/ABS$ ,  $DI_o/RC$  e  $DI_o/CS$  aumentaram 27%, 38% e 28% em relação ao controle, respectivamente.

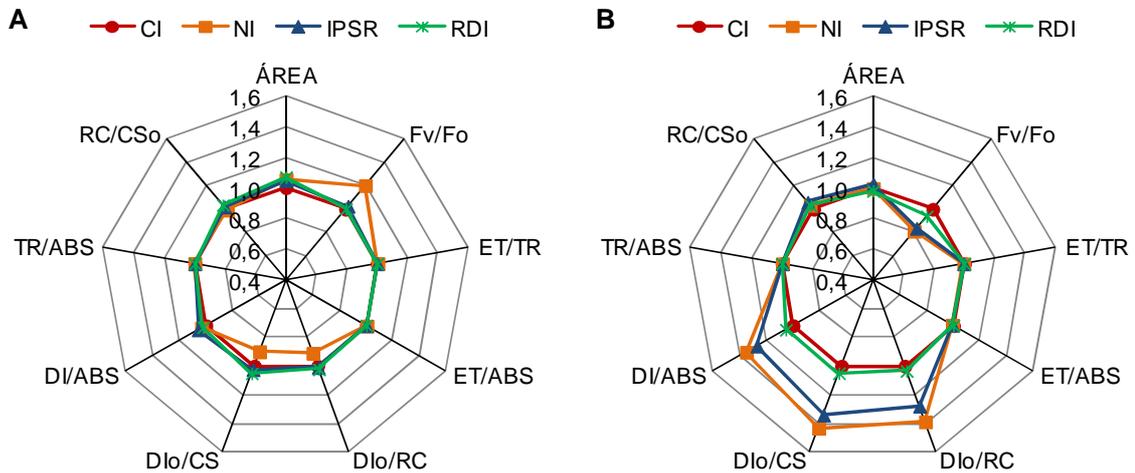


Figura 18: “Spider graphic” de parâmetros selecionados que caracterizam a eficiência do FSII de folhas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) expostas por (A) nove dias após aplicação dos tratamentos (DAAT) e por (B) 14 DAAT. Todos os valores são apresentados como porcentagem em relação ao tratamento controle (CI = 100%).

#### 4.5. Termografia por infravermelho

As imagens térmicas foram analisadas em três datas durante o crescimento das plantas. Para a primeira avaliação (tempo zero), não foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos na temperatura das folhas de mamoeiro (Figura 19A). Na segunda avaliação (nove DAAT), foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos IPSR e NI, os quais obtiveram temperatura foliar superior aos demais, diferindo estatisticamente dos tratamentos CI e RDI. Em relação ao tratamento CI, a temperatura foliar do tratamento NI aumentou 5,6 °C, enquanto que a IPSR teve um aumento de 4,7 °C. A temperatura das folhas das plantas do tratamento RDI, embora não tenha encontrado diferença estatística em relação ao CI, teve um aumento da temperatura foliar de 0,8 °C (Figura 19B).

Durante a terceira avaliação (14 DAAT), a temperatura foliar do tratamento NI aumentou 6,2 °C em relação ao tratamento controle, diferindo estatisticamente

dos demais tratamentos. Os tratamentos IPSR e RDI tiveram um aumento na temperatura foliar de 3 °C e 4,4 °C, respectivamente (Figura 19C).

Os resultados indicam que as folhas das plantas dos tratamentos com a temperatura foliar superior tiveram uma maior sensibilidade às variações da condutância estomática associada às condições climáticas dentro do ambiente de cultivo. A temperatura foliar é dependente dos fatores ambientais como temperatura do ar, umidade relativa, velocidade do vento e radiação incidente, bem como a abertura e fechamento estomático (Costa et al., 2012; Jones et al., 2002).

A relação da média da temperatura foliar ( $T_F$ ), avaliada por meio da termografia, com a condutância estomática ( $g_s$ , mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) ( $T_F$  vs.  $g_s$ ) e com a taxa de fotossíntese ( $A$ , μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) ( $T_F$  vs.  $A$ ) está ilustrada na Figura 20. Aos nove e 14 DAAT, pode-se verificar que a condição hídrica foliar das plantas de mamoeiro está relacionada com a  $T_F$ . Para todos os tratamentos, ocorreu relação negativa entre a  $g_s$  e a  $T_F$  durante os períodos avaliados. Estes resultados mostram que, com o incremento do estresse hídrico, os estômatos se fecham, evitando a contínua transpiração foliar, provocando o aumento da  $T_F$ , e conseqüentemente, a redução da assimilação fotossintética do carbono ( $A$ ).

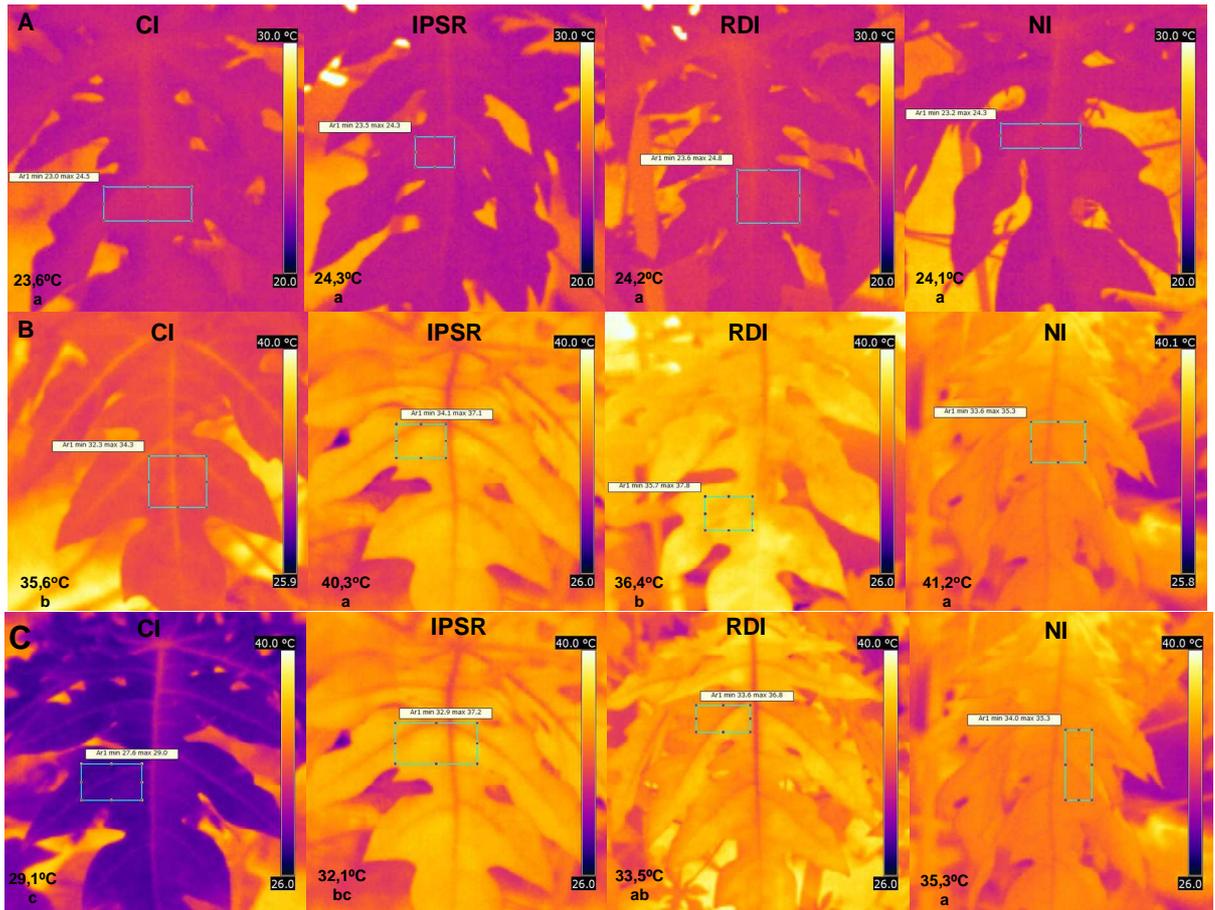


Figura 19: Termografia por infravermelho de folhas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob diferentes tratamentos de irrigação (CI, IPSR, RDI e NI) em três épocas: (A) antes da aplicação dos tratamentos, (B) aos nove DAAT e (C) aos 14 DAAT. Cada fotografia representa a imagem termográfica analisada de 1 folha de cada tratamento (Software Flir QuickReport). A temperatura foliar ( $T_F$ ) representa a média de 2 folhas por plantas e de cinco plantas por tratamento. Médias seguidas por letras iguais não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

Por meio da avaliação realizada aos nove DAAT, a variação da  $T_F$  foi de 35°C a 42°C entre todos os tratamentos. Aos 14 DAAT, os resultados foram similares, porém a faixa da  $T_F$  variou de 29°C a 35,5°C (Figura 20). Essa diferença nos resultados entre as épocas avaliadas esta relacionada às condições climáticas do ambiente de cultivo nos dias avaliados (menor temperatura do ar e radiação luminosa aos 14 DAAT) (Figura 2).

O princípio fisiológico das medidas relacionadas à diminuição da  $T_F$  em relação à temperatura do ar ( $T_{ar}$ ) ocorre devido ao resfriamento foliar por meio da transpiração. A termografia entra como uma ferramenta que pode ser utilizada para monitorar o estado hídrico da cultura em condições de déficit hídrico.

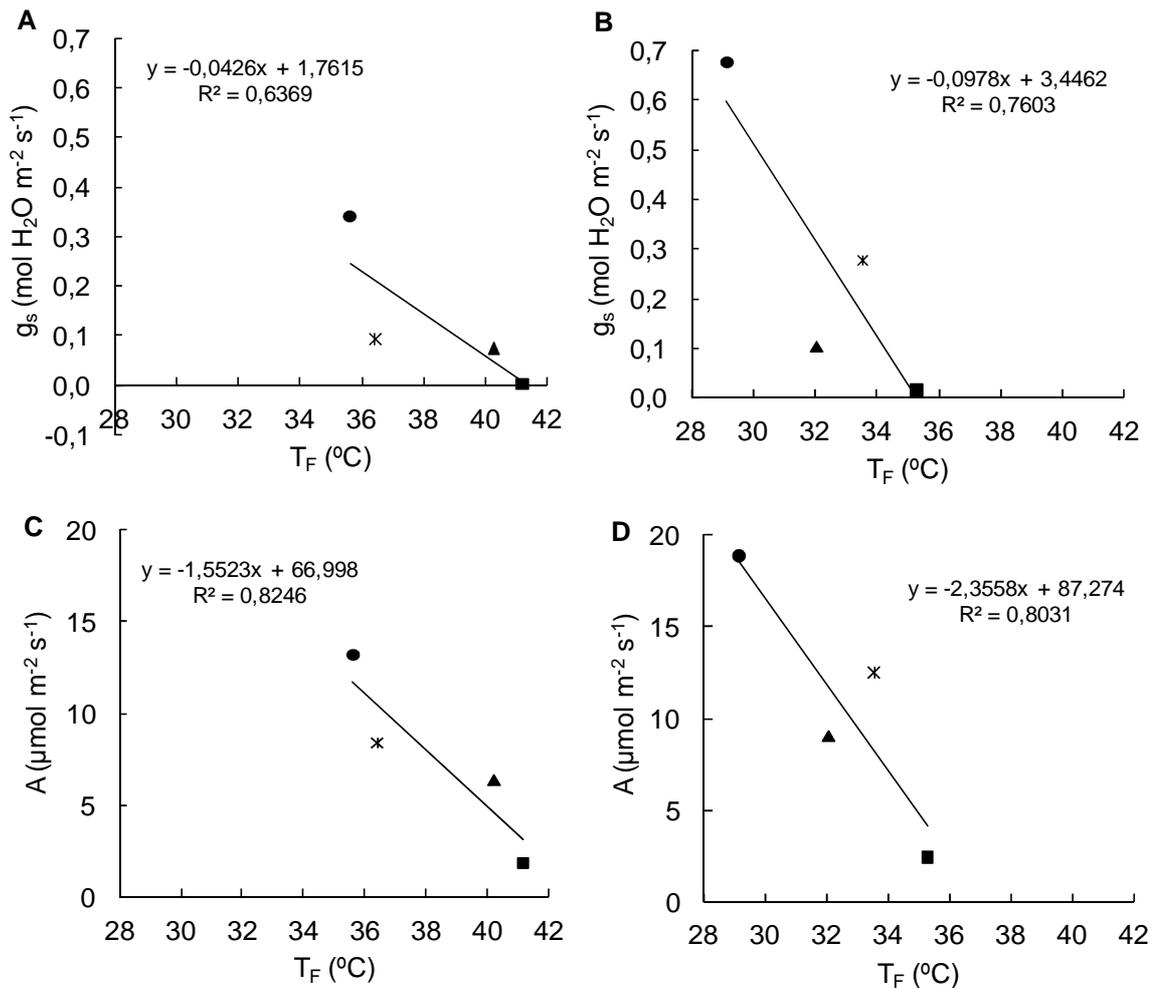


Figura 20: (A e B) Relação entre a condutância estomática ( $g_s$ , mol H<sub>2</sub>O.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) e a temperatura foliar ( $T_{folha}$ , °C), e (C e D) relação entre a taxa fotossintética líquida ( $A$ , μmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) e  $T_{folha}$  em plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob condições de diferentes tratamentos de irrigação [CI(●), IPSR(▲), RDI (\*) e NI (■)], aos nove DAAT (A e C) e aos 14 DAAT (B e D). Cada ponto representa a média de 40 repetições.

Diferentes padrões de  $T_F$  foram observados entre as épocas avaliadas. A relação entre temperatura foliar expressa pelo índice térmico  $\Delta T$  ( $\Delta T = T_F - T_{ar}$ ) e as trocas gasosas também é um indicativo de fornecer informação, em nível de planta, sobre as condições hídricas do solo, indicando o estado fisiológico da cultura. A Figura 21 mostra a relação positiva do índice  $\Delta T$  derivada das imagens térmicas e da condutância estomática ao vapor de água ( $g_s$ , mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e da fotossíntese ( $A$ , μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), em todos os tratamentos aos nove e 14 DAAT. O tratamento controle resulta em baixos valores para  $\Delta T$  em comparação aos tratamentos com estresse hídrico.

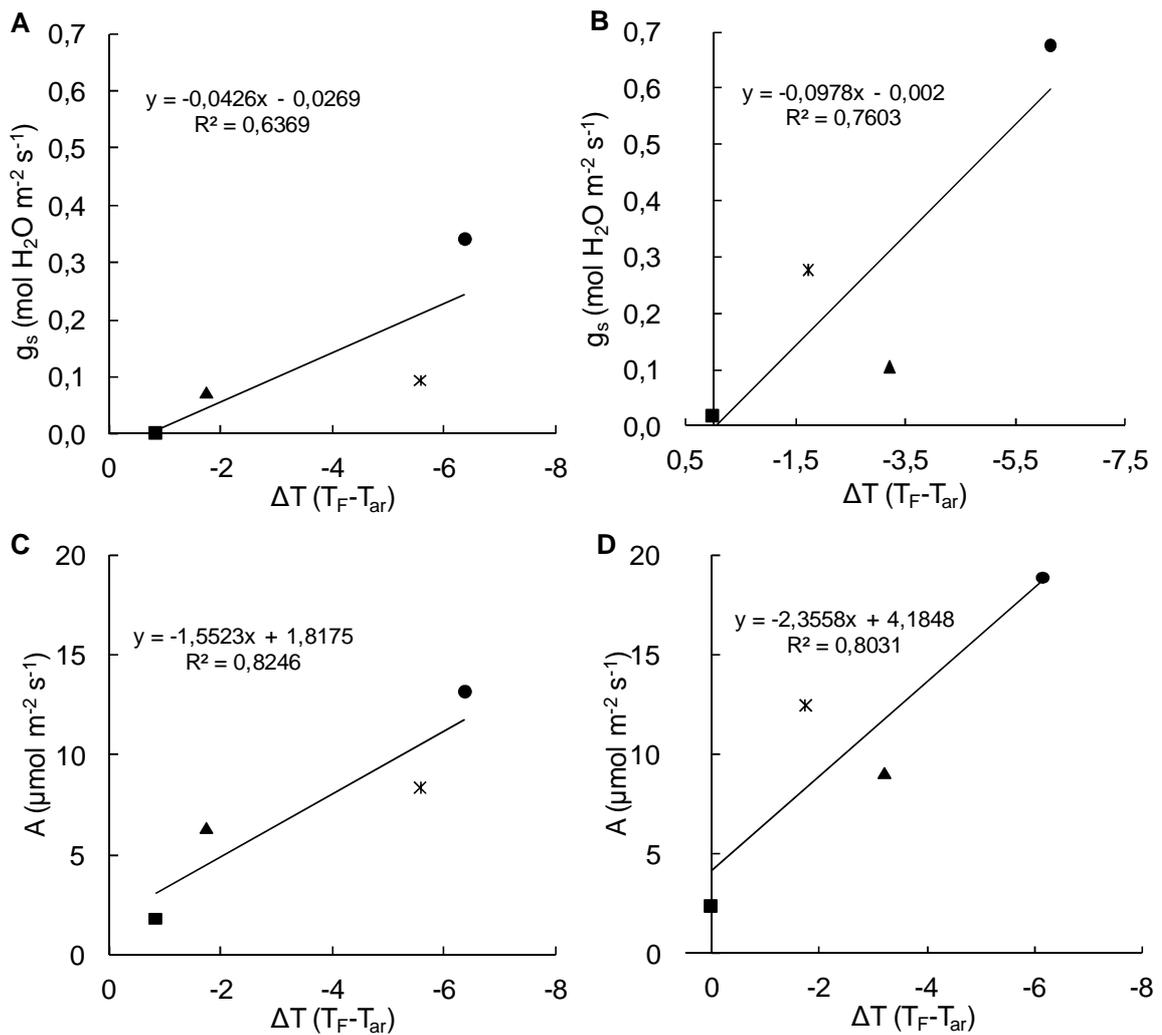


Figura 21: (A e B) Relação entre a condutância estomática ( $g_s$ , mol H<sub>2</sub>O.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) e o índice térmico ( $\Delta T$ ) e (C e D) a taxa fotossintética líquida ( $A$ , μmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) e  $\Delta T$  em plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob condições de diferentes tratamentos de irrigação [CI(●), IPSR(▲), RDI (\*) e NI (■)], aos nove DAAT (A e C) e aos 14 DAAT (B e D). Cada ponto representa a média de 40 repetições.

#### 4.6. Crescimento da planta e massa seca

As variáveis de crescimento foram afetadas pelo déficit hídrico ao longo do período experimental (Figura 22). Em todos os tratamentos foi possível observar o incremento no diâmetro do caule (DC), na altura da planta (AP) e no comprimento da nervura central (CNC), com valores superiores para os tratamentos CI, IPSR e RDI para as duas primeiras variáveis, sem diferença significativa durante o período experimental, diferença esta encontrada apenas em relação ao tratamento NI. Com relação ao DC, as taxas de incremento nesta variável por dia

foram de 1,0, 0,76, 0,96 e 0,19 cm, para os tratamentos CI, IPSR, RDI e NI, respectivamente. Em termos de AP, nota-se que para o tratamento CI houve um incremento de 2,12 cm dia<sup>-1</sup>, e para os tratamentos IPSR, RDI e NI, o incremento foi de 1,95, 1,46 e 0,78 cm dia<sup>-1</sup>, respectivamente. O CNC foi incrementado em 0,32, 0,24, 0,08 e 0,09 cm dia<sup>-1</sup>, mas não houve efeito dos tratamentos durante o período avaliado.

O estresse do tratamento NI provocou uma redução significativa ( $P < 0,05$ ) no número de folhas por planta (NF) e, conseqüentemente, na área foliar total (AF). Devido à suspensão de água deste tratamento, observa-se que a partir de seis DAAT ocorre uma queda no NF, diferindo estatisticamente entre os demais tratamentos. Embora após a reirrigação tenha ocorrido uma recuperação das plantas, e o NF tenha aumentado a partir desta data, a diferença entre os demais tratamentos se mantém até o final do período experimental. Para esta mesma variável, aos 16 e aos 21 DAAT, o tratamento IPSR diferiu estatisticamente do tratamento CI, obtendo valores muito próximos ao tratamento RDI, não diferindo deste último tratamento. Verifica-se que as plantas do tratamento CI lançaram 16 folhas, e as plantas dos tratamentos IPSR e RDI lançaram 9 e 12 folhas, respectivamente.

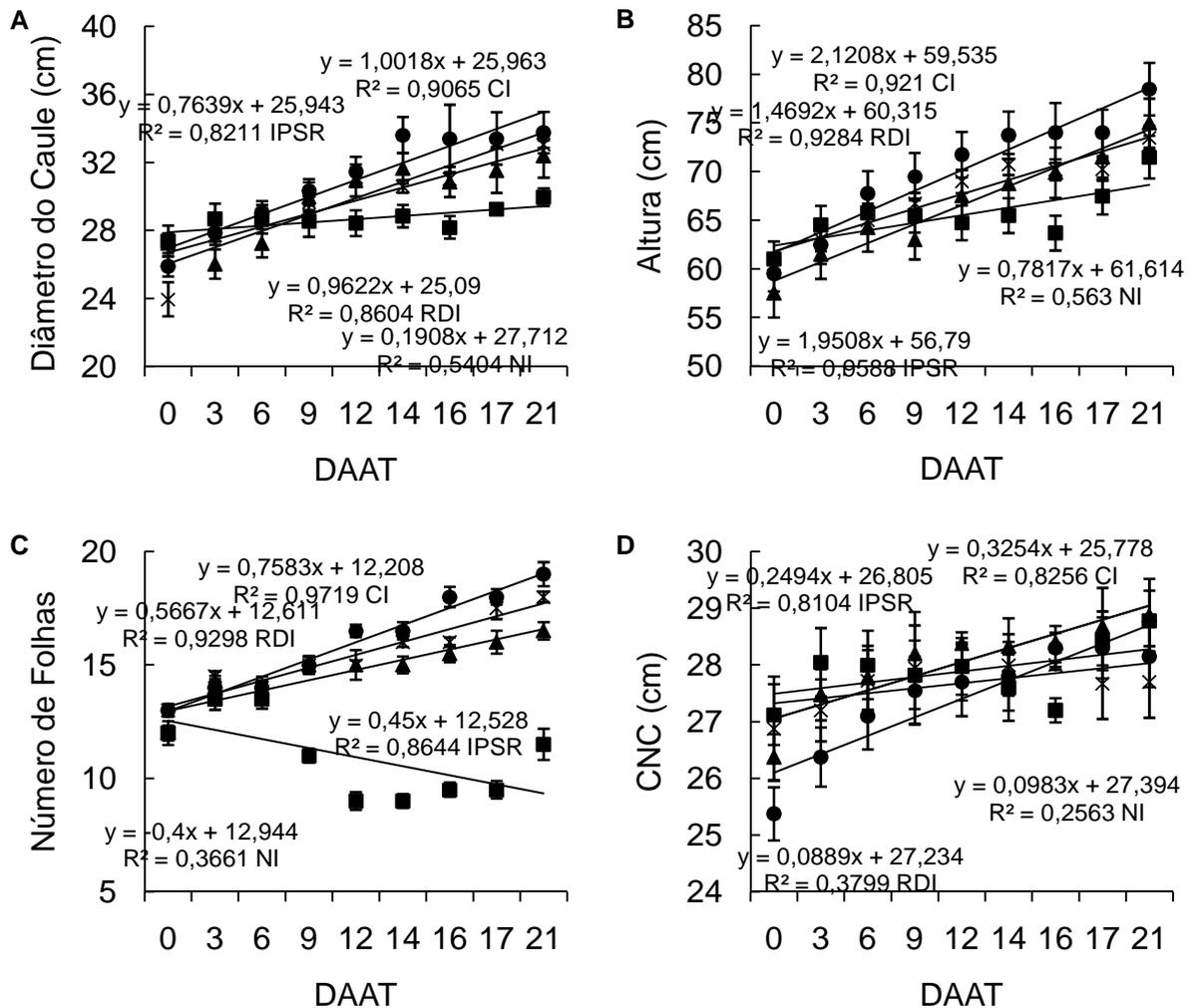


Figura 22: (A) Diâmetro do caule (DC, cm), (B) altura da planta (AP, cm), (C) número de folhas (NF) e (D) comprimento da nervura central (CNC, cm) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob diferentes tratamentos de irrigação [CI(●), IPSR(▲), RDI (\*) e NI (■)] ao longo do período experimental. Cada ponto representa a média de 10 repetições.

Em relação à massa seca das plantas, foram observadas diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos de rega para massa seca de raízes ( $MS_R$ ), massa seca das folhas ( $MS_F$ ) e massa seca do caule ( $MS_C$ ), como mostra a Figura 23A. Houve uma redução significativa destas características devido à limitação hídrica no solo, em que os menores valores foram no tratamento NI. Neste tratamento, quando comparado aos demais, houve uma redução de 70% para  $MS_R$  e  $MS_F$ , e de 49% para  $MS_C$ . Os tratamentos IPSR e RDI apresentaram reduções em relação ao tratamento CI de 28% e 37% na  $MS_R$ , 33% e 25% para  $MS_F$ , e 19% e 16% na  $MS_C$ , respectivamente. A massa seca total ( $MS_T$ ) obtida no

tratamento NI foi inferior aos demais tratamentos, obtendo uma redução de 64,42% em relação ao tratamento CI ( $148 \text{ g planta}^{-1}$ ), tendo este último apresentado valores cerca 3 vezes superiores ao tratamento NI ( $\approx 50 \text{ g planta}^{-1}$ ). Os tratamentos IPSR e RDI obtiveram valores iguais ( $\approx 108 \text{ g planta}^{-1}$ ), com uma redução de  $MS_T$  em relação ao tratamento CI de 27,08% e 26,82%, respectivamente.

Com relação à partição de massa seca (%), verifica-se que no tratamento NI, embora tenha ocorrido uma redução significativa na  $MS_T$ , este tratamento alocou fotoassimilados em favor do crescimento da parte aérea, principalmente no caule (recebeu 37,3% dos fotoassimilados). Para os tratamentos CI e RDI, a parte da planta que recebeu maior quantidade de fotoassimilados foi a folha (37,9% e 39%, respectivamente), e para o tratamento IPSR, a parte mais incrementada em fotoassimilados foi a raiz (35,6%) (Figura 23B). No entanto, a relação entre a  $MS_{PA}/MS_R$  foi significativamente igual para todos os tratamentos (Figura 23C).

Com relação ao volume total de raiz, observa-se que as raízes foram afetadas pelas diferentes quantidades de água aplicadas no substrato, tendo em vista que alcançou os valores médios de 269, 186, 177 e  $101 \text{ cm}^3$ , para os tratamentos CI, IPSR, RDI e NI, respectivamente. Para esta variável, o estresse hídrico afetou negativamente e com maior intensidade o tratamento NI. Um sistema radicular mais desenvolvido capaz de explorar um maior volume do solo pode resultar em uma planta mais vigorosa e com mais chances de sobrevivência em ambientes com escassez hídrica (Ryser, 2006). O volume da raiz dos tratamentos IPSR e RDI foi estatisticamente igual, e os valores destes tratamentos ficaram em um valor intermediário aos tratamentos CI e NI (Figura 23D).

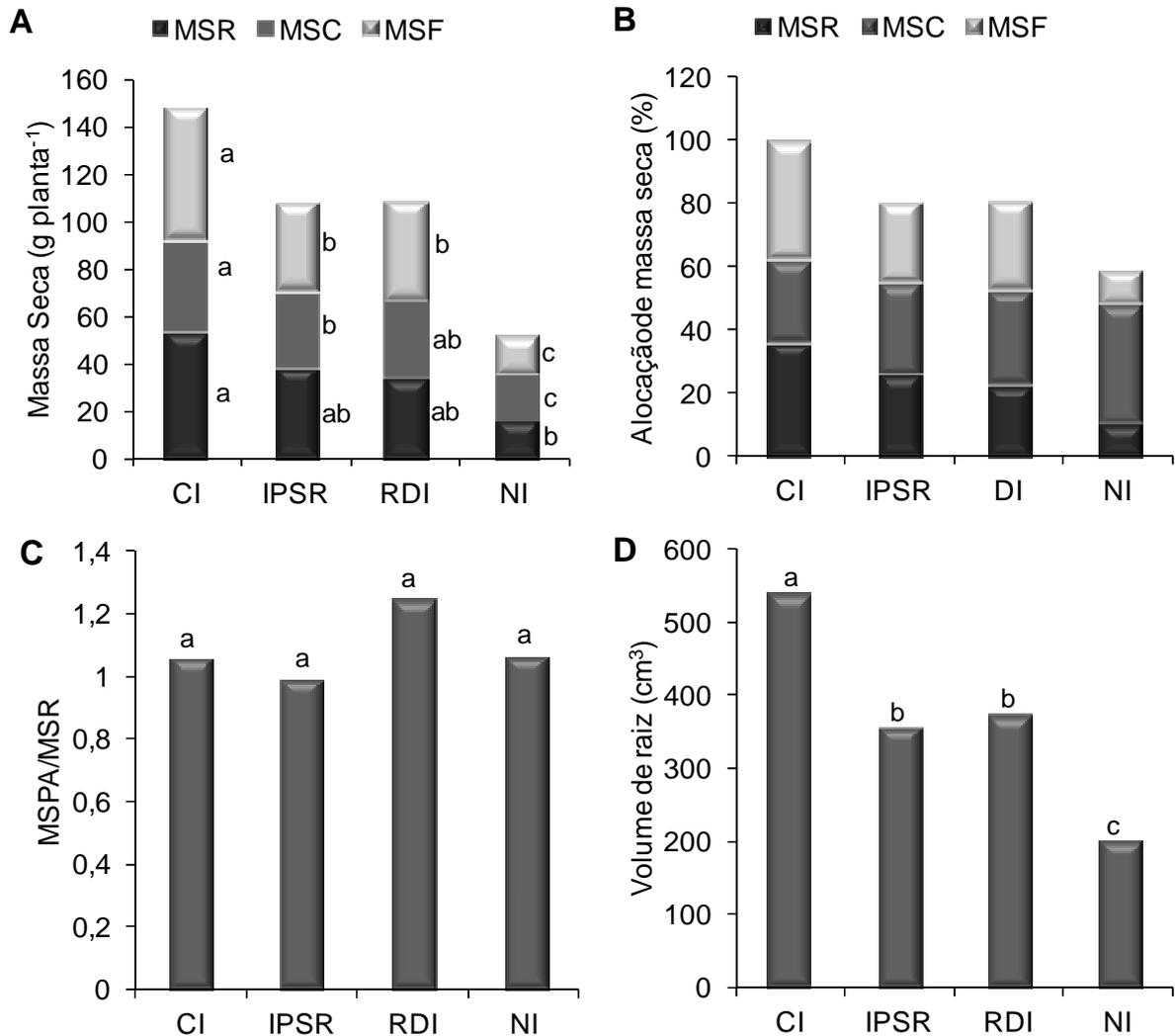


Figura 23: (A) Massa seca das folhas, do caule e da raiz (g planta<sup>-1</sup>), (B) alocação da massa seca da parte aérea, do caule e da raiz (%), (C) relação da massa seca da parte aérea/massa seca das raízes ( $MS_{PA}/MS_R$ ) e (D) volume de raiz (cm<sup>3</sup>) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob diferentes tratamentos de irrigação (CI, IPSR, RDI e NI) no final do período experimental. Cada barra representa média de 10 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

Os resultados relacionados ao índice de qualidade de Dickson (IQD) corroboram os resultados da biomassa seca total produzida pelas plantas nos tratamentos estudados. Ao analisar a Figura 24A, verifica-se que os tratamentos IPSR e RDI obtiveram valores entre CI e NI (redução de 23% e 30%, respectivamente) e em relação ao CI, e o tratamento NI reduziu 65%.

A área foliar total (AF) foi afetada pela deficiência hídrica severa verificada no tratamento NI e foi significativamente reduzida comparado aos demais tratamentos (Figura 24B). Em relação ao tratamento CI, esta variável teve uma

redução de 39,9%. Para os tratamentos IPSR e RDI, não houve efeito dos tratamentos, e os valores desta variável ficaram muito próximos do tratamento CI, não diferindo significativamente.

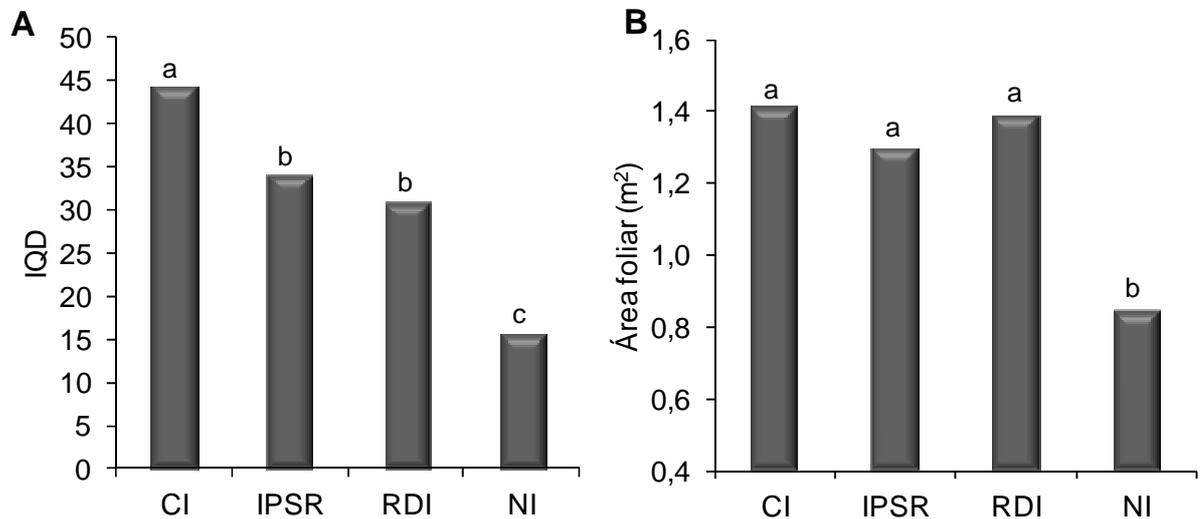


Figura 24: (A) Índice de qualidade de Dickson (IQD) e (B) área foliar (AF, m<sup>2</sup>) de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob diferentes tratamentos de irrigação (CI, IPSR, RDI e NI). Cada barra representa média de 10 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

#### 4.7. Teor de Prolina

O teor de prolina livre em folhas de mamoeiro para o tratamento NI foi significativamente diferente em relação aos demais tratamentos. Para este tratamento, houve um acúmulo significativo de prolina nas folhas cinco vezes superior às plantas do tratamento controle. Para o tratamento IPSR, o teor de prolina teve um aumento de 20% em relação ao tratamento controle. No entanto, esse aumento não foi significativo. Ainda, em relação às plantas do tratamento NI, 24 horas após a reirrigação (RI), foi observada a redução no conteúdo deste aminoácido, durante a recuperação das plantas deste tratamento, mas com concentração 50% superior ao tratamento CI (Figura 25).

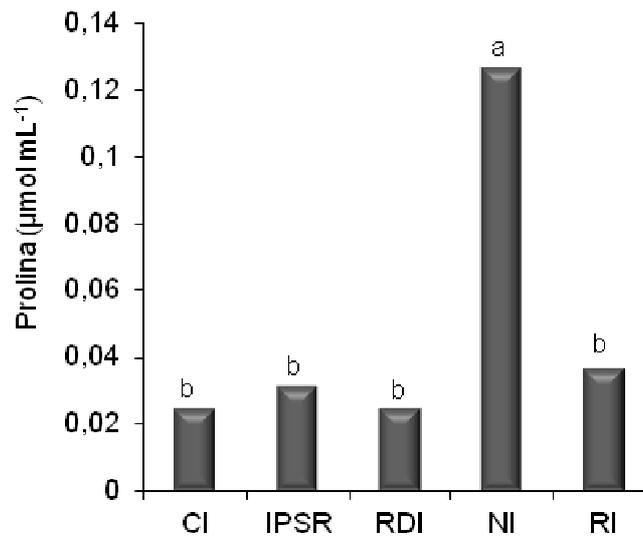


Figura 25: Acúmulo de prolina livre em plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob tratamento controle (CI), irrigação parcial do sistema radicular (IPSR), déficit de irrigação regulado (RDI), não irrigado (NI) e após reirrigação do tratamento NI (RI). As avaliações foram feitas ao final do experimento. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

#### 4.8. Ontogenia foliar

Durante a ontogenia foliar foram avaliados os efeitos não-estomáticos de folhas em crescimento por meio das variáveis da fluorescência e por meio da estimativa do teor de clorofilas (intensidade de verde, ou índice SPAD). Verificase que para o tratamento NI houve redução nos valores da relação  $F_v/F_m$  aos cinco e aos 13 DAAT (Figura 26A). Um dia após a reirrigação, neste tratamento, houve uma pequena redução nos valores de  $F_v/F_m$ , quando comparado ao tratamento CI. Contudo, os valores desta variável ficaram acima de 0,75, valores estes considerados adequados para uma boa atividade do FSII (Mohammed et al., 2003). A variável PI mostrou pouca variação entre os tratamentos, e em todos os dias avaliados, não houve diferença entre os tratamentos, exceto aos cinco DAAT em que o valor de PI foi maior no tratamento NI em relação aos demais. Os valores de PI variaram entre próximo de 1, quando as folhas estavam muito jovens [ $\approx 10$ cm no comprimento da nervura central (CNC)] até o máximo de 7,

quando as folhas já tinham atingido o tamanho máximo ( $\approx 30\text{cm}$  no tratamento CI) (Figura 26B).

Os valores do índice SPAD variaram de 10 (em folhas muito jovens) a 40 (folhas completamente expandidas) (Figura 26C). Como mostrado nas demais variáveis relacionadas à ontogenia, até cinco DAAT, os valores de todas as variáveis, incluindo índice SPAD, incrementaram acentuadamente. Contudo, não houve diferenças entre os tratamentos, e aos 11 DAAT no tratamento NI, houve uma pequena redução nesta variável quando comparado aos outros tratamentos, mas em todo o período avaliado, não houve diferenças significativas entre os tratamentos estudados.

Os efeitos dos tratamentos sobre o crescimento das plantas de mamoeiro também foram avaliados durante a ontogenia foliar. A suspensão da irrigação nos dois lados do sistema radicular (tratamento NI) causou redução no comprimento da nervura central da folha (CNC) a partir do segundo dia do início da aplicação do tratamento. Nesta data, o valor do CNC deste tratamento foi próximo de 20 cm e permaneceu até o momento da reirrigação. Após a reirrigação, o valor CNC retornou ao crescimento e atingiu o valor de 25cm. Para esta variável, as plantas do tratamento NI foram mais comprometidas com a limitação hídrica. Ao longo do tempo, as plantas do tratamento CI apresentaram o maior CNC (30 cm). Este valor foi observado aos 11 DAAT e permaneceu até o final do experimento. Cinco DAAT, o CNC dos tratamentos IPSR e RDI apresentou valor intermediário entre tratamentos CI e NI, e nesses tratamentos, IPSR e RDI, a partir do quinto DAAT, esta variável apresentou crescimento menos intenso comparado ao tratamento controle (Figura 26D). O CNC mostrou-se muito sensível à redução na disponibilidade hídrica do solo, o que pode ser considerada como uma variável muito importante a ser utilizada na avaliação do estado hídrico do mamoeiro.

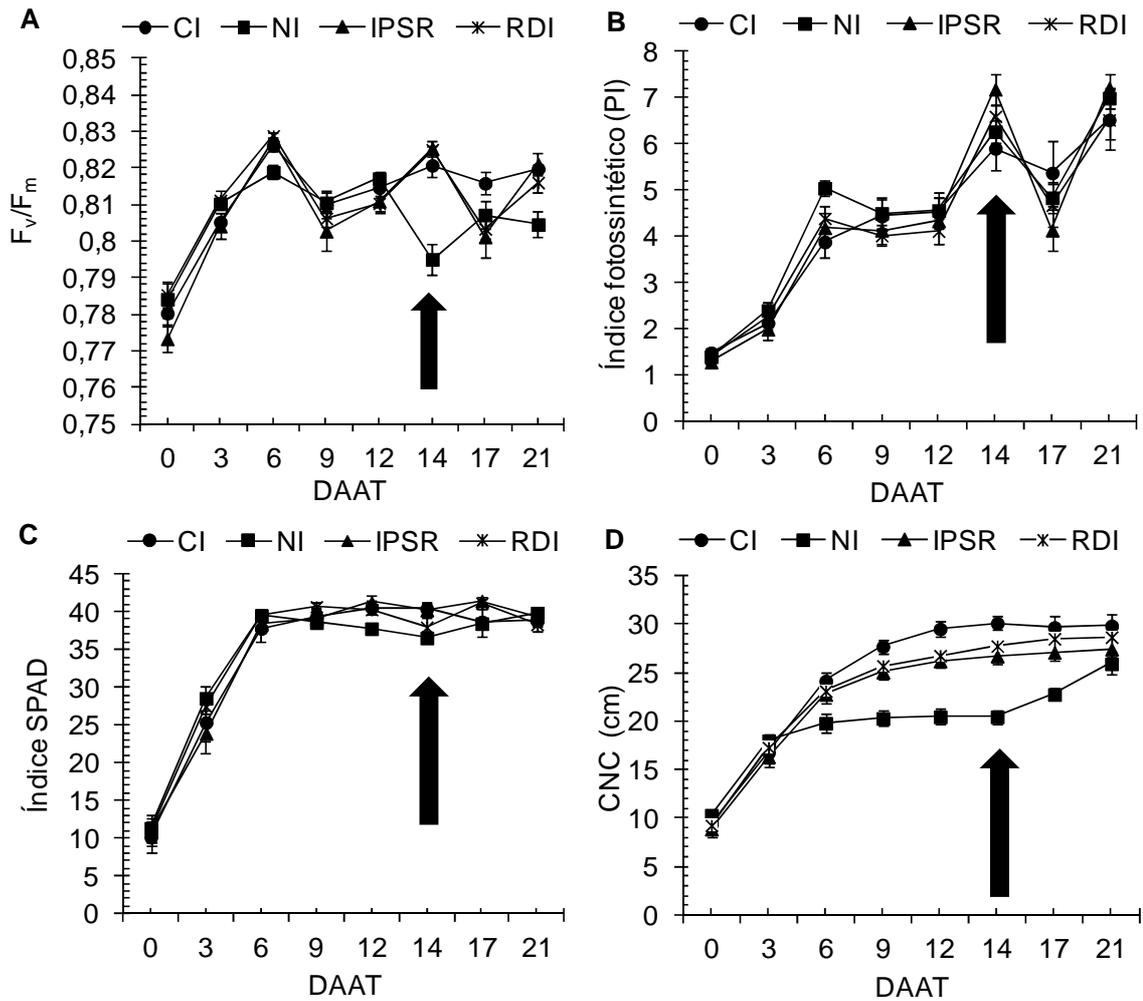


Figura 26: (A) Relação  $F_v/F_m$ , (B) índice fotossintético (PI), (C) índice SPAD e (D) comprimento da nervura central (CNC) durante a ontogenia foliar na primeira folha recentemente lançada de plantas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob tratamento CI, IPSR, RDI e NI. A seta indica o momento da reirrigação do tratamento NI.

## 5. DISCUSSÃO

A disponibilidade de água mundial tem se tornado cada vez mais limitada e as práticas de irrigação de economia de água, tais como a irrigação parcial do sistema radicular (IPSR), devem ser exploradas. A IPSR é uma técnica de irrigação com o objetivo de aplicar água no sistema radicular de forma localizada, e pode alterar os mecanismos de sinalização química e hidráulica da raiz-parte aérea na planta. A partir das modificações causadas nas relações hídricas e fitormonais, a técnica IPSR pode influenciar o metabolismo da parte aérea (Mingo et al., 2004).

No presente estudo, a utilização de vasos de PVC (com capacidade de 15L), permitiu uma lenta redução no estado hídrico do substrato e das plantas de mamoeiro ao longo do tempo, com uma diferença significativa entre os tratamentos IPSR, RDI e NI e, conseqüentemente, teve efeitos sobre a assimilação de carbono durante o período de crescimento (Figs. 2 e 4). Torna-se importante ressaltar que após a alternância do ciclo 'secagem-irrigação' no tratamento IPSR, e da reirrigação do tratamento NI, os valores de potencial hídrico do solo retornaram aos valores iniciais, permitindo paralelamente a recuperação das plantas de mamoeiro submetidas a estes tratamentos. De acordo com Hsiao (1990), as plantas submetidas à irrigação parcial da raiz, parte da rizosfera fica sempre umedecida e normalmente a condição hídrica da planta equilibra com a parte mais úmida da zona radicular.

Com a redução de água do substrato, os valores das trocas gasosas das plantas submetidas a IPSR ficaram muito próximos das plantas submetidas a RDI

e das plantas controle, sendo que para a variável  $g_s$ , a redução hídrica do substrato teve um efeito muito maior em IPSR e RDI ao longo do experimento. Estes tratamentos não diferiram aos nove DAAT, data do primeiro ciclo de alternância da IPSR. Já aos 14 DAAT (data do segundo ciclo de alternância e da reirrigação de NI), os valores de  $g_s$  em IPSR ficaram mais próximos a NI e os valores de RDI ficaram próximos aos do tratamento controle. No entanto, ao longo de todo período avaliado, os valores em  $g_s$  dos tratamentos IPSR e RDI ficaram próximos, não diferindo estatisticamente, e as diferenças encontradas entre estes tratamentos foram menores do que as encontradas entre IPSR e CI (Fig. 4B).

A condutância estomática é um dos principais processos fisiológicos afetados pela irrigação parcial da raiz. Com isso, um fechamento parcial dos estômatos pode conduzir a um decréscimo na taxa transpiratória ( $E$ ) e, em algumas situações, pode reduzir ou mesmo manter a taxa de fotossíntese líquida ( $A$ ) nos níveis da planta controle, e assim causar um aumento na eficiência do uso da água (EUA) (Bravdo, 2005). Os efeitos na EUA e na eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) irão depender dos efeitos diferenciados da técnica de IPSR em  $A$ ,  $g_s$  e  $E$ . As respostas em  $g_s$  e  $E$  são os principais efeitos desta técnica sobre as trocas gasosas das plantas, e esta informação é a base da aplicação da IPSR na tentativa de economia de água nas culturas de interesse agrônomo.

O déficit hídrico no solo pode afetar o processo fotossintético por meio dos efeitos estomáticos e não-estomáticos. O efeito estomático é a resposta primária e leva a uma menor disponibilidade de  $CO_2$  nos espaços intercelulares, reduzindo a assimilação nos sítios de carboxilação da Rubisco (He e Lee, 2001; Faria et al., 1996; Farquhar e Sharkey, 1982). Já os efeitos não-estomáticos estão relacionados às alterações na maquinaria fotoquímica, como degradação de clorofilas, redução da atividade e concentração da Rubisco, fotoinibição, taxa de transferência de elétrons e redução da eficiência fotoquímica do FSII (Flexas e Mendrano, 2002; Lawlor e Cornic, 2002).

O principal fator que causa queda de taxas fotossintéticas durante o déficit hídrico é a reduzida difusão do  $CO_2$  atmosférico ao sítio de carboxilação (Flexas et al., 2006), em parte devido ao fechamento dos estômatos (Chaves, 1991), condicionando menores valores de  $A$  e aumento na temperatura foliar. Quando as plantas estão nestas condições, normalmente ocorre um decréscimo simultâneo de  $A$  e  $g_s$  (Ni e Pallardy, 1992). A manutenção da abertura estomática, nestas

condições, deve-se à capacidade que algumas plantas apresentam em extrair água do solo de forma rápida o suficiente para compensar perdas na assimilação de carbono. Este tipo de adaptação pode ser alcançado em plantas com sistemas radiculares profundos (Chaves, 1991; Turner, 1986). No entanto, alguns autores relatam que mesmo com restrição de água no solo, a taxa da assimilação de CO<sub>2</sub> pode não ser comprometida (Campos et al., 2009; de Souza et al., 2005; 2003). Esta resposta tem sido explicada pela relação não linear entre  $A$  e  $g_s$  em valores elevados de  $g_s$  (During et al., 1996). Em contrapartida, a relação entre a  $E$  e  $g_s$  é linear em baixos valores de  $g_s$  (Kang et al., 2001). Nessas circunstâncias, diminuições em  $A$  e em  $E$  podem indicar um mecanismo estomático com maior ou menor eficiência de uso da água, implicando na economia de água pela planta.

Normalmente, a taxa fotossintética da planta mostra uma resposta de saturação quando os estômatos estão abertos, enquanto a taxa de transpiração mostra uma resposta mais linear. Com o uso da IPSR, espera-se que ocorra a diminuição na abertura estomática, com redução substancial da perda de água pelo fluxo de transpiração, mas com pouco efeito sobre a taxa de fotossíntese, o que não comprometeria a produtividade da cultura, como foi observado nos resultados encontrados por de Souza et al. (2005), trabalhando com videiras. Estes autores também observaram que sob condição de RDI, não foi observado comprometimento na assimilação fotossintética de carbono. Contudo, ao se avaliar a taxa fotossintética de plantas inteiras de videiras cultivadas sob condição de campo em RDI, Tarara et al. (2011) observaram que esta técnica causou redução da assimilação fotossintética do carbono.

De uma maneira geral, para o presente trabalho, a queda nos valores de  $g_s$  em plantas de mamoeiro foi mais pronunciada do que a de  $A$  e de  $E$  para os tratamentos IPSR e RDI. Com isso, foi possível verificar que em baixos valores de  $g_s$ , qualquer variação na abertura dos estômatos afeta o valor de  $A$ . Em mamoeiro, a taxa fotossintética inicia a redução em valores de  $g_s$  abaixo de  $0,4 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Campostrini et al., 2010). Contudo, em relação ao tratamento controle, os tratamentos IPSR e RDI causaram fechamento estomático, principalmente aos 14 DAAT, o que contribuiu para a redução da taxa fotossintética líquida nesta data. Embora essa redução em  $g_s$  tenha provocado um maior aumento da EUA, esta redução em  $g_s$  e, conseqüentemente em  $A$ , provocou também redução na massa seca total das plantas de mamoeiro.

Alguns trabalhos relatam que no mamoeiro sob limitações hídricas, a taxa fotossintética das plantas foi comprometida (Campostrini et al., 2010; Campostrini e Glenn, 2007). De fato, os estômatos das folhas do mamoeiro são extremamente sensíveis à limitação hídrica no solo e no ar (Mahouachi et al., 2012, 2007; Campostrini et al., 2010, 2007; Marler e Mickelbart, 1998) e o ABA é incrementado nas folhas e raízes do mamoeiro sob esta condição (Mahouachi et al., 2007). Uma vez que o ABA promove o fechamento estomático (Davies et al., 2005), neste experimento com papaya, a redução em  $g_s$  pode estar associada a maior concentração deste fitormônio nas plantas dos tratamentos NI, IPSR e RDI. Estas informações mostram a sensibilidade da taxa fotossintética líquida avaliada pela assimilação de  $CO_2$  do mamoeiro às técnicas de IPSR e RDI, bem como a redução significativa das trocas gasosas das plantas NI.

Os estômatos desempenham uma função importante na regulação da perda de água pelas folhas das plantas pelo processo transpiratório, e são extremamente sensíveis às mudanças no processo contínuo de solo-planta-atmosfera (Buckley, 2005). Com o aumento da demanda evaporativa, os estômatos geralmente promovem essa redução na transpiração, fechando em um padrão exponencial com o aumento do  $DPV$  (Monteith, 1995). Os resultados encontrados no presente estudo, em plantas sob os tratamentos IPSR e RDI, mostraram uma maior sensibilidade das plantas nestes tratamentos relacionados a  $g_s$  com o aumento do  $DPV_{ar}$ , assim como mostra um efetivo controle estomático em ambas as técnicas. Ou seja, as plantas submetidas a estes tratamentos tornam-se mais sensíveis à ação do  $DPV_{ar}$  do que as plantas com irrigação total. De fato, Collins et al. (2010) mostraram que as plantas de videiras cultivadas em condição de IPSR aumentaram a sensibilidade dos estômatos ao  $DPV_{ar}$  (Fig. 10).

As plantas diferem na capacidade dos estômatos em controlar o estado hídrico. As respostas das plantas com comportamento isohídrico (controle rígido) vs. anisohídrico (controle limitado) parecem estar envolvidas em uma interação entre o estado hídrico na folha e a sensibilidade estomática ao ABA. Por exemplo, o milho (*Zea mays* L.) e o álamo (*Populus euramericana* cv I-214) foram classificados como plantas isohídricas, mostrando um controle estomático altamente responsivo, mantendo assim, o potencial hídrico na folha quase que constante ao longo do dia, independente das condições ambientais ou do estado de umidade do solo. Em contrapartida, o potencial hídrico foliar em espécies

vegetais anisohídricas, como girassol (*Helianthus annuus* L. cv. Albena) e cevada (*Hordeum vulgare* L.), tende a variar de acordo com as condições ambientais e é menor em plantas não estressadas (Tardieu e Simonneau, 1998).

Torres-Netto (2005) trabalhando com dois genótipos de mamoeiro (Golden e Híbrido UENF/Caliman 01) sob condições de estresse hídrico, observou uma redução no potencial hídrico da folha, no teor relativo de água e na condutância estomática. Tal fato mostra que, nas condições estudadas, os genótipos apresentaram uma resposta do tipo anisohídrico, como proposto por Tardieu (1995). Resultados similares também foram encontrados no presente estudo, em que as plantas de mamoeiro submetidas aos tratamentos IPSR e RDI tiveram uma resposta estomática bastante expressiva a condição hídrica do solo, mostrando características de uma planta do tipo anisohídrica. Essas respostas estão diretamente influenciadas pelas condições em que as plantas estão sendo cultivadas, como o tipo de substrato, as condições ambientais e a intensidade do estresse hídrico imposto às plantas.

A redução simultânea do potencial hídrico do substrato e de  $g_s$  dos tratamentos sob restrição de água, permitiu que as plantas sob IPSR tivessem uma menor perda de água do que as plantas do tratamento controle (Fig. 4C). Devido ao fechamento parcial dos estômatos, a variação mínima em  $A$  e o decréscimo de  $E$  em plantas submetidas a estes tratamentos resultou em um aumento na eficiência do uso da água (EUA,  $A/E$ ) (Fig. 7). Em relação à variação em  $A$  e ao decréscimo de  $g_s$  somente teve uma melhoria significativa na eficiência intrínseca do uso a água (EIUA,  $A/g_s$ ) para o tratamento IPSR (Fig. 8). No entanto, em relação a todos os tratamentos avaliados, aquele que apresentou uma melhor EUA e EIUA foi o tratamento NI. Embora este tratamento tenha apresentado melhoria na eficiência do uso da água, foi o que apresentou menor acúmulo de massa seca no final do experimento (Fig. 23; Tab. 2). Em plantas de milho (Kang et al., 1998) e de pimenta (Cantore et al., 2000), a transpiração foliar ( $E$ ) diminuiu substancialmente sob irrigação parcial da raiz.

De um modo geral, as eficiências instantâneas ( $A/E$ ) e intrínsecas ( $A/g_s$ ) de uso da água deste trabalho acompanharam a diminuição gradativa de  $g_s$  e tiveram os valores reduzidos sob deficiência hídrica no substrato. Chaves et al. (2004) relataram que EIUA aumenta em resposta ao déficit hídrico devido ao fechamento dos estômatos induzido pela seca. Resultados similares também foram

encontrados por Campos et al. (2009) em plantas de tomate submetidas à irrigação parcial da raiz.

Geralmente, após a interrupção do déficit hídrico, as trocas gasosas tendem a voltar ao normal, mas nem sempre retornam aos valores anteriormente mensurados antes do estresse. Essa não-recuperação pode ser observada se os danos forem severos ao ponto de comprometer o processo fotoquímico (redução no transporte de elétrons, reduzindo assim a formação de ATP e NADPH) e o processo bioquímico (redução na eficiência carboxilativa e/ou a quantidade/atividade da Rubisco e de outras enzimas do metabolismo fotossintético) (Lu e Zhang, 1999). A recuperação completa da fotossíntese é lenta quando a planta chega ao ponto de murcha permanente, variando com a espécie em estudo, com o tipo de solo e com o método de aplicação da água de irrigação. Os resultados do presente estudo mostram que após 14 dias de imposição ao estresse hídrico em plantas de mamoeiro, a recuperação de  $A$  do tratamento NI após a reirrigação teve uma recuperação de 76%. Segundo Chaves et al. (2009), a recuperação da taxa fotossintética após a reirrigação é fundamental para prever a capacidade da planta de resistir ao estresse e prevenir grandes perdas de produção.

Neste estudo, foram realizadas medidas da eficiência do uso da água diretamente pelo cálculo da relação  $A$  e  $E$  (Fig. 7) como pela relação entre  $A$  e  $g_s$  (Fig. 8) durante o período experimental. Adicionada às duas técnicas, a EUA também foi determinada pela composição isotópica do carbono estável ( $\delta^{13}\text{C}$ ) das folhas (Fig. 11). As plantas discriminam o  $^{13}\text{C}$  por ser mais pesado quando fixam o carbono por meio da fotossíntese (O'Leary, 1988), e assim a proporção de  $^{13}\text{C}$  para  $^{12}\text{C}$  em tecidos de plantas é menor do que a da atmosfera. Assim, a  $\delta^{13}\text{C}$  é um indicador da eficiência relativa de assimilação de  $\text{CO}_2$  para perda de água, e reflete ao longo do tempo, o efeito da condição hídrica das plantas na fotossíntese durante a estação de crescimento (de Souza et al., 2005; Farquhar e Richards, 1984). Segundo Osório et al. (1998), a EUA integrada no tempo não ocorre quando as medidas da taxa fotossintética são calculadas de maneira instantânea (medidas pontuais). Em plantas  $\text{C}_3$ , existe uma variabilidade intraespecífica na eficiência do uso da água que vem sendo correlacionada com a discriminação do  $^{13}\text{C}$ , durante a assimilação de  $\text{CO}_2$  (de Souza et al., 2005; Virgona e Farquhar, 1996).

A composição isotópica de carbono está relacionada à concentração interna e à concentração atmosférica de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) e, portanto, depende tanto da condutância estomática ( $g_s$ ) quanto da fotossíntese ( $A$ ) (Farquhar et al., 1982). Se  $A$  e  $g_s$  variam proporcionalmente, é possível que a concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) se mantenha constante com o intuito de otimizar as trocas gasosas (Schulze e Hall, 1982). Os resultados deste estudo mostram que a relação  $C_i/C_a$  foi significativamente menor no NI, seguido da IPSR e RDI, diferindo do tratamento controle, com maior valor encontrado neste tratamento. De acordo com Bacon (2004), menores valores (valores mais negativos) de  $\delta^{13}\text{C}$  estão relacionados aos elevados valores da relação  $C_i/C_a$ , ou seja, valor baixo de  $C_i/C_a$  pode ser um diagnóstico de uma elevada eficiência no uso da água (EUA). Em plantas  $\text{C}_3$  cultivadas em boas condições hídricas, o valor da relação  $C_i/C_a$  está em torno de 0,7 (Farquhar et al., 1989).

Os resultados da  $\delta^{13}\text{C}$  mostram uma melhor EUA nos tratamentos NI seguido dos tratamentos IPSR e RDI, o que sugere que a composição isotópica do carbono aumenta com o controle estomático devido a uma maior fixação do carbono, ou uma menor perda de carbono pela transpiração e, com isso, aumenta a EUA destes tratamentos comparados ao tratamento CI (Fig.11). Além disso, é bem documentado que o estresse hídrico modifica a EUA e a composição isotópica de carbono em diferentes espécies (de Souza et al., 2005; Osório et al., 1998; Farquhar e Richards, 1984). Gibberd et al. (2001) encontraram uma relação linear negativa entre a eficiência da transpiração e a discriminação do  $^{13}\text{C}$ . Resultados similares foram encontrados no presente estudo, assim como foi encontrado uma relação negativa entre  $A/g_s$  e  $\delta^{13}\text{C}$  (Fig. 12). Os resultados destas duas análises demonstram que os tratamentos com restrição hídrica foram mais eficientes com o uso da água comparados à planta controle (Fig. 12).

A determinação dos pigmentos fotossintéticos pode ser uma importante ferramenta no diagnóstico de estresse em plantas (Hendry e Price, 1993), potencializando o uso do Medidor Portátil de Clorofila (MPC). Segundo estes autores, o conteúdo de pigmentos fotossintéticos, principalmente as clorofilas, pode ser afetado devido à ação de fatores ambientais, do estresse hídrico, da poluição industrial e da variação da temperatura. O decréscimo da concentração de pigmentos fotossintéticos em resposta ao estresse hídrico, por exemplo, pode

também ter uma função adaptativa, diminuindo a captação de luz nessas plantas (Chaves, 2003).

Os valores do índice SPAD foram decrescentes durante o período de crescimento em todos os tratamentos como mostrado na Figura 13. Contudo, foi observado uma maior diminuição do valor para o tratamento controle (18,6%). Para este tratamento, essa maior queda do valor pode ter ocorrido devido às condições “de luxo” de água em que as plantas mantiveram durante todo período avaliado. Embora tenha sido controlada ao máximo a quantidade de água no substrato, um pequeno excesso de água pode ter acelerado o processo de clorose em relação aos demais tratamentos. Segundo Castro (2005), para o mamoeiro, somente em valores abaixo de 30 a eficiência fotoquímica é comprometida. Essa informação indica que o déficit hídrico nos tratamentos IPSR, RDI e NI não afetou em grande intensidade as plantas de mamoeiro genótipo Golden em nível não estomático. Ao contrário dos valores encontrados neste estudo, outros trabalhos realizados com a mesma espécie e o mesmo genótipo, encontraram uma degradação acentuada de clorofila por meio do índice SPAD (Torres-Netto, 2005; Castro, 2005; Reis et al., 2004; Torres-Netto et al., 2002), mostrando que o estresse hídrico do solo causou não apenas efeitos estomáticos por meio das medidas de trocas gasosas, mas também os efeitos não-estomáticos por meio da degradação das moléculas de clorofila. As condições de cultivo diferentes podem explicar os resultados contraditórios.

Muitos estudos utilizaram a emissão da fluorescência da clorofila como uma ferramenta sensível que pode ser aplicada para detectar o estado fisiológico de folhas associado à fotoquímica e ao desempenho da planta sob vários tipos de estresses (Baker e Rosenqvist, 2004). A fotossíntese, e particularmente a atividade do FSII, podem ser avaliadas por meio da cinética rápida da fluorescência de clorofila *a*, que é emitida nas folhas de plantas adaptadas ao escuro, e após este período de ausência de luz, estas folhas são iluminadas com um pulso de luz saturante. De acordo com Bolhàr-Nordenkampf et al. (1989), os valores de  $F_v/F_m$  considerados ideais, quando uma planta não está sob estresse, devem permanecer entre 0,75 a 0,85, representando a probabilidade de 75 a 85% do elétron absorvido pelos pigmentos fotossintéticos efetuar a redução da  $Q_a$  no FSII.

Neste estudo, o declínio das taxas de trocas gasosas e do índice SPAD ao longo do período avaliado foi acompanhado pela redução dos valores da relação  $F_v/F_m$ . Mesmo com uma pequena redução em  $F_v/F_m$  é possível notar que não houve dano fotoinibitório nas plantas de mamoeiro submetidas ao estresse hídrico. Contudo, principalmente para os tratamentos IPSR e NI pode-se considerar que  $A$  foi controlado em uma pequena intensidade pelos efeitos não-estomáticos associados à eficiência fotoquímica do FSII (Figs. 13 e 14). Além disso, para uma melhor certeza desta informação, torna-se importante a realização de novos experimentos para comprovar tal afirmativa.

Diversos autores relatam que, em folhas de plantas não-irrigadas, ou em plantas submetidas a outros tipos de estresses, a diminuição da relação  $F_v/F_m$  indica a ocorrência de um dano fotoinibitório no FSII (Angelopoulos et al., 1996; Araus e Hogan, 1994; Yang et al., 1996; Björkman e Demming, 1987). O que acontece é que possíveis reduções nos valores de  $F_v/F_m$  podem representar tanto uma regulação fotoprotetora reversível como uma inativação irreversível do FSII (Long et al., 1994; Araus e Hogan, 1994).

Mesmo com a queda em  $A$  nos tratamentos IPSR e NI, os resultados demonstram que existe uma certa tolerância deste genótipo de mamoeiro a um dano acentuado do aparato fotoquímico das folhas, nas plantas cultivadas em condição de casa de vegetação, uma vez que um grande número de dados ficou acima dos valores de 0,75 para a razão  $F_v/F_m$ . Estes resultados evidenciam que o estresse hídrico aplicado não causou um comprometimento acentuado na maquinaria fotoquímica destas plantas. Entretanto, Reis et al. (2004) não encontraram o mesmo padrão de resposta, mostrando que o estresse hídrico do solo causou efeitos não-estomáticos em plantas de mamoeiro submetidas ao estresse hídrico.

Em muitos estudos de espécies de plantas, a relação  $F_v/F_m$  é muito utilizada como um parâmetro indicador de estresse, embora nem sempre essa relação é sensível o suficiente para observar as diferenças entre diversos tratamentos (Stirbet e Govindje, 2011), principalmente para ser utilizado como um parâmetro adequado para seleção de genótipos (Van Heerden et al., 2003a; 2003c; Haldimann, 1997; Hansen et al., 1994). Com isso, um índice que pode demonstrar uma maior sensibilidade aos efeitos dos fatores ambientais foi criado, denominado índice fotossintético (PI). Embora alguns trabalhos tenham mostrado

que a variável PI pode ser mais sensível à ação dos fatores do ambiente do que a relação  $F_v/F_m$  (Živčák et al., 2008; Thach et al., 2007), neste presente trabalho, a variável PI não se mostrou mais eficiente do que  $F_v/F_m$  em avaliar os efeitos da limitação hídrica sobre o processo fotoquímico das plantas de mamoeiro, visto que as respostas foram semelhantes ao longo do experimento.

Nas condições do presente trabalho, a maquinaria fotoquímica do mamoeiro apresentou certa tolerância à deficiência hídrica, mesmo no tratamento NI com tensão de água no substrato de -180kPa (máximo dia de estresse), e com a recuperação após a reirrigação. Esse mesmo padrão de resposta relacionado aos efeitos da limitação hídrica do solo sobre a eficiência fotoquímica foi encontrado por Marler e Mickelbart (1998) em mamoeiro cultivado sob condição de campo (FFF máximo de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) com limitação hídrica de -68kPa no solo. Contudo, Torres-Netto (2005) mostrou que em plantas de mamoeiro cultivadas em FFF máximo de  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a limitação hídrica do solo (máximo estresse com 20% de umidade, 20 dias de estresse) comprometeu os valores da relação  $F_v/F_m$ .

O estresse hídrico pode incrementar a suscetibilidade à fotoinibição (Lu e Zhang, 1998), uma vez que o estresse hídrico causa fechamento estomático e a redução em  $g_s$  pode comprometer a chegada de  $\text{CO}_2$  aos sítios de carboxilação da Rubisco. Sob limitação de  $\text{CO}_2$  no ciclo de Calvin-Benson não há gasto de ATP e NADPH (redução do consumo de poder redutor). Como resultado, os fotossistemas não conseguem dissipar o excesso de energia, mas continuam recebendo a energia luminosa. Caso o sistema enzimático, bem como outros relacionados à dissipação da energia não funcionem de maneira eficiente, o dano fotoquímico, principalmente no FSII, pode acontecer de maneira intensa (redução em  $F_v/F_m$ , qP e outras variáveis da fluorescência). Entretanto, neste experimento, as plantas de mamoeiro (FFF máximo de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se mostraram eficientes na dissipação da energia luminosa, evidenciado pela não alteração acentuada nas variáveis relacionadas à eficiência fotoquímica ( $F_v/F_m$ , PI, índice SPAD). Estas informações podem ser corroboradas por meio das avaliações das curvas OJIP no dia máximo de estresse para o tratamento NI (Fig. 17). Uma vez que as formas das curvas podem ser sensivelmente alteradas por estresses causados por luz, temperatura, seca e outros fatores ambientais (Thach et al., 2007; Strasser et al., 2000; Kruger et al., 1977), neste presente estudo as formas

das curvas não foram alteradas em grande intensidade com os tratamentos aplicados, evidenciando a tolerância da maquinaria fotoquímica deste genótipo à limitação de água no substrato.

A variação do aumento da área acima da curva da fluorescência normalizada pela fluorescência variável ( $F_m$ ) (Strasser et al., 2004) permite uma estimativa do tamanho do *pool* da quinona funcional (Laza'r, 1999), ou seja, a quantidade de elétron necessária para reduzi-la totalmente (Joliot e Joliot, 2002, 1971). Tanto aos nove quanto aos 14 DAAT, os resultados desta variável não foram comprometidos com a aplicação dos tratamentos. Aos 14 DAAT, em todos os tratamentos, foi possível observar que houve uma pequena diminuição nos valores de  $F_m$ , principalmente para o tratamento NI.

A recuperação dos valores de trocas gasosas, da relação  $F_v/F_m$  e da variável PI para o tratamento NI mostra que, embora tenha ocorrido uma queda dos valores durante o incremento do estresse, após a reirrigação, os valores destas variáveis retornam a valores muito próximos aos iniciais, o que indica que este genótipo de mamoeiro, devido à capacidade de recuperação, tem uma certa tolerância ao estresse hídrico nas condições de cultivo em que as plantas foram impostas. Deve-se ressaltar, no entanto, que esta abordagem dá apenas uma estimativa aproximada do *pool* da quinona funcional. Este resultado pode mostrar que as plantas do genótipo Golden deste estudo podem ter um eficiente sistema enzimático, bem como outros mecanismos de dissipação de energia, o que pode evidenciar uma alta capacidade de dissipação da energia luminosa por este genótipo. Certamente, um maior número de trabalhos deve ser realizado para comprovar esta alta capacidade deste genótipo.

A maioria das culturas é altamente sensível ao estado hídrico do solo. As pequenas mudanças na disponibilidade de água podem ter grandes impactos sobre a produtividade e a qualidade das culturas (Hsiao, 1973; Salter e Goode, 1967). De acordo Escalona et al. (1999), há amplas evidências de que a água é um fator limitante e que regula a qualidade e produtividade da videira (*Vitis vinifera* L.) com a fotossíntese sendo afetada principalmente por meio dos efeitos sobre o fechamento dos estômatos. Em vista disso, técnicas para investigar o uso da temperatura da folha individual, ou do dossel da planta, como um indicador de estresse hídrico da planta, passaram a ser alvo de estudo partindo do princípio de que o fechamento de estômatos, pela restrição de água no solo, aumenta a

temperatura foliar (Jones, 2004). Segundo Fuchs (1990) e Aston e Van Bavel (1972), o uso das imagens térmicas por infravermelho pode ser uma abordagem alternativa para a utilização de temperatura da folha como uma estimativa da condutância estomática, e tal técnica pode ser aplicada ao mamoeiro.

A regulação estomática é um fator determinante da fotossíntese das plantas e garante o equilíbrio ideal entre a taxa fotossintética, a perda de água e temperatura da folha (Costa et al., 2013). O fechamento dos estômatos pelo déficit hídrico minimiza a perda de água pela transpiração. Por outro lado, por meio da diminuição da transpiração, o resfriamento evaporativo também diminui, resultando em altas temperaturas foliares (Jones e Vaughan, 2010; Jones, 1992). Portanto, a condutância estomática pode ser estimada com base na temperatura das folhas (Costa et al., 2013; 2012; García-Tejero et al., 2011; Jones, 2004; 1999).

Nas plantas submetidas ao tratamento NI, o aumento da temperatura foliar em torno de 5,9°C, e para o tratamento de IPSR, uma elevação em 4,9°C em relação às plantas controle (Fig. 19), indicam a ação da condutância estomática no controle da transpiração. Com isso, uma sinalização da raiz para parte aérea das plantas no tratamento IPSR, como nos demais tratamentos em que houve redução na disponibilidade hídrica do substrato, promoveu o fechamento do estômatos para evitar a perda de água pela transpiração, e com isso, provocou o aumento na temperatura das folhas. Sendo assim, a temperatura foliar das plantas de mamoeiro no tratamento IPSR foi menor, em torno de 1°C, em relação a plantas não irrigadas. Este resultado indica de fato que no mamoeiro, sob condições de limitação hídrica, provavelmente houve uma forte relação com a concentração de ABA (Mahouachi et al., 2007), sendo este fitormônio relacionado com o fechamento estomático (Davies et al., 2002; Kang e Zhang, 2004; Schachtman e Goodger, 2008). A variação da temperatura foliar encontrada entre os tratamentos deste estudo está de acordo com Taiz e Zeiger (2013), que afirmam que a temperatura foliar pode subir de 4 a 5 °C sob luz solar plena, próximo ao meio-dia.

As imagens térmicas têm sido usadas com sucesso como uma ferramenta eficaz para selecionar mutantes de espécies modelo como de *Arabidopsis* (Costa et al., 2013). Liu et al. (2011) relataram que as menores temperaturas foliares sob condições de seca foram positivamente correlacionadas com acúmulo de

biomassa. Os resultados do presente estudo estão de acordo com essa afirmação, em que o acúmulo de massa seca das plantas do tratamento controle foi maior comparado aos demais (Fig. 23). As condições climáticas dos dias avaliados também influenciaram nas respostas das plantas, resultando em maior índice térmico (Fig. 21). Estes resultados estão de acordo com a literatura, os quais demonstram que as diferenças mais claras e significativas entre os tratamentos de irrigação foram alcançadas com o incremento do estresse (Costa et al., 2013; 2012).

Sabe-se que o estresse hídrico é um dos principais fatores ambientais que reduz a fotossíntese e com isso, limita o crescimento das plantas, a produção e a qualidade da cultura. O nível de deficiência hídrica que reduz o crescimento difere entre e dentro das espécies, uma vez que as características de crescimento e desenvolvimento podem ser diferentes. Por outro lado, a capacidade de recuperação da planta depende da velocidade e da intensidade do estresse imposto (Catuchi, 2012).

A imposição do estresse para o tratamento NI provocou a redução do NF e a AF total, bem como o CNC foliar verificado durante o período de crescimento e pela avaliação da ontogenia deste órgão (Figs. 22 e 26). Ainda é possível observar que após a reirrigação, o NF voltou a aumentar, embora os valores tenham sido significativamente menores que os demais tratamentos. O efeito negativo na AF e no NF das plantas submetidas ao estresse hídrico é muito frequente nos estudos de déficit de irrigação (Ribeiro, 2012; Torres-Netto, 2005). Segundo Sá Sobrinho (1988), a AF depende grandemente do NF, embora seja bastante influenciada pela taxa de alongamento celular, enquanto o NF em si depende de processos de diferenciação e divisão celular. Távora e Melo (1991) em estudos com a cultura do amendoim sob estresse hídrico constataram que a redução no NF por planta contribuiu para a queda da AF total, do que a própria redução na AF unitária. Resende et al. (1981) observaram reduções na taxa de expansão foliar de plantas de feijão submetidas a estresse hídrico, em comparação a plantas irrigadas.

De acordo com Marler et al. (1994), a típica resposta do mamoeiro à limitação de água no solo é a queda das folhas mais velhas. Esta queda é precedida por uma intensa clorose associada à senescência foliar. Segundo os autores, a senescência acelerada das folhas permite a planta reduzir a perda de

água e, desta maneira, o mamoeiro pode suportar os períodos de déficit hídrico do solo. Ainda não se sabe ao certo se as raízes expostas à secagem do solo por longos períodos podem sobreviver e manter-se fisiologicamente ativas, ou perder o contato com o solo e, assim, reduzir a capacidade de absorver água (Romero et al., 2012).

Como foi visto no decorrer deste trabalho, apesar do potencial hídrico do solo ter reduzido para os tratamentos IPSR, RDI e NI, a atividade das raízes não foi comprometida de forma irreversível. Com a alternância de irrigação no tratamento IPSR e com a reirrigação no tratamento NI, foi observada uma recuperação completa das taxas de trocas gasosas no primeiro tratamento, e uma recuperação parcial no último (Fig. 4). Possivelmente, o lado que experimentou o estresse hídrico no tratamento IPSR, ou os dois lados quando foram reirrigados no tratamento NI, promoveram o crescimento de novas raízes em busca de água e nutrientes, após a reirrigação. De fato, por meio de uma pequena escavação no solo, este lançamento de raízes novas foi observado, mas sem quantificação.

Em relação à massa seca dos tratamentos supracitados, foi possível observar nos tratamentos IPSR e RDI uma redução significativa em 28% e 37% na massa seca das raízes ( $MS_R$ ) comparado ao tratamento CI. Para o volume radicular, os valores dos tratamentos IPSR e RDI foram significativamente iguais, e para o tratamento NI, houve uma redução significativa do volume das raízes em relação aos demais tratamentos. Os resultados mostram que embora o tratamento IPSR tenha sido submetido à alternância no ciclo 'secagem-irrigação', a restrição de água durante sete dias comprometeu o crescimento destes órgãos, principalmente quando avaliado pelo volume (Fig. 23). No entanto, mesmo com este comprometimento, para este tratamento, foi o órgão que obteve um maior incremento em relação aos demais.

Os trabalhos com IPSR mostram que a massa seca radicular, assim como o volume de raiz, são influenciados pelos ciclos 'secagem-irrigação' (Kang e Zhang, 2004). Alguns trabalhos também relatam que as raízes tendem a proliferar de regiões de alta disponibilidade de água para uma zona de raiz onde a água é desigualmente distribuída (Gallardo et al., 1994; Ben-Asher e Silberbush, 1992). Dry e Loveys (2000b) mostraram que o padrão de distribuição das raízes de videira foi alterado quando submetido à IPSR, com raízes mais desenvolvidas em camadas mais profundas do solo.

Ainda assim, pouco se sabe sobre a capacidade de recuperação das raízes que ficaram expostas à desidratação do solo quando são novamente umedecidos. Neste presente experimento, foram observados lançamentos de novas raízes após a irrigação dos vasos no tratamento IPSR por meio de escavação no substrato, o que evidencia que o sistema radicular do mamoeiro apresenta uma forte capacidade de regenerar raízes novas após a reirrigação (dados não-mostrados). No entanto, para o mamoeiro, esta capacidade de formação de raízes novas após a reirrigação necessita ser mais bem investigada para ser melhor compreendida.

Uma observação a ser feita é que caso o período em que ocorre o ciclo 'secagem-irrigação' seja muito longo, a restrição hídrica pode comprometer o crescimento de raízes, ou até mesmo chegar a morte. Em trabalhos onde a irrigação parcial do sistema radicular é fixa em apenas um lado da raiz, dependendo do ciclo da cultura, as raízes das plantas podem chegar à morte. Isto pode representar uma grande perda na capacidade de absorção de água e nutrientes, além de provocar problemas na sustentação das plantas, o que poderá causar tombamento em plantas de algumas espécies (Ribeiro, 2012).

Segundo Loveys et al. (2000), quando plantas são submetidas à IPSR observa-se que esta técnica controla o crescimento vegetativo, quando comparada à irrigação convencional. Resultados semelhantes foram encontrados por Torres-Netto (2005) estudando o efeito de estresse hídrico em dois genótipos de mamoeiro, cultivados em 24 dias sob estresse hídrico (vaso com 12L e 3 meses de idade). A limitação hídrica do solo (teor de umidade no solo de 20%) causou maior redução nas relações  $MS_{PA}$ ,  $MS_R$  e RMF em ambos os genótipos, entretanto, para o genótipo Golden (o mesmo genótipo deste estudo) os resultados foram inferiores quando comparados ao genótipo Híbrido UENF/Caliman 01. Já a relação da  $MS_{PA}/MS_R$  se mostrou inalterada. Wakrim et al. (2005) estudando o efeito da IPSR em feijão observaram que massa seca da parte aérea diminuiu 20% em comparação com plantas controle.

Como forma de adaptação ao estresse hídrico, as plantas devem evitar a dessecação celular, promovendo o influxo de água por meio do ajustamento osmótico como uma resposta bioquímica-fisiológica (Zhang et al., 1999). Durante estresses abióticos, ocorre acúmulo do aminoácido prolina, adicionalmente à ativação da atividade de enzimas antioxidantes. O acúmulo de prolina em plantas

representa uma importante resposta adaptativa a estresses abióticos, principalmente devido à sua propriedade osmoprotetora. Diversos trabalhos associam o acúmulo de níveis elevados de prolina e a tolerância a estresses osmóticos, como seca e salinidade (Hong et al., 2000)..

Segundo Ali et al. (2004), plantas submetidas a IPSR têm uma significativa redução na condutância estomática e um aumento no teor de prolina devido ao efeito da secagem do solo. No entanto, pouco se sabe sobre o papel da sinalização não-hidráulica em respostas a IPSR em acúmulo de prolina, principalmente no mamoeiro. Os resultados do presente estudo mostraram que houve significativo acúmulo de prolina para o tratamento com restrição total de água (acima de 300% comparado ao tratamento CI), e para o tratamento IPSR, teve um valor superior em 20% (Fig. 25). Este resultado indica que para este tratamento, não ocorreu uma elevada alteração metabólica ao ponto de desencadear uma elevação acentuada na concentração de prolina nas folhas. Esta resposta também pode ser observada para o tratamento RDI, o qual não diferiu do tratamento controle. Já para o tratamento NI, os elevados teores de prolina podem ter contribuído para o ajustamento osmótico e ter desempenhado um papel adicional de proteção do FSII das plantas durante a restrição hídrica. Neste presente experimento, os efeitos dos tratamentos foram mais associados às trocas gasosas e a um pequeno efeito da fase fotoquímica, do que associado ao metabolismo da prolina.

As plantas dos tratamentos IPSR e RDI, quando comparadas ao tratamento controle, apresentaram redução significativa na produção de massa seca total, o que pode evidenciar a sensibilidade do mamoeiro à aplicação dos tratamentos alternativos para elevar a eficiência no uso da água nas condições desta presente investigação. Contudo, futuros experimentos necessitarão ser executados sob condição de campo com o objetivo de verificar se a aplicação destes tratamentos em locais sem confinamento do sistema radicular em plantas adultas pode afetar a produtividade e qualidade dos frutos.

## 6. RESUMO E CONCLUSÕES

Em condição de casa de vegetação, plantas de mamoeiro, genótipo Golden, foram cultivadas em um sistema que permitiu a divisão de raízes, e desta forma foi possível aplicar quatro tratamentos de irrigação: completamente irrigado (CI), não irrigado (NI); irrigação parcial do sistema radicular (ISPR) e déficit de irrigação regulado (RDI). No tratamento CI, durante 21 dias de avaliações, a irrigação foi realizada nos dois lados das raízes na capacidade de campo. Nos tratamentos ISPR e RDI, 50% da quantidade de água do tratamento CI foram aplicados, sendo que para o ISPR apenas um lado da raiz foi irrigado, alternando os lados periodicamente a cada sete dias, em 2 ciclos de 'secagem e irrigação', e no tratamento RDI ambos os lados das raízes foram irrigados simultaneamente. No tratamento NI, a irrigação foi suspensa durante 14 dias, e após este período as plantas foram reirrigadas por seis dias com a mesma quantidade de água aplicada no tratamento CI. Nestas condições, a umidade do solo e as variáveis climatológicas foram monitoradas dentro da casa de vegetação, bem como foi quantificada a água aplicada em cada vaso, em cada tratamento. Os tratamentos foram aplicados nas plantas aos 96 dias de idade, e a partir desta data iniciaram as avaliações de crescimento, das trocas gasosas, da eficiência fotoquímica (índice SPAD e a emissão da fluorescência da clorofila), da discriminação isotópica do carbono, da termografia por infravermelho. O teor de prolina e a massa seca foram obtidos no final do experimento. A partir destas avaliações e da quantidade de água aplicada, foi possível calcular a eficiência intrínseca no uso da água (EIUA, A/gs), a eficiência no uso da água (EUA, A/E), e a eficiência

agronômica no uso da água (EAUA, g MS/L água aplicada). Durante os 21 dias de medições, foi possível avaliar na folha mais jovem, durante a ontogenia foliar, o comprimento da nervura central da folha (CNC) e a eficiência fotoquímica. Com base nos resultados obtidos, foi verificado que a aplicação dos métodos alternativos de irrigação denominados IPSR e RDI, promoveu uma economia de água de 50% em relação ao controle. No entanto, nestes tratamentos, houve uma redução na biomassa total em 27 %, sendo a redução de 28% e 37% na massa seca da raiz, 33% e 25% para a massa seca foliar, e 19% e 16% na massa seca do caule, respectivamente para IPSR e RDI. Nestes tratamentos, e no tratamento NI, a redução na biomassa total foi causada por um comprometimento na taxa fotossintética líquida, em maior intensidade pelos efeitos estomáticos (maior sensibilidade dos estômatos ao  $DPV_{ar}$ ), embora para o tratamento IPSR, o efeito não estomático associado à eficiência do FSII [comprometimentos em maior intensidade no complexo de evolução do  $O_2$  ( $<F_v/F_o$ )] não deva ser descartado. Para as plantas submetidas aos tratamentos IPSR e RDI, não foi observada a ocorrência de ajustamento osmótico. Quando comparado ao tratamento CI, nos tratamentos IPSR, RDI e NI, a redução na aplicação de água no substrato promoveu o fechamento dos estômatos para evitar a perda de água pela transpiração, e com isso, provocou o aumento na temperatura das folhas. Esta redução de água nos tratamentos IPSR e RDI causou uma elevação na EAUA, com um ganho de massa por litro de 4,55 e 4,57 g MS.L<sup>-1</sup>, respectivamente. Entretanto, não houve uma boa relação entre esta redução na aplicação de água nos tratamentos com a EUA e EIUA, quando estas variáveis foram obtidas por meio da dispersão entre  $A$  e  $E$  ( $A/E$ ) e  $A$  e  $g_s$  ( $A/g_s$ ), respectivamente. Contudo, quando estas variáveis foram calculadas com base nos valores pontuais, os tratamentos IPSR e RDI apresentaram, em relação ao tratamento controle, elevados valores. Ainda, por meio da  $\delta^{13}C$  foi possível mostrar que as plantas dos tratamentos IPSR ( $-28,71\text{‰} \pm 0,46$ ) e RDI ( $-28,63\text{‰} \pm 0,46$ ) apresentaram uma maior EUA do que as plantas do tratamento controle ( $-29,74\text{‰} \pm 0,5$ ).

Em atenção aos trabalhos futuros, os procedimentos relatados neste trabalho podem ser complementados e validados em experimentos sob condições de campo objetivando avaliar se os efeitos dos tratamentos IPSR e RDI podem afetar a produtividade e qualidade dos frutos do mamoeiro, com vistas à aplicação prática em plantios comerciais da espécie.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRIANUAL 2011: Anuário da Agricultura Brasileira. Mamão. São Paulo: FNP, consultoria e Agroinformativos, 2013.
- Ahmadi, S.H., Andersen, M.N., Plauborg, F., Poulsen, R.T., Jensen, C.R., Sepaskhah, A.R., Hansen, S., (2010a) Effects of irrigation strategies and soils on field grown potatoes: Gas exchange and xylem [ABA]. *Agri. Water Management*, 97: 1486-1494.
- Ahmadi, S.H., Andersen, M.N., Plauborg, F., Poulsen, R.T., Jensen, C.R., Sepaskhah, A.R., Hansen, S., (2010b) Effects of irrigation strategies and soils on field grown potatoes: Yield and water productivity. *Agri. Water Management*. DOI 10.1016/j.agwat.2010.07.007.
- Aiyelaadgbe, I.O .Q., Falusi, M.O .A ., Babalola, O . (1986) Growth, development and yield of pawpaw (*Carica papaya* L.). 'Homestead selection' in response to soil moisture stress-*Plant and Soil*, 93:427-435.
- Alchanatis, V., Cohen, Y., Cohen, S., Möller, M., Sprinstin, M., Meron, M., Tsipris, J., Saranga, Y., Sela, E. (2010) Evaluation of different approaches for estimating and mapping crop water status in cotton with thermal imaging. *Precision Agriculture* **11**, 27–41. doi:10.1007/s11119-009-9111-7.
- Ali, H. I., Ismail, M. R., Saud, H. M., Manan, M. M. (2004) Effect of partial rootzone drying (PRD) on growth, water use efficiency (WUE) and yield of tomatoes grown in soil culture. *Pertianika. J. Trop. Agric. Sci.* n. 27 (2): p. 143-149.
- Ali, M., Jensen, C.R., Mogensen, V.O., Andersen, M.N., Henson, I.E., (1999) Root signalling and osmotic adjustment during intermittent soil drying sustain grain yield of field grown wheat. *Field Crops Research*, 62: 35-52.
- Allan, P., Jager, J. (1978) Net photosynthesis in macadamia and papaw and the possible alleviation of heat stress. *Crop Prod*;7:125-8.

- Almeida, F.T., Marinho, C.S., Souza, E.F. (2003) Grippa, S. Expressão sexual do mamoeiro sob diferentes lâminas de irrigação na região Norte Fluminense. *Revista Brasileira de Fruticultura*, Jaboticabal, v.25, n.3, p.383-385.
- Angelocci, L. R. (2002) Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: introdução ao tratamento biofísico. Piracicaba: FEALQ, 272p.
- Angelopoulos, K., Dichio, B., Xiloyannis, C. (1996) Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany* 47 (301): 1093-1100.
- Antolín M.C., Ayari M., Sanchez-Diaz M. (2006) Effects of rootzone drying on yield, ripening and berry ABA in potted tempranillo grapevines with split roots. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 12, 13–20.
- Araus, J.L., Slafer, G.A., Royo, C., Serret, M.D. (2008) Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27, 377–412. doi:10.1080/07352680802467736.
- Araus, J. L., Villegas, D., Aparicio, N., García del Moral, L. F., El Hani, S., Rharrabti, Y., Ferrio, J.P., Royo, C. (2003). Environmental factors determining carbon isotope discrimination and yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Crop Science* 43: 170–180.
- Araus, J. L.; Amaro, T.; Voltas, J.; Natkoul, H.; Nachit, M. M. (1998) Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 55: 209-223.
- Araus, J.L., Hogan, K.P. (1994). Comparative leaf structure and patterns of photoinhibition of the neotropical palms. *Scheelea zonensis* and *Socratea durissima* growing in clearings and forest understory during the dry season in Panama. *American Journal of Botany* 81 (6): 726-738.
- Aston, A.R., Van Bavel, C.H.M. (1972) Soil surface water depletion and leaf temperature. *Agronomy Journal* 64, 368±373.
- Awada, M. (1961). Soil moisture tension in relation of fruit types of papaya plants. *Hawaii Farm. Sci.* 10, 7-8.
- Awada, M.; Ikeda, W. S. (1957) Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugars in fruits, and Sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). University of Hawaii. *Hawaii Agricultural Experiment Station, Technical Bulletin*, n.38, 16p.
- Bacon, M. (2004) Water use efficiency in plant biology. In: Bacon, M.A., ed. *Water Use Efficiency in Plant Biology*. Blackwell Publishing, UK. p.1-26.
- Badillo, V. M. (1993) Caricacea – Segundo Esquema. *Revista de La Facultad de Agronomía da la Univ. Central de Venezuela*. Maracay, 64p.

- Bahrún A. (2003) Improving water-use efficiency of fieldgrown soybean (*Glycine max* L. cv. Bromo) by partial zone irrigation. In *Journal of Experimental Botany*, 54: 6-6, Special Issue: International Conference on Watersaving Agriculture and Sustainable Use of Water and Land Resources (ICWSAWLR), 26–29 October 2003, Yangling, Shaanxi, PR China. Elsevier.
- Baker N.R., Rosenqvist E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J. Exp. Bot.*, 55: 1607–1621.
- Bates, L. S. (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil*, v. 39, p. 205-207.
- Ben-Asher J, Silberbush M. (1992) Root distribution under trickle irrigation: factors affecting distribution and comparison among methods of determination. *Journal of Plant Nutrition* 15, 783–794.
- Ben-Gal, A., Agam N, Alchanatis, V., Cohen, Y., Yermiyahu, U., Zipori, I., Presnov, E., Sprintsin, M., Dag, A. (2009) Evaluating water stress in irrigated olives: correlation of soil water status, tree water status, and thermal imagery. *Irrigation Science* 27, 367–376. doi:10.1007/s00271-009-0150-7.
- Bernardo, P. (1996). Irrigação do mamoeiro. Tratos culturais do mamoeiro. In: Mendes, L.G.; Dantas, J.L.L.; Morales, C.F.G. Mamão no Brasil. Cruz das Almas: UFBA/Embrapa- CNPMP. p.57-75.
- Björkman, O. In: *Photoinhibition*. (1987) (eds.) Kyle, D. J.; Osmond, C. B.; Arntzen, C. J. Elsevier, Amsterdam. 123 p.
- Björkman, O, Demming, B. (1987) Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at a 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:480-504.
- Blum, A., Sullivan, C.Y. (1997) The effect of plant size on wheat response to agents of drought stress. I. Root drying. *Austral. J. Plant Physiol.* 24:35-41.
- Boese, S.R., Huner, N.P.A. (1992) Developmental history affects the susceptibility of spinach leaves to *in vivo* low temperature photoinhibition. *Plant Physiology*, v. 99, p. 1141-1145.
- Bohnert, H.J.; Nelson, D.E., Jensen, R.G. (1995) Adaptations to environmental stresses. *The Plant Cell*, 7: 1099-1111.
- Bolhár-Nordenkamp, 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.

- Borlaug, N.E.; Dowsell, C. (2000) Global food security: Harnessing science in the 21<sup>st</sup> century, in Gene Technology Forum, Kasetsart University, Thailand, March 7.
- Boutton, T. W. (1991b) Stable carbon isotope ratios of natural materials: II. sample preparation and mass spectrometric analysis. In: COLEMAN, D. C.; FRY, B. Carbon isotope techniques. San Diego: Academic Press, cap. 11, p. 173-185.
- Boyer, J.S. (1996) Advances in drought tolerance in plants. *Adv. Agron.*, 56: 187-217.
- Bravdo B.A. (2005) Physiological mechanisms involved in the production of non-hydraulic root signals by partial rootzone drying – a review. In *ISHS Acta Horticulturae*. Volume 689: VII International Symposium on Grapevine Physiology and Biotechnology, 21–25 June 2004, pp. 267–276. Ed. L.E. Williams. California: Davis.
- Bray, E. A.; Bailey-Serres, J.; Weretilnyk, E. (2001) Responses To Abiotic Stress. In: Buchanan, B.; Gruissem, W.; Jones, R. (Ed.). *Biochemistry & molecular biology of plants*. 3. ed. Rockville: American Society of Plant Physiologists, p. 1158-1203.
- Buckley, T. (2005) The control of stomata by water balance. *New Phytologist*. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01543.x
- Campos, H.; Trejo, C.; Peña-Valdivia, C.B.; Ramírez-Ayala, C.; Sánchez-García (2009) Effect of partial rootzone drying on growth, gas exchange, and yield of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Scientia Horticulturae* 120 (2009) 493–499.
- Campostrini, E.; Glenn, D.M.; Yamanishi, O.K. (2010) Papaya: ecophysiology of growth and production. In: *Ecophysiology of tropical tree crops*. Damatta, F. Nova Science Publishers, NY , 287-307p.
- Campostrini, E.; Glenn, D.M. (2007) Ecophysiology of papaya: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19(4): 413-424. Campostrini, E. (1997) Comportamento de quatro genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) sob restrição mecânica ao crescimento do sistema radicular. Tese de Doutorado, UENF, Campos dos Goytacazes, RJ, 166p.
- Cantore, V., Boari, F., Caliandro, A., (2000) Effect of split-root-system water stress on physiological and morphological aspects of pepper (*Capsicum annum* L.). *Acta Hortic.* 537, 321–328.
- 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. MSc thesis, State University of North Fluminense, Campos dos Goytacazes, Brazil.
- Catuchi, T. A.; Guidorizi, F. V. C.; Guidorizi, K. A. Barbosa, A. M.; Souza, G. M. (2012) Respostas fisiológicas de cultivares de soja à adubação potássica sob

diferentes regimes hídricos. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, v.47, n.4, p. 519-527.

- Cavatte, P. C.; Martins, S. C. V.; Morais, L. E.; Silva, P. E. M.; Souza, L. T.; Damatta, F. M. (2011) A fisiologia dos estresses abióticos. In: FRITSCHENETO, R.; BOREM, A. (Ed.) *Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos*. Visconde do Rio Branco: Suprema, p. 39-79.
- Chaerle, L., Hagenbeek, D., De Bruyne, E., Valcke, R., Van Der Straeten, D. (2004) Thermal and chlorophyll-fluorescence imaging distinguish plant-pathogen interactions at an early stage. *Plant & Cell Physiology* **45**, 887–896. doi: 10.1093/pcp/pch097.
- Chaerle, L., Hagenbeek, D., Vanrobaeys, X., Van Der Straeten, D. (2007) Early detection of nutrient and biotic stress in *Phaseolus vulgaris*. *International Journal of Remote Sensing* **28**, 3479–3492. doi: 10.1080/01431160601024259.
- Chalmers YM, Kelly G, Kristic MP (2004) Partial rootzone drying of *Vitis vinifera* cv ‘Shiraz’ winegrapes in a semi-arid climate. *Acta Hort* 664:133–138.
- Chang, Y.K. (2009) Breeding papaya (*Carica papaya* L.). In: Breeding plantation tree crops: tropical species. S.M. Jain; P.M. Priyadarshan. Springer, 121-159p.
- Chaves, M.M.; Flexas, J.; Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 1-10.
- Chaves M.M., Oliveira M.M. (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for watersaving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, **55**, 2365–2384.
- Chaves, M.M.; Maroco, J.P; Pereira J.S. (2003). Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, **30**: 239-264.
- Chaves, M.M., (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*. **42**, 1–16.
- Clemente HS, Marler TE. (1996) Drought stress influences gas-exchange responses of papaya leaves to rapid changes in irradiance. *J Am Soc Hort Sci*;12:292-5.
- Cloern, E.; Canuel, E. A.; Harris, D. (2002). Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system. *Limnol. Oceanogr.*,47(3), 713–729.
- Coelho, Filho; M. A.; Coelho, E. F.; Oliveira, V. V. M.; Vellane, L. M.; Santana, J. A. do Vale. (2009) Manejo de irrigação com déficit (PRD) em pomar de manga ‘Kent’ no Semiárido baiano. In: Congresso Brasileiro de Meteorologia, 16. BH, Anais... MG, 202 p.

- Coelho, E.F.; Silva, J.G.F. Da; Alves, A.A.C.; Cruz, J.L. (2003) *Irrigação do mamoeiro*. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura. 8 p. (Circular Técnica, 54).
- Coelho, E.F. (1999) Irrigação. In: Lima, A.A. (org.) O cultivo do maracujá. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura, p. 48-54. (Circular Técnica, 35).
- Collins, M.J., Fuentes, S., Barlow, E.W.R. (2010) Partial rootzone drying and deficit irrigation increase stomatal sensitivity to vapour pressure deficit in anisohydric grapevines. *Functional Plant Biology*, 37, 128–138.
- Comstock, J. P. (2002) Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *Journal of Experimental Botany*. v. 53, n. 367, p. 195-200.
- Costa, J. M.; Grant, O. M.; Chaves, M. M. (2013) Thermography to explore plant–environment interactions. *Journal of Experimental Botany* doi:10.1093/jxb/ert029.
- Costa, J.M., Ortuno, M.F., Lopes, C.M., Chaves, M.M. (2012) Grapevine varieties exhibiting differences in stomatal response to water deficit. *Functional Plant Biology* 39, 179–189.
- Costa, J.M., Ortuno, M.F., Chaves, M.M. (2007) Deficit irrigation as a strategy to save water: physiology and potential application to horticulture. *Jour. of Integrative Plant Biology*, 49: 1421-1434.
- Costa, A. F. S.; Pacova, B. E. V. (2003) Caracterização de cultivares, estratégias e perspectivas do melhoramento genético do mamoeiro. In: *Martins, D. S.; Costa, A. F. S. (ed.) A cultura do mamoeiro: Tecnologia e Produção*. Vitória, ES: INCAPER, 497p.
- Crane, J.H. (2005) Papaya growing in the Florida Home Landscape. University of Florida. IFAS Extension. 8p.
- Christen D., Schönmann S., Jermini M., Strasser R.J., Dèfago G. (2007): Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by *in situ* chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. *Environ. Exp. Bot.*, 60: 504–514.
- Davies, W. J; Kudoyarova, G.; Hartung, W. (2005) Long-distance ABA Signaling and Its Relation to Other Signaling Pathways in the Detection of Soil Drying and the Mediation of the Plants Response to Drought. *Journal Plant Growth Regul* (2005) 24:285–295. DOI: 10.1007/s00344-005-0103-1
- Davies, W. J., Wilkinson, S., Loveys, B. (2002) Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytologist*, 153, 449-460.
- Davies, W. J., Bacon, M., Stuart Thompson, D., Sobeith, W. & Gonzalez Rodriguez, L. (2000) Regulation of leaf and fruit growth in plants growing in

drying soil: exploitation of the plant's chemical signaling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 51, 1617-1626.

- Davies, W. J., Zhang, J. (1991) Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42, 55-76.
- De Souza C.R., Maroco J., Santos T., Rodrigues M.L., Lopes C., Pereira J.S., Chaves M.M. (2005a) Control of stomatal aperture and carbon uptake by deficit irrigation in two grapevine cultivars. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106, 261-274.
- De Souza C.R., Maroco J., Santos T., Rodrigues M.L., Lopes C.M., Pereira J.S., Chaves M.M. (2005b) Impact of deficit irrigation on water use efficiency and carbon isotope composition ( $d^{13}C$ ) of field-grown grapevines under Mediterranean climate. *Journal of Experimental Botany*, 56, 2163-2172.
- De Souza C.R., Maroco J.P., Santos T., Rodrigues M.L., Lopes C., Pereira J.S., Chaves M.M. (2003) Partial rootzone drying: regulation of stomatal aperture and carbon assimilation in field grown grapevines (*Vitis vinifera* cv. Moscatel). *Functional Plant Biology*, 30, 653-662.
- Delauney, A. J.; Verma, D. P. S. (1993) Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal*, v. 4, p. 215-223.
- Diab, A. A.; Teulat-Merah, B.; This, D.; Ozturk, N. Z.; Benschner, D.; Sorrells, M. E. (2004) Identification of drought-inducible genes and differentially expressed sequence tags in barley. *Theoretical and Applied Genetics*, v. 109, p. 1417-1425.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. USA, Academic Press. 533p.
- Dickson, A.; Leaf, A. L.; Hosner, J. F. (1960) Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. *Forestry Chronicle*, v. 36, p. 10-13.
- Dodd, I.C. (2007) Soil moisture heterogeneity during deficit irrigation alters root-to-shoot signalling of abscisic acid. *Functional Plant Biology* 34: 439-448.
- Dodd I.C., Stikic R., Davies W.J. (1996) Chemical regulations of gas exchange and growth of plants in drying soil in the field. *Journal of Experimental Botany*, 47, 1475-1490.
- Dry, P.R., Loveys, B. R. (2000a) Partial drying of the rootzone of grape I. Transient changes in shoot growth and gas exchange. *Vitis*, v. 39, p. 3-7.
- Dry, P.R., Loveys, B.R., During, H., (2000b) Partial drying of the rootzone of grape. II. Changes in the pattern of root development. *Vitis* 39, 9-12.

- Dry, P.R.; Loveys, B.R. (1999) Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried. *Vitis*, v. 38, p. 151–156, 1999.
- Dry, P., Loveys, B., Botting, D., During, H. (1996) Effects of partial root-zone drying on grapevine vigour, yield, composition of fruit and use of water. *Ninth Australian wine industry technical conference*. Adelaide, S.A.
- Ducatti, C.; Salati, E.; Matsui, E. (1979) Método de análise da razão  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  em matéria orgânica e das razões  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  e  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  em carbonatos. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, v. 51, n.2, p. 275-286.
- During, H. B.R. Loveys, and P.R. Dry. (1996) Root signals affect water use efficiency and shoot growth. *Acta Hort.* 427: 1-13.
- El-Sharkawy MA, Cock MJH, Hernandez ADP. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynth Res* 1985;7:137-49.
- English, M.J, Musick, J.T., Murty, V.V.N., (1990) Deficit irrigation. In: Management of farm irrigation systems (Hoffman, G.J., Howell, T.A., and Solomon, K.H., Editors). ASAE Monograph no. 9. American Society of Agricultural Engineers publisher, 1020p.
- Escalona, J.M., Flexas, J., Medrano, H. (1999) Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis under water stress in Field grown grapevines photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology* 26, 421±433.
- Esposti, M.D.D.; Siqueira, D.L. De; Pereira, P.R.G.; Venegas, V.H.A.; Salomão, L.C.C.; Machado Filho, J.A. (2003) Assessment of nitrogenized nutrition of citrus rootstocks using chlorophyll concentrations in the leaf. *Journal of Plant Nutrition*, Abingdon, v.26, n.6, p.1287-1299.
- Evans, E. A., Ballen, F. H. (2012) An Overview of Global Papaya Production, Trade and Consumption. Electronic Data Information Source (EDIS) FE981. University of Florida, Gainesville, FL.
- Facciola, S. (1990). *Cornucopia: A source Book of Edible Plants*. Kampong Publications, Vista, California.
- FAOSTAT (2012) FAOSTAT. Available at: <http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#ancor> (accessed 4 May 2012).
- Faria, T., Garcia-Plazaola, J.I., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1996) Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiology* 16 (1-2): 115-123
- Farquhar G.D.; Ehleringer, I J. R.; Hubick, K. T. (1989) Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1989. 40:503 37.

- Farquhar GD, Richards RA. (1984) Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* 11, 539–552.
- Farquhar, G.D., O’Leary, M.H., Berry, J.A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121–137.
- Farquhar, G.D., Sharkey, T.D., (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317 -45.
- Fedoroff, N.V., Battisti, D.S., Beachy R.N., Cooper, P.J.M., Fischhoff, D.A., Hodges, C.N., Kanuf, V.C., Lobell, D., Mazur, B.J., Molden, D., Reynolds, M.P., Ronald, P.C., Rosegrand, M.W., Sanches, P.A., Vonshak, A., Zhu, J. –K. (2010) Radically rethinking agriculture for the 21st century. *Science* 327, 833–834.
- Ferraz, T.M., Campostrini, E., Torres-Netto, A., Reis, F. O. and de Sousa, E. F. (2011). Whole-canopy photosynthesis and transpiration in field-grown papaya plants. *Acta Horticulturae* 903:1169–1174.
- Flexas, J., Bota, J., Galme’s, J., Medrano, H., Ribas-Carbo, M. (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127: 343–352.
- Flexas, J., Medrano, H. (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann. Bot.* 89, 183–189.
- Fonseca, E. P. et al. Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L.) Blume, produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. *Revista Árvore*, Viçosa, v. 26, n. 4, p. 515-523, 2002.
- Force L., Critchley C., Van Rensen J. J. S. (2003) New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. *Photosynth. Res.*, 78: p. 17–33.
- Fritz, P.; Fontes, J. C. (1986) Isotope and food. In MARCEL, G. H. HandBook of environmental isotope geochemistry. Tokyo: Elsevier. v.2, cap. 12, p. 507-548.
- Fuchs, M. (1990) Infrared measurement of canopy temperature and detection of plant water stress. *Theoretical and Applied Climatology* 42, 253±261.
- Gallardo, M., Turner, N.C., Ludwig, C. (1994) Water relations, gas exchange and abscisic acid content of *Lupinus cosentinii* leaves in response to drying different proportions of the root system. *Journal of Experimental Botany* 45, 909–918.
- Garcia, F.C. De H. (2004) *Efeitos de níveis de irrigação na cultura do mamoeiro na Chapada do Apodi - CE*. 2004. 31 f. Dissertação (Mestrado em Irrigação e Drenagem) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.
- García-Tejero, I., Durán-Zuazo, V.H., Muriel-Fernández, J.L., Jiménez-Bocanegra, J.A. (2011) Linking canopy temperature and trunk diameter fluctuations with

other physiological water status tools for water stress management in citrus orchards. *Functional Plant Biology* 38, 106–117.

Gaudillère, J.P., Van Leeuwen, C., Ollat, N. (2002). Carbon isotope composition of sugars in grapevines, an integrated indicator of vineyard water status. *Journal of Experimental Botany*, 53: 757–763.

Gaudillère, J.P. (1982) La photorespiration et son coût énergétique. In: La photosynthèse. Comptes Rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France, v. 11, p. 872-882.

Gomes, M.M.A., Ferraz, T.M., Siqueira, L.N., Campostrini, E., Chiquieri, T.B., Bortot, P.A., Souza, M.A., Costa Azevedo, L., Reis, F.O., Leal, N.R. (2007) Condutância estomática e conteúdo de ácido abscísico em mamoeiro 'Golden' e 'Calimosa' submetido à secagem parcial do sistema radicular (*split-root*). In: Oliveira JG, Pio-Vianna A, Pereira MG, editors. Annals of the III reunião de Pesquisa do Frutimamão. Campos dos Goytacazes: Editora UFV; 2007. p.129-31.

Gomes, M.M.A.; Campostrini, E.; Chiquieri, T.B.; Ferraz, T.M.; Siqueira, L.N.; Bortot, P.A.; Souza, M.A.; Costa Azevedo, L.; Reis, F.O.; Leal, N.R. (2005a) Trocas gasosas e conteúdo de ácido abscísico em mamoeiro submetido à secagem parcial do sistema radicular (*split-root*). In: Annals of the X congresso brasileiro de fisiologia vegetal. Recife: Sociedade Brasileira de Fisiologia Vegetal [on CD-ROM).

Gomes, M.M.A.; Campostrini, E.; Chiquieri, T.B.; Ferraz, T.M.; Siqueira, L.N.; Reis, F.O.; Costa Azevedo, L.; Souza, M.A.; Bortot, P.A.; Leal, N.R. (2005b) Efeitos da secagem parcial e total do substrato de cultivo na assimilação de CO<sub>2</sub>, rendimento quântico do FSII e pigmentos fotossintéticos no genótipo UENF-Caliman 01. In: Martins DS, editor. Mercado e inovações tecnológicas para o mamão. Annals of the II simpósio do papaya brasileiro, Vitória: Incaper; p.534-7.

Goodwin, I.; Jerie, P.H. (1992) Regulated deficit irrigation: from concept to practice. *The Australian and New Zealand Wine Industry Journal* 5, 131–133.

Gowing D.J.G., Davies W.J., Jones H.G. (1990) A positive root-source signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus x domestica* Borkh. *Journal of Experimental Botany*, 41, 1535–1540.

Grant, O.M., Chaves, M.M., Jones, H.G. (2006) Optimizing thermal imaging as a technique for detecting stomatal closure induced by drought stress under greenhouse conditions. *Physiologia Plantarum* 127, 507–518. doi:10.1111/j.1399-3054.2006.00686.x.

Grant, O.M., Tronina, L., Jones, H.G., Chaves, M.M. (2007) Exploring thermal imaging variables for the detection of stress responses in grapevine under different irrigation regimes. *Journal of Experimental Botany* 58, 815–825. doi:10.1093/jxb/erl153.

- Grimes, D.W., Walhoad, V.T., Dickens, W.L., 1968. Alternate-furrow irrigation for San Joaquin valley cotton. *California Agri.*, 22: 4-6.
- Gu, S.L.; David, Z. Simon, G.; Greg, J. (2000) Effect of partial rootzone drying on vine water relations, vegetative growth, mineral nutrition, yield, and fruit quality in field-grown mature sauvignon blanc grapevines. *Research Notes*, 702. Fresno: California Agricultural Technology Institute, California State University.
- Guimarães, T.G., Fontes, P.C.R., Pereira, P.R.G., Alvarez, V., V.H., Monnerat, P.H. (1999) Teores de clorofila determinados por medidor portátil e sua relação com formas de nitrogênio em folhas de tomateiro cultivados em dois tipos de solo. *Bragantia*, Piracicaba, v. 58, n. 1, p. 209-216.
- Haldimann, P., (1997) Chilling-induced changes to carotenoid composition, photosynthesis and the maximum quantum yield of photosystem II photochemistry in two maize genotypes differing in tolerance to low temperature. *J. Plant Physiol.* 151, 610–619.
- Hale, M. G.; Orcutt, D. M. (1997) *The physiology of plants under stress*. New York: John Wiley, 206 p, 1987.
- Hamdy, A., Ragaby, R., Scarascia-Mugnozza, E. (2003) Coping with water scarcity: Water saving and increasing water productivity. In: *Irrigation and Drainage*, 52, p. 3-20.
- Hansen, U.P., Moldaenke, C., Pasda, G., Otten, F., Diepenbrock, W., (1994) Determination of chilling tolerance by the measurement of chlorophyll fluorescence. In: D'orffling, K., Brettschneider, B., Tanny, H., Pithan, K. (Eds.), *Crop Adaptation to Cool Climates*. ECSP-EECEAEC, Brussels, Luxembourg, pp. 443–450.
- Hare, P. D., Cress, W.A., van Staden, J. (1999) Proline synthesis and degradation: a model system for elucidating stress-related signal transduction. *J Exp Bot* 50:413–434.
- Haupt – Herting, S.; Fock, H. P. (2000) Exchange of oxygen and its role in energy dissipation during drought stress in tomato plants. *Physiologia Plantarum* 110:489-495.
- He, J., Lee, S.K. (2001) Relationship among photosynthesis, ribulose-1,5 – bisphosphate carboxylase (Rubisco) and water relations of the subtropical vegetable Chinese broccoli grown in the tropics by manipulation of root-zone temperature. *Environmental and Experimental Botany* 46: 119-128.
- Heilmeyer H., Wartinger A., Hartung W. (1990) The relationship between abscisic acid concentration of xylem sap and leaf conductance in almond trees [*Prunus dulcis* (Miller) D.A. Webb]. In *Importance of Root to Shoot Communication in the Responses to Environmental Stress*. Monograph 21. pp. 217–219. Eds W.J. Davies and B. Jeffcoat. Bristol: British Society for Plant Growth Regulation.

- Hendry, G.A.F., Price, A.H. (1993). Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. *In: Hendry, G.A.F., Grime, J.P. (eds). Methods in comparative plant ecology.* London:Chapman e Hall, p. 148 -152.
- Hinojosa, R. L; Montgomery, M. W. (1988) Industrialização do mamão: aspectos químicos e tecnológicos da produção de purê asséptico. *In: Simpósio sobre a cultura do mamoeiro.* Jaboticabal, FCAV/UNESP, p. 89-110.
- Hoerling, M., Eischeid, J., Perlwitz, J, Quan X, Zhang T and Pegion P (2012) On the increased frequency of Mediterranean drought J. Clim. 25 2146–62.
- Hoerling, M.; Kumar, A. (2003) The perfect ocean for drought. *Science* 299:691-694.
- Holfmeyr, J.D.J. (1938). Genetical studies of *Carica papaya* L. I. The inheritance and relation of sex and certain plant characteristics. II. Sex reversal and sex forms. *So. Afr. Dept. Agri. And Sci. Bul. NO. 187.* 64pp.
- Hsiao, T.C. (1990) Plant-atmosphere interactions, evapotranspiration, and irrigation scheduling. *Acta Hort.* 278, 55–66.
- Hsiao, T.C. (1973) Plant responses to water stress. *Annual review in Plant physiology* 24: 519- 570.
- Hutmacher, R.B., H.I. Nightingale, D.E. Rolston, J.W. Biggar, F. Dale, S.S. Vail, and D. Peters. (1994) Growth and yield responses of almond (*Prunus amygdalus*) to trickle irrigation. *Irrig. Sci.* 14:117-126.
- Hutton, R.J., Landsberg, J.J., Sutton, B.G. (2007) Timing irrigation to suit citrus phenology: a means of reducing water without compromising fruit yield and quality?. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 47: 71-80.
- Hutton, R. (2000) Improving the water use efficiency of citrus at Yanco Agricultural Institute. *Farmers' Newsletter Horticulture*, 184, 47–49.
- Hydrogel substrate amendment alleviates drought effects on young citrus plants. *Plant Soil* 270: 73-82.
- Ivanovic, M.; Quarrie, S.A.; Djordjevic, J.; Pekic, (1992) S. Inheritance of abscísico acid production in maize (*Zea mays* L.) leaves in response to rapid drought stress and in the field. *Maydica*, v. 37, p. 313-318.
- Jackson, R.D, Reginato, R.J., Idso, S.B. (1977) Wheat canopy temperature: a practical tool for evaluating water requirements. *Water Resources Research* 13, 651–656.
- James, R.A; von Caemmerer, S.; Condon, A.G; Zwart, A.B.; Munns, R. (2008) Genetic variation in tolerance to the osmotic stress component of salinity stress in durum wheat. *Functional Plant Biology* 35, 111–123. doi:10.1071/FP07234.

- Jesus, S. V., Marengo R. J. (2008) O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. *Acta amazônica*. v. 38, p. 815-818.
- Joliot, P., Joliot, A. (1971) Studies of the quenching properties of the Photosystem II electron acceptor. In: Forti G, Avron M and Melandri A (eds) Proceedings of the 11th International Congress on Photosynthesis Research, Vol I, pp 26–38. Dr W Junk, The Hague.
- Jones, H.G; Vaughan, R.A. (2010) Remote sensing of vegetation: principles, techniques and applications. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Jones, H.G. (2004) Application of thermal imaging and infrared sensing in plant physiology and ecophysiology. *Advances in Botanical Research* 41, 107–163. doi: 10.1016/S0065-2296(04)41003-9.
- Jones, H.G; Stoll, M.; Santos, T.; de Sousa, C.; Chaves, M.M.; Grant, O.M. (2002) Use of infrared thermography for monitoring stomatal Kang S.Z., Hu X.T., Du T.S., Zhang H.H., Jerie P. (2003) Transpiration coefficient and ratio of transpiration to evapotranspiration of pear tree (*Pyrus communis* L.) under alternative partial root-zone drying conditions. *Hydrological Processes*, 17, 1165–1176.
- Jones, H.G. (1999a). Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance in irrigation scheduling. *Agricultural and Forest Meteorology* 95, 139–149.
- Jones, H.G. (1999b) Use of thermography for quantitative studies of spatial and temporal variation of stomatal conductance over leaf surfaces. *Plant, Cell and Environment* 22, 1043–1055.
- Jones, H.G. (1992) *Plants and Microclimate: A quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*, Ed. 2. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kalaji, H.M., Gonvidjee, Bosa, K., Kóscielniak, J., Zuk-Golaszewska, K. (2011) Effect of salt stress on photosystem II efficiency and CO<sub>2</sub> assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*, 73: 64-72.
- Kang, S.Z.; Zhang, J.H. (2004). Controlled alternate partial root-zone irrigation: its physiological consequences and impact on water use efficiency. *Jour. of Experimental Botany*, 55: 2437-2446.
- Kang, S.Z., Hu, X., Jerie, P., Zhang, J.H. (2003) The effects of partial rootzone drying on root, trunk sap flow and water balance in an irrigated pear (*Pyrus communis* L.) orchard. *Jour. of Hydrology*, 280: 192-206.
- Kang S.Z., Hu X.T., Goodwin I., Jerie P. (2002) Soil water distribution, water use, and yield response to partial root zone drying under a shallow groundwater table condition in a pear orchard. *Scientia Horticulturae*, 92, 277–291.

- Kang, S. Z.; Zhang, L., Liang, Y., Cai, H.J. (2002c) Effects of limited irrigation on yield and water use efficiency of winter wheat in the Loess Plateau of China. *Agricultural Water Management* 55, 203–216.
- Kang, S., Shi, W., Zhang, J. (2000) An improved water-use efficiency for maize grown under regulated deficit irrigation. *Field Crops Research*, 67, 207-214.
- Kang, S., Liang, Z., Pan, Y., Shi, P., Zhang, J. (2000) Alternate furrow irrigation for maize production in an arid area. *Agricultural Water Management*, 45, 267-274.
- Kang, S.Z.; Shi WJ, Zhang J. 2000c. An improved water use efficiency for maize grown under regulated deficit irrigation. *Field Crops Research* 67, 207–214.
- Kang, S.; Zhang, L.; Xiaotao, H.; Li, Z.; Jerie, P. (2001) An improved water use efficiency for hot pepper grown under controlled alternate drip irrigation on partial roots. *Sci. Hort.* V. 89, p. 257-267.
- Kang, S.; Liang, Z.; Hu, W., Zhang, J. (1998) Water use efficiency of controlled alternate irrigation on root-divided maize plants. *Agricultural Water Management*, 38, 69-76.
- Kasuga, M.; Miura, S.; Shinozaki, K.; Yamaguchi-Shinozaki, K. (2004) A combination of the *Arabidopsis* DREB1A gene and stress-inducible *rd29A* promoter improved drought and low temperature stress tolerance in tobacco by gene transfer. *Plant Cell Physiology*, v. 45, n. 3, p.346-350.
- Khondaker NA, Ozawa K. (2007) Papaya plant growth as affected by soil air oxygen deficiency. *Acta Hort* 2007;740:225-32.
- Kirda, C., Cetin, M., Dasgan, Y., Topcu, S., Kaman, H., Ekici, B., Derici, M.R., Ozguven, A.I. (2004) Yield response of greenhouse grown tomato to partial root drying and conventional deficit irrigation. *Agri. Water Management*, 69: 191-201.
- Klar, .S.R (1984) Transpiração. In: Klar, .S.R. A água no sistema solo-planta-atmosfera. São Paulo: Nobel, p. 347-385.
- Konno, K. (2011) Plant latex and other exudates as plant defense systems: roles of various defense chemicals and proteins contained therein. *Phytochemistry* 72: 1510-1530.
- Kramer, P.J., Boyer, J.S. (1995) Water relation of plants and soils. *Academic Press*, London.
- Kriedmann, P. E., Goodwin, I. (2003) Irrigation Insights No.3 Regulated Deficit Irrigation and Partial Rootzone Drying. Land & Water Australia, Canberra.
- Kruger, G.H.J., Tsimilli-Michael, M., Strasser, R.J., (1997) Light stress provokes plastic and elastic modifications in structure and function of photosystem II in camellia leaves. *Physiol. Plant.* 101, 265–277.

- Kruger, J.A. e Mostert, P.G. (1999) Irrigation. In The cultivation of papaya. Ed.E.A. de Villiers pp. 50-59. ARC. LNR, South Africa.
- Lambers, H.; Chapin, F.S., Pons, T.L. (1998) Plant Physiological Ecology. New York, Springer-Verlag. 540p.
- Lawlor, D.W., Tezara, W. (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*. 103: 561-579.
- Lawlor, D.W., Cornic, G. (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ* 2002;25:275-94.
- Lawlor, D.W. (1995) Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany* 46: 1449-1461.
- Lazár, D., Ilík, P. (1997) High-temperature induced chlorophyll fluorescence changes in barley leaves: comparison of the critical temperatures determined from fluorescence induction and from fluorescence temperature curve. *Plant Sci*. 124, 159–164.
- Leib, B.G., Caspari, H.W., Redulla, C.A., Andrews, P.K., Jabro, J., (2006) Partial rootzone drying and deficit irrigation of 'Fuji' apples in a semi-arid climate. *Irrigation Science*, 24: 85-99.
- Lehninger, A. L.; Nelson, D. L.; Cox, M. M. (1995) Biossíntese de carboidrato. In: Simões, A. A.; Lodi, W. R. N. *Princípios de bioquímica*. 2. ed. São Paulo: Sarvier, cap. 19, p. 444-476.
- Lima, A.L.S., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., Totola, M.R., Loureiro, M.E. (2002) Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea anephora* under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany* 47:239 -247.
- Liu, Y., Subhasha, C., Yana, J., Song, C., Zhao, J., Lia, J. (2011) Maize leaf temperature responses to drought: thermal imaging and quantitative trait loci (QTL) mapping. *Environmental and Experimental Botany* 71, 158–165.
- Liu, F., Song, R., Zhang, X., Shahnazari, A., Andersen, M.N., Plauborg, F., Jacobsen, S.E. Jensen, C.R., (2008). Measurement and modeling of ABA signaling in potato (*Solanum tuberosum* L.) during partial root-zone drying. *Environ. and Experimental Botany*, 63: 385-391.
- Liu, F., Savic, S., Jensen, C.R., Shahnazari, A., Jacobsen, S.E., Stikic, R., Andersen, M.N. (2007) Water relations and yield of lysimeter-grown strawberries under limited irrigation. *Sci Hortic* 111:128–132.
- Liu, F., Shahnazari, A., Andersen, M.N., Jacobsen, S.E., Jensen, C.R., (2006a) Physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) to partial root-zone

- drying: ABA signaling, leaf gas exchange, and water use efficiency. *Jour. of Experimental Botany*, 57: 3727-3735.
- Liu, F., Jensen, C.R., Andersen, M.N., (2005b) A review of drought adaptation in crop plants: changes in vegetative and reproductive physiology induced by ABA-based chemical signals. *Australian Jour. of Agri. Research*, 56:1245-1252.
- Liu, F., Jensen, C.R., Andersen, M.N., (2003) Hydraulic and chemical signals in the control of leaf expansion and stomatal conductance in soybean exposed to drought stress. *Functional Plant Biology*, 30: 65-73.
- Liu, L., A.J.S. McDonald, I. Stadenberg and W.J. Davies. (2001) Occurrence and significance to stomatal conductance of ABA synthesis in willow. *Tree Physiol.* 21:759–764.
- Long, S.P., Humphries, S., Falkowski, P.G. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45:633-662.
- Loveys BR, Davies WJ. (2004) Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture: exploiting plant signaling in novel irrigation practice. In: Bacon MA, editor. *Water use efficiency in plant biology*. Boca Raton: CRC Press. p.113-41.
- Loveys B.R., Dry P.R., Stoll M., McCarthy M.G. (2000) Using plant physiology to improve the water efficiency of horticultural crops. *Acta Horticulturae*, 537, 187–197.
- Loveys B.R. (1984) Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field grown *Vitis vinifera* cultivars. III. The influence of xylem-derived abscisic acid on leaf gas exchange. *New Phytologist*, 98, 563–573.
- Lu, C., Zhang J. (1998): Modifications in photosystem II photochemistry in senescent leaves of maize plants. *J. Exp. Bot.*, 49: 1671–1679.
- 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): p. 1199 -1206.
- Maggioto, S. R. (1996) Estimativa da evapotranspiração de referência pelo uso da termometria ao infravermelho. Piracicaba, SP: Esalq-USP, p. 71, 1996.
- Mahouachi, J., Argamasilla, R., Gómez-Cadenas, A. (2012) Influence of exogenous glycine betaine and abscisic acid on papaya in responses to water-deficit stress. *Journal of Plant Growth Regulation* 31:1-10
- Mahouachi, J., Arbona, V., Gómez-Cadenas, A.G. (2007) Hormonal changes in papaya seedlings subjected to progressive water stress and re-watering. *Plant Growth Regul*;53:43-51.

- Mahouachi, J., Socorro, A.R., Talon, M. (2006) Responses of papaya seedlings (*Carica papaya* L.) to water stress and re-hydration: growth, photosynthesis and mineral nutrient imbalance. *Plant and soil*: 281: 137-146.
- Manica, I., Martins, D.S., Ventura, J.A. (2006) *Mamão: Tecnologia de produção, pós-colheita, exportação, mercados*. Porto Alegre: Cinco Continentes, 361p.
- Manica, I. (1982). *Fruticultura tropical: 3. Mamão*. São Paulo: Agronômica Ceres, 276p.
- Marenco, R. A., Lopes, N. F. (2007) *Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. 2 ed. Editora UFV, Viçosa, MG. 469p.
- Marin, S.L.D., Gomes, J.A., Salgado, J.S., Martins, D.S., Fullin, E.A. (1995) *Recomendações para a cultura do mamoeiro dos grupos Solo e Formosa no Estado do Espírito Santo*. 4 ed. Vitória: EMCAPA, 57p. (Circular Técnica 3).
- Mpelasoka, B.S., Behboudian, M.H., Mills, T.M. (2001a) Water relations, photosynthesis, growth, yield and fruit size of 'Braeburn' apple: Responses to deficit irrigation and to crop load. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 76:150–156.
- Mpelasoka, B.S., Behboudian, M.H., Ganesh, S. (2001b) Fruit quality attributes and their interrelationships of 'Braeburn' apple in response to deficit irrigation and to crop load. *Gartenbauwissenschaft* 66:247–253
- Marinho, A.B. (2007) Respostas dos mamoeiros cultivar Golden e do híbrido Uenf/Caliman01 sob diferentes lâminas de irrigação e doses de potássio. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, 125p.
- Marler, T.E.; Mickelbart, M.V. (1998) Drought, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of field grown papaya. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 123 (4):714-718.
- Marler, T.E., George, A.P., Nissen, R.J., e 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.
- Marsal, J., Mata M., Arbone's, A., Rufat, J., Girona, J. (2002) Regulated deficit irrigation and rectification of irrigation scheduling in young pear trees: an evaluation based on vegetative and productive response. *Europ. J. Agronomy* 17, 111–122.
- Martins, D.S., Costa, A.F. (2003) *A cultura do mamoeiro. Tecnologia de Produção*. Vitória: NCAPER, 497p.
- Maury, P., Mojayad, F., Berger, M., Planchon, C. (1996) Photochemical response to drought acclimation in two sunflower genotypes. *Physiologia Plantarum* 98(1):57 -66.

- Melotto, M., Underwood, W., He, S.Y. (2008) Role of stomata in plant innate immunity and foliar bacterial diseases. *Annual Review of Phytopathology* 46, 101–122.
- Mendonça, J. C., Freitas, R. M., Aguiar, D. A., Sousa, E. F., Muniz, R. A., Esteves, B. S. (2011) Mapeamento das áreas de cana-de-açúcar na região norte fluminense – RJ por uso de técnicas de sensoriamento remoto. *Eng. Agrícola*, Jaboticabal – SP, v. 31, n. 3, p. 561-571.
- Merlot, S., Leonhardt, N., Fenzi, F., Valon, C., Costa, M., Piette, L., Vavasseur, A., Genty, B., Boivin, K., Müller, A., Giraudat, J., Leung, J. (2007) Constitutive activation of a plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase prevents abscisic acid-mediated stomatal closure. *The EMBO Journal* 26, 3216–3226.
- Merlot, S., Mustilli, A.C., Genty, B., North, H., Lefebvre, V., Sotta, B., Vavasseur, A., Giraudat, J. (2002) Use of infrared thermal imaging to isolate *Arabidopsis* mutants defective in stomatal regulation. *The Plant Journal* 30, 601–609.
- Meyer, S., Genty, B. (1999) Heterogeneous inhibition of photosynthesis over the leaf surface of *Rosa rubiginosa* L. during water stress and abscisic acid treatment: induction of a metabolic component by limitation of CO<sub>2</sub> diffusion. *Planta*, 210, 126-131.
- Meyers, P. (1994). Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chemical Geology*, 114:289-302.
- Mitchell, J.P., Shennan, C., Grattan, S.R., (1991) Developmental changes in tomato fruit constituents under salinity and water deficit. *Physiol. Plantarum*. 83, 177±185.
- Ming, R.; Yu, Q., Moore, P.H. (2007) Sex determination in papaya. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 18: 401-408.
- Mingo, D.M., Theobald, J., Bacon, M.A., Davies, W.J., Dodd, I.C. (2004) Biomass allocation in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants grown under partial rootzone drying: enhancement of root growth. *Functional Plant Biology*, 31: 971-978.
- Mingo D.M., Bacon M.A., Davies W.J. (2003) Non-hydraulic regulation of fruit growth in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv Solairo) growing in drying soil. *Journal of Experimental Botany*, 54, 1205–1212.
- Minolta. (1989) Chlorophyll meter SPAD-502. Instruction manual. Minolta Co., Osaka, Japan. 22p.
- Mohammed G.H., Zarco-Tejada P., Miller J.R. (2003) Applications of chlorophyll fluorescence in forestry and ecophysiology, chapter 3, in *Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology* (J.R. DeEll, ed), Kluwer, pp.79-124.

- Möller, M., Alchanatis, V., Cohen, Y., Meron, M., Tsipris, J., Naor, A., Ostrovsky, V., Sprintsin, M., Cohen, S. (2007) Use of thermal and visible imagery for estimating crop water status of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* 58, 827–838. doi:10.1093/jxb/erl115.
- Monteith, J. L. (1995) A reinterpretation of stomatal responses to humidity, *Plant Cell Environ.*, 18, 357-364.
- Morton, J. F. (1987) Papaya, *Carica papaya* L. In: *Fruits of Warm Climates*. Creative Resources Inc., Winterville, N.C.
- Ni, B.; Pallardy, S.G., (1992) Stomatal and non stomatal limitation to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. *Plant Physiology*, v.99 p.1502-1508.
- Nilsson HE. (1995) Remote sensing and image analysis in plant pathology. *Annual Review of Phytopathology* 15, 489–527.
- Nobel, P. S. (1990) *Physicochemical and environmental plant physiology*. San Diego: Academic Press, p. 540. Nostrand Reinhold, 652 p.
- Noodén, L.D., Guiamet, J.J., John, I. (1997) Senescence mechanisms. *Physiol. Plant.*, 101, 746-753.
- O'Leary, M.H., (1988) Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience*, 38: 328-336.
- Oliveira, A. M. G.; Farias, A. R. N.; Santos Filho, H. P.; Oliveira, J. R. P.; Dantas, J. L. L.; Santos, L. B.; Oliveira, M. A.; Silva, M. J.; Almeida, O. A.; Nickel, O.; Medina, V. M.; Cordeiro, Z. J. M. (1994) Mamão para exportação: aspectos técnicos da produção. Brasília, EMBRAPA – SPI, 52p. (Série de publicações técnicas *FRUTEX*, 9).
- Osmond, C.B., Austin, M.P., Berry, J.A., Billings, W.D., Boyer, J.S., Dacey, J.W.H., Nobel, P.S., Smith, S.M., Winner W.E. (1987) *Stress Physiology and the Distribution of Plants*. *BioScience*, 37: 38-48.
- Osório, J., Osório, M.L., Chaves, M.M., Pereira, J.S. (1998). Effects of water deficits on <sup>13</sup>C discrimination and transpiration efficiency of *Eucalyptus globulus* clones. *Australian Journal of Plant Physiology* 25: 645–653.
- Pandey, R., Agarwal, R.M. (1998) Water stress-induced changes in proline contents and nitrate reductase activity in rice under light and dark conditions. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 4: 53-57.
- Pereira, J.S., Pallardi, S. (1989). Water stress limitation to tree productivity. In: *Biomass production by fast growing trees* (J.S. Pereira & J.J. Landsberg eds.). London, Kuwer Academic. p. 37-56.

- Passioura, J.B. (1997) Drought and drought tolerance. In: BELHASSEN, E. (Ed.). Drought tolerance in higher plants: genetical, physiological and molecular biological analysis. Dordrecht: Kluwer. p.1-5.
- Petit, J.R., J. Jouzel, D. Raynaud, N.I. Barkov, J.M. Barnola, I. Basile, M. Bender, J. Chappellaz, M. Davis, G. Delaygue, M. Delmotte, V.M. Kotlyakov, M. Legrand, V.Y. Lipenkov, C. Lorius, L. Pepin, C. Ritz, E. Saltzman, and M. Stievenard. (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399: 429-436.
- Posse R. P.; Sousa E. F; Bernardo S.; Pereira, M. G.; Gottardo, R. D. (2009) Total leaf area of papaya trees estimated By a nondestructive method. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)*, v.66, n.4, p.462-466.
- Powles, S.B. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology*, 35: 15-44.
- Rabbani, M. A.; Maruyama, K.; Abe, H.; Khan, M. A.; Katsura, K.; Ito, Y.; Ramos, M. M.; Oliveira, R. A. de. Irrigação em pequenas e médias propriedades. *Tecnologia & Treinamento Agropecuário*, n. 9, p. 8, dez./jan.1998/99.
- Raskin, I., Ladyman, J.A.R. (1988) Isolation and characterization of a barley mutant with abscisic acid-insensitive stomata. *Planta* 173, 73–78. doi:10.1007/BF00394490.
- Reis, F.O.; Campostrini E. (2008) Trocas gasosas e eficiência fotoquímica potencial em mamoeiro do grupo 'Formosa' cultivado em condição de campo. *Bragantia*: 815-822.
- Reis, F.O. (2007) Microaspersão sobrecopa em mamoeiro 'Golden': um estudo relacionado às trocas gasosas, à eficiência fotoquímica e ao fluxo de seiva xilemática. Tese de Doutorado, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos do Goytacazes, Brazil.
- Reis, F.O.; Campostrini, E.; Chiquieri, T.B.; Castro, F.A.; Torres-Netto, A.; dos Santos, A.M.; Costa Azevedo, L.; Gomes, M.M.A.; de Souza, M.A. (2004) Estresse hídrico em plantas de mamoeiro Golden: efeitos estomáticos e não-estomáticos. *Annals of the XVIII Congresso Brasileiro de Fruticultura*. Florianópolis, Brazil.
- 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. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos do Goytacazes, Brazil.
- Resende, M.; Henderson, D.W.; Fereres, E. (1981) Freqüência de irrigação, desenvolvimento e produção do feijão Kidney. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.16, n.3, p.363-370.
- Ribeiro, M. S. (2012) Efeitos da aplicação diferencial de água no substrato sobre a capacidade fotossintética, relações hídricas e crescimento inicial em cana-de-

açúcar. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes.

- Robinson, D., Handley, L.L., Scrimgeour, C.M., Gordon, D.C., Forster, B.P., Ellis, R.P. (2000) Using stable isotope natural abundances ( $d^{15}N$  and  $d^{13}C$ ) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch.) genotypes. *Journal of Experimental Botany*, 51:41–50.
- Romero, P.; Dood, I. C.; Martinez-Cutillas, A. (2012) Constrasting physiological effects of partial root zone drying in fiel-grown grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Monastrell). *Journal of Experimental Botany*, Vol. 63. No.11, pp. 4071-4083.
- Ryser, P. (2006) The mysterious root length. *Plant Soil* 286:1–6. DOI 10.1007/s11104-006-9096-1
- Sá Sobrinho, A. F. de. (1988) Efeitos da deficiência hídrica sobre a floração, crescimento vegetativo da raiz e parte aérea em cultivares de amendoim. 61f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.
- Schachtman, D.P., Goodger, J.K. (2008) Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends Plant Sci.* Jun;13(6):281-7. doi: 10.1016/j.tplants.2008.04.003.
- Sadras, V. O. (2009) Does partial root-zone drying improve irrigation water productivity in the field? A meta-analysis. *Irrigation Science* 27, 183–190.
- 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. *Rev ICA*; 13:291-5.
- Salter, P.J., Goode, J.E. (1967) Crop responses to water at diferente stages of growth. *Research Review* No. 2. Farnham Royal, UK: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Samadi, A., Sepaskhah, A.R., (1984). Effects of alternate furrow irrigation on yield and water use efficiency of dry beans. *Iran Agric. Research*, 3: 95-115.
- Sanches, N.F.; Dantas, J.L.L. (1999) *O cultivo do mamão*. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura. 105 p. (Circular Técnica, 34).
- Santos T.P., Lopes C.M., Rodrigues M.L., de Souza C.R., Maroco J.P., Pereira J.S., Silva J.R., Chaves M.M. (2003) Partial rootzone drying: effects on growth, and fruit quality of field-grown grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Functional Plant Biology*, 30, 663–671.
- Santos R. F.; Calesso R. (1998) Déficit hídrico e os processos morfológicos e fisiológicos das plantas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v2, n.3, p. 287-294, Campina Grande, PB, DEAg/UFPB.

- Sarwar, A., Bastiaanssen, W.G.M., and Feddes, R.A. (2001) Irrigation water distribution and long-term effects on crop and environment. *Agric. Water Manage.* 50:125- 140.
- Schulze, E.-D. and A.E. Hall. (1982) Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rates of plants in contrasting environments. In *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. 12B*. Eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler. Springer-Verlag, Berlin. pp 182-230.
- Sepaskhah, A.R., Kamgar-Haghighi, A.A., (1997) Water use and yields of sugarbeet grown under every-otherfurrow irrigation with different irrigation intervals. *Agri. Water Management*, 34: 71-79.
- Sepaskhah, A.R., Sichani, S.A., (1976). Evaluation of subsurface irrigation spacings for bean production. *Canadian Agricultural Engineering*, 18: 23-26.
- Sepaskhah, A.R., Sichani, S.A., Bahrani, B., (1976). Subsurface and furrow irrigation evaluation for bean production. *Transactions of the ASAE*, 19: 1089-1093.
- Shahnazari, A., Liu, F., Andersen, M.N., Jacobsen, S.E., Jensen, C.R., (2007) Effects of partial root-zone drying on yield, tuber size and water use efficiency in potato under field conditions. *Field Crops Research*, 100: 117-124.
- Sharp, R.E, Poroyko, V., Hejlek, L.G., Spollen, W.G., Springer, G.K., Bohnert, H.J., Nguyen, H.T. (2004) Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *J Exp Bot* 55:2343–2351.
- Shevyakova, N.I. (1984) Metabolism and the physiological role of proline in plants under conditions of water and salt stress. *Soviet. Plant Physiology*, 30: 597-608.
- Silva, F. de A. S., Azevedo, C. A. V. de (2009) Principal Components Analysis in the Software Assistat-Statistical Attendance. In: *World Congress On Computers In Agriculture*, 7, Reno-NV-USA: American Society of Agricultural and Biological Engineers.
- Silva, F. de A. S., Azevedo, C. A. V. de (2002) Versão do programa computacional Assistat para o sistema operacional Windows. *Revista Brasileira de Produtos Agroindustriais*, Campina Grande, v.4,n.1, p71-78.
- Silva, J.G.F. Da; Ferreira, P. A.; Costa, L.C.; Melendes, R.R.V.; Cecom, P.R. (2001) Efeitos de diferentes lâminas e frequências de irrigação sobre a produtividade do mamoeiro (*Carica papaya* L.). *Revista Brasileira de Fruticultura*, Jaboticabal, v.23, n.3, p.597-601.
- Silva, F. de A.S. (1996) The ASSISTAT Software: statistical assistance. In: *International Conference On Computers In Agriculture*, 6, Cancun, 1996. *Anais...* Cancun: American Society of Agricultural Engineers, p.294-298.

- Sirault, X.R.R., James, R.A., Furbank, R.T. (2009) A new screening method for osmotic component of salinity tolerance in cereals using infrared thermography. *Functional Plant Biology* **36**, 970–977. doi:10.1071/FP09182.
- Sobeih W., Dodd I.C., Bacon M.A., Grierson D.C., Davies W.J. (2004) Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants subjected to partial rootzone drying. *Journal of Experimental Botany*, **55**, 2353–2363.
- Spreer, W.; Nagle, M.; Neidhart, S.; Carle, R.; Ongprasert, S.; Muller, J. (2007) Effect of regulated deficit irrigation and partial rootzone drying on the quality of mango fruits (*Mangifera indica* L., cv. 'Chok Anan'). *Agric. Water Manage.* V.88, p.173-180.
- Steinberg, S.L.; Miller, J.C., McFarland, M.J. (1990) Dry matter partitioning and vegetative growth of young peach trees under water stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, **17**: 23-36.
- Stewart, G.R., Lee, J.A. (1974) The role of proline accumulation in halophytes. *Planta*, **120**: 279-289.
- Stikic, R.; Popovic, S.; Srdic, M.; Savic, D.; Jovanovic, Z.; Prokic, L.; Sdravikovic, J. (2003) Partial root drying (PRD): A new technique for growin plants that saves water and improves the quality of fruit. *Bulgarian Journal Plant Physiology*, Sofia, p.164-171, 2003. Special Issue.
- Stirbet A, Govindjee. (2011) On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, **104**: 236-257.
- Stirbet, A., Govindjee (2011) On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. **104**: p. 236–257.
- Stoll, M., Loveys, B.R., Dry, P.R. (2000) Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 1627–1634.
- Storey, W.B. (1958). Modification of sex expression in papaya. *Hort. Adv.* **2**, 49-60.
- Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Srivastava, A. (2004): Analysis of the fluorescence transient. In: George C., Papageorgiou C., Govindjee (eds.): *Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. *Advances in Photosynthesis and Respiration Series*. Springer, Dordrecht: 321–362.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M. (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou, G., Govindjee (eds.), *Advances in Photosynthesis and Respiration*. vol. 19: *Chlorophyll fluorescence*:

*a Signature of photosynthesis*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, p. 321–362.

- Strasser, R. J; Srivasta, A; Tsimilli-Michel, M. (2000) The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M; Pathre, U; Mohanty, P. (eds), *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. London, Taylor and Francis, p. 445 - 483.
- Strasser, B. J., Strasser, R. J. (1995) Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP-test. In: Mathis, P. (Ed.), *Photosynthesis: From Light to Biosphere*, vol. V. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, p. 977–980.
- Syvertsen, J. P., Melgar, J.C., Garcia-Sanches, F. (2010) Salinity tolerance and leaf water use efficiency in citrus. *J. Aler., Soc. Hort. Sci.* 135:33-39.
- Syvertsen, J. P., Lloyd, J. J. (1994) In: Schaeffer, B.; Andersen, P. C. *Citrus. Handbook of Environmental Physiology of Fruits Crops: Sub-tropical and Tropical Crops*. Florida, v. 2, p. 65-91, 1994.
- Thach, L.B.; Shapcott, A.; Schmidt, S.; Critchley, C. 2007. The OJIP fast fluorescence rise characterizes Graptophyllum species and their stress responses. *Photosynthesis Research*, 94: 423-436.
- Taiz, L.; Zeiger, E. (2013) *Fisiologia vegetal*. 5.ed. Porto Alegre: Artmed, 918 p.
- Tang, L.S., Y. Li, and J.H. Zhang. (2005) Physiological and yield responses of cotton under partial rootzone irrigation. *Field Crops Research* 94: 214-223.
- Tarara, J.M., Perez-Pena, J.E., Schreiner, R.P., Keller, M., Smithyman, R.P. (2011) Net carbon exchange in grapevine canopies responds rapidly to timing and extent of regulated deficit irrigation. *Functional Plant Biology*. 38:386-400.
- Tardieu, F., Simonneau, T. (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49: p. 419-432.
- Tardieu, F. (1995) Control of stomatal conductance in droughted plants by hydraulic and chemical messages from roots. In: Mathis, P. (ed) *Photosynthesis: from light to biosphere*. Kluwer Academic Publishers. pp. 531-536.
- Tardieu, F., Davies, W.J., (1993) Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environment*, 16: 341-349.
- Távora, F. J. A. F.; Melo, F. I. O. (1991) Resposta de cultivares de amendoim a ciclos de deficiência hídrica: crescimento vegetativo, reprodutivo e relações hídricas. *Ciência Agrônômica*, v.22, n.1/2, p.47-60.

- Taylor, C.B. (1996) Proline and water deficit: ups, downs, ins, and outs. *Plant Cell*, 8: 1221-1224.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D., Lawlor, D. W. (1999) Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914-917.
- Torres-Netto, A.; Campostrini, E.; da Costa, L.A.; Sousa, M.A.; Ramalho, J.C; Chaves, M.M. (2009) Morphological analysis and photosynthetic performance of improved papaya genotypes. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21: 209-222.
- Torres-Netto, A. (2005) Atributos fisiológicos e relações hídricas em genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) na fase juvenil. 116p. Tese (Doutorado em produção vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes, RJ.
- Torres-Netto, A., Campostrini, E., Oliveira, J.G., Yamanishi, O.K. (2002) Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and the possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya* L. *Braz J Plant Physiol*;14:203-10.
- Trindade, A.V.; Oliveira, A.A.R.; Nascimento, A.S.; Oliveira, A.M.G.; Rtzinger,C.H.S.P.; Barbosa, C.J.; Costa, D.C.; Coelho, E. F.; Santos Filho, H.P.;Oliveira,J.R.P. (2000). Mamão. Produção: aspectos técnicos. *Embrapa mandioca efruticultura*. Brasília: Embrapa, Frutas do Brasil 3. 77p.
- Turner. N.C., (1986) Crop water deficits: a decade of progress. *Advances in Agronomy*. 39, 1±51.
- Tuner, N. C., Jones, M.M. (1980) Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation, p. 87-103. In: N.C, Turner and P.J. Kramer (eds.) *Adaptation of the plants to water and high temperature stress*, Wiley, New York.
- Tyree, M.T., Sperry, J.S. (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Re. Plant. Physiol. Mol. Biol.* 40:19-38.
- Van Heerden, P.D.R., De Villiers, M.F., Van Staden, J., Krüger, G.H.J. (2003a) Dark chilling increases glucose-6-phosphate dehydrogenase activity in soybean leaves. *Physiol. Plant.* 119, 221–230.
- Van Heerden, P.D.R., Tsimilli-Michael, M., Krüger, G.H.J., Strasser, R.J. (2003c) Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development: parallel studies of CO<sub>2</sub> assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation. *Physiol. Plant.* 117, 476–491.
- Verbruggen, N.; Hermans, C. (2008) Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*, v. 35, n. 4.
- Verslues, P. E.; Agarwal, M.; Katiyar-Agarwal, S.; Zhu, J. and Zhu, J-K (2006) Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing,

- abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, (2006), 45, 523–539.
- Villegas, V. N. (1997) *Carica papaya* L. In: EWM Verheij, RE Coronel, eds. Plant Resources of South- East Asia 2: Edible Fruits and Nuts. PROSEA Foundation, Bogor, Indonesia.
- Virgona, J.M., Farquhar, G.D. (1996) Genotypic variation in relative growth rate and carbon isotope discrimination in sunflower is related to photosynthetic capacity. *Australian Journal of Plant Physiology* 23: 227-236.
- Wahbi, S., Wakrim, B., Aganchich, B., Tahi, H., Serraj, R. (2005) Effects of partial rootzone drying (PRD) on adult olive tree (*Olea europea*) in field conditions under arid climate. I. Physiological and agronomic responses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106, 289–301.
- Wakrim R., Wahbi S., Tahi H., Aganchich B., Serraj R. (2005) Comparative effects of partial root drying (PRD) on water relations and water use efficiency in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106, 275–287.
- Wolf, H.S., Lynch, S.J. (1940) Papaya Culture in Florida. University of Florida Agricultural Experimental Station Bulletin no. 350.
- Xu, S.; An, L.; Feng, H.; Wang, X., Li, X. (2002) The seasonal effects of water stress on *Ammopiptanthus mongolicus* in a desert environment. *J. Arid Environ.*, 51: 437-447.
- Yancey, P. H.; Clark, M. E.; Hand, S. C.; Bowlus, R. D.; Somero, G. N. (1982) Living with water stress: evolution of osmolyte systems. *Science*, v. 217, p. 1214-1222.
- Yang, G. P.; Rhodes, D.; Joly, R.J. (1996). Effects of high temperature on membrane stability and chlorophyll fluorescence in glycinebetaine-deficient and glycinebetaine-containing maize lines. *Aust. J. Plant Physio*, 23 (4).
- Yu, Q., Hou, S., Feltus, F.A., Jones, M.R., Murray, J.E., Veatch, O., Lemke, C., Saw, J.H., Moore, R.C., Thimmapuram, J., Liu, L., Moore, P.H., Alam, M., Jiang, J., Paterson, A.H., Ming, R. (2008) Low X/Y divergence in four pairs of papaya sex-linked genes. *The Plant Journal* 53:124-132.
- Zagdanska, B., Kozdoj, J. (1994) Water stress-induced changes in morphology and anatomy of flag leaf of spring wheat. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 63: 61-66.
- Zhang, J; Yang, J. (2004) Crop yield and water use efficiency: a case study in rice. In: *Water use efficiency in plant biology*. Ed. M.A. Bacon. CRC Press, Oxford, 199-227pp.
- Zhang, J.; Nguyen, H. T.; Blum, A. (1999) Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany*, n. 50, p. 291–302.

Živčák, M., Brestič, M., Olšovská, K., Slamka P. (2008) Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* L. *Plant Soil Environ.*, 54, 4: p. 133–139.