

DISPONIBILIDADE DE LUZ EM CULTIVO PROTEGIDO E
LIMITAÇÃO HÍDRICA EM CONDIÇÃO DE CAMPO: UM ESTUDO
RELACIONADO À ECOFISIOLOGIA DO MAMOEIRO (*Carica papaya*
L.)

KATHERINE FRAGA RUAS

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO 2019

DISPONIBILIDADE DE LUZ EM CULTIVO PROTEGIDO E
LIMITAÇÃO HÍDRICA EM CONDIÇÃO DE CAMPO: UM ESTUDO
RELACIONADO À ECOFISIOLOGIA DO MAMOEIRO (*Carica papaya*
L.)

KATHERINE FRAGA RUAS

“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”

Orientador: Prof^o. Dr. Eliemar Campostrini

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO – 2019

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

R894 Ruas, Katherine Fraga.

DISPONIBILIDADE DE LUZ EM CULTIVO PROTEGIDO E LIMITAÇÃO HÍDRICA EM CONDIÇÃO DE CAMPO : UM ESTUDO RELACIONADO A ECOFISIOLOGIA DO MAMOEIRO (Carica papaya L.) / Katherine Fraga Ruas. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2019.

94 f. : il.

Inclui bibliografia.

Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2019.

Orientador: Eliemar Campostrini.

1. Estufa. 2. Trocas gasosas. 3. Golden. 4. Aliança. 5. Intenza. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 630

DISPONIBILIDADE DE LUZ EM CULTIVO PROTEGIDO E
LIMITAÇÃO HÍDRICA EM CONDIÇÃO DE CAMPO: UM ESTUDO
RELACIONADO À ECOFISIOLOGIA DO MAMOEIRO (*Carica papaya*
L.)

KATHERINE FRAGA RUAS

“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”

Aprovada em 25 de fevereiro de 2019.

Comissão Examinadora:



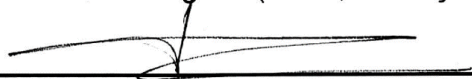
Prof. Elias Fernandes de Sousa (D.Sc., Produção Vegetal) – UENF



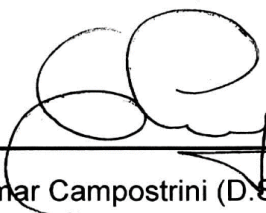
Dr. José Altino Machado Filho (D.Sc., Produção Vegetal) – INCAPER



Dr. Weverton Pereira Rodrigues (D.Sc., Produção Vegetal) – UENF



Prof. Julián Cuevas González (D.Sc., Agronomía) – UAL



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

(Orientador)

“Somos mais fortes do que pensamos e às vezes
é preciso uma prova de fogo para nos fazer
descobrir nosso poder de superação.”

Autor desconhecido.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar gostaria de agradecer a Deus por me proporcionar concluir o doutorado, e colocar em meu caminho pessoas especiais para me amparar em todos os momentos em que precisei;

Agradeço a Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, a Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa durante todo o curso de pós-graduação e pela oportunidade em realizar meu doutorado sanduiche na Universidad de Almeria – Espanha. Também gostaria de agradecer o apoio financeiro concedido pela Fundação Carlos Chagas de Apoio à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro – FAPERJ;

Um agradecimento especial ao meu orientador Eliemar Campostrini, que me aceitou em seu grupo de pesquisa e nunca mediu esforços para ensinar, transmitindo todo o seu conhecimento de uma forma prazerosa, nos proporcionando um aprendizado diário. Ao professor Elias Fernandes pela paciência e todo o auxílio durante o experimento e análise dos dados do fluxo de seiva. Ao Weverton Rodrigues e Jefferson Rangel que tanto me ajudaram na compreensão dos dados, sempre disponíveis para tirar minhas dúvidas, e ao Ricardo Bressan pelas sugestões e contribuições com a tese;

A todo o setor de Fisiologia Vegetal, muito obrigada por tudo. Conviver com vocês é maravilhoso. Um agradecimento superespecial para os amigos de laboratório que estiveram comigo em diversos momentos dessa caminhada: Jefferson Rangel, Wallace Bernado, Weverton Rodrigues, Jéssica Paixão, Ana Cabrera, Danilo Baroni, José Altino, Letícia Cespon, Emile Lopes, Luciene Ferreira, Henrique Martins, Benjamim Valentim, Thiago Koppe, Ivanice Borges, Deivisson Pelegrino, Rosana Nani, professora Mara de Menezes, Bárbara, Juan Cabrera. Vocês são muito importantes para mim!

Durante o período de doutorado sanduiche tenho inúmeros agradecimentos a fazer. Primeiramente, ao Dr. Julián Cuevas, um pesquisador incrível o qual tive a oportunidade de conhecer e de tê-lo como supervisor. Te agradeço por toda a dedicação e auxílio durante todas as fases do experimento. Um agradecimento a todos da equipe (UAL e CAJAMAR) que tanto me ajudaram: Irene Salinas, Alicia Torres, Manuel Reyes, Miguel Maciel, Flor Chango, Enrique Romo, Virginia Pinillos e Juan Jose Hueso;

Um agradecimento especial ao INCAPER - Fazenda de Linhares, ES, por toda infraestrutura para a realização do experimento e disponibilidade de funcionários e bolsistas para me acompanharem nas avaliações. Em especial gostaria de agradecer ao pesquisador José Altino, pela orientação e acompanhamento durante todo o experimento no campo, bem como a todos os que me ajudaram nesse período: Fernanda Rodrigues, Rizia Joyce, Basílio Cerri, e Guilherme Augusto. A empresa Caliman Agrícola, pela aquisição das sementes;

Gostaria de agradecer imensamente a todos os meus amigos do Espírito Santo que entenderam meus momentos de ausência, e estiveram ao meu lado até o final, bem como àqueles que fiz na UENF, e claro minhas companheiras de república que dividi infinitos momentos: Tamires e Pérola. Vocês foram fundamentais!

E, por fim, aqueles que fazem minha vida fazer sentido: meus familiares. Agradeço aos meus pais: Adriano Ruas e Mônica Zanirate, meu irmão Bruno Ruas, ao Leonardo Giacomin, meu padrasto Renato Giacomin, meu noivo Hugo Surerus e toda sua família, meus avós, tios, primos e afilhados. O amor de vocês foi a grande essência para eu chegar até aqui!

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1 <i>Importância econômica do C. papaya L.</i>	4
2.2 <i>Aspectos botânicos das cultivares ‘Golden’, ‘Aliança’ e ‘Intenza’</i>	5
2.3 <i>Importância da água para o C. papaya L.</i>	7
2.4 <i>Efeito da limitação hídrica no fechamento estomático e no rendimento quântico do fotossistema II (PS II)</i>	10
2.5 <i>A planta como indicadora do estresse hídrico</i>	13
3. TRABALHOS.....	15
LEAF AGE DOES NOT JUSTIFY ITS EARLY REMOVAL IN <i>Carica papaya L.</i> ...	15
RESUMO	15
ABSTRACT	16
INTRODUCTION.....	17
MATERIAL AND METHODS.....	19
<i>Plant material and growing conditions</i>	19
<i>Selection of leaves with different ages</i>	20
<i>Gas exchange</i>	21

<i>Colorimetry</i>	22
<i>Statistical analysis</i>	22
RESULTS	22
DISCUSSION.....	27
CONCLUSIONS.....	31
REFERENCES.....	32
ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE <i>C. papaya</i> L. SUBMETIDO AO ESTRESSE HÍDRICO EM CONDIÇÕES DE CAMPO	36
RESUMO	36
ABSTRACT	37
INTRODUÇÃO	38
MATERIAL E MÉTODOS.....	41
<i>Material vegetal e condições de cultivo</i>	41
<i>Características avaliadas</i>	44
<i>Avaliação da capacidade fotossintética</i>	44
<i>Emissão da Fluorescência da clorofila</i>	45
<i>Análises de crescimento</i>	46
<i>Determinação do fluxo de seiva xilemática</i>	46
<i>Cálculo da evapotranspiração potencial (ET₀)</i>	48
<i>Eficiência agronômica no uso da água</i>	48
<i>Análise estatística</i>	49
RESULTADOS.....	49
DISCUSSÃO	66
CONCLUSÃO	69
REFERÊNCIAS.....	70
4. RESUMO E CONCLUSÕES	75
REFERÊNCIAS.....	76

RESUMO

RUAS, Katherine Fraga, D.Sc., Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, fevereiro de 2019. Disponibilidade de luz em cultivo protegido e limitação hídrica em condição de campo: Um estudo relacionado a ecofisiologia do mamoeiro (*Carica papaya* L.). Orientador: Prof. Eliemar Campostrini.

Em condição de cultivo protegido (Capítulo 1), e em condição de campo (Capítulo 2), dois experimentos foram realizados para estudar a influência dos fatores do ambiente (luz e água) em plantas de *C. papaya* L. No primeiro experimento, foi utilizado o genótipo 'Intenzza', em duas condições de cultivo protegido: Controle passivo (para redução da temperatura, o controle foi feito com a abertura de janelas); e controle ativo (para a redução da temperatura, foram utilizados microaspersores sobre o dossel e a abertura de janelas) (ACC). No capítulo 1, o objetivo foi verificar se o controle ativo favoreceria a taxa fotossintética líquida em folhas em cinco diferentes posições no dossel: S1 (folha mais jovem), S2, S3, S4 e S5 (folha mais velha). Com a finalidade de verificar se as folhas estavam atuando com fonte ou dreno, a taxa fotossintética líquida foi avaliada por meio do uso da luz natural no horário de 9:00 horas da manhã, e com luz artificial fornecida por meio de um sistema LED's acoplado ao analisador de gás a infravermelho (IRGA) ($400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). No segundo experimento (Capítulo 2), foi estudado sob condição de campo, o efeito da limitação hídrica em dois genótipos mamoeiro Golden (G) e Aliança (A). Para tanto, foram utilizados dois tratamentos

[irrigado (I)(-12 kPa) e não irrigado (NI)(- 23,0; -136,5; -204,1; -310,6 kPa)], com objetivo de verificar o efeito da limitação hídrica do solo sobre as trocas gasosas e o crescimento de cada genótipo estudado. Ao final dos dois experimentos, concluiu-se que (i) todas as folhas avaliadas tiveram valores positivos da taxa fotossintética líquida (A), com assimilação fotossintética do carbono mesmo em condição de limitação luminosa; (ii) as folhas do controle de clima ativo/presença de microaspersores (ACC) aumentaram em até 96% as taxas fotossintéticas, quando utilizou-se a intensidade de luz artificial em $400 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$; (iv) As plantas do ACC tiveram maiores valores de A/g_s , o que mostrou ter melhor eficiência intrínseca no uso da água; (v) a remoção de folhas de mamoeiro não é indicada quando houver intensidade luminosa (radiação fotossinteticamente ativa) acima de $400 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ nas folhas. No experimento 2, concluiu-se que existe uma variabilidade diferencial na resposta a limitação hídrica do solo entre os dois genótipos em estudo [Golden (G) e Aliança (A)]; (ii) o genótipo G, quando comparado ao genótipo A, teve maior tolerância ao estresse hídrico, quando avaliado pela característica de crescimento em estudo; (iii) no genótipo A cultivado em condição de limitação hídrica (A_{NI}), a redução acentuada da área foliar, causada pela redução no lançamento de folhas, pode ter proporcionado menores taxas fotossintéticas da planta inteira e conseqüentemente menor fornecimento de fotoassimilados para suportar o crescimento em diâmetro, altura de planta, e o lançamento de novas folhas.

Palavras-chave: Estufa, trocas gasosas, Golden, Aliança, Intenza.

ABSTRACT

RUAS, Katherine Fraga, D.Sc., Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, fevereiro de 2019. Light availability and water restriction under field condition: an ecophysiological study in papaya (*Carica papaya* L). Advisor: Prof. Eliemar Campostrini.

Under protected cultivation (Chapter 1), and open field condition (Chapter 2), two experiments were performed to study the influence of environmental factors (light and water) on *C. papaya* L. plants. In the first experiment, the 'Intenzza' genotype was used under two protected cultivation conditions: Passive control (to reduce the temperature, the control was done by opening windows); and active control (for the reduction of temperature, microarperion was performed on the canopy and the opening of windows) (ACC). In Chapter 1, the objective was to verify whether active control would favor the net photosynthetic rate on leaves in five different positions in the canopy: S1 (younger leaf), S2, S3, S4 and S5 (older leaf). In order to verify whether the leaves were acting as a source or a drain, the net photosynthetic rate was evaluated by using natural light at 9:00 am and artificial light provided by a LED's system coupled to the infrared gas analyzer (IRGA) ($400 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$). In the second experiment (Chapter 2), open field conditions, the effect of water limitation on two papaya genotypes Golden (G) and Aliança (A) was studied. For this, two treatments [irrigated (I) (-12 kPa) and non-irrigated (NI) (-23.0; -136.5; -204.1; -310.6 kPa)] were used, with the objective to verify the effect

of soil water limitation on gas exchange and growth of each genotype studied. At the end of both experiments, it was concluded that (i) all evaluated leaves had positive values of the net photosynthetic rate (A), with photosynthetic carbon assimilation even under light limiting condition. (ii) active climate control / presence of microsprinklers (ACC) leaves increased photosynthetic rates by up to 96% when artificial light intensity was used at $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. (iv) ACC plants had higher A / gs values, which showed better intrinsic efficiency in water use. (v) the removal of papaya leaves is not advised when there is light intensity (photosynthetically active radiation) above $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the leaves. In experiment 2, it was concluded that there is a differential variability in response to soil water limitation between the two genotypes under study [Golden (G) and Aliança (A)] (ii) genotype G, when compared to genotype A, had greater tolerance to water stress, when evaluated by the growth traits studied (iii) in genotype A cultivated under water stress (ANI), the marked reduction in leaf area, caused by the reduction in leaf release, may have provided lower rates. photosynthetic effects of the whole plant and consequently lower supply of photoassimilates to support growth in diameter, plant height, and the release of new leaves.

Keywords: Greenhouse, gas exchange, Golden, Alliance, Intenza.

1. INTRODUÇÃO

As alterações climáticas, devido ao aquecimento global, podem afetar de forma significativa a agricultura mundial. Essas mudanças possivelmente alterarão a distribuição pluviométrica do mundo (Pellegrino et al., 2007), o que pode originar eventos extremos com fortes chuvas, e períodos de seca, bem como pode interferir de maneira significativa nas alterações dos fatores específicos do ambiente como a temperatura e a umidade relativa do ar.

Em condições de campo, o déficit hídrico pode ser frequente, o que juntamente com outros fatores do ambiente como elevada radiação solar e alta temperatura podem contribuir em maior intensidade para causar o fechamento estomático, e conseqüentemente reduzir a assimilação fotossintética do carbono (Mahouachi et al., 2007).

Portanto, em mamoeiro, o estresse hídrico pode reduzir a produção de biomassa da planta (Lima et al., 2015) e a assimilação fotossintética do carbono (Clemente e Marler, 1996; Marler e Mickelbart, 1998; Mahouachi et al., 2006; Lima et al., 2015, 2016). A redução da taxa fotossintética líquida pode reduzir o crescimento, e a produção, bem como a qualidade dos frutos (Salazar, 1978).

Com relação à ação dos fatores do ambiente sobre as trocas gasosas do mamoeiro, o que causa significativa redução da condutância estomática (g_s) é a quantidade de água no ar, avaliada por meio do déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}) (El-Sharkawy et al., 1985; Marler e Mickelbart, 1998; Reis e Campostrini,

2008; Campostrini et al., 2010). O DPV_{ar} pode causar reduções na assimilação do carbono fotossintético quando o valor estiver acima de 1 kPa (Campostrini et al. 2018).

Além do DPV_{ar} , valores elevados de radiação solar podem causar aumento na temperatura da folha e, conseqüentemente, causar incremento nessa variável $DPV_{folha-ar}$, que está relacionada com o gradiente de pressão de vapor entre o interior da folha e o ar circundante a este órgão (Long e Hallgren, 1993). Os fatores do ambiente como temperatura do ar e da folha e a umidade relativa do ar, bem como a temperatura da folha contribuem de maneira significativa na magnitude do $DPV_{folha-ar}$. Os valores elevados dessa variável podem causar redução na condutância estomática, e Campostrini et al. (2018) relatam que, para o mamoeiro, o valor crítico dessa variável, sem que haja efeitos na redução dos valores de g_s , está em torno de 2 a 2.5 kPa. Acima desse valor ocorre redução na condutância estomática.

Uma estratégia para mitigar o efeito da temperatura supraótima sob g_s é aumentar a umidade relativa ao redor do dossel do mamoeiro. Em maior umidade relativa, como exemplo a 80% ou 90%, os efeitos dessa supraótima temperatura no fechamento estomático são menos pronunciados (Reis e Campostrini, 2011). Por exemplo, no sul da Espanha, no período do verão dentro do cultivo protegido, a aplicação de água sobre o dossel das plantas de mamoeiro, via microaspersores, é um manejo prático muito utilizado para reduzir a temperatura das folhas, aumentar a umidade relativa do ar, e assim reduzir o $DPV_{folha-ar}$, com efeitos positivos sobre o ganho de carbono nos horários de maior temperatura no interior do cultivo protegido.

Em cultivos protegidos, e de uma maneira geral, o produtor de mamão tende a aumentar a densidade de plantio, com a finalidade de reduzir custos e tentar maximizar a produtividade. Tal ação pode causar limitação por luz em folhas localizadas nas partes inferiores do dossel da planta. O mamoeiro é uma planta que requer elevados fluxos de fótons fotossintéticos (FFF), e um adensamento de plantas em cultivo protegido pode causar uma redução significativa na assimilação do carbono fotossintético nessa espécie (Marler, 1998; Wang et al, 2014, Campostrini et al., 2018), devido ao elevado autossombreamento das plantas (Wang et al., 2014). Nesse caso, poderá se ter

uma elevada quantidade de folhas consideradas “de sombra”, com reduzida taxa fotossintética, em relação à taxa respiratória.

Diante desse cenário de mudanças climáticas (principalmente associadas à escassez hídrica) e por se tratar de uma espécie frutífera de extrema importância econômica, sejam as plantas cultivadas em condição de campo ou em estruturas protegidas, torna-se importante entender a ação de como os fatores ambientais principalmente água, luz, temperatura e umidade relativa controlam a assimilação fotossintética do carbono. Tal entendimento é fundamental, pois ao se compreender como os fatores ambientais afetam a taxa fotossintética, é possível traçar estratégias de manejo para otimizar tais fatores, e assim ter ganhos na taxa fotossintética líquida, crescimento e produtividade do mamoeiro.

Com base nessas informações, este trabalho objetivou estudar as trocas gasosas em plantas de mamoeiro cultivadas em dois sistemas de alteração no microclima sob cultivo protegido, bem como verificar, sob condição de campo, o efeito da limitação hídrica sobre o crescimento e trocas gasosas de dois genótipos de mamoeiro.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Importância econômica do *C. papaya* L.

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma espécie frutífera comercial típica da região tropical e subtropical, e o crescimento e o desenvolvimento dessa espécie são otimizados entre as latitudes 21° Norte e 21° Sul e em locais com temperaturas que variam em torno de 22°C a 26°C (Marin et al., 1995; Alves, 2003). Contudo, o cultivo dessa espécie pode ser encontrado em latitudes em torno de 36° N e S (Chan, 2009). Como exemplo, em Almeria (36°50'N) no sul da Espanha e nas Ilhas Canárias (28°32'N) existem plantações comerciais em sistemas de cultivo protegidos com telas ou plásticos transparentes a uma altura de cerca de 5m (Campostrini et al, 2018). Com relação à temperatura de cultivo, outros autores como Knight (1980) e Lassoudiere (1968) relatam que as temperaturas ótimas estão entre 21/33°C e 22/26°C, respectivamente.

Essa espécie é intensamente cultivada para diversos fins. Os frutos podem ser consumidos maduros e/ou verdes, e quando verdes, podem ser utilizados para a extração da papaína, a qual é uma importante enzima proteolítica, obtida a partir do látex produzido no fruto. Essa enzima é utilizada na indústria têxtil, (Villegas, 1997; El Moussaoui et al., 2001; Konno et al., 2004), na indústria de cosméticos, produtos farmacêuticos e também na indústria cervejeira (El Moussaoui et al., 2001; Evans e Ballen, 2012). Além da papaína, extraem-se, também, as carpaínas das folhas, frutos e sementes, que são alcaloides utilizados como ativador

cardíaco (Oliveira et al., 1994). No grau de maturação considerado verde, o fruto também pode ser consumido em saladas.

No Brasil, devido ao clima tropical, as condições de cultivo podem ser favoráveis para a produção comercial do mamoeiro (Manica, 1982). Esse fato pode ser evidenciado pela colocação alcançada no *ranking* mundial, em que o Brasil é um dos países com maior produtividade de frutos (FAO, 2017), principalmente associada ao genótipo Golden, do grupo Solo. A produção brasileira representa cerca de 12,6% da produção mundial, perdendo a primeira posição apenas para a Índia (FAOSTAT, 2017). Nos últimos anos, a área colhida com essa cultura no Brasil foi superior a 26 mil hectares (IBGE, 2017).

No Brasil, as cultivares de mamoeiro exploradas podem ser classificadas em dois grupos: 'Solo' e 'Formosa'. Essa classificação está diretamente relacionada com o tipo de fruto (Trindade et al., 2000). As cultivares do grupo 'Solo' apresentam como característica um alto potencial de endogamia, e o fruto possui menor tamanho, variando de 0,35 a 0,70 kg. Esse tamanho de fruto atende o mercado interno e externo. Já as cultivares do grupo 'Formosa' são híbridas importadas que possuem um fruto de maior tamanho, que pode ultrapassar 1kg, e atende principalmente o mercado interno (Luz et al., 2015).

No Brasil, os maiores produtores de mamão do grupo 'Formosa' (principalmente o híbrido importado 'Tainung 01') são os municípios de Pinheiros/ES, Prado/BA e Porto Seguro/BA. Por outro lado, para o grupo 'Solo' (principalmente 'Golden' e 'Golden THB' para exportação e 'Sunrise Solo' para o mercado nacional), os principais produtores são os municípios de Linhares, Aracruz, Sooretama, São Mateus e Jaguaré, no estado do Espírito Santo (INCAPER, 2019).

2.2 Aspectos botânicos das cultivares 'Golden', 'Aliança' e 'Intenza'

O mamoeiro é considerado uma frutífera de crescimento rápido e elevada precocidade, e possui três fases distintas de desenvolvimento: a formação da planta (1º ao 4º mês), floração e frutificação (3-4º ao 8º mês) e produção (do 9º mês em diante) (Dantas et al., 2013). Embora o mamoeiro possa ser propagado assexuadamente por meio de enxertia, estaquia, ou cultura de tecidos;

comercialmente, essa espécie é propagada por meio de mudas provenientes de sementes.

A planta de mamoeiro possui raiz principal bem desenvolvida (tipo pivotante) e este órgão é distribuído principalmente nos primeiros 30 cm do solo. O caule possui formato cilíndrico de coloração acinzentada na base e verde-clara no ápice. No ápice desse caule, tem-se uma coroa de folhas. As folhas são grandes, e o limbo foliar pode atingir aproximadamente 20 a 60 centímetros de diâmetro (Dantas e Neto, 2000). Essas folhas encontram-se inseridas no caule em forma de espiral na configuração 3:8 (Campostrini et. al., 2018). Essa inserção permite que a distribuição da radiação fotossinteticamente ativa seja de maneira eficiente, uma vez que a inserção das folhas nessa forma evita o autossombreamento (Campostrini et. al., 2018; Ferraz et. al., 2016).

A cultivar Golden THB é uma linhagem da seleção massal entre as plantas 'Sunrise Solo' e foi realizada na empresa Caliman Agrícola S.A, no estado do Espírito Santo (Costa e Pacova, 2003). O fruto hermafrodita dessa cultivar possui formato piriforme, cavidade interna estrelada, tamanho uniforme, e casca lisa. Quando comparado com a cultivar Sunrise Solo, esse genótipo possui uma coloração da folha verde amarelada, devido à menor concentração de clorofilas totais (Torres-Netto et al., 2009). Nesse genótipo, foi verificada uma menor quantidade de clorofila nas folhas e em contrapartida, em condição de casa de vegetação, observou-se que esse genótipo possui maior condutância estomática ao meio-dia. De acordo com Torres-Netto et al. (2009), a menor coloração verde nas folhas do Golden, proporcionada pela menor concentração de clorofila, causou uma redução na absorção da radiação fotossinteticamente ativa, o que manteve as folhas desse genótipo com menor temperatura foliar (Lin e Ehleringer, 1982).

A cultivar 'Aliança', plantada no estado do Espírito Santo, foi selecionada em 2010 pela empresa Rubisco/Genética em Papaya, para as condições de cultivo no Norte/Noroeste do Espírito Santo. Esse genótipo é um dos mais recentes materiais lançados no mercado. Sendo assim, a quantidade de trabalhos científicos que envolvem esse material é reduzida. Entretanto, o plantio do genótipo 'Aliança' já ocupa cerca de 40% dos cultivos de mamoeiro no estado do

Espírito Santo. O sucesso do plantio desse genótipo se deve principalmente à aparência da polpa e à durabilidade no transporte do fruto (Marin et al., 2011).

O mamoeiro 'Golden' é uma cultivar de grande importância econômica e rentabilidade devido ao excelente aspecto visual, apesar da menor produtividade em relação à variedade Aliança.

O genótipo Intenza, é uma variedade de interesse econômico, de grande aceitação no mercado europeu e nos EUA, bem como na América do Sul. Essa grande aceitação é devido à pós-colheita, e ao sabor do fruto. O genótipo "Intenza" é uma variedade desenvolvida no México, de alta produtividade (Rodríguez et al., 2010, Rodríguez, 2011, Galán, 2013, Sementes do Caribe, 2016), e pode atingir um rendimento médio de 280 t ha⁻¹. Posteriormente, esse genótipo foi introduzido em condições de cultivo protegido nas Ilhas Canárias, e se difundido pela Espanha. Essa variedade apresenta um peso de fruto de 1,2 a 1.7 kg. A casca do fruto é de coloração amarelo brilhante e se destaca nas prateleiras de supermercados, tornando-o atraente para o consumidor. No interior do fruto, a polpa é vermelha com teor de açúcar total avaliado pelo índice Brix entre 10° e 13°. A produtividade média potencial por hectare está em torno de 150 ton ha⁻¹ (Semillas del Caribe, 2019).

2.3 Importância da água para o *C. papaya* L.

De todos os recursos necessários ao crescimento e desenvolvimento das plantas, a água é o mais limitante. Em contrapartida, esse recurso é o mais abundante no planeta. Cerca de 97% da água absorvida pelas raízes é transpirada pelas superfícies foliares. Os outros 3% permanecem na planta para suprir o crescimento e ser utilizados na fotossíntese ou em outros processos metabólicos.

Apesar da significativa perda, o fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera é essencial para a absorção de nutrientes e manutenção da temperatura foliar. A transpiração é influenciada pela incidência de energia radiante, pelo déficit de pressão de vapor do ar e pela resistência difusiva do vapor de água no interior da planta (Nogueira et al., 2002). Tal fato mostra como os fatores do ambiente exercem um controle intenso sobre a perda de água pela planta.

A poluição, o aumento na utilização da água, e a má gestão de recursos hídricos estão contribuindo com a escassez da água de boa qualidade no planeta (Petit et al., 1999). Diante disso, o uso eficiente desse recurso vem se tornando uma questão de relevância nos últimos anos (Tang et al., 2005). O aumento do crescimento ou produção por unidade de água utilizada pelas culturas, denominado como a eficiência agrônômica 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 da irrigação necessita ser elevada, e assim maximizar a EUA da cultura, objetivando uma produção agrícola sustentável.

A relação entre a taxa de assimilação de CO₂ pela fotossíntese (A), a produção de biomassa e a taxa de perda de água pela transpiração (E), a qual pode ser expressa numericamente pela razão A/E, ou Biomassa/quantidade de água aplicada, resultam em um índice denominado “eficiência do uso da água” (EUA) ou eficiência agrônômica no uso da água (Syvertsen et al., 2010; Bacon, 2004; Kramer e Boyer, 1995). Tais características, quando aliadas a outras variáveis fisiológicas mensuradas, podem ser de grande importância na otimização do manejo hídrico do mamoeiro.

A espécie *C. papaya* L. é completamente dependente da água no que diz respeito principalmente à sustentação mecânica da planta. O mamoeiro possui a densidade do tronco muito baixa (0,13g cm⁻³), e assim não é possível considerá-la como uma planta lenhosa (herbácea gigante). Essa espécie apresenta uma anatomia não usual, já que está em processo de evolução de uma planta herbácea para uma planta lenhosa (Ming et al., 2007). Sendo assim, para sustentar um peso elevado de frutos (cerca de 45 kg planta⁻¹ em ‘Formosa’ e 25kg planta⁻¹ para o ‘Solo’), os quais são produzidos de maneira contínua a partir do terceiro mês (crescimento indeterminado), associado a uma altura de planta de cerca de 3m, e um diâmetro de tronco de 20 cm, o mamoeiro necessita de uma quantidade de água elevada para incrementar a pressão de turgescência das células (0,82 a 1,25 MPa) do tronco; e assim manter toda a planta ereta, uma vez que o tronco é oco (Kempe et al., 2014). Uma outra forma para otimizar a capacidade de sustentação da planta aliada à pressão de turgescência do tronco é por meio da disposição das fibras no floema. Essas fibras aumentam com a altura da planta (Kempe et al,

2014) e formam uma rede que permite a distribuição das forças, e assim potencializa a capacidade de sustentação do tronco (Kempe et al., 2014).

Quando ocorre o déficit de água no solo e no ar, verifica-se que essa limitação pode restringir o crescimento e causar a diminuição do número de frutos por planta. Adicionalmente, a limitação hídrica do solo pode favorecer a produção de flores masculinas, o que pode reduzir a produção de frutos de interesse agrônomo, os quais são os provenientes de flores hermafroditas (Niklas e Marler, 2007; dos Santos et al., 2008). Por outro lado, o excesso de água aplicada pode comprometer a disponibilidade de nutrientes, já que em excesso pode favorecer a lixiviação e a diminuição da disponibilidade de oxigênio na zona de raiz (Campostrini e Yamanishi, 2001; e Campostrini Glenn, 2007, Campostrini et al., 2010). A redução da disponibilidade de oxigênio no solo pode causar uma acentuada senescência e queda foliar, já que se trata de uma espécie altamente sensível à condição de hipoxia (Marler et al., 1994, Thani et al., 2016).

Dessa maneira, pode-se considerar de suma importância o controle de água aplicado na cultura do mamoeiro, a fim de garantir a economia desse recurso, bem como evitar o comprometimento na produção de frutos proporcionado pelo abortamento de flores em condição de estresse ou excesso de água no solo. Em recente trabalho, Lima et al. (2015) mostraram que sob condição de campo a redução na aplicação de água (de forma alternada e em cada lado da raiz; seca parcial do sistema radicular), em torno de 30% em relação ao tratamento controle (100% Et0), não causou comprometimento no crescimento e nos componentes de produção (número de frutos por planta, peso médio dos frutos, kg de frutos por hectare e kg de frutos por planta) em mamoeiro Golden THB. Esse fato mostra que pode existir uma aplicação de água considerada do tipo “luxo”, ou seja, é possível reduzir a aplicação de água na cultura sem haver comprometimentos na produção. Entretanto, nesse mesmo trabalho e em outro experimento com o mesmo genótipo cultivado em 2 potes de 15L (raízes divididas) em casa de vegetação, a redução de 50% de água, em relação ao controle (capacidade de campo), causou comprometimentos na taxa fotossintética nos dias de maior fluxo de fótons fotossintéticos e DPV_{ar} e causou uma redução significativa na produção de biomassa da planta. Contudo, torna-se importante efetuar um estudo avançado nessa espécie, considerando o metabolismo fotossintético,

respiratório e bioquímico, bem como a qualidade do fruto produzido, associado à redução da disponibilidade de água no solo.

2.4 Efeito da limitação hídrica no fechamento estomático e no rendimento quântico do fotossistema II (PS II)

Nos últimos anos, diante de todo o contexto de aquecimento global, e da deterioração antropogênica do meio ambiente, a limitação de água está se tornando cada vez mais intensa em diversas culturas de interesse agrônomo e florestal (Allen et al., 2010).

Os efeitos da limitação hídrica podem variar em função de diversos fatores, tais como a intensidade (duração da deficiência hídrica), velocidade de imposição do estresse, e do estágio de crescimento/desenvolvimento da planta em que ocorre essa limitação. Dependendo da espécie e da idade, os mecanismos para suportar o período de baixa disponibilidade de água podem ser diferentes, seja evitando ou tolerando a condição da limitação hídrica (Lambers et al., 1998).

A limitação hídrica no solo e na atmosfera, principalmente no cenário agrônomo, considerando a cultura do mamoeiro, pode comprometer tanto a capacidade fotossintética, quanto a produtividade, isso porque esse tipo de estresse pode reduzir a condutância estomática, o rendimento quântico máximo do PSII e conseqüentemente a fotossíntese máxima em luz saturante (Marler et al., 1994; Marler e Mickelbart, 1998, Campostrini et al., 2018). O comprometimento da fotossíntese afeta negativamente o crescimento/desenvolvimento com efeitos significativos na produtividade da planta de mamoeiro (Bhushan et al., 2007, Campostrini et al., 2010). Em trabalhos de Masri et al., 1990, foi verificado que plantas em condição de estresse tiveram menor altura, diâmetro do tronco, menor quantidade de flores e frutos. A reduzida disponibilidade de água no solo limita a expansão celular, por meio da redução na pressão de turgescência e na extensibilidade da parede celular, o que afeta o crescimento e a produtividade da planta (Spollen et al., 1993).

Em folhas do mamoeiro, a resposta da fotossíntese está fortemente relacionada com os fatores ambientais como água, luz, e temperatura, por meio do efeito sobre a condutância estomática (Campostrini e Glenn, 2007, Campostrini et

al., 2010). A abertura e o fechamento dos estômatos estão relacionados principalmente com a intensidade de luz e o estado de hidratação da folha (Costa e Marengo, 2007). Quando a planta perde mais água do que a capacidade de absorção dessa molécula pelas raízes, ocorre a diminuição do potencial hídrico da folha, e conseqüentemente o fechamento estomático (Oren et al., 1999). Contudo, sob condição de limitação de água no solo, não houve alteração no potencial hídrico e no teor relativo de água foliar (Marler et al., 1994).

Entretanto, em mamoeiro, Mahouachi et al. (2006) relataram que o potencial hídrico foliar foi reduzido em folhas de plantas de mamoeiro Baixinho de Santa Amália cultivadas sob limitação hídrica do solo em volume de 30L. Nesse mesmo trabalho, os autores mostraram que a limitação hídrica aplicada por meio da suspensão na aplicação de água em um grupo de plantas causou redução na condutância estomática, na assimilação fotossintética do carbono e incremento da senescência foliar. Os menores valores da condutância estomática ($0,020 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e da fotossíntese ($2 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foram aos 30 dias após a suspensão da irrigação, quando o solo atingiu o mínimo valor de umidade (10%). Nesse momento, as plantas consideradas controle apresentaram uma umidade do solo de 25% com taxa fotossintética e condutância com valores de $10 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $0,8 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (Mahouachi et al., 2006 e 2007).

Em situação de baixa disponibilidade hídrica no solo, ocorre a redução da condutância estomática, o que pode inferir nas taxas de perda de água pela folha (Silva et al., 2004). A redução na abertura estomática reduz a entrada de CO_2 no mesófilo foliar e conseqüentemente até os sítios de carboxilação da Rubisco. Conseqüentemente, as taxas fotossintéticas são reduzidas, o que pode causar menor acúmulo de biomassa. Um outro fator relacionado à redução da condutância estomática é a redução transpiratória e conseqüentemente o aumento da temperatura foliar, principalmente quando associado a um alto $\text{DPV}_{\text{folha-ar}}$ e períodos do dia de maior incidência luminosa. Quando a quantidade de energia luminosa é maior que a capacidade de utilização dessa radiação para a fotossíntese, ocorre a sobrecarga do processo fotoquímico, o que pode causar a fotoinibição do fotossistema II (inibição da fotossíntese causada pelo excesso de luz). Esse fenômeno denominado fotoinibição é potencializado em plantas sob condição de estresse hídrico severo (Bjorkman e Powles, 1984; Taiz e Zeiger,

2013).

Sendo assim, em caso de excesso de energia luminosa, em associação com o estresse hídrico, é possível verificar a redução no rendimento quântico da fotossíntese, acompanhada de alterações significativas e negativas da atividade do fotossistema II (Baker, 1993). Essa redução na eficiência fotoquímica pode ser detectada por meio da medição da emissão da fluorescência da clorofila a (Krause e Weis, 1991). Essa emissão da fluorescência no tempo pode estar relacionada com a capacidade fotossintética das plantas, sendo possível verificar a atividade do transporte de elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese. O rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) pode variar em uma faixa que vai de 0,75 a 0,85 em plantas não submetidas a estresses (Bolhàr-Norden Kampf 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 essa redução pode representar tanto uma regulação fotoprotetora reversível ou uma inativação irreversível do PSII (Araus e Hogan, 1994 Long et al., 1994).

Marler e Mickelbart (1998) verificaram uma redução de até 40% na taxa fotossintética máxima em condição de campo em um solo com -60 kPa de potencial hídrico. Contudo, nesse trabalho, não houve comprometimento na atividade do fotossistema II (PSII), quando avaliado pela emissão da fluorescência da clorofila. A redução da taxa fotossintética líquida foi associada aos efeitos estomáticos e foi evidenciado que, na condição de estudo, a fase fotoquímica da fotossíntese associada ao PSII se manteve em atividade adequada em uma tensão de água no solo de -60 kPa.

A fotossíntese líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) é comprometida à medida que o teor relativo de água na folha decresce, bem como a condutância estomática é reduzida. Porém, a fotossíntese considerada potencial, avaliada pela liberação de oxigênio, ($\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) somente apresentará esse decréscimo em condições mais severas de estresse hídrico (efeitos não-estomáticos do estresse hídrico), e além disso, apresenta uma recuperação mais complexa envolvendo síntese de Rubisco, recuperação de ATP e NADPH (Lawlor, 2002). Esse fato pode justificar uma análise criteriosa dos efeitos da limitação hídrica do solo sobre o metabolismo

das plantas de mamoeiro.

2.5 A planta como indicadora do estresse hídrico

Estudos mais recentes podem mostrar que, para efeitos de manejo de água em sistemas agronômicos e florestais, a planta pode ser utilizada como indicadora do estresse hídrico (Puerto et al., 2013; Lurbe, 2013; Lee et al., 2012; Fernández et al., 2011; Ortuño et al., 2010). Os indicadores podem ser desde a variação do diâmetro de algum órgão da planta, até a variação no fluxo da seiva do xilema. As metodologias mais promissoras são aquelas baseadas nas próprias plantas, pois estas podem se mostrar mais eficientes do que as técnicas que utilizam apenas fatores ambientais na indicação do déficit hídrico (Remorini e Massai, 2003). As medições da atividade e da quantidade da água por meio do *status* hídrico das plantas podem integrar tanto a água disponível no solo como as condições climáticas e, portanto, poderá fornecer uma melhor previsão das respostas das plantas ao estresse hídrico.

Alguns indicadores de déficit hídrico, tais como o crescimento dos ramos, o potencial hídrico foliar e do caule e a condutância estomática, ainda são bastante utilizados na pesquisa científica. Contudo, é de grande valia o aprimoramento de indicadores baseados em medidas automáticas e contínuas que possam permitir o acompanhamento em tempo real dos dados. Entre esses novos indicadores, podem-se destacar as medidas baseadas no fluxo de seiva xilemática, nas imagens termográficas, na variação do diâmetro do tronco (dendômetro) e no potencial de turgescência da folha.

Dentre os indicadores citados acima, pode-se destacar a metodologia do fluxo de seiva xilemática, a qual grande parte dos estudos que a utilizam para obtenção da transpiração das plantas, baseia-se em técnicas termométricas de fornecimento de calor ao caule (Burguess e Dawson, 2008; Vellame, 2007; Čermárk et al., 2004), as quais pressupõem a equivalência entre o fluxo xilemático e o fluxo transpiratório foliar, em escala diária.

De acordo com Silva (2008), existem diversas técnicas de obtenção do fluxo de seiva que podem ser separadas em três grupos: o método de pulso de calor, que rastreia o movimento de um curto pulso de calor no fluxo de seiva; o de balanço de calor, que mensura o movimento da seiva, pelo transporte de calor, para fora de uma fonte de calor controlada, e de dissipação térmica, que relata a dissipação do calor pelo fluxo de seiva por meio de uma relação empírica. Este terceiro método de dissipação térmica, utilizado neste trabalho, foi proposto por Granier (1985) e permite que se determine a quantidade de água utilizada por cada planta durante um determinado período de tempo, por meio do monitoramento do fluxo xilemático de seiva. Pressupondo que a maior parte da água transportada através do xilema é utilizada na transpiração, pode-se, indiretamente, quantificar o total de água transpirado pela planta.

O método de dissipação térmica para medição do fluxo xilemático consiste em uma sonda composta de duas cânulas de aço inoxidável inseridas no caule, que apresentam três centímetros de comprimento e dois milímetros de diâmetro, alinhadas verticalmente e separadas por uma distância de, aproximadamente, cinco centímetros. Essa técnica tem sido promissora a ser usada em mamoeiro, mas alguns cuidados necessitam ser observados, dentre eles a presença da fase denominada *lag*, em que, nos períodos iniciais do dia, a transpiração das folhas se torna elevada sem haver uma resposta das sondas inseridas na base do tronco das plantas (Ferraz et al., 2015).

3. TRABALHOS

LEAF AGE DOES NOT JUSTIFY ITS EARLY REMOVAL IN *Carica papaya* L.

RESUMO

O presente estudo avaliou as trocas gasosas e a atuação fonte/dreno das folhas de mamoeiro, na medida que entram no estágio de senescência afim de avaliar a necessidade da remoção das folhas sob duas estratégias de controle climático em casa de vegetação, Almeria – Espanha. As condições climáticas foram: Controle Passivo PCC (casa de vegetação com ventilação natural através de janelas laterais) e Controle Ativo – ACC (casa de vegetação com nebulização além da ventilação natural por janelas laterais). Os efeitos do melhor controle climático foi realizado nas folhas de *C. papaya* L. distribuídas nas diferentes posições do dossel: S1, S2, S3, S4 e S5, onde a S1 representou a folha mais jovem, e a S5 a mais velha (senescente) presente no dossel. Nós observamos que todas as folhas apresentaram valores positivos de A_{net} , apresentando trocas gasosas, apesar da reduzida disponibilidade de luz na casa de vegetação. Para separar os efeitos da redução da disponibilidade de luz e da idade das folhas (posição do dossel), repetimos as medidas de trocas gasosas, entretanto utilizando luz artificial ($400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e observamos que as folhas do ACC aumentaram suas taxas fotossintéticas em até 96%. As plantas do ACC também apresentaram maiores

taxas de A_{net}/g_s demonstrando uma maior eficiência intrínseca no uso da água. Com base nos resultados, não recomendamos a remoção de folhas de *C. papaya* L. quando a disponibilidade luminosa é superior a $400 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) que é garantido por um espaçamento entre plantas e manejo da cultura.

Palavras-chave: *Carica papaya* L., capacidade fotossintética, casa de vegetação e transpiração.

ABSTRACT

This study evaluated gas exchange balance and therefore sink/source condition of papaya leaves as they age in order to determine the right moment for blade removal under two different strategies of climate control in greenhouse of Almería (SE Spain). The climate control conditions compared were: Passive control – PCC (greenhouse only provided with natural ventilation by means of lateral and roof windows) versus active control – ACC (the greenhouse incorporated nebulization in addition to natural ventilation achieved by windows). The effects of improved climate control were determined on papaya leaves distributed in different positions in the canopy: S1, S2, S3, S4, S5, where S1 represented the youngest leaf, whereas S5 was the oldest (senescent) leaf present in the canopy. We observed that all leaves here studied presented positive values of A_{net} , performing gas exchange despite reduced light availability under plastic greenhouses. In order to separate the effects of reduced light availability from leaf age (position in the canopy), we then repeated gas exchange measurements using artificial light ($400 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) and observed that the leaves of the ACC increased up to 96% their photosynthetic rates. ACC plants presented also higher A_{net}/g_s showing intrinsic better water use efficiency. Based on these results we discourage blade removal of papaya leaves when light availability above $400 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ is assured by better plant spacing and cultural management.

Keywords: *Carica papaya* L., photosynthetic capacity, greenhouse, transpiration.

INTRODUCTION

Papaya (*Carica papaya* L.) is a major horticultural crop in tropical and subtropical regions (Campostrini et al, 2010), and one of the most consumed tropical fruit in the world (Serrano and Cattaneo, 2010). According to FAOSTAT (2017), papaya represents 10% of the world's total tropical fruit production, corresponding to ca. 8 million tons, of which 39% are produced in Latin America and Caribbean countries. The main papaya producing countries are Brazil, Mexico, Nigeria, Indonesia and India; combined, they account for 71% of total global production (FAOSTAT, 2015). These countries utilize open field farming to cultivate papaya, whereas in subtropical areas of Spain, Turkey, Israel and Japan protected cultivation is almost mandatory (Galán and Pastor, 2007).

Cultivation of papaya under greenhouse is technically feasible as both growth and flowering habits benefit from the climatic modifications achieved under protected cultivation. Besides improved yields and reduced water consumption, there may also be additional advantages derived from pests exclusion from the greenhouse. When considered all together, these benefits make greenhouse production a profitable enterprise in several subtropical areas of the world (Galan-Sauco and Pastor, 2007; Permanhani et al., 2016). Particularly in Southern Spain, the use of plastic greenhouses is essential to establish profitable papaya orchards

summers and cool winters, are out of the adequate range (21 and 33 °C) for papaya cultivation (Knight, 1980). Despite the high costs of greenhouse construction, papaya production in Spain has achieved significant success (Ruggiero et al., 2003), and now accounts for ca. 7% of the country's tropical fruit production (MAGRAMA, 2016).

One of the most important benefits of greenhouse cultivation is the protection of plants regarding meteorological adversities since the use of plastic covers protects plants' canopy from adverse weather conditions, such as hail, heavy rain and strong winds (Roberto et al., 2011; Du et al., 2015; Permanhani et

al., 2016). However, some disadvantages are also imposed for economical reasons, such as the plastic cover, high orchard densities and small distances between the top of the canopies and the greenhouse ceiling. In addition, it has been reported that protected cultivation dramatically reduces light availability, as well as causes overheating due to inadequate air circulation (Purqueiro and Tivelli, 2017), triggering airborne fungal attacks on roots, fruits and leaves.

In order to overcome against these drawbacks, papaya growers in Almería have reproduced some agricultural practices such as the early leaf removal commonly applied to other crops cultivated under plastic. Aiming to facilitate light penetration within the canopy and to control phytosanitary problems (Martínez et al., 2001; Andriolo et al., 2004; Hachmann et al., 2014), farmers tend to remove leaves located at the bottom of the canopy before their natural abscission in tomato and other crops (Begum et al., 1997; Islam et al., 2016), believing that old leaves are no longer useful. Certainly, leaves, as they age, can behave as net photoassimilate importers (sinks) or exporters (sources) depending on the developmental stage they are, but premature defoliation without proper physiological knowledge can cause negative effects on both yield and fruit quality. Indeed, new-growing leaves are strong photoassimilate sinks, since carbon used in their growth is rather imported than produced through their blade photosynthesis, although such condition is only temporal. On the other hand, mature and fully expanded leaves are the most photosynthetic active organs of plants and, therefore, the most important carbon sources, supporting new organs' growth (Lemoine et al., 2013; Ludewig and Flügge, 2013). Finally, as old leaves turn senescent, the photosynthetic capacity decreases again (Friedrich and Huffaker 1980), and unavoidably at some age, they turn into carbon sink before wilting and drop. Given such sink and source behaviors of leaves, it is important to exactly establish when mature leaves turn from carbon sources to carbon sinks as they become senescent.

Thus, we undertook an investigation to explicitly verify whether old leaves of papaya commonly removed by farmers are acting as carbon sinks or sources in order to determine when leaf removal is appropriate. Aiming to separate the effect of leaf age and position in the canopy (given the monopodial growth habit of papaya plants older leaves occupy basal positions in the trunk), the study was

performed under natural conditions and repeated under artificial light providing the same conditions of radiation for all leaves regardless their position in the canopy. Our hypothesis is that farmers prematurely remove functional leaves without full sound justification.

MATERIAL AND METHODS

Plant material and growing conditions

The study was carried out in greenhouses at the Cajamar Research Center 'Las Palmerillas', located in El Ejido (Almería, Spain) ($2^{\circ}43'W$, $36^{\circ}48'N$ and 151 m above sea level). Nine-months-old 'Intenzza' papaya plants spaced 2.0 m within and between rows were used. The experiment was conducted in a multi-tunnel type greenhouse, consisting of 8 chapels (measuring 7.5 m wide each) making a total of 2400 m² area covered by a 150 μ m thick polyethylene plastic. The greenhouse was divided in two modules so that plants were exposed to one of two different strategies of climate controls: passive climate control system (PCC) where climate inside the greenhouse was regulated only by a set of lateral and zenithal windows versus active climate control system (ACC), where climate control was regulated by both, a set of lateral and zenithal windows and by a nebulization system, and a heating system during winter, before the experiment took place. The windows of both modules were set to open when air temperature reached values $\geq 24^{\circ}C$, using a Priva weather controller.

Under ACC, nebulization was activated when relative humidity was $\leq 60\%$. The nebulization system (low-pressure - 4 kPa) consisted of 5 L h⁻¹ double emitters (one emitter per 10 m²) with anti-drain valves, which provided 1 L of water per m² every time nebulization was activated. The ceilings of both modules were whitened on June 1st, 2017 using 25 kg of Whitefix® (Royal Brinkman,'s-Gravenzande, Netherlands) diluted in 300 L of water, which reduced afterward photosynthetic photon flux density (PPFD) in the greenhouses in ca. 30%. The soil of the greenhouses was covered with a white plastic that partially reflect incident

radiation. Air temperature and relative humidity were recorded in both modules using a data logger (model 1000 Series, Spectrum Technologies, Plainfield, Illinois, USA).

Selection of leaves with different ages

Five leaves located at different positions within the canopy were selected from each of six plants grown under both strategies of climate controls. Leaves were tagged as S1, S2, S3, S4 and S5, where S1 represented the youngest leaf, whereas S5 was the oldest leaf (senescent) within the canopy. The selection of the leaves was based on their position within the canopy. Thus, S1, S2, S3, S4 and S5 corresponded to the 3rd, 8th, 14th, 21st and 30th node counted from the top to the bottom of the canopies, respectively. Representative samples of the different leaf categories are shown in Figure 1.

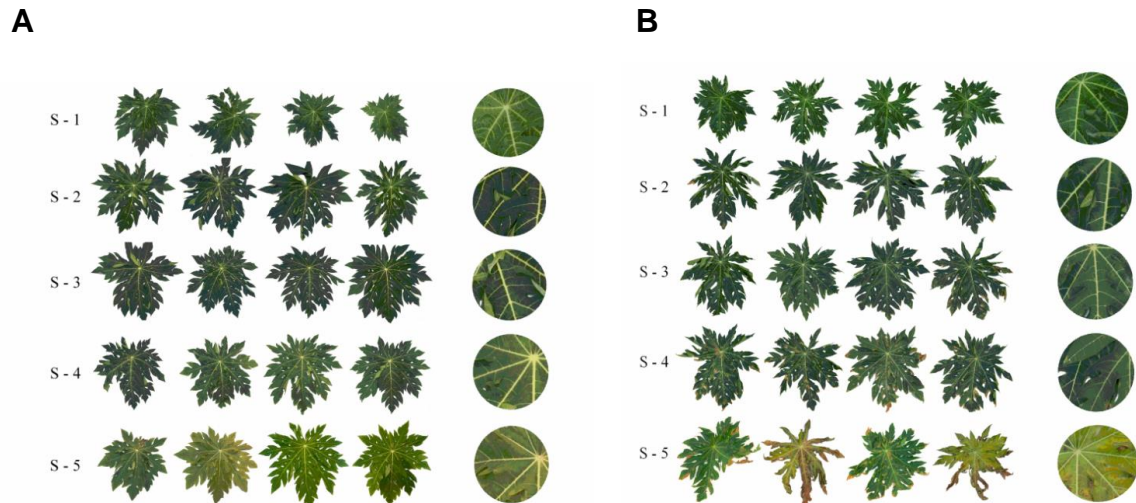


Figure 1 – 'Intenzza' papaya leaf samples classified by age (S1, S2, S3, S4 and S5) and grown under both passive (PCC) (A) and active (B) climate control (ACC).

Gas exchange

On July 2017, leaf gas exchange was measured in each selected leaf in both greenhouses with a CIRAS-2 portable photosynthesis system (PP Systems, Amesbury, MA, USA). Net photosynthesis (A_{net} , $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiration (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), stomatal conductance (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), leaf-to-air water vapor pressure gradient ($\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$, kPa), leaf temperature (T_{leaf} , $^{\circ}\text{C}$), and internal CO_2 concentration (C_i , $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) were first measured under natural sunlight. Since we aimed to determine the sink/source capacity of leaves of different ages, additional gas exchange measurements were performed seeking to exclude the effects of their differential sunlight exposure within the canopy. Thus, 10 days later, gas exchange measurements were performed at a single light level of $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, using an external red-light source. In addition, CIRAS cuvette block temperature was set to $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ to account for the influences of leaf temperature on gas exchange variables. All gas exchange measurements were taken with a 2.5 cm^2 cuvette, in which the CO_2 concentration was maintained at 400 ppm. The flow rate was kept at $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The values of A_{net} , $\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$ and Photosynthetic Photon Flux Density (PPFD) were used to plot the relationship between A_{net} and $\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$, and A_{net} and PPFD.

Colorimetry

Leaf color for each age category was determined on the adaxial leaf surface using a compact tristimulus colorimeter (Minolta, Ramsey, NJ, USA – CR400).

Statistical analysis

A randomized block design was used for both strategies of climate control characterizing each greenhouse (PCC and ACC) with six blocks (plants) and 5 leaf ages as treatments. Data were analyzed by one-way analyses of variance performed at the 5% probability level. Statistical analyses were made using the software ASSISTAT 7.0 BETA. Figures were plotted using Origin 61 software.

RESULTS

Leaves of different ages showed clear differences in color, with different levels of greenish (Figure 2). S1, representing the youngest leaves, presented lighter green color in PCC (Figure 2A). As leaves developed, green color intensified in PCC until stage (S4), as indicated by the higher hue values. At the oldest stage (S5), the leaves started to show a yellowish coloration characterized by lower hue (Figure 2A). However, it is important to notice that although the second order equation fitted presented a high and significant R^2 value (0.70), a very low slope was observed, so that no large variations in hue values were observed among leaf ages in PCC (Figure 2A). On the contrary, under ACC, we observed a clear reduction in hue values as leaves aged, with a remarkable reduction in S5 (Figure 2B).

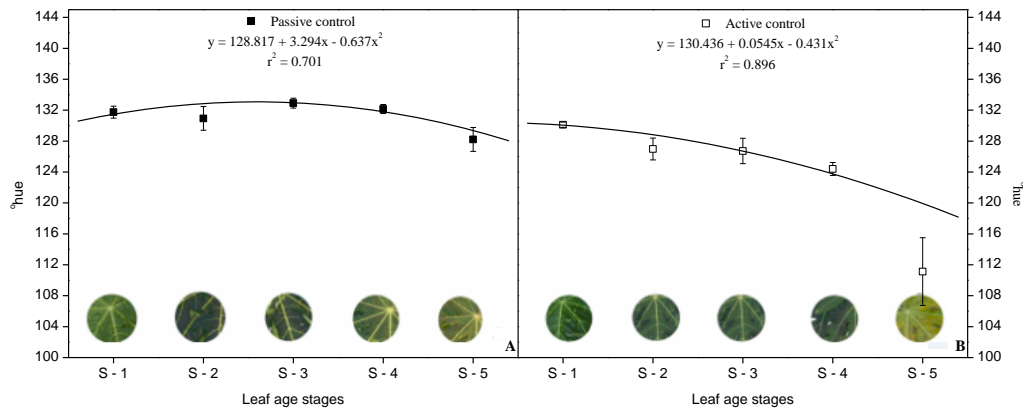


Figure 2 – Relationship between hue values and leaf age of ‘Intenzza’ papaya grown under both passive (A) (PCC) and active (B) climate control (ACC).

Regardless of climate control, it was verified that S2, S3, S4 and S5 leaves of papaya presented positive net photosynthetic rates (A_{net}) under natural light (Figure 3A and B). In PCC, the highest photosynthetic rate found was $7.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2\text{s}^{-1}$ in S3 leaves. Photosynthetic rates reached $4.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2\text{s}^{-1}$ in S5. In ACC, S3 leaves also presented the greatest A_{net} ($8.6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2\text{s}^{-1}$), 14% higher than the values observed for the same leaf position in PCC. Although in ACC, S5 leaves had A_{net} values close to zero ($0.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2\text{s}^{-1}$), positive mean values showed they still behaved as carbon sources (Figure 3A). Moreover, a greater variation in C_i was observed in S5 in relation to other leaf ages (Figure 3B). In PCC, despite reduced A_{net} values, C_i of S5 leaves was similar to S3 and S4 C_i values (Figure 3B). On the other hand, in ACC, the decrease of A_{net} in S5 leaves provided an increase of C_i , indicating a greater accumulation of CO_2 in the mesophyll of the leaf (Figure 3C).

Stomatal conductance (g_s) of the papaya plants grown under PCC followed A_{net} trends. Higher E and lower T_{leaf} values were associated to higher g_s ($85.4 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^2\text{s}^{-1}$) in S3 leaves (leaves with the highest photosynthetic activity) (Figure 3A). In contrast, g_s in S5 leaves was $44.8 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^2\text{s}^{-1}$ so, lower E , and therefore, higher T_{leaf} were observed in comparison to S3 leaves. In ACC, S3 leaves also presented higher g_s ($85.4 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^2\text{s}^{-1}$), justifying its greater photosynthetic rates (Figure 3C). Along with the reduction of E , an increase of T_{leaf} for, S4 and S5 was observed (Figure 3D and 3E).

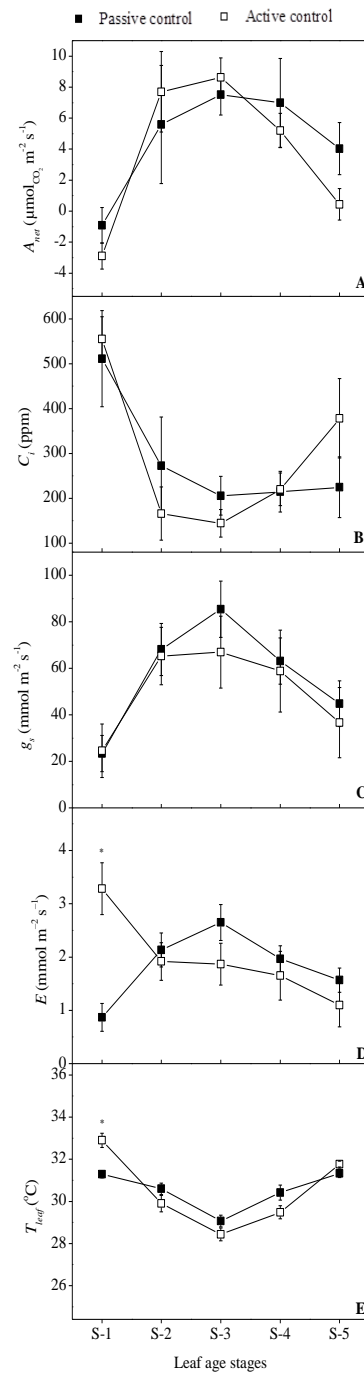


Figure 3 – Gas exchange under natural light conditions of *Carica papaya* leaves of different age (S1, S2, S3, S4 and S5) grown under passive versus active climate control. Each symbol represents the average of six replicates. Means followed by * represents statistical difference (Tukey test at 5% probability) between climate control strategies.

Since even yellowing old leaves (S5) presented positive A_{net} rates, we hypothesized that photosynthetic rate of *Carica papaya* leaves could not only be influenced by age, but also by environmental factors such as light and vapor pressure deficit (VPD). In this regard, we observed a strong and positive relationship between PPFD and A_{net} in both PCC and ACC, with R^2 higher than 0.70, while, on the contrary, no significant correlation was observed between VPD and A_{net} (Figure 4).

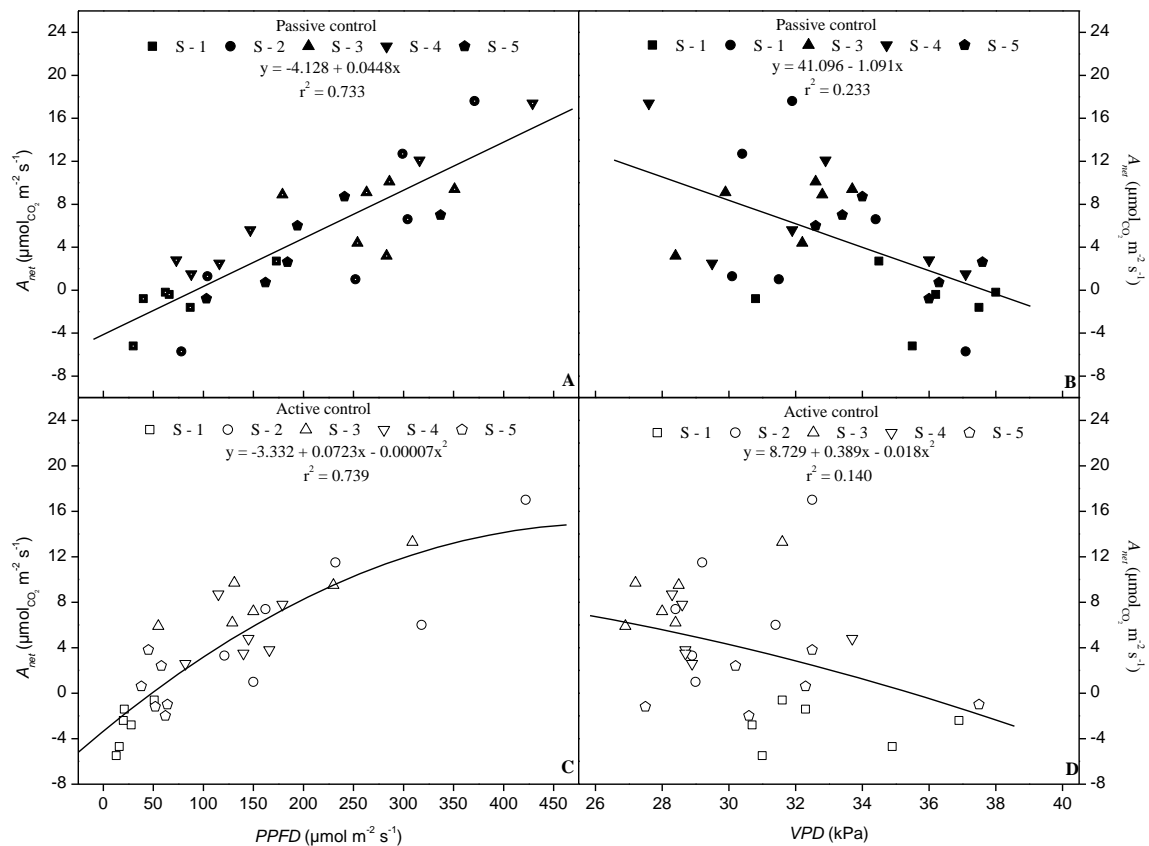


Figure 4 – Correlation between A_{net} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (A and C) and between A_{net} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and VPD (kPa) (B and D) in both passive (A and B) and active (C and D) climate control.

Gas exchange measurements performed at $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ of PPFD and $25 \text{ }^\circ\text{C}$ showed a positive A_{net} values in all leaves. However, in ACC, plant's photosynthetic rates were significantly higher, whereas C_i , g_s and E were lower than the values observed in plants grown in PCC (Figure 5).

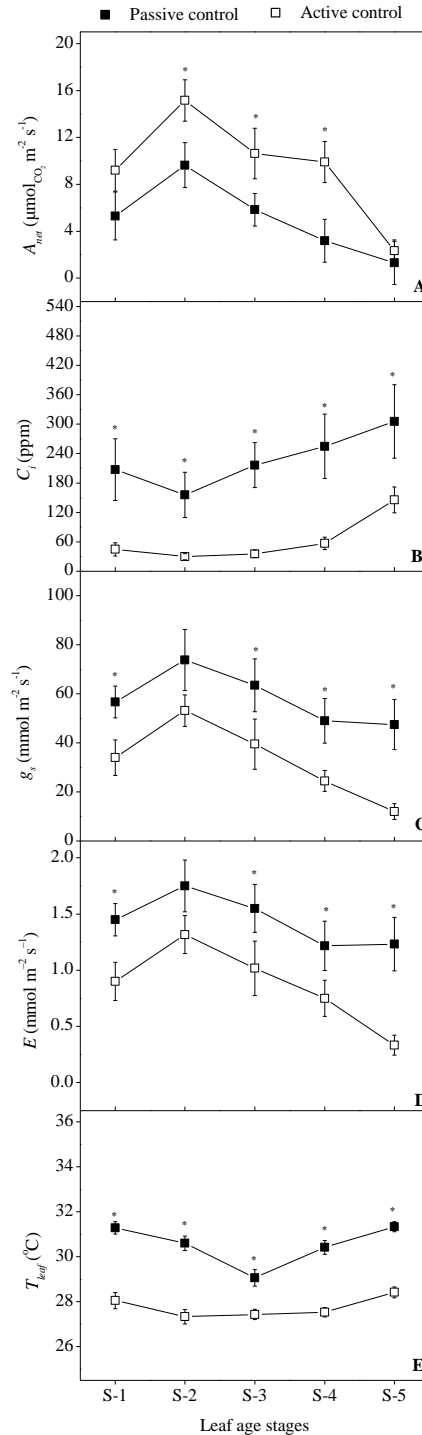


Figure 5 – Gas exchange (measured at $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ of PPFD and at 25°C) of *Carica papaya* leaves of different ages (S1, S2, S3, S4 and S5) grown under passive versus active climate control. Each symbol represents the average of six replicates. Means followed by * represents statistical difference (Tukey test at 5% probability) between climate control strategies.

Significant A_{net}/g_s differences were found for all leaves grown under ACC when we compared natural light to artificial light, demonstrating a greater intrinsic water use efficiency (iWUE) (Figure 6B). In the PCC, even in the presence of artificial light ($400\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), iWUE did not present a significant increase when compared to natural light in any leaf category (Figure 6A).

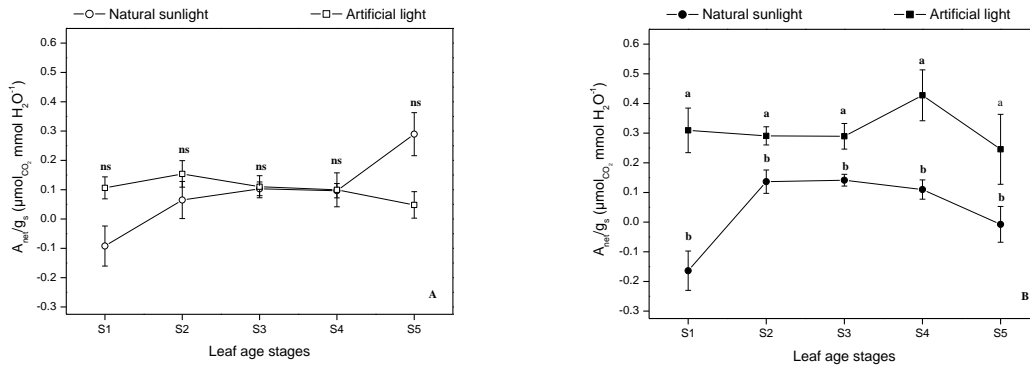


Figure 6 – Intrinsic Water Use Efficiency (A_{net}/g_s) in both passive (A) and active (B) climate controls under $400\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ of PPFD and temperature of 25°C . Means followed by different letters differ statistically by Tukey's test at 5% probability within the same treatment; ns indicates no statistical difference.

DISCUSSION

According to gas exchange measurements, all experimental leaves here analyzed had positive A_{net} values. So, despite yellowing S5 leaves presented very low A_{net} values in ACC such leaves were still photosynthetically active (Figure 2B). The fact that farmers remove prematurely functional leaves even at the start of the senescence process can have a significant impact on papaya growth and yield. A relationship between A_{net} and hue values (leaf greenness) can be deduced, however. Hue values are clearly related to leaf greenness and are considered a good indicative of chlorophyll content in shoots (Amarante et al., 2008). This correlation between leaf greenness and hue value has been verified using portable chlorophyll meters (Torres Netto et al., 2002). Indeed, it has been demonstrated that high photosynthetic efficiency is tightly and positively correlated

with the green color intensity of leaves, so that greener leaves present higher energy use efficiency (Lin et al., 2009; Ramesh et al., 2002). Castro et al. (2014) verified that papaya leaves with a higher concentration of chlorophyll had higher photosynthetic rates. Nonetheless, this is not to say that ageing leaves are for sure carbon sinks and should be eliminated. By the contrary, our results suggest delaying the practice of blade removal in our conditions well beyond the start of yellowing. Although environmental factors such as photoperiod and air temperature influence on leaf senescence process (Rodrigues et al., 2012), we do not consider possible to accurately schedule blade removal based on leaf age. Furthermore, premature photosynthetically active leaves removal in a light limited ambient (greenhouse) reduce carbon uptake, which can affect yield and fruit quality due to imbalances in the sink/source ratio (Monteiro and Lopes 2007; Chaves et al., 2010). Although wilting and abscission are natural events observed during the senescence process of the leaves, farmers tend to remove basal older leaves of papaya plants before their natural abscission under protected cultivation. The early removal of leaves is also a common practice in other greenhouse cultivated plants such as tomato, in order to protect them from fungal diseases triggered by the high relative humidity common inside poorly ventilated greenhouses (Andriolo, 2004). The chemical composition of Cabernet Sauvignon wine grown in high altitude regions of Santa Catarina varies depending on defoliation time of the vines, increasing pH, total polyphenol content, anthocyanins and color intensity (Würz et al., 2018).

Environmental factors such as light, vapour pressure deficit (VPD) and temperature strongly affect the physiology and yield of papaya plants (Campostrini et al., 2010; Campostrini et al., 2018). In this regard, papaya is a very light-demanding plant and prolonged low light intensity cause significant alterations in leaf anatomy and morphology (Buisson and Lee, 1993) and a significant decrease in photosynthetic carbon assimilation (A_{CO_2}) (Marler and Mickelbart, 1998; Wang et al., 2014; Campostrini et al., 2018). The knowledge of the optimum light intensity for maximum photosynthetic efficiency provides a basis for quantifying yield losses under protected cultivation and take sound decisions regarding plant spacing and greenhouse ceiling whitening.

The efficiency with which plants absorb sunlight is crucial for foliar gas exchange efficiency (Zhu et al., 2010; Drewry et al., 2014). Thus, the poor light availability found in both greenhouse modules after ceiling whitening reduced affected gas exchange. This could be observed when we correlated A_{net} with both light and VPD. We demonstrated that PPFD had a direct and much more intense effect on A_{net} than VPD (Figure 4), showing that increasing light intensities can improve A_{net} . Indeed, when measurements were taken at $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, higher A_{net} values were always obtained. Moreover, the highest photosynthetic rates were found in S2 and S3 leaves which are located at positions with greater light exposure (Figure 3 A; Figure 5 A). The oldest leaves (S5) presented the lowest A_{net} values, although can still be considered carbon sources in both ACC and PCC.

Due to different age, anatomical characteristics and degree of exposure to light, leaf photosynthesis can vary widely (Long et al., 1996; Kölling et al., 2015). The papaya leaf angle is planophile, where broad and horizontal leaves intercept more radiation in the upper strata of the canopy. A higher rate of light interception, combined with suitable light intensity and efficient photosynthesis, results in higher yield potential for papaya. The research carried out by Wang et al. (2014) verified that the leaves located in the lower part of the canopy of papaya cultivated under protected system receive only 20% of the total radiation that reaches the leaves located in the upper part of the canopy.

Our findings support the hypothesis that better light distribution within papaya canopy can favor gas exchange in all leaves. Indeed, although S5 leaves presented symptoms of initial senescence and, therefore, reduced photosynthetic capacity, due to the decreased activity of photosystem II (Tang et al., 2016), such leaves increased A_{net} values under better light availability. Thus, in our experimental conditions light was the major limitation of A_{net} , especially in ACC module, while leaf age influenced gas exchange in a lesser extent.

Gas exchange measurements at $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, increased A_{net} of S2, S3 and S4, at ranges of 96%, 19% and 90% respectively, when compared to the measurements taken with natural light. Thus, by increasing light intensity, plants of this environment have the capacity to increase A_{net} . In the PCC module, no variation was observed in A_{net} and g_s when light availability was increased. Thus, it

is likely that plants grown in PCC presented a deterioration of the photosynthetic apparatus which prevented a quick response. An indicator of possible damage of the photosynthetic apparatus observed during the experiment was the accumulation of the internal CO₂ concentration (C_i) in PCC leaves, accompanied by low A_{net} values. The results showed that there was no limitation of CO₂, but rather an inefficiency of the process, so that non-stomatal effects, likely associated to the biochemistry, is limiting CO₂ assimilation (Nobel, 2009). Indeed, the variable C_i is directly proportional to stomatal conductance and inversely proportional to A (C_i = C_a - A/g_s) (Long and Hällgren, 1993; Farquhar and Sharkey, 1982). In this way, the plants cultivated in the ACC ambient presented higher rates of A_{net} at 400 μ m⁻² s⁻¹, which contributed to the reduction of CO₂ in the intracellular air spaces. In PCC, in addition to the low photosynthetic activity in both natural and artificial light measurements, there was a clear accumulation of CO₂ in the leaves formed in this system.

In the presence of artificial light, the higher A_{net} and lower g_s values favored the increase of the A/g_s ratio (Figure 6) resulting in higher iWUE of plants cultivated in ACC, so that it was not the stomatal effects what contributed to the increase of the photosynthetic rate. Increasing light availability during measurements PCC leaves did not change either A_{net} or g_s, so that iWUE was not significantly different when compared to natural light measurements, demonstrating that for this system, there was no response on the photosynthetic rate when 400 μmol m² s⁻¹ light was available.

We can relate the lower efficiency of the leaves formed in PCC even under improved light supply (Figure 5A) with the climatic conditions at which such leaves were exposed during their growth and development (circa nine months before initiating measurements of this work). Papaya leaves present a considerable sensitivity to the atmospheric variables (El-Sharkawy et al., 1985; Marler and Mickelbart, 1998), such as climate conditions. The ACC ambient, by presenting a system of constant misting (summer, temperatures constantly above 24 °C), provides higher relative humidity, decreasing temperature inside the greenhouse and therefore VPD, being able to directly influence gas exchange process, improving its efficiency. In other words, the leaves formed in ACC plants were formed in milder climatic conditions than in PCC, possibly favoring the biochemical

and photochemical apparatus of these plants. Environmental factors can cause stress of varying magnitudes. Adverse climate conditions can compromise the photochemistry of photosynthesis (reducing electron transport, thereby reducing the production of ATP and NADPH) and the biochemical process (reducing carbon assimilation efficiency and/or the amount/activity of Rubisco and other enzymes of metabolism photosynthetic) (Lu and Zhang, 1999).

It is possible that in PCC such damages occurred, since in summer plants were subjected to high temperatures, showing a difference of up to 4 °C at the hottest hour of the day in comparison to ACC, higher VPD and lower values of relative humidity. In winter, in PCC the temperatures were below 13°C in the coldest hours, due to the lack of heating system (Figure 7: *Supplementary material*). Favorable environmental conditions to photosynthesis and the photosynthetic area produced and its efficiency are responsible for a greater photosynthetic activity and, therefore, for heavier papaya yields (Cannell et al., 1997). Thus, increasing light availability in papaya protected cultivation becomes an efficient strategy for the maintenance of the leaf under the conditions of Almeria greenhouse, directly influencing its performance as a carbon source or drain.

CONCLUSIONS

Our work demonstrates that: (i) All experimental leaves from the very young ones to those showing initial symptoms of senescence (usually removed by farmers) have positive A_{net} values, in the greenhouse kept under natural ventilation (PCC) as well as in the greenhouse where conditions were improved by nebulization (ACC); (ii) The leaves of the plants grown in the ACC have the capacity to increase gas exchange, provided a light availability of $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ discouraging premature blade removal in protected cultivation of papaya; (iii) ACC conditions favor a quick response to an increase in light availability emphasizing the importance of papaya growth conditions for high yields and quality.

REFERENCES

- Andriolo, J.L., M.C.G. Espindola, R. Godoi, O.C. Bortolotto and G.L. da Luz, 2004. Growth and fruit yield of greenhouse tomato plants under high plant density and defoliation. *Ciencia Rural*, 34: 1251-1253.
- Buisson D, Lee DW. 1993. The development responses of papaya leaves to simulated canopy shade. *Am J Bot.* 80:947-952.
- Campostrini, E., Glenn, D.M., 2007. Ecophysiology of papaya: a review. *Braz. J. Plant Physiol.* 19, 413–424.
- Campostrini, E., Glenn, D. M., and Yamanishi, O. K. 2010. Papaya: ecophysiology of growth and production. *Ecophysiology of tropical tree crops. Nova Science Publishers, NY*, 287-307.
- Campostrini, E., Schaffer, B., Ramalho, J. D., González, J. C., Rodrigues, W. P., da Silva, J. R., Lima, R. S. (2018). Environmental Factors Controlling Carbon Assimilation, Growth, and Yield of Papaya (*Carica papaya* L.) Under Water-Scarcity Scenarios. In *Water Scarcity and Sustainable Agriculture in Semiarid Environment*. Cap. 19, (pp. 481-505).
- Cannell, M. G. R.; Milne R.; Sheppard L. J.; Unsworth, M. H. 1997. Radiation interception and productivity of willow. *Journal of Applied Ecology*, v.24, p.261-278.
- Castro, F. A., Campostrini, E., Torres-Neto, A., Gomes, M. M. A., Ferraz, T. M., Glenn, D. M. 2014. Portable chlorophyll meter (PCM-502) values are related to total chlorophyll concentration and photosynthetic capacity in papaya (*Carica papaya* L.). *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 12p.
- Drewry, D., Kumar, P., Long, S.P. 2014. Simultaneous improvement in productivity water use, and albedo through crop structural modification. *Glob. Change Biol.* 20, 1955–1967.

- El-Sharkawy, M. A. Cock, M. J. H. Hernandez, A.D.P. 1985. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynth. Res.* 7:137-149.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010 main report. Food and agriculture organization of the united nations. Rome, 2010.
- FAOSTAT (2017) FAOSTAT. Disponível em <http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#ancor> Acesso em 05 de agosto de 2018.
- Farquhar, G. and Sharkey, T. D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology*, 33 p.317-345.
- Friedrich, J. W., Huffaker, R. C. 1980. Photosynthesis, leaf resistances, and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiol* 65: 1103-1107.
- Galán-Saúco, V. G. Rodríguez-Pastor, M. C. R. 2007. Greenhouse cultivation of papaya. *Acta Hort.* 740:191-195.
- Hachmann, T. L., M. D. M. Echer, G. M. Dalastra, E. S. Vasconcelos and V. F. Guimaraes, 2014. Tomato cultivation under different spacing and different levels of defoliation of basal leaves. *Bragantia*, 73: 399-406.
- Khanna-Chopra, R. 2012. Leaf senescence and abiotic stresses share reactive oxygen species mediated chloroplast degradation. *Protoplasma*, v. 249, n. 3, p. 469-481.
- Knight, R.J. 1980. Origin and world importance of tropical and subtropical fruit crops. In: Nagy S, Shaw PE (eds), *Tropical and Subtropical Fruits: Composition, Properties, and Uses*, pp.1-120. AVI Publishing, Westport.
- Kölling, K., George, G.M., Künzli, R., Flütsch, P., Zeeman, S., 2015. A whole-plant chamber system for parallel gas exchange measurements of *Arabidopsis* and other herbaceous species. *Plant Methods* 11: 1–12.
- Lemoine, R., La Camera, S., Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N. and Faucher, M. (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in plant science*, 4, 272.
- Long, S.P., Farage, P. K., Garcia, R. L., 1996. Measurement of leaf and canopy photosynthetic CO₂ exchange in the field. *J. Exp. Bot.* 47: 1629–1642.

- Long, S.P. and Hällgren, J.E. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: Hall, D.O.; Scurlock, H.R.; Bolhàr-Nordendampf, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. (Eds.) Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual . London, Chapman and Hall, 1993, p.129-165.
- Lu, C., and Zhang, J. 1999. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, 50(336), 1199-1206.
- Ludewig, F., and Flügge, U. I. 2013. Role of metabolite transporters in source-sink carbon allocation. *Frontiers in Plant Science*, 4, 231.
- MAGRAMA (2016). Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente. Encuesta sobre Superficies y Rendimientos de Cultivos. ESYRCE. N.I.P.O.: 28-15-015-2.
- Marler T. E., Mickelbart M. V., Quitugua R. 1993. Papaya Ringspot Virus Influences Net Gas Exchange of Papaya Leaves. *HortScience* 28: 322- 324. 29.
- Marler T. E., Mickelbart M. V. 1998. Drought, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of field grown papaya. *J. Amer Soc Hort Sci* 23(4): 714-718.
- Martínez, G., M. Garbi, F.M.J. Artuni, L. M. D. Asborn and M.I. Bulnes, 2001. Leaf removal in indeterminate tomato cultivars and yield response. *Agrociencia*, 17: 9-14.
- Nobel P.S. 2009. Physicochemical and Environmental plant Physiology, 4 Ed Academic Press, Amsterdam.
- Purquerio, L. F. V.; Tivelli, S. W. Manejo do ambiente em cultivo protegido. Manual técnico de orientação: projeto hortalimento. São Paulo: Codeagro, 2006. p. 15-29. Disponível em: <http://www.iac.sp.gov.br>. Acesso em: 30 set. 2017.
- Rodrigues, O., Fontaneli, R.S., Costenaro, E.R., Marchese, J.A., Scortganha, A.C.N., Saccardo, E., Piasecki, C. 2012. Bases fisiológicas para o manejo de forrageiras. IN: Forrageiras para Integração Lavoura-Pecuária Floresta na Região Sul-Brasileira. Fontaneli, R. S., Santos, H. P. dos, Fontaneli, R. S. EMBRAPA. 2 Ed. 544 pp.
- Ruggiero, C.; Gottardi, M. V. C.; Santos, S. C.; Meneguci, R. F. S. Situação da cultura do mamoeiro no Brasil. In: Martins, D. dos S.; Costa, A. F. S. (Ed.). A

- cultura do mamoeiro: tecnologia de produção. Vitória: Incaper, 2003. p. 35-56.
- Salinas, I., Hueso, J.J., Schmildt, E.R., Schmildt, O., Cuevas, J., 2017. Comparación de los sistemas productivos de la papaya en España y Brasil. *Vida Rural* 426: 18-24.
- Serrano, L.A.L., Cattaneo, L.F., 2010. Papaya culture in Brazil. *Rev. Bras. Frutic.* 32(3): 657-659.
- Silva, R. J. Rodrigues, P. W. Ruas, F. K. Paixão, S. J. Lima, N. S. R. Machado Filho, A. J. Garcia, C. A. J. Schaffer, B. Gonzalez, C. J. Campostrini, E. 2019. Light, photosynthetic capacity and growth of papaya (*Carica papaya* L.): a short review. *Australian Journal of Crop Science*, 2019 (in press).
- 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. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 14: 203-10.
- Wang, R.H., Chang, J. C., Li, K. T., Lin, T. S., Chang, L. S., 2014. Leaf age and light intensity affect gas exchange parameters and photosynthesis within the developing canopy of field net-house-grown papaya trees. *Sci. Hortic.* 165: 365–373.
- Würz, D. A., Allebrandt, R., Marcon Filho, J. L., de Bem, B. P., Brighenti, A. F., Outemane, M., Rufato, L. and Kretzschmar, A. A. Influência da época de desfolha no desempenho enológico da uva 'Cabernet Sauvignon' cultivada em região de altitude. *Acta Iguazu*, 7(2), 61-73.
- Zhu, X. G., Long, S. P., Ort, D. R., 2010. Improving Photosynthetic efficiency for greater yield. *Ann. Rev. Plant Biol.* 61, 235–261.

ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE *C. papaya* L. SUBMETIDO AO ESTRESSE HÍDRICO EM CONDIÇÕES DE CAMPO

RESUMO

Este estudo avaliou os efeitos da limitação hídrica sobre as trocas gasosas e crescimento de dois genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) Golden (G) e Aliança (A), cultivados em condição irrigada (-12 kPa), e em condição não irrigada por 41 dias (NI)(valores de potenciais hídricos de - 23,0; -136,5; -204,1; -310,6 kPa, monitorados por meio do sensor MP6, Decagon, USA). O experimento foi realizado em condição de campo em um solo do tipo Sedimentos Aluviais Inconsolidados (Neossolo Flúvico). Para tanto, foram utilizadas 16 plantas ao total, sendo oito plantas do genótipo G, e oito plantas do genótipo A. Quatro plantas de cada genótipo foram submetidas aos tratamentos I e quatro ao tratamento NI. Durante 41 dias, e a cada dois dias, foram avaliadas as medidas da intensidade de verde, da altura (AP), do diâmetro do tronco (DT), da área foliar (AF), do número de folhas (NF) e de frutos (F). Nos horários de 7:00 horas e 13:00 horas, as medidas instantâneas de trocas gasosas (IRGA, Li-Cor 6400 XT, USA) foram feitas na folha anexada a primeira flor aberta contada a partir do ápice. Este trabalho teve como objetivo verificar os efeitos da limitação hídrica do solo sobre as trocas gasosas e crescimento em dois genótipos de mamoeiro, contrastantes no teor de clorofilas nas folhas. Com base nos resultados obtidos,

foi possível verificar que (i) o genótipo G, quando comparado ao genótipo A, teve maior tolerância ao estresse hídrico, quando avaliado pelas características de crescimento em estudo; (ii) no genótipo A cultivado em condição de limitação hídrica, a redução acentuada da área foliar, causada pela redução no lançamento de folhas, proporcionou menores taxas fotossintéticas da planta inteira e conseqüentemente menor fornecimento de fotoassimilados para suportar o crescimento em diâmetro, altura de planta, e o lançamento de novas folhas.

Palavras-chave: Mamoeiro, capacidade fotossintética, estresse hídrico.

ABSTRACT

This study evaluated the effects of water limitation on gas exchange and growth of two papaya (*Carica papaya* L.) Golden (G) and Aliança (A) genotypes, cultivated in irrigated condition (-12 kPa), and in non-irrigated condition. 41 days (NI) (water potential values of -23.0; -136.5; -204.1; -310.6 kPa, monitored by the MP6 sensor, Decagon, USA). The experiment was carried out under field conditions in an Unconsolidated Alluvial Sediment (Fluvisol) soil. For that, 16 plants were used, being eight plants of genotype G, and eight plants of genotype A. Four plants of each genotype were submitted to treatments I and four to treatment NI. For 41 days, and every two days, the measurements of green intensity, height (AP), trunk diameter (DT), leaf area (AF), number of leaves (NF) and fruits were evaluated. (F) At 7:00 am and 1:00 pm, instant gas exchange measurements (IRGA, Li-Cor 6400 XT, USA) were made on the attached leaf of the first open flower counted from the apex. The objective of this work was to verify the effects of soil water limitation on gas exchange and growth in two papaya genotypes, contrasting in leaf chlorophyll content. Based on the obtained results, it was possible to verify that (i) genotype G, when compared to genotype A, had higher tolerance to water stress, when evaluated by the growth characteristics under study; (ii) in genotype A cultivated under water limit condition. , the sharp reduction

in leaf area, caused by the reduction in leaf release, provided lower photosynthetic rates of the whole plant and consequently lower supply of photoassimilates to support the growth in diameter, plant height and the release of new leaves.

Keywords: Papaya tree, photosynthetic capacity, water stress.

INTRODUÇÃO

O mamoeiro é uma planta de grande importância para o agronegócio brasileiro, e os frutos dessa espécie são exportados para inúmeros países da Europa e para os Estados Unidos. Os frutos do mamoeiro possuem grande interesse econômico e social, com excelente aceitação no mercado internacional (Zaidan, 2002; Evan e Ballen, 2012). Essa aceitação contribui significativamente para otimizar a exportação dos frutos com consequências favoráveis para a economia do Brasil. Esse país ocupa o segundo lugar no *ranking* mundial de produção de frutos, alcançando a média anual de aproximadamente 1.517.696 t ano⁻¹ (EMBRAPA, 2016).

A espécie *Carica papaya* L. é cultivada e consumida em todo o mundo, principalmente nas regiões tropical e subtropical. Segundo Rocha (2005), a produção nacional do mamão é basicamente formada pelos grupos 'Solo' e 'Formosa'. O mamão 'Formosa' é destinado, principalmente, ao mercado interno; e o grupo 'Solo', é destinado tanto para o mercado interno como para o externo (Serrano e Cattaneo, 2010).

A agricultura brasileira e mundial pode ser afetada significativamente pelas alterações climáticas acarretadas principalmente pelo aquecimento global (Pellegrino et al., 2007). A mudança das condições climáticas possivelmente alterará a distribuição pluviométrica do mundo, originando eventos extremos de fortes chuvas em algumas regiões, e secas em outras (Marengo, 2010). Tal conjuntura acarretará mudanças nos sistemas produtivos de todas as culturas, inclusive o mamoeiro. No cenário atual, já se observa nas regiões produtoras de mamão do Espírito Santo e da Bahia, estados estes responsáveis por 65% da

produção nacional (IBGE 2017), períodos prolongados de restrição hídrica ou com baixa precipitação pluviométrica. Tal restrição tem reduzido acentuadamente o fornecimento de água à cultura e tem diminuído em grande intensidade os mananciais hídricos utilizados para a captação de água para a irrigação.

O aumento de produção do produto colhido por unidade de água utilizada pelas culturas, denominado como a eficiência agrônômica do uso da água (EUA), é um dos principais objetivos em muitos sistemas agrícolas. O inverso dessa variável é denominado pegada hídrica (PH) (*water footprint*) ($\text{m}^3 \text{H}_2\text{O}$ utilizado ton^{-1} de fruto colhido ou $\text{L H}_2\text{O}$ utilizado kg^{-1} de fruto colhido). Nos últimos anos, essa variável PH tem se tornado muito importante, pois as empresas e produtores dessa espécie em estudo têm buscado reduzir ao máximo essa variável. Segundo Mekonnen e Hoekstra (2010), no mundo, a pegada hídrica do mamoeiro está em torno de $460 \text{ m}^3 \text{H}_2\text{O ton}^{-1}$ de fruto colhido. Contudo, nas ilhas Canárias em sistemas de cultivo protegido e irrigado e com reduzida precipitação pluviométrica, o valor de PH pode ser em torno de 75 a $125 \text{ m}^3 \text{H}_2\text{O ton}^{-1}$ de fruto colhido. De acordo com Wakrim et al. (2005), devido à escassez de água disponível, a otimização na gestão de irrigação necessita ser elevada, e assim maximizar a EUA da cultura, reduzir o PH, objetivando uma produção agrícola sustentável. Assim, estudos que visem reduzir a quantidade de água aplicada no solo sem que ocorram comprometimentos significativos no metabolismo fotossintético, bioquímico, crescimento, produtividade e qualidade dos frutos do mamoeiro são de extrema importância, com vista à escassez de água futura.

Dessa forma, o desenvolvimento de técnicas eficientes para o uso racional da água se tornou imperativo para a obtenção da sustentabilidade das atividades agrícolas, principalmente da fruticultura, a qual os produtos são consumidos *in natura*. Assim, o desenvolvimento de técnicas eficientes para o uso racional da água é imprescindível para a obtenção da sustentabilidade das atividades agrícolas. Para a região produtora dessa espécie, poucos estudos foram realizados na compreensão dos mecanismos fotossintéticos, bioquímicos e de crescimento associados à redução na aplicação de água, bem como na busca de evitar o uso desse recurso em quantidades além das necessidades mínimas (evitar uma aplicação do tipo “luxo”), bem como aplicar o mínimo de água possível, sem haver comprometimento na produtividade e qualidade, otimizando

assim espaço, tempo e recurso. Ainda, na horticultura, em certas situações, a redução na disponibilidade hídrica do solo pode causar significativos incrementos na concentração de fitoquímicos que podem ser de grande importância para a saúde humana (Urban et al., 2014).

O mamoeiro, por ser considerado uma herbácea de grande porte (apresenta deficiente estrutura anatômica de sustentação), tem uma produção contínua de frutos, e necessita de ótimas condições hídricas para o crescimento e a produtividade. Assim, o cultivo dessa espécie exige recomendações adequadas da irrigação, permitindo o uso racional de água. A limitação hídrica severa pode comprometer o crescimento e o desenvolvimento das plantas de mamoeiro, com efeitos acentuados na produtividade, uma vez que a planta de mamoeiro produz frutos continuamente após a fase juvenil (Campostrini et al., 2018).

Os efeitos da disponibilidade hídrica do solo podem ser agravados mediante uma situação de prolongamento de estresse hídrico (Verslues et al., 2006). Para que possam ser desenvolvidas técnicas de manejo de irrigação (com redução na aplicação de água no solo, para diminuir custos e ter ótima oxigenação do solo) se faz necessário o estudo do efeito da limitação hídrica sobre o processo fotossintético e metabólico das plantas dessa espécie em questão.

Diante do contexto de possível escassez de água no planeta em um futuro próximo, e em contrapartida por se tratar de uma espécie de grande importância agrônômica e altamente dependente desse recurso, tanto no período de crescimento quanto de produção (Campostrini e Glenn, 2007, Campostrini et al., 2010), é extremamente importante o conhecimento das necessidades hídricas das plantas de mamoeiro. Sendo assim, esse trabalho tem como objetivo identificar, sob condição de campo, se existe resposta diferencial entre dois genótipos de mamoeiro (Golden e Aliança), em relação às variáveis fisiológicas da planta, quando estes são cultivados em condição de campo sob limitação hídrica do solo.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal e condições de cultivo

No experimento, foram utilizados os genótipos de *Carica papaya* L. 'Golden' (G) (índice SPAD=35) e 'Aliança' (A)(índice SPAD=53), os quais foram cedidos, por meio de sementes, pela empresa Caliman Agrícola, SA, localizada no município de Linhares/ES. A semeadura foi realizada em tubetes, e após dois meses de cultivo em casa de vegetação (sistema comercial de produção e mudas), as mudas foram transplantadas para a condição de campo (espaçamento de 1,5m entre plantas e 2,0m entre fileiras) na Fazenda Experimental de Linhares do Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural - Incaper, localizada no município de Linhares (latitude: 19,39111; longitude: 40,07222), Espírito Santo, Brasil. O período experimental foi de junho/2017 a março/2018. O solo do local do experimento é do tipo Sedimentos Aluviais Inconsolidados (Neossolo Flúvico) (EMBRAPA, 2013).

Quando as plantas dos dois genótipos em estudo estavam com quatro meses de idade, em um grupo de plantas do genótipo G (4 plantas) e do genótipo A (4 plantas), a irrigação foi suspensa [tratamento não-irrigado (NI)]. Um outro grupo de plantas de cada genótipo (4 plantas de G e 4 plantas de A) continuou recebendo a irrigação [tratamento Irrigado (I)]. No tratamento NI, a irrigação foi suspensa durante 41 dias (as plantas estavam em florescimento). Nessa época, as plantas do genótipo Golden estavam com uma área foliar de 2,21 m² e as plantas do genótipo Aliança com uma área foliar de 3,22 m²). Durante esses 41 dias de tratamento, cada planta de cada genótipo do tratamento I recebeu 246 litros provenientes da irrigação e 105 litros provenientes da precipitação pluviométrica, totalizando 351 litros. No tratamento NI, cada planta de cada genótipo recebeu 105 litros provenientes da precipitação pluviométrica. As chuvas ocorreram em quatro dias durante a aplicação dos tratamentos. A distribuição das mesmas nos 41 dias de experimento segue abaixo (Tabela 1).

Tabela 1 – Precipitação pluviométrica registrada nos 41 dias de experimento após a aplicação dos tratamentos não irrigado NI (DAT)

DAT	mm dia ⁻¹
3	13
4	11
5	9
14	2
Total	35

Nos dois tratamentos (NI e I), a tensão de água no solo avaliada pelo potencial hídrico do solo (Ψ_{solo}) foi monitorada por meio do sensor modelo MP6 (Decagon, USA), automático e acoplado a um *datalogger* (Figura 1). Em cada genótipo e em cada tratamento NI e I, o Ψ_{solo} foi monitorado a cada 30 minutos e em 4 plantas. Para tanto, os sensores foram inseridos a uma distância de 30 cm do tronco e uma profundidade de 40 cm (Figura 1).

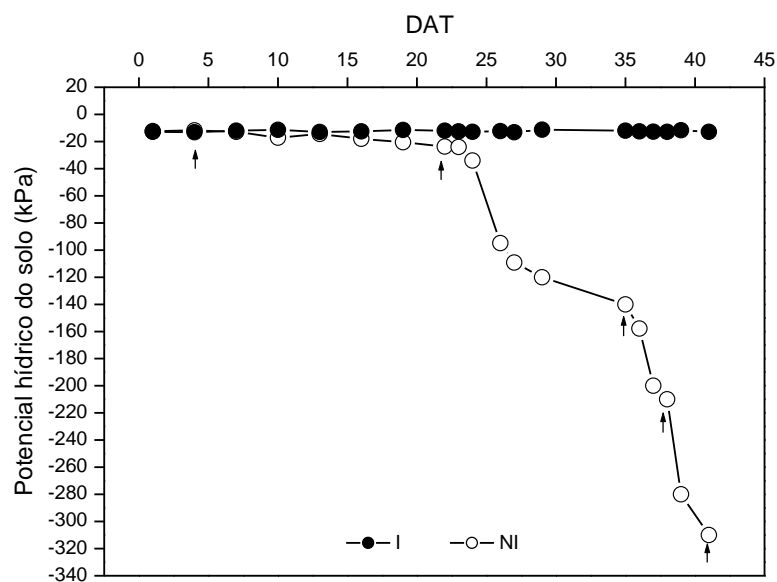


Figura 1 – Potencial hídrico do solo (Ψ_{solo}) ao longo dos 41 dias de experimento nos tratamentos irrigado e não irrigado. As setas indicam o período de avaliação das trocas gasosas.

Para um fornecimento adequado de nutrientes às plantas, o solo foi fertilizado segundo as recomendações técnicas usuais para a cultura do mamoeiro *C. papaya* L. (Marin et al., 1995).

Durante todo o período de experimento, foram monitoradas por meio de *dataloggers* (Spectrum Technologies, USA), a temperatura e umidade do ar (model 200 Spectrum Technologies, USA) e a temperatura (modelo RT-1, USA) e umidade do solo (sensor modelo MP6, Decagon, USA)(Figura 1) e a radiação fotossinteticamente ativa (modelo PYR, Spectrum Technologies, USA) (Figura 2). A partir dos dados de temperatura e umidade relativa, o DPV_{ar} foi obtido por meio da seguinte equação proposta por Jones (1992):

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

Em que:

DPV: déficit de pressão de vapor;

exp: exponencial;

T°: temperatura em graus Celsius;

UR: umidade relativa em %.

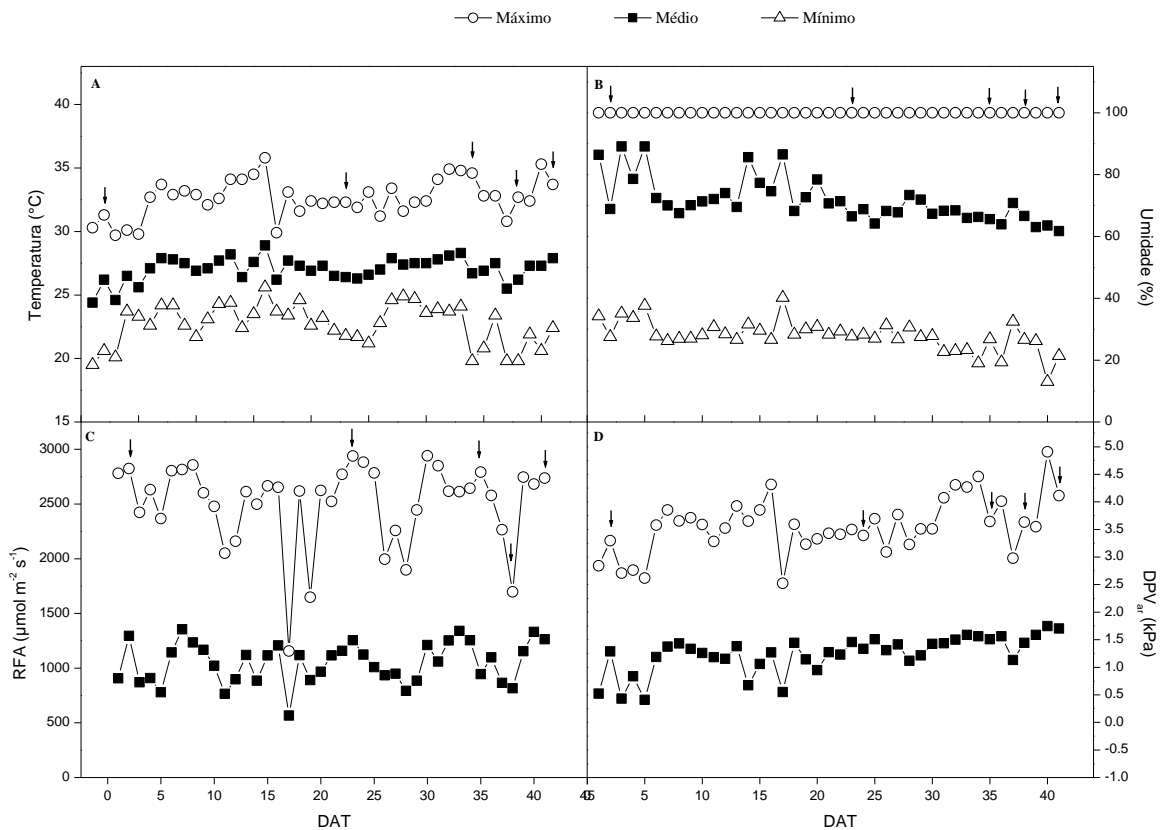


Figura 2 – Temperatura (A), umidade relativa (B), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (C) e déficit de pressão de vapor do ar (DPVAr) (D) médio e máximo no local de cultivo das plantas de mamoeiro. As setas indicam o período de avaliação das trocas gasosas.

Características avaliadas

Avaliação da capacidade fotossintética

Avaliação das trocas gasosas de folhas individuais (fotossíntese atual)

Após a aplicação dos tratamentos, nos dois tratamentos (NI e I), e nos dias em que o potencial hídrico do solo (ψ_{solo}) do tratamento não irrigado (NI) atingiu os seguintes valores -12,0; -23,0; -136,5; -204,1 e -310,6 kPa, a avaliação das trocas gasosas de folhas individuais [(taxa fotossintética líquida A, $\mu\text{mol CO}_2$

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), (condutância estomática g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), (transpiração E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), (eficiência intrínseca do uso da água $EIUA$, A/g_s , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$), (eficiência instantânea do uso da água EUA , A/E , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1}$), foi feita, às 7:00 e às 13:00 horas, a uma intensidade de luz de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fornecida por um sistema de iluminação artificial (Li6400-02B *red/blue LED light source*). Esse sistema de iluminação foi acoplado ao sistema portátil de medição de trocas gasosas IRGA (*infrared gas analyser*) LI6400 XT (LiCor, Nebraska, USA). As avaliações das trocas gasosas foram feitas em uma folha completamente expandida e crescida a pleno sol e/ou na folha que possui na axila uma flor recém-aberta ($\cong 12^{\text{a}}$ a 15^{a} folha contada a partir do ápice).

Emissão da Fluorescência da clorofila

A emissão da fluorescência (relação F_v/F_m) foi avaliada no mesmo horário, nas mesmas folhas e na mesma área da folha utilizada para as medições das trocas gasosas, com o auxílio do fluorímetro Pocket PEA (*Plant Efficiency Analyser*, Hansatech, Inglaterra). Para tanto, antes das avaliações da emissão da fluorescência, a área da folha amostrada foi adaptada ao escuro por 30 minutos, por meio de pinças especiais (*leafclips*) fornecidas pela empresa Hansatech. Essa adaptação ao escuro torna-se necessária para que os centros de reação adquiram a condição de “abertos” (Qa oxidada) (Bolhár-Nordenkampf et al, 1989). A partir da emissão da fluorescência da clorofila, foi possível determinar o rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m).

Intensidade de verde

No período da manhã (7h), nas mesmas folhas utilizadas para as medições das trocas gasosas, a intensidade de cor verde das folhas foi estimada por meio de um Medidor Portátil de Clorofila, modelo SPAD-502 “*Soil Plant Analyser Development*” (Minolta, Japão). Para tanto, foram realizadas três leituras ao longo da folha e utilizada a média para compor cada repetição.

Análises de crescimento

Avaliação da área foliar total da planta

A área foliar total da planta foi avaliada semanalmente de acordo com a seguinte equação proposta por Posse et al. (2009):

$$AFT = [-89,6623 + (5,0328 \times NF) + (4,9998 \times NF \times CNC2) - (7,5120 \times CNC2)] \times 10^{-4} \text{ (Eq. 2)}$$

Em que:

AFT= Área foliar total da planta de mamoeiro;

NF= Número de folhas da planta;

CNC2= Média do comprimento da nervura central de duas folhas completamente expandidas (maduras) contadas a partir do ápice da planta.

Avaliação da altura (AP), diâmetro do tronco (DT), do número de folhas (NF) e número de Frutos (F)

A cada dois dias foram avaliados a altura (AP), o diâmetro do tronco (DT), a área foliar total da planta (AF), número de folhas (NF) e número de frutos (F). Para a avaliação da AP e DT foi utilizada fita métrica graduada. Para isso, o DT foi medido a cerca de 5 cm a partir do solo e a AP medida a partir da superfície do solo até a parte apical da planta. A avaliação de NF e de F foi feita por meio da contagem simples das folhas e frutos presentes nas plantas. O número de frutos foi contado aos 41 dias (no final do experimento) após a aplicação dos tratamentos. Para tanto, foram contados todos os frutos de diferentes tamanhos.

Determinação do fluxo de seiva xilemática

Para o monitoramento do estado hídrico das plantas foi instalado um sistema de medição do fluxo de seiva xilemática segundo o trabalho proposto por Granier (1985), utilizando sondas TDP (Sap Flow System, Dynamax, USA), por

meio do método de dissipação de calor (calor constante) (Ferraz et al. 2015). Em cada planta, foi instalado, com auxílio de uma furadeira, dois pares de sondas a uma altura de 30 cm a partir da superfície do solo. As sondas cilíndricas de 2 mm de diâmetro e 30 mm de comprimento foram acopladas a um *datalogger* e os dados foram coletados a cada 30 minutos. As sondas foram inseridas radialmente no nó do caule das quatro plantas de cada tratamento onde foram realizadas as medidas de trocas gasosas. O nó foi selecionado, pois essa parte do tronco tem o maior percentual de feixes vasculares e espaço vazio mínimo (o caule do mamoeiro é oco em algumas partes). Ambas as sondas foram espaçadas uma da outra em aproximadamente 5 cm. A sonda superior possui uma resistência (elemento aquecedor) e uma junção de termopar (medidor de temperatura). A sonda inferior possui apenas uma junção de termopar. Uma corrente constante foi aplicada à resistência e a diferença de temperatura entre as duas sondas (ΔT) será dependente do fluxo de seiva (U) nos vasos xilemáticos. Em condição de campo e durante as instalações das sondas nos troncos das plantas, as sondas foram protegidas por uma manta térmica, envolvendo o tronco, com objetivo de evitar os possíveis efeitos diretos da radiação e da temperatura do ar e do solo sobre os termopares inseridos dentro das sondas.

A partir das medições feitas com sensores de temperatura, foram feitas as relações entre o valor de K e o fluxo de água obtido por meio dos valores da transpiração das folhas, conforme proposto por Ferraz et al. (2015).

Os valores do fluxo de xilema ($L\ s^{-1}\ m^2$ de xilema ativo) foram obtidos a partir da relação entre o fluxo de água (transpiração) e a área de xilema ativo (Reis *et. al.*, 2006). A área de xilema ativo foi estimada segundo Reis et al., 2006. A partir desses dados, foram feitas a relação entre K da equação abaixo e a transpiração da folha:

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

Em que:

K = coeficiente térmico do método de Granier, adimensional;

$\Delta T_{\text{máx}}$ = Diferença de temperatura entre os sensores em condição sem fluxo em $^{\circ}C$ (diferença de temperatura nas sondas às 21h);

ΔT = Diferença de temperatura entre os sensores em condição de fluxo em °C no horário escolhido.

O fluxo de seiva xilemática foi expresso por unidade de área foliar.

Cálculo da evapotranspiração potencial (ET0)

A evapotranspiração potencial (ET0) foi calculada para cada dia do experimento utilizando o Método de Penman-Monteith.

$$ET0 = \frac{0,408s (Rn - G) + \lambda \frac{900}{T_{méd} + 273} u_2 (es - ea)}{S + \lambda (1 + 0,34u_2)}$$

Em que,

R_n = Saldo de radiação à superfície da cultura, MJ m⁻² d⁻¹;

G = Fluxo de calor no solo, MJ m⁻² d⁻¹;

$T_{méd}$ = Temperatura média diária do ar a 2 m de altura, [$T_{méd} = (T_{máx} + T_{mín})/2$], °C;

$T_{máx}$ e $T_{mín}$ = temperaturas máxima e mínima diárias do ar, °C;

s = Declividade da curva de pressão de vapor no ponto de $T_{méd}$, kPa °C⁻¹;

γ = Coeficiente psicrométrico, kPa °C⁻¹;

u_2 = Velocidade do vento a 2 m de altura, m s⁻¹;

e_s e e_{air} = Pressão de vapor de saturação e parcial de vapor d'água no ar, kPa.

Detalhes dos procedimentos para determinação das variáveis supracitadas são descritos no boletim FAO-56 (Allen et al., 1998).

Eficiência agronômica no uso da água

A partir da taxa de incremento da altura de planta, do diâmetro do tronco e da área foliar, obtidos nos 41 dias de tratamento, e a quantidade de água aplicada em cada planta, foi possível obter os valores da eficiência agronômica no uso da água da altura de planta ($EAUA_{ap}$ = taxa de incremento da altura de

planta/litros de água aplicado, $m L^{-1}$), da eficiência agrônômica no uso da água do diâmetro do tronco ($EAUA_{dt}$ = taxa de incremento do diâmetro do tronco/litros de água aplicados, $m L^{-1}$), da eficiência agrônômica no uso da água da área foliar ($EAUA_{af}$ = taxa de incremento da área foliar/litros de água aplicados, $m^2 L^{-1}$).

Análise estatística

O experimento foi executado em um delineamento inteiramente casualizado, com 16 plantas de cada genótipo, e destas, oito representavam o tratamento I, e oito o tratamento NI. As médias dos tratamentos (I e NI) foram comparadas pelo Teste de Tukey em 5% de probabilidade por meio do programa ASSISTAT.

RESULTADOS

Durante o período experimental de 41 dias de aplicação dos tratamentos, foi observado que as plantas de mamoeiro do genótipo Golden (G) irrigadas (I) tiveram um incremento na altura de planta (AP) de cerca de 0.14m (14 cm) a cada 10 dias, enquanto as plantas desse genótipo que não foram irrigadas nesse período tiveram um incremento de 0.19 m (19 cm) (Figura 3A)(um incremento em 26%, mesmo sob limitação hídrica).

Para esse genótipo, cultivado sem limitação hídrica (G_I) e a cada 10 dias, o incremento foi de 5,4 mm, e 0,72 m^2 , para as variáveis diâmetro do tronco e área foliar, respectivamente. Para esse mesmo genótipo G cultivado sob limitação hídrica (G_{NI}), e essas mesmas variáveis diâmetro do caule (DC) e área foliar (AF), o incremento em 10 dias, foi de 7,2mm e 0,6 m^2 (Figura 3C). Para a variável DC, em 10 dias, o incremento dessa variável foi de 25%. Entretanto, nesse período de 10 dias, a AF reduziu em 17%.

Quando os valores das variáveis AP, DC e AF foram analisados em cada dia de avaliação no período de 41 dias, não houve diferença significativa em nenhum dos dias avaliados (Figura 3). Contudo, as plantas do genótipo Aliança

(A) foram mais comprometidas com a limitação hídrica do solo, e tiveram diferenças significativas, a partir do dia 28, 14 e 28, para as variáveis AP, DC e AF, respectivamente (Figura 3). Em uma análise feita em 10 dias, no genótipo A não irrigado (A_{NI}), para a AP, DC e AF, a taxa de incremento dessas variáveis foi de 0.12 m (12cm), 4,5mm e 0,65 m², respectivamente. Enquanto para as plantas irrigadas (A_I), os valores dessas variáveis foram 0.16 m (16 cm), 10 mm e 1,48 m², respectivamente. Em 10 dias, nas plantas não irrigadas (A_{NI}) quando comparadas a plantas irrigadas, e para essas três variáveis AP, DC e AF, esses valores correspondem a um decréscimo de 25, 55 e 56%.

O genótipo A_I , a cada 10 dias, emitiu 4,4 folhas, enquanto o genótipo A_{NI} emitiu 1,8 folhas, ou seja, uma redução de 60% no número de folhas lançadas (Figura 3). A diferença significativa foi observada a partir dos 21 dias de aplicação dos tratamentos (Figura 3). Para o genótipo G_I , em 10 dias, emitiu 2,7 folhas, e o genótipo G_{NI} , emitiu a mesma quantidade de folha (2,7), mostrando a insensibilidade dessas características do genótipo G à limitação hídrica do solo imposta nos 41 dias de suspensão da irrigação.

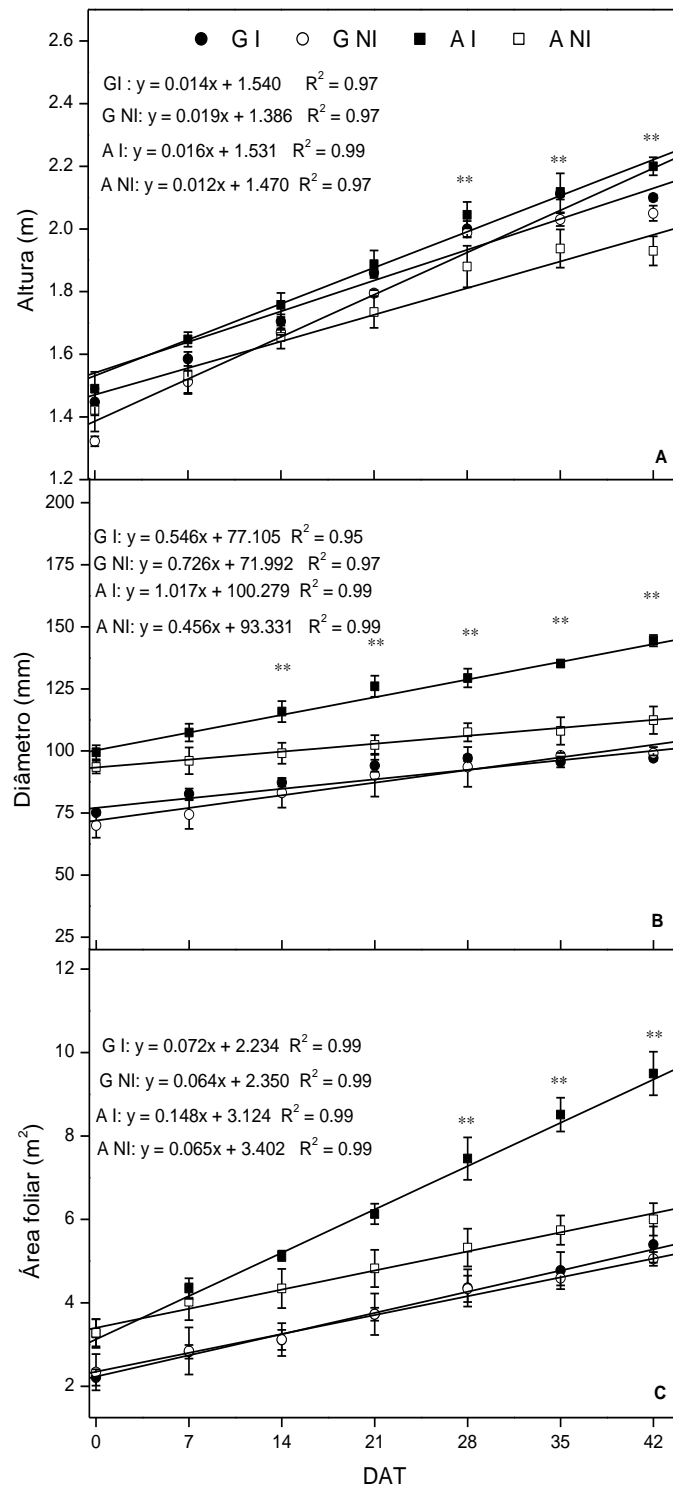


Figura 3 – Altura (A), diâmetro (B), área foliar (C) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Golden e Aliança) ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de quatro repetições. Médias seguidas de * representam diferença estatística (teste de Tukey em 5% de probabilidade) entre G I e G NI, e ** entre A I e A NI.

Com relação ao número de frutos (F) formados durante o período experimental, foi possível observar que entre os tratamentos G_I e G_{NI}, não houve diferença significativa, uma vez que a variável F manteve o valor semelhante entre os tratamentos. Todavia, para o genótipo A, a limitação hídrica (A_{NI}) proporcionou uma redução significativa na formação de frutos quando comparado com o tratamento A_I. A diferença foi de cerca de 23 frutos formados ao final do experimento, ou seja, a limitação hídrica causou a redução na produção de frutos em cerca de 83% (Figura 4).

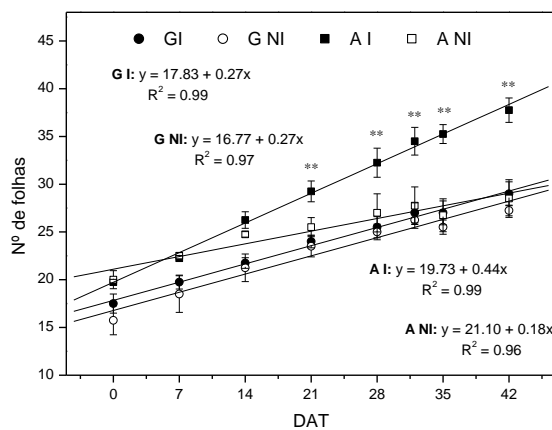


Figura 4 – Número de folhas formadas em cada tratamento ao longo do experimento. Cada símbolo representa a média de quatro repetições. Médias seguidas de * representam diferença estatística (teste de Tukey em 5% de probabilidade) entre G_I e G_{NI}, e ** entre A_I e A_{NI}.

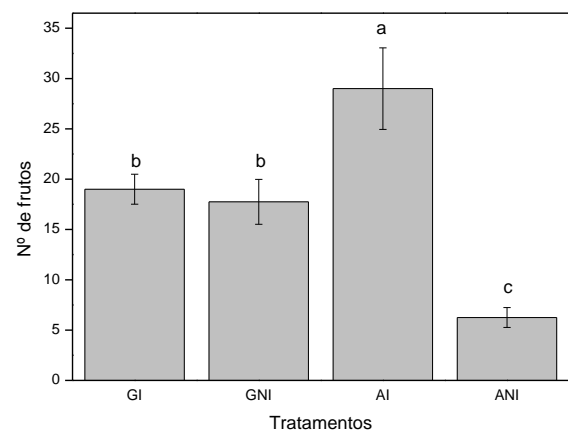


Figura 5 – Número de frutos formados em cada tratamento ao longo do experimento. Cada coluna representa a média de quatro repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade.

A intensidade da cor verde nas folhas de mamoeiro, a qual está associada à concentração de clorofila nas folhas (Torres-Netto et al., 2002; Castro et al., 2014), avaliada por meio do índice SPAD, e entre as plantas I e NI de ambos os genótipos, teve efeito significativo nos potenciais hídricos do solo de -204,1 kPa e -310,6 kPa (Figura 5). Nessa figura, pode-se observar que as plantas sob a condição irrigada, ou seja, com o potencial hídrico em torno de -12kPa, tiveram as folhas com coloração verde mais intenso do que quando comparadas às folhas do tratamento NI nos tratamentos -204,1 kPa e -310,6 kPa (Figura 5).

Tanto no tratamento I e NI, os valores do índice SPAD do genótipo A foram sempre maiores que os valores do genótipo G. Os valores de A_I variaram entre 55 a 50 (média 52.5), e os de A_{NI} variaram de 51 a 43 (média 47). Para o genótipo G, a variação de G_I foi de 38 a 32 (média 35) e a variação de G_{NI} foi de 34 a 28 (média 31). Em termos gerais, o genótipo A_I teve cerca de 33% mais clorofilas que o genótipo G_I , enquanto que o genótipo A cultivado sob limitação hídrica (A_{NI}) teve cerca de 34% mais clorofilas que o genótipo G_{NI} . De uma maneira geral, a limitação hídrica causou uma redução na concentração de clorofilas de 10% e 11%, respectivamente para os genótipos A e G.

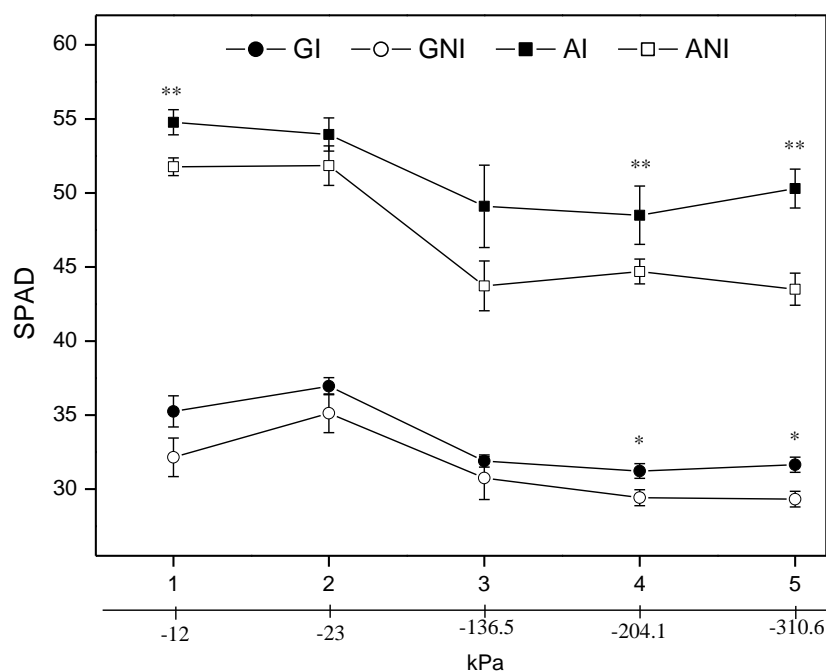


Figura 6 – Intensidade de cor verde das folhas (índice SPAD) dos tratamentos ao longo do experimento. Cada símbolo representa a média de quatro repetições. Médias seguidas de * representam diferença estatística (teste de Tukey em 5% de probabilidade) entre G_I e G_{NI} , e ** entre A_I e A_{NI} .

No horário de 7:00h, e para a variável rendimento quântico máximo do fotossistema II (PSII) (F_v/F_m), a diferença estatística entre A_I e A_{NI} foi observada em maiores intensidades da limitação hídrica (-204,1 e -310,6 kPa) (Figura 6A).

Contudo, no horário das 13:00h, para o genótipo A, a diferença observada foi apenas no potencial hídrico do solo de -204,1 kPa (Figura 6B). Já o genótipo G, nesse horário de 13:00h, a diferença estatística entre G_I e G_{NI} foi nos potenciais hídricos de -23 e -136 kPa

Durante todo o experimento tanto no horário de 7:00h quanto no de 13:00h, quando comparado ao A, os valores da variável relacionados ao rendimento quântico máximo do fotossistema II (PSII) (F_v/F_m) mostram que a máxima eficiência quântica desse fotossistema foi menor para o G. Os valores mais baixos encontrados dessa relação F_v/F_m foram no horário mais quente do dia (13:00h), com aproximadamente 0,55 para o genótipo G sob condição de potencial hídrico de -23 kPa.

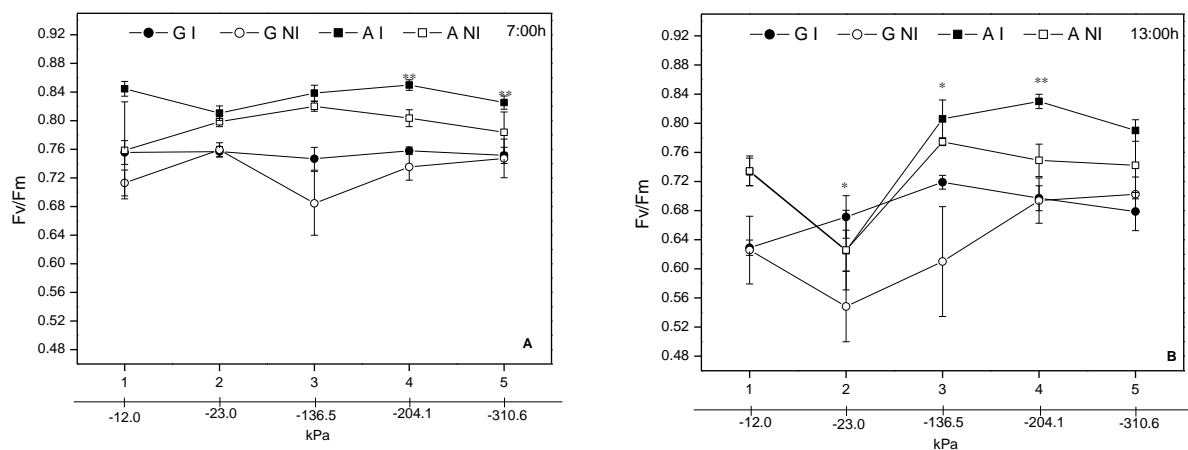


Figura 7: Rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) no horário de 7:00 horas (A) e 13:00 horas (B) ao longo do experimento. Cada símbolo representa a média de quatro repetições. Médias seguidas de * representam diferença estatística (teste de Tukey em 5% de probabilidade) entre G_I e G_{NI}, e ** entre A_I e A_{NI}.

De uma maneira geral, em ambos os genótipos estudados, e quando comparadas ao tratamento controle (-12 kPa), as variáveis relacionadas às trocas gasosas (A , g_s e E) foram significativamente reduzidas em potenciais hídricos do solo mais negativos (maior limitação hídrica, tratamento NI). Para o genótipo G_{NI} e A_{NI}, no horário de maior demanda hídrica (13:00), o valor de A foi de 5,30 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 8B) e 8,60 $\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente no potencial hídrico do solo de -310,6 kPa (Figura 8D). Nesse horário de 13:00h, as plantas do tratamento G_{NI}, e a partir do potencial -136,5 kPa, tiveram reduções significativas

na taxa fotossintética líquida (A) (Figura 8 A e B). Enquanto para o genótipo A_{NI}, quando comparado às plantas irrigadas (-12 kPa), somente a partir do potencial de -204,1 kPa é que foi observada a redução significativa dessa variável A (Figura 8 C e D).

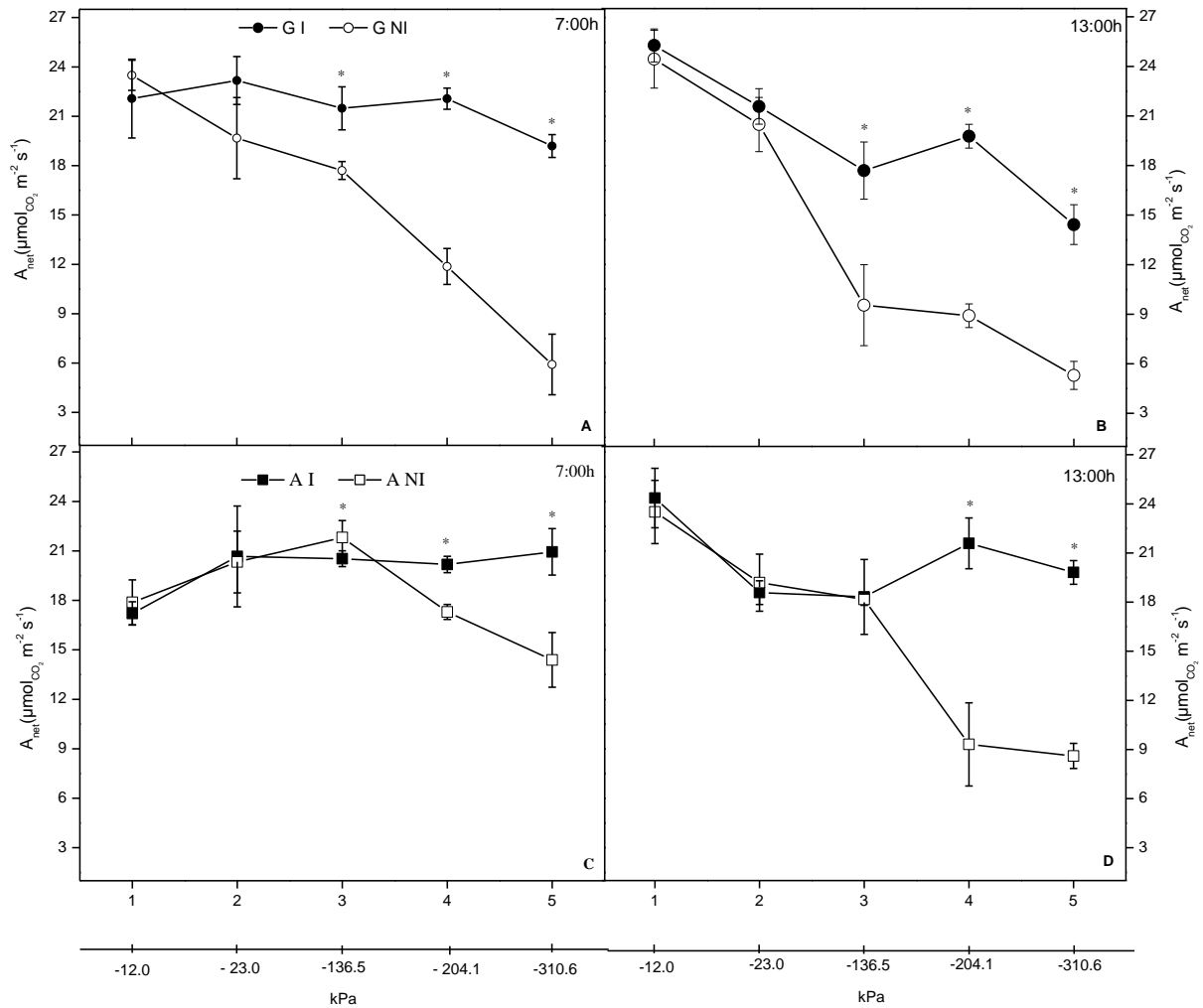


Figura 8 – Taxa fotossintética líquida (A) versus o potencial hídrico (kPa) de cada avaliação realizada ao longo do experimento durante um período de restrição hídrica, caracterizado pelo tratamento NI (5 níveis de kPa). No tratamento I o potencial hídrico do solo se manteve constante a -12 kPa. O símbolo * indica que houve diferença significativa ao teste Tukey em 5% entre os tratamentos (I e NI) para seu respectivo genótipo (Golden - G ou Aliança - A) em dois horários do dia: 7:00 horas e 13:00 horas. Cada ponto representa a média de quatro repetições.

A condutância estomática (g_s) teve uma resposta similar à variável A. Essa afirmativa pode ser observada na Figura 8 em comparação com a Figura 15. Na figura 15, em valores abaixo de $0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a relação entre A e g_s é mais direta, em que se observa que uma variação de intensidade em g_s corresponde a uma variação em mesma proporcionalidade em A.

Após $0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em g_s , a variável A não responde em mesma intensidade que g_s , quando se tem uma variação nos valores de g_s .

No tratamento NI, em ambos os genótipos, no horário das 13:00 horas, os valores de g_s ficaram próximos a zero a partir do potencial hídrico de $-136,5 \text{ kPa}$ para G e $-204,1 \text{ kPa}$ para A (Figura 8). Nesse tratamento NI, e no ψ_{solo} de -310 kPa , houve fechamento estomático quase que total.

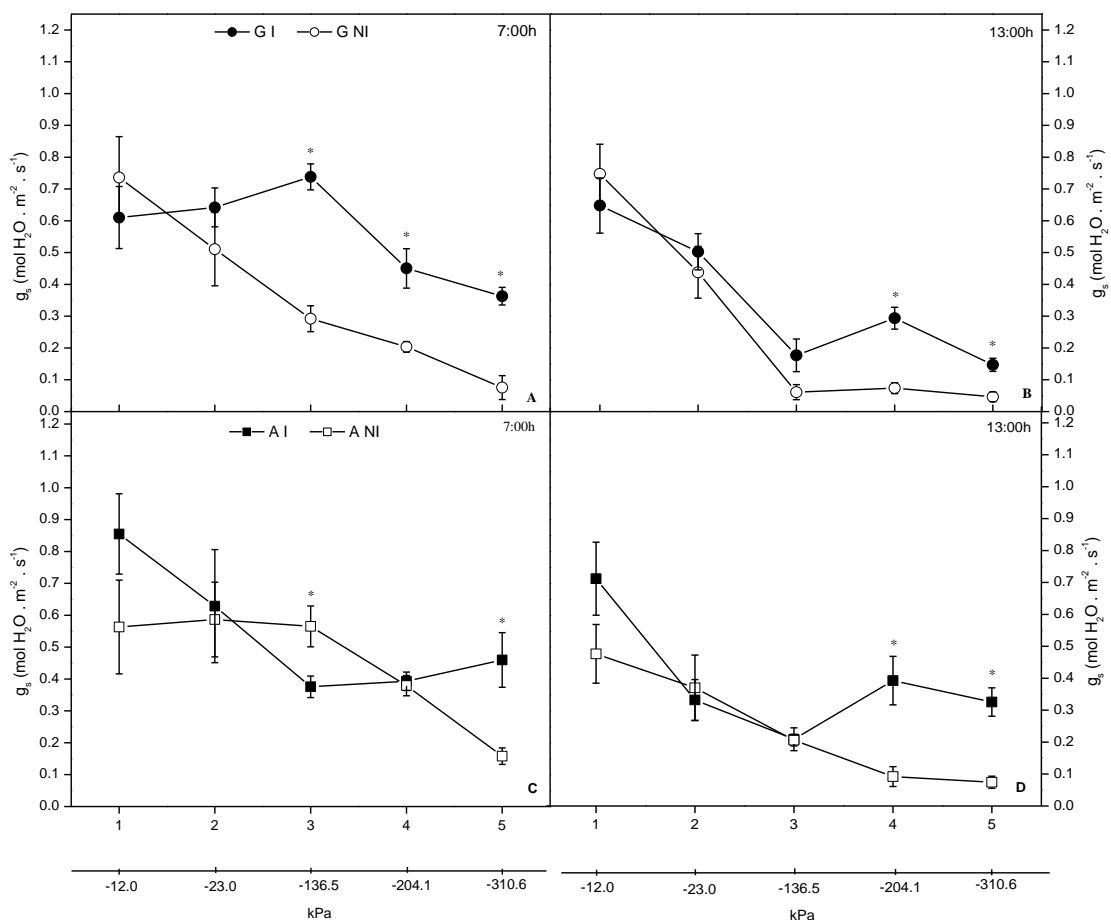


Figura 9 – Taxa fotossintética líquida (A) versus o potencial hídrico (kPa) de cada avaliação realizada ao longo do experimento durante um período de restrição hídrica, caracterizado pelo tratamento NI (5 níveis de kPa). No tratamento I o potencial hídrico do solo se manteve constante a -12 kPa . O símbolo * indica que houve diferença significativa ao teste Tukey em 5% entre os tratamentos (I e NI) para seu respectivo genótipo (Golden - G ou Aliança - A) em dois horários do dia: 7:00 horas e 13:00 horas. Cada ponto representa a média de quatro repetições.

Nos genótipos e no potencial hídrico do solo estudados, a transpiração (E), avaliada pelo analisador de gás a infravermelho, teve uma resposta semelhante aos valores encontrados em g_s . Principalmente no horário de 13:00h, em ambos os genótipos, os valores mais elevados de E foram correspondentes às plantas do tratamento I, (Figura 10 B e D). Em contrapartida, as menores taxas transpiratórias foram no tratamento NI. Uma exceção foi para o tratamento -136,5 kPa, referente ao genótipo A (Figura 10 D). Nesse horário de maior demanda hídrica (13:00h), e no potencial hídrico do solo de -310,6 kPa, as plantas do genótipo G cultivadas sob limitação hídrica tiveram uma redução na transpiração foliar de 62%, quando comparadas às plantas G_I . Para as plantas do genótipo A_{NI} , essa redução foi de 63%, quando comparadas às plantas A_I .

A taxa transpiratória das plantas avaliadas por meio do fluxo de seiva xilemática (FSX) teve resposta semelhante com a variável transpiração (E) avaliada em folha individual, por meio do analisador de gás a infravermelho (Figuras 10 e 11). Ou seja, em ambos os genótipos, as plantas cultivadas sob limitação hídrica (NI) tiveram menor taxa transpiratória, quando comparadas com as plantas irrigadas (I). Para o G_I , O valor médio do FSX foi de $0,78 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ($\pm 0,12$), enquanto para o G_{NI} , o valor foi de $0,36 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ($\pm 0,15$). No genótipo G, a limitação hídrica imposta neste experimento causou uma redução em cerca de 53% na passagem de água pelo tronco. Para o genótipo A_I , a taxa transpiratória foi de $1,13 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ($\pm 0,34$), e para o A_{NI} , $0,49 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ($\pm 0,24$). Essa resposta mostra que houve uma redução em torno de 57% nas plantas do genótipo Aliança cultivadas em condição de limitação hídrica. Em ambos os genótipos, as taxas transpiratórias foram obtidas em uma demanda hídrica entre 3 e 4,2 mm (valores de ET_0).

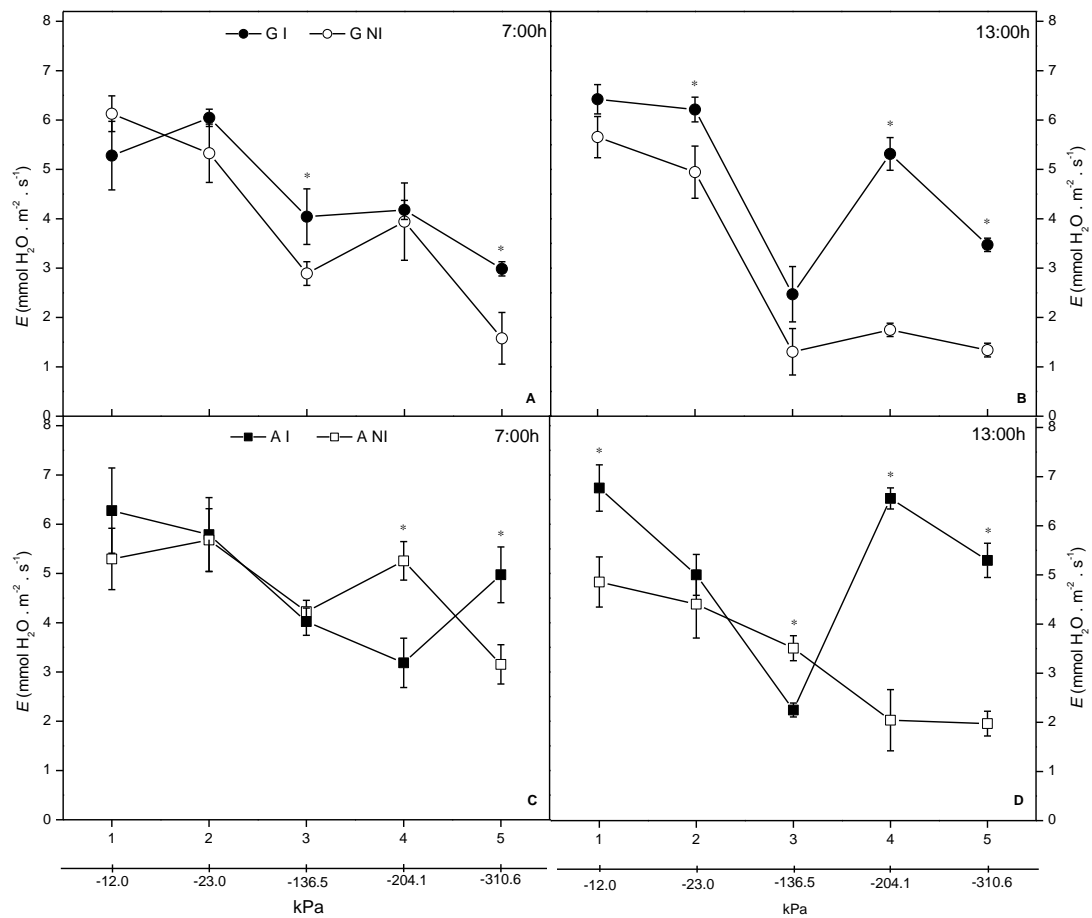


Figura 10 – Transpiração (E) versus o potencial hídrico (kPa) de cada avaliação realizada ao longo do experimento durante um período de restrição hídrica, caracterizado pelo tratamento NI (5 níveis de kPa). No tratamento I o potencial hídrico do solo se manteve constante a -12 kPa. O símbolo * indica que houve diferença significativa ao teste Tukey em 5% entre os tratamentos (I e NI) para seu respectivo genótipo (Golden - G ou Aliança - A) em dois horários do dia: 7:00 horas e 13:00 horas. Cada ponto representa a média de quatro repetições.

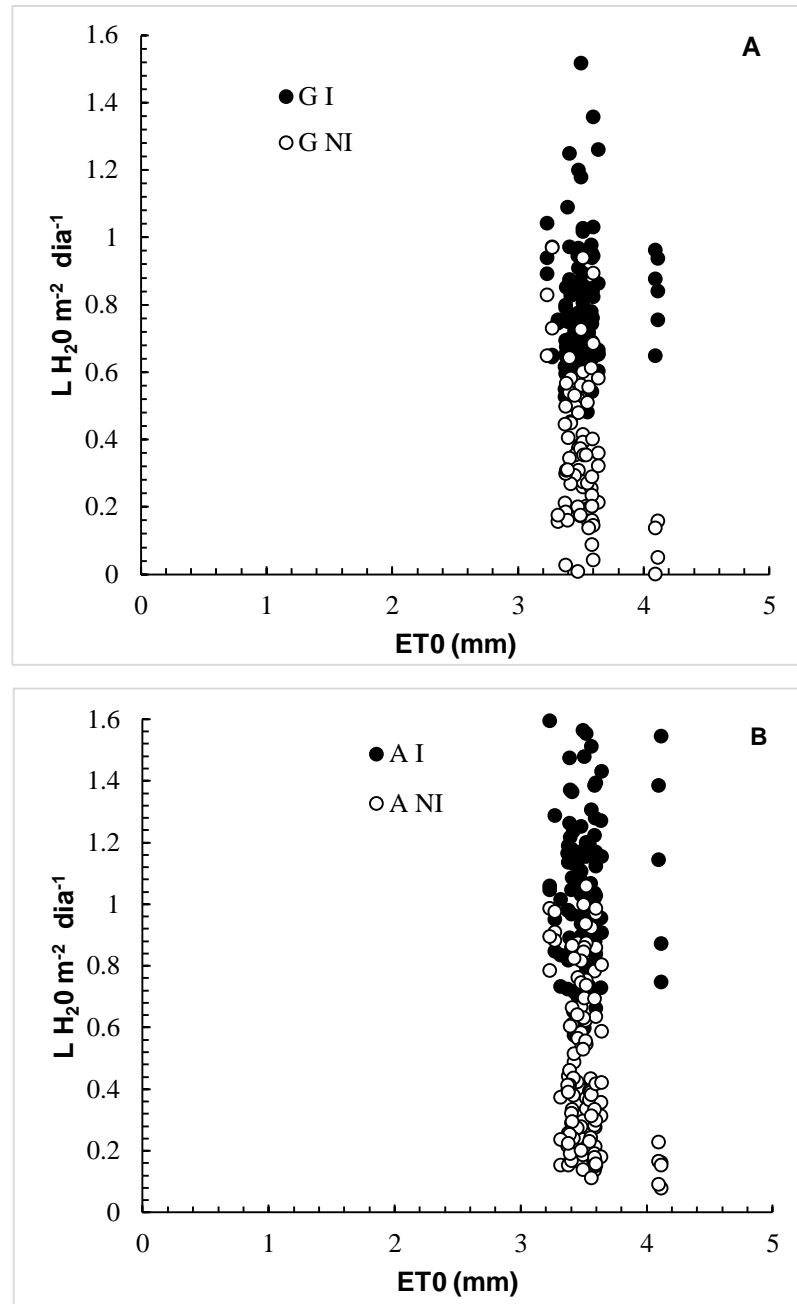


Figura 11 – Relação entre ET₀ e a taxa transpiratória (L H₂O m⁻² dia⁻¹) em dois genótipos de *C. papaya* L., Golden (A) e Aliança (B) nos tratamentos irrigados e não irrigados. Cada ponto representa a quantidade total de água em litros por unidade de AF (m²) por dia.

Ao relacionar a taxa transpiratória (L H₂O m⁻² dia⁻¹)(FSX) *versus* o potencial hídrico do solo (kPa), sob condição de limitação hídrica do solo, a quantidade de água transpirada avaliada pelo medidor do fluxo de seiva

xilemática ao longo do experimento foi inferior para o genótipo Golden, quando comparado com o genótipo Aliança. Para o genótipo Aliança, a redução nos valores do fluxo de seiva, quando o estresse hídrico foi imposto, se iniciou próximo a $0,4 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ e para o genótipo Golden foi com $0,2 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ (Figura 12).

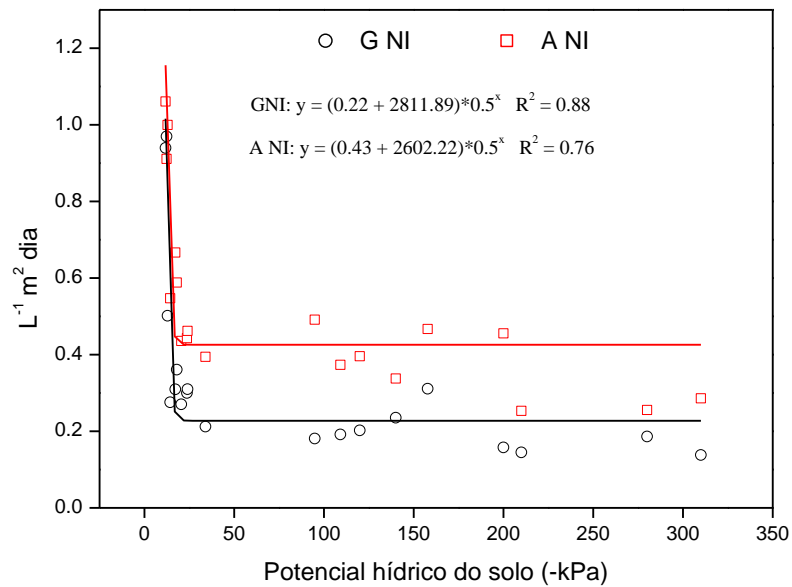


Figura 12 – Relação entre taxa transpiratória ($\text{L}^{-1} \text{ H}_2\text{O} / \text{m}^2$ de área foliar / dia) e o potencial hídrico do solo ($-\text{kPa}$) de dois genótipos de *C. papaya* L. (Golden e Aliança) NI durante todo o período experimental.

É possível observar que, para o genótipo G, as maiores taxas fotossintéticas ocorreram quando as plantas tiveram um FSX diário na faixa de $0,9 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Contudo, para o genótipo A, esse valor variou entre $0,9$ a $1,2 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Para o genótipo G, observa-se uma redução mais acentuada em A quando se tem uma redução na passagem de água pelo tronco das plantas (FSX).

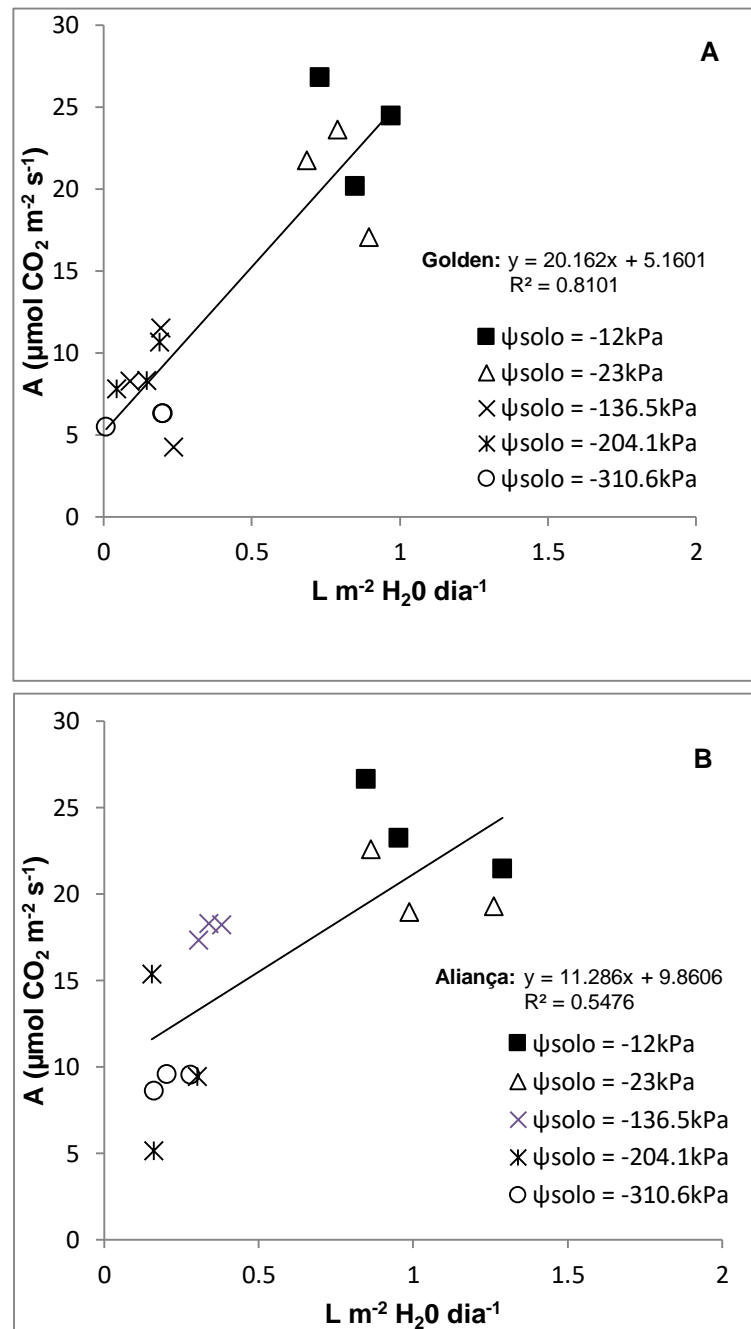


Figura 13 – Relação entre o fluxo de seiva xilemática e a taxa fotossintética líquida, em dois genótipos de mamoeiro Golden (A) e Aliança (B), sob duas condições hídricas (I) e NI).

Para o genótipo G_I , e para o horário de 7:00 horas, a eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) foi maior para o tratamento G_{NI} , e as diferenças significativas foram observadas nos potenciais hídricos de -136,5 e -310,6 kPa.

No horário de 13:00 horas, as diferenças entre G_I e G_{NI} foram nos potenciais hídricos do solo de -136,5; -204,1 e -310,6 kPa. Para o genótipo A_I , às 7:00h, a diferença foi significativa apenas no último nível de estresse hídrico do solo (-310,6 kPa). No horário de 13:00h, A/g_s teve diferença significativa entre o tratamento A_I e A_{NI} em -204,1 e -310,6 kPa (Figura 14).

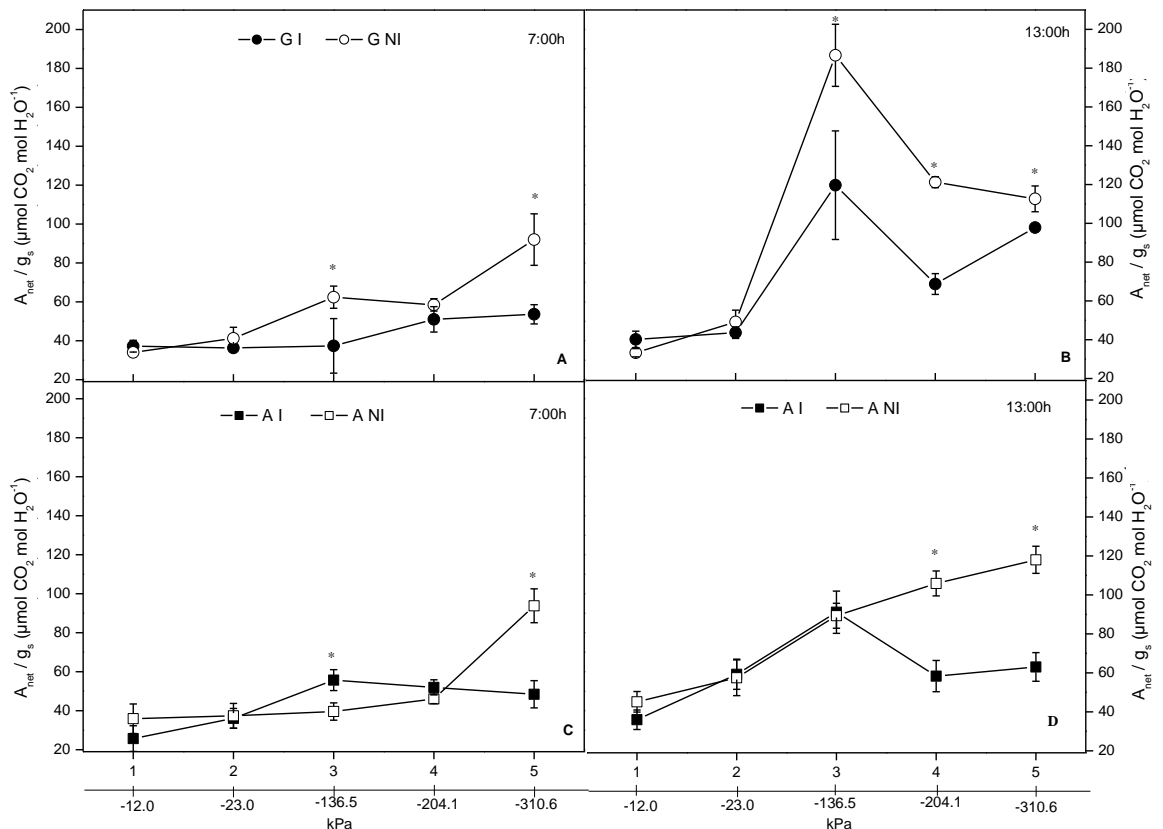


Figura 14 – Eficiência intrínseca do uso da água - $EiUA$ (A_{net}/g_s) versus o potencial hídrico (kPa) de cada avaliação realizada ao longo do experimento simulando um período de restrição hídrica, caracterizado pelo tratamento NI (5 níveis de kPa). No tratamento I o potencial hídrico do solo se manteve constante a -12 kPa. O símbolo * indica que houve diferença significativa ao teste Tukey em 5% entre os tratamentos (I e NI) para seu respectivo genótipo (Golden - G ou Aliança - A) em dois horários do dia: 7:00 horas e 13:00 horas. Cada ponto representa a média de quatro repetições.

Em ambos os genótipos, em relação à disponibilidade hídrica do solo (I e NI), de acordo com o horário do dia (7:00 e 13:00), as relações entre A e g_s são mostradas nas Figura 15. A inclinação da reta ajustada em valores de g_s até 0,3

$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ é definida como a eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) (parte linear da curva *A versus g_s*) (Figuras 16 A e B). Ao observar essa figura, verifica-se que o genótipo A teve um valor em torno de 82 e o genótipo G teve o valor de $75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ (o valor da EIUA do genótipo G foi 8,5% menor que o valor do genótipo A). Pode-se afirmar que sob condição de limitação hídrica, a cada redução de $0,1 \text{ mol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$ na condutância estomática, a taxa fotossintética líquida do genótipo A reduz em $8,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ e a taxa de G reduz em $7,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$. Também é possível observar que os valores máximos de A observados tanto em ambos os genótipos ficaram em torno de $25 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$.

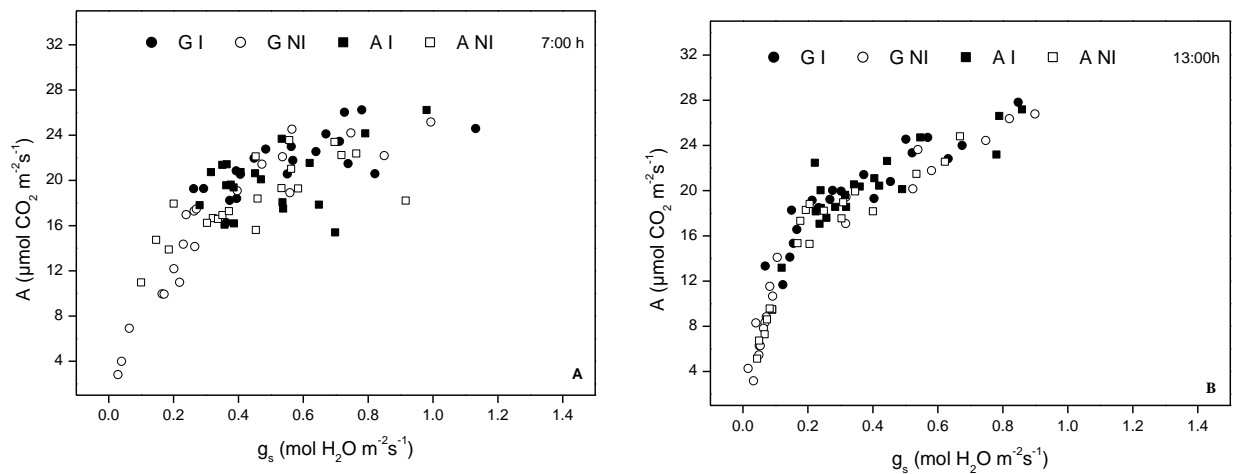


Figura 15 – Relação entre a taxa fotossintética líquida (A) e a condutância estomática (g_s) de dois genótipos de mamoeiro: Golden (A) e Aliança (B) nos tratamentos I e NI, nos horários de 7 horas e 13 horas.

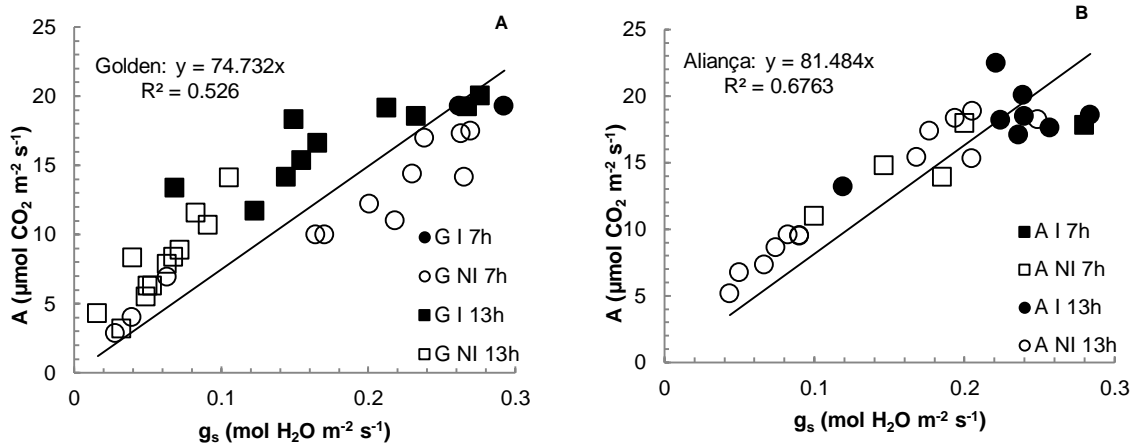


Figura 16 – Relação entre a taxa fotossintética líquida (A) e a condutância estomática (g_s) em valores de g_s até $0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (porção linear da curva A versus g_s) de dois genótipos de mamoeiro Golden (A) e Aliança (B).

A eficiência agrônômica no uso da água com base na altura da planta EAUA_{alt} (mm L^{-1}), no diâmetro $\text{EAUA}_{\text{Diam}}$ (mm L^{-1}) e na área foliar EAUA_{AF} ($\text{m}^2 \text{ L}^{-1}$) é demonstrada na Tabela 2. Na condição de limitação hídrica do solo, o genótipo G produziu mais biomassa por cada litro de água que entrou no sistema via precipitação pluviométrica durante o período de suspensão da irrigação ($105 \text{ L planta}^{-1}$). No tratamento irrigado, as plantas receberam $246 \text{ L planta}^{-1}$ via irrigação e $105 \text{ L planta}^{-1}$, via precipitação pluviométrica ($351 \text{ L planta}^{-1}$). Na Tabela 2, é possível observar que para um corte de 57% de água no solo, em relação ao tratamento controle, e em relação ao genótipo A, o genótipo GNI teve um aumento de 30, 21 e 31% para as variáveis de altura, EAUA_{alt} (mm L^{-1}), no diâmetro $\text{EAUA}_{\text{Diam}}$ (mm L^{-1}) e na área foliar EAUA_{AF} ($\text{m}^2 \text{ L}^{-1}$), respectivamente. Contudo, na condição irrigada, em comparação ao genótipo G, o genótipo A teve um aumento nessas variáveis estudadas EAUA_{alt} (mm L^{-1}), no diâmetro $\text{EAUA}_{\text{Diam}}$ (mm L^{-1}) e na área foliar EAUA_{AF} ($\text{m}^2 \text{ L}^{-1}$) de 5, 50 e 50%, respectivamente.

Tabela 2 – Eficiência agrônômica no uso da água com base na altura da planta [$EAUA_{alt}$ ($mm L^{-1}$)], no diâmetro do tronco [$EAUA_{Diam}$ ($mm L^{-1}$)] e na área foliar total da planta [$EAUA_{AF}$ ($m^2 L^{-1}$)] para dois genótipos de *C. papaya* L [Golden (G) e Aliança(A)] nos tratamentos: irrigado (I) e não irrigado (NI). Os números entre parêntesis mostram a porcentagem em ganho que, em relação a A_{NI} , o genótipo G_{NI} teve para respectiva variável estudada, bem como o ganho que A_I teve em relação a G_I

	G_I	G_{NI}	A_I	A_{NI}
$Eaua_{alt}$ ($mm L^{-1}$)	0.019 c	0.069 a (30%)	0.020 c(5%)	0.048 b
$Eaua_{Diam}$ ($mm L^{-1}$)	0.063c	0.229 a (21%)	0.128 b (50%)	0.180 ab
$Eaua_{AF}$ ($m^2 L^{-1}$)	0.009 c	0.026 a (31%)	0.018 b (50%)	0.018 b

DISCUSSÃO

Com base nas características de crescimento estudadas no presente trabalho (altura de planta, diâmetro do tronco e área foliar), a limitação hídrica durante 41 dias causou um comprometimento maior no genótipo Aliança (A) (33% mais clorofilas nas folhas), quando comparado ao genótipo Golden (Figura 3). No genótipo Aliança, cultivado na condição de limitação hídrica do solo, a maior sensibilidade nas características de crescimento deste foi corroborada pela menor emissão do número de folhas (60% em relação ao controle), bem como na redução acentuada do número de frutos no final do experimento (Figura 4 e 5). Ainda, na condição de limitação hídrica, a sensibilidade do genótipo A_{NI} relacionada ao crescimento também é confirmada com valores das características avaliadas $EAUA_{alt}$ ($mm L^{-1}$), $EAUA_{Diam}$ ($mm L^{-1}$) e $EAUA_{AF}$ ($m^2 L^{-1}$), as quais foram inferiores ao genótipo G_{NI} em 30, 21 e 31% (Tabela 2).

De fato, em mamoeiro, a redução na disponibilidade hídrica no solo causa significativos comprometimentos nas características de crescimento, principalmente causando redução de área foliar (Masri et al., 1990, Marler et al., 1994, Srinivas 1996, Mahouachi et al. 2006 e 2007, Carr, 2014). Em acordo com o presente trabalho, Srinivas (1996) mostrou que na limitação hídrica (restabelecimento de 20% da evapotranspiração no tanque classe A), houve uma

redução no número de frutos de 46%, quando comparado ao tratamento com 100% de reposição do tanque classe A. Os trabalhos de Mahouachi et al. (2006 e 2007) mostram a menor área foliar das plantas de mamoeiro, quando essas plantas são cultivadas em condição e limitação hídrica.

A maior sensibilidade à limitação hídrica do genótipo A, avaliada por meio de características de crescimento estudadas, não pode ser explicada pelo maior comprometimento da taxa fotossintética líquida instantânea em folhas individuais (avaliada pelo analisador de gás a infravermelho) neste genótipo A, uma vez que os valores da taxa fotossintética líquida foram semelhantes ao controle (I) na maior parte do experimento, havendo diferenças significativas apenas a partir 38º DAT. (-204.1 kPa) (Figura 8 C e D).

Uma vez que a taxa fotossintética líquida é afetada por efeitos estomáticos (avaliados por meio de g_s) e por efeitos não estomáticos (avaliados neste experimento por meio dos valores do índice SPAD e da emissão da fluorescência da clorofila), esses dois efeitos foram semelhantes nos dois genótipos estudados neste presente trabalho (Figuras 6 e 7), e com diferenças significativas entre o tratamento I e NI nos potenciais hídricos de -204,1 kPa e -310,6 kPa. Com relação aos efeitos estomáticos e não estomáticos sobre o processo fotossintético, Campostrini et al (2018) mostram com maiores detalhes como a fotossíntese é controlada pela ação dos estômatos, bem como a ação dos teores de clorofilas e a maquinaria fotoquímica sobre a assimilação fotossintética do carbono em mamoeiro.

A maior sensibilidade no crescimento do genótipo A não foi associada às modificações na passagem de água pelo tronco avaliada por meio do fluxo de seiva xilemática, uma vez que a porcentagem de redução foi praticamente a mesma entre G_I e G_{NI} e A_I e A_{NI} , 53 e 57%, para G e A, respectivamente (Figura 11). Esse fato mostra que, nos dois genótipos, no tratamento NI, a absorção de água pelas raízes e a passagem dessa molécula pelo tronco não foi um fator que contribuiu para a diferença no crescimento. Ainda, sob condição de limitação hídrica, o genótipo G_{NI} apresentou um menor fluxo de seiva xilemática reduzido ($0,2 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$, comparado com $0,4 \text{ L H}_2\text{O m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ do genótipo A (Figura 12). No genótipo G, a taxa fotossintética líquida (A) decresceu mais acentuadamente com a redução no valor do FSX (Figura 13).

Na mesma linha de pensamento, o incremento em 9% na eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) do genótipo A, quando comparado ao G, não explica *per se* a maior sensibilidade desse genótipo à limitação de água no solo, uma vez que o genótipo A reduz a taxa fotossintética em $8,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para cada $\text{mol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$ reduzido durante o fechamento estomático (Figura 16).

Com relação ao genótipo Golden, quando cultivado em condição de limitação hídrica, mesmo apresentando comprometimentos na assimilação fotossintética do carbono, nos teores de clorofilas e no movimento de água no tronco, tais comprometimentos não foram suficientes para comprometer as características de crescimento estudadas neste presente trabalho (altura de planta, diâmetro do tronco e área foliar).

Entretanto, vale ressaltar ainda sobre esse mesmo genótipo (G) e no horário de 7:00 horas, que sob condição de limitação hídrica, esse genótipo se mostrou mais responsivo ao fechamento estomático (Figura 9A), já que teve menores valores de g_s no início do estresse (-136,5 kPa), enquanto o genótipo A reduziu g_s apenas no potencial hídrico mais negativo (-310,6 kPa) (Figura 9 C). Corroborando com esse resultado, também é possível verificar tal resposta no gráfico de FSX (Figura 11). Nessa figura, o genótipo G teve uma reduzida sobreposição entre os pontos referentes ao tratamento I e NI, demonstrando uma nítida divisão entre os tratamentos (Figura 11 A). Por outro lado, o genótipo A, por apresentar uma resposta mais tardia no controle estomático (Figura 9 C), conseqüentemente se observa uma maior sobreposição dos dados entre os tratamentos (Figura 11 B), devido a maiores valores de g_s . Mesmo sob restrição hídrica, esse genótipo apresentou uma maior taxa transpiratória.

Ao se observar a Figura 12 verifica-se de uma maneira geral que valores em torno de -38 kPa podem ser considerados um valor crítico para o momento de aplicar a água em solos semelhantes ao que foi utilizado neste experimento.

A partir dos resultados obtidos neste trabalho, verificou-se que a maior sensibilidade do genótipo Aliança, que possui 33% mais clorofilas nas folhas do que o genótipo Golden, não está relacionada com comprometimentos na taxa fotossintética líquida medida instantaneamente em folha única (via efeitos estomáticos e não estomáticos associados à concentração de clorofilas e

eficiência fotoquímica avaliada pela emissão da fluorescência) e nem com o fluxo de seiva xilemática no tronco das plantas.

Como foi observado, o menor lançamento de folha deste genótipo A na condição de limitação hídrica (uma redução de 60% no número de folhas lançadas)(Figura 4), esse menor lançamento reduziu a área foliar total da planta (Figura 3 C), e conseqüentemente reduziu a taxa fotossintética da planta inteira, com menor fornecimento de fotoassimilados para a construção de biomassa. Esse menor fornecimento de fotoassimilados causou no genótipo A cultivado no tratamento não irrigado (A_{NI}) reduções na altura de planta, diâmetro do tronco e número de frutos. Essa resposta não foi observada no genótipo Golden na condição de limitação hídrica, demonstrando menor sensibilidade desse genótipo à limitação hídrica do solo em estudo, quando comparado com o genótipo A.

CONCLUSÃO

Com base nos resultados obtidos nesta pesquisa concluiu-se que (i) existe uma variabilidade diferencial na resposta à limitação hídrica do solo entre os dois genótipos em estudo; (ii) o genótipo G, quando comparado ao genótipo A, teve maior tolerância ao estresse hídrico, quando avaliado pela característica de crescimento em estudo; (iii) no genótipo A cultivado em condição de limitação hídrica, a diminuição da área foliar, causada pela redução no lançamento de folhas, proporcionou menores taxas fotossintéticas da planta inteira e conseqüentemente menor fornecimento de fotoassimilados para suportar o crescimento em diâmetro, altura de planta, e o lançamento de novas folhas.

REFERÊNCIAS

- 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.
- ALLEN R. G.; PEREIRA, L. S.; RAES, D. et al. Crop evapotranspiration. Rome: FAO, 1998. 297p (FAO Irrigation and Drainage Paper, 56).
- 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.
- Bolhàr-Nordenkampf, H.R., S.P. Long, N.R. Baker, G. Öquist, U. Schreiber and E.G. Lechner. (1989). Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Funct. Ecol.* 3:497–514.
- Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding, *Anal Biochem*, 72, 248–254.
- Campbell, G. S., Norman, J. M. *An Introduction to environmental biosphysics*, 2.ed. New York: Springer, 1998. 286p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4612-1626-1>.
- 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. e Yamanishi, O.K. (2001) Estimation of papaya leaf area using the central vein length. *Scientia Agricola*, v.58, p.39-42.
- 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.
- Corelli, G.L. & Magnanini, E. (1993) A whole-tree system for gas-exchange studies, *HortScience*, 28 (1): 41–45.

- 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.
- 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.
- Delieu T, Walker DA (1983) Simultaneous measurement of oxygen evolution and chlorophyll fluorescence from leaf pieces. *Plant Physiol* 73:534–54.
- De Michelis, M.I., and Spanswick, R.M. (1986). H⁺-pumping driven by the vanadate-sensitive ATPase in membrane vesicles from corn roots. *Plant Physiol.* 81 542–547.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA -EMBRAPA. 2010. Sistema brasileiro de classificação de solos. 3.ed. Brasília, 2013. 353p.
- EMBRAPA, 2016. Disponível em < <https://www.embrapa.br/mandioca-e-fruticultura/cultivos/mamao> >. Acesso em 5 de março de 2016.
- Ferraz, T. M.; Torres Netto, A.; Reis, F. O.; Peçanha, A. L.; De Sousa, E. F.; Machado Filho, J. A.; Rodrigues, W. P.; Glenn, D. M.; Campostrini, E. Relationships between sap-flow measurements, whole canopy transpiration and reference evapotranspiration in field-grown papaya (*Carica papaya* L.) *Theor. Exp. Plant Physiol.* (2015) 27:251–262.
- Force, L., Critchley, C., Rensen, J. S. V. (2003) New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test. *Photosynthesis Research*, 78: 17–33.
- Freitas, M. S. M. (2006) Flavonóides e nutrientes minerais em folhas de maracujazeiro amarelo e deficiência de macronutrientes e boro em maracujazeiro doce. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, 116p.
- Giacometti, D.C., Ferreira, F.R. Melhoramento genético do mamão no Brasil e perspectivas. In: RUGGIERO, C. ed. Mamão. Jaboticabal: FCAV/UNESP, 1988. p. 377-388.
- Govindjee. (1995). Sixty-three years since Kautsky: Chlorophyll fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 131–160.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. Grupo de Coordenação de Estatísticas Agropecuárias GCEA/IBGE, Diretoria de Pesquisas, Coordenação de Agropecuária, Levantamento Sistemático da Produção Agrícola - LSPA, Dezembro/2016.

- Jones, H.G. (1999). Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance in irrigation scheduling. *Agricultural and Forest Meteorology* 95, 139±149.
- Kraus e G H, Weis E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 313–349.
- Lakso, A.N., Mattii, G.B., Nyrop, J.P., Denning, S.S. (1996) Influence of European Red Mite on leaf and whole-canopy carbon dioxide exchange, yield, fruit size, quality, and return cropping in 'Starkrimson Delicious' apple trees, *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121 (5): 954–958.
- Lima, R.S.N.; García-Tejeroc, I.; Lopes, T. S.; Costa, J. M.; Vaz, M.; Durán-Zuazoc, V. H.; Chaves, M.; Glenn, D. M.; Campostrini, E. (2016) Linking thermal imaging to physiological indicators in *Carica papaya* L. under different watering regimes. *Agricultural Water Management*, 164 148–157.
- Marengo, J. A. 2010. Mudanças climáticas e eventos extremos no Brasil. Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável – FBDS. Disponível em <http://www.fbds.org.br/cop15/FBDS_MudancasClimaticas.pdf>. Acesso em 10 de janeiro de 2016.
- 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.
- 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.
- 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. *Engenharia Agrícola*, 31 (3): 561-571.
- Mekonnen, M.M. and Hoekstra, A.Y. (2010) The green, blue and grey water footprint of farm animals and animal products, *Value of Water Research Report Series No.48*, UNESCO-IHE.
- Oren, R.; Sperry, J.S.; Katul, G.G.; Pataki, D.E.; Ewers, B.E.; Phillips, N.; Schafer, K.V.R. (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, 22(12): 1515-1526.
- Ortuño M.F., Conejero W., Moreno F., Moriana A., Intrigliolo D.S., Biel C., Mellisho C.D., Pérez-Pastor A., Domingo R., Ruiz-Sánchez M.C., Casadesus J.,

- Bonany J., and Torrecillas A. (2010) Could trunk diameter sensors be used in woody crops for irrigation scheduling? A review of current knowledge and future perspectives. *Agric. Water Manage.* V.97, p.1-11.
- Paiva, A.S., Fernandes, E.J., Rodrigues, T.J.D., Turco, J.E.P. (2005) Condutância estomática em folhas de feijoeiro submetido a diferentes regimes de irrigação. *Engenharia Agrícola*, v.25, n.1, p.161-169.
- 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, Brazil, v.66, n.4, p.462-466.
- Reis, F.O.; Campostrini, E.; Sousa, E.F.; Silva, M.G. (2006) Sap flow in papaya plants: Laboratory calibrations and relationships with gas exchanges under field conditions. *Scientia Horticulturae*, 110: 254-259.
- Ripley, B. S., Redfern, S. P., Dames, J. (2004) Quantification of the photosynthetic performance of phosphorus-deficient *Sorghum* by means of chlorophyll-a fluorescence kinetics. *South African Journal of Science*, 100 (11): 615-618.
- Rocha, R. H. C. (2005) Qualidade do mamão 'Formosa' submetido a diferentes temperaturas de refrigeração. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 27, n. 03, p. 386-389.
- Serrano, L. A. L. e Cattaneo, L. F. (2010) Papaya culture in Brazil. *Rev. Bras. Frutic.* [online]. vol.32, n.3, pp. 0-0. ISSN 0100-2945.
- 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, pp. 321–362.
- Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., (2001). Stress in plants, from daily rhythm to global changes, detected and quantified by the JIP-test. *Chimie Nouvelle*, 75: 3321–3326.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Govindjee. (1995) Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistry and Photobiology*, 61, 32–42.
- Strauss, A. J., Kruger, G. H. J., Strasser, R. J., Van Heerden, P. D. R. (2006) Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. *Environmental and Experimental Botany*, 56: 147–157.
- Torres Netto, A., Campostrini, E., Azevedo, L.C., Souza, M.A., Ramalho, J.C., Chaves, M.M. (2009) Morphological analysis and photosynthetic performance of improved papaya genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.* 21(3):209-222.

- Torres Netto, A.; Campostrini, E.; de Oliveira, J.G. and Smith, R.E.B. (2005) Relationship between photosynthetic pigments, nitrogen and chlorophyll a fluorescence and the SPAD-502 in *Coffea*. *Scientia Horticulturae* 104: 199-209.
- Torres Netto, A., Campostrini, E., Oliveira, J.G. de, 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*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 14(3): 203 -210.
- Urban L., Staudt, M; Ripoli, J; Lopez-Lauri, F; Bertin, N. (2014) Less can make more- Revisiting fleshy fruit quality and irrigation in horticulturae. *Chronica Horticulturae* 54: 24-30.
- 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.). *Agr.Ecosyst. Environ.* 106:275–287.
- 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*, 45, 523–539.

4. RESUMO E CONCLUSÕES

Ao final dos dois experimentos, concluiu-se que no experimento 1: (i) todas as folhas avaliadas tiveram valores positivos da taxa fotossintética líquida (A), com assimilação fotossintética do carbono mesmo em condição de limitação luminosa; (ii) as folhas do controle de clima ativo/presença de microaspersores (ACC) aumentaram em até 96% as taxas fotossintéticas, quando utilizou-se a intensidade de luz artificial em $400 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$; (iv) as plantas do ACC tiveram maiores valores de A/g_s , o que mostrou ter melhor eficiência intrínseca no uso da água; (v) a remoção de folhas de mamoeiro não é indicada quando houver intensidade luminosa (radiação fotossinteticamente ativa) acima de $400 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$. nas folhas.

No experimento 2, concluiu-se que existe uma variabilidade diferencial na resposta à limitação hídrica do solo entre os dois genótipos em estudo [Golden (G) e Aliança (A)]; (ii) o genótipo G, quando comparado ao genótipo A, teve maior tolerância ao estresse hídrico, quando avaliado pelas características de crescimento em estudo; (iii) no genótipo A cultivado em condição de limitação hídrica (A_{NI}), a redução acentuada da área foliar, causada pela redução no lançamento de folhas, proporcionou menores taxas fotossintéticas da planta inteira e conseqüentemente menor fornecimento de fotoassimilados para suportar o crescimento em diâmetro, altura de planta, e o lançamento de novas folhas.

REFERÊNCIAS

- ALLEN R. G.; PEREIRA, L. S.; RAES, D. et al. Crop evapotranspiration. Rome: FAO, 1998. 297p (FAO Irrigation and Drainage Paper, 56).
- Alves, F.L., Pacova, B.E.V., Galvaes, P.A.O. (2003) Seleção de plantas matrizes de mamão, grupo Solo, para produção de sementes. *In*: Martins, D.S., Costa, A.F.S. (eds.) *A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção*. Vitória: Incaper, p. 103-114.
- 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.
- 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.
- Baker, N.R. (1993). Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In *Water deficit plant responses from cell to community* (J.A.C. Smith & H. Griffiths, eds.). Bios Scientific Publ., Oxford, p.221-235.
- Björkman, O.; Powles, S. B. (1984). Inhibition of photosynthetic reactions under water stress interaction with light level. *Planta*, 161: 490- 504.
- Bolhàr-Nordenkampf, H.R., S.P. Long, N.R. Baker, G. Öquist, U. Schreiber and E.G. Lechner. (1989). Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Funct. Ecol.* 3:497–514.

- Burgess, S.S.O.e Dawson, T.E. (2008) Using branch and basal trunk sapflow measurements to estimate whole-plant water capacitance: a caution. *Plant and Soil*, v.305, p.5-13.
- Bhushan, D.; Pandey, A.; Choudhary, M. K.; Datta, A.; Chakraborty, S.; Chakraborty, N. (2007). Comparative proteomics analysis of differentially expressed proteins in chickpea extracellular matrix during dehydration stress. *Molecular & Cellular Proteomics*, Bethesda, MD, v. 6, n. 11, p. 1868- 1884.
- Campostrini E, Schaffer B, Ramalho JD, González JC, Rodrigues WP, et al. (2018) Environmental factors controlling carbono assimilation, growth, and yield of papaya (*Carica papaya L.*) under water-scarcity scenarios. In: Tejero IFG, Zuazo VHD (Eds.) *Water scarcity and sustainable agriculture in semiarid environment*. Academic Press, London, UK, pp. 481-505.
- 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. e Yamanishi, O.K. (2001) Estimation of papaya leaf area using the central vein length. *Scientia Agricola*, v.58, p.39-42.
- Cermák, J.,Kuèera, J.,Nadezhdina, N. (2004) Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. *Trees*, v.18, p.529-546.
- Costa, A. F. S. e 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: tecnologias de produção*. Vitória: INCAPER. p.59-102
- Costa, G. F. e Marengo, R. A. (2007). Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta Amazônica*. V. 37(2) 2007: 229 – 234
- Dantas, J. L. L.; Junghans, D. T.; De Lima, J. F. Mamão : o produtor pergunta, a Embrapa responde. – 2 ed. – Brasília, DF : Embrapa, 2013. 170 p. (Coleção 500 perguntas, 500 respostas).
- Dantas, J.L.L. e Neto, M.T. Aspectos botânicos e fisiológicos. TRINDADE, A. V. (Org.) *Mamão produção: aspectos técnicos*. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura; Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2000. 77 p. (Frutas do Brasil, 3).
- Dos Santos, L.M.S; Pereira, T.N.S; Souza, M.M; Damasceno Júnior, P. C; Costa, F. R; Ribeiro, B. F; Freitas N. G; Pereira, M.G. (2008) Optical and

ultrastructural study of the pollen grain development in hermaphrodite papaya tree (*Carica papaya* L.). *Braz. arch. biol. technol.* vol.51, n.3, pp. 539-545.

El Moussaoui A, Nijs M, Paul C, Wintjens R, Vincentelli J, Azarkan M, Looze Y (2001) Revisiting the enzymes stored in the laticifers of *Carica papaya* in the context of their possible participation in the plant defence mechanism. *Cell Mol Life Sci* 58(4):556–570.

El-Sharkawy, M.A., Cock, M.J.H., Hernandez, A.D.P., 1985. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynthesis Research* 7, 137e149.

Evans, E.A. e Ballen, F.H. (2012) *An Overview of Global Papaya Production, Trade, and Consumption*. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville.

FAOSTAT (2017) FAOSTAT. Disponível em <<http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#ancor>> Acesso em 10 de dezembro de 2018.

Ferraz, T. M.; Torres Netto, A.; Reis, F. O.; Peçanha, A. L.; De Sousa, E. F.; Machado Filho, J. A.; Rodrigues, W. P.; Glenn, D. M.; Campostrini, E. Relationships between sap-flow measurements, whole canopy transpiration and reference evapotranspiration in field-grown papaya (*Carica papaya* L.) *Theor. Exp. Plant Physiol.* (2015) 27:251–262.

Fernández, J.E., Torres-Ruiz, J.M., Diaz-Espejo, A., Monteiro, A., Alvarez, R., Jiménez, M.D., Cuevas, J., Cuevas, M.V. (2011) Use of maximum trunk diameter measurements to detect water stress in mature ‘Arbequina’ olive trees under deficit irrigation. *Agricultural Water Management*, v.98, p.1813–1821.

Galán, S. V. (2010). Worldwide mango production and market. Current Situation and Future Prospects. *International Mango Symposium on International Society for Horticultural Science*, 9-12.

Granier, A. (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42 : 2, 193 - 200

IBGE-Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Banco de dados agregados. Sistema IBGE de Recuperação Automática - SIDRA. Disponível em:<<http://www.ibge.gov.br>>. Acesso em: 13 de janeiro de 2017.

Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência técnica e extensão Rural – INCAPER. 2019. Polos de fruticultura – Mamão. Disponível em: <<https://incaper.es.gov.br/fruticultura-mamao>>. Acesso em: 12 jan. 2019.

Kramer, P.J., Boyer, J.S. (1995) *Water relation of plants and soils*. Academic Press, London.

- Knight Jr., R.J., 1980. Origin and world importance of tropical and subtropical fruit crops. In: Nagy, S., Shaw, P.W. (Eds.), Tropical and subtropical fruits. Composition, properties and uses. AVI Publishing, Westport, Connecticut, 120 p.
- Konno, K., Hirayama, C., Nakamura, M., Tateishi, K., Tamura, Y., Hattori, M., Kohno, K. (2004) Papain protects papaya trees from herbivorous insects: role of cysteine proteases in látex. *The Plant Journal*, 37:370-378.
- Kraus e G H, Weis E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 313–349.
- Lassoudiere, A., 1968. Le papayer (Deuxieme partie). *Fruits* 23, 585e596.
- Lambers, H.; Chapin, F.S., Pons, T.L. (1998) *Plant Physiological Ecology*. New York, Springer-Verlag. 540p.
- 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.
- Lee K.M., Driever S.M., Heuvelink E., Ruger S., Zimmermann U., de G., Marcelis L.F. (2012) Evaluation of diel patterns of relative changes in cell turgor of tomato plants using leaf patch clamp pressure probes. *Physiol Plant*. V. 146, p.439-47.
- Lima, R.S.N.; García-Tejeroc, I.; Lopes, T. S.; Costa, J. M.; Vaz, M.; Durán-Zuazoc, V. H.; Chaves, M.; Glenn, D. M.; Campostrini, E. (2016) Linking thermal imaging to physiological indicators in *Carica papaya* L. under different watering regimes. *Agricultural Water Management*, 164 148–157.
- Lin, Z.F.; Ehleringer J. (1982) Effects of leaf age on photosynthesis and water use efficiency of papaya. *Photosynthetica* 16:520-525.
- 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.
- LONG, S.P.; HÄLLGREN, J.-E. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: Hall, D.O.; SCURLOCK, J.M.O.; BOLHÅR-NORDENKAMPF, H.R.; LEEGOOD, R.C.; LONG, S.P. (Ed.). *Photosynthesis and production in a changing environment-A field and laboratory manual*. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras: Chapman e Hall, 1993. p.129-167.
- LUZ, L. N. da; PEREIRA, M. G.; BARROS, F. R.; FERREGUETTI, G. A. Novos híbridos de mamoeiro avaliados nas condições de cultivo tradicional e no semiárido brasileiro. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v.37, n.1, p.159- 171, 2015.

- Lurbe, C.B. (2013) Regulated deficit irrigation in citrus: agronomic response and water stress indicators. (Thesis) Universidad Politécnica de Valencia, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Valência, 176.
- Manica, I. (1982). Fruticultura tropical: 3. Mamão. São Paulo: Agronômica Ceres, 276p.
- 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).
- Masri, M.; Razak A. S.; Ghazalli, M. Z. (1990) Response of papaya (*Carica papaya* L.) to limited soil moisture at reproductive stage. *MARDI Res J.* 18(2)(1990) 1:9 1 -196.
- 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.
- 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.
- Ming, R.; Yu, Q., Moore, P.H. (2007) Sex determination in papaya. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 18: 401-408.
- Niklas, K.J. e Marler, T.E. (2007) *Carica papaya* (Caricaceae): A case study into the effects of domestication on plant vegetative growth and reproduction. *American Journal of Botany*, 94(6):999–1002.
- Nogueira, R. J. M. C.; Silva, E. C. Comportamento estomático em plantas jovens de *Schinopsis brasiliensis* Engl. cultivadas sob estresse hídrico. *Iheringia, Série Botânica*, v.57, n.1, p.31-38, 2002.
- 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).
- Oren, R.; Sperry, J.S.; Katul, G.G.; Pataki, D.E.; Ewers, B.E.; Phillips, N.; Schafer, K.V.R. (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, 22(12): 1515-1526.
- Ortuño M.F., Conejero W., Moreno F., Moriana A., Intrigliolo D.S., Biel C., Mellisho C.D., Pérez-Pastor A., Domingo R., Ruiz-Sánchez M.C., Casadesus J.,

- Bonany J., and Torrecillas A. (2010) Could trunk diameter sensors be used in woody crops for irrigation scheduling? A review of current knowledge and future perspectives. *Agric. Water Manage.* V.97, p.1-11.
- Pellegrino, G. Q.; Assad, E. D.; Marin, F. R. Mudanças Climáticas Globais e a Agricultura no Brasil. *Revista Multiciência, Campinas*, edição no. 8, 2007
- 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.
- Puerto, P., Domingo, R., Torres, R., Pérez-Pastor, A., García-Riquelme, M. (2013) Remote management of deficit irrigation in almond trees based on maximum daily trunk shrinkage. *Water relations and yield. Agricultural Water Management*, v.126, p.33– 45.
- Reis, F. O.; Campostrini, E. Trocas gasosas e eficiência fotoquímica potencial em mamoeiro do grupo 'formosa' cultivado em condição de campo. *Bragantia*, v.67, p.815-822, 2008.
- Reis, F.O., Campostrini, E., 2011. Microaspersão de água sobre a copa: um estudo relacionado às trocas gasosas e à eficiência fotoquímica em plantas de mamoeiro. *Revista Brasileira de Agrociência* 17284e17295.
- Remorini, D., Massai, R., (2003). Comparison of water status indicators for young peach trees. *Irrigation Science* v.22, p.39–46.
- Salazar, R., 1978. Determination of photosynthesis in commercial varieties of papaw (*Carica papaya* L.) and its possible relationship with the production and quality of the fruits. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* 13, 291e295.
- Mahouachi et al., 2007.
- SEMILLAS DEL CARIBE. 2009. Productos. Consultado en janeiro 2019.
Disponível em: <http://www.semilladelcaribe.com.mx>. Acesso em: 14 fev. 2019.
- Spollen WG, Sharp RE, Saab IN, Wu Y (1993) Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials. In JAC Smith, H Griffiths, eds, *Water Deficits: Plant Responses from Cell to Community*. BIOS Scientific Publishers, Oxford, pp 37–52.
- Silva, E.C.; Nogueira, R.J.M.C.; Neto, A.D.A.; Brito, J.Z.; Cabral, E.L. (2004). Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 59(2): 201-205.

- 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.
- Tang, L.S., Y. Li, e J.H. Zhang. (2005) Physiological and yield responses of cotton under partial rootzone irrigation. *Field Crops Research* 94: 214-223
- Thani, A. Q.; Schaffer, B.; Liu, G.; Vargas, A. I.; Crane, J. H. (2016) Chemical oxygen fertilization reduces stress and increases recovery and survival of flooded papaya (*Carica papaya* L.) plants. *Scientia Horticulturae*, v. 202 173–183.
- Torres Netto, A., Campostrini, E., Azevedo, L.C., Souza, M.A., Ramalho, J.C., Chaves, M.M. (2009) Morphological analysis and photosynthetic performance of improved papaya genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.* 21(3):209-222.
- 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 e fruticultura*. Brasília: Embrapa, Frutas do Brasil 3. 77p.
- 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.
- Wang, R.H., Chang, J. C., Li, K. T., Lin, T. S., Chang, L. S., 2014. Leaf age and light intensity affect gas exchange parameters and photosynthesis within the developing canopy of field net-house-grown papaya trees. *Sci. Hortic.* 165: 365–373.
- 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.
- 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).