

THAIS BOTAMEDE SPADONI

**ALOCÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM TOMATEIRO MARCADOS COM
ISÓTOPOS ESTÁVEIS**

Botucatu

2018

THAIS BOTAMEDE SPADONI

**ALOCÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM TOMATEIRO MARCADOS COM
ISÓTOPOS ESTÁVEIS**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da Unesp Campus de
Botucatu, para obtenção do título de
Doutora em Agronomia (Horticultura).

Orientadora: Elizabeth Orika Ono

Botucatu

2018

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - DIRETORIA TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO - BOTUCATU (SP)

S732a Spadoni, Thais Botamede, 1990-
Alocação de fotoassimilados em tomateiro marcados com isótopos estáveis / Thais Botamede Spadoni. - Botucatu: [s.n.], 2018
82 p.: ils. color., grafs. color., tabs.

Tese (Doutorado)- Universidade Estadual Paulista Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu, 2018
Orientador: Elizabeth Orika Ono
Inclui bibliografia

1. Tomateiro. 2. Carbono 13. 3. Fenologia vegetal. 4. Fotossíntese. I. Ono, Elizabeth Orika. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" Câmpus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônômicas. III. Título.

Elaborada por Ana Lucia G. Kempinas - CRB-8:7310

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte"

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: ALOCAÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM TOMATEIRO MARCADOS COM ISÓTOPOS ESTÁVEIS

AUTORA: THAÍS BOTAMEDE SPADONI

ORIENTADORA: ELIZABETH ORIKA ONO

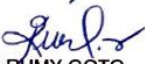
Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em AGRONOMIA
(HORTICULTURA), pela Comissão Examinadora:



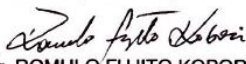
Prof.ª Dr.ª ELIZABETH ORIKA ONO
Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP



Prof. Dr. VLADIMIR ELIODORO COSTA
Departamento de Física e Biofísica / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP



Prof.ª Dr.ª RUMY GOTO
(Docente Aposentado) / Faculdade de Ciências Agrômicas de Botucatu



Dr. ROMULO FUJITO KOBORI
Fitopatologia / Sakata Seed Sudamerica Ltda



Dr. ROBERTO BOTELHO FERRAZ BRANCO
Manejo e Tratos Culturais, Horticultura, Ecofisiologia e Nutrição de Plantas Cultivadas / APTA - Polo Regional
Centro Leste - Ribeirão Preto

Botucatu, 26 de abril de 2018.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, pela presença e proteção constante em minha vida e pela graça concedida para cumprir esta grande etapa. Principalmente por não me deixar desistir de mim! E me dar paciência e sobre todas as bênçãos que recebi.

Aos meus pais, Luiz Mauro Marçal Spadoni e Sonia Maria Botamede Spadoni, por tudo, a vida, o amor, o carinho, o cansaço, incansáveis que foram, o suporte, o ensino, um caráter, minha experiência de vida que sem eles não teria alcançado esta vitória.

Ao meu irmão, Igor Marçal Botamede Spadoni, que esteve junto, se importando a cada passo que dei, mesmo quando fraquejei soube me ouvir e me ajudar, para me manter firme, pois tudo é uma fase.

À Faculdade de Ciências Agrônômicas, pertencente à Universidade Estadual Paulista, *Câmpus* de Botucatu, por todo apoio que me foi dado.

Ao CNPq pela concessão da bolsa para minha manutenção no curso.

À Profa. Dra. Elizabeth Orika Ono, por ter aceito a me orientar no doutorado, por todo apoio, ensinamentos e amizade. Mesmo sem saber das minhas dificuldades, soube me compreender.

À Profa. Dra. Romy Goto, pela orientação, apoio, companheirismo, ensinamento, lições, por passar seus preciosos conhecimentos em horticultura e pela amizade construída em meio à sinceridade e confiança depositada em mim, que proporcionou meu crescimento profissional e a realização deste trabalho.

Ao querido e grande Prof. Dr. Carlos Ducatti, *in memoria*, que no momento mais difícil, em que pensava em desistir, me mostrou e me deu a certeza que o doutorado faria toda a diferença, me fazendo continuar e terminar, além de na ausência ter me concedido pessoas maravilhosas para me apoiar e tornarem grandes amigos.

Ao Prof. Dr. Vladimir Eliodoro Costa, que mesmo tendo dias turbulentos e difíceis, soube me receber de ouvidos abertos, para tentar me entender e ajudar em todo meu processo do doutorado.

Às grandes amigas queridas, Mariana Sasso, Cibeles de Souza Kruliski e a Nádia Carvalho, sem elas muitas coisas não teriam sido alcançadas nessa

fase; por todas as horas de convívio, companheirismo, ensinamentos e muito trabalho durante toda a execução desse trabalho, desabafos, risadas, aprendizados, mesmo que de novos dialetos, vocês serão para sempre amigas de coração, que levarei por toda vida. Obrigado por todo apoio sempre!

À empresa Sakata Seed Sudamerica Ltda, em especial Renato de Souza Braga, Cesar Augusto de Almeida, Charles Oliveira, Eder Souza e Wekson Apolinário por todo apoio fornecimento, amizade, ajuda, materiais e estrutura, não há retribuição que eu possa fornecer para pagar o que fizeram por mim.

Aos queridos Andrew Kim Lopes Ferraz, Ana Claudia Macedo e Luiz Heleno Soares por todo apoio, ajuda, risadas, brincadeiras, principalmente nas madrugadas que eram realizadas as coletas.

Ao Leonardo Rosolem Muller, que Deus colocou em minha vida, mesmo que nos 45 do segundo tempo, que fez um sentido completamente diferente. Além de me auxiliar e ajudar com os conhecimentos estatísticos.

Aos meus inesquecíveis amigos, Benedicto Russi Neto, Wilson Cerveira Junior, Paula Cristiane Machado, Ana Claudia Macedo, Amandine Culita Germon, Natalia Rodrigues Ferreira, Tiara Guimarães, Vânia Luzia Fournou de Lima, Joyce Reissler, Carla Corrêa, Silvia Capuani, Leonardo Ishisaki, Daniel Mariano, Luis André Tobias pelo apoio, amizade, convivência, lições e momentos vividos, que ficaram guardados comigo na minha história.

Minhas primas, amigas, irmãs Aline Botamedi, marido Leonardo Rezend e Livia Dantas Botamedi, que me acompanham desde o nascimento, fortalecendo os laços a cada dia.

Ao professor Jorge Barcelos, que nem meu professor foi, mas desde que precisei de um auxílio na graduação via e-mail, me ajudou e orientou como se fosse aluna, orientada dele.

Aos professores, amigos Dr. Fábio Olivieiri de Nóbile e Dr. Danilo Cesar Checchio Grotta, pela amizade.

À minha professora, amiga Sissi Kawai, que Deus a colocou em minha vida para entender a fundo sobre a palavra perseverança, garra e determinação, diante a tantos obstáculos que temos sempre que continuar fortes de cabeça erguida.

Ao grupo do Centro de Isótopos Estáveis 'Carlos Ducatti', por terem me recebido e me fazerem parte dali, em especial ao Evandro Tadeu da Silva, Edson Bruder e o Prof. Paulo Roberto Rodrigues Ramos.

Aos membros da banca que aceitaram a participar desse momento mais importante para mim e de grande aprendizado, Profa. Dra Elizabeth Orika Ono, Prof. Dr. Vladimir Eliodoro Costa, Profa. Dra. Romy Goto, Dr. Romulo Fujito Kobori e Dr. Roberto Botelho Ferraz Branco.

Aos meus amigos de Pós-Graduação, que estiveram comigo nesse trajeto por todos os bons momentos que vivemos.

Aos docentes do Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Horticultura) pelos ensinamentos fundamentais para a minha formação.

Por fim, o dia menos esperado chegou, por muitas vezes me perguntei se chegaria, se eu suportaria, pois, os obstáculos foram muitos, os tombos de machucar e deixar suas marcas, mas a todo momento me mandou muitos anjos para me erguer e fazer continuar e vir até aqui. Foram tantas mãos estendidas até perco a conta. A todos que contribuíram de alguma forma, para a realização deste trabalho, que jamais esperava, apareciam para me tirar um sorriso quando tudo estava tão sombrio. **Muito obrigada!**

*“Quando a vida bater forte e sua alma sangrar,
quando esse mundo pesado lhe ferir, lhe esmagar,
é hora do recomeço, recomece a lutar.*

*Quando tudo for escuro e nada iluminar,
quando tudo for incerto e você só duvidar,
é hora do recomeço, recomece a acertar.*

*Quando a estrada for longa e seu corpo fraquejar,
quando não houver caminho, nenhum lugar para chegar,
é hora do recomeço, recomece a caminhar.*

*Quando o mal for evidente e o amor ocultar,
quando o peito for vazio e o abraço faltar,
é hora do recomeço, recomece a amar.*

*Quando você cair e ninguém lhe aparar,
quando a força do que é ruim lhe derrubar,
é hora do recomeço, recomece a levantar.*

*Quando a falta de esperança lhe açoiar,
se tudo que for real for difícil suportar,
mais uma vez é hora de recomeçar, recomece a sonhar.*

*Enfim meu povo. É preciso de um final para poder recomeçar.
Como é preciso cair para poder se levantar.
Nem sempre engatar a ré significa voltar.*

Remarque aquele encontro, reconquiste um amor, reúna quem lhe quer bem.

Reconforte um sofredor, reanime quem está triste, reaprenda na dor.

*Recomece, se esforce, lembre o que foi bom, reconstrua cada sonho, redescubra
algum dom, reaprenda quando errar, rebole quando dançar.*

E se um dia lá na frente a vida der uma ré, recupere sua fé e recomece novamente.”

Bráulio Bessa

RESUMO

O trabalho teve como objetivo avaliar a partição de fotoassimilados em tomateiro de crescimento indeterminado, utilizando isótopo estável do ^{13}C como marcador na relação fonte-dreno nos diferentes órgãos, bem como, saber em que órgão se encontraria o ^{13}C , visando encontrar o ramo com maior participação no fornecimento de fotoassimilados para os drenos, ou seja, para o crescimento dos frutos de tomateiro. Os experimentos foram conduzidos na estação experimental da Sakata Seed Sudamérica localizada no município de Bragança Paulista (SP). O experimento I foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado em esquema fatorial com 2 fatores: avaliação do tempo de chegada do ^{13}C a partir do $^{13}\text{CO}_2$ no racemo (6; 12; 18 e 24 horas) e duas folhas de aplicação do $^{13}\text{CO}_2$, em relação ao racemo (folha acima ou abaixo do racemo) com quatro repetições. O experimento II foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com quatro repetições, e após verificar o tempo de chegada do ^{13}C no racemo (18 horas), as folhas enriquecidas com ^{13}C referentes ao racemo foram analisadas em diferentes estádios fenológicos: fase vegetativa; fase de inflorescência; fase de início da frutificação e racemo com frutos no ponto de colheita, observando a mudança de 50-60% da coloração do fruto. Os tratamentos de aplicação do $^{13}\text{CO}_2$ marcado nesse experimento foi realizada em diferentes posições das folhas em relação ao racemo e nas fases fenológicas: folha entre dois ramos do mesmo lado do racemo; folha abaixo e oposta ao racemo e folha acima e oposta ao racemo. Na fase vegetativa, como ainda não havia racemo formado foi medida a taxa de assimilação de CO_2 das três folhas presentes e definiu-se a aplicação do $^{13}\text{CO}_2$ na folha fotossinteticamente mais ativa, que foi a 2ª folha. A partir dos resultados verificou-se que na partição de fotoassimilados a folha abaixo e oposta ao racemo apresentou maior presença de ^{13}C , na fase de inflorescência e início de frutificação.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum* L, Carbono-13, Relação Fonte-Dreno, Posição da Folha.

ABSTRACT

The objective of this work was to evaluate the partition of photoassimilates in an indeterminate growth tomato using the ^{13}C stable isotope as a source-drain marker in the different organs, as well as to know in which organ the ^{13}C would be found, in order to find the branch with the largest participation in the supply of photoassimilates to the drains, that is, for the growth of tomato fruits. The experiments were conducted at the Sakata Seed Sudamérica experimental station located in the city of Bragança Paulista (SP). The experiment I was conducted in a completely randomized design in a factorial scheme with 2 factors: evaluation of the arrival time of ^{13}C from $^{13}\text{CO}_2$ in racemic (6; 12, 18 and 24 hours) and two application leaves of $^{13}\text{CO}_2$, in relation to racemus (leaf above or below the racemus) with four replicates. Experiment II was conducted in a completely randomized design with four replicates, and after checking the time of arrival of the ^{13}C in the racemic (18 hours), the leaves enriched with ^{13}C racemes were analyzed in different phenological stages: vegetative phase; inflorescence phase; phase of beginning of fruiting and racemes with fruits at harvest point, observing the change of 50-60% in the color of the fruit. The application treatments of $^{13}\text{CO}_2$ marked in this experiment were carried out in different positions of the leaves in relation to the racemic and in the phenological phases: leaf between two racemes of the same side of the racemic; leaf below and opposite the racemus and leaf above and opposite the racemus. In the vegetative phase, as there was no racemic formed, the CO_2 assimilation rate of the three leaves present was measured and the application of $^{13}\text{CO}_2$ on the photosynthetically active leaf, which was the second leaf, was measured. From the results it was verified that in the photoassimilates, the leaf below and opposite to the racemic showed a greater presence of ^{13}C , in the inflorescence phase and the beginning of fruiting.

Keywords: *Solanum lycopersicum* L, Carbon-13, Source-Sink Ratio, Leaf Position.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Variação isotópica natural do $\delta^{13}\text{C}$ na planta de tomate híbrido Ravena. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	47
Tabela 2. Taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 na folha (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$), taxa de transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência do uso da água (A/E , $\mu\text{molCO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$) e eficiência de carboxilação (A/C_i) em plantas de tomate híbrido Ravena, na fase vegetativa. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.....	50
Tabela 3. Taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 na folha (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$), taxa de transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência do uso da água (A/E , $\mu\text{molCO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$) e eficiência de carboxilação (A/C_i) em plantas de tomate híbrido Ravena, na fase de colheita. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.....	51
Tabela 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase vegetativa. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.....	53
Tabela 5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ nas partições de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de inflorescência. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.....	57
Tabela 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ nas partições de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de início da frutificação. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.....	61
Tabela 7. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ nas partições de fotoassimilados da planta de tomate híbrido. Ravena, na fase de colheita dos frutos. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.....	65

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Esquema que mostra como foi realizada as aplicações de $^{13}\text{CO}_2$, nas fases vegetativa e de inflorescência, de acordo com a posição da folha na planta de tomate enriquecida com $^{13}\text{CO}_2$	42
Figura 2.	Esquema demonstrativo de como foram realizadas as aplicações de $^{13}\text{CO}_2$, nas fases de início de frutificação e de colheita, de acordo com a posição da folha na planta de tomate enriquecida com $^{13}\text{CO}_2$	43
Figura 3.	Esquema demonstrativo de como foi realizada a contagem das folhas para a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$	44
Figura 4.	Régua isotópica, indicando os sentidos do enriquecimento em ^{13}C em escala em delta per mil.	47
Figura 5.	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados no racemo de tomateiro híbrido Ravena em diferentes horários de coleta após a aplicação, na folha superior ou inferior, de $^{13}\text{CO}_2$ (6, 12, 18 e 24 horas), em relação ao racemo avaliado. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	49
Figura 6.	Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase vegetativa. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	54
Figura 7.	Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de inflorescência, aplicação na folha abaixo do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	58
Figura 8.	Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de inflorescência, aplicação na folha acima do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	59
Figura 9.	Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de inflorescência, aplicação na folha entre os racemos. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	60
Figura 10.	Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de início de frutificação, aplicação na folha abaixo do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	62
Figura 11.	Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de início de frutificação, aplicação na folha acima do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	63

Figura 12. Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de início de frutificação, aplicação na folha entre os racemos. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	64
Figura 13. Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de colheita, aplicação na folha abaixo do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	66
Figura 14. Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de colheita, aplicação na folha acima do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	67
Figura 15. Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de colheita, aplicação na folha entre os racemos. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.	68

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	21
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	23
2.1	Cultura do Tomateiro	23
2.2	Fisiologia do tomateiro	25
2.3	Isótopos e suas Aplicações	28
2.4	Trocas Gasosas	33
2.5	Estudos fenológicos	34
3	MATERIAL E MÉTODOS	36
	Experimento I: Metodologia de aplicação do ^{13}C e determinação do tempo de coleta	37
	Experimento II: Aplicação de ^{13}C em diferentes posições da folha, referente ao racemo, em diferentes fases fenológicas	40
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	47
4.1	Variação Natural Isotópica da planta de tomate	47
4.2	Tempo de Translocação do ^{13}C no Tomateiro	48
4.3	Trocas Gasosas	49
4.4	Fases de Aplicação	52
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	70
6	CONCLUSÃO	72
	REFERÊNCIAS	73

1 INTRODUÇÃO

O tomateiro, *Solanum lycopersicum* L., é originário da América do Sul, e foi introduzido no Brasil pelos europeus. É uma das mais importantes hortaliças cultivadas no Brasil (MARIN et al., 2005), sendo sua utilização muito variada e com grande número de tipos de frutos existentes (GUSMÃO et al., 2000). É uma espécie muito difundida no mundo sendo cultivada em diferentes latitudes geográficas à campo ou em cultivo protegido sob diferentes níveis de tecnologia (SHIRAHIGE, 2009).

A cultura do tomateiro ocupa o segundo lugar em produção, entre todas as hortaliças cultivadas no Brasil. Embora o país seja o nono maior produtor mundial de tomate, detêm apenas 3% da produção que em 2005 alcançou 125 milhões de toneladas, segundo dados de 2007 da Organização das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação. A produção brasileira em 2015 foi de 4.145.553 toneladas, proveniente de uma área cultivada de aproximadamente 62.050 ha, mas decaindo em 2016 para uma produção de 3.519.199 toneladas, em uma área de 55.147 ha. Em 2016, a região sudeste se destacou com uma produção de 1.826.434 toneladas, em uma área de 26.792 ha, seguido pelo Centro-Oeste com 748.290,00 toneladas, em uma área de 8.737 ha (AGRIANUAL, 2017).

O processo produtivo das culturas pode ser caracterizado através do seu crescimento, o qual é definido a partir da produção e distribuição da matéria seca e fresca entre os diferentes órgãos da planta (MARCELIS, 1993). A distribuição de matéria seca entre os diferentes órgãos de uma planta é o resultado final de um conjunto de processos metabólicos e de transporte, que governam o fluxo de assimilados no sistema fonte-dreno.

Para aumentar o tamanho e a quantidade de frutos na cultura de tomate é essencial aumentar a produção de fotoassimilados, permitindo que a translocação dos mesmos seja rápida e altamente eficiente em direção aos frutos.

Uma planta de tomate é composta de uma série de órgãos fonte e dreno, no entanto, o padrão de distribuição dos fotoassimilados não é constante durante todo o desenvolvimento, alterando com a competição a qual ocorre entre as fontes. Por exemplo, a competição entre as fontes de um fruto muda de acordo com os diferentes estádios de desenvolvimento (YOSHIOKA, 1986).

O uso dos isótopos estáveis do carbono (^{12}C e ^{13}C) tornaram-se uma ferramenta muito útil na pesquisa sobre aspectos relacionados à fisiologia de plantas, uma vez que as razões entre estes dois isótopos podem auxiliar diretamente no estudo da fotossíntese, na determinação dos ciclos fotossintéticos, na translocação e alocação de carbono e estresse hídrico.

Dessa forma, podem-se usar os isótopos estáveis como “traçadores” ou “marcadores” à semelhança dos isótopos radioativos. Para uma determinação quantitativa da translocação e alocação de assimilados nas diferentes partes vegetais, utilizando isótopos radioativos ou estáveis, o equilíbrio entre os assimilados marcados e os não marcados deve ser obtido, de forma que o tempo necessário para que ocorra este equilíbrio varie, conforme a metodologia utilizada (DELÉENS et al., 1994).

Os estudos sobre a economia de carboidratos para a produção de espécies hortícolas são de grande importância para a agricultura, como vimos o potencial de produção do tomateiro para consumo *in natura*, a modificação na alocação de carbono na planta tem reflexo no aumento ou diminuição da produção de frutos comerciais. Essas alterações são diretamente influenciadas pelas práticas culturais, que causam efeitos significativos na translocação e alocação de carbono fixado durante o processo fotossintético. Esses efeitos visam a obtenção de frutos em quantidade e qualidade, sem alternância de produtividade. Assim, como os frutos do tomateiro *in natura* são comercializados pela qualidade interna e externa do fruto o maior conhecimento sobre os parâmetros fisiológicos, direta ou indiretamente, relacionados com a produção e qualidade dos frutos, como por exemplo, a atividade fotossintética, as relações fonte-dreno e alocações de carbono da planta, são fundamentais.

Assim, o presente trabalho teve como objetivo avaliar a partição de fotoassimilados em tomateiro de crescimento indeterminado, utilizando o isótopo estável ^{13}C como marcador na relação fonte-dreno nos diferentes órgãos, da planta visando encontrar a folha com maior participação no fornecimento de fotoassimilados para o crescimento de frutos de tomateiro.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Cultura do Tomateiro

O tomateiro é originário da América do Sul, mais especificamente da região localizada entre o Equador e o norte do Chile, onde podem ser encontradas muitas espécies, desde o litoral do Pacífico até uma altitude de 2000 metros na região dos Andes.

Sua domesticação, provavelmente, ocorreu no México, por tribos indígenas primitivas, de onde foi levado para a Europa na primeira metade do século XVI. No Brasil foi introduzido por imigrantes europeus ao final do século XIX, tornando-se atualmente a segunda hortaliça em importância econômica, sendo cultivado na maioria dos estados.

Difícilmente haverá outra hortaliça mais cosmopolita que o tomateiro, pois é uma olerácea amplamente disseminada. Em contraposição, não há na agricultura brasileira outra cultura de tanta complexidade do ponto de vista agrônomo e de tão elevado risco econômico (FILGUEIRA, 2007).

A produção mundial de tomate, em 2013, se destaca com um valor de 164.492.970 t.ha⁻¹, sendo a China o maior produtor, seguido da Índia, Estados Unidos, Peru, Egito, Irã, Itália e Brasil. Os estados de São Paulo, Minas Gerais, Goiás e Bahia são os principais produtores nacionais; com uma produção de 753.283, 732.703, 718.345, 246.949, respectivamente (AGRIANUAL, 2017).

Nos últimos vinte e quatro anos, o Brasil tem evoluído muito na produção de tomate através de programas de melhoramento genético. Em 1990, a produção de tomate era de 37 t.ha⁻¹ e no ano de 2016 chegou a 64 t.ha⁻¹, alguns produtores conseguindo chegar em até 100 t.ha⁻¹ devido ao avanço e utilização da tecnologia (GLOBO RURAL REDAÇÃO, 2015).

O tomateiro pertence à família Solanaceae e é uma planta herbácea, com caule flexível e incapaz de suportar a massa fresca dos frutos na posição vertical. Sua forma natural lembra uma moita, com inúmeras ramificações laterais, sendo profundamente modificada em sistemas produtivos, por operações como a poda e a desbrota. A cultura é cultivada como anual: da sementeira até a produção de novas sementes, o ciclo biológico varia de 4 a 7 meses, incluindo-se de 1 a 3 meses de colheita; em ambiente protegido o ciclo e a colheita podem se prolongar.

O tomateiro possui sistema radicular do tipo pivotante, podendo alcançar até 1,5 m de profundidade. O caule da planta jovem de tomateiro é ereto, herbáceo, suculento e coberto por pelos glandulares, que com o crescimento da planta se torna lenhoso e fino, não suportando o peso da planta em posição ereta (PINTO; CASALI, 1980).

Pode ser conduzida na forma rasteira, semi rasteira e ereta e apresenta dois hábitos de crescimento, sendo limitado nas variedades de crescimento determinado e ilimitado nas variedades de crescimento indeterminado (ALVARENGA, 2013).

Filotaxia é o padrão de distribuição das folhas ao longo do caule das plantas, Hayward (1938) descreveu que na planta de tomate costumavam ser alternadas com uma filotaxia 2/5 e que as inflorescências estavam em sequência vertical no caule, sendo denominada espiral porque apenas uma folha está presente em cada nó e cada folha sucessiva é deslocada aproximadamente 144 graus a partir da última.

As folhas são alternas, compostas por número ímpar de folíolos, sendo peciolados e apresentando bordas serrilhadas. As flores são de coloração amarela, hermafroditas e autógamas. Os frutos são bagas carnosas de tamanhos e formatos variados, sendo divididos internamente em lóculos (SASAKI; SENO, 1994).

As diferentes características de arquitetura da planta e do fruto condicionam os diferentes destinos da cultura, consumo fresco ou indústria. Híbridos de hábito determinado, no sistema rasteiro, tem finalidade agroindustrial, com suas hastes atingindo cerca de um metro. Em materiais de crescimento indeterminado, nos quais as plantas são conduzidas com tutores, desbrotadas e as vezes podadas os frutos são destinados para o consumo de mesa. A maioria dos híbridos destinam-se à produção de frutos para mesa (FILGUEIRA, 2008).

O manejo realizado na cultura, a exemplo do tomateiro, influencia no crescimento, desenvolvimento da planta e na produção. A condução do tomateiro, visando a produção para mesa, geralmente é feita deixando-se uma ou duas hastes por planta em tomateiro de hábito indeterminado, sendo a segunda haste, originada do primeiro broto localizado abaixo da primeira inflorescência, que é tutorada da mesma forma que a haste principal. Neste sistema, a haste principal produz uma inflorescência a mais que a haste secundária.

2.2 Fisiologia do tomateiro

O conhecimento sobre o crescimento e desenvolvimento das folhas é de suma importância para o entendimento das relações fonte-dreno em plantas. Segundo Foyer e Galtier (1996), na transição da folha como dreno para fonte, mudanças ontogênicas, desenvolvimento de um organismo desde a formação de uma nova célula, tecidos, órgãos até organismo, como reflexo da interação da planta e das condições ambientais. O início da fotossíntese, durante a ontogênese da folha, requer a coordenação de numerosos eventos que são modificados por controles endógenos e ambientais. Dois eventos assumem importância primordial nas interações fonte-dreno: o primeiro está relacionado com o desenvolvimento da capacidade fotossintética da folha e o segundo, com o comportamento como importadores ou exportadores de solutos, associado às mudanças no metabolismo de carboidratos.

O desenvolvimento da capacidade fotossintética está associado com a emergência da folha. Na ausência de luz não ocorre a síntese de pigmentos fotossintéticos. Após a sua emergência, a folha intercepta a luz e muito rapidamente os pigmentos são sintetizados. Embora exista considerável variação entre as espécies vegetais, o máximo da capacidade fotossintética ocorre antes ou no momento da plena expansão da folha e, frequentemente, antes do conteúdo máximo de clorofila ter sido atingido. Como exemplo pode-se citar a beterraba onde suas folhas atingem o máximo de sua capacidade fotossintética quando apresentam apenas 22% de seu comprimento final (FOYER; GALTIER, 1996).

O padrão de crescimento de uma planta de tomate sugere que existem prioridades na distribuição de fotoassimilados entre os órgãos fontes e drenos. Vários órgãos drenos têm habilidades diferentes para atrair fotoassimilados, portanto, a prioridade de um órgão em assimilar é o resultado da concorrência entre os órgãos drenos. Esta prioridade é melhor avaliada pela distribuição de fotoassimilados proporcional quando a oferta destes é limitada. A força do dreno define a prioridade de partição; assim, drenos mais fracos podem ou não receber assimilados, em função de sua disponibilidade (HO, 1984).

Existem mudanças de prioridade de drenos durante o desenvolvimento e crescimento de uma planta, quando a primeira inflorescência se desenvolve em uma planta de tomate jovem, a taxa de assimilação de CO_2 é baixa devido à baixa disponibilidade de luz (KINET, 1977) causada pela alta densidade de plantas

(RUSSELL; MORRIS, 1983). Uma vez iniciada a frutificação nas plantas de tomateiro de crescimento determinado, o crescimento tanto da parte aérea como das raízes se estabiliza (HEWITT; MARRUSH, 1986).

Em uma planta de crescimento indeterminado, o ganho de massa fresca por frutos é responsável por quase 80% do ganho de massa da planta (HURD et al., 1979). Como o fruto acumula mais água do que outros órgãos, a diferença no ganho de matéria seca nos frutos é menor. Uma forte competição pelos fotoassimilados entre os frutos e as raízes pode ocorrer e se agravar pela promoção do crescimento do fruto com a aplicação de reguladores vegetais (STARCK et al., 1989). Portanto, a ordem de prioridade na partição de fotoassimilados é raízes > folhas jovens > inflorescência ou frutos > folhas jovens > flores e raízes em plantas na fase de frutificação (HO, GRANGE AND SHAW, 1989).

Na maioria das vezes, a fase vegetativa em tomateiro é geralmente curta, com início da fase reprodutiva quando a terceira folha ainda está se expandindo, processo este que se inicia 3 semanas após a expansão do cotilédono (HURD; COOPER, 1970). Normalmente, de 6 a 11 folhas são produzidas abaixo da primeira inflorescência (PICKEN et al., 1985). Se poucas folhas são produzidas antes do início floral, o abastecimento de fotoassimilados pode ser insuficiente para suportar as flores e o desenvolvimento do fruto.

A concorrência entre os órgãos drenos pelos fotoassimilados pode ser facilitada pelo caminho de transporte comum entre alguns órgãos dreno e suas folhas fonte comum. O arranjo das folhas abaixo da primeira inflorescência pode ser descrito por uma filotaxia 2/5 na haste (HO; HEWITT, 1986).

A primeira inflorescência é abastecida, principalmente, pelas folhas 1, 3, 6 e 8 com uma divergência de menos de 90 graus a partir da inflorescência, enquanto o ápice da planta é abastecido pelas folhas de 1 a 4 e as raízes pelas folhas de 5 a 9 (RUSSELL; MORRIS, 1983). Como as folhas 1, 3, 6 e 8 fornecem fotoassimilados primeiro para a inflorescência, ápice e raízes e todas estas folhas estão ligadas pelo mesmo feixe vascular e há uma competição direta entre estes órgãos drenos pelos fotoassimilados.

Acima da primeira inflorescência, há três folhas entre as mesmas inflorescências adjacentes, com duas folhas inferiores num ângulo de 90° a partir da inflorescência e uma superior a 180°. Na realidade, todas as inflorescências se encontram na mesma linha vertical e as folhas em três filas; assim, provavelmente,

cada cacho atrairia fotoassimilados das folhas nas duas linhas adjacentes, ambas logo abaixo e acima do racemo. Devido à falta de conexão vascular direta entre os racemos e as folhas opostas, menos fotoassimilados a partir destas folhas seriam fornecidos aos racemos (SHISHIDO; HORI, 1991). Como o fruto atrai fotoassimilados do local, o fornecimento dos assimilados para o ápice e as raízes podem ser limitados, principalmente, para algumas folhas superiores e folhas inferiores, respectivamente.

Tais padrões de distribuição de fotoassimilados em plantas de tomate em estágio de frutificação são consistentes com a alta proporção de acúmulo de matéria seca pelo fruto. Dentro de cada racemo, os frutos de tomate em um dos lados do racemo tendem a receber mais fotoassimilados, a partir das folhas adjacentes ou do mesmo lado haste (SHISHIDO; HORI, 1991). No entanto, a distribuição localizada de fotoassimilados para o racemo não é absoluta. Os assimilados de um racemo podem ser facilmente redistribuídos para racemos tanto acima como abaixo se este for removido e o ganho nesses racemos restantes é responsável por até 70% do aumento de fotoassimilados (SLACK; CALVET, 1977).

Enquanto a prioridade de fotoassimilados pode ser determinada pela força do dreno e a força real do dreno ainda pode ser afetada pelas condições de crescimento (HO, 1988), a prioridade de ambos na separação e na intensidade da competição dos drenos pode-se alterar quando a força do dreno é influenciada pelas condições de crescimento.

O desenvolvimento do fruto de tomateiro é dependente da acumulação de água, fotoassimilados e minerais. A habilidade de um fruto de tomateiro obter fotoassimilados é medido como a taxa de acúmulo de matéria seca ou taxa de importação de carbono, variando entre os frutos de tomate dentro do mesmo cacho (HO et al., 1983) e entre as cultivares (DEMNITZ-KING, 1993). A importação de fotoassimilados pelo fruto é determinada, principalmente, pelo fornecimento das folhas (fonte) correspondentes e pela competição com outros frutos. Portanto, o crescimento do fruto pode ser regulado pela atividade do dreno, tais como, processos de transporte do floema, do metabolismo e compartimentação da importação dos fotoassimilados para dentro do fruto, assim como o tamanho do dreno e número de células de armazenamento do fruto (HO, 1992).

Muitos pesquisadores sugeriram que a translocação e acumulação de fotoassimilados são prontamente afetadas por condições ambientais, lesões, estresse e reguladores vegetais (SHISHIDO; HORI, 1989; SUWA et al., 2006; WALKER; HO,

1978). Além disso, praticamente todos os aspectos das alterações relacionadas com a fotossíntese nos níveis de metabólitos são afetados pela regulação diurna ou leve do metabolismo respiratório (SCHEIDEGGER; NOSBERGE, 1984; KUMUDINI, 2004).

2.3 Isótopos e suas Aplicações

Os isótopos são elementos naturais que apresentam em sua constituição o mesmo número atômico, porém com números de massa diferentes, ou seja, apresentam o mesmo número de prótons e elétrons e diferentes números de nêutrons, ocupando o mesmo lugar na tabela periódica. A utilização dos isótopos deve-se por estes terem características químicas semelhantes, ou seja, mesma eletrosfera e propriedades físicas diferentes, por terem em seu núcleo o número de prótons iguais, mas diferente número de nêutrons. Dessa forma, os isótopos apresentam as mesmas propriedades químicas, sendo classificados em radioativos ou estáveis. Essa condição confere-lhes papel de traçadores naturais, pois possibilita sua passagem pelas membranas celulares de plantas e animais (DUCATTI, 2012). Por serem estáveis, ou seja, não emitirem radiações, os isótopos estáveis são totalmente seguros e inofensivos para os humanos, animais e o meio-ambiente (GANNES; DEL RIO; KOCH, 1998; DUCATTI, 2012).

Os compostos enriquecidos, assim como a abundância natural isotópica, são aplicados a diversas áreas da ciência, porém sua utilização requer altos custos. A abundância natural dos isótopos estáveis dos elementos mais abundantes em organismos, expressa na unidade de átomos %, são bem diferentes para cada elemento como exemplos: ^{12}C (98,89%) e ^{13}C (1,11%); ^{14}N (99,6337) e ^{15}N (0,3663%); ^{16}O (99,796%) e ^{18}O (0,204%) e o ^1H (99,8844%) e ^2H (0,1156%). (BARRIER; PROSSER, 1996, citados por VASCONCELLOS, 2001).

Os isótopos radioativos ^{14}C foram descobertos em 1940, sendo inicialmente utilizados em estudos sobre datação em arqueologia (XAVIER et al., 2007). A aplicação do ^{14}C no estudo sobre a fisiologia de plantas ganhou impulso a partir das décadas de 50 e 60, permitindo o conhecimento mais aprofundado sobre a fotossíntese, translocação e alocação de fotoassimilados e das relações fonte-dreno, em diversas espécies de plantas. Esses isótopos radioativos ou radioisótopos emitem partículas e/ou radiações (α , β , γ e raios x), os quais se desintegram, transformando-os em átomos de outro elemento ou do mesmo elemento. Uma importante unidade

dos elementos radioativos refere-se à meia-vida do átomo, a qual se define como o tempo requerido para que a metade da população de um átomo se desintegre.

Os compostos radioativos que contêm ^{14}C foram frequentemente usados para esses estudos. Shishido, Sedyama e Hori (1988) investigaram a relação entre arquitetura vascular e translocação de fotoassimilados no tomateiro usando ^{14}C . Além disso, o equilíbrio de carbono de uma única folha pode ser obtido por métodos de alimentação em estado estacionário $^{14}\text{CO}_2$, que permitem quantificar as taxas de fotossíntese, translocação e respiração (SHISHIDO et al., 1987, 1989).

O isótopo estável ^{13}C foi usado de forma semelhante (BLEDSOE; ORIAN, 2006). Como o ^{14}C tem meia-vida longa (cerca de 5700 anos) e ^{13}C é estável, ambos métodos são adequados para experimentos em que há longos períodos de observação, mas são invasivos e requerem a quebra ou extração de tecidos vegetais. Troughton e Moorby (1974) estabeleceram um sistema básico para observar o transporte de carbono em plantas intactas usando ^{11}C como outro nuclídeo radioativo. O radioativo ^{11}C , geralmente produzido por um ciclotron, decai rapidamente e emite pósitrons, que são bombardeados com elétrons para produzir raios γ de aniquilação de alta energia que podem penetrar facilmente nos tecidos intactos.

Shishido et al. (1988, 1999) utilizando ^{14}C relataram no tomateiro que a posição da folha determina qual folha de origem contribuirá para o crescimento de cada dreno particular. Eles sugeriram que a filotaxia e a disposição do sistema vascular estavam relacionadas à distribuição de fotoassimilados. Este achado também foi relatado em feijoeiro (BIDDULPH et al., 1958; NELSON; GORHAM, 1957), tabaco (SHIROYA et al., 1961; JONES et al., 1959), beterraba (JOY, 1964) e vime (HO; PEEL, 1969).

Os isótopos estáveis do Carbono (^{12}C e ^{13}C) tornaram-se uma ferramenta muito útil na pesquisa sobre aspectos relacionados à fisiologia de plantas, uma vez que as razões entre estes dois isótopos podem auxiliar diretamente no estudo da fotossíntese, determinação dos ciclos fotossintéticos, translocação e alocação de carbono e estresse hídrico, além de indiretamente servirem de base no estudo sobre o melhoramento de plantas tolerantes ao estresse hídrico e mesmo para trabalhos relacionados ao desbaste ou poda de plantas, notadamente de fruteiras (EHLERINGER et al., 1993).

De acordo com Ludlow et al. (1976), aproximadamente, 99% de todo carbono na natureza está na forma do isótopo ^{12}C e apenas 1% estaria na forma do isótopo ^{13}C .

Estes dois isótopos estáveis do carbono se comportam de forma semelhante, mas não iguais, nas reações físicas e químicas devido a sua diferença de massa atômica, resultando em diferentes razões isotópicas nos diferentes materiais (DUCATTI, 2012). Para Schimel (1995), os isótopos estáveis são usados para seguir movimentos e transformações químicas em sistemas biológicos e ambientais, podendo ser introduzidos na planta, solo ou sistemas aquáticos e monitorados com grande sensibilidade e precisão por espectrômetros de massa.

Dessa forma, podem-se usar os isótopos estáveis como “traçadores” ou “marcadores” à semelhança dos isótopos radioativos. Para uma determinação quantitativa da translocação e alocação dos assimilados nas diferentes partes vegetais utilizando isótopos radioativos ou estáveis, o equilíbrio entre os assimilados marcados e os não marcados deve ser obtido de forma que o tempo necessário para que ocorra este equilíbrio varie conforme a metodologia utilizada (DELÉENS et al., 1994).

O equilíbrio entre compostos enriquecidos naturais segue o fenômeno de troca, que está baseado na aplicação da lei de diluição isotópica, utilizados nos estudos das reações de troca isotópica. Uma reação de troca isotópica é uma reação segundo a qual dois átomos com o mesmo número atômico, mas com número de massa diferente substituem-se mutuamente. Deste modo, a quantidade de um elemento marcado fixado em um órgão ou tecido, em um dado período de tempo, fornece uma estimativa de troca, ou do modelo de partição do referido elemento. Porém, a medida desta estimativa requer condições específicas para uma determinação precisa e exata. Para tanto, uma análise das medidas do isótopo marcado nos diferentes órgãos, durante o período de aplicação $^{13}\text{CO}_2$, acompanhado de uma análise comportamental, permite a elaboração de um modelo, a partir do qual, o tamanho dos compartimentos e os parâmetros de transferência possam ser avaliados.

O tempo da diluição isotópica também é importante, pois a aplicação $^{13}\text{CO}_2$ por longo tempo permite obter um equilíbrio de troca entre a fonte enriquecida e os vários órgãos ou tecidos, de forma que o fluxo do elemento marcado foi proporcional ao do elemento não marcado (DELÉENS et al., 1994).

A discriminação isotópica de ^{13}C se baseia no fato de que a razão isotópica de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) no tecido vegetal é diferente da $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ na atmosfera, ou seja, da fonte, como resultado do fracionamento isotópico que ocorre durante a fotossíntese deixando a planta com menor $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. A $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ na biomassa é basicamente definida

pela disponibilidade de água e limitação estomática, sendo maior em locais mais secos (BOWLING, 2002).

O fracionamento isotópico durante a fotossíntese acontece principalmente como resultado das propriedades bioquímicas das enzimas de fixação do CO₂ atmosférico (RuBisCo e PEPcase) e das limitações à difusão do CO₂ para o interior das folhas (MONNEVEUX et al., 2007). Dessa forma, há um fracionamento isotópico causado pela preferência da ribulose-1,5 bisfosfatocarboxilase/oxigenase (Rubisco) por ¹²CO₂ sobre ¹³CO₂, e a taxa de difusão do ¹³CO₂ através do poro estomático ser inferior à de ¹²CO₂, sendo, portanto, o processo discriminante contra o isótopo mais pesado, ou seja, ¹³C (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989).

Além disso, a ¹³C/¹²C em plantas C₄ depende também da taxa de “escape” (*leakiness*) do CO₂ das células da bainha do feixe (taxas de refixação) e do carbono ser fixado duas vezes, primeiro como bicarbonato pela PEP carboxilase e depois pela Rubisco (FARQUHAR, 1983). A ¹³C/¹²C é expressa em notação δ ($\delta^{13}\text{C}$) adimensional dada em ‰, que é uma relação entre as ¹³C/¹²C da amostra e do padrão internacional Pee Dee Belemnite (PDB), fóssil belemnita da formação calcária Pee Dee, onde $\delta^{13}\text{C} = (((^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{amostra}} / (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{padrão}}) - 1) \cdot 10^3$ (CRAIG, 1957). O valor de $\delta^{13}\text{C}$ pode ser usado para estimar a discriminação isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) como: $\delta^{13}\text{C} = (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p) / (1 + \delta^{13}\text{C}_p)$, onde $\delta^{13}\text{C}_p$ é o valor isotópico do material vegetal e $\delta^{13}\text{C}_a$ da fonte atmosférica (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989).

A $\Delta^{13}\text{C}$ é uma medida útil para avaliar a variação inter e intra-específica nas trocas gasosas fotossintéticas, podendo estar correlacionada com parâmetros morfofisiológicos associados a tolerância à seca, como por exemplo, razão da pressão interno de carbono em relação à pressão de carbono do ambiente (pressão interna e externa de carbono), difusão de CO₂, ajuste osmótico, e densidade estomática (MEINZER; PLAUT; SALIENDRA, 1994). Em plantas C₃, $\delta^{13}\text{C}$ tem sido usada para determinar a variação genotípica na eficiência do uso da água e na caracterização das respostas da planta à seca (SALIENDRA et al., 1996) ou estresse salino (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989), assim como na seleção de híbridos comerciais (MONNEVEUX et al., 2007). No entanto, em plantas C₄ há poucos estudos publicados com associações entre a discriminação isotópica de carbono e a variabilidade contraste com espécies C₃, a fotossíntese, crescimento e produção parecem estar negativamente correlacionados com ¹³C em plantas C₄ (FARQUHAR;

EHLERINGER; HUBICK, 1989). Contudo, a variação de ^{13}C em plantas C_4 pode ocorrer devido às mudanças no p_i/p_a , o qual representa a relação entre a pressão interna de CO_2 na câmara estomática e a pressão externa da atmosfera, e pelo “vazamento” (*leakage*) do CO_2 das células da bainha do feixe (ϕ). Tal “vazamento” representa a fração de CO_2 fixada pela fosfoenolpiruvato-carboxilase (PEPC) no mesófilo, e que ocasionalmente acaba “vazando” da bainha, retornando ao mesófilo sem ser refixado pela Rubisco (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989), sendo dependente do balanço entre a atividade PEPC no mesófilo e a atividade da Rubisco nas células da bainha (PEISKER; HENDERSON, 1992).

Como resultado, espécies de plantas do ciclo fotossintético C_3 apresentam valores de $\delta^{13}\text{C}$ que variam de -22 a -34‰, tendo como média, valores na ordem de -27‰ (FARQUHAR, 1982; O’LEARY, 1988). As plantas do ciclo C_4 apresentam, além das etapas citadas para as plantas C_3 , discriminação isotópica na formação do H_2CO_3^- e sua incorporação pela fosfoenol-piruvato carboxilase (PEP-carboxilase), além do fator ϕ (vazamento) que representa a taxa de CO_2 que escapa das células da bainha e podem ser ou não ser reincorporadas, ocorrendo nestas fases, discriminações a favor do ^{13}C .

Dessa forma, o resultado da aplicação $^{13}\text{CO}_2$ nas espécies do ciclo C_4 variam de -9 a -16‰, com valores médios de -14‰ e as plantas CAM utilizam a via C_4 , porém de uma forma distinta das plantas C_4 . As plantas C_4 fazem separação espacial dos eventos, enquanto as plantas CAM fazem separação temporal, dependendo da condição ambiental em que se encontram, assumem comportamento de plantas com ciclo CAM obrigatório que apresentam valores isotópicos comparáveis ao das plantas do ciclo C_4 (-9 a -16‰) ou facultativas que apresentam valores de -20‰ a -15‰ (FARQUHAR et al., 1989; O’LEARY, 1993). Diz-se, portanto, que plantas do ciclo fotossintético C_3 são mais pobres em ^{13}C em relação às plantas do ciclo fotossintético C_4 . Essa variação na quantidade de ^{13}C nas diferentes espécies (C_3 e C_4), faz com que as mesmas possuam valor isotópico próprio. Segundo Vasconcellos (2001), assim como no uso de isótopos radioativos, pode ser realizado o enriquecimento da fonte em termos de seus isótopos estáveis.

Por exemplo, plantas colocadas em ambiente controlado, enriquecido em $^{13}\text{CO}_2$ produzirão fotoassimilados enriquecidos em ^{13}C , conseqüentemente, alterando seu

sinal isotópico e possibilitando sua determinação (direção de translocação), onde quer que estejam alocados.

2.4 Trocas Gasosas

Do ponto de vista fisiológico, a prática agrícola objetiva maximizar a eficiência fotossintética das culturas e canalizar seus produtos em produtividade e qualidade da produção final (KÖEHLE et al., 1994).

Os fotoassimilados constituem mais de 90% da massa fresca da planta. Uma parte desses assimilados é utilizada durante o crescimento da planta, convertendo-se em massa seca; a outra parte é oxidada na respiração e serve como fonte de energia para o crescimento e funcionamento dos processos biológicos (POPOV et al., 2003). O crescimento pode ser definido como a produção e a distribuição da massa fresca e seca entre os diferentes órgãos da planta (MARCELIS, 1993).

Os principais órgãos drenos do meloeiro são os frutos, que competem entre si e com os órgãos vegetativos pelos assimilados disponíveis. O crescimento dos frutos é regulado pela disponibilidade de assimilados e pela distribuição proporcional desses entre os frutos e demais órgãos da planta (MARCELIS, 1992). De acordo com Canizãres et al. (2004) aproximadamente 90% da matéria seca acumulada pelas plantas ao longo do seu crescimento resultam da atividade fotossintética.

Por isso torna-se cada vez mais importante estudar a fisiologia da fonte, sendo que uma das formas de a estudar é através de medidas de trocas gasosas. Vale ressaltar que, em estudos visando ganhos de produtividade, é importante buscar informações sobre a assimilação do CO_2 , assim como sobre a eficiência do uso da água durante essa assimilação (BRANDÃO FILHO et al., 2003).

Amaro (2011) ao estudar o curso diário das trocas gasosas em plantas de pepino japonês enxertadas e não enxertadas, concluiu que as plantas enxertadas apresentam maior assimilação de CO_2 quando comparadas às não enxertadas, apesar de possuírem valores semelhantes para a eficiência do uso d'água, o que possivelmente reflete em maior produção de fruto pelas plantas.

2.5 Estudos fenológicos

A fenologia refere-se ao comportamento dos eventos biológicos vegetativos e reprodutivos das plantas tais como brotamento, abscisão foliar, formação de botões, flores, frutos e suas relações com mudanças no ambiente biótico e abiótico (FERRAZ, 1999). Os levantamentos fenológicos fornecem informações sobre padrões de florescimento e de frutificação de uma espécie que são a base para se compreender, tanto o processo quanto o sucesso reprodutivo (FISCH et al., 2000).

Os estudos fenológicos podem ser divididos em dois grupos (VAN SCHAIK, 1993): uma parte deles registra a fenologia de grupo de espécies com polinizadores ou dispersores comuns ou de grupo local de espécies, tentando elucidar os padrões temporais das fenofases. A maioria desses trabalhos não contempla diretamente os fatores que induzem as mudanças fenológicas. O outro grupo trabalha mais de perto com as relações entre a fenologia e as variações em alguns parâmetros ambientais como a disponibilidade de água no solo ou a temperatura do ar. Estes estudos têm o objetivo de descobrir quais fatores induzem ou limitam as mudanças fenológicas (VAN SCHAIK, 1993).

O período reprodutivo é uma fase de grande importância para a dinâmica das populações e para a própria sobrevivência das espécies. Deste período, a floração e a dispersão merecem destaque. Mantovani e Martins (1988) ressaltaram que o período de floração deve ser uma adaptação da espécie à dispersão de seus diásporos, que seria otimizada quando os agentes dispersores tivessem ótimas condições para sua ação. Os padrões fenológicos podem variar dentro de uma espécie, se avaliados em diferentes ecossistemas (NEWSTROM et al., 1994) e a taxa de floração e frutificação pode variar entre populações, entre indivíduos e entre anos (STEPHENSON, 1981; ENGEL; MARTINS, 2005).

Além disso, a avaliação do comportamento fenológico propicia o conhecimento e a definição das épocas em que ocorrem as diversas fases do período vegetativo das plantas, o que pode auxiliar na escolha das práticas culturais indicando, por exemplo, a melhor época de colheita e de plantio para cada espécie (BERGAMASCHI, 2008).

O conhecimento da dinâmica fenológica é, portanto, indispensável para a elaboração de estratégias de conservação e manejo de espécies (FALCÃO et al., 2003). Para Larcher (2004) o conhecimento da fenologia é baseado nas observações

de estádios de desenvolvimento externamente visíveis (fenofases), como, por exemplo, a germinação das sementes, desenvolvimento das folhas, floração, descoloração das folhas e senescência das herbáceas. Segundo Bencke e Morellato (2002), os estudos dos ciclos fenológicos de plantas tropicais envolvem observação direta da espécie utilizando dois métodos de avaliação: o método qualitativo, definindo apenas a presença ou ausência da fenofase considerada e o método semi-quantitativo, com a aplicação de categorias de quantificação que estimam a intensidade do evento fenológico em cada indivíduo.

A organização das datas fenológicas proporciona informações ecológicas importantes sobre a duração média das diferentes fenofases das distintas espécies em uma área e sobre o local e as diferenças determinadas pelo clima nas datas de início dessas fases (LARCHER, 2004). Além disso, o registro da variação das características fenológicas das espécies é de suma importância não só pela compreensão da dinâmica das comunidades florestais, mas também como indicador da resposta destes organismos às condições climáticas e edáficas de um determinado local ou região (FOURNIER, 1974 citado por NEGRELLE e MURARO, 2006).

Vários fatores podem influenciar estas variações fenológicas. A exposição à luz, o dano foliar (MARQUIS, 1988), o estresse hídrico (WRIGHT, 1991) e o aborto de flores (BAWA; WEBB, 1984) são alguns dos fatores mais importantes que influenciam os padrões fenológicos das plantas. Já a adaptação do período de produção de sementes pode estar relacionada à atividade de polinizadores e dispersores, ao desenvolvimento do fruto e da semente, ao comportamento de predadores de sementes e às necessidades específicas para a germinação (JANZEN, 1976). Contudo, detectar uma correlação entre variáveis climáticas e uma resposta fenológica específica é relativamente fácil, porém isso não demonstra que a variável climática em questão é a reguladora da fenologia (CLELAND, 2006; SHERRY, 2007).

3 MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram instalados na estação experimental da Sakata Seed Sudamérica localizada no município de Bragança Paulista/SP, situada nas coordenadas geográficas de 23°S e 47° W, numa altitude de 850 metros. O clima é do tipo mesotérmico subtropical úmido com estiagem na época de inverno (PEEL et al., 2007).

Os experimentos foram conduzidos em ambiente protegido de estrutura do tipo arco com 7,0 m de largura e 25 m de comprimento, com altura do pé direito de 3,0 m, coberta com plástico anti-UV, as laterais com tela anti-afídeo e janelas superiores que eram abertas pela manhã e fechadas no final da tarde para controle da temperatura interna. No interior da casa de vegetação havia tela termorefletora na altura do pé direito para permitir o controle da luminosidade e temperatura.

O híbrido de tomateiro utilizado para ambos os experimentos foi o Ravena., tipo italiano de hábito de crescimento indeterminado, que se destaca por apresentar frutos grandes e alta fixação de frutos da base ao ponteiro, sendo plantas de alto vigor, início de colheita de 110 dias após a semeadura (DAS), alto nível de resistência a bacterioses em campo, manchas e rachaduras nos frutos, à *Vd* raça 1, *Fol* raças 1, 2 e 3, *Mi* raças 1, 2, 3 e 4 e *Mj* (nematoides), *Ss* (*Sthenophilium solani*) e *TSWV* (Vira-Cabeça). Este híbrido pertence a empresa Sakata Seed Sudamerica Ltda., de Bragança Paulista/SP.

No experimento foi usado um conjunto de moto-bomba de 2,5 cv híbrido, que alimentou as linhas de irrigação, realizada por gotejadores autocompensantes, com vazão nominal de 2 L h⁻¹. Os fertilizantes foram aplicados através de solução nutritiva que foi preparada duas vezes por semana em reservatório de 3000 L e aplicadas separadamente para cada tratamento, sendo controladas através de registros. O reservatório e a água de irrigação foram abastecidos por uma caixa d'água de 10.000 L.

As soluções nutritivas foram preparadas a partir dos seguintes fertilizantes: nitrato de cálcio (20% Ca; 15% N); nitrato de potássio (36,5% K; 13% N); nitrato de amônio (33 % N); nitrato de magnésio (9% Mg; 11% N); fosfato monopotássico (22,3% P; 27,4% K); sulfato de magnésio (9,5% Mg; 12% S); sulfato de potássio (41,5% K; 17% S); cloreto de potássio (36,5% K); cloreto de cálcio (27% Ca) e o produto comercial denominado Conmicros Standard® que apresenta as garantias em

porcentagem dos seguintes micronutrientes: B= 1,82%; Cu-EDTA= 1,82%; Fe-EDTA= 7,26%; Mo= 0,36%; Mn-EDTA= 1,82%; Zn-EDTA= 0,73% e Ni= 0,36%. Os fertilizantes foram dissolvidos individualmente, misturados diretamente na caixa de 3000 L. Foram realizadas medições de condutividade elétrica (CE), iniciando com 1 dS m^{-1} aumentando até a fase final com $1,7 \text{ dS m}^{-1}$ e de pH, no reservatório da solução nutritiva.

Tanto a aplicação da água quanto a aplicação da solução nutritiva foram realizadas através do mesmo sistema de irrigação. Em ambos os experimentos, até os 15 dias após o transplante (DAT) em vasos com substrato, a água e a solução nutritiva foram aplicadas em dias alternados para adaptação das mudas. Após esse período, a aplicação da solução nutritiva foi realizada diariamente, sendo dividida em quatro períodos do dia, duas vezes pela manhã e duas vezes no final da tarde. O sistema foi lavado uma vez por semana com água, para evitar o entupimento dos gotejadores e o resíduo de fertilizantes nas mangueiras.

Experimento I: Metodologia de aplicação do ^{13}C e determinação do tempo de coleta

A semeadura ocorreu no dia 30 de março de 2016, sendo as mudas produzidas na própria empresa, utilizando-se bandejas de poliestireno expandido com 128 células. Foi utilizado o substrato comercial Carolina Soil® II, composto de turfa de esfagno, vermiculita expandida, resíduo orgânico agroindustrial classe A, calcário dolomítico, gesso agrícola e traços de fertilizantes NPK, pH $5,5 \pm 0,5$, CE $0,4 \pm 0,3 \text{ mS cm}^{-1}$ e densidade 155 kg m^{-3} . O transplante ocorreu dia 4 de maio, quando as plântulas apresentavam de três a quatro folhas definitivas, em vasos de polietileno com capacidade de 11 litros, preenchidas com substrato Carolina Soil® II, sendo os vasos colocados em espaçamento de $1,00 \times 0,50 \text{ m}$. As plantas foram tutoradas com o auxílio de fitilho, deixando uma haste por planta.

O delineamento experimental foi em blocos inteiramente casualizados em fatorial com 2 fatores: tempo de coleta no racemo (4 tempos: 6; 12; 18 e 24 horas após a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$) e duas folhas de aplicação do $^{13}\text{CO}_2$, em relação ao racemo (folha acima ou abaixo do racemo) com quatro repetições. Cada parcela foi composta de oito plantas, sendo três úteis e as unidades experimentais foram constituídas por vasos. A aplicação com $^{13}\text{CO}_2$ foi realizada as 10 horas da manhã.

Os tratamentos foram caracterizados como o tempo decorrente entre a aplicação do $^{13}\text{CO}_2$ e a coleta dessas plantas para a avaliação do melhor tempo de chegada do $^{13}\text{CO}_2$ até o racemo de frutos.

Para alcançar os objetivos propostos foram realizadas medidas de trocas gasosas com a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$. Essas avaliações foram realizadas antes da aplicação de $^{13}\text{CO}_2$, com a finalidade de verificar se as folhas estavam efetuando sua atividade fotossintética normal.

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas com medidor de sistema aberto portátil de fotossíntese, IRGA (*Infra Red Gas Analyser*), modelo LI- 6400 (LI-COR) na principal folha fotossinteticamente ativa, acima e abaixo do racemo. As folhas selecionadas foram àquelas totalmente expandidas a contar do ápice do ramo, expostas à radiação solar, no período das 9 h às 11 h da manhã. As folhas foram colocadas na câmara feita com saco plástico, para cada folha de cada planta, entre os mesmos horários das medidas para uma maior eficiência fotossintética.

As folhas selecionadas foram colocadas em saco plástico que foi completamente vedado e, para isso, o pecíolo da folha foi envolto e amarrado com elástico para vedar totalmente a câmara e evitar que ocorresse a difusão do ar enriquecido da câmara para o ambiente. Foi utilizado saco plástico de 40 cm de comprimento x 30 cm de largura x 0,006 micras de espessura perfazendo um volume de 6 L, sendo injetados 2 mL de ^{13}C .

Esse procedimento foi acompanhado de medidas de trocas gasosas após finalizar o tempo de injeção do gás, verificando se a transparência do saco plástico era suficiente para permitir a passagem de luz para a realização da fotossíntese.

A injeção de $^{13}\text{CO}_2$ na câmara de saco plástico foi realizada através de dispositivo que regula o direcionamento do fluxo de um cilindro de $^{13}\text{CO}_2$ para uma seringa e, posteriormente, da seringa para a câmara, introduzindo-se 2 mL de $^{13}\text{CO}_2$, a 99 átomos%, ou seja, de cada 100 átomos de CO_2 deste gás, 99% dos átomos são formados por ^{13}C e 1% de ^{12}C , que propiciaram um $\delta^{13}\text{C}$ de 35.693,27‰ de ^{13}C (29,19 átomos % de ^{13}C em excesso).

O tempo de chegada na folha foi determinado à medida que as folhas iam chegando no seu ponto de saturação e transpiração que foi de 30 minutos e, após este período, a câmara de saco plástico foi retirada.

Para a avaliação da abundância natural foram escolhidas quatro plantas e avaliados o teor de $\delta^{13}\text{C}$ em seus diversos órgãos na planta visando a determinação

do valor. Tal valor foi usado como comparação com os resultados obtidos nas amostras coletadas, nos quais as folhas foram submetidas à aplicação de $^{13}\text{CO}_2$. Ao final foi possível a caracterização e mapeamento do ^{13}C de toda a planta. Os órgãos avaliados foram: raiz, caule, folha, inflorescência, frutos verdes, frutos na época de colheita e ápice caulinar.

A coleta foi realizada no dia 11 de julho de 2016, sendo as plantas retiradas dos vasos (raiz e parte aérea) e todas as partes seccionadas em folhas, brotações, frutos, meristema, ramos, caule e sistema radicular separados em radículas, raiz primária, secundária e terciária e, imediatamente, mergulhadas em nitrogênio líquido (-196°C) para a morte celular. As amostras foram encaminhadas para o Centro de Isótopos Estáveis Prof. Dr. Carlos Ducatti, do Instituto de Biociências de Botucatu da UNESP, Campus de Botucatu-SP e colocadas em estufas com circulação forçada de ar à 65°C por 72 horas para secagem do material vegetal, pesagem e moagem em moinho tipo martelo.

As amostras foram novamente moídas em moinho criogênico (Spex- Modelo 6700), onde as mesmas foram colocadas em tubos individualizados, imersos em nitrogênio líquido para a obtenção de material com finíssima granulometria e perfeita homogeneização. Em seguida foram retirados de cada amostra uma alíquota de 50-70 μg e acondicionadas em cápsulas de estanho em formato cilíndrico com 6 mm de altura e 4 mm de diâmetro (Modelo D1106-*Elemental Microanalysis Limetd*).

Em seguida, as amostras foram colocadas no analisador elemental (Carlo Erba EA 1108 – Fisons, Milão – Itália) e, através da combustão, foram liberados CO_2 e N_2 , separados na coluna de cromatografia e no processo, o CO_2 foi transferido para o ConFlo (Finnigan Mat – Alemanha) para o ajuste da altura, em volts da amostra e do padrão. Após este ajuste, a amostra seguiu para o espectrômetro de massas para razões isotópicas (IRMS) (Modelo Delta S - *Finnigan Mat* – Alemanha), no qual a razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ foi determinada e expressa em notação δ (em ‰), relativa ao padrão PDB (0,0112372), dada pela equação 1.

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{amostra}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{padrão}}} - 1 \right] \cdot 10^3\text{‰} \quad \text{eq.(1)}$$

Os dados foram analisados pelo PROC UNIVARIATE para avaliar a normalidade. Os dados de sinal de ^{13}C para inflorescência e início da frutificação não apresentaram normalidade, sendo necessário realizar a transformação de JOHNSON

pelo MINITAB (2018). A análise estatística foi feita pelo PROC MIXED do SAS, versão 9.0 (SAS, 2002), sendo as médias comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Experimento II: Aplicação de ^{13}C em diferentes posições da folha, referente ao racemo, em diferentes fases fenológicas

A semeadura ocorreu no dia 3 de agosto de 2016, sendo as mudas produzidas na própria empresa, utilizando bandejas de poliestireno expandido com 128 células. Foi utilizado o substrato comercial Carolina Soil® II, composto de turfa de esfagno, vermiculita expandida, resíduo orgânico agroindustrial classe A, calcário dolomítico, gesso agrícola e traços de fertilizantes NPK, pH $5,5 \pm 0,5$, CE $0,4 \pm 0,3 \text{ mS cm}^{-1}$ e densidade 155 kg m^{-3} . O transplante das mudas foi realizado quando as plântulas apresentavam de três a quatro folhas definitivas, no dia 8 de setembro de 2016, em vasos de polietileno com capacidade de 11 litros, preenchidas com substrato Carolina Soil® II, sendo os vasos colocados em espaçamento de $1,00 \times 0,50 \text{ m}$. As plantas foram tutoradas com o auxílio de fitilho, deixando uma haste por planta.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, sendo os tratamentos estabelecidos de acordo com a posição da folha referente ao racemo da planta de tomate. Tratamento 1: aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ na posição da folha abaixo, referente ao racemo; tratamento 2: aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ na posição da folha acima, referente ao racemo; tratamento 3: aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ na posição da folha entre dois racemos. Cada parcela foi composta de oito plantas, sendo três úteis e as unidades experimentais foram constituídas por vasos, com quatro repetições.

Na fase vegetativa, como ainda não havia racemo formado, foi medida a taxa de assimilação de CO_2 das três folhas presentes e definiu-se a aplicação do $^{13}\text{CO}_2$ na folha fotossinteticamente mais ativa, que foi a 2ª folha (Figura 1).

A aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ ocorreu as 10 horas da manhã e após verificar o período ideal de coleta (18 horas, após a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ encontrado no experimento I) as plantas referentes ao racemo foram coletadas em diferentes estádios fenológicos: fase vegetativa; fase de inflorescência; fase de início da frutificação e racemo com frutos no ponto de colheita, observando a mudança de 50-60% da coloração do fruto (Figura 2).

Nas coletas das plantas, a separação de cada parte da planta era feita pela contagem de baixo para cima (Figura 3). A primeira coleta de material vegetal do experimento foi realizada no dia 16 de setembro de 2016 na fase vegetativa, para fase de inflorescência e início de frutificação ocorreu no dia 18 de outubro de 2016 e na fase de colheita no dia 16 de dezembro de 2016.

Figura 1 - Esquema que mostra como foi realizada as aplicações de $^{13}\text{CO}_2$, nas fases vegetativa e de inflorescência, de acordo com a posição da folha na planta de tomate enriquecida com $^{13}\text{CO}_2$

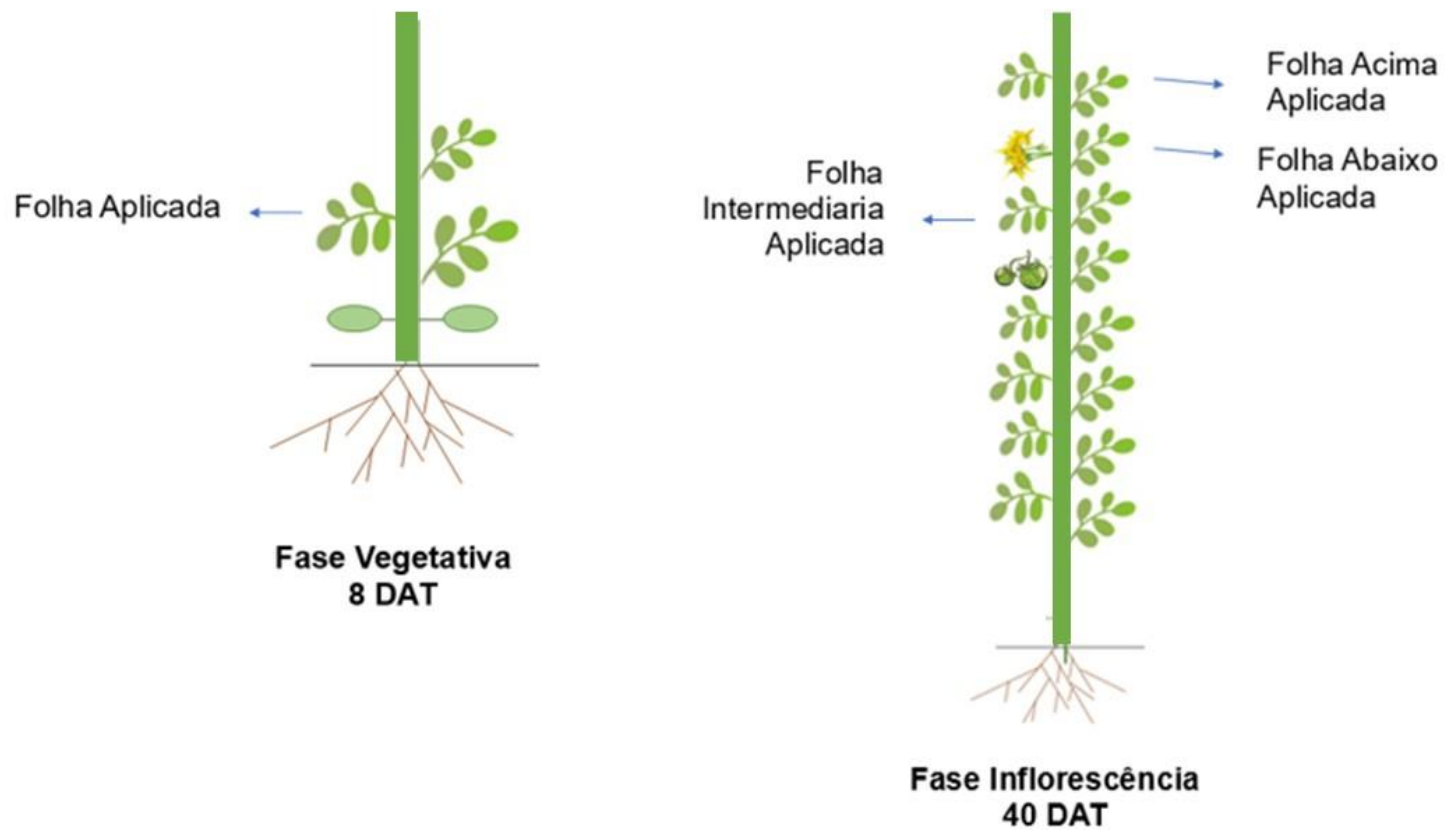


Figura 2 - Esquema demonstrativo de como foram realizadas as aplicações de $^{13}\text{CO}_2$, nas fases de início de frutificação e de colheita, de acordo com a posição da folha na planta de tomate enriquecida com $^{13}\text{CO}_2$

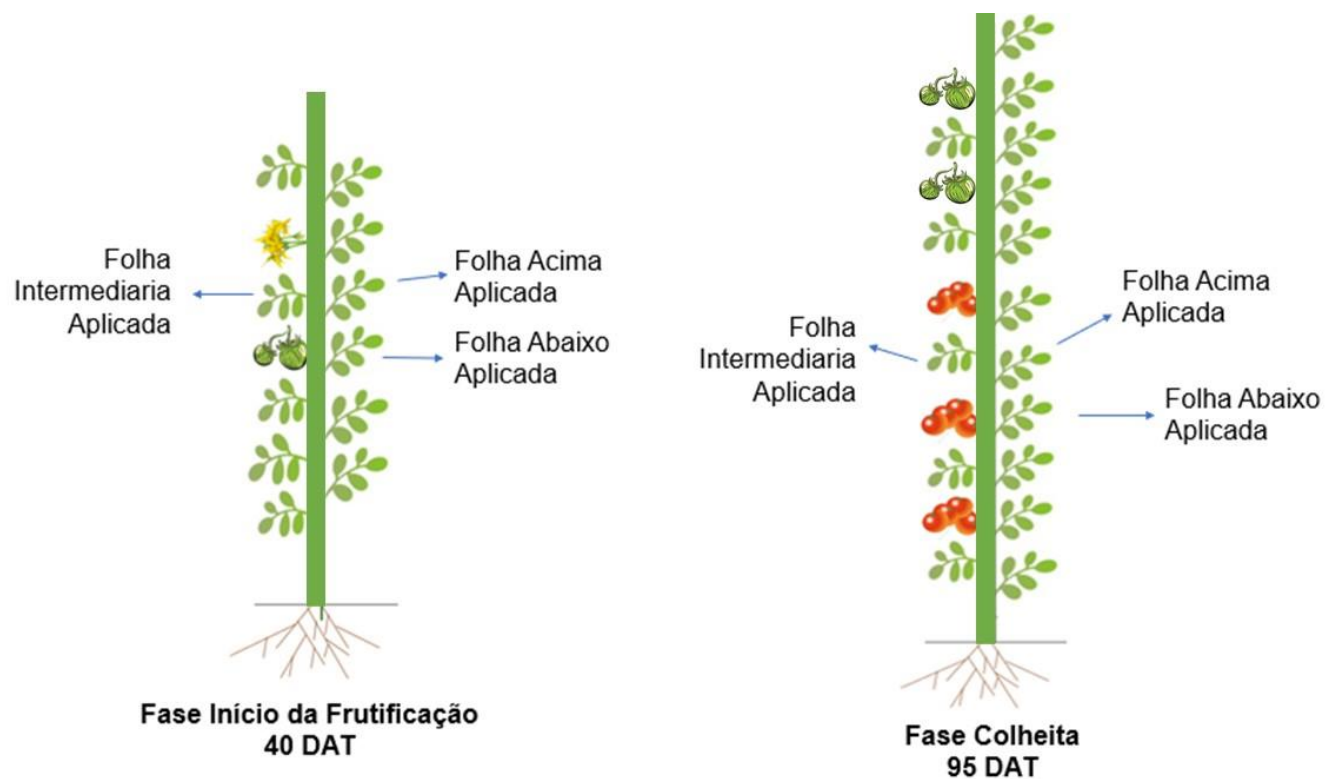
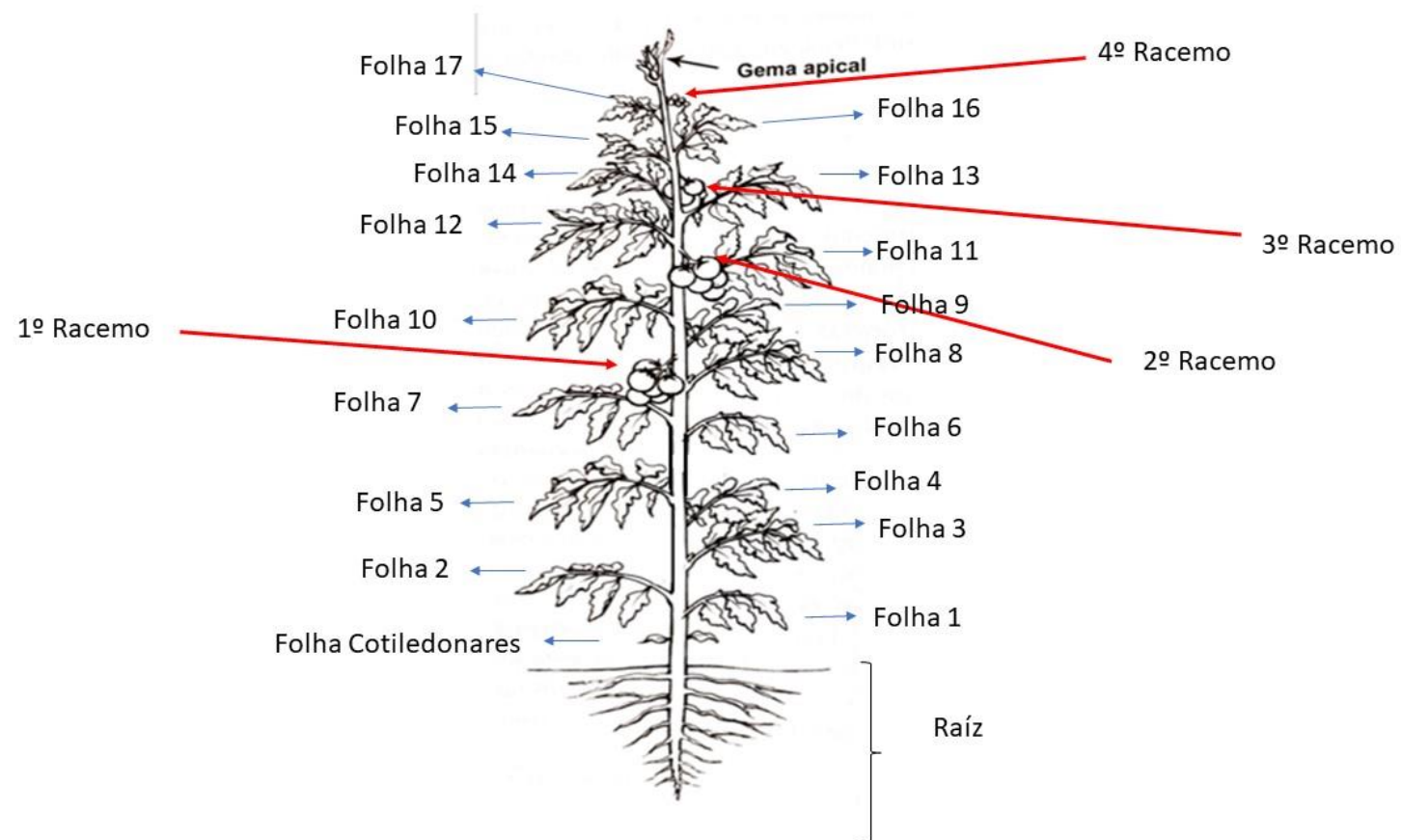


Figura 3 - Esquema demonstrativo de como foi realizada a contagem das folhas para a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$



Para alcançar os objetivos propostos foram realizadas medidas de trocas gasosas com a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$. Essas avaliações foram realizadas antes da aplicação de $^{13}\text{CO}_2$, com a finalidade de verificar se as folhas estavam efetuando sua atividade fotossintética normal.

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas com medidor de sistema aberto portátil de fotossíntese, IRGA (*Infra Red Gas Analyser*), modelo LI- 6400 (LI-COR) na principal folha fotossinteticamente ativa, acima e abaixo do racemo. As folhas selecionadas foram àquelas totalmente expandidas a contar do ápice do ramo, expostas à radiação solar, no período das 9 h às 11 h da manhã. As folhas foram colocadas na câmara feita com saco plástico, para cada folha de cada planta, entre os mesmos horários das medidas para uma maior eficiência fotossintética.

As folhas selecionadas foram colocadas em saco plástico que foi completamente vedado e, para isso, o pecíolo da folha foi envolto e amarrado por elástico para evitar que ocorresse a difusão do ar enriquecido da câmara para o ambiente, mudando o tamanho do saco plástico de acordo com a fase que a planta se encontrava:

1) Na fase vegetativa com as seguintes dimensões: 15 cm de comprimento x 25 cm de largura x 0,10 micras de espessura perfazendo um volume de 1 L, sendo injetado 2 mL de ^{13}C .

2) Para a fase de inflorescência e início da frutificação utilizou-se saco plástico com as seguintes dimensões: 40 cm de comprimento x 30 cm de largura x 0,006 micras de espessura perfazendo um volume de 6 L, sendo injetados 2 mL de ^{13}C .

3) Já na fase de colheita utilizou-se saco plástico com as seguintes dimensões: 70 cm de comprimento x 60 cm de largura x 0,006 micras de espessura perfazendo um volume de 10 L, sendo injetado 20 mL de ^{13}C .

Esse procedimento foi acompanhado de medidas de trocas gasosas após finalizar a injeção do gás com $^{13}\text{CO}_2$, verificando se a transparência do saco plástico era suficiente para permitir a passagem de luz para a realização da fotossíntese.

A injeção de $^{13}\text{CO}_2$ na câmara de saco plástico foi realizada através de dispositivo que regula o direcionamento do fluxo de um cilindro de $^{13}\text{CO}_2$ para uma seringa e, posteriormente, da seringa para a câmara, introduzindo-se 2 mL de $^{13}\text{CO}_2$, a 99 átomos%, ou seja, de cada 100 átomos de CO_2 deste gás, 99% dos átomos são formados por ^{13}C e 1% de ^{12}C , que propiciaram um $\delta^{13}\text{C}$ de 35.693,27‰ de ^{13}C (29,19

átomos % de ^{13}C em excesso). O tempo de chegada na folha foi determinado à medida que as folhas iam chegando no seu ponto de saturação e transpiração que foi de 30 minutos e, após este período, a câmara de saco plástico foi retirada.

Para a avaliação da abundância natural foram escolhidas quatro plantas e avaliados o teor de $\delta^{13}\text{C}$ em seus diversos órgãos na planta visando a determinação do valor, tal valor foi usado como comparação com os resultados obtidos nas amostras coletadas, nos quais as folhas foram submetidas a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$. Ao final foi possível a caracterização e mapeamento do ^{13}C de toda a planta. Os órgãos avaliados foram: raiz, caule, folha, inflorescência, frutos verdes, frutos na época de colheita e ápice caulinar.

As plantas foram retiradas dos vasos (raiz e parte aérea) e seccionadas em folhas, brotações, frutos, meristema, ramos, caule e sistema radicular separados em radículas, raiz primária, secundária e terciária e, imediatamente, mergulhadas em nitrogênio líquido (-196°C) para a morte celular. As amostras foram submetidas a análise isotópica da mesma forma que as amostras no experimento I.

Os dados foram analisados pelo PROC UNIVARIATE para avaliar a normalidade. Os valores isotópicos para inflorescência e início de frutificação não apresentaram normalidade, sendo necessário realizar a transformação de JOHNSON pelo MINITAB (2018). A análise estatística foi realizada pelo PROC MIXED do SAS, versão 9.0 (SAS, 2002), sendo as médias comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

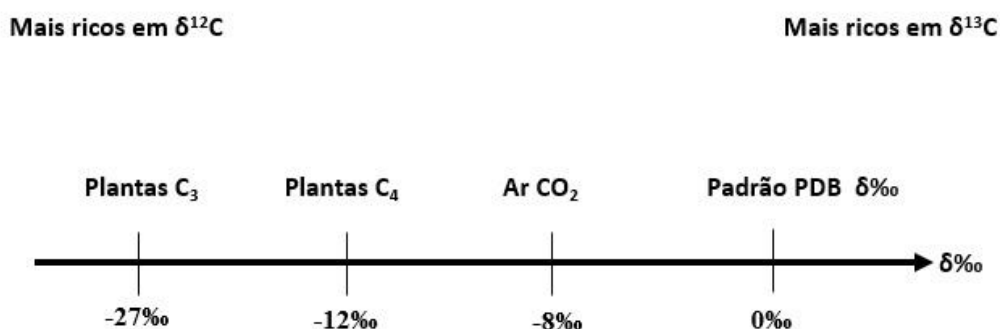
Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ resultantes foram utilizados para calcular a discriminação isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) como: $\delta^{13}\text{C} = (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p) / (1 + \delta^{13}\text{C}_p)$, onde $\delta^{13}\text{C}_a$ é o valor da abundância natural obtida de cada órgão e $\delta^{13}\text{C}_p$ é o valor da amostra após o enriquecimento ^{13}C .

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Variação Natural Isotópica da planta de tomate

Na régua isotópica (Figura 4) observa-se a diferença entre os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ naturais.

Figura 4 - Régua isotópica, indicando os sentidos do enriquecimento em ^{13}C em escala em delta per mil



Para a variação isotópica natural da planta de tomate foram obtidas as médias observadas na Tabela 1. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ em seus diversos órgãos, raiz, caule, folha, inflorescência, frutos verdes, frutos na época de colheita e ápice, visando a determinação do valor de $\delta^{13}\text{C}$. Valor esse a ser usado como comparação com os resultados obtidos nas amostras coletadas, nos quais as folhas foram submetidas à aplicação de $^{13}\text{CO}_2$.

Tabela 1 - Variação isotópica natural de $\delta^{13}\text{C}$ na planta de tomate híbrido Ravena. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.

Partes da planta	N	$\delta^{13}\text{C}$ médio (‰)	Desvio Padrão
Raiz	4	-28,71	0,46
Caule	4	-28,69	0,13
Folha	4	-29,18	0,24
Flor	4	-28,05	0,10
Iniciando Frutificação	4	-28,26	0,03
Fruto Vermelho	4	-28,97	0,07
Média total		-28,64	0,17

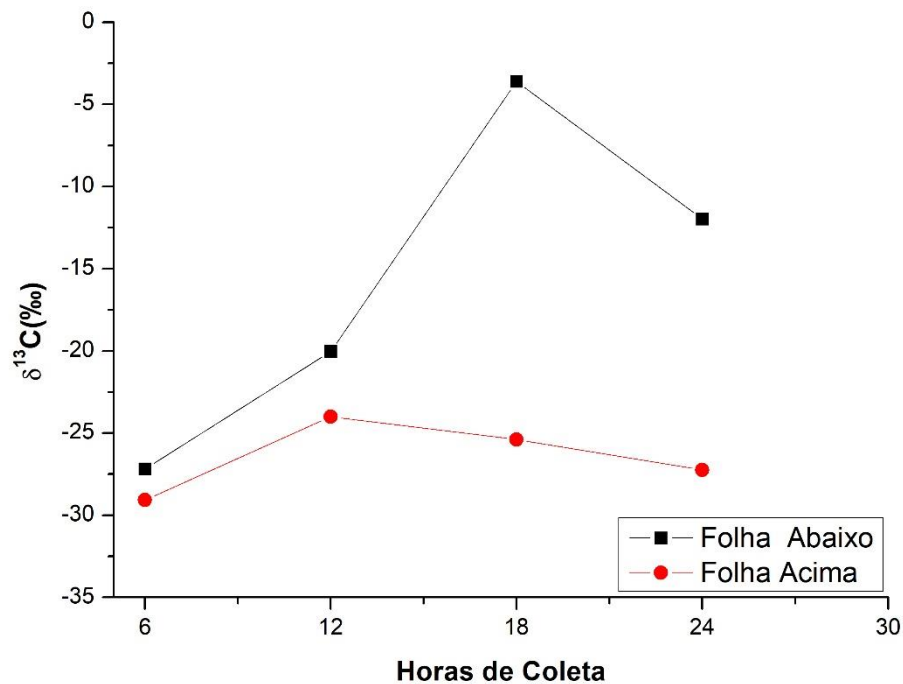
Em plantas de melão, também uma planta C3, de hábito de crescimento indeterminado, foram obtidos resultados semelhantes ao do tomateiro (tabela1), com abundância natural das folhas, frutos e ápice não marcados que apresentaram ^{13}C de -28,0‰ a -29,64‰, -26,46‰ a -27,48‰ e -28,19‰ a -29,03‰, respectivamente, que são valores típicos para plantas cultivadas no ambiente natural (BARZEGAR et al., 2013).

4.2 Tempo de Translocação do ^{13}C no Tomateiro

De acordo com Bledsoe (2006), que investigou a forma como a setorialidade influencia no particionamento do floema de fonte-dreno dos brotos para raízes e se o tamanho modifica o padrão de movimento do carbono e Yoshida (1986), que o experimento teve como objetivo examinar os efeitos de fatores internos e externos sobre a translocação e distribuição de fotoassimilados, afim de descobrir a direção do controle ambiental, ambos efetuaram experimentos com a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ na cultura do tomate, 24 horas após a aplicação, para se observar os sinais de carbono marcado, seja por ^{13}C ou ^{14}C .

Observa-se na Figura 5 que, estatisticamente, os intervalos entre a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ e as aplicações de $^{13}\text{CO}_2$ nas folhas referente ao racemo, acima ou abaixo, não se diferenciaram, mas, o maior sinal de ^{13}C foi encontrado 18 horas após a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ nas plantas de tomate. Como nenhum dos artigos citados acima não observaram o conteúdo de fotoassimilados nos frutos existentes, mas sim, somente na parte vegetativa, optamos por escolher os primeiros sinais de ^{13}C vindo de uma folha fonte conhecida, para que também não corrêssemos o risco de obter um sinal retranslocado por uma outra parte da planta.

Figura 5 - Valores de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados no racemo de tomateiro híbrido Ravena em diferentes horários de coleta após a aplicação, na folha superior ou inferior, de $^{13}\text{CO}_2$ (6, 12, 18 e 24 horas), em relação ao racemo avaliado. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



4.3 Trocas Gasosas

A abertura e o fechamento estomático são controlados biologicamente e é através desses movimentos que temos a regulação da saída e entrada de CO_2 pela respiração e para a fotossíntese, sendo esse mecanismo dependente de fatores bióticos e abióticos (KERBAUY, 2004).

Um dos principais fatores abióticos que influenciam os movimentos estomáticos é a luz, que percebida pelas células-guardas desencadeiam uma série de processos para a abertura ou fechamento estomático tornando-se possível a entrada de CO_2 para a realização da fotossíntese (KERBAUY, 2004). Além disso, a luz é um fator importante na fotossíntese na transformação da energia luminosa em ATP e $\text{NADPH}+\text{H}^+$ (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Assim, foram realizadas medidas de trocas gasosas tanto na fase vegetativa como na fase reprodutiva do tomateiro para verificar a influência da aplicação de $^{13}\text{CO}_2$.

Na fase vegetativa foram medidos os parâmetros de trocas gasosas em 3 folhas (1, 2 e 3), sendo a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ realizada na folha 2. Através da análise estatística utilizada nota-se que não ocorreu diferença estatística entre as folhas, mas a folha 2 apresentou os maiores valores de taxa de assimilação de CO_2 (Tabela 2). Para as demais características observadas também não houveram diferenças significativas entre elas.

Tabela 2 - Taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 na folha (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$), taxa de transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência do uso da água (A/E , $\mu\text{molCO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$) e eficiência de carboxilação (A/C_i) em plantas de tomate híbrido Ravena, na fase vegetativa. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.

Fase Vegetativa	A	g_s	C_i	E	EUA	A/C_i
Folha 1	26,86b	0,17	91,67	3,39	8,61	0,24
Folha 2	31,22a	0,20	119,26	4,00	7,84	0,27
Folha 3	29,71ab	0,20	127,01	4,06	7,56	0,26
Média	29,26	0,19	112,65	3,82	8,00	0,26
Erro Padrão¹	0,9534	0,0231	27,0667	0,4474	0,9232	0,0423
Valor P	0,029	0,493	0,6391	0,5212	0,719	0,93

¹Erro padrão médio;

*Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Ao longo do experimento, as plantas de tomate foram enriquecidas com $^{13}\text{CO}_2$ de acordo com a posição da folha. Observou-se que a planta de tomate, ao longo do seu ciclo de vida, não apresentou mudanças quanto aos valores de trocas gasosas. Na fase de colheita dos frutos foram consideradas 16 folhas e 5 racemos de frutos de tomateiro. Verificou-se (Tabela 3) que houve diferença significativa na taxa de assimilação de CO_2 entre as folhas 16, 3 e 5, sendo o maior valor encontrado na folha 16 e os menores nas folhas 3 e 5, mas entre as folhas aplicadas 6, 7 e 8 (destacada em vermelho) também não apresentou diferença significativa com as demais folhas. Pode-se observar que o sombreamento promovido pelas próprias folhas superiores

não afetou a fotossíntese das folhas inferiores, não sendo um fator que pudesse interferir no resultado ou incorporação do ^{13}C aplicado.

Tabela 3 - Taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 na folha (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$), taxa de transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência do uso da água (A/E , $\mu\text{molCO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$) e eficiência de carboxilação (A/C_i) em plantas de tomate híbrido Ravena, na fase de colheita. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.

FOLHA	A	g_s	C_i	E	EUA	A/C_i
1	23,08ab	0,04ef	-474,56cde	0,93ef	25,36ab	-0,05ab
2	23,05ab	0,04f	-637,32e	0,8f	28,93a	-0,04ab
3	21,33b	0,05ef	-366,11abcde	1,02ef	21,02abc	-0,06ab
4	24,44ab	0,09cdef	-148,52abcde	1,79cdef	15,72abc	0,25ab
5	21,37b	0,05ef	-564,78ed	1,01ef	28,09a	-0,1ab
6	26,65ab	0,10cdef	-87,67abcd	1,91cdef	13,95abc	-0,37ab
7	26,52ab	0,12bce	8,9abc	2,39abcd	11,1bc	-0,42b
8	25,44ab	0,10cdef	-66,32abcd	2,01bcde	13,79abc	0,24ab
9	23,76ab	0,07def	-388,94abcd	1,41def	25,17ab	0,75ab
10	25,51ab	0,16abc	92,59bcde	2,75abc	9,46ab	0,61ab
11	25,86ab	0,20 ^a	155,1a	3,39a	7,62c	0,17ab
12	24,79ab	0,13abcd	56,39abc	2,37abcd	10,75bc	0,88a
13	22,33ab	0,16ab	139,37ab	2,83abc	7,99c	0,17ab
14	26,22ab	0,12abcd	-50,62abcd	2,21abcde	13,84abc	0,06ab
15	27,78a	0,20 ab	135,31ab	3,29ab	8,45c	0,21ab
16	28,35a	0,20 ab	128,78ab	3,33ab	8,56c	0,22ab
Erro Padrão¹	1,2188	0,015	101,34	0,2597	3,1914	0,2379
Valor P	0,0035	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0279

¹Erro padrão médio;

*Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Segundo Khan e Sagar (1969) citados por Martinez et al. (2001), sob condições meteorológicas e nutricionais adequadas, a produção de frutos em tomateiro não está restrita pela falta de fotoassimilados e há pesquisas que evidenciam incrementos nas quantidades de fotoassimilados que chegam aos frutos quando se reduz o número de folhas. Para Tanaka e Fujita (1974), o tomateiro possui uma quantidade excessiva de folhas sob ambiente protegido, o que provoca o auto sombreamento e reduz o estabelecimento dos frutos. A eliminação de folhas favoreceria a produção de fotoassimilados pela melhor distribuição e captação de radiação solar ao reduzir o

grau de sobreposição e sombreamento entre as folhas. Essa prática teria efeito similar ao provocado pela variação de espaçamento entre plantas que podem conduzir ao aumento de rendimento.

Marcano (1996), trabalhando com o efeito de diferentes níveis de desfolhamento sobre o número e massa dos frutos por planta de tomateiro de hábito de crescimento determinado, observou que essas variáveis foram afetadas pela época em que ocorreu o desfolhamento e pela intensidade do mesmo. Todos os níveis de desfolhamento reduziram o rendimento de frutos e quanto mais intensa a desfolha menor a massa média de frutos.

Entretanto, Martinez et al. (2001) observaram que todos os tratamentos com desfolhamento conduziram ao aumento no rendimento final da cultura do tomateiro de hábito de crescimento indeterminado quando comparado com o tratamento sem desfolha.

4.4 Fases de Aplicação

Os valores da composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) são negativos, ou seja, quanto mais próximo de zero maior a quantidade de ^{13}C que existe em cada órgão da planta. Nota-se que, pelos resultados obtido, detectou-se diferença significativa entre o ápice e o caule com média de valor isotópico de 138,07‰ e 92,44‰, respectivamente (Tabela 4). Esse fato mostra que a planta estava no seu alto nível metabólico de desenvolvimento, que quando a folha 2 foi enriquecida, a distribuição de ^{13}C -fotossintetizado foi alta apresentando alta concentração de ^{13}C no caule, devido ao movimento dos fotoassimilados no floema até alcançar o ápice, onde a planta requer maior concentração de energia para continuar se desenvolvendo. A raiz, por sua vez, também atua como dreno, só que não com a mesma intensidade do ápice.

Durante a fase vegetativa, os maiores drenos são as raízes e ápices caulinares e na fase reprodutiva, os frutos se tornam dominantes, sendo que as fontes translocam fotoassimilados, preferencialmente, para drenos com os quais elas têm conexão vascular direta. O carregamento do floema na região da fonte envolve o movimento dos produtos dos cloroplastos nas células do mesófilo para as células do tubo crivado e este processo ocorre nas nervuras terminais das folhas (ZHANG et al., 2005).

A partição é definida como a distribuição diferencial de fotoassimilados pelos diferentes órgãos da planta e, portanto, determina o modelo de crescimento da planta, que pode ser balanceado entre parte aérea e sistema radicular. A pressão de turgescência no floema e os mensageiros químicos, como hormônios vegetais e nutrientes são fatores que também controlam a relação fonte/dreno de assimilados (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Tabela 4 - Valores de $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase vegetativa. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.

Fase Vegetativa	$\delta^{13}\text{C}$ médio (‰)
Raiz	-11,61 b
Caule	92,44 a
Cotiledonares	-26,10 bc
Folha1	-27,32 c
Folha2	- -
Folha3	-9,74 b
Ápice	138,07 a
EPM¹	14,42
Valor de P	<0,0001

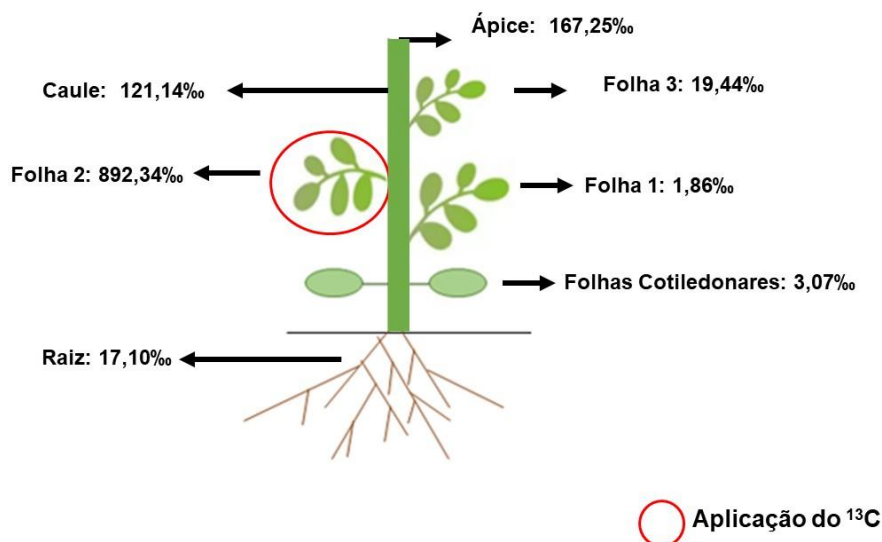
¹Erro padrão médio;

*Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Por conveniência numérica, Farquhar e Richards (1984) propuseram a utilização da discriminação isotópica como unidade ao invés da composição ou razão isotópica de ^{13}C em plantas. O valor (Δ) dá indicação direta da grandeza do fracionamento isotópico entre o produto ou dreno (planta) e a fonte ou substrato (C-CO_2 atmosférico). Através da discriminação isotópica podemos observar a relação fonte-dreno no caminhamento do ^{13}C por dentro da planta de tomate, no qual avaliamos a mudança do valor natural de cada órgão da planta com a diferença do valor que a mesma obteve após o enriquecimento de ^{13}C .

Na fase vegetativa pela discriminação observa-se que a folha 2, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu valor de 892,34‰, passando para o ápice com 167,25‰, caule 121,14‰, folha 3 19,44‰, raiz 17,10‰, folhas cotiledonares 3,07‰ e menor valor na folha 1 com 1,86‰ (Figura 6).

Figura 6 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase vegetativa. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



No floema, a seiva não é transportada apenas na direção ascendente ou descendente e a translocação no floema não é determinada pela gravidade. As folhas-fonte preferencialmente suprem os drenos com os quais elas possuem conexões vasculares diretas. No sistema da parte aérea, por exemplo, uma determinada folha será, em geral, conectada a outras folhas abaixo ou acima no caule, por meio do sistema vascular. A interferência nas rotas de translocação provocada por poda ou ferimentos pode alterar os padrões estabelecidos por proximidade e conexões vasculares descritos acima e assumem algumas das funções metabólicas críticas, como a síntese proteica, que são reduzidas ou perdidas durante a diferenciação dos elementos crivados. A seiva do elemento de tubo crivado é rica em açúcares e outras moléculas orgânicas (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Bledsoe (2006), em plantas de tomate, relata que as raízes laterais do mesmo lado das folhas que receberam o $^{13}\text{CO}_2$ apresentaram maior ^{13}C na sua biomassa do que as raízes opostas à essa folha. As raízes mais longas eram drenos que acumulavam mais ^{13}C , mas, ao contrário, apenas quando essas raízes eram verticalmente alinhadas às folhas expostas. O transporte setorial de carbono em nosso estudo concorda com pesquisas anteriores (SHEA; WATSON, 1989; MURPHY;

WATSON, 1996; PRESTON, 1998; LI et al., 2000; ALKIO et al., 2005). Por exemplo, Murphy e Watson (1996) mostraram em *Coleus rehneltianus* que o movimento de assimilação de carbono ocorreu apenas em setores verticais específicos, das folhas para as raízes. No tomateiro, os feixes vasculares entram e saem de contato ao longo do comprimento da haste (DIMOND, 1966). O transporte setorial ocorre um pouco mais fraco nas folhas superiores porque existe uma extensa liberação apoplástica (fora da membrana plasmática) e recuperação dos constituintes do floema ao longo da via vascular (ESCHRICH et al., 1972; MINCHIN; THORPE, 1984, 1987; van BEL, 2003; van BEL et al., 2002; THORPE et al., 2005). Embora isso possa facilitar o aumento do compartilhamento de recursos laterais à medida que a área de contato vascular aumenta, não encontramos evidências de que a fotossíntese das folhas superiores resulte no aumento do acúmulo de ^{13}C em raízes não alinhadas verticalmente.

Notou-se que a alocação de fotoassimilados em plantas com ausência de folhas, flores, frutos e sementes, plantas de folha caduca, possibilitam o estoque de reservas em órgãos como ramos e raízes. Estas reservas podem ser na forma de amido e sacarose, sendo o primeiro, o carboidrato de reserva mais abundante encontrado em folhas, caules, raízes, flores, frutos e sementes, sendo utilizadas como fonte de energia durante períodos de dormência, estresse ou início de crescimento (HOLTEKJØLEN et al., 2008).

Shishido et al. (1999) indicaram que a relação fonte-dreno em plantas de tomate é formada, independentemente, entre cada folha-fonte e todos os drenos, ou entre cada dreno e todas as folhas-fonte e que o transporte desses assimilados varia devido à sua distância e posição relativa às folhas-fonte (SHISHIDO; HORI, 1991; SHISHIDO et al., 1999).

A força do dreno pode ser definida como a capacidade de cada dreno para acumular assimilados de folhas-fonte (SHISHIDO et al., 1999). De acordo com nossos resultados, a parcela de cada folha na alimentação de um determinado dreno também pode depender da distância do mesmo (SHISHIDO; HORI, 1991; SHISHIDO et al., 1999). Além disso, as raízes e os tecidos vegetais apicais podem competir como órgãos dreno com os frutos para importação de assimilados das folhas, basal e apical, respectivamente.

A direção da translocação de assimilados muda com o estágio de desenvolvimento das folhas. Conforme relatado por Dickson e Isebrand (1991), as

folhas apicais totalmente desenvolvidas exportam carboidratos, principalmente, para folhas mais jovens e as folhas basais fornecem carboidratos para as raízes e as folhas intermediárias, em ambos os sentidos.

Na fase de inflorescência (Tabela 5) realizou-se aplicações de $^{13}\text{CO}_2$ em três diferentes posições das folhas, referente ao racemo. Quando a aplicação $^{13}\text{CO}_2$ ocorreu na folha 12, logo abaixo do racemo, do lado oposto, nota-se valor significativo para o racemo 2, ápice, racemo 1, caule, seguido das folhas 3, 4, 2 e 1, com média de -18,98‰, -25,19‰, -25,38‰, -25,43‰, -29,05‰, -29,31‰, -29,63‰ e -29,73‰, respectivamente, mostrando a redução do sinal até chegar ao teor normal, abundância natural da planta C3.

Nota-se que os valores das folhas ao redor da folha aplicada de $^{13}\text{CO}_2$, apresentaram valores menores do que o valor natural isotópico da folha de tomate - 29,18‰, apresentando valor de -30‰ chegando até a -31‰. Outros trabalhos, como exemplo figo e maracujá realizado por Silva (2011) e Vasconcellos (2001) respectivamente, também obtiveram valores iguais a estes, mas não citando o motivo disso ter ocorrido, nestes trabalhos, pode ter sido devido ao estresse da planta durante a aplicação, pois os demais fatores não variaram. Como ambos os trabalhos tiveram o objetivo de observar a translocação de fotoassimilados nos frutos, para qualidade e aumento de produção, as folhas não foram consideradas, talvez por isso não enfatizaram este efeito.

Tabela 5 - Valores de $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de inflorescência. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.

Fase Inflorescência	$\Delta^{13}\text{C}$ médio (‰)		
	Abaixo	Acima	Entre os Racemos
Raiz	-29,98 bcde	-28,76 ab	-29,21 bcde
Caule	-25,43 abc	-26,81 ab	-29,26 cde
Folha1	-29,73 abcde	-29,09 abcd	-30,16 abcd
Folha2	-29,63 abcde	-29,33 abcd	-29,76 abc
Folha3	-29,05 abcd	-29,02 abc	-29,40 ab
Folha4	-29,31 abcde	-29,74 abcd	-30,22 abcd
Folha5	-30,53 cde	-30,10 bcd	-30,69 bcde
Folha6	-31,00 de	-30,30 bcd	-31,40 e
Folha7	-31,05 e	-30,45 bcd	-31,12 cde
Folha8	-31,14 e	-30,49 bcd	-31,12 cde
Folha9	-30,85 cde	-30,64 cd	-31,17 cde
Folha10	-30,45 cde	-30,74 d	-30,70 bcde
Folha11	-29,93 bcde	-30,35 bcd	-
Folha12	-	-27,92 ab	-31,37 de
Folha13	-30,22 bcde	-	-29,77 abc
Ápice	-25,19 ab	-25,83 a	-11,58 a
Racemo1	-25,38 ab	-28,84 abc	-28,91 abcde
Racemo2	-18,98 a	-28,78 abc	-29,53 cde
EPM¹	1,8818	0,8882	0,5223
Valor de P	<0,0001	<0,0001	<0,0001

¹Erro padrão médio;

*Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

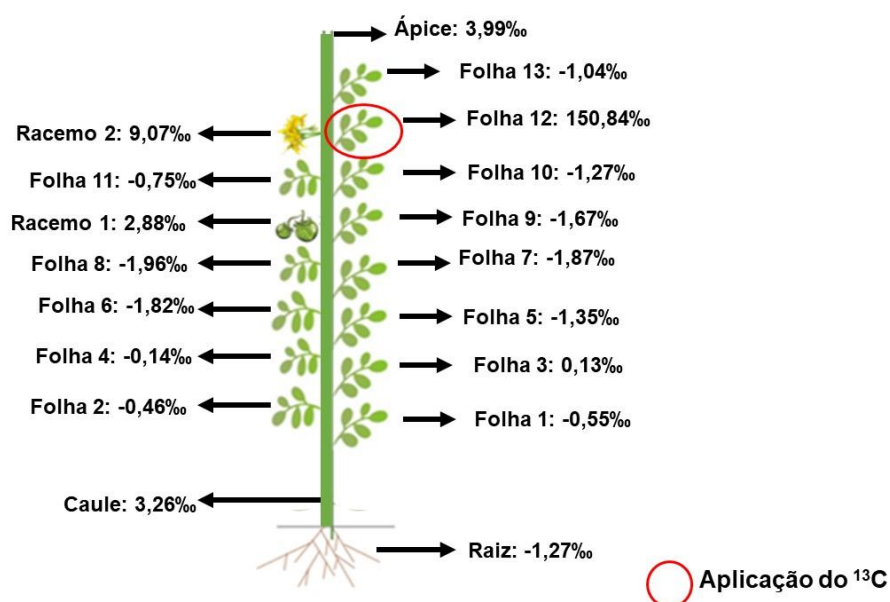
Quando a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ foi na folha 13, posição acima do racemo 2, o ápice apresentou maior destaque na diferença significativa com média de -25,83‰, seguido do caule com -26,81‰, raiz -28,76‰, racemo 2 com -28,78‰, racemo 1 com -28,84‰, folha 3 -29,02‰, folha 1 -29,09‰, folha 2 -29,33‰ e folha 4 -29,74‰, o que nessa posição podemos notar a predominância de proximidade entre a fonte e o dreno, entre a folha aplicada e o ápice, distribuindo o sinal pelo caule. A raiz também atuou como dreno e também os racemos subsequentes, diminuindo nas folhas até encontrar o equilíbrio, perdendo o sinal de ^{13}C .

Quando ocorreu a aplicação $^{13}\text{CO}_2$ na folha 11 que se encontra entre dois racemos do mesmo lado da folha e o racemo 1 encontrava-se em início de frutificação e o racemo 2 em estágio de inflorescência, observou-se valor significativo de $\delta^{13}\text{C}$ de -11,58‰ no ápice, -28,91‰ no racemo 1 que estava na fase de início de frutificação mais distante da folha aplicada, seguido da folha 3 -29,40‰, folha 2 -29,76‰ e folha

1 -30,16‰. Nota-se que as folhas basais da planta de tomate, em todas as aplicações de $^{13}\text{CO}_2$, se tornam um dreno, mesmo que com baixa necessidade de fotoassimilados. Talvez isso possa ocorrer quando a folha deixa de produzir fotoassimilados na quantidade necessária e entra na fase de senescência.

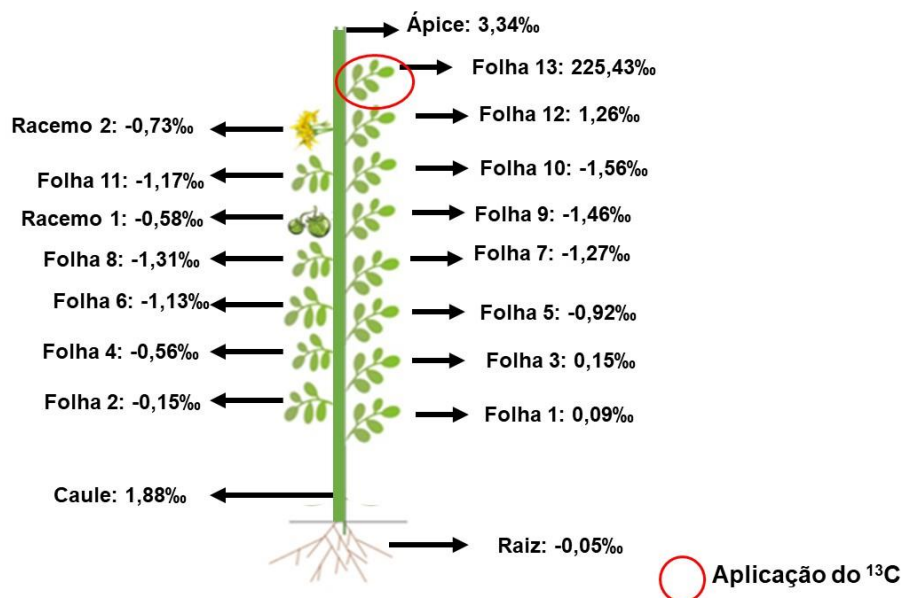
Na fase de inflorescência, a aplicação na folha abaixo do racemo, através da discriminação observa-se que a folha 12, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu um valor de 150,84‰, passando para o racemo que apresentava inflorescência 9,07‰, ápice com 3,99‰, caule 3,26‰, racemo no início de frutificação 2,88‰ e menor valor na folha 3 com 0,13‰, sendo que os demais órgãos não obtiveram traços de ^{13}C (Figura 7).

Figura 7 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de inflorescência, aplicação na folha abaixo do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



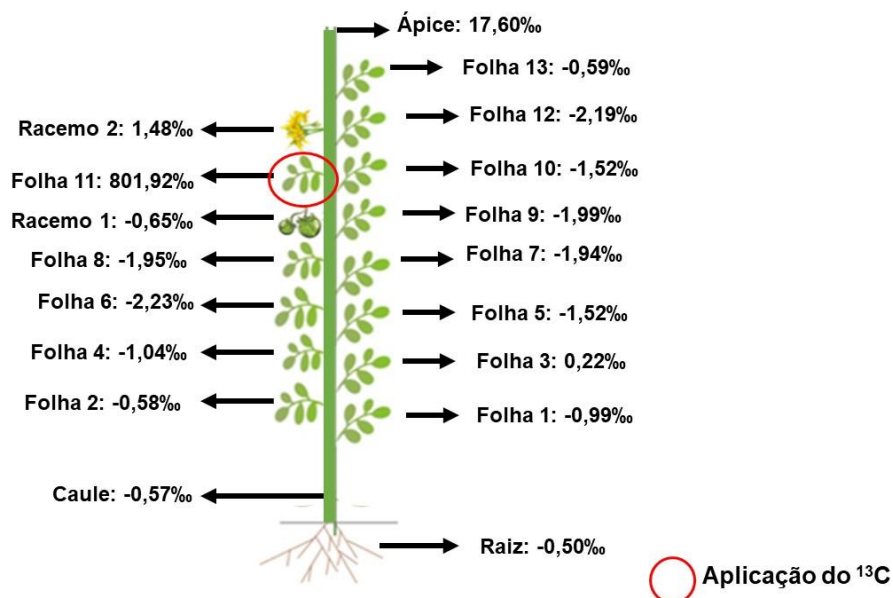
Na fase de inflorescência, a aplicação na folha acima do racemo, através da discriminação, observa-se que a folha 13, na qual ocorreu a aplicação de ^{13}C adquiriu valor de 225,43‰, passando para o ápice com 3,34‰, caule 1,88‰, folha 12 1,26‰, folha 3 com 0,15‰ e menor valor na folha 1 com 0,09‰, sendo que os demais órgãos não obtiveram traços do ^{13}C (Figura 8).

Figura 8 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de inflorescência, aplicação na folha acima do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



Na fase de inflorescência, a aplicação na folha entre os racemos, através da discriminação, observa-se que a folha 11, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu valor de 801,92‰, passando apenas para o ápice com 17,60‰ sendo que os demais órgãos não obtiveram traços de ^{13}C (Figura 9).

Figura 9 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de inflorescência, aplicação na folha entre os racemos. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



A quantidade de exportação de fotoassimilados depende da composição do ramo e tipo de ápice. A distância de translocação entre ramos e a conexão entre os feixes vasculares são mais simples em ramos mais jovens que em ramos mais velhos (TENG et al., 2002) e os resultados encontrados confirmam estas afirmações, como mostrado pela alta quantidade de ^{13}C na parte mediana e apical que são próximas ao local de exposição do ^{13}C no ramo. A relação fonte–dreno depende do grau de exposição à luz, localização das folhas no dossel e da produção. Os novos órgãos com altas taxas de crescimento são referidos como centros de crescimento que governam a atividade relativa ou capacidade da fonte. Estes diferentes centros de crescimento podem influenciar o padrão de assimilação e distribuição de fotoassimilados, corroborando com os maiores valores de ^{13}C encontrados nas regiões apicais da planta (QUINLAN; WEAVER, 1970; QUINLAN; PRESTON, 1971).

Estudos feito por Barzegar et al. (2013) indicaram que a fotossíntese das folhas basais (ou seja, da folha 3) diminuiu, presumivelmente, devido ao início da senescência; o marcador ^{13}C foi distribuído a partir de folhas mais próximas ao ápice, isto é, folha 12, principalmente, para os tecidos apicais em crescimento e que o excesso de ^{13}C foi mais alto nas folhas intermediárias (ou seja, a folha 8) e nos

frutos localizados na região intermediária, por exemplo, 7º nó, que parece ser o mais eficiente, ou seja, ocorre alto estoque de assimilados enriquecidos.

Quando foi realizada a aplicação $^{13}\text{CO}_2$ no início de frutificação (Tabela 6) observou-se comportamento semelhante com a da fase de inflorescência. Quando a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$ ocorreu na folha 6, logo abaixo do racemo 1, oposta a ele, nota-se valor significativo, com média de -14,24‰ no racemo 1, seguido do ápice com uma média de -27,69‰, raiz com -28,54‰ e racemo 2 -29,27‰, mostrando que esta posição da folha está relacionada com a partição de fotoassimilados, agindo como um dreno forte em relação aos demais que não apresentaram diferença.

Tabela 6 - Valores de $\delta^{13}\text{C}$ nas partições de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de início de frutificação. Sakata Seed Sudamerica Ltda, Bragança Paulista/SP, 2017.

Fase Início da Frutificação	$\delta^{13}\text{C}$ médio (‰)		
	Abaixo	Acima	Entre os Racemos
Raiz	-28,54 abc	-29,02 abcde	-28,90 bcd
Caule	-29,88 bcdef	-24,72 abcd	-28,20 bcd
Folha1	-30,16 bcdef	-30,08 bcdef	-30,33 defg
Folha2	-30,25 bcdef	-30,09 bcdef	-30,02 cdef
Folha3	-29,43 bcde	-29,68 abcdef	-29,51 bcde
Folha4	-30,34 bcdef	-31,05 bcdef	-30,50 efghi
Folha5	-30,46 bcdef	-31,39 def	-31,38 defgh
Folha6	- -	-31,36 f	-31,27 l
Folha7	-31,08 ef	- -	-31,27 hi
Folha8	-30,88 Bcdef	-31,36 f	- -
Folha9	-31,32 f	-31,14 ef	-31,22 ghi
Folha10	-31,01 def	-31,06 cdef	-31,52 l
Folha11	-31,01 def	-31,37 f	-31,35 l
Folha12	-30,65 cdef	-29,67 bcdef	-30,92 fghi
Folha13	-30,04 bcdef	-29,61 bcdef	-19,29 b
Folha14	-30,37 bcdef	-16,50 abc	-26,18 bc
Ápice	-27,69 ab	-4,34 a	4,71 a
Racemo1	-14,24 a	-20,52 ab	-29,05 bcd
Racemo2	-29,27 bcd	-17,91 ab	-26,70 bc
EPM¹	1,0354	4,0142	2,0130
Valor de P	<0,0001	<0,0001	<0,0001

¹Erro padrão médio;

*Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna.

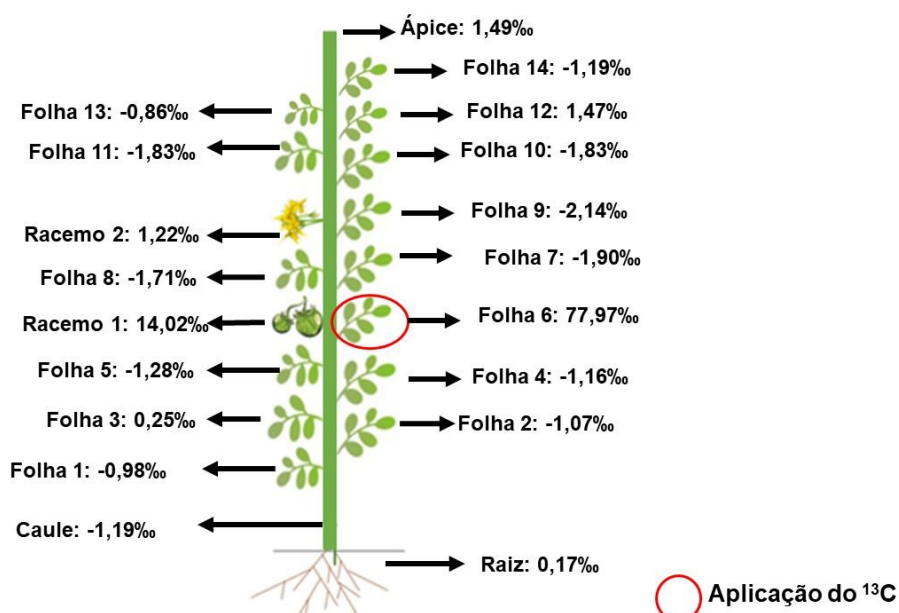
Quando a aplicação $^{13}\text{CO}_2$ foi na folha 7, posição acima do racemo 1, o ápice e a folha 14 apresentaram diferença significativa com média de -4,34‰ e -16,50‰, respectivamente, além do racemo 1 com -20,52‰ e racemo 2 com -20,52‰, presente

no caule com -24,72‰, chegando até a raiz com -29,02‰ notando que esse acúmulo ocorreu na parte superior da planta, para seu desenvolvimento.

Na posição intermediária entre os racemos, na folha 8, o ápice se destacou com média significativa de -4,71‰, estando todo ^{13}C acumulado no meristema caulinar, onde está presente um conjunto de células pequenas e indiferenciadas com características embrionárias que desempenham papel na formação de tecidos e, conseqüentemente, sem nenhum órgão definido. Assim, atuando como um dreno forte para conseguir se desenvolver, seja num ramo vegetativo ou reprodutivo.

Na fase de início de frutificação, a aplicação na folha abaixo do racemo, através da discriminação, observa-se que a folha 6, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu um valor de 77,97‰, passando para o racemo na planta que se encontrava no início de frutificação 9,07‰, ápice com 1,49‰, raiz 0,17‰ e menor valor na folha 3 com 0,13‰, sendo que os demais órgãos não obtiveram traços do ^{13}C (Figura 10).

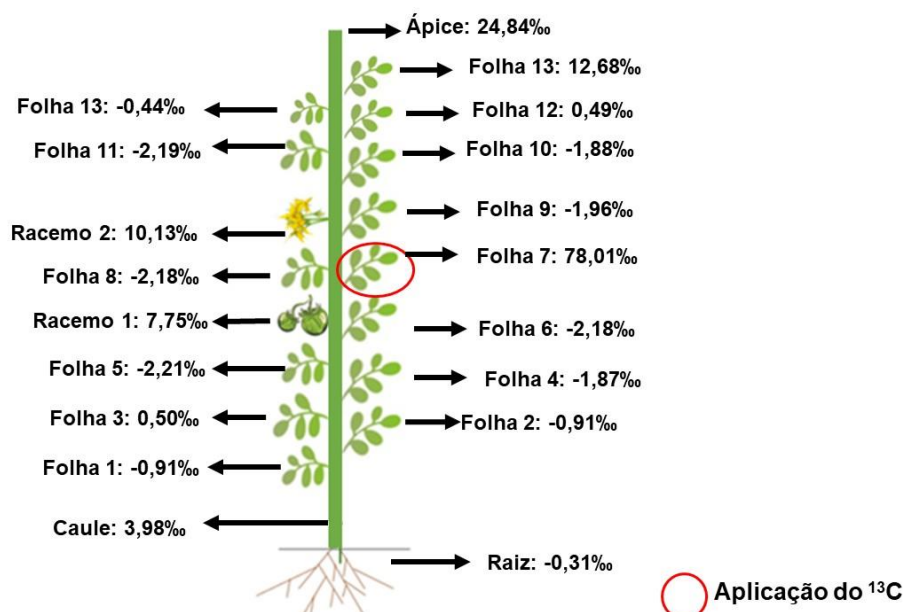
Figura 10 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de início de frutificação, aplicação na folha abaixo do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



No início da frutificação, a aplicação na folha acima do racemo, através da discriminação, observa-se que a folha 7, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu valor de 78,01‰, passando para o ápice com 24,84‰, folha 14 com 12,68‰, racemo

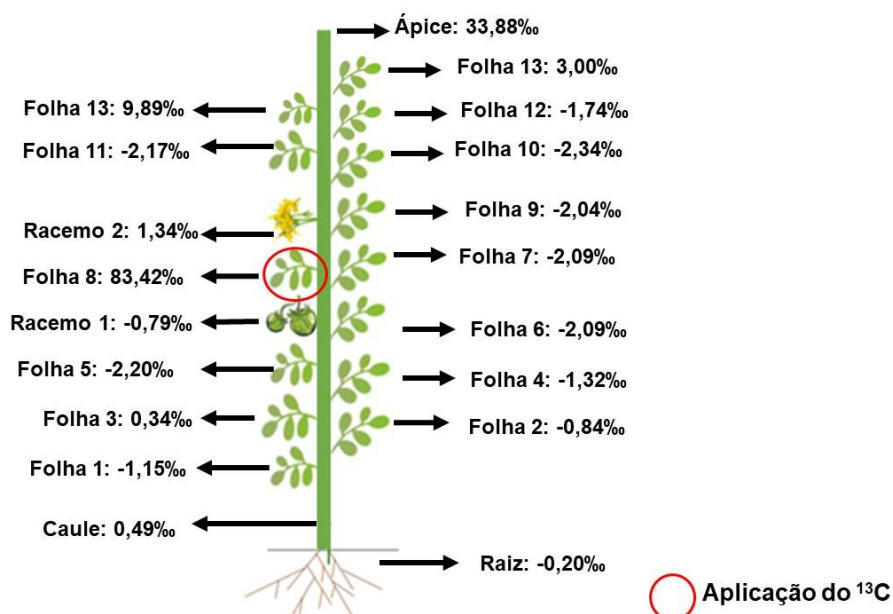
que apresentava inflorescência 10,13‰, racemo que apresentava início de frutificação 7,75‰ e o caule 1,88‰, sendo que os demais órgãos não obtiveram traços do ^{13}C (Figura 11).

Figura 11 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de início de frutificação, aplicação na folha acima do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



Na de início de frutificação, a aplicação na folha entre os racemos, através da discriminação, observa-se que a folha 8, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu valor de 83,42‰, passando para o ápice com 33,88‰, folha 13 com 9,89‰, folha 14 com 3,00‰, racemo que apresentava a inflorescência 1,34‰, racemo que apresentava início de frutificação 7,75‰ e o caule 0,49‰, sendo que os demais órgãos não obtiveram traços do ^{13}C (Figura 12).

Figura 12 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de início de frutificação, aplicação na folha entre os racemos. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



Apesar da grande demanda de fotoassimilados gerada pelas brotações presentes na planta, o padrão de alocação de fotoassimilados para o ápice meristemático foi mantido, contudo foram verificadas menores quantidades de ^{13}C quando comparadas com a planta com menos tecidos drenos. Nos tecidos fotossinteticamente ativos, como folhas maduras, a produção de carboidratos é maior do que a necessidade para manutenção do seu metabolismo e crescimento. Desta forma, exportam excedentes, na forma de sacarose para tecidos que são fotossinteticamente menos ativos ou inativos, como folhas jovens, raízes, cachos ou ramos (DANTAS et al., 2007).

Na fase de colheita (Tabela 7), a planta se encontrava com 5 racemos, todos com frutos bem desenvolvidos, sendo os primeiros na mudança de coloração e 16 folhas, o que dificulta a dissipação do traçador, ficando diluído em todas elas, não tendo um dreno com maior necessidade. Na folha 6, a aplicação $^{13}\text{CO}_2$ ocorreu na posição abaixo ao racemo, assim, observa-se que o caule apresentou maior sinal de ^{13}C , -28,37‰, encontrando-se ao longo dos vasos condutores, para fornecer os

fotoassimilados da melhor maneira que a planta necessite, seguido dos racemos 5 e 1, com -28,73‰, -28,64‰, raiz e os demais racemos e as folhas superiores.

Tabela 7 - Valores de $\delta^{13}\text{C}$ nas partições de fotoassimilados da planta de tomate híbrido. Ravena, na fase de colheita dos frutos. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.

Fase Colheita	$\delta^{13}\text{C}$ médio (‰)		
	Abaixo	Acima	Entre os Racemos
Raiz	-29,24 abcd	-29,71 abcde	-29,16 abc
Caule	-28,37 a	-29,32 abc	-28,13 a
Folha1	-30,84 def	-30,84 defg	-30,40 cd
Folha2	-31,50 f	-31,47 g	-31,10 d
Folha3	-31,57 f	-31,43 g	-31,05 d
Folha4	-31,28 ef	-31,34 g	-31,26 d
Folha5	-31,21 ef	-31,36 g	-30,89 d
Folha6	- -	-31,40 g	-31,14 d
Folha7	-31,04 def	- -	-30,91 d
Folha8	-31,13 ef	-30,92 efg	- -
Folha9	-30,80 cdef	-31,28 fg	-29,91 abcd
Folha10	-30,94 def	-30,73 cdefg	-30,29 bcd
Folha11	-31,03 def	-30,94 efg	-30,74 d
Folha12	-30,37 bcdef	-30,69 cdefg	-30,69 d
Folha13	-30,18 abcdef	-30,47 bcdefg	-30,37 cd
Folha14	-29,58 abcde	-30,02 abcdef	-30,19 bcd
Folha15	-29,78 abcdef	-30,45 bcdefg	-30,22 bcd
Folha16	-30,13 abcdef	-29,73 abcde	-30,18 bcd
Racemo1	-28,64 ab	-30,68 cdefg	-30,51 d
Racemo2	-29,53 abcde	-30,60 bcdefg	-30,36 cd
Racemo3	-29,76 abcdef	-29,45 abcd	-28,65 a
Racemo4	-29,01 abc	-29,30 ab	-28,81 ab
Racemo5	-28,73 ab	-28,88 a	-28,57 a
EPM¹	0,3448	0,2575	0,3698
Valor de P	<0,0001	<0,0001	<0,0001

¹Erro padrão médio;

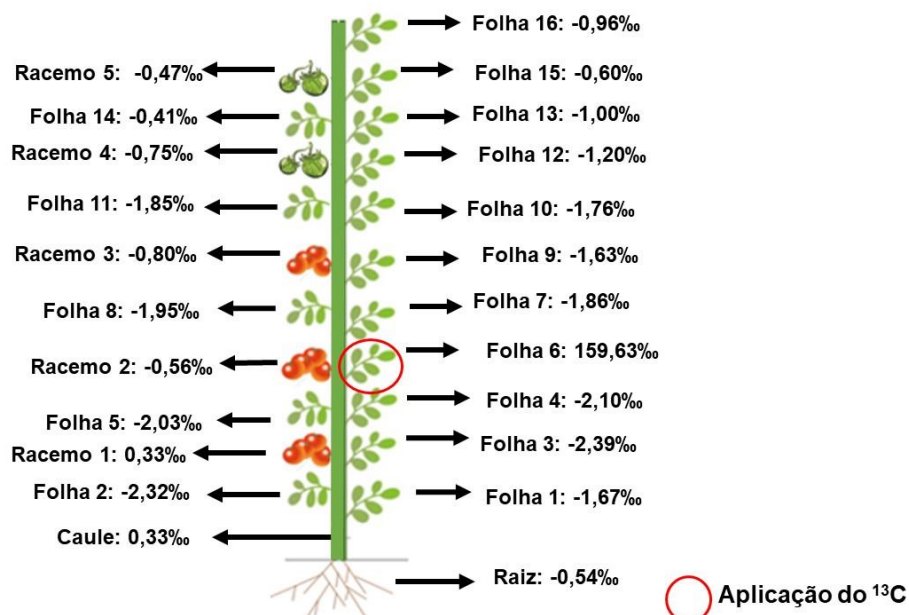
*Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Já quando a aplicação $^{13}\text{CO}_2$ ocorreu na folha 7, acima do racemo, percebe-se que o ^{13}C apresentou sinal no racemo 5, no qual ainda necessitava de mais fotoassimilados para se desenvolver, com uma média de -28,88‰, seguido do racemo 4 com -29,30‰, do caule -29,32‰ e raiz -29,71‰.

Nota-se que quando a aplicação ocorreu na folha 8, entre dois racemos, o destaque ocorreu no caule com média significativa de $-28,13\text{‰}$, racemos 5 e 4 - $28,57\text{‰}$ e $-28,81\text{‰}$, respectivamente, que ainda estão na fase de desenvolvimento dos frutos. Nota-se também, sinal na raiz com média de $-29,16\text{‰}$, notando que em todas as fases, a raiz continua em constante desenvolvimento.

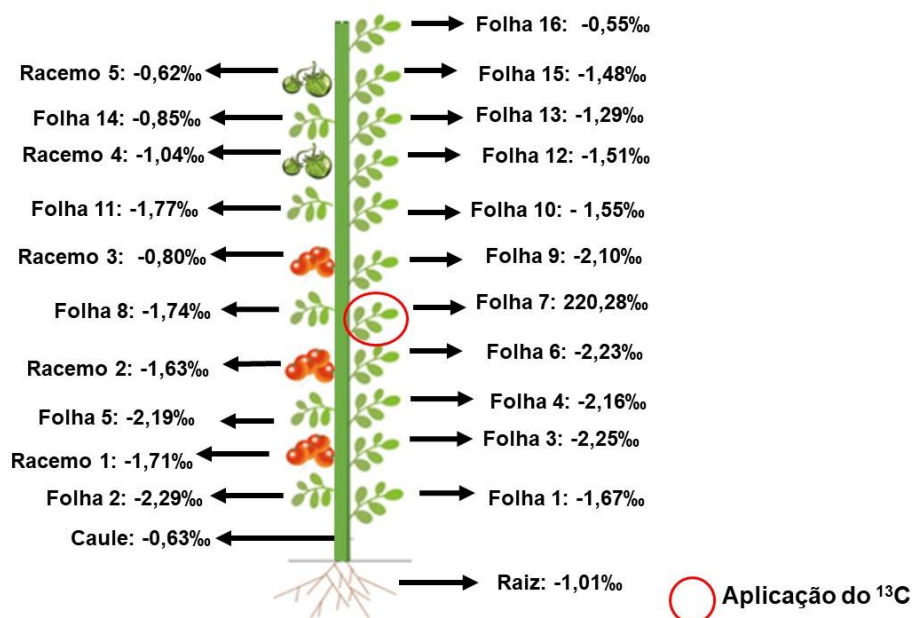
Na fase de colheita, os traços de ^{13}C se diluíram na planta inteira apresentando valores baixos quando encontrados na planta. Aplicação na folha abaixo do racemo, através da discriminação, observa-se que a folha 6, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu valor de $159,63\text{‰}$, passando para o caule com valor de $0,33\text{‰}$, no racemo 1 que apresentava na fase da colheita $0,33\text{‰}$, ápice com $1,49\text{‰}$, e menor valor no racemo 5 que apresentava frutos verdes com $0,24\text{‰}$, sendo que os demais órgãos não obtiveram traços de ^{13}C (Figura 13).

Figura 13 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de colheita, aplicação na folha abaixo do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



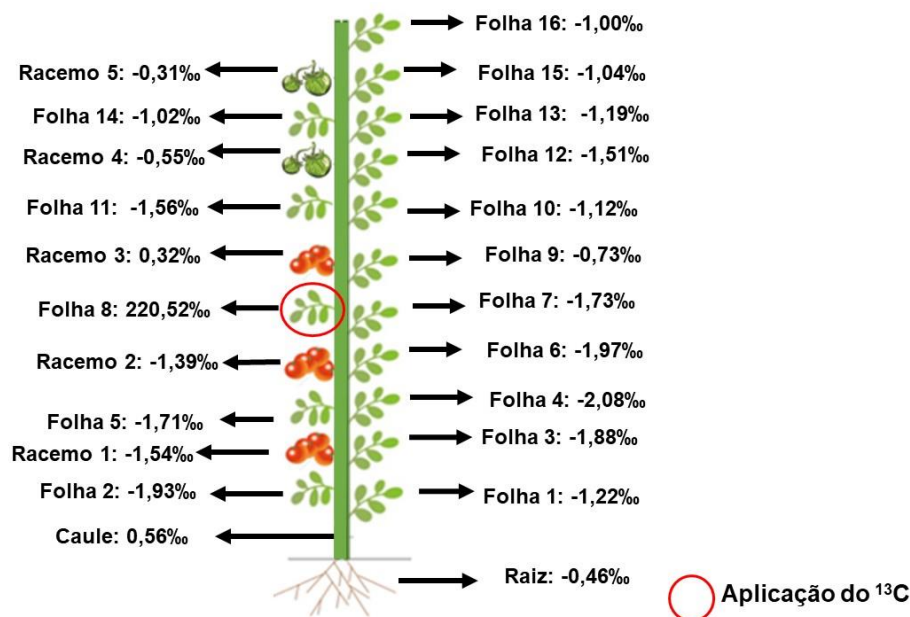
Na fase de colheita, a aplicação na folha abaixo do racemo, através da discriminação, observa-se que a folha 7, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu valor de $220,28\text{‰}$, apenas o racemo 5 que apresentava frutos verdes com $0,08\text{‰}$, sendo que os demais órgãos não obtiveram traços de ^{13}C (Figura 14).

Figura 14 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de colheita, aplicação na folha acima do racemo. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



Na fase de colheita, a aplicação na folha abaixo do racemo, através da discriminação, observa-se que a folha 8, na qual ocorreu aplicação de ^{13}C adquiriu valor de 220,52‰, os valores encontrados no caule foi de 0,56‰, no racemo 5, que apresentava frutos verdes, 0,40‰, racemo 3, que apresentava frutos verdes, 0,32‰ e racemo 4, que apresentava frutos verdes, 0,15‰, sendo que os demais órgãos não obtiveram traços do ^{13}C . Todos esses valores foram menores quando comparados às outras fases avaliadas que chegamos a obter valores acima de 10‰ (Figura 15).

Figura 15 - Discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ na partição de fotoassimilados da planta de tomate híbrido Ravena, na fase de colheita, aplicação na folha entre os racemos. Sakata Seed Sudamerica Ltda., Bragança Paulista/SP, 2017.



A força de um dreno pode ser determinada através de seu tamanho (massa total do tecido) e atividade (taxa de importação de assimilados), mas também, depende de outros fatores como suprimento de carboidratos, presença de outros drenos e resistência ao transporte ao longo do floema (THORPE; MINCHIM, 1996).

Fica evidente que a alocação de fotoassimilados em plantas onde não existem fortes órgãos drenos acontece para todas as partes da planta, possibilitando a esta, o armazenamento de reservas em órgãos lenhosos como ramos e raízes.

Após a alimentação de $^{11}\text{CO}_2$ em plantas de berinjela, Kikuchi et al. (2008) visualizaram que os fotoassimilados começaram a ser translocados para a parte inferior da planta, pelo caule, através do pecíolo da folha. Cerca de 40 minutos após a aplicação de $^{11}\text{CO}_2$, os fotoassimilados foram translocados para a parte superior da planta, atingindo o fruto em cerca de 70 minutos, após a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$, mas não conseguindo ser translocado para o ápice da planta. Além disso, os autores observaram com sucesso, o movimento de fotoassimilados [^{11}C] dentro do fruto. A intensidade do sinal ^{11}C no fruto aumentou gradualmente e sua distribuição não foi uniforme (KIKUCHI et al., 2008).

Em um relatório da análise de $^{14}\text{CO}_2$ da translocação de fotoassimilados em tomateiro, 90% de ^{14}C foram transformados em açúcares (HO et al., 1983; SHISHIDO

et al., 1990), fato este também observado por Kikuchi (2008). Hori e Shishido (1980) relataram que o caule e as raízes pareciam armazenar temporariamente os fotoassimilados e, então, distribuí-las às partes superiores. Os autores observaram padrão de translocação similar em berinjela, embora, uma série de experimentos tenham relatado a translocação de fotoassimilados da folha de origem para o fruto (MOORBY et al., 1974; SRINIVASA RAO, 1988) e a translocação de fotoassimilados dentro do fruto nunca foi relatado. Os dados que indicam a localização do fotoassimilado dentro do fruto de berinjela demonstraram claramente que a translocação de fotoassimilados estava relacionada à filotaxia e ao arranjo do sistema vascular. O conhecimento do padrão de distribuição de fotoassimilados dentro do fruto é importante para a compreensão da morfogênese, desenvolvimento e amadurecimento do fruto.

De acordo com Silva et al. (2011), planta de figo cv. Roxo de Valinhos, por ter seu hábito de crescimento modificado pelas podas drásticas anuais, apresenta crescimento vegetativo e fase reprodutiva concomitantes. Existe preferência na alocação de ^{13}C para as partes meristemáticas, seguidas pelos órgãos reprodutivos, sendo o sistema radicular o principal órgão de reserva.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Para o início do experimento houve a necessidade de desenvolver metodologia adequada que tornasse viável a parte prática do experimento e, conseqüentemente, atingir os objetivos propostos, pois os demais experimentos desenvolvidos na mesma Instituição, utilizaram câmaras de acrílico próprias para a aplicação do $^{13}\text{CO}_2$, o que para o tomateiro ficaria completamente inviável, pois além de ser pesada e correr o risco de causar danos à planta, teríamos apenas uma câmara para todo o experimento. Assim, com o tempo disponível não seria possível desenvolver todo o trabalho de campo e de laboratório.

A primeira ideia foi de utilizar saco plástico para substituir as câmaras de acrílico, mas algumas questões teriam que ser avaliadas como: a aplicação do $^{13}\text{CO}_2$ com agulha seria viável? O orifício aberto pela da agulha no saco plástico iria interferir na concentração de $^{13}\text{CO}_2$ nessa câmara adaptada? Conseguiríamos manter o gás dentro do saco pelo tempo necessário para a planta absorver o $^{13}\text{CO}_2$? Como poderíamos fixar e vedar o saco plástico na folha do tomateiro? Quanto tempo precisaríamos para aplicar o gás na folha e visualizaríamos no local desejado? Quanto tempo esse saco plástico poderia permanecer nessa folha? Foram muitas dúvidas, que aos poucos foram avaliadas e corrigidas a partir dos resultados obtidos.

Foi possível observar que o orifício aberto pela agulha de insulina muito pequeno e a perda de $^{13}\text{CO}_2$ era insignificante. A fixação do saco plástico à folha utilizando elástico de borracha bem amarrado em volta do pecíolo foliar vedaria completamente sem permitir a perda de gás e manter a câmara fixa à folha pelo período de tempo suficiente para a planta absorver o gás, além de conseguirmos desamarrar o elástico e retirar o saco plástico após a injeção de $^{13}\text{CO}_2$ sem causar dano à planta. Verificamos também, que o tempo máximo que as plantas de tomateiro suportaram a câmara sem interferir na fotossíntese foi de 30 minutos e que o melhor horário de coleta do material vegetal para posterior análise de ^{13}C seria 18 horas após a aplicação de $^{13}\text{CO}_2$.

Os resultados mostraram também que, houve diferença quando o $^{13}\text{CO}_2$ era aplicado nas diferentes posições da folha em relação ao racemo da planta de tomate, mudando também quanto as suas fases fenológicas.

Alguns produtores utilizam a prática da desfolha/poda ou desbrota que reduzem a área foliar e, assim, reduzindo o auto sombreamento e, também, o uso de diferentes espaçamentos ou densidades de plantas que têm sido preconizadas para obtenção de maior produtividade e de melhor qualidade dos frutos de tomateiro, além de diminuir o risco de contaminação por patógeno. Ou também, fazem o uso de produtos de efeitos fisiológicos para melhorar a eficiência da translocação de fotoassimilados, aumento da fitomassa e qualidade dos frutos, obtendo assim, melhor produtividade.

Através desse trabalho pudemos observar que o melhor momento para a realização dessas práticas seria: 1) aplicação de produtos para aumentar a produtividade: a fase de melhor resposta seria de florescimento ou no máximo início de frutificação, que é quando observamos a atividade das folhas para o crescimento dos frutos; 2) já para a realização da desfolha: quando os frutos atingirem o tamanho máximo e entram no início da fase de amadurecimento, mesmo verdes, pois, a contribuição das folhas para esses frutos, já não é significativa.

Mesmo conseguindo atingir o objetivo deste trabalho ficaram algumas dúvidas que surgiram ao longo da condução do experimento, como por exemplo, os resultados de -31‰ em folhas próximas à aquela que foi aplicado o $^{13}\text{CO}_2$, e que apresentava uma abundância natural em torno do -29‰ conseguiu diminuir mais ainda o número de ^{13}C ? Será que foi pelo estresse? Se tivéssemos aplicado CO_2 do ambiente, rico em ^{12}C em uma planta teríamos resultados semelhantes ou continuaríamos no -29‰? Será que os ^{13}C tem ligação maior carregando-os junto para o dreno necessitado? Ou será que essas plantas já eram -31‰, mas não podíamos coletar uma amostra da planta antes da aplicação de $^{13}\text{CO}_2$, para não causar estresse à planta.

Assim, verificamos que a pesquisa deve continuar a ser explorada, pois as dúvidas continuarão a surgir, levantando a curiosidade de nós, os pesquisadores, mostrando que a pesquisa não pode parar.

6 CONCLUSÃO

A partir dos resultados obtidos pode-se concluir que a folha que tem maior contribuição de fotoassimilados para o crescimento e desenvolvimento dos frutos de tomateiro híbrido Ravena foi a folha abaixo e oposta ao racemo, que apresentou a maior presença de $^{13}\text{CO}_2$, na fase de inflorescência e início da frutificação.

REFERÊNCIAS

- ALKIO, M. et al. Stress responses to polycyclic aromatic hydrocarbons in *Arabidopsis* include growth inhibition and hypersensitive response-like symptoms. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 421, p. 2983-2994, 2005.
- ALVARENGA, M.A.R. **Tomate: Produção em campo, em casa de vegetação e em hidroponia**. Lavras: Editora UFLA, 2013. 455 p. 2ª ed.
- AMARO, A.C.E. **Efeitos fisiológicos de fungicidas no desenvolvimento de plantas de pepino japonês enxertadas e não enxertadas cultivadas em ambiente protegido**. 2011. 86f. Dissertação (Mestrado em Horticultura) – Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2011.
- ANUÁRIO DA AGRICULTURA BRASILEIRA AGRIANUAL. Campo Grande: FNP Consultoria e Comércio, 2017. 494 p.
- BARRIE, A. Automated analysis of light-element stable isotopes by isotope ratio mass spectrometry. **Mass spectrometry of soils**, 1996.
- BARZEGAR, T. et al. ¹³C-labelling of leaf photoassimilates to study the source–sink relationship in two Iranian melon cultivars. **Scientia horticulturae**, v. 151, p. 157-164, 2013.
- BAWA, K. S.; WEBB, C. J. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. **American journal of botany**, p. 736-751, 1984.
- BENCKE, C.S.C.; MORELLATO, L. PATRÍCIA C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Brazilian Journal of Botany**, p. 269-275, 2002.
- BERGAMASCHI, H. **Temperatura x fotoperíodo sobre a fenologia das plantas**. UFRGS. Disponível em: < <http://www.ufrgs.br/agropfagrom>>. Acesso em: 22 janeiro 2008.
- BIDDULPH, S.; BIDDULPH, O.; CORY, R. Visual indications of upward movement of foliar-applied P³² and C¹⁴ in the phloem of the bean stem. **American Journal of Botany**, p. 648-652, 1958.
- BLEDSE, T.M.; ORIAN, Colin M. Vascular pathways constrain ¹³C accumulation in large root sinks of *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae). **American journal of botany**, v. 93, n. 6, p. 884-890, 2006.
- BRANDÃO FILHO, J.U.T.; GOTO, R.; GUIMARÃES, V.F.; HABERMANN, G.; RODRIGUES, J.D.; CALLEGARI, O. **Influência da enxertia nas trocas gasosas de dois híbridos de berinjela cultivados em ambiente protegido**. Horticultura Brasileira, Brasília, v. 21, n. 3, p. 474-477, 2003.
- BOWLING, D. R. et al. ¹³C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. **Oecologia**, v. 131, n. 1, p. 113-124, 2002.

CLELAND, E. E. et al. Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 37, p. 13740-13744, 2006.

CRAIG, H. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. **Geochimica et cosmochimica acta**, v. 12, n. 1-2, p. 133-149, 1957.

DANTAS, B. F.; RIBEIRO, L.S.; PEREIRA, M. S. **Teor de açúcares solúveis e insolúveis em folha de videiras, cv. Syrah, em diferentes posições no ramo e épocas do ano**. Revista Brasileira de Fruticultura, Jaboticabal, v. 29, n. 1, p. 42-47, 2007.

DELÉENS, E.; CLIQUET, J. B.; PRIOUL, J. L. Use of ^{13}C and ^{15}N plant label near natural abundance for monitoring carbon and nitrogen partitioning. **Functional Plant Biology**, v. 21, n. 2, p. 133-146, 1994.

DEMNITZ-KING, A. C. **Sucrose metabolism in relation to import and compartmentation of carbohydrates in developing tomato fruit (*Lycopersicon Spp.*)**. 1993. Tese de Doutorado. Imperial College London (University of London).

DICKSON, R. E.; ISEBRANDS, J. G. Leaves as regulators of stress response. In: **Response of plants to multiple stresses**. 1991. p. 3-34.

DIMOND, A. E. Pressure and flow relations in vascular bundles of the tomato plant. **Plant Physiology**, v. 41, n. 1, p. 119-131, 1966.

DUCATTI, C. **Isótopos Estáveis ambientais**. Botucatu, Instituto de Biociências, 2012, 201p., apostila.

EHLERINGER, J. R.; HALL, A. E.; FARQUHAR, G. D. Stable isotopes and plant carbon-water relations. **New York: Academic Press**, 1993. 555 p.

ENGEL, V. L. et al. Reproductive phenology of Atlantic forest tree species in Brazil: an eleven year study. **Tropical ecology**, v. 46, n. 1, p. 1-16, 2005.

ESCHRICH, W.; EVERT, Ray F.; YOUNG, John H. Solution flow in tubular semipermeable membranes. **Planta**, v. 107, n. 4, p. 279-300, 1972.

FALCÃO, M. A.; CLEMENT, C. R.; GOMES, J. B. M. **Fenologia e produtividade da sorva (*Couma utilis* (mart.) MUELL. ARG.) na Amazônia a central**. Acta Botânica Brasília, São Paulo, v. 17, n. 4, p. 541-547, 2003.

FARQUHAR, G. D.; EHLERINGER, J. R.; HUBICK, K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual review of plant biology**, v. 40, n. 1, p. 503-537, 1989.

FARQUHAR, G. D. et al. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In: **Stable isotopes in ecological research**. Springer, New York, NY, 1989. p. 21-40.

FARQUHAR, G. D.; RICHARDS, R. A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. **Functional Plant Biology**, v. 11, n. 6, p. 539-552, 1984.

FARQUHAR, G. D. On the nature of carbon isotope discrimination in C4 species. **Functional Plant Biology**, v. 10, n. 2, p. 205-226, 1983.

FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: **Physiological plant ecology II**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1982. p. 549-587.

FERRAZ, D. K. **Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP**. Revista Brasileira de Biologia, São Paulo, v. 59, n. 2, p. 305-317, 1999.

FILGUEIRA, F.A.R. **Novo manual de olericultura: agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças**. 3 ed. Viçosa: UFV, 2008. 412p.

FILGUEIRA, F.A.R. **Novo manual de olericultura: agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças**. 3. ed. Viçosa: Edidora UFV, 2007. 421p.

FISCH, S. T. V.; NOGUEIRA JR, L. R.; MANTOVANI, W. **Fenologia reprodutiva de *Euterpe edulis* mart. na Mata Atlântica (Reserva ecológica do Trabiçu, Pindamonhangaba-SP)**. Revista Biociência de Taubaté, Taubaté, v. 6, n. 2, p. 31-37, 2000.

FOURNIER, L. A. Um método quantitativo para la medición de características 522 fragmentation: a synthesis. **Global Ecol. Biogeogr**, v. 16, p. 265-280, 1974.

FOYER, C. H.; GALTIER, N. Source-sink interaction and communication in leaves. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A.A. (ed.) Source-sink relations. **New York: Marcel Dekker Inc.**, 1996. p 311-340.

GANNES, L. Z.; DEL RIO, C. Martinez; KOCH, P. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. **Comparative biochemistry and physiology Part A: Molecular & integrative physiology**, v. 119, n. 3, p. 725-737, 1998.

GLOBO RURAL, REDAÇÃO. **11 curiosidades sobre tomate**. In: Revista GLOBO RURAL/Hortifruti, Editora Globo, São Paulo, 2015. Disponível em: <<http://revistagloborural.globo.com/Noticias/Agricultura/Hortifruti/noticia/2015/03/11-curiosidades-sobre-tomate.html>>.

GUSMÃO, SAL; PÁDUA JG; GUSMÃO MA; BRAZ LT. 2000. **Efeito da densidade de plantio e forma de tutoramento na produção de tomateiro tipo "cereja"**. Horticultura Brasileira, v.18, Suplemento.

HAYWARD, H.E. "The Structure of Economic Plante". (1938) **McMillan Co.**, New York, p. 550.

HEWITT, J. D.; MARRUSH, M. Remobilization of nonstructural carbohydrates from vegetative tissues to fruits in tomato. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, 1986.

HOLTEKJØ LEN, A. K.; UHLEN, A. K.; KNUTSEN, S. H. Barley carbohydrate composition varies with genetic and abiotic factors. **Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science**, v. 58, n. 1, p. 27-34, 2008.

HO, J-Y. et al. The root-knot nematode resistance gene (Mi) in tomato: construction of a molecular linkage map and identification of dominant cDNA markers in resistant genotypes. **The Plant Journal**, v. 2, n. 6, p. 971-982, 1992.

HO, L. C. Source/sink regulation. **Transport of photoassimilate**, p. 306-343, 1989.

HO, L. C. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 39, n. 1, p. 355-378, 1988.

HO, L. C.; HEWITT, J. D. Fruit development. In: **The tomato crop**. Springer, Dordrecht, 1986. p. 201-239.

HO, L. C. Partitioning of assimilates in fruiting tomato plants. **Plant Growth Regulation**, v. 2, n. 4, p. 277-285, 1984.

HO, L. C.; SJUT, V.; HOAD, G. V. The effect of assimilate supply on fruit growth and hormone levels in tomato plants. **Plant Growth Regulation**, v. 1, n. 3, p. 155-171, 1982.

HO, LiC; BAKER, D. A. Regulation of loading and unloading in long distance transport systems. **Physiologia plantarum**, v. 56, n. 2, p. 225-230, 1982.

HO, L. C.; PEEL, A. J. Transport of ¹⁴C-labelled assimilates and ³²P-labelled phosphate in *Salix viminalis* in relation to phyllotaxis and leaf age. **Annals of Botany**, v. 33, n. 4, p. 743-751, 1969.

HURD, R. G.; GAY, A. P.; MOUNTIFIELD, A. C. The effect of partial flower removal on the relation between root, shoot and fruit growth in the indeterminate tomato. **Annals of Applied Biology**, v. 93, n. 1, p. 77-89, 1979.

HURD, R. G.; COOPER, A. J. The effect of early low temperature treatment on the yield of single-inflorescence tomatoes. **Journal of Horticultural Science**, v. 45, n. 1, p. 19-27, 1970.

IBGE. **Levantamento sistemático da produção agrícola**. Pesquisa mensal de previsão e acompanhamento das safras agrícolas no ano civil. Rio de Janeiro, v. 27 n. 11, p. 1-86, nov. 2014.

JANZEN, D. H. Seeding patterns of tropical trees. **Tropical trees as living systems**, p. 83-128, 1978.

JONES, H.; MARTIN, R. V.; PORTER, Helen K. Translocation of ¹⁴carbon in tobacco following assimilation of ¹⁴carbon dioxide by a single leaf. **Annals of Botany**, v. 23, n. 4, p. 493-508, 1959.

JOY, K. W. Translocation in Sugar-beet: I. ASSIMILATION OF $^{14}\text{CO}_2$ AND DISTRIBUTION OF MATERIALS FROM LEAVES. **Journal of Experimental Botany**, v. 15, n. 3, p. 485-494, 1964.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452P.

KHAN, A. A.; SAGAR, G. R. Changing patterns of distribution of the products of photosynthesis in the tomato plant with respect to time and to the age of a leaf. **Annals of Botany**, v. 33, n. 4, p. 763-779, 1969.

KIKUCHI, K. et al. Real-time analysis of photoassimilate translocation in intact eggplant fruit using $^{11}\text{CO}_2$ and a positron-emitting tracer imaging system. **Journal of the Japanese Society for Horticultural Science**, v. 77, n. 2, p. 199-205, 2008.

KINET, J. M. Effect of defoliation and growth substances on the development of the inflorescence in tomato. **Scientia Horticulturae**, v. 6, n. 1, p. 27-35, 1977.

KÖEHLE, H.; GROSSMANN, K.; JABS, T.; GERHARD, M.; KAISER, W.; GLAAB, J.; CONRATH, U.; SEEHAUS, K.; HERMS, S. **Physiological effects of strobilurin fungicide F 500 on plants**. Biochemical Society Transactions, London, v. 22, n. 65, 1994.

KUMUDINI, S. Effect of radiation and temperature on cranberry photosynthesis and characterization of diurnal change in photosynthesis. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 129, n. 1, p. 106-111, 2004.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**, São Carlos, SP: Rima artes, 2004. 531 p.

LI, T. L. et al. Relation between the vascular system and photosynthate translocation pathways in tomato plants. **Journal of the Japanese Society for Horticultural Science**, v. 69, n. 1, p. 69-75, 2000.

LUDLOW, M. M. Ecophysiology of C_4 grasses. In: **Water and plant life**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1976. p. 364-386.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. **Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, Estado de São Paulo**. Revista Brasileira de Botânica, São Paulo, v. 11, p. 101-112, 1988.

MARCANO, R. Efecto de diferentes niveles de defoliación artificial sobre los rendimientos del tomate, en diferentes etapas de crecimiento del cultivo. **Agron. Trop**, v. 46, n. 2, p. 209-217, 1995.

MARCELIS, L. F. M. A simulation model for dry matter partitioning in cucumber. **Annals of botany**, v. 74, n. 1, p. 43-52, 1993.

MARCELIS, L. F. M. Simulation of biomass allocation in greenhouse crops-a review. In: **International Workshop on Greenhouse Crop Models 328**. 1992. p. 49-68.

- MARIN, B.G.; SILVA DJH; GUIMARÃES MA; BELFORT G. **Sistemas de tutoramento e condução do tomateiro visando produção de frutos para consumo in natura**. Horticultura Brasileira 23: 951- 955, 2005
- MARQUIS, R. J. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper ariellum*: causes and consequences. **Ecology**, v. 69, n. 5, p. 1552-1565, 1988.
- MARTÍNEZ, S. et al. Efecto de la defoliación en tres momentos fenológicos sobre el rendimiento en tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en invernadero. **Agricultura Técnica**, v. 61, n. 4, p. 522-526, 2001.
- MEINZER, F. C.; PLAUT, Zvi; SALIENDRA, Nicanor Z. Carbon isotope discrimination, gas exchange, and growth of sugarcane cultivars under salinity. **Plant Physiology**, v. 104, n. 2, p. 521-526, 1994.
- MINCHIN, P. E. H.; THORPE, M. R. Apoplastic phloem unloading in the stem of bean. **Journal of Experimental Botany**, v. 35, n. 4, p. 538-550, 1984.
- MONNEVEUX, P. et al. Using carbon isotope discrimination to select maize (*Zea mays* L.) inbred lines and hybrids for drought tolerance. **Plant science**, v. 173, n. 4, p. 390-396, 2007.
- MOORBY, J.; TROUGHTON, J. H.; CURRIE, B. G. Investigations of Carbon Transport in Plants: II. THE EFFECTS OF LIGHT AND DARKNESS AND SINK ACTIVITY ON TRANSLOCATION. **Journal of Experimental Botany**, v. 25, n. 5, p. 937-944, 1974.
- MURPHY, N.; WATSON, Maxine A. Sectorial root growth in cuttings of *Coleus rehneltianus* in response to localized aerial defoliation. **Vegetatio**, v. 127, n. 1, p. 17-23, 1996.
- NEGRELLE, R. R. B.; MURARO, D. **Aspectos fenológicos e reprodutivos de *Vriesea incurvata* Gaudich (Bromeliaceae)**. Acta Scientiarum Biological Sciences, Maringá, v. 28, n. 2, p. 95-102, 2006.
- NELSON, C. D.; GORHAM, Paul R. Translocation of radioactive sugars in the stems of soybean seedlings. **Canadian Journal of Botany**, v. 35, n. 5, p. 703-713, 1957.
- NEWSTROM, L. E. et al. Diversity of long-term flowering patterns. In: MCDADE, L. A. et al. (Eds.). *La selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University Chicago, p. 142-160, 1994.
- O'LEARY, M. H. Biochemical basis of carbon isotope fractionation. In: **Stable isotopes and plant carbon-water relations**. 1993. p. 19-28.
- O'LEARY, M. H. Carbon isotopes in photosynthesis. **Bioscience**, v. 38, n. 5, p. 328-336, 1988.
- PEEL, M. C.; FINLAYSON, Brian L.; MCMAHON, Thomas A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and earth system sciences discussions**, v. 4, n. 2, p. 439-473, 2007.

PEISKER, M.; HENDERSON, S. A. Carbon: terrestrial C4 plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 15, n. 9, p. 987-1004, 1992.

PICKEN, A.J.; R.G. HURD, AND D. VINCE-PRUE. *Lycopersicon esculentum*. In: A.H. Halevy (ed.). Handbook of flowering. CRC Press, Boca Raton, Fla, p. 330-346, 1985.

PINTO, C. M. F.; CASALI, V. W. D. **Tomate: tecnologia e produção**. Informe Agropecuário, Belo Horizonte, v. 6, n. 66, p. 8, jun. 1980.

POPOV, E. G. et al. Effect of temperature on diurnal changes in CO₂ exchange in intact cucumber plants. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 50, n. 2, p. 178-182, 2003.

PRESTON, K. A. The effects of developmental stage and source leaf position on integration and sectorial patterns of carbohydrate movement in an annual plant, *Perilla frutescens* (Lamiaceae). **American Journal of Botany**, v. 85, n. 12, p. 1695-1703, 1998.

QUINLAN, J. D.; PRESTON, A. P. The influence of shoot competition on fruit retention and cropping of apple trees. **Journal of Horticultural Science**, v. 46, n. 4, p. 525-534, 1971.

QUINLAN, J. D.; WEAVER, R. J. Modification of Pattern of Photosynthate Movement within and between Shoots of *Vitis vinifera* L. **Plant physiology**, v. 46, n. 4, p. 527-530, 1970.

RUSSELL, C. R.; MORRIS, D. A. Patterns of Assimilate Distribution and Source—sink Relationships in the Young Reproductive Tomato Plant (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Annals of Botany**, v. 52, n. 3, p. 357-363, 1983.

SASAKI, J. L. S. et al. Importância da adubação na qualidade de algumas olerícolas (alho, cebola, couve-flor, pimentão e tomate). **Importância da adubação na qualidade dos produtos agrícolas**. São Paulo: Ícone, p. 331-343, 1994.

SCHEIDEGGER, U. C.; NÖSBERGER, J. Influence of carbon dioxide concentration on growth, carbohydrate content, translocation and photosynthesis of white clover. **Annals of Botany**, v. 54, n. 6, p. 735-742, 1984.

SCHIMEL, D. S. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. **Global change biology**, v. 1, n. 1, p. 77-91, 1995.

SHEA, M. M.; WATSON, Maxine A. Patterns of leaf and flower removal: their effect on fruit growth in *Chamaenerion angustifolium* (fireweed). **American Journal of Botany**, p. 884-890, 1989.

SHERRY, R. A. et al. Divergence of reproductive phenology under climate warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 1, p. 198-202, 2007.

SHIRAHIGE, F. H.: **Produtividade e qualidade de híbridos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) dos segmentos Santa Cruz e Italiano em função do raleio de frutos, em ambiente protegido**. Piracicaba-SP, 2009.

SHIROYA, M. et al. Translocation of C14 in tobacco at different stages of development following assimilation of C14O2 by a single leaf. **Canadian Journal of Botany**, v. 39, n. 4, p. 855-864, 1961.

SHISHIDO, Y.; KUMAKURA, Hiroshi; NISHIZAWA, Takashi. Carbon balance of a whole tomato plant and the contribution of source leaves to sink growth using the CO2 steady-state feeding method. **Physiologia Plantarum**, v. 106, n. 4, p. 402-408, 1999.

SHISHIDO, Y.; HORI, Yutaka. The role of leaf as affected by phyllotaxis and leaf histology on the development of the fruit in tomato. **Journal of the Japanese Society for Horticultural Science**, v. 60, n. 2, p. 319-327, 1991.

SHISHIDO, Y. et al. Effects of developmental stages and topping on photosynthesis, translocation and distribution of 14C-assimilates in tomato. **Bulletin of the National Research Institute of Vegetables, Ornamental Plants and Tea**, n. 1, p. 63-73, 1990.

SHISHIDO, Y. et al. Carbon budget in tomato plants as affected by night temperature evaluated by steady state feeding with 14CO2. **Annals of botany**, v. 63, n. 3, p. 357-367, 1989.

SHISHIDO, Y.; SEYAMA, Norio; HORI, Yutaka. Studies on distribution pattern of 14C-assimilates in relation to vascular pattern derived from phyllotaxis of tomato plants. **Journal of the Japanese Society for Horticultural Science**, v. 57, n. 3, p. 418-425, 1988.

SHISHIDO, Y.; CHALLA, H.; KRUPA, J. Effects of temperature and light on the carbon budget of young cucumber plants studied by steady-state feeding with 14CO2. **Journal of experimental botany**, v. 38, n. 6, p. 1044-1054, 1987.

SILVA, A. C.; LEONEL, S.; SOUZA, A. P.; VASCONCELLOS, M. A. da S.; RODRIGUES, J. D.; DUCATTI, C. **Alocação de fotoassimilados marcados e relação fonte-dreno em figueiras cv. Roxo de Valinhos**. 1. Relação fonte e dreno. Rev. Bras. Ciênc. Agrár., Recife, v.6, n.3, p.409-418, 2011.

SLACK, G.; CALVERT, A. The effect of truss removal on the yield of early sown tomatoes. **Journal of Horticultural Science**, v. 52, n. 2, p. 309-315, 1977.

SRINIVASA RAO, N. K. Patterns of 14C-sucrose translocation in egg plant (*Solanum melongena* L.). **Journal of Horticultural Science**, v. 63, n. 3, p. 535-539, 1988.

STARCK, Z.; STAHL, E.; WITEK-CZUPRYŃSKA, B. Competition for nutrients between fruits and roots of tomato. In: **Structural and Functional Aspects of Transport in Roots**. Springer, Dordrecht, 1989. p. 177-181.

STEPHENSON, A. G. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Annual review of ecology and systematics**, v. 12, n. 1, p. 253-279, 1981.

SUWA, R. et al. Effect of salinity stress on photosynthesis and vegetative sink in tobacco plants. **Soil Science & Plant Nutrition**, v. 52, n. 2, p. 243-250, 2006.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 820 p.

TANAKA, A.; FUJITA, Konosuke. Nutrio-physiological studies on the tomato plant IV. Source-sink relationship and structure of the source-sink unit. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 20, n. 3, p. 305-315, 1974.

TAVARES, C.A.M. **Ataque dos vírus**. Cultivar - Hortaliças e Frutas. Dez 2002/Jan 2003, p. 26-29, 2003.

TENG, Y. et al. Partitioning patterns of photosynthates from different shoot types in 'Nijisseiki'pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai). **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v. 77, n. 6, p. 758-765, 2002.

THORPE, M. et al. The stem apoplast: a potential communication channel in plant growth regulation. In: **Vascular transport in plants**. 2005. p. 201-220.

THORPE, M. R.; MINCHIN, Peter EH. Mechanisms of long-and short-distance transport from sources to sinks. **Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source-Sink Relationships**. Marcel Dekker, New York, p. 261-282, 1996.

VAN BEL, A.J.E. Transport phloem: low profile, high impact. 2003.

VAN BEL, Aart JE; EHLERS, Katrin; KNOBLAUCH, Michael. Sieve elements caught in the act. **Trends in plant science**, v. 7, n. 3, p. 126-132, 2002.

VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, John W.; WRIGHT, S. Joseph. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of ecology and Systematics**, v. 24, n. 1, p. 353-377, 1993.

VASCONCELLOS, M. A. S. **Uso do ¹³C como marcador na partição de fotoassimilados em maracujazeiro doce (*Passiflora alata* Dryander.)**. 2001. 106 f. Doutorado (Doutorado em Agronomia/Horticultura), Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2001.

XAVIER, A. M.; LIMA, A. G.; VIGNA, C. R. M.; VERBI, F. M.; BORTOLETO, G. G.; GORAIEB, K.; COLLINS, C. H.; BUENO, M. I. M. S. **Marcos da história da radioatividade e tendências atuais**. Química Nova, São Paulo, v.30, n.1, p.83-91, 2007.

WALKER, A. J.; HO, L. C.; BAKER, D. A. Carbon Translocation in the Tomato: Pathways of Carbon Metabolism in the Fruit-. **Annals of Botany**, v. 42, n. 4, p. 901-909, 1978.

WRIGHT, S. J. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. **Ecology**, v. 72, n. 5, p. 1643-1657, 1991.

YOSHIOKA, H.; TAKAHASHI, K.; ARAI, K. Studies on the translocation and distribution of photosynthates in fruit vegetables, 9: Effects of temperature on translocation of ¹⁴C-photosynthates in tomato plants. **Bulletin of the Vegetable and Ornamental Crops Research Station. Series A.**, 1986.

ZHANG, C. et al. Spur characteristics, fruit growth, and carbon partitioning in two late-maturing Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) cultivars with contrasting fruit size. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 130, n. 2, p. 252-260, 2005.