

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS  
CAMPUS DE BOTUCATU

**USO DO CARBONO-13 COMO MARCADOR NA PARTIÇÃO DE  
FOTOASSIMILADOS EM MARACUJAZEIRO DOCE**  
*(Passiflora alata Dryander.)*

**MARCO ANTONIO DA SILVA VASCONCELLOS**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências  
Agronômicas da UNESP - Campus de  
Botucatu, para obtenção do título de Doutor  
em Agronomia - Área de Concentração em  
Horticultura

BOTUCATU-SP  
Outubro – 2001

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS  
CAMPUS DE BOTUCATU

**USO DO CARBONO-13 COMO MARCADOR NA PARTIÇÃO DE  
FOTOASSIMILADOS EM MARACUJAZEIRO DOCE**  
*(Passiflora alata Dryander.)*

**MARCO ANTONIO DA SILVA VASCONCELLOS**

*Orientador:* **Prof. Dr. Ede Cereda**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências  
Agronômicas da UNESP - Campus de  
Botucatu, para obtenção do título de Doutor  
em Agronomia - Área de Concentração em  
Horticultura

BOTUCATU-SP  
Outubro – 2001

Aos meus pais que sempre me apoiaram  
e incentivaram em todos momentos  
de minha vida.

OFEREÇO

A Deus, pela minha família

A minha esposa Geisa pelo amor e carinho  
e as minhas filhas Duda e Carol pela  
compreensão pelos momentos de ausência

DEDICO

## **Agradecimentos**

À Faculdade de Ciências Agronômicas, Campus de Botucatu – UNESP, por conceder-me a oportunidade de realizar o curso de Pós-Graduação em Agronomia, Área de Concentração Horticultura.

Ao Departamento de Produção Vegetal, Setor Horticultura pela concessão de materiais e instalações.

À Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro pela liberação para realizar o curso de Pós-Graduação em Agronomia, na FCA/UNESP/Botucatu

Ao Prof. Dr. Ede Cereda, pela orientação, estímulos, ensinamentos e pela confiança e amizade.

Ao Prof. Dr. João Domingos Rodrigues, pelos ensinamentos, paciência e amizade, dispensada durante a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Carlos Ducatti, pela oportunidade de aprofundamento científico na área dos isótopos estáveis e a amizade, dispensada durante a realização deste trabalho.

Ao colega da UFRuralRJ, Prof. Rubens Busquet pela ‘força’ que sempre foi dada para a realização do curso de PG, diversas vezes se sobrecarregando para que eu pudesse atingir o objetivo final da defesa de tese.

Ao colega de pós-graduação, compadre e amigo José Usan e sua família, pelas sugestões, incentivo, amizade e cervejadas, que tornaram a execução do trabalho e a convivência na Faculdade mais ‘científica’ e prazerosa.

Ao Coordenador do CEMEQ do IB/UNESP/Botucatu, Sr. José Vicente Fortes, profissional de grande capacidade e solidariedade, pela atenção e presteza no atendimento para a confecção do equipamento para aplicação do CO<sub>2</sub>, sem o qual não teria sido possível a execução desta tese.

Aos docentes de curso de Pós-Graduação das diferentes Áreas de Concentração, pelos conselhos e ensinamentos recebidos, especialmente aos Profs. Drs. Edivaldo Vellini e Romy Goto.

Aos colegas da UFRuralRJ, Prof. Jorge Jacob Neto, Carlos Pimentel e Regina Celi C. Coneglian, pelas sugestões, incentivo e ‘cobrança’ para a finalização do curso.

Ao técnico de laboratório Evandro Tadeu da Silva e sua “equipe” pela amizade, eficiência e competência na realização das determinações no laboratório do Centro de Isótopos Estáveis.

A todos os colegas de mestrado e doutorado, Mosca, Edson ‘Steve Seagal’, Jaimito, ‘Jaú’, ‘Little Charles’, Carlos Henrique, Márcio, ‘Gusão’, ‘Vandeirga’, ‘little Paul’, Domingos, Kátia, Mário, Tivelli, Celina, Marcelo ‘macaco’, Nívea, Megnólia, Polyana, Maria dos Anjos, Célio ‘síndico’, Santino, Sílvio, Ary e Júlio, pelo convívio e companheirismo.

Ao casal de amigos Hélio e Mara, bem como suas famílias, nas quais me incluo como membro, por terem feito com que eu, Geisa, Duda e Carol nos sentíssemos em ‘casa’, e um pouco ‘botucatuenses’.

Aos colegas do BTC e demais amigos de convívio, pela forma carinhosa e atenciosa como eu e minha família fomos recebidos e incorporados às suas vidas.

Aos professores do Departamento de Produção Vegetal/Horticultura, Profs. Lin, Denise, Sarita, Francisco, Ismael, Zanin, Waldemar, Rogério, Regina, pelo convívio agradável e cordial.

Aos funcionários do Departamento de Horticultura, Rosemeire, Neusa, Ana, Rosária, Márcia, Chico e Edson, pela colaboração nas diversas atividades. Em particular ao Edivaldo, Adimilson e Luiz Fernando pelo auxílio na parte de laboratório.

Aos funcionários de campo, Osmar, Amaury, Márcio, Lima, Assis, Marquinhos e Thomé, por toda a ajuda, fundamental na condução e sucesso do experimento.

Aos funcionários da biblioteca e às secretárias da Seção de Pós-Graduação, pela atenção amável e educada.

E a todos que de maneira direta ou indireta contribuíram para a realização deste trabalho.

***Meus agradecimentos...***

## SUMÁRIO

	PÁGINA
LISTA DE QUADROS .....	vii
LISTA DE FIGURAS .....	ix
RESUMO.....	x
SUMARY .....	xii
1.INTRODUÇÃO.....	1
2.REVISÃO DE LITERATURA .....	6
3.MATERIAL E MÉTODOS .....	46
3.1.Localização do experimento.....	46
3.2.Campo experimental.....	47
3.3.Metodologia de enriquecimento em $^{13}\text{C}$ .....	47
3.3.1.Aplicação do $^{13}\text{CO}_2$ .....	47
3.4.Metodologia de coleta do material enriquecido em $^{13}\text{C}$ .....	50
3.5. Secagem e moagem das amostras.....	50
3.6. Análise do enriquecimento relativo da razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ das amostras .....	51
3.7.Parâmetros avaliados .....	51
3.7.1.Determinação do enriquecimento relativo natural da razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ em órgãos vegetativos e reprodutivos do maracujazeiro doce .....	52
3.7.2.Determinação da área foliar em função da localização da folha no ramo .....	53
3.7.3.Avaliação da partição dos fotoassimilados.....	54
3.7.3.1.Em ramos vegetativos.....	54
3.7.3.2.Em ramos reprodutivos.....	55
3.7.3.2.1.Com a presença de botões florais .....	55
3.7.3.2.2.Com a presença de botões florais e frutos .....	56
3.7.4.Avaliação da metodologia de enriquecimento e coleta das amostras.....	56
4.RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	57
4.1.Determinação do enriquecimento relativo da razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ em órgãos vegetativos e reprodutivos do maracujazeiro doce .....	57
4.2.Determinação da área foliar em função da localização da folha no ramo .....	60

4.3.Partição dos fotoassimilados.....	62
4.3.1.Em ramos vegetativos.....	62
4.3.2.Em ramos reprodutivos.....	77
4.3.2.1.Com a presença de botões florais .....	77
4.3.2.2.Com a presença de botões florais e frutos .....	86
4.4.Avaliação da metodologia de enriquecimento proposta .....	92
5.CONCLUSÕES .....	93
6.CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	95
7.REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	97



## LISTA DE QUADROS

Quadro	Página
1. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ , em função da localização das folhas e órgãos reprodutivos, em ramos terciários do maracujazeiro doce.....	58
2. Dados da análise de variância do modelo hierárquico, entre os valores do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ das folhas e órgãos reprodutivos e entre posições dentro de folhas e de órgãos reprodutivos. ....	59
3. Valor médio da área foliar de folhas do maracujazeiro doce, em função da sua posição e do desenvolvimento do ramo terciário.....	63
4. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas de ramo vegetativo do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 2 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	65
5. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ , em folhas de ramo vegetativo do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 3 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	67
6. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas de ramo vegetativo do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 4 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	69
7. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas de ramo vegetativo do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 13 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	73
8. Valores do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas localizadas no ramo secundário anteriores e posteriores as folhas subtendidas as brotações terciárias nas quais as folhas (n.º 2, 3 e 4) foram enriquecidas com $^{13}\text{CO}_2$ .....	74
9. Valor do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas do ramo vegetativo secundário e terciário, do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 4 do ramo secundário foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	76
10. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas e botões florais de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 2 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	80
11. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas e botões	

florais de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 3 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	81
12. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas e botões florais de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 4 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	84
13. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas e botões florais de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 12 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	85
14. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas e frutos de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 7 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	87
15. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas e frutos de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 5 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	89
16. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas e frutos de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 9 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	90
17. Valores médios do enriquecimento relativo $\delta^{13}\text{C}$ em folhas, botões florais e frutos de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 8 foi marcada com $^{13}\text{CO}_2$ .....	91

## LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
1. Esquema da câmara de acrílico e do equipamento desenvolvidos para aplicação do $^{13}\text{CO}_2$ . .....	49
2. Vista completa da câmara e da forma como a folha fica instalada.....	49
3. Esquema da régua isotópica, apresentando os sentidos de enriquecimento em $^{13}\text{C}$ e $^{12}\text{C}$ , em relação ao padrão PDB.....	53
4. Esquema da régua isotópica, apresentando os sentidos de enriquecimento em $^{13}\text{C}$ e $^{12}\text{C}$ , em relação ao padrão LM, onde $X_1$ representa uma amostra mais rica em $^{13}\text{C}$ que o padrão, portanto dreno para os fotoassimilados produzidos pelas folhas fontes marcadas e $X_2$ representa uma amostra mais rica em $^{12}\text{C}$ que o padrão, portanto não sendo dreno para as folhas fontes marcadas.....	54
5. Esquema da régua isotópica, apresentando os sentidos de enriquecimento em $^{13}\text{C}$ e $^{12}\text{C}$ , em relação ao padrão Lm (-27,02 ‰), onde $X_1$ representa uma amostra mais rica em $^{13}\text{C}$ que o padrão, portanto dreno para os fotoassimilados produzidos pelas folhas fontes marcadas e $X_2$ representa uma amostra mais rica em $^{12}\text{C}$ que o padrão, portanto não sendo dreno para as folhas fontes marcadas.....	60
6. Esquema dos ramos do maracujazeiro doce mostrando a localização da folha marcada com $^{13}\text{CO}_2$ e das folhas amostradas nos ramos secundários e terciários. ....	75

USO DO CARBONO-13 COMO MARCADOR NA PARTIÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM MARACUJAZEIRO DOCE (*Passiflora alata* Dryander.). Botucatu, 2001. 106p. Tese (Doutorado em Agronomia/Horticultura) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Autor: MARCO ANTONIO DA SILVA VASCONCELLOS

Orientador: EDE CEREDA

## RESUMO

Objetivou-se testar, a viabilidade da metodologia para avaliação da translocação e alocação de fotoassimilados, utilizando isótopo estável do carbono-13 como marcador, assim como, avaliar algumas relações fonte-dreno em ramos vegetativo e reprodutivo, em plantas de maracujá doce. Para tanto, folhas do maracujazeiro doce, presentes em ramos vegetativos e reprodutivos, foram colocadas em uma câmara de acrílico, e submetidas a um ambiente com enriquecimento de  $^{13}\text{CO}_2$ , por 30 minutos. Após 6 horas, os diferentes órgãos presentes nos ramos foram coletados e imediatamente imersos em nitrogênio líquido ( $-196^\circ\text{C}$ ), para evitar que permanecessem vivos e pudessem consumir os fotoassimilados no processo de respiração. As amostras, previamente identificadas, foram moídas em moinho criogênico, para uma perfeita homogeneização, sendo posteriormente analisadas no espectrômetro de massas de razão isotópica, para a determinação do enriquecimento relativo de  $^{13}\text{C}$ . Os resultados obtidos, indicaram que a metodologia proposta mostrou-se eficiente na avaliação qualitativa da translocação e alocação dos fotoassimilados. Em ramos vegetativos, as folhas recém abertas, as folhas fechadas e o meristema de

crescimento, foram os drenos principais para as folhas fontes testadas, localizadas no sentido da base para o ápice dos ramos terciários nos nós 2, 3 e 4. Nos ramos reprodutivos, apenas com a presença de botões florais, as relações fonte dreno foram alteradas, passando os botões florais a serem drenos mais intensos que as folhas em crescimento, e o meristema de crescimento. A presença dos frutos em estágio inicial de crescimento, novamente, alterou as relações fonte-dreno, passando estes, a serem os drenos preferenciais para as folhas fontes testadas. Tanto nos ramos vegetativos como nos ramos reprodutivos, a terceira folha recém aberta, apresentando cerca de 60,0% de expansão de sua área foliar máxima, mostraram ser folhas importadoras de fotoassimilados.

---

Palavras chaves: isótopo estável,  $^{13}\text{C}$ , *Passiflora alata*, relação fonte-dreno.

THE USE OF THE CARBON-13 IN THE PARTITIONING OF PHOTOSYNTHATE IN  
SWEET PASSION FRUIT (*Passiflora alata* Dryander.). Botucatu, 2001. 106p. Tese  
(Doutorado em Agronomia/Horticultura) - Faculdade de Ciências Agronômicas,  
Universidade Estadual Paulista.

Author: MARCO ANTONIO DA SILVA VASCONCELLOS

Adviser: EDE CEREDA

## SUMMARY

This study objective the evaluation of photosynthates partitioning and source-sink relationships, in vegetative and reproductive twigs of sweet passion fruit, using the carbon-13, stable isotope of carbon. The leaves of vegetative and reproductive twigs were placed in a sealed chamber and  $^{13}\text{CO}_2$  were injected for 30 minutes. After six hours, the different organs of the twig were collected and immersed in liquid nitrogen ( $-196^\circ\text{C}$ ). All plant samples were oven-dried, powdered and combusted in an elemental analyzer. The results showed that the methodology was efficient to evaluate the partitioning of photosynthates. In the vegetative twigs, the new open leaves, the closed leaves and growth meristem were the principal sink for the source leaves enriched with  $^{13}\text{CO}_2$ . In the reproductive twigs with only flowers buds, the source-sink relationship was changed and the flowers buds turn to be the principal sink and the growing leaves were secondary sinks. The presence of young fruits changed again the source-sink relationship of the twig, and they were the principal sinks. The apical leaves, with 60% of final leaf area were also a sink for photosynthates.

---

Keywords: stable isotope,  $^{13}\text{C}$ , *Passiflora alata*, photosynthesis, source-sink relationship

## 1. INTRODUÇÃO

As Passifloraceas tem como principal centro de diversidade genética a América Tropical, desde a região Amazônica até o Paraguai e o nordeste da Argentina. Destacam-se, como espécies comerciais para consumo como fruta “in natura” (N) ou industrializada (I) : *Passiflora edulis* F. *flavicarpa* (maracujá amarelo) (N e I ), *P. edulis* (maracujá roxo) (N e I), *P. alata* (maracujá doce) (N), *P. ligularis* (N), *P. maliformis* (N), *P. mollissima* (N), *P. incarnata* (I e N) e *P. caerulea* (este último utilizado com porta-enxerto). Em algumas regiões, principalmente Austrália, Nova Zelândia e África do Sul, são também cultivados comercialmente híbridos, entre maracujá amarelo e roxo.

Os frutos do maracujazeiro são de valor não só pelas suas características nutricionais e sabor particular intenso, no caso do maracujazeiro amarelo pela sua alta acidez, é utilizado para fabricação de bebidas e sucos de frutas. Além dessa utilização, existe a possibilidade de exploração comercial do maracujazeiro para industrialização, visando

a obtenção de metabólitos de uso farmacêutico, como por exemplo a passiflorina e maracujina no maracujá amarelo e a vitexina em plantas de *Passiflora incarnata* . A produção do maracujazeiro amarelo pode ser destinada tanto para o mercado de frutas frescas como para a industrialização na obtenção de suco, ao passo que o fruto do maracujazeiro doce só é consumido na forma in natura.

Os maiores produtores de maracujá estão localizados na América do Sul, destacando-se o Brasil como primeiro produtor mundial com aproximadamente 30 mil hectares de área plantada. Os países responsáveis por cerca de 80% da produção em ordem de importância são: Brasil, Colômbia, Peru, Equador, Venezuela, África do Sul, Sri Lanka, Austrália, Nova Guiné, Ilhas Fiji, EUA (Hawaii), Formosa e Quênia.

De acordo com Vasconcellos (2000), nos últimos cinco anos o cultivo do maracujazeiro doce vem apresentando aumento crescente em área plantada, bem como no seu volume de frutos comercializados. Kavati et al. (1998) relatam que a área cultivada com maracujá doce é estimada em cerca de 200ha, que apresentam produtividade média de 25 a 30 ton/ha. Contudo, constatam-se plantios com produtividade pelo menos duas vezes superior à média. O maracujá doce é comercializado, diretamente do local de produção em caixetas com peso de fruto de  $\pm 3,5\text{kg}$ , onde recebem a classificação por tipo 9, 10, 12, 15, 18, 21, 24 e 28 em função da quantidade de frutos que nestas cabem, ou mesmos em caixas maiores para posterior classificação por tamanho. Para o consumidor, o preço da fruta varia de R\$ 2,00 a 10,00 /kg, com um preço médio de R\$ 0,70 a 2,50 /fruto, estando esta variação em função da qualidade, época do ano e local de comercialização. Para o produtor, o preço médio pago é de  $\pm \text{R}\$0,80$  a 1,00 /kg.



A variação de preço recebida pelos diferentes tipos de caixeta é grande, onde caixetas tipo 10 e 12 recebem preço médio 50% superior aos da caixeta tipo 15, e que estas recebem valor 50% superior as caixetas tipo 18, que por sua vez diferem pouco de caixeta tipo 21. Portanto, por este motivo, o produtor deve ter uma preocupação especial em realizar a classificação por aspecto e tamanho dos frutos, ainda na propriedade, de forma a obter maiores rendimentos em função dos preços diferenciados praticados para os diferentes tipos de caixetas.

A nível de produtor os relatos são de que no 1<sup>o</sup>. ano de produção, cerca de 60 a 70% dos frutos são do tipo 10 e 12 e 15 a 20% de frutos do tipo 15, e o restante de frutos dos tipo 18 ( $\pm 15\%$ ) e 21(10 a 5%). No segundo ano, observa-se alteração nessa distribuição, aumentando o número de frutos do tipo 15, com a redução da quantidade de frutos dos tipos 10 e 12. Esse fato, provavelmente, é reflexo de deficiência no manejo da cultura, com ênfase nos aspectos fitossanitários, nutricionais e de condução das plantas, sendo estes últimos relacionados principalmente ao maior conhecimento da fisiologia das plantas. Neste contexto, para a melhoria da qualidade dos frutos produzidos ao longo do ciclo de produção do maracujazeiro, o conhecimento relacionado aos diferentes aspectos da fisiologia da planta são fundamentais, pois permitirão a adoção e/ou adequação de técnicas de manejo mais apropriadas .

Os estudos sobre a economia de carboidratos, para a produção de espécies hortícolas são de grande importância para os produtores, particularmente de frutas, devido ao potencial de modificação na alocação de carbono na planta, com reflexos no aumento ou diminuição na produção de frutos comerciais.

Práticas culturais como anelamento de ramos, raleio mecânico ou químico de frutos, indução artificial do florescimento/desenvolvimento, controle do crescimento das plantas, densidade de plantio, dentre outras, causam efeitos diretos ou indiretos na translocação e alocação do carbono, fixado pela fotossíntese, sob a forma de carboidratos. Esses efeitos visam a obtenção de frutos em quantidade e com qualidade, sem alternância de produção.

De acordo com Wright (1999) a acumulação de carboidratos em fruteiras é grandemente afetado pelas reservas de carbono disponíveis, formação adequada da copa, interceptação da luz, perda por respiração, controle hormonal, suprimento de assimilados formados na fotossíntese (translocação e alocação), relações fonte-dreno, dentre outros fatores externos.

A utilização da técnica de radioisótopos, notadamente o  $^{14}\text{C}$ , permitiu grande avanço no estudo da translocação e alocação de fotoassimilados em plantas, principalmente a partir da década de 60. Contudo, problemas para utilização desta técnica relacionados a legislação, e riscos de contaminação humana na manipulação e também ambiental, limitam seu uso.

A utilização dos isótopos estáveis, por serem de ocorrência natural no ambiente, portanto sem causar riscos ao homem ou ambiente, podem substituir com a mesma eficiência de resposta os isótopos radioativos. No caso do carbono, a quantificação da ocorrência do seu isótopo  $^{13}\text{C}$ , em condições naturais ou em ambiente enriquecido, pode indicar respostas das plantas a alguns fatores ambientais (como por exemplo ao estresse hídrico), bem como pode ser utilizado nos estudos sobre translocação e alocação de carboidratos na planta, quando a formação destes é feita em ambiente enriquecido com  $^{13}\text{C}$ .

Como os frutos do maracujazeiro doce são comercializados na forma in natura, a sua qualidade, interna e externa, assumem grande importância. Dessa forma, um maior conhecimento sobre os parâmetros fisiológicos direta ou indiretamente relacionados com a produção e qualidade dos frutos, como por exemplo as relações fonte-dreno, são imprescindíveis.

Deste modo, este trabalho tem como objetivo avaliar a metodologia proposta para utilização do isótopo estável do carbono  $^{13}\text{C}$ , no estudo qualitativo sobre a partição de fotoassimilados, em ramos vegetativos e reprodutivos do maracujazeiro doce.

## **2. REVISÃO DE LITERATURA**

Existem poucos estudos sobre o comportamento de espécies de Passifloraceas sob diferentes condições ambientais, e a quase totalidade dos resultados foram observados em experimentos com o maracujazeiro amarelo e roxo, que são as espécies mais cultivadas no Mundo. Os aspectos morfológicos, fisiológicos e fenológicos do maracujazeiro, que poderiam dar subsídios para uma melhor compreensão dos resultados, às vezes contraditórios, observados nos trabalhos de pesquisa, não são geralmente avaliados ou considerados (Vasconcellos & Duarte Filho, 2000).

Uma descrição botânica mais detalhada das espécies do gênero *Passiflora* pode ser encontrada em Killip (1938), Sacco (1962) e Salomão & Andrade (1987). Contudo, Maciel et al. (1994) descreveram o desenvolvimento de plantas de maracujazeiro amarelo, obtidas a partir de sementes, em quatro fases, a saber: 1) Fase embrionária - a planta é formada por um hipocótilo ereto, duas folhas cotiledonares e um epicótilo pouco visível; 2)

Fase juvenil - a planta apresenta um caule cilíndrico com entrenós curtos e folhas inteiras dispostas em filotaxia 2/5. Esta fase termina com o aparecimento das 1<sup>as</sup> folhas lobadas e gavinhas, o que ocorre no final do segundo giro filotático; 3) Fase de transição - nesta fase, a partir do 3º até o 7º giro filotático, na axila de cada folha trilobada desenvolvem-se as gavinhas e o entrenó aumenta de comprimento. Esta fase dura até a planta atingir cerca de 250 cm, quando inicia a fase adulta; 4) fase adulta - caracterizada pela presença de botões florais e flores no ramo principal e laterais. As primeiras flores em antese são observadas depois de completado o 8º giro filotático. De acordo com Kavati (1998), a primeira flor ocorre no 24º ou 25º nó após o aparecimento da primeira gavinha. Nos ramos laterais as primeiras flores são observadas nos nós 4 a 7 a partir da base.

Segundo Vasconcellos & Duarte Filho (2000) após o aparecimento das primeiras flores, a floração continua indefinidamente, seguindo o crescimento dos ramos. Na axila das folhas onde são formadas as flores não se desenvolvem outras flores, ou seja, a planta só forma flores em ramos em crescimento. Logo, ramos que já produziram flores não mais o farão. Contudo, na axila desta folha em que foi formada a flor existe uma gema vegetativa, que poderá formar um novo ramo produtivo. Ainda segundo os autores, a partir do momento em que o maracujazeiro começou a florescer, em resposta as condições ambientais, este processo se mantém continuamente durante o desenvolvimento da planta. Porém, o que se verifica, nas diversas regiões de cultivo, são períodos bem caracterizados de entressafra de produção, estando estes associados à falta de desenvolvimento da gema floral e a problemas na fertilização da flor, fatores estes influenciados pelo ambiente. De forma geral, as Passifloraceas respondem rapidamente às variações climáticas, notadamente à temperatura, radiação solar, fotoperíodo e chuvas.

Vasconcellos et al. (2000), descrevem o maracujazeiro amarelo e doce como plantas do ciclo  $C_3$ . Os autores utilizando a técnica dos isótopos estáveis de carbono, verificaram variações na razão isotópica de  $^{13}C/^{12}C$  nas folhas destas espécies da ordem de -28 a -30 ‰, o que de acordo com Vogel (1993), caracterizam estas espécies como plantas do ciclo fotossintético  $C_3$ .

Com relação a influência dos fatores ambientais sobre plantas da família do gênero *Passiflora*, as espécies comerciais de maracujazeiro se desenvolvem em regiões com condições climáticas distintas, variando das regiões quentes dos trópicos (0° latitude) até as regiões com clima subtropical (35° latitude Sul). Ainda, nas diferentes latitudes, o maracujazeiro é cultivado em altitudes que variam do nível do mar a 3200 m (Menzel & Simpson, 1994). Nestas diferentes regiões as plantas apresentam crescimento e desenvolvimento em taxas bem distintas, assim como para uma mesma situação climática as espécies e híbridos também apresentam comportamento diferente.

De forma geral o maracujazeiro amarelo é uma planta adaptada para condições de temperatura mais elevada. Entretanto, quando cultivada em regiões com inverno mais acentuado, onde as temperaturas médias são mais baixas, ou em regiões de elevada altitude, as plantas terão neste período do ano, seu crescimento diminuído (praticamente paralisado), com redução no número de novas brotações e conseqüentemente no número de flores e frutos. Além disto, poderão ocorrer problemas de redução de produção por baixa frutificação causada pelo efeito negativo da baixa temperatura na fertilização das flores. Em regiões mais afastadas dos trópicos ocorrem variações no comprimento do dia em função da época do ano. No inverno o comprimento do dia cai a valores inferiores ao ideal para as plantas apresentarem em sua plenitude o seu potencial de florescimento, ocorrendo queda

acentuada, e às vezes a paralisação total, na quantidade de flores formadas (Vasconcellos & Duarte Filho, 2000).

Quando comparado o comportamento do maracujazeiro amarelo em cultivos no N, NE, SE e Sul do Brasil, não havendo limitação por água, teremos que no Norte do país (0° latitude) as plantas crescem e florescem continuamente, devido a pouca variação da temperatura e fotoperíodo ao longo do ano. Afastando-se para o Nordeste (10-15° latitude Sul), este período começara a diminuir (11 a 10 meses) em função da latitude, uma vez que teremos o aparecimento de um inverno mais delimitado com uma pequena redução na temperatura e no fotoperíodo.. No Sudeste, o período de produção será menor que no do Nordeste, variando de 10 a 9-8 meses uma vez que nesta região no outono/inverno as temperaturas são mais baixas e o comprimento do dia diminui mais acentuadamente. No Sul, os efeitos da temperatura e fotoperíodo serão ainda mais fortes, reduzindo ainda mais o período produtivo das plantas, quando comparado com a região Sudeste. Esta sazonalidade não é apenas verificada quanto à produção de frutos, mas também quanto à qualidade destes e o tempo para sua colheita. Logo, em épocas do ano de menor temperatura e/ou alta nebulosidade os frutos terão seu ciclo aumentado, bem como tenderão a serem mais ácido (menor ratio), porém mais coloridos (Vasconcellos & Duarte Filho, 2000).

O comportamento de outras espécies de Passifloraceas, de acordo com Vasconcellos & Duarte Filho (2000), é totalmente distinto, uma vez que o maracujazeiro roxo apresenta melhor adaptação a condições de temperaturas mais amenas, sendo mais cultivadas em regiões de maior altitude, assim como o maracujazeiro doce, que no Brasil é cultivado principalmente em locais com clima mais frio, como Mogi das Cruzes (SP), região de

Londrina (PR) dentre outras. Estas espécies apresentam seu potencial produtivo reduzido quando cultivadas em regiões de clima muito quente.

Vários autores têm demonstrado que a produção do maracujazeiro está confinada a certas épocas do ano, com a frutificação afetada por mudanças na temperatura, fotoperíodo radiação solar e precipitação pluviométrica. (Menzel & Simpson , 1994).

Watson & Bowers (1965) foram os primeiros pesquisadores a constatar que o maracujazeiro amarelo requeria fotoperíodo longo para florescer. Os autores relatam que as maiores produções do maracujazeiro foram obtidas em fotoperíodo de mais de 12 horas de luz, e com o abaixamento deste, ocorre redução do número de flores, chegando à planta a não florescer em fotoperíodo de menos de 8 horas. Ainda segundo os autores, o efeito do fotoperíodo sobre o crescimento vegetativo foi marcante, e em fotoperíodos de menos de 8 horas e mais de 16 horas as plantas apresentaram um aumento acentuado no crescimento vegetativo (comprimento do ramo, comprimento do entrenó e número de nós) em detrimento ao florescimento, ao passo que plantas expostas a fotoperíodo de 12 horas de luz apresentaram menor crescimento vegetativo, porém com maior número de flores.

A influência do comprimento do dia sobre o florescimento do maracujazeiro é bastante marcante, observando-se respostas diferenciadas entre as espécies do gênero *Passiflora*. O maracujazeiro doce parece ter uma exigência quanto ao fotoperíodo diferente do maracujazeiro amarelo, pois plantas desta espécie, mesmo no período de inverno, nos Estados de São Paulo e Paraná, apresentam uma maior quantidade de flores que as plantas do maracujazeiro amarelo. A redução no número de flores nesta situação também existe, porém em menor magnitude que a observada para o maracujazeiro amarelo (Vasconcellos & Duarte Filho, 2000).



Menzel & Simpson (1988), estudando o efeito da radiação solar sobre o crescimento e florescimento do híbrido E-23 (roxo X amarelo), verificaram que as plantas submetidas à baixa radiação solar (2,1 e 6,3 MJ. m<sup>-2</sup>.dia<sup>-1</sup>) apresentaram maior comprimento do ramo, e que este diminuiu com o aumento da radiação solar. Já a área foliar, o número de botões florais, número de flores abertas e peso de matéria seca aumentaram com o aumento da radiação solar incidente, até o nível de 20,9 MJ.m<sup>-2</sup>.dia<sup>-1</sup>. Ainda segundo Menzel & Simpson (1988) um período intermitente de 1 a 4 semanas de forte sombreamento durante um período de pleno sol, induziu efeito residual sobre o crescimento e florescimento, reduzindo o florescimento e o potencial de produção significativamente. Segundo estes autores, este fato sugere que variações sazonais de radiação solar, observada no inverno em áreas subtropicais e durante as estações chuvosas (alta nebulosidade) nas regiões tropicais, influenciam na produtividade do maracujazeiro.

Lectchamo et al. (1993) trabalhando com o maracujá roxo, em solução nutritiva com diferentes níveis de condutividade elétrica, observaram que as maiores taxas de fotossíntese (8,45 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) foram obtidas na solução nutritiva com condutividade elétrica de 6,8 mS.cm<sup>-1</sup>.

Diversos trabalhos têm mostrado o comportamento diferenciado das espécies e "cultivares" de maracujazeiros em função da radiação solar. Vasconcellos (1991) relata que plantas de maracujá doce apresentam uma correlação alta e negativa entre o tempo decorrido do aparecimento do botão floral à antese da flor e a intensidade da radiação solar e entre o tempo decorrido da polinização a colheita dos frutos e a intensidade da radiação solar, com valores de  $r^2 = -0,5716$  e  $r^2 = -0,8447$  respectivamente.

Quanto aos sistemas de condução da cultura, atualmente adotados, o efeito do sombreamento (diminuição na radiação solar) sobre as folhas, explica em parte, porque o sistema em "latada" é mais produtivo que o em espaldeira vertical com 1 ou 2 fios, pois no primeiro mais folhas ficam expostas diretamente a radiação solar, permitindo assim um maior ganho fotossintético com reflexos positivos na produção. Já na espaldeira vertical forma-se um emaranhado de ramos sobrepostos, onde as folhas dos ramos mais internos recebem pouca luz e apresentam taxa fotossintética muito baixa, levando, em algumas situações, as folhas que, pela idade, funcionariam como fonte de fotoassimilados a atuarem com drenos (Vasconcellos<sup>1</sup>).

Variações sazonais de temperatura têm sido sugeridas como responsáveis por flutuações na produção do maracujazeiro amarelo, quando devidamente suprido por água. Temperaturas baixas reduzem o metabolismo das plantas, diminuindo a taxa de crescimento, limitando o seu potencial produtivo. Convém lembrar que a produção é reflexo de uma florada que ocorreu cerca de 50- 60 dias antes da colheita (Vasconcellos & Cereda, 1994). De acordo com Menzel & Simpson (1994) os efeitos mais drásticos das baixas temperaturas ocorrem quando associados à baixa radiação solar.

Em trabalhos com híbridos de maracujá roxo e amarelo, Menzel et al (1987) constataram efeitos diferenciados nos híbridos testados quando submetidos à regimes de temperatura dia/noite de 30°/25°C; 25°/20 C; 20°/15 C e 15°/10 C. Para os híbridos E-23 e Purple Gold, houve aumento do crescimento vegetativo a 30°/25°C e 25°/20°C, quando comparado com 20°/15°C, e foi associado à uma redução no número de botões florais e flores abertas. O híbrido Lacey nos diferentes regimes térmicos não floresceu. O híbrido Purple Gold

---

<sup>1</sup> Vasconcellos et al. (Universidade. Federal Rural do Rio de Janeiro, dados não publicados)

apresentou o maior número de botões florais e flores abertas à 20°/15 C. À 15°/10°C e 30°/25°C, o crescimento e o número de flores abertas foi reduzido. Os autores concluíram que o critério de seleção visando desenvolvimento e adaptação de novos materiais genéticos deve levar em consideração a tolerância ao frio e também a altas temperaturas.

Utsunomiya (1992) e Simon & Karnatz (1983) também reportam efeitos da temperatura sobre o crescimento e produção do maracujazeiro amarelo. A temperatura também influencia a produtividade do maracujazeiro por afetar a fertilização das flores (Ishihata , 1983). Segundo o autor, temperaturas de 25-30°C foram ótimas para germinação do pólen do maracujá roxo. Praticamente não existiu germinação do pólen nas temperaturas de 15 e 35°C. Menor número de sementes e redução no tamanho dos frutos observados nas temperaturas de 18° e 25°C, foram, provavelmente, reflexo da redução da germinação do pólen, embora o pegamento de frutos tenha sido similar. Menzel & Simpson (1994) relatam que baixo pegamento de frutos tem sido observado na Austrália em dias quentes e secos, com temperaturas máximas de 36°C. Esta situação poderia não estar afetando a germinação do pólen mas ser simplesmente um reflexo da baixa umidade no estigma.

Patterson et al (1976) estudando a sensibilidade de algumas Passifloraceas a injúrias por frio (chilling), verificaram ocorrer diferenças no comportamento das espécies testadas, listadas em ordem crescente de resistência: maracujazeiro amarelo < *P. maliformis* < *P. cincinnata* < maracujá roxo < *P. caerulea*, com alguns híbridos ocupando lugares intermediários. Smillie & Nott (1979) avaliam o comportamento de Passifloraceas ao calor, de acordo com a seguinte ordem crescente de tolerância: *P. cincinnata* e *P. caerulea* foram menos tolerante que o maracujazeiro roxo, maracujazeiro amarelo e *P. quadrangularis*

---

. Estes dados, de acordo com Vasconcellos & Duarte Filho (2000), reforçam a melhor performance do maracujazeiro roxo em condições de clima mais frio do que o maracujazeiro amarelo, e o comportamento inverso em regiões mais quentes. *P. caerulea* tem sido utilizado como porta-enxerto na África do Sul, em plantios em regiões de clima mais frio, o que explica seu bom comportamento por sua adaptação àquelas condições climáticas.

Segundo Vasconcellos & Duarte Filho (2000), as espécies de Passifloraceas cultivadas, respondem de forma diferenciada aos efeitos das condições ambientais de cultivo, bem como aos diferentes sistemas de condução adotados na exploração comercial, contudo, praticamente não se tem disponível informações básicas sobre a fisiologia das plantas, e mais detalhadamente sobre as interações das relações fonte-dreno, fatores estes importantes, quando se deseja produzir de forma viável, técnica e economicamente, frutas de qualidade e em quantidade.

No caso das plantas frutíferas, o fruto é o dreno de importância econômica, de forma que e a relativa partição da matéria seca direcionada para o fruto irá determinar, em parte, a sua qualidade final. Contudo, o potencial da quantidade de fotoassimilados que podem ser transportados para os drenos está diretamente ligada a atividade fotossintética de uma fonte produtora de fotoassimilados (Zamski, 1996).

Toda a produção de biomassa depende da fotossíntese. Plantas assimilam o CO<sub>2</sub> da atmosfera e reduzem ao nível de triose-fosfato, a qual pode então ser usada para produzir carboidratos, principalmente sacarose e amido. A assimilação fotossintética do carbono é apenas um dos vários fatores que influenciam o crescimento e desenvolvimento da planta. Outras etapas críticas são a síntese e transporte de sacarose, à

partir do tecido do mesófilo foliar, o carregamento no floema e a partição do carbono na planta (Foyer & Galtier, 1996).

Quando o carbono é fixado no cloroplasto, por plantas do ciclo fotossintético  $C_3$ , cerca de 70 a 80 % da triose -P formada é reciclada para regeneração da enzima de carboxilação (ribulose 1,5 difosfato), sendo o restante utilizado para a síntese de amido (transitório) no cloroplasto, e outros carboidratos solúveis, no citossol ou vacúolo. Estes apresentam diferentes funções fisiológicas como o armazenamento, translocação e utilização do carbono, além de promover a proteção da planta a vários tipos de estresses, como por exemplo, à salinidade, à seca e as altas e baixas temperaturas (Keller & Pharr, 1996).

O conhecimento sobre o crescimento e desenvolvimento das folhas é de suma importância para o entendimento das relações fonte-dreno em plantas, de tal forma que segundo Foyer & Galtier (1996), na transição da folha de um órgão dreno para fonte, mudanças ontogênicas ocorrem durante o seu desenvolvimento, 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 dos tecidos, associado às mudanças no metabolismo dos carboidratos.

O desenvolvimento da capacidade fotossintética está associada 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 espécies, o máximo da capacidade

fotoassintética ocorre antes ou no momento da plena expansão da folha e, freqüentemente, antes do conteúdo máximo da clorofila ter sido atingido, podendo ser citado o exemplo da beterraba onde suas folhas atingem o máximo de sua capacidade fotoassintética quando apresentam apenas 22% de seu comprimento final (Foyer & Galtier, 1996).

Em relação a fonte, segundo Pimentel (1998), as plantas tropicais que apresentem uma grande área foliar podem interceptar mais energia luminosa, porém também apresentarão uma grande superfície de transpiração, o que é indesejável principalmente para plantas C<sub>3</sub> que tem baixa eficiência no uso da água. Como a energia luminosa não é um fator limitante para a agricultura em regiões tropicais, deve ser feita a seleção de plantas que apresentem menor área específica de folhas, ou seja, plantas com maior peso de folha por unidade de área. Como a atividade fotoassintética é função do número de cloroplastos, sejam dispostos horizontalmente (maior área foliar) ou verticalmente (maior espessura e área específica), uma folha mais espessa e menos larga (permitiria o adensamento de plantio) manterá alta atividade fotoassintética por unidade de área, com menor superfície de transpiração (Sinclair & Horie, 1989).

Estudos relacionados ao desenvolvimento fisiológico das folhas e as interações fonte-dreno no maracujazeiro são escassos, por isso os trabalhos desenvolvidos com outras espécies de plantas frutíferas serão utilizados como base para a revisão sobre a translocação e alocação de fotoassimilados .

Em limão, (*Citrus lemon* (L.) Burm.) cv. 'Eureka', Kriedemann (1967) relata que as folhas só passaram a ser exportadoras eficientes de fotoassimilados quando atingiram a plena maturação, e que somente após o aparecimento dos drenos fortes localizados na parte terminal do ramo tratado com <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> a direção dos fotoassimilados foi alterada para

bidirecional, enquanto anteriormente a direção era basipétalo. Folhas maduras não foram importadoras de fotoassimilados.

Em plantas de kiwi, Lai et al. (1988) relatam que não foi observado a translocação dos fotoassimilados produzidos pela folha do nó 19, que apresentava 49% de expansão de sua área foliar total, sugerindo que nesta fase de seu desenvolvimento esta folha não estaria atuando como uma folha fonte, e sim ainda como um possível dreno. Folhas com 64% da expansão total de sua área foliar já atuavam como exportadoras de fotoassimilados. Os mesmos autores, citando Watson & Casper, reportam que folhas da maioria das plantas tornam-se exportadoras de fotoassimilados a partir de 1/3 a 50% do seu pleno desenvolvimento final (tamanho). Contudo, em cerejeira (*Prunus cerasus* L.), Flore & Layne (1999) relatam que as folhas da brotação terminal só começaram a exportar fotoassimilados 17 dias após sua emergência, quando apresentavam 27% do total de peso de matéria seca da folha.

Finazzo et al. (1994), citam que folhas de abacateiro 'Peterson' apresentaram máximo de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> entre 42 a 70 dias após início de seu desenvolvimento (brotação da gema), e que para a cultivar 'Fuerte', a transição da folha, de dreno para fonte de fotoassimilados, ocorreu quando esta apresentava 80 a 100% de plena expansão de sua área foliar. Todavia, Lakso et al. (1999) relatam que, as folhas da macieira atingem o máximo de taxa fotossintética logo após sua expansão plena e, se a folha permanece sadia e totalmente exposta, esta taxa declina lentamente durante a estação. O fato da taxa fotossintética declinar lentamente com a idade da folha permite que a copa da planta permaneça produtiva mesmo sem a produção contínua de folhas jovens durante a estação, levando a uma redução no gasto com a respiração, pois as folhas, maduras consomem menos

carboidratos para sua manutenção que as folhas novas, que consomem carboidratos para o seu crescimento e manutenção.

Em manga, de acordo com Nil et al. (1995), enquanto a folha tem coloração marron, com altos teores de antocianina, o teor de rubisco e a atividade fotossintética são baixos. Quando a planta atinge a maturação, o teor de antocianina decresce e os teores de clorofila e amido aumentam (a folha fica verde), com o aumento do teor de rubisco e da taxa fotossintética. Na folha, após atingir o tamanho máximo, inicia-se o processo de senescência, com diminuição da fotossíntese e exportação de compostos (principalmente nitrogenados).

Em folhas maduras, os fotoassimilados, na forma de sacarose, são exportados a partir do mesófilo para o elemento crivoso, sendo transportados para as regiões de crescimento ativo na planta. Com o seu desenvolvimento, a folha tem sua atividade fotossintética diminuída e ao entrar em senescência retransloca principalmente nitrogênio para as folhas mais novas (Pimentel, 1998).

A duração do período autotrófico da folha é primordial para a obtenção de máxima produtividade, pois se no momento do desenvolvimento dos órgãos de interesse a fonte estiver em processo de senescência, o enchimento destes órgãos ficará comprometido. Como pouco carbono é retranslocado na planta a atividade da fonte no período de floração e frutificação, assegura os fotoassimilados para os drenos reprodutivos. Por isso, qualquer fator ambiental que afete a atividade fotossintética neste estágio (temperatura alta ou estresse hídrico) afetará o desenvolvimento do embrião no fruto e, conseqüentemente, reduzirá drasticamente a produtividade e qualidade dos frutos (Pimentel, 1998). A acumulação de carboidratos nas folhas parece estar intimamente ligada com mudanças adaptativas nas



atividades das enzimas que tornam as plantas aptas a suportar mudanças na demanda por fotoassimilados. Ocorrem rápidas respostas metabólicas transitórias às mudanças na demanda, mas estas não parecem estar associadas com a acumulação de carboidratos nas folhas. O carbono acumulado na folha pode ser realocado ou ocorrer uma regulação na quantidade do aparelho fotossintético em operação.

Com relação à acumulação de carboidratos nas folhas, Westgate & Boyer (1985) trabalhando com milho, reportam que a paralisação do desenvolvimento do embrião está relacionado com uma baixa reserva de fotoassimilados no tecido materno, visto que as folhas apresentam um aumento na taxa de fotossíntese na pré-floração, para poderem acumular carboidratos, que permitirão o desenvolvimento do embrião e, conseqüentemente, do fruto. Da mesma forma, Pimentel et al. (1999) observaram um aumento na taxa fotossintética das folhas de feijão (o dobro dos valores anteriores), durante o período de polinização (39 dias após semeadura), comparada ao período vegetativo (20 dias após semeadura), como conseqüência da necessidade de acumular carboidratos na folha para serem remobilizados, posteriormente, para os frutos em desenvolvimento. No florescimento (46 dias após semeadura) o valor da taxa fotossintética voltou aos níveis do desenvolvimento vegetativo.

O carbono fotossinteticamente fixado necessita ser redistribuído na planta para suas diversas partes durante seu desenvolvimento. Esta redistribuição envolve o transporte a curta e longa distância, além de diversas transformações metabólicas (Turgeon, 1989). De acordo com Castro (1989) a translocação de solutos orgânicos nas plantas superiores é o processo pelo qual os assimilados originários da fotossíntese são transportados de seus locais de produção e/ou remobilização (fontes) para as regiões de utilização ou

reserva. O sistema de transporte constitui-se de células especializadas (elementos crivosos, células companheiras e células de parênquima, além de células de sustentação) que possibilitam a translocação de sacarose e outros solutos das fontes aos drenos. O transporte de carbono a longas distâncias ocorre no elemento crivoso do floema na direção da "fonte" para o "dreno", e a curta distância no processo de carregamento e descarregamento no floema (Grusak et al. 1996). Segundo Minch & Thorpe (1996) uma planta pode ser considerada como uma coleção de drenos de carboidratos, todos estes requerendo suprimento a partir das folhas fontes

De acordo com Thorpe & Minchin (1996), no modelo, os tubos crivosos são os condutores nos quais existe um fluxo de solução. A entrada dos fotoassimilados nos condutores é chamada de carregamento e sua saída de descarregamento. Geralmente, o fluxo da solução é determinado por um gradiente de pressão hidrostática axial ao longo dos condutores, criado osmoticamente pela atividade de carregamento, primeiramente de fotoassimilados para gerar uma alta concentração de soluto dentro da região fonte. O descarregamento mantém uma menor concentração nos condutores nas regiões drenos. Ainda segundo os autores, o carregamento ocorre em folhas fonte, e o descarregamento em tecidos em crescimento ou de armazenamento, porém o carregamento e descarregamento podem ocorrer simultaneamente ou em diferentes momentos e em várias intensidades ao longo do modelo de transporte. Quando o balanço de suprimento e demanda é alterado (essa alteração pode ser flutuante, variando de minutos, horas, dias e meses) o fluxo líquido pode ser de carregamento ou descarregamento. Em um dado momento ou local, o sistema pode ser o de um único processo lateral, como, por exemplo, em folhas maduras onde pode não existir o descarregamento, assim como em drenos terminais onde pode não estar

existindo o carregamento. A direção e a magnitude do transporte longitudinal é o resultado da distribuição dos fluxos laterais a partir do sistema de transporte.

Estudos com traçadores (radioisótopos) tem demonstrado que existe um modelo geral de distribuição em plantas com folhas suprimindo os drenos adjacentes, como por exemplo: folhas baixas suprem as raízes, enquanto as folhas superiores suprem o ápice de brotação e que folhas em posição intermediárias poderiam fornecer fotoassimilados para elas próprias ou em ambas direções. Este modelo de distribuição a partir da folha muda sua posição relativa para o ápice da brotação, muda com o crescimento da planta e também com o desenvolvimento do fruto, ou outro dreno por carboidratos (Thorpe & Minchin, 1996).

O fluxo de fotoassimilado é direcionado pela influência global das relações fonte-dreno, uma vez que está dentro do floema, e por esta razão, não é controlado mais apenas pela folha fonte ou apenas pelo dreno destino. De acordo com Farrar (1996), algum efeito sobre qualquer etapa do processo de partição do carbono afetam o fluxo do assimilado, e conseqüentemente, as relações fonte-dreno. Este modelo está de acordo com o transporte preferencial à partir da fonte para os drenos vizinhos, com algumas alterações no modelo do fluxo depois de uma injúria ou remoção da fonte ou do dreno (Thorpe & Minchin, 1996).

A direção da translocação e partição dos assimilados pode ser acropétalo, basipétalo ou bidirecional, de acordo com as relações fonte-dreno. Em ramos de maçã e uva, a pequena quantidade de fotoassimilados, produzida pelas folhas jovens, foram translocadas na direção acropétalo, já em pecãn e hibiscus a direção foi bidirecional. Com o aparecimento das gemas florais, a maioria das folhas de um ramo mudam de importadoras de assimilados (drenos) para exportadoras (fontes). Por exemplo em pecãn e rosa, as folhas novas

próximas às flores, suprem de assimilados as flores e frutos, enquanto as folhas maduras suprem as raízes e ramos (Privé et al., 1994). Os relatos em pecãn (*Carya illinoensis*) permitem observar que em função da posição da folha no ramo, associado ao período do ano e a presença de órgãos reprodutivos em diferentes estádios de desenvolvimento, o movimento dos fotoassimilados passam, no período final de frutificação já próximo à queda natural das folhas, de bidirecional para basipétalo (Davis & Sparks, 1974).

Segundo Lai et al. (1988), além do modelo de distribuição dos assimilados nas plantas ser dependente, dentre outros aspectos, da localização e das interações entre as fontes e os drenos, outro importante fator que também está diretamente relacionado à distribuição dos assimilados de folhas fonte para os frutos, é o modelo de conexão vascular. Lai et al. (1988) e Privé et al. (1994) reportam que a exportação dos fotoassimilados, formados nas folhas fontes, para os frutos (drenos), pode ser realizado segundo o modelo de conexão vascular ou ortóstico, o qual apresentaria menor resistência para o fluxo dos assimilados. Ainda segundo Lai et al. (1988), os resultados obtidos por Blomquist & Kust mostraram que, para plantas de soja, o suprimento de assimilados para as vagens estavam sendo realizados pelas folhas localizadas em posição direta e verticalmente alinhadas, mesmo existindo vagens no lado oposto do caule, e próximo às mesmas folhas fontes. Contudo, ocorrendo quaisquer alterações nas relações fonte-dreno (como por exemplo, desfolhas ou queda de frutos), este modelo de distribuição pode ser alterado. Embora a filotaxia das plantas de kiwi (*Actinidia deliciosa*) seja 2/5, os resultados por Lai et al. (1988) sugerem que outra ordem filotáxica exista. Transições filotáxicas dentro do sistema vascular de plantas são de ocorrência conhecida, embora isto não possa ser detectado na morfologia externa da brotação. Aparentemente, segundo os autores, o dimensionamento da reorganização do sistema vascular

de uma planta está relacionada ao seu vigor. Estudos na relação entre a filotaxia e a organização vascular em *Actiniia arguta* mostraram que o sistema vascular de uma brotação lateral mudou durante sua ontogênese, passando de  $n+8$  para  $n+13$ , e posteriormente para  $n+21$ , onde  $n$  era a localização da folha marcada no ramo. O mesmo comportamento foi observado por Privé et al. (1994) em plantas de *Rubus idaeus*, utilizando como marcador o  $^{14}\text{CO}_2$ , onde foram determinadas variações na filotaxia das plantas, em termos de conexão vascular, onde os terços superior e inferior apresentaram variações de  $1/2$ ,  $1/3$ ,  $2/5$  ou  $3/8$ . Nos ramos reprodutivos as filotaxias mais comuns foram  $1/2$  e  $1/3$ .

De acordo com os resultados de Lai et al. (1988), pode ser observado que no ramo principal de plantas de Kiwi, os fotoassimilados produzidos por folhas marcadas com  $^{14}\text{C}$  foram direcionados preferencialmente para os entrenós, independente de sua localização na planta, e que as folhas localizadas acima das folhas marcadas ( $n$ ) importaram os fotoassimilados segundo uma ordem filotáxica  $n+3$ ,  $n+5$  e  $n+8$ . Os mesmos autores relatam também que nos ramos laterais o transporte de  $^{14}\text{C}$  foi compartimentado, uma vez que os frutos foram supridos por fotoassimilados produzidos pelas folhas localizadas no mesmo nó onde se inseriam, e pelas folhas localizadas nos nós  $n+5$  e  $n+8$ . Quando foi investigado o efeito da poda nestes ramos com frutos, foram observadas alterações no transporte dos fotoassimilados, onde folhas que não forneciam fotoassimilados para os frutos avaliados passaram a supri-los, bem como as folhas localizadas no mesmo nó, que supriam apenas seus frutos, passaram a exportar fotoassimilados para os outros frutos. De acordo com MacRae & Redgwell (1990), os frutos de kiwi importam fotoassimilados durante toda as suas fases de desenvolvimento, e que até no estágio final de desenvolvimento, o "coração" do fruto é metabolicamente mais ativo que o córtex.

Finazzo et al. (1994), utilizando a técnica de  $^{14}\text{C}$ , reportam que a distribuição de fotoassimilados, entre folhas de abacateiro, está relacionada à filotaxia das folhas, onde a maioria dos fotoassimilados (98%), produzidos pela folha marcada, foram importados pelas folhas alinhadas na mesma posição ortóstica (50%), e pela folha adjacente à folha marcada (48%). No mesmo trabalho, os autores relatam que os fotoassimilados enriquecidos em  $^{14}\text{C}$ , produzidos à partir de uma folha fonte, foram importados em sua quase totalidade (94%) pelos frutos em desenvolvimento, que estavam no mesmo alinhamento ortóstico. De forma contrária, quando não existiu a presença de frutos no alinhamento da folha marcada, os fotoassimilados foram distribuídos para os frutos menores, de alinhamentos adjacentes.

Na avaliação do efeito da temperatura sobre a translocação dos fotoassimilados em tomateiro, Yoshioka (1986) demonstrou que 2/3 dos fotoassimilados, produzidos durante o dia, foram translocados ainda de dia, enquanto 1/3 foi translocado à noite, e que o aumento na velocidade de translocação está relacionada com a elevação da temperatura, obtendo a maior velocidade de translocação de fotoassimilados ( $\pm 85 \text{ cm.h}^{-1}$ ) à temperatura da ordem de 34 °C. O autor observou também que sob temperaturas noturnas baixas (8 °C), parte dos fotoassimilados produzidos pela folha não foram translocados para os drenos, permanecendo nas folhas, o que pode causar um efeito adverso sobre a fotossíntese desta folha, no dia seguinte. Contudo, temperaturas noturnas muito elevadas também promoveriam um aumento no consumo de fotoassimilados, pelo aumento na respiração. Portanto, a melhor combinação seria a de que, na primeira metade da noite, a temperatura fosse mais elevada para promover uma translocação mais eficiente, e que, durante a segunda metade da noite, a temperatura fosse mais baixa, para reduzir o consumo de fotoassimilados

pela respiração. Dias com baixas temperaturas favorecem a translocação dos fotoassimilados para as raízes, e reduzem a translocação para os frutos (Yoshioka, 1986).

O conhecimento da direção da translocação dos fotoassimilados também pode ser de importância para maximização da eficiência de determinados defensivos agrícolas, no controle de doenças, como Whiley & Schaffer (1993) reportaram em experimento com abacateiro. Neste trabalho, os autores relatam que 18 dias após a brotação das folhas, folhas da brotação nova, com 88% de sua total expansão foliar apresentavam taxa fotossintética de  $6,1 \mu\text{mol.m}^{-1}.\text{s}^{-1}$ , ao passo que folhas de brotação madura apresentavam valores de  $9,2 \mu\text{mol.m}^{-1}.\text{s}^{-1}$ . Do mesmo modo, nas folhas da brotação nova, a quantidade de fotoassimilados, marcados com  $^{14}\text{C}$ , foi maior que nas folhas da brotação mais velha, devido as folhas novas utilizarem estes fotoassimilados para sua expansão e acúmulo de matéria seca, por ainda não estarem atuando como folhas fonte de assimilados. Na avaliação 34 dias após o início da brotação, as folhas da brotação nova passaram a exportar mais assimilados para as raízes que para as folhas da sua brotação, mostrando que as raízes tornaram-se drenos mais fortes que as folhas da brotação, redirecionando o fluxo dos fotoassimilados por elas formados para o sentido basipétalo. Como o abacateiro apresenta fluxos definidos de crescimento da parte aérea e das raízes, associado ao fato do movimento dos fungicidas sistêmicos estarem relacionados com a dinâmica da partição dos fotoassimilados, quando estes produtos são aplicados, por exemplo, para controlar fungo de solo (*Phytophthora*), em pulverização nas folhas no período de crescimento vegetativo, a quantidade do produto que chega até as raízes é menor que se o produto fosse aplicado na época em que o fluxo de crescimento principal estivesse direcionado para as raízes (Whiley & Schaffer, 1993).

Na exploração econômica e racional de plantas frutíferas, diversas práticas culturais são empregadas visando a produção de frutos em quantidade e com elevada qualidade, na época desejada. Essas práticas culturais, como: o desbaste de frutos, visando o aumento da qualidade dos frutos remanescentes; a aplicação de ácido giberélico, para regular a porcentagem de pegamento de flores; e o anelamento do ramo, para acelerar a maturidade dos frutos, dentre outras, alteram a relação fonte-dreno existente na planta (Foyer & Galtier (1996), com o objetivo de melhorar a qualidade final do fruto produzido.

No contexto das relações fonte-dreno, de acordo com Zamski (1996), Warren-Wilson (1967) introduziu o termo "força do dreno" para definir a habilidade do dreno em obter fotoassimilados em um sistema de competição entre órgãos das plantas, onde a "força do dreno"  $[gd^{-1}] = \text{tamanho do dreno [g]} \times \text{atividade do dreno [gg}^{-1} \text{ d}^{-1}]$ . O termo "força do dreno" descreve os efeitos totais que os drenos exercem sobre o transporte de fotoassimilados em sua própria direção. Existe, ainda segundo Zamski (1996), uma controvérsia se o parâmetro "força do dreno" é mensurável ou mesmo real, da mesma forma que outros autores tem questionado que a 'força dreno "não pode ser considerada independente do resto da planta, sugerindo que o nome" força dreno" seria um termo inadequado. Ainda segundo Zamski (1996), o referido autor sugere que um modelo no qual o fluxo para um específico dreno é determinado pela interação entre a fonte, drenos alternativos e o próprio dreno. Para Marcelis (1996) o termo "força do dreno" pode ser definido como uma habilidade competitiva de um órgão em atrair assimilados, e a partição dos assimilados entre os drenos primeiramente regulada pelo próprios drenos. Mesmo sendo a partição da matéria seca final produzida o resultado do fluxo dos assimilados dos órgãos fonte, através das vias de transporte para os órgãos drenos, o efeito específico das vias de transporte sobre a partição do



assimilados na planta é pequeno quando comparado com o efeito dos drenos. Ainda segundo o autor, a taxa potencial de crescimento de um órgão (capacidade potencial de acumular assimilados) tem se mostrado como um parâmetro que reflete quantitativamente a força dreno deste órgão.

A relação entre a "força do dreno" e o suprimento de assimilados é específica para cada dreno e está governada pelo suprimento e demanda. Desta forma quando existe a demanda em um específico dreno, a necessidade de assimilados gerados causa um grande gradiente osmótico entre a fonte e o dreno, o qual garante um aumento no suprimento dos assimilados até um novo equilíbrio ser encontrado. A competição entre drenos é detectada pelo aumento total na demanda. Em vários casos esta competição resulta em alguma perda, devido a uma falta no suprimento. Várias pesquisas têm mostrado uma relação entre demanda e suprimento no dreno, enfatizando o potencial do sistema planta para ajustá-las nas trocas em suprimento e/ou demanda (Zamski, 1996).

Para Setter et al. (1979), a presença da atividade de frutos como drenos causa um aumento nas taxas de fotossíntese e exportação da folha fonte. Alterações na demanda do dreno causam uma rápida troca na distribuição de assimilados, como por exemplo, observado pela remoção do dreno ou anelamento do ramo que determinam uma rápida diminuição nas taxas fotossintéticas.

O aumento na demanda do dreno durante o estágio reprodutivo determina a redistribuição de fotoassimilados. A folha fonte pode responder a demanda, pela regulação do nível de fosfato-sacarose sintetase (SPS), uma vez que o aumento ou diminuição da exportação de sacarose está diretamente correlacionado com a atividade da SPS. Um aumento na "força do dreno" ou uma rápida produção de novos drenos (flores e frutos) causa

um concomitante aumento na demanda por fotoassimilados, bem como por outros nutrientes, por meio disto causando a mesma grande demanda por açúcares (Zamski, 1996). Existe, segundo Farrar (1996), evidências de que o "status" de açúcar da fonte e do dreno controlem a partição dos assimilados. De fato a translocação de fotoassimilados pelo modelo de ação de massa, o qual determina o controle do dreno sobre o transporte do floema, pressupõem a relação entre a taxa de translocação no floema (suprimento) e um hipotético "pool" de drenos (demanda) sob condições nas quais o dreno demanda ou a fonte produtora é limitado.

O sistema planta apresenta flexibilidade em ajustar a partição de fotoassimilados em resposta às condições ambientais. Quando a demanda de um dreno diminui, ocorre um excedente de fotoassimilados, determinado pela diminuição no suprimento de fotoassimilados para este dreno (transporte no floema), o que ocasiona um incremento no aumento dos fotoassimilados para outros drenos (Wardlaw, 1993).

Baseado na exportação de açúcares Ho & Baker (1982) e Ho (1986) classificaram os drenos em dois tipos: drenos de utilização e drenos de armazenamento, contudo, Zamski (1996) classificou os drenos em três tipos, a saber: drenos de acumulação; drenos de consumo e drenos secretores.

Pela classificação de Zamski (1996), os principais drenos de acumulação são os ramos, raízes, frutos e sementes, nestes grandes quantidades dos assimilados importados são armazenados como açúcares solúveis (sacarose, glucose, frutose e pequenos oligofrutos) ou como polissacarídios (amido, frutanos de cadeia longa, polissacarídios armazenados na parede celular). O amido, frutano e a sacarose são as principais formas de carboidratos armazenados, sendo armazenados nos plastídios ou vacúolos de várias células podendo ser utilizados para fins energéticos ou estruturais, depois de sua

hidrólise e reentrada no citossol. O local de acumulação e o “status” químico e físico do material armazenado têm um efeito marcante sobre as características do tecido. Os carboidratos são armazenados em diferentes compartimentos nos tecidos dos drenos. O amido é armazenado apenas nos plastídios, enquanto que os açúcares solúveis e o frutano são armazenados no vacúolo e outros polissacarídios estão depositados na parede celular.

Os drenos secretores são aqueles que secretam alta concentração de solução açucarada em relativo curto período, como por exemplo, o nectário em flores. Os açúcares são translocados na seiva pelo floema segundo um gradiente de concentração, e que os nectários atuam como drenos e locais onde são secretados estes açúcares.

De acordo com Zamski (1996) os principais drenos consumidores são os meristemas e órgãos jovens em desenvolvimento, estes exibem alto consumo de carboidratos para respiração, pois oxidam dos fotoassimilados para produzir energia para o crescimento. São encontrados em tecidos em crescimento e em diferenciação como ápice de raízes e brotações e folhas jovens em desenvolvimento, sementes, frutos e etc. Sementes e frutos passam, de acordo com seu estágio de desenvolvimento, de drenos consumidores para drenos de acumulação quando próximos à maturação e paralisação da divisão celular.

Drenos consumidores em plantas perenes de regiões de clima temperado crescem periodicamente em ciclos de fluxos de crescimento e repouso. Essa periodicidade de crescimento apical e radial está relacionada com as trocas sazonais de temperatura e luz e são reguladas por hormônios. Em regiões tropicais, o crescimento apical e lateral pode ser contínuo ou intermitente. Os exemplos sugerem que a regulação hormonal de crescimento ocorrendo dentro das células consumidoras, controla o suprimento de assimilados, como visto pelo conceito de ação de massa. Isto implica que a gema não cessa o crescimento e

torna-se dormente devido à diminuição no suprimento de assimilados, mas pelo contrário, quando o crescimento diminui o suprimento também diminui (Morris, 1996).

A habilidade de um dreno para atrair assimilados a partir do floema ("força do dreno") varia consideravelmente de um dreno para outro e pode mudar substancialmente durante o tempo de vida de um dado dreno, sendo também sensível às condições ambientais, e ainda afetada pelo desenvolvimento de outros drenos, mesmo sob condições que limitem os drenos. De acordo com Morris (1996), esta última afirmação, associada com o fato dos drenos serem afetados de forma diferenciada pela disponibilidade de assimilados, sob condições de limitação da fonte, indica que os drenos podem influenciar a atividade fisiológica dos outros drenos, por processos não relacionados a uma simples competição por substratos. Ainda segundo o autor, existe muita evidência indireta que os hormônios exportados por um dreno possam ser transportados para outros drenos, onde podem atuar diminuindo a força deste dreno. Sob condições de limitação na fonte de assimilados, sinais oriundos de um dreno dominante podem substancialmente inibir, ou mesmo, prevenir o crescimento um dreno subordinado e sob condições extremas, causar seu abortamento.

Morris (1996), relata que durante o desenvolvimento vegetativo, o ápice das brotações primárias normalmente recebe uma quantidade desproporcional de assimilados, em relação às gemas dos ramos laterais. Este efeito dominante pode variar, entre espécies e em determinadas condições ambientais, de uma completa inibição das gemas axilares (dominância apical) a graus de inibição do crescimento lateral. Embora o ápice da brotação vegetativa seja considerado como uma entidade única, em termos de importação de assimilados, suas partes (folhas e entrenós) podem exibir hierarquia como drenos, e as

mudanças temporais no modelo de distribuição dentro dos tecidos apicais podem ser reguladas por suas produções e exportações de hormônios.

Folhas muito jovens não são particularmente drenos fortes. A "força do dreno" máxima e os máximos valores para exportação de carbono ocorrem no estágio de 10% da área foliar final. Isto cai para próximo de zero quando a folha atinge 3/4 da sua máxima capacidade fotossintética. Isto varia consideravelmente entre espécies e com as condições ambientais, sendo também dependente do estágio de desenvolvimento da planta, uma vez que durante o ciclo da planta, as folhas que se desenvolvem mais precocemente apresentam uma "força de dreno" maior que as folhas que se desenvolvem mais tardiamente (Foyer & Galtier, 1996).

Para várias espécies, flores e inflorescências em pré-antese são drenos muito fracos quando comparados as estruturas vegetativas (folhas em expansão e ápice da brotação) adjacentes (Morris, 1996). Após a fertilização, sementes e frutos em desenvolvimento tornam-se drenos fortes e ganham prioridade sobre os órgãos vegetativos na partição dos fotoassimilados (Ho, 1986).

Alguns drenos apresentam flutuações em suas demandas por suprimentos, como raízes e folhas, já outros, como as sementes, são descritos como drenos de alta prioridade, requerendo fotoassimilados constantemente, independente de flutuações no suprimento (Minchin & Thorpe, 1996). Ainda segundo os autores, a ordem de prioridade de drenos (competição por fotoassimilados) é: sementes > partes do fruto em desenvolvimento = ápice de ramos e folhas > cambo > raízes > órgãos de armazenamento.

Kriedemann (1967) observou que embora as flores, de um mesmo ciclo reprodutivo, aparentemente apresentaram similar importação de fotoassimilados, os

frutos em desenvolvimento mostraram discriminação quanto a essa importação, pois os frutos localizados na porção sub-apical da brotação mostraram ser maiores importadores de fotoassimilados, que os frutos da porção apical. Segundo o autor, em laranjeira foi constatado que quanto mais tarde ocorrer a antese da flor maior será a chance de sucesso no pegamento do fruto, e que as flores terminais foram as primeiras a abrirem. Dessa forma, os frutos sub-apicais apresentariam maior "força do dreno", justificando esta discriminação na importação dos fotoassimilados pelo frutos em crescimento .

Em *Rubus idaeus*, Privé et al. (1994) encontraram que as frutificações próximas às folhas marcadas foram sempre os maiores drenos de assimilados, independente do desenvolvimento reprodutivo, e que a translocação para as folhas, flores e frutos, acima da folha marcada, estava relacionada à filotaxia em 6 das 8 plantas amostradas. Os autores observaram ainda que a prioridade da partição dos assimilados estava na dependência do estágio de desenvolvimento da planta, pois quando existiam apenas flores nos ramos superiores, a translocação, à partir da folha fonte foi tanto para a inflorescência como para as folhas jovens. Porém, quando os frutos começaram a se desenvolver, a maioria dos assimilados formados pela folha marcada foram direcionados para os frutos em vez das folhas jovens, sendo este fato observado tanto para videira (Hale & Weaver, 1962), quanto para o tomateiro (Ho, 1996), respectivamente.

Em videira, Hale & Weaver (1962) apresentaram os resultados de experimento sobre algumas relações fonte-dreno em ramos vegetativos e reprodutivos, mostrando os efeitos dos diferentes drenos sobre a importação de fotoassimilados (direção e intensidade) produzidos por folhas marcadas com  $^{14}\text{C}$ , e localizadas em diferentes partes ao longo dos ramos. Já Quinlan & Weaver (1970), reportam que o movimento de fotoassimilados

em ramos de videira foi alterado em função de tratamentos como a aplicação de ácido giberélico ( $GA_3$ ), sombreamento dos ramos e remoção de folhas e inflorescências. De acordo com os dados obtidos pelos autores, observa-se que em ramos não tratados, com a presença de inflorescências, as folhas adjacentes a estes órgãos reprodutivos exportavam fotoassimilados preferencialmente para eles, e que as folhas localizadas na porção superior do mesmo ramo exportavam os fotoassimilados para as folhas novas e ápice de crescimento da planta (movimento acropétalo). Quando foi feita a remoção do ápice do ramo, a folha localizada na porção superior do ramo exportou os fotoassimilados para a inflorescência localizada abaixo, ou seja, esta inflorescência passou a ser o dreno preferencial para os fotoassimilados produzidos por aquela folha, passando a direção do movimento do fotoassimilado a ser basipétalo. Da mesma forma, quando as folhas abaixo da folha superior no ramo foram totalmente sombreadas, a inflorescência, localizada seis folhas abaixo da folha marcada com  $^{14}C$ , passou a ser o dreno preferencial para os fotoassimilados enriquecidos, como reflexo das folhas, que seriam fonte normal para a inflorescência, não estarem realizando fotossíntese, e dessa forma não podendo suprir a demanda do dreno. A folha superior passou a suprir este dreno (inflorescência) que mostrou maior prioridade ("força do dreno") como importador de fotoassimilado daquela folha. Neste mesmo trabalho, pode-se constatar efeito da desfolha sobre a direção dos fotoassimilados produzido pela folha, logo acima da inflorescência, que teria a direção basipétalo para a inflorescência (dreno), mas que quando as folhas, localizadas acima da folha marcada com  $^{14}C$ , foram retiradas, o ápice de crescimento do ramo passou a ser também dreno para a folha marcada, uma vez que as folhas que atuariam como fonte de fotoassimilados foram retiradas, uma nova relação fonte-dreno foi determinada, alterando o direcionamento dos fotoassimilados.

De acordo com Candolfi-Vasconcelos et al. (1994) em plantas de videira submetidas à desfolha, carboidratos enriquecidos com  $^{14}\text{C}$ , previamente formados e armazenados nos ramos e raízes, foram retranslocados para os cachos, durante o estágio de início de maturação (início de acúmulo de açúcares, amolecimento, coloração e perda de acidez), fase na qual tornam-se fortes drenos de fotoassimilados, capazes de aumentar a taxa fotossintética das folhas até maturação dos frutos.

Yoshioka (1986) relata que, em tomateiro em produção (com três inflorescências), a distribuição dos fotoassimilados está compartimentada, de forma que a planta pode ser dividida em unidades fonte-dreno, onde os maiores drenos são supridos por folhas adjacentes a eles, como por exemplo, as folhas baixas supririam as raízes e a última inflorescência seria suprida pelas folhas localizadas na parte superior da planta. Além disso, o autor ressalta que a extensão e duração destas unidades fonte-dreno não é constante, ao longo do tempo, estando sujeitas às variações causadas pela competição entre os drenos.

Em bananeira, Eckstein et al. (1995) reportam que as exportações de assimilados, a partir das folhas para os drenos, em genomas de *Musa acuminata* dependem da idade da planta, idade e posição da folha e da taxa de fixação de carbono. Variações na intensidade de dreno entre as folhas e o pseudocaule, durante o crescimento vegetativo, com o rizoma durante o florescimento, e com o cacho antes da colheita, foram determinadas pelo referidos autores. Os principais drenos para os fotoassimilados produzidos pela folha marcada com  $^{14}\text{C}$ , durante o crescimento vegetativo, foram a folha 1 (folha mais nova), o rizoma da planta mãe e o rizoma do rebento do 1º ciclo. Depois do florescimento, o desenvolvimento do cacho foi o dreno principal para os fotoassimilados marcados. Como a acumulação de matéria seca no rebento é lenta até o desenvolvimento de sua própria área foliar, e pelo fato dos



fotoassimilados, produzidos pela planta mãe, serem direcionados também para o rizoma do rebento, durante a fase vegetativa da planta mãe, uma definição mais precoce do rebento a ser conduzido para a produção seguinte, possibilitará a este que ocorra um maior acúmulo de assimilados no seu rizoma. Isto permitirá que no início de seu ciclo de crescimento vegetativo haja aumento na sua área foliar com reflexos positivos na interceptação da luz, aumento na fotossíntese, dentre outros, levando a uma redução no seu ciclo de produção e evitando uma competição tardia com o cacho da planta mãe.

Lakso et al. (1999) numa revisão sobre balanço de carbono em macieira relatam que durante a frutificação, os frutos (2-4 semanas após o pleno florescimento) são grandes importadores de carboidratos, por apresentarem taxa de crescimento exponencial (aumentando rapidamente seu peso de matéria seca), além de estarem em grande quantidade na planta. Neste momento a competição entre os frutos e as novas brotações, por assimilados é grande, reduzindo a fração de carboidrato disponível para os frutos, especialmente se a incidência de luz é baixa.

Proietti et al. (1999), citando diversos autores, reportam que na cultura da oliveira o crescimento dos frutos e o acúmulo de óleo são influenciados por fatores que regulam a produção, translocação e conversão dos assimilados. Os autores relatam ainda que, os frutos são fortes drenos e que os nutrientes para o desenvolvimento dos frutos são fornecidos principalmente pelas folhas da mesma brotação onde os frutos estão localizados. Porém, sob condições de redução de suprimento de assimilados o fruto pode atrair substâncias de outras partes, se estas estiverem localizadas próximas aos frutos.

Com relação ao transporte de substâncias nas folhas do maracujazeiro, Romeiro & Muchovej (1990) avaliaram a absorção e translocação de estreptomicina aplicada

nas folhas do maracujá amarelo, e constataram que, após 16 dias da aplicação, o referido agrotóxico não foi absorvido nem translocado dentro da folha. Contudo, neste trabalho, os autores não verificaram o mecanismo de transporte do produto e sim se, para metodologia por eles proposta, ocorreu ou não a absorção e translocação do referido defensivo.

Pelo dados apresentados pode-se constatar que nos estudos relacionados a translocação, alocação e balanço de carbono, bem como nos estudos sobre as relações fonte-dreno, uma das metodologias mais utilizadas refere-se ao uso de "marcadores" ou "traçadores", notadamente o  $^{14}\text{C}$ , isótopo radioativo do carbono.

Os isótopos são elementos que apresentam o mesmo número atômico, porém com números de massa diferentes, ou sejam, apresentam o mesmo número de prótons e elétrons e diferentes números de nêutrons, ocupando o mesmo lugar na tabela periódica. Dessa forma, os isótopos apresentam as mesmas propriedades químicas, sendo classificados em radioativos ou estáveis.

O isótopo radioativo  $^{14}\text{C}$ , foi descoberto no final de 1940, sendo inicialmente utilizado em estudos sobre datação em arqueologia. A aplicação do  $^{14}\text{C}$  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 dos fotoassimilados e das relações fonte-dreno, em diversas espécies de plantas (Schimel, 1993).

Os isótopos radioativos ou radioisótopos emitem partículas e/ou radiações ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  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 a meia-vida do átomo, a qual define-se como o tempo requerido para que a metade da população de um átomo se desintegre. Como exemplo tem-se os seguintes valores de meia-

vida:  $^{14}\text{C}$  5.715 anos;  $^{35}\text{S}$  87,2 dias;  $^{32}\text{P}$  14,3 dias;  $^{64}\text{Cu}$  12,7 horas;  $^{42}\text{K}$  12,4 horas e do  $^{40}\text{K}$   $1,26 \times 10^9$  anos (Lide, 1996). As radiações emitidas permitem identifica-los em todos locais em que se encontrarem, sendo por isso usados como "traçadores". Os isótopos radioativos são detectados pela ionização que produzem, através de contadores Geiger-Muller, fotomultiplicadoras e pela técnica da radioautografia (Schimel, 1993).

Os isótopos estáveis não emitem radiações e são caracterizados pela sua abundância natural, expressa em átomos %. Como exemplos tem-se: o  $^{12}\text{C}$  (98,89%) e  $^{13}\text{C}$  (1,11%);  $^{14}\text{N}$  (99,62%) e  $^{15}\text{N}$  (0,38%);  $^{16}\text{O}$  (99,796%) e  $^{18}\text{O}$  (0,204%) e o  $^1\text{H}$  (99,8844%) e  $^2\text{H}$  (0,1156%) (Lide, 1996). A terminologia comumente empregada na detecção das concentrações naturais, expressa-se pela linguagem delta per mil e por átomos por cento para compostos enriquecidos (Barrier & Prosser, 1996).

Segundo Svejcar et al. (1990) a utilização dos isótopos estáveis de carbono na pesquisa agrícola e ecológica, apresentam a vantagem de não estar sujeita ao cumprimento de regulamentações (normas técnicas) para sua aquisição e utilização, diferentemente dos materiais radioativos, que necessitam de autorização expedida pela CNEN (Comissão Nacional de Energia Nuclear), para liberação de sua aquisição e uso.

Licatti (1997) reporta que Aston em 1920, utilizando um espectrógrafo de massa, descobriu os isótopos estáveis do Neônio e que desde então diversos avanços ocorreram no sentido de aperfeiçoar os equipamentos de medida, até a obtenção dos mais recentes e modernos espectrômetros de massa. Nos anos 80 e 90, os sistemas dos espectrômetros de massa para razão isotópica (IRMS) sofreram grande melhoria, sendo as partes mecânicas e válvulas automatizadas, incorporando-se também sistemas de controle de dados informatizados, além de um aprimoramento na preparação de amostras com advento do

fluxo contínuo. Estes fatos além de contribuírem para uma maior precisão e sensibilidade nos resultados das análises, também reduziram o custo de análise por amostra, levando a uma maior utilização desta metodologia na pesquisa agrícola.

De acordo com Schimel (1993) os isótopos 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.

Atualmente os isótopos estáveis estão sendo utilizados em diversas áreas do conhecimento, tais como na pesquisa de diversos processos geológicos, estudos de ciclos naturais (água, dióxido de carbono, nitrogênio etc.) e no entendimento de processos fisiológicos em plantas (fotossíntese, absorção de água, transpiração etc.), dentre outros (Licatti, 1997).

Os marcadores ou traçadores permitem medições diretas ou não de taxas de fluxo ou transformações entre os isótopos de ocorrência natural, com diferenças muito pequenas, da ordem de per mil (‰), como por exemplo nas variações do enriquecimento relativo de  $^{13}\text{C}$  em plantas dos ciclos fotossintéticos  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$  ou da concentração de  $^{15}\text{N}$  em plantas fixadoras ou não de nitrogênio do ar.

Os isótopos de carbono ( $^{12}\text{C}$  e  $^{13}\text{C}$ ) ocorrem em proporções relativamente constante no “pool” de carbono global na natureza. Entretanto, pequenas mas significantes variações podem ocorrer na proporção do isótopo “pesado” incorporado na matéria orgânica ou inorgânica. Este fato está na dependência da extensão da discriminação contra ou a favor do isótopo “pesado” durante as reações de equilíbrio ou a cinética de processos, como as reações enzimáticas (particularmente a fixação de  $\text{CO}_2$ ) (Griffiths, 1993).

Os isótopos estáveis do carbono ( $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$ ) tornaram-se uma ferramenta muito útil na pesquisa sobre aspectos relacionados a 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 servir de base no estudo sobre melhoramento de plantas tolerantes ao estresse hídrico e mesmo para trabalhos relacionados a desbaste ou poda de plantas, notadamente de fruteiras (Ehleringer et al., 1993).

As plantas, em sua maioria, podem ser classificadas quanto ao ciclo fotossintético em dois grupos principais: plantas do ciclo  $\text{C}_3$  e plantas do ciclo  $\text{C}_4$ . As plantas dos ciclos  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$  apresentam diferenças na razão entre o  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$  presentes em suas folhas, sendo estas diferenças reflexos dos processos de fracionamento isotópico, que determinam uma discriminação, contra ou a favor do  $^{13}\text{C}$ , ocorrido durante a fotossíntese. Basicamente, nas plantas  $\text{C}_3$  estas discriminações ocorrem na difusão do  $\text{CO}_2$  pelo estômatos até os cloroplastos, pela ação da enzima de carboxilação (rubisco) e pela diferença nas concentrações externas e internas de  $\text{CO}_2$ . Nestas, a discriminação isotópica ocorre em maior valor pela ação da rubisco, sendo que nessa fase a discriminação é contra o  $^{13}\text{C}$ . Como resultado, espécies de plantas do ciclo fotossintético  $\text{C}_3$  apresentam valores na razão isotópica que variam de -22 a -34 ‰, tendo como média, valores da ordem de -27‰. As plantas do ciclo  $\text{C}_4$ , apresentam, além das etapas citadas para as plantas  $\text{C}_3$ , discriminação isotópica na formação do  $\text{HCO}_3^-$  e sua incorporação pela PEP-carboxilase, além do fator  $\phi$  que representa a taxa de  $\text{CO}_2$  que escapa das células da bainha e podem ser ou não reincorporadas, ocorrendo nestas fases, discriminações a favor do  $^{13}\text{C}$ . Dessa forma, o resultado da razão isotópica nas espécies do ciclo  $\text{C}_4$  variam de -9 a -16 ‰, com valores médios de -14‰ (Farquhar et al., 1989 e O'Leary,

1993). Portanto, as plantas das espécies de ciclo  $C_3$  são mais pobres em  $^{13}C$ , em relação às plantas do ciclo  $C_4$ . Segundo Griffiths (1993) esta variação na quantidade de  $^{13}C$  presente nas diferentes espécies dos ciclos  $C_3$  e  $C_4$  pode ser comparada a uma "assinatura isotópica" das plantas.

A determinação dos valores do sinal isotópico do carbono nas plantas é feito a partir de amostras do material orgânico da planta, que são analisadas no espectrômetro de massas de razão isotópica (IRMS). Neste sistema, de acordo com Ducatti (2000), a amostra e o padrão são admitidos na forma de dióxido de carbono e após a passagem por uma fonte de ionização, os feixes dos íons gerados são separados por um campo magnético de acordo com as suas relações massa/carga. Basicamente, compara-se a razão do  $^{13}CO_2$  (massa 45) /  $^{12}CO_2$  (massa 44) com uma amostra padrão. O resultado em termos do enriquecimento relativo ( $\delta$ ) da amostra em relação ao padrão é expresso em partes por mil (‰), conforme a equação, com terminologia em delta per mil:

$$\delta\text{‰ }^{13}C, \text{PDB} = [(R_{\text{amostra}} / R_{\text{padrão}}) - 1] \cdot 10^3 ; \text{ onde:}$$

R= razão isotópica  $^{13}C/^{12}C$  da amostra e do padrão, respectivamente.

O PDB, refere-se a um fóssil carbonatado do período Cretáceo (*Bellefleuria americana*), da formação PeeDee na Carolina do Sul, EUA, o qual é o padrão internacional para o carbono.

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

Assim como no uso dos 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  $^{13}\text{C}$ , conseqüentemente alterando seu sinal isotópico e possibilitando sua determinação (direção da translocação) onde quer que estejam alocados,. Dessa forma pode-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 do vegetal, tanto utilizando os 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 varia conforme a metodologia de trabalho utilizada (Deléens et al. , 1994).

O equilíbrio entre compostos enriquecidos e compostos naturais segue o fenômeno de troca, que está baseado na aplicação da lei de diluição isotópica, utilizada 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 moléculas de um órgão ou tecido, em um dado período de tempo, fornece uma estimativa da taxa de troca, ou do modelo de partição do referido elemento. Porém, a medida desta estimativa requer condições específicas para uma determinação precisa. Para tanto, uma análise das medidas do isótopo marcado nos diferentes órgãos, durante o período de enriquecimento, acompanhado de uma análise compartimental, 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 enriquecimento por longo tempo permitem obter um equilíbrio de troca entre a fonte

enriquecida e os vários órgãos ou tecidos, de forma que o fluxo do elemento marcado será proporcional ao do elemento não marcado (Deléens et al., 1994).

O uso de baixo enriquecimento requer longo tempo de marcação (exposição ao isótopo marcado) para obtenção do equilíbrio nas diferentes partes da planta. De modo oposto, o alto enriquecimento está associado a um curto período de tempo de enriquecimento. Neste último caso, o limite para detecção do novo “input” num “pool” pré-existente é menor, contudo o período de enriquecimento é muito pequeno para obtenção do equilíbrio entre a fonte e os assimilados na planta. Como resultado, a distribuição do assimilado marcado não é representativo do fluxo do assimilado não marcado .

De acordo com Deléens et al. (1994), em plantas jovens de beterraba açucareira o tempo de 4 horas foi suficiente para obtenção do equilíbrio entre assimilados marcados (com  $^{14}\text{CO}_2$ ) e não marcados. Contudo, em plantas mais desenvolvidas seriam necessários vários dias para a obtenção deste equilíbrio.

Recentemente, os isótopos estáveis do carbono tem ganho maior importância nos estudos relacionados a translocação e alocação dos assimilados produzidos pelas plantas na fotossíntese. Neste contexto, Sawada et al. (1995), trabalhando com milho doce, avaliaram características da fotossíntese e da translocação dos fotoassimilados produzidos pelas folhas que envolvem a espiga. Os autores reportam que em algumas linhagens de milho dentado, as folhas que cobrem as espigas podem representar 20% da área foliar da folha localizada no nó onde se insere a espiga, e que a remoção destas causou redução de 2,6% na produção média. Ainda segundo os autores, em experimentos com  $^{14}\text{C}$ , pode-se constatar a maior contribuição da folha localizada no nó onde se insere a espiga, das folhas imediatamente acima e abaixo, bem como das folhas que à envolvem no suprimento de



assimilados para a espiga. No trabalho de Sawada et al. (1995), pode ser verificado, através da técnica de isótopos estáveis, que as folhas que envolvem a espiga seguidas pela folha localizada no nó onde se insere a espiga e a primeira folha imediatamente abaixo, apresentaram maior translocação dos assimilados enriquecidos produzidos. Da mesma forma, pode ser verificado que os assimilados produzidos pelas diferentes folhas testadas foram alocados em quantidades diferentes para as diversas partes amostradas da planta e que a contribuição para espiga foi maior pela folha localizada no nó onde se insere a espiga, e pelas duas folhas localizadas logo acima e abaixo da espiga. Segundo Sawada et al. (1995) estes dados sugerem que as duas folhas localizadas acima e as duas localizadas abaixo da espiga possam funcionar como unidades fonte-dreno para o milho doce, além de mostrar a importância das folhas que envolvem a espiga como fornecedoras de assimilados para o crescimento e desenvolvimento da espiga.

Estudo sobre a translocação e alocação de assimilados marcados com  $^{13}\text{C}$  em plantas de amendoim, foram determinadas, por Inananga & Yoshihara (1997), a partir da exposição de diferentes folhas em ambiente enriquecido com  $^{13}\text{CO}_2$ . Os autores observaram diferenças quanto a direção e distribuição dos fotoassimilados enriquecidos, em função da localização das folhas testadas.

Gleixner et al. (1998) reportam a utilização do isótopo estável do carbono no estudo da biogênese dos metabólitos primários formados na fonte e obtidos nos diferentes drenos em plantas de batata, permitindo assim investigar a ocorrência ou não da discriminação isotópica durante as diversas etapas dos modelos metabólicos analisados. No trabalho de Saranga et al. (1999), a análise da razão isotópica do  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$  é utilizada como critério indireto de seleção de genótipos de plantas de algodão, com relação ao uso eficiente da

água. Para tanto, o estudo das variações no  $\delta^{13}\text{C}$  nas diferentes partes do vegetal, em diferentes estádios de crescimento e desenvolvimento são importantes. Os autores observaram não ocorrer interação entre o órgão amostrado e as cultivares de algodão testadas quanto ao valor da  $\delta^{13}\text{C}$ , porém observaram interação significativa entre cultivar versus estágio de desenvolvimento da folha e estágio de desenvolvimento da folha versus quantidade de água disponível. Foi constatado que o maior coeficiente de correlação, significativamente superior aos demais, foi o obtido na avaliação do  $\delta^{13}\text{C}$  da folha no estágio de maturação do fruto do algodão para o parâmetro peso de matéria seca, baseado no uso eficiente da água. Os autores concluíram, que a folha amostrada durante o estágio de maturação do fruto do algodão pode ser a fase mais efetiva para análise da  $\delta^{13}\text{C}$  como indicador diferencial de genótipos de algodão quanto ao uso eficiente da água.

Em relação ao tempo de enriquecimento e ao intervalo de tempo do enriquecimento à coleta das amostras trabalhadas, os resultados são escassos. Svejcar et al. (1990), trabalhando com plantas de *Bromus tectorum*, uma gramínea, avaliaram o resultado, das plantas crescidas em ambiente com enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , por um período de 40 minutos. Nas amostras colhidas 1, 2, 6, 12 e 24 horas após o período de enriquecimento, os autores constataram diferenças quanto os órgãos amostrados. Nas brotações, a coleta 01 hora após o enriquecimento, houve enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  de 450%, passando do valor natural de cerca de  $\delta = -30\text{‰}$  para valores médios de  $\delta = +420\text{‰}$ . Posteriormente, na coleta realizada 06 horas após o enriquecimento, houve redução no enriquecimento, porém este valor ainda permaneceu elevado, mostrando alto enriquecimento da amostra da ordem de  $\delta = +280\text{‰}$ . Até a coleta realizada 24 horas após o enriquecimento, o enriquecimento permaneceu alto com valores de  $\delta = +220\text{‰}$ . Contudo, nas raízes a velocidade de enriquecimento foi diferente, sendo

crescente da coleta após 1 hora de enriquecimento para a coleta 24 horas após. Esses valores variaram de  $\delta = +60\text{‰}$  na coleta realizada 1 hora depois do enriquecimento, para valores próximos a  $\delta = +100\text{‰}$ , 24 horas depois. Ainda segundo os autores, para as condições e objetivos do trabalho por eles conduzidos, o tempo para coleta de 01 hora foi suficiente, pois foram avaliadas a parte aérea e as raízes das plantas em crescimento, com aproximadamente 50 mg de peso secos, mas que para experimentos, onde maiores informações sobre as diferentes partes da planta ou sobre frações bioquímicas específicas são desejadas, ou ainda o enriquecimento é realizada por um longo tempo, o período de enriquecimento e coleta podem ser maiores.

Sawada et al. (1995) relatam que a maior quantidade do  $^{13}\text{C}$  recuperado nas plantas de milho doce testadas, foi obtido na coleta realizada imediatamente após o período de enriquecimento de duas horas, do que na coleta realizada 48 horas após o enriquecimento.

### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

O presente trabalho, foi realizado em duas etapas distintas. Na primeira foi determinado a concentração natural de  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$  presente nas folhas, botões florais e frutos do maracujazeiro doce, com o objetivo de se determinar o valor considerado limite do enriquecimento natural de  $^{13}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nos diferentes órgãos. Na segunda etapa, foi verificado a viabilidade da metodologia utilizada, quanto a eficiência das folhas em realizar fotossíntese no ambiente enriquecido proposto, bem como determinar o direcionamento da translocação e a alocação dos fotoassimilados enriquecidos produzidos.

#### **3.1 Localização do experimento**

O experimento foi conduzido no pomar do Departamento de Produção Vegetal / Horticultura, da Faculdade de Ciências Agrônomicas - UNESP - Câmpus de Botucatu, Fazenda Experimental Lageado, sendo o solo classificado no grande grupo Terra Roxa Estruturada. O local se encontra a aproximadamente 810 m de altitude e com as

seguintes coordenadas geográficas: 22° 52' 55" de latitude Sul e 48° 26' 22" de longitude Oeste. As condições climáticas do município, segundo o sistema internacional de Koeppen é do tipo cf.b.

### **3.2 Campo experimental**

As mudas foram formadas, segundo recomendação de Vasconcelos (2000), sendo a semeadura realizada em agosto de 1999. Em outubro do mesmo ano foi realizado o plantio definitivo na área experimental. O espaçamento de plantio utilizado foi de 4,0 m X 5,0 m, sendo os tratos culturais realizados, sempre que necessário, segundo as recomendações descritas em Ruggiero (1998). Deve ser ressaltado que no período de avaliação as plantas foram conduzidas sem condição de estresse, principalmente hídrico, o que poderia levar a alterações naturais na determinação do enriquecimento relativo natural ou não.

As observações foram realizadas em 40 plantas de maracujá doce (*Passiflora alata* Dryander.), conduzidas no sistema de espaldeira vertical, com 01 fio de arame n.º 10 a 2,0 metros de distancia do solo. As plantas foram conduzidas em sistema de "cortina" (conforme descrito por Cereda, 1994), devido a necessidade de uma perfeita identificação dos ramos amostrados, além de facilitar a instalação e manuseio dos equipamentos a serem avaliados.

### **3.3. Metodologia de enriquecimento em $^{13}\text{C}$ .**

Será descrito a seguir a metodologia proposta de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , bem como a metodologia de coleta das amostras avaliadas.

#### **3.3.1. Aplicação do $^{13}\text{CO}_2$**

Para a realização desta prática, foram desenvolvidos uma câmara e os equipamentos que possibilitassem a aplicação  $^{13}\text{CO}_2$ , conforme apresentado na Figura 1, onde

a câmara apresentou as seguintes medidas: 25,0 cm de comprimento X 20,0 cm de largura X 4,0 cm de altura X 0,5 cm de espessura, perfazendo um volume de 2000 cm<sup>3</sup>, sendo esta confeccionada de acrílico. Nos ramos amostrados, foram trabalhada folhas previamente selecionadas. Esta folha foi colocada na câmara de acrílico, onde após seu fechamento, foi retirado 1,5 ml do ar ambiente da caixa e colocado 1,5 ml de <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> 99 átomos %, ou seja, de cada 100 átomos de CO<sub>2</sub> deste gás, 99% dos átomos seriam formados por <sup>13</sup>C e 1% por <sup>12</sup>C . A concentração final de CO<sub>2</sub> na câmara foi calculado sendo de 748,9 mg.l<sup>-1</sup>. O tempo de enriquecimento foi de 30 minutos, sendo após esse período, retirada a câmara.

A câmara, foi idealizada de forma a possibilitar a retirada do ar ambiente e a injeção do gás enriquecido, imediatamente após a inserção da folha no seu interior e seu completo fechamento, havendo para isso uma saída lateral que era fechada por um pedaço de mangueira de látex (Figura 2). Para evitar que houvesse a difusão do ar enriquecido da câmara para o ambiente, a região do pecíolo da folha foi envolta em pomada de vaselina, de forma a ocupar todo espaço entre o pecíolo da folha e a câmara.. A injeção do gás na câmara foi feita por um dispositivo que regulava o direcionamento do fluxo do cilindro de <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> (Figura 1) para a seringa e posteriormente da seringa para a câmara, sendo a injeção do gás realizada através de um pedaço de mangueira de látex.

No campo, as folhas foram colocadas na câmara no horário entre 9:30 e 10:30 horas, de forma não receberem uma insolação muito forte sobre câmara, e por este fato, causar uma elevação da temperatura dentro da câmara, o que poderia inibir a fotossíntese ou mesmo queimar as folhas. A metodologia foi testada apenas em dias que apresentaram pleno sol, com ausência de nebulosidade ou temperatura baixa. Foi medida a temperatura no

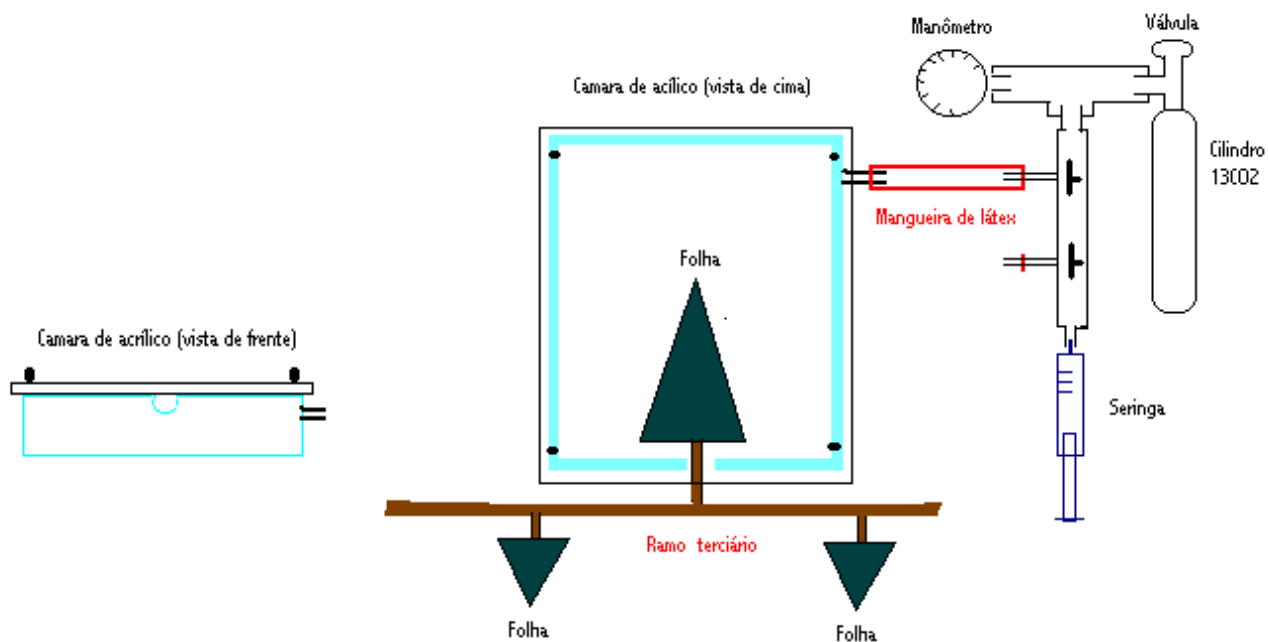


Figura 1. Esquema da câmara de acrílico e do equipamento desenvolvido para aplicação do  $^{13}\text{CO}_2$ .



Figura 2. Vista completa da câmara e da forma como a folha fica instalada.

início do tratamento de enriquecimento e ao final, através de um termômetro colocado dentro da câmara de acrílico. O período de condução do experimento foi de janeiro a maio de 2000.

### **3.4. Metodologia de coleta do material enriquecido em $^{13}\text{C}$ .**

As amostras foram coletadas 6 horas após o período de enriquecimento, por volta das 16:00 horas, do mesmo dia em que foi realizado o enriquecimento. No momento da coleta dos diferentes órgãos presentes nos ramos trabalhados, estes eram devidamente identificados quanto sua localização no ramo, e imediatamente imersos em nitrogênio líquido ( $-196^{\circ}\text{C}$ ), para provocar a morte dos tecidos e assim evitar quaisquer riscos de alterações do enriquecimento natural, causados por processos respiratórios ou outros. Os referidos órgãos amostrados, foram coletados em três repetições, ao acaso, nos ramos trabalhados, nas plantas da área experimental.

### **3.5. Secagem e moagem das amostras**

No laboratório do Centro de Isótopos Estáveis Ambientais, do Instituto de Biociências da UNESP, Câmpus de Botucatu-SP, as amostras previamente identificadas, foram colocados em estufa com circulação de ar forçada à  $65^{\circ}\text{C}$  por 72 horas, para secagem e posterior moagem. No processo de moagem das folhas, foi utilizado o moinho criogênico à base de nitrogênio líquido (Spex - Modelo 6700). Neste moinho, as amostras são colocadas em tubos individualizados, imersas em nitrogênio líquido, dessa forma, minimizando quaisquer riscos de contaminação. Neste equipamento, obtêm-se material com finíssima granulometria, com aspecto de talco, a qual permite uma perfeita homogeneização da amostra. Devido a grande sensibilidade e precisão do espectrômetro de massas ( $\pm 0,2\%$ ), este fator torna-se fundamental para minimizar as diferenças entre as repetições (em número



de três) de cada amostra, nas determinações dos resultados obtidos na leitura do espectrômetro de massas. Amostras. Os botões florais e os frutos, devido ao seu tamanho e dureza, em relação as folhas, inicialmente foram moídos em moinho a martelo (Culatti TYP MIC CZ13), para posterior moagem no moinho criogênico.

### **3.6. Análise do enriquecimento relativo da razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ das amostras**

Após a moagem, foram retiradas, de cada amostra, 60  $\mu\text{g}$  e acondicionadas em cápsulas de estanho, com 6 mm de altura e 4 mm de diâmetro (Modelo D1106 - Elemental Microanalysis Limetd). As amostras, dessa forma, estavam prontas para serem analisadas quanto ao enriquecimento natural de  $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ .

As amostras foram inicialmente colocadas no analisador elemental (Carlo Erba EA 1108 - Fisons, Milão - Itália), o qual está acoplado ao espectrômetro de massas. Neste aparelho, através da combustão das amostras, são liberados o  $\text{CO}_2$  e o  $\text{N}_2$ , que são separados na coluna de cromatografia. Como o interesse é pelo  $\text{CO}_2$ , não foi realizada avaliação quanto ao  $\text{N}_2$ . Posteriormente, o  $\text{CO}_2$  foi diretamente transferido para o ConFlu (Finnigan Mat - Alemanha), onde ocorre o ajuste entre a altura, em Volts, do  $\text{CO}_2$  da amostra e do padrão. Após esse ajuste, a amostra é conduzida até o espectrômetro de massas para razões isotópicas (IRMS) (Modelo Delta S - Finnigam Mat - Alemanha), onde a razão  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  foi determinada e expressa em  $\delta\%$ , notação relativa ao padrão PDB, como descrito em Ducatti (1996). Portanto, o resultado final obtido permitiu a interpretação direta dos dados.

### **3.7. Parâmetros avaliados**

Foram avaliados parâmetros relacionados ao enriquecimento relativo natural da razão  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  em folhas e órgãos reprodutivos do maracujazeiro doce, a partição dos fotoassimilados formados por folhas, submetidas ao ambiente enriquecido em  $^{13}\text{C}$ ,

presentes em ramos vegetativos e reprodutivos, bem como a eficiência da metodologia de enriquecimento proposta.

### **3.7.1. Determinação do enriquecimento relativo natural da razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ em órgãos vegetativos e reprodutivos do maracujazeiro doce.**

Foram realizadas avaliações, das folhas em ramos vegetativos e das folhas, botões florais e frutos em crescimento em ramos reprodutivos do maracujazeiro doce, em função de sua localização no ramo, quanto ao enriquecimento natural de  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$ , visando a determinação do valor limite do enriquecimento relativo natural ( $\delta^{13}\text{C}$ ), a ser usado como comparação com o resultado obtidos nas amostras coletadas em ramos, nos quais as folhas foram submetidos ao ambiente de enriquecimento de  $^{13}\text{CO}_2$ . Foi realizada a análise de variância dos dados obtidos.

O limite mínimo do  $\delta\text{‰}^{13}\text{C}$  foi determinado pela seguinte equação:

$Lm = \text{Média do } \delta\text{‰}^{13}\text{C} - IC$ , onde:

$Lm$ , é o valor limite mínimo do  $\delta\text{‰}^{13}\text{C}$  da razão  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  e o  $IC$ , é o valor do intervalo de confiança, ao nível de 5% de probabilidade.

Uma forma de mais fácil entendimento dos resultados obtidos, pode ser visualizada numa régua isotópica (Figura 3). Nesta, quanto mais à direita do padrão ( $\delta = \text{zero}$ ) estiverem os valores de enriquecimento relativo ( $\delta$ ) obtidos na análise das amostras, significará que as amostras estarão mais ricas em  $^{13}\text{C}$  do que em  $^{12}\text{C}$ . De forma contrária, quanto mais a esquerda do padrão, estiverem os valores obtidos na análise do  $\delta$  das amostras, significará que as amostras estarão mais ricas em  $^{12}\text{C}$  do que em  $^{13}\text{C}$ .

mais rico em  $\delta^{12}\text{C}$   
ou mais pobre em  $\delta^{13}\text{C}$

mais rico em  $\delta^{13}\text{C}$   
ou mais pobre em  $\delta^{12}\text{C}$

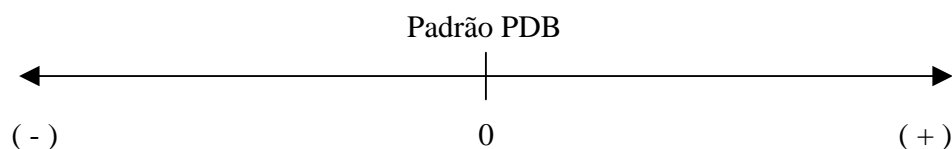


Figura 3. Esquema da régua isotópica, apresentando os sentidos de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$ , em relação ao padrão PDB. O PDB, refere-se a um fósil carbonatado do período Cretáceo (*Bellemnitella americana*), da formação PeeDee na Carolina do Sul, EUA, o qual é o padrão internacional para o carbono.

A partir da determinação do valor limite do  $\delta^{13}\text{C}$  foi elaborada uma nova régua isotópica (Figura 4), onde o padrão para determinação do nível de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  foi alterado. O novo padrão considerado, foi o determinado como sendo o valor limite de enriquecimento natural da razão  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$ . Dessa forma, toda amostra que apresentou valor de  $\delta\text{‰ }^{13}\text{C}$  menos negativo que o valor limite determinado como novo padrão, logo, situado à direita do padrão, estava mais rica em  $^{13}\text{C}$  do que o padrão. Portanto, nestas amostras, parte dos carboidratos presentes foram formados pela folha marcada (colocada em ambiente enriquecido com  $^{13}\text{CO}_2$ ), mostrando que estas amostras, atuaram como drenos, pois receberam fotoassimilados produzidos pela folha fonte marcada.

### 3.7.2. Determinação da área foliar, em função da localização da folha no ramo.

Em ramos terciários do maracujazeiro doce, foi determinada a área foliar ( $\text{cm}^2$ ) individual das folhas, de acordo com a localização da folha no ramo. A avaliação foi realizada através do aparelho de medição de área foliar (area metter), sendo os valores determinados a partir da média de três repetições.

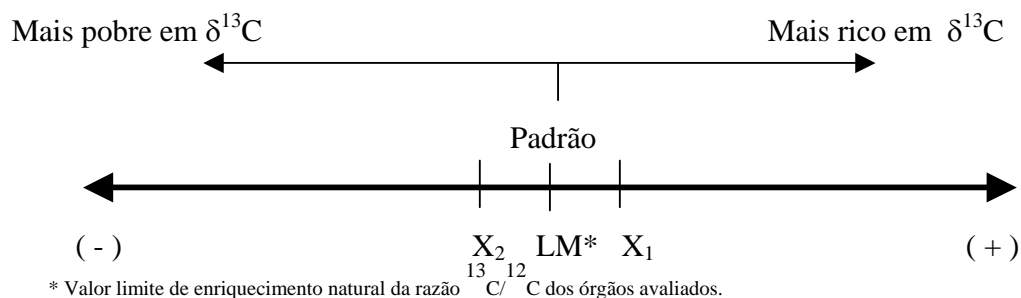


Figura 4. Esquema da régua isotópica, apresentando os sentidos de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$ , em relação ao padrão LM, onde  $X_1$  representa uma amostra mais rica em  $^{13}\text{C}$  que o padrão, portanto dreno para os fotoassimilados produzidos pelas folhas fontes marcadas e  $X_2$  representa uma amostra mais rica em  $^{12}\text{C}$  que o padrão, portanto não sendo dreno para as folhas fontes marcadas.

### 3.7.3. Avaliação da partição dos fotoassimilados.

Em ramos vegetativos e reprodutivos foi avaliado a partição dos fotoassimilados produzidos pelas folhas submetidas ao ambiente enriquecido com  $^{13}\text{CO}_2$ .

#### 3.7.3.1. Em ramos vegetativos.

Para esta avaliação foram identificados ramos terciários, em estágio vegetativo (caracterizado pela ausência de órgãos reprodutivos), com no mínimo 10 folhas abertas. Nestes, foram selecionadas folhas nas posições nº 2, 3, 4 e 8, sendo a folha 8, caracterizada por ser a terceira folha recém aberta no ramo. As posições da folha nos ramos foram determinadas no sentido da base para a extremidade do ramo, de acordo com o nó a que pertenciam. A porção apical do ramo foi denominada de meristema de crescimento.

As folhas foram enriquecidas em  $^{13}\text{C}$ , através da metodologia descrita nos itens 3.3. e 3.4. Dessa forma, os fotoassimilados produzidos pelas folhas colocadas em ambiente enriquecido, pelo período de 30 minutos, serão conseqüentemente, ricos em  $^{13}\text{C}$ . Como conseqüência, se os fotoassimilados forem direcionados para outras regiões, fora da folha onde foram produzidos, estas regiões também serão enriquecidas, tendo portanto, seu

sinal isotópico alterado. Logo, os fotoassimilados ricos em  $^{13}\text{C}$ , servirão de marcadores ou traçadores, possibilitando verificar a direção preferencial da translocação dos fotoassimilados produzidos por uma determinada folha. Também será possível determinar os possíveis drenos para àquela folha marcada, ou seja, a direção e a partição dos fotoassimilados.

Nesta avaliação, também foi verificada a contribuição da folha presente no ramo secundário, no suprimento de fotoassimilados para a brotação terciária originada a partir de uma gema vegetativa desenvolvida, no mesmo nó da folha marcada.

### **3.7.3.2. Em ramos reprodutivos**

Ramos com a presença de órgãos reprodutivos (botões florais e frutos) foram selecionados para avaliação da partição dos fotoassimilados, produzidos pelas folhas submetidas ao ambiente de enriquecimento com  $^{13}\text{CO}_2$ , objetivando constatar o efeito da nova relação fonte-dreno, determinada pela presença dos órgãos reprodutivos, em comparação a partição dos fotoassimilados observada nos ramos em estágio vegetativo.

#### **3.7.3.2.1. Com a presença de botões florais**

Para esta avaliação, foram identificados ramos terciários, em estágio reprodutivos, com a presença, apenas, de botões florais. Foram selecionadas folhas nas posições nº 2, 3, 4 e 12, sendo a folha 12, caracterizada por ser a terceira folha recém aberta no ramo. As posições da folha nos ramos foram determinadas no sentido da base para a extremidade do ramo. Os dados obtidos neste item poderão ser comparados com os dos item **3.7.3.1**, pois as folhas marcadas em ambas situações estão localizadas na mesma posição nos ramos. Será possível também verificar o efeito dos botões florais como drenos para os fotoassimilados enriquecidos produzidos, bem como suas interações com as folhas fontes.

### **3.7.3.2.2. Com a presença de botões florais e frutos.**

Neste avaliação, foram marcadas folhas que apresentavam no seu mesmo nó frutos em crescimento. Foram testadas situações onde, além do fruto localizado no mesmo nó da folha marcada, havia também a presença de fruto em crescimento localizado acima da folha marcada, e em outra situação, abaixo da folha marcada.

Foi também avaliado a comparação da intensidade de dreno entre frutos e botões florais e entre frutos localizados imediatamente acima e abaixo da folha marcada, que nesse caso não apresentava frutos no mesmo nó onde está localizada. .

### **3.7.4 Avaliação da metodologia de enriquecimento e coleta proposta**

Em função dos dados obtidos nos itens **3.7.3**, foi possível verificar a viabilidade da metodologia proposta, quanto a resposta das folhas à realização de fotossíntese nas condições existentes dentro da câmara de acrílico, e quanto ao volume de gás aplicado em relação ao volume da câmara, bem como quanto ao tempo de enriquecimento e ao intervalo para coleta das amostras.

## **4. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

### **4.1. Determinação do enriquecimento relativo natural da razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ em órgãos vegetativos e reprodutivos do maracujazeiro doce.**

No Quadro1, estão apresentados os valores médios do enriquecimento relativo da análise da variação natural, em folhas e órgãos reprodutivos, do maracujazeiro doce. A análise estatística, em modelo hierárquico (Quadro 2), mostrou não ocorrer diferenças entre, os valores do  $\delta^{13}\text{C}$  das folhas e dos órgãos reprodutivos (botões florais e frutos em início de crescimento), apresentando uma média geral de  $-28,18 \pm 0,21\%$  . Por esse motivo, o intervalo de confiança, calculado para determinar o valor limite inferior, para o valor do enriquecimento relativo da razão  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ , das folhas e órgãos reprodutivos será o mesmo.

Quadro 1. Valores médios do enriquecimento relativo,  $\delta^{13}\text{C}$ , em função da localização das folhas e órgãos reprodutivos, em ramos terciários do maracujazeiro doce.

Posição no ramo (nó)	Enriquecimento relativo ( $\delta^{13}\text{C}$ )	
	Folhas (Média de 3 repetições)	Órgãos reprodutivos (Média de 2 repetições)
1	-28,26	-28,28
2	-27,90	-28,42
3	-28,20	-28,00
4	-28,27	-27,97
5	-28,42	-28,23
6	-28,53	-28,08
7	-27,95	-28,26
8	-28,09	-28,43
9	-28,56	-27,82
10	-27,90	-28,19
11	-28,24	-
Meristema	-27,93*	-
Média geral	-28,18 $\pm$ 0,21‰	
Valor mínimo obtido*	-27,22‰	

- Menor valor do  $\delta^{13}\text{C}$ , obtido em uma repetição da avaliação do meristema.



Quadro 2. Dados da análise de variância do modelo hierárquico, entre os valores do enriquecimento relativo,  $\delta^{13}\text{C}_{\text{C,PDB}}$ , das folhas e órgãos reprodutivos e entre posições dentro de folhas e de órgãos reprodutivos.

Fonte de variação	GL	SQ	QM	F
Tipo (folha vs reprodutivo)	1	0,005	0,005	0,017 ns
Posição vs Tipo	20	2,577	0,129	0,451 ns
Resíduo	34	9,719	0,286	
Total	55	12,301		

O limite mínimo do  $\delta^{13}\text{C}$  foi determinado pela seguinte equação:

$$\text{Lm} = \text{Média do } \delta^{13}\text{C} - \text{IC}, \text{ onde:}$$

Lm, é o valor limite mínimo do  $\delta^{13}\text{C}$ ;

IC, é o valor do intervalo de confiança, ao nível de 5% de probabilidade.

O valor de Lm obtido, foi:

$$\text{Lm} = -28,181\% - (-0,927\%) = -27,25\%$$

Como a precisão do espectrômetro de massa  $^{13}\text{CO}_2$  utilizado, é de  $\pm 0,2\%$ , o limite mínimo determinado de  $\delta^{13}\text{C}$  seria de  $-27,25\% - 0,2\% = -27,05\%$ . Porém, como o menor valor do enriquecimento natural de  $\delta^{13}\text{C}$  obtido, nas determinações das amostras avaliadas, foi de  $-27,22\%$ , portanto  $0,03\%$  inferior ao limite mínimo calculado, o limite mínimo de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{C,PDB}}$  considerado, para uma maior segurança na identificação do enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , será de  $\delta^{13}\text{C} = -27,02\%$ . Dessa forma, o valor do limite mínimo será o novo padrão para a determinação do enriquecimento ou não das amostras em  $^{13}\text{C}$ . Logo, amostras que apresentam valores menos negativos que  $-27,02\%$ , indicam estar mais ricas em

$^{13}\text{C}$  que o padrão, sendo esse enriquecimento reflexo da translocação dos fotoassimilados enriquecidos em  $^{13}\text{C}$ , produzidos pelas folhas marcadas, para as referidas amostras. Neste caso, estas amostras indicam ser drenos para a folha fonte marcada (enriquecida com  $^{13}\text{CO}_2$ ).

Pela montagem da régua isotópica (Figura 5), este fato pode ser de mais facilmente visualizado, a partir de que valores de  $\delta^{13}\text{C}$  as amostras podem ser consideradas ricas em  $^{13}\text{C}$ , devido atuarem como drenos para os fotoassimilados produzidos pelas folhas marcadas.

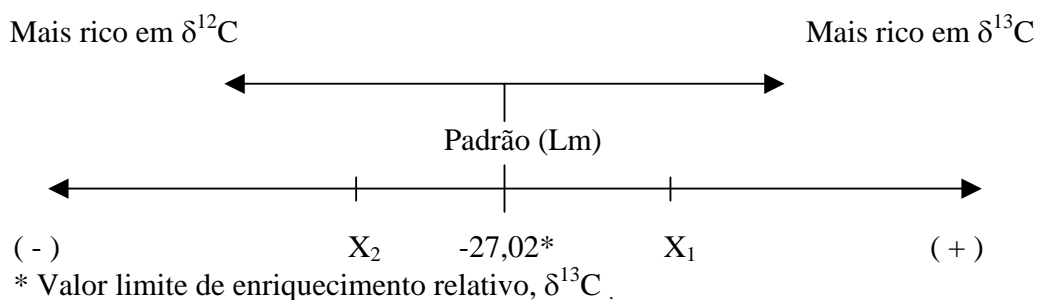


Figura 5. Esquema da régua isotópica, apresentando os sentidos de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$ , em relação ao padrão numérico Lm, onde  $X_1$  representa uma amostra mais rica em  $^{13}\text{C}$  que o padrão, portanto dreno para os fotoassimilados produzidos pelas folhas fontes marcadas e  $X_2$  representa uma amostra mais rica em  $^{12}\text{C}$  que o padrão, portanto não sendo dreno para as folhas fontes marcadas.

#### 4.2. Determinação da área foliar, em função da localização da folha no ramo do maracujazeiro doce.

Os dados apresentados no Quadro 3, mostram os valores médios da área foliar das folhas marcadas, n.<sup>os</sup> 2, 3, 4 e terceira folha recém aberta, na análise do ramo terciário novo (com 150 cm de comprimento). A folha localizada no nó n<sup>o</sup> 5, foi a que apresentou, em média, o maior valor de expansão do limbo foliar, independente do comprimento dos ramos amostrados.

Na comparação entre os valores da área foliar entre as folhas marcadas, observa-se que a terceira folha recém aberta, apresentou o menor valor de expansão do limbo foliar, com 80,48 cm<sup>2</sup>, seguida pela folha n.º 2, que apresentou valores de 87,37 cm<sup>2</sup>, e pelas folhas n.º 3, com 111,86 cm<sup>2</sup> e folha n.º 4, com 120,25 cm<sup>2</sup>. Observa-se ainda, que a terceira folha recém aberta, apresentou área foliar, levemente inferior ao da folha n.º 2 (7,89%), e inferior ao das folhas n.º 3 (28,05%) e n.º 4 (33,07%). O valor obtido pela terceira folha recém aberta, representa 60,24 % da área foliar da folha n.º 5, a qual, apresentou o maior valor de expansão do limbo foliar, com 133,60 cm<sup>2</sup>.

Mesmo a terceira folha recém aberta, apresentando área foliar praticamente igual ao da folha marcada n.º 2, quando da avaliação do fluxo dos fotoassimilados enriquecidos em <sup>13</sup>C produzidos por ambas folhas (Quadros 8 e 14), observou-se que os fotoassimilados produzidos pela folha n.º 2 foram requeridos por órgãos drenos, tanto no ramo vegetativo (Quadro 4) como no ramo reprodutivo (Quadro 11), ao passo que os fotoassimilados produzidos pela terceira folha recém aberta, tanto no ramo vegetativo (Quadro 7) como no ramo reprodutivo (Quadro 14), não foram exportados. Dessa forma, apenas pela avaliação da área foliar das folhas do maracujazeiro, não se pode determinar se a folha está no estágio de desenvolvimento, atuando como fonte ou como dreno, sendo necessário a avaliação de outras características, como a espessura da folha ou o peso de matéria seca, além da localização da folha no ramo.

Na comparação com as folhas presentes em ramos terciários mais desenvolvidos, ou seja, com comprimento de 300 cm, e conseqüentemente, maior número de folhas, as folhas localizadas nos nós n.ºs 2, 3 e 4, apresentaram valores superiores, de área foliar, aos obtidos nos ramos com comprimento de 150 cm, com acréscimos de 65,53%,

56,67% e 54,14%, respectivamente. O valor médio, da área foliar da terceira folha recém aberta (91,53 cm<sup>2</sup>) foi 13,73% superior ao do ramo com comprimento médio de 150 cm. Porém, mesmo apresentando essa maior expansão foliar, a referida folha permaneceu com a mesma característica de ser uma folha dreno, não exportando os fotoassimilados enriquecidos por ela produzidos. Neste ramo, a média da leitura das folhas com maior expansão foliar foi de 191,12 cm<sup>2</sup>. Esse valor representa um acréscimo de 137,48% na expansão da área foliar em relação à terceira folha recém aberta do ramo em desenvolvimento, com 150 cm de comprimento.

Portanto, independente da idade de desenvolvimento do ramo, as folhas recém abertas apresentam a mesma característica de serem folhas dreno e não exportadoras fotoassimilados, e que a posição (idade) da folha no ramo possibilita prever, se uma determinada folha estará atuando como órgão fornecedor ou dreno de fotoassimilados.

### **4.3 Partição dos fotoassimilados**

#### **4.3.1 Em ramos vegetativos**

Na determinação da translocação dos fotoassimilados produzidos por folhas localizadas em diferentes posições em ramos terciários, em estágio vegetativo, pode-se observar, pelo Quadro 4, que os fotoassimilados produzidos pela folha n.º 2 de um ramo terciário (que apresentava um comprimento de 107 cm e a presença de 11 folhas abertas + duas folhas fechadas + meristema de crescimento), a qual foi mantida fazendo fotossíntese em ambiente enriquecido com <sup>13</sup>CO<sub>2</sub>, foram direcionados para a extremidade de crescimento do ramo.

Dessa forma, atuaram como drenos principais o meristema de crescimento, a folha 11 (recém aberta porém ainda em expansão foliar), as folhas fechadas n.º

12 e 13, que apresentaram valores de  $\delta^{13}\text{C}$  inferiores a  $-27,02\text{‰}$ , considerado o limite da concentração natural da razão  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  nos diferentes órgãos amostrados no ramo do maracujazeiro doce.

Quadro 3. Valor médio da área foliar de folhas do maracujazeiro doce, em função da sua posição e do desenvolvimento do ramo terciário.

Folha n <sup>o</sup> *	Área Foliar (cm <sup>2</sup> )		
	Ramo novo (150 cm de comp.) <sup>1</sup>	Ramo desenvolvido (300 cm de comp.) <sup>2</sup>	% acréscimo <sup>2</sup> em relação a <sup>1</sup>
1	55,19	114,37	107,24
2	87,37	144,63	65,53
3	111,86	175,25	56,67
4	120,25	185,25	54,14
5	133,60	191,12	43,05
.			
.			
.			
.			
4 <sup>o</sup> Folha recém aberta	91,82	122,75	33,68
3 <sup>o</sup> Folha recém aberta	80,48	91,53	13,73
2 <sup>o</sup> Folha recém aberta	67,13	68,56	2,13
1 <sup>o</sup> Folha recém aberta	48,29	55,32	14,55

Conseqüentemente, os valores obtidos do enriquecimento relativo para: o meristema de crescimento ( $\delta^{13}\text{C} = -26,53\text{‰}$ ), as folhas fechadas 12,13 ( $\delta^{13}\text{C} = -26,91\text{‰}$ ) e para a última folha recém aberta (folha 11) ( $\delta^{13}\text{C} = -26,76\text{‰}$ ), mostram que esses órgãos receberam fotoassimilados produzidos pela folha n.º 2, pois os valores dos

enriquecimentos relativos são menos negativos que o valor da concentração natural de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C} = -27,02\text{‰}$ ) considerado limite, mostrando portanto, que esses órgãos amostrados estão mais ricos em  $^{13}\text{C}$  que o valor da sua concentração natural. As demais folhas não foram drenos para os fotoassimilados produzidos pela folha marcada n.º 2.

Possivelmente, parte dos fotoassimilados enriquecidos produzidos pela folha marcada n.º 2, podem ter sido transportados para as gavinhas e os entrenós do próprio ramo, uma vez que estes órgãos também atuam como drenos de consumo. Esta suposição está apoiada pelos resultados obtidos por Lai et al. (1988) com plantas de kiwi. Neste trabalho, os autores observaram que os entrenós foram drenos preferenciais para os fotoassimilados, independente de suas localizações em relação à fonte.

Como citado por Morris (1996), estruturas vegetativas, como folhas em crescimento e ápice da brotação, são consideradas drenos fortes, recebendo quantidades desproporcionais de fotoassimilados em relação às gemas laterais. Este efeito dominante, pode levar à completa inibição do crescimento lateral. Possivelmente, pelo estágio de desenvolvimento do ramo amostrado (avaliado pelo seu comprimento e ausência de brotações e órgãos reprodutivos), o meristema de crescimento e as folhas em expansão foram os drenos para os fotoassimilados produzidos pela folha marcada n.º 2. Como relatado por Morris (1996), a regulação hormonal do crescimento, que ocorre nos órgãos dreno, controlam o suprimento e a partição dos assimilados. Dessa forma, com o desenvolvimento do ramo amostrado, e conseqüente aumento no seu comprimento, o efeito dreno dominante do ápice de crescimento sobre as gemas laterais deverá diminuir, de tal sorte que essas gemas passam a ser novos drenos para fotoassimilados, que deverão ser, preferencialmente, produzidos pelas folhas localizadas no nó ou próximas a esses novos órgãos dreno.

Quadro 4. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas de ramo vegetativo do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 2 foi marcada com  $^{13}\text{C}$ .

Folha n.º	$\delta^{13}\text{C}$
1	-27,82
2	+42,99
3	-28,35
4	-28,14
5	-28,61
6	-28,43
7	-28,90
8	-28,20
9	-27,82
10	-27,09
11	-26,76
12,13 (folhas fechadas)	-26,91
Meristema	-26,53

Na aplicação de  $^{13}\text{CO}_2$  na folha n.º 3 de um ramo terciário (Quadro 5), assim como observado no enriquecimento da folha n.º 2, os fotoassimilados enriquecidos em  $^{13}\text{C}$ , foram direcionados com maior intensidade para as folhas novas, recém expandidas n.ºs 15,14 e 13, para as folhas fechadas 16,17 e para o meristema de crescimento do ramo. Contudo, a folha marcada n.º 3, também foi fonte de fotoassimilados para as folhas n.º 12, 11, 10 e 9, sendo esse movimento mais intenso quanto mais distante estava a folha dreno da folha fonte. Portanto, o valor do  $\delta^{13}\text{C}$  da folha n.º 9 (-26,71 ‰) foi menor que o da folha n.º 12 (-25,92 ‰), logo a folha n.º 12 estava mais rica em  $^{13}\text{C}$  que a folha n.º 9. Deve ser ressaltado, que mesmo este ramo, apresentando um maior estágio de crescimento (com 15 folhas abertas + duas folhas fechadas + o meristema de crescimento e comprimento de 136 cm), que o ramo

onde a folha n.º 2 foi marcada, o sinal isotópico do meristema de crescimento foi menor que o do ramo da folha tratada n.º 2, mostrando que o primeiro estava mais rico em  $^{13}\text{C}$  que o meristema de crescimento do ramo da folha tratada n.º 2. Este fato sugere que a posição da folha n.º 3 em relação a folha n.º 2 favoreceu o fluxo de fotoassimilados para o meristema de crescimento, ou seja, a folha n.º 3 funcionou como fonte mais efetiva para meristema de crescimento do ramo tratado do que a folha marcada n.º 2. A demanda por fotoassimilados para as folhas fechadas, e para as folhas recém abertas (em crescimento e desenvolvimento), foram em parte supridas pela folha marcada n.º 3, devido à localização desta no ramo. Este fato é corroborado pelos relatos de Davis & Sparks (1974), Yoshioka (1986), Ho (1988) e Prive et al. (1994), nos quais a translocação de fotoassimilados é compartimentado, onde, determinado grupo de folhas supre de fotoassimilados drenos localizados próximos, formando, dessa maneira, unidades compartimentadas. Essas unidades são determinadas pelas relações fonte-dreno (Farrar, 1996 e Thorpe & Minchin, 1996).

Quando foi aplicado  $^{13}\text{CO}_2$  na folha n.º 4, de um ramo terciário, observou-se que as folhas fechadas n.º 11,12, o meristema de crescimento e a folha n.º 10 (folha mais nova recém expandida) foram os drenos mais intensos com valores de  $\delta^{13}\text{C}$  variando de -24,38 ‰ a -24,49 ‰, sendo também observados enriquecimentos em  $^{13}\text{C}$  desde a folha n.º 5 até a folha n.º 10, com intensidades diferentes (Quadro 6).



Quadro 5. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$ , em folhas de ramo vegetativo do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 3 foi marcada com  $^{13}\text{C}$ .

Folha n.º	$\delta^{13}\text{C}$
1	-27,72
2	-27,29
3	+14,31
4	-27,49
5	-28,01
6	-27,88
7	-27,67
8	-27,23
9	-26,71
10	-26,57
11	-26,18
12	-25,92
13	-25,50
14	-25,37
15	-25,35
16,17 (folhas fechadas)	-25,49
Meristema	-25,56

Um diagrama vertical à direita da tabela mostra um ramo com setas horizontais apontando para a esquerda. Uma linha horizontal se conecta à folha n.º 3 e se estende para a direita. De lá, setas apontam para as folhas 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16,17 e o Meristema, indicando o fluxo de seiva.

Comparando os valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , dos drenos mais fortes, do ramo que teve a folha n.º 4 marcada (meristema de crescimento, folhas fechadas 11 e 12 e folha n.º 10 (recém expandida), Quadro 6), com os do ramo que teve a folha n.º 3 marcada (Quadro 5), observa-se que para a posição da folha tratada no ramo, os referidos drenos receberam mais fotoassimilados produzidos pela folha fonte enriquecida n.º 4 do que pela folha fonte n.º 3. Desse modo, apresentaram valores de  $\delta^{13}\text{C}$  menos negativo que os drenos do ramo da folha tratada n.º 3. Este fato sugere que, devido a posição no ramo da folha n.º 4 em relação à folha

n.º 3, o fluxo de fotoassimilados para as regiões de drenos mais intensos, como o meristema de crescimento, as folhas fechadas e a última folha recém aberta (folha n.º 11), foi maior. Portanto, esses órgãos apresentaram valores de enriquecimento relativo menos negativo, logo estavam mais ricos em  $^{13}\text{C}$ , que os do ramo da folha marcada n.º 3.

Devido o seu posicionamento no ramo, a folha tratada n.º 4, também funcionou como fonte de fotoassimilados para todas as folhas abertas, logo abaixo de sua posição no ramo.

Quando é comparada a distribuição de fotoassimilados enriquecidos com  $^{13}\text{C}$ , dos ramos que tiveram as folhas n.º 2 e 4 submetidas ao ambiente enriquecido com  $^{13}\text{CO}_2$  e que possuíam o mesmo número de folhas, observa-se diferenças marcantes na distribuição (drenos diferentes) e na quantidade de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  dos fotoassimilados formados pelas referidas folhas. No ramo da folha tratada n.º 2 os maiores drenos foram à última folha recém aberta, as folhas fechadas e o meristema de crescimento do ramo, não sendo observado sinais de enriquecimento nas folhas intermediárias à folha tratada e o meristema de crescimento. Possivelmente, pela posição dessas folhas no ramo em relação à folha tratada n.º 2, essas folhas intermediárias, por serem folhas mais velhas, devem atuar como folhas fonte, fornecendo fotoassimilados para determinados drenos, ou então, mesmo que essas folhas atuassem como drenos, não seriam supridas pela folha n.º 2 e sim por outras folhas mais próximas.

No ramo que teve a folha n.º 4 enriquecida com  $^{13}\text{C}$ , desde da folha localizada logo abaixo a folha marcada (folha n.º 5) até o meristema de crescimento, foi detectado a presença de sinais de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ . Neste, os maiores sinais de enriquecimento (valores de  $\delta^{13}\text{C}$  menos negativos) foram observados na última folha recém

aberta, nas folhas fechadas e no meristema de crescimento, portanto atuando como drenos mais fortes.

Quadro 6. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas de ramo vegetativo do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 4 foi marcada com  $^{13}\text{C}$ .

Folha n.º	$\delta^{13}\text{C}$
1	-28,48
2	-28,50
3	-27,72
4	+30,52
5	-26,98
6	-26,54
7	-26,69
8	-26,90
9	-26,37
10	-24,49
11,12 (folhas fechadas)	-24,38
Meristema	-24,41

Quando é comparado o valor final da  $\delta^{13}\text{C}$  nas folhas marcadas n.ºs 2, 3 e 4, observa-se que a folha n.º 2 apresenta-se mais rica em  $^{13}\text{C}$  que as folhas tratadas n.º 3 e 4, com valores do  $\delta^{13}\text{C}$  da ordem de +42,99 ‰, +14,32 ‰ e +30,52 ‰, respectivamente. Este fato em parte pode ser explicado pelo posicionamento da folha no ramo, uma vez que estando mais distante da região dos drenos mais efetivos, para um mesmo período de tempo, o fluxo de fotoassimilados será menor que os das folhas situadas próximas aos drenos. Logo restaria um maior saldo dos fotoassimilados enriquecidos formados.

Contudo, a folha tratada n.º 3 apresentou valor de  $\delta^{13}\text{C}$  inferior ao da folha tratada n.º 4, podendo este fato, estar relacionado a combinação: do número de drenos no

ramo, uma vez que para a folha marcada n.º 3 foram detectados 9 drenos e para a folha marcada n.º 4 um total de 8 drenos; e ao tamanho dos drenos, ou seja, o peso de matéria seca e o estágio de desenvolvimento dos drenos, já que as folhas drenos, com localização intermediária no ramo da folha marcada n.º 3 eram maiores que as do ramo da folha tratada n.º 4, pois no primeiro caso existiam 15 folhas abertas contra 10 folhas abertas no ramo da folha n.º 4 marcada. Este fato, está apoiado nos relatos de Morris (1996), que reporta que a habilidade de um dreno atrair fotoassimilados, além de variar entre drenos, também é afetada pelo desenvolvimento do dreno, e de Zamski (1996), onde segundo o autor, o aumento na força do dreno, causa um aumento na demanda por fotoassimilados. Portanto, folhas fontes que estiverem suprindo drenos em maior número e/ou com maior habilidade em atrair fotoassimilados, produziram mais fotoassimilados, porém numa análise em um tempo limitado, o saldo de fotoassimilados nessas folhas fontes, será menor.

Os dados obtidos, nos ramos vegetativos amostrados, quanto a translocação dos fotoassimilados produzidos pelas folhas marcadas n.º 2, 3 e 4, não permitiram avaliar o efeito da conexão vascular na distribuição dos fotoassimilados produzidos, possivelmente, pela característica de crescimento constante do ramo do maracujazeiro, que induz a diferentes relações fonte-dreno durante seu crescimento. Essas relações fonte-dreno, de acordo com Lai et al. (1988), podem alterar a distribuição dos fotoassimilados através do modelo de conexão vascular

Quando o  $^{13}\text{CO}_2$  foi aplicado na terceira folha mais nova, recentemente expandida (folha n.º 13), de um ramo terciário (Quadro 7), constatou-se o valor do  $\delta^{13}\text{C}$  na folha marcada n.º 13 de +165,70 ‰. Não foi observado sinal de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  nos demais órgãos amostrados. A associação do elevado valor do  $\delta\text{‰}^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$  da folha

marcada, mostrando um alto enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , com a posição e idade da folha no ramo, indica que a referida folha não estava atuando com folha fonte, e sim como folha dreno. Por esta razão, a referida folha não apresentaria saldo fotossintético líquido, ou seja, os fotoassimilados por ela produzidos seriam suficiente apenas para o seu crescimento e manutenção sem saldo para a exportação. Esta suposição está amparada pelo pequeno sinal de enriquecimento nos drenos mais fortes do ramo, pois mesmo a folha fonte estando próxima à região de drenos, estes não apresentaram sinal de enriquecimento.

Os dados apresentados no Quadro 3 (item 5.2), mostram que, na média, a área foliar da terceira folha recém aberta, representou 60,24% do valor da área foliar máxima das folhas dos ramos terciários amostrados. Portanto, para as condições das relações fonte-dreno avaliadas, folhas do ramo terciário maracujazeiro doce, permanecem atuando como folhas dreno, apresentando 60% da sua área foliar máxima. Este dado está de acordo com os relatados em literatura, uma vez que, de acordo com Pimentel (1998), folhas no início do desenvolvimento são considerados tecidos heterotróficos, passando a serem autotróficas, ou seja, exportadoras de fotoassimilados, quando atingem determinado estágio de crescimento e desenvolvimento. Este estágio é variável com a espécie vegetal. Podem ser citados como exemplos, os trabalhos desenvolvidos por: Lai et al. (1988), que observaram que as folhas das plantas de kiwi, só passaram a ser exportadoras de fotoassimilados quando atingiram cerca de 64% da expansão máxima do limbo foliar; Finazzo et al. (1994), onde reportam que as folhas do abacateiro passaram a ser fonte quando atingiram 80 a 100% da expansão máxima foliar; Lakso et al. (1999), com macieira, onde as folhas atingem o máximo de taxa fotossintética, logo após sua plena expansão; Foyer & Galtier (1996), que relataram que folhas de beterraba açucareira atingiram o máximo de sua capacidade fotossintética quando apresentavam, apenas,

22% de expansão da sua área foliar máxima. Na avaliação quanto ao crescimento e desenvolvimento fisiológico das folhas, a determinação do peso de matéria seca da folha também é uma característica muito importante, pois, como mencionado por Kriedemann (1967), folhas de *Citrus lemon* cv. 'eureka', só passam a ser exportadoras de fotoassimilados quando atingem a plena maturação, sendo essa fase caracterizada pelo aspecto mais coriáceo da folha. Da mesma forma, Flore & Layne (1999) reportam que, as folhas de cerejeira passaram a ser exportadoras de fotoassimilados quando atingiram 27% do peso seco total da folha.

Para as três situações de enriquecimento de folhas tratadas nos ramos terciários (folhas n.º 2, 3 e 4), as respectivas folhas dos ramos secundários nos quais foram originadas as referidas brotações, não apresentaram sinais de enriquecimento, assim como as folhas posteriores e anteriores a elas (Quadro 8). Isto deve ser por estas folhas já estarem adultas, ou seja funcionando como fontes de produção de fotoassimilados e não mais como drenos.

A partir da aplicação de  $^{13}\text{CO}_2$  enriquecido, numa folha do ramo secundário, a qual possuía em sua axila uma brotação vegetativa (ramo terciário) (Quadro 9 e Figura 6), pode-se observar que a brotação terciária originada na axila da folha marcada F4 foi o principal dreno para esta folha, sendo o meristema de crescimento, as folhas fechadas 12 e 13 e as folhas novas em expansão 11 e 10 os órgãos que importaram os fotoassimilados enriquecidos. As folhas anteriores e posteriores à folha marcada F4, localizadas no ramo secundário, bem como as folhas das brotações terciárias originadas na axila das folhas posteriores F6 e F7, a folha marcada F4, não apresentaram sinal de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , portanto, não foram drenos para os fotoassimilados produzidos pela folha marcada F4. Tendo

em vista que o valor do enriquecimento relativo  $\delta\%^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$  obtido na folha marcada F4 foi inferior aos obtidos nas demais folhas marcadas (Quadros 4, 5 e 6), anteriormente relatadas, e que houve apenas um "leve" enriquecimento dos órgãos drenos, pode-se sugerir que os fotoassimilados enriquecidos foram direcionados para outros órgãos da planta, não avaliados, como por exemplo às gavinhas, entrenós ou mesmo raízes.

Quadro 7. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas de ramo vegetativo do maracujazeiro doce, no qual a folha nº 13 foi marcada com  $^{13}\text{C}$ .

Folha nº	$\delta^{13}\text{C}$
1	-27,91
2	-28,76
3	-28,49
4	-28,37
5	-28,58
6	-28,55
7	-28,42
8	-28,58
9	-28,35
10	-28,33
11	-27,92
12	-28,14
13	+165,70
14	-27,87
15	-27,42
16,17 (folhas fechadas)	-27,06
Meristema	-27,13

Quadro 8. Valores do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas localizadas no ramo secundário, anteriores e posteriores a folha onde foi originada a brotação terciária na qual as folhas (n.º 2, 3 e 4) foram enriquecidas com  $^{13}\text{CO}_2$ .

Localização da Folha no ramo	$\delta^{13}\text{C}$		
	Folha tratada		
Secundário	n.º 2	n.º 3	n.º 4
Folha anterior à folha na qual originou a brotação terciária	-27,57	-27,73	-27,89
Folha na qual originou a brotação terciária *	-27,95	-27,27	-28,33
Folha posterior à folha na qual originou a brotação terciária	-28,02	-27,19	-27,79

\* Folha localizada no nó onde originou a brotação terciária

De forma geral, pelos dados obtidos nas avaliações dos ramos terciários em estado vegetativo, as folhas mais velhas destes ramos são as principais responsáveis pela produção de distribuição de fotoassimilados, utilizados para o crescimento dos ramos e das folhas novas. Num ramo, em função da localização da folha e do número de folhas presentes (comprimento do ramo), pelos resultados obtidos nos enriquecimento das folhas n.º 2, 3 e 4, constatou-se uma maior contribuição das folhas mais velhas, como fornecedoras de fotoassimilados (órgão fonte), sendo essa contribuição maior quanto mais próximo dos órgãos dreno estiver à folha fonte. Contudo, as folhas recém abertas, que ainda estão em crescimento e desenvolvimento, foram importadoras de fotoassimilados.

Portanto, para os ramos terciários em estado vegetativo, ocorre um gradiente de atuação das folhas como fornecedoras de fotoassimilados (órgãos fontes), onde a partir das folhas mais velhas no ramo, a participação como órgão fonte aumentaria em número



de órgãos drenos atendidos e na quantidade de fotoassimilados fornecidos até as folhas mais recentemente desenvolvidas. A partir destas, as folhas ainda em crescimento e desenvolvimento atuariam como drenos de fotoassimilados produzidos pelas folhas mais velhas.

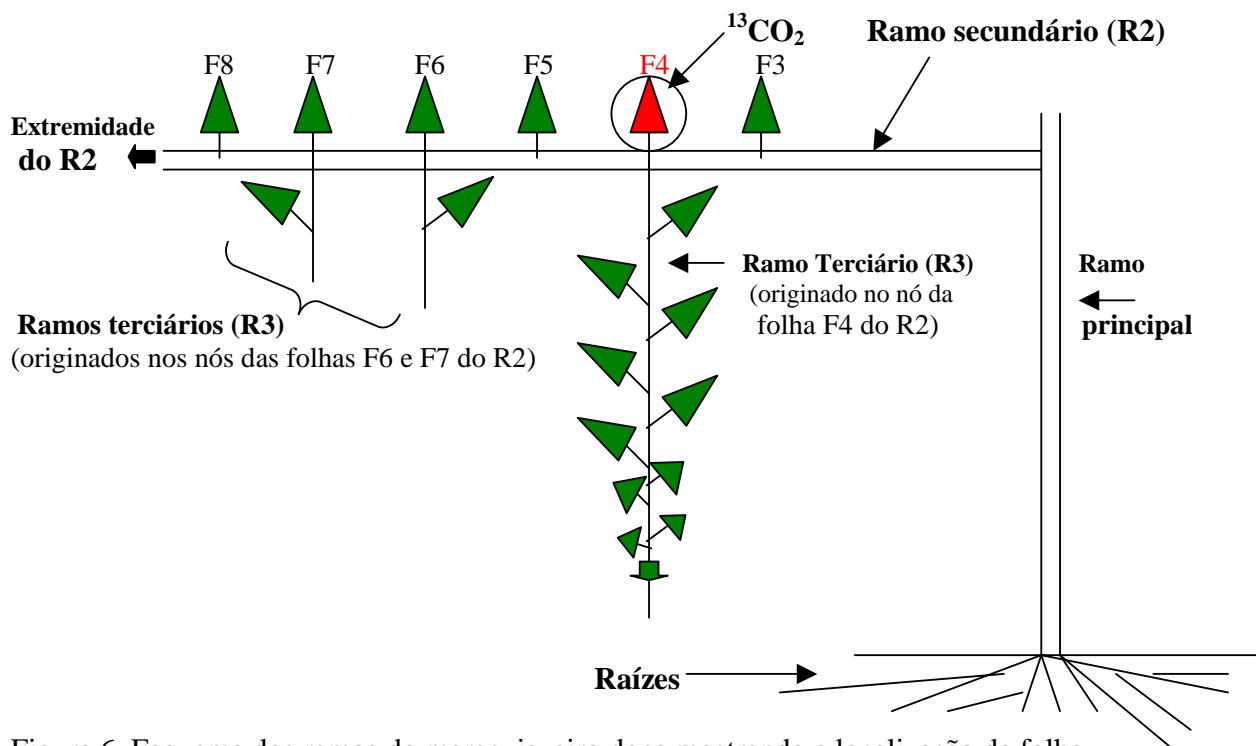


Figura 6. Esquema dos ramos do maracujazeiro doce mostrando a localização da folha marcada com  $^{13}\text{CO}_2$  e das folhas amostradas nos ramos secundários\* e terciários\*\*

\*Identificação das folhas da direita para esquerda no ramo secundário: F3, F4, F5, F6, F7 e F8.

\*\* Ramos terciários (R3): a) originado no nó da folha marcada (F4) do ramo secundário (R3F4); b) originado no nó da folha 6 do ramo secundário (R3F6); c) originado no nó da folha 7 do ramo secundário (R3F7).

Quadro 9. Valor do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas do ramo vegetativo secundário e terciário, do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 4 do ramo secundário foi marcada com  $^{13}\text{C}$ .

<b>Ramo Secundário (R2)</b>	
<b>Folha n.º</b>	<b><math>\delta^{13}\text{C}</math></b>
F3	- 27,34
<b>F4</b>	<b>+6,15</b>
F5	-27,26
F6	-27,50
F1 do R3 F6	-27,64
F7	-27,27
F1 do R3 F7	-28,68
F8	-28,56
F1 do R3 <b>F4</b>	-28,51
F2 do R3 <b>F4</b>	-28,89
F3 do R3 <b>F4</b>	-28,49
F4 do R3 <b>F4</b>	-28,70
F5 do R3 <b>F4</b>	-28,19
F6 do R3 <b>F4</b>	-28,25
F7 do R3 <b>F4</b>	-27,45
F8 do R3 <b>F4</b>	<b>-26,90</b>
F9 do R3 <b>F4</b>	-27,16
F10 do R3 <b>F4</b>	<b>-26,71</b>
F11 do R3 <b>F4</b>	<b>-26,68</b>
F12,13 do R3 <b>F4</b>	<b>-26,91</b>
Meristema R3 <b>F4</b>	<b>-26,69</b>

### **4.3.2. Em ramos reprodutivos**

#### **4.3.2.1 Com a presença de botões florais**

Com o desenvolvimento das gemas reprodutivas, localizadas na axila das folhas dos ramos terciários do maracujazeiro doce, as relações fonte-dreno foram alteradas, conforme pode ser observado pelos dados apresentados nos Quadros 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 e 17. Deve ser lembrado que, mesmo com o surgimento e desenvolvimento dos órgãos reprodutivos, os ramos do maracujazeiro continuam apresentando crescimento contínuo, emitindo novas folhas, botões florais e conseqüentemente frutos. Destaca-se ainda que, na axila das folhas em crescimento e mesmo no meristema de crescimento, já se pode observar a presença dos botões florais em desenvolvimento.

A análise dos dados apresentados no Quadro 10 permitiu a constatação que os fotoassimilados enriquecidos em  $^{13}\text{C}$ , produzidos durante a fotossíntese da folha marcada n.º 2, submetida ao ambiente enriquecido em  $^{13}\text{CO}_2$ , foram direcionados para o botão floral localizado no mesmo nó da folha marcada e para o botão floral localizado na axila da folha n.º 7. Esse fluxo da folha n.º 2 para o botão floral n.º 7, está acordado com a filotaxia 2/5, descrita por Maciel et al. (1994) para o maracujazeiro amarelo, uma vez que a folha n.º 2 e o botão floral n.º 7 (localizado no nó da folha n.º 7) estão na mesma geratriz. Por essa filotaxia, a partir da folha n.º 2 a quinta folha subsequente (n+5), no caso a folha n.º 7 estariam na mesma posição ortóstica, conseqüentemente, o fluxo de fotoassimilados entre eles seria o que apresentaria menor resistência. Estes dados, são corroborados pelos relatos de Blomquist & Kust (1974), Lai et al. (1988) e Finazzo et al. (1994), que reportam o efeito do modelo de conexão vascular na translocação de fotoassimilados em soja, kiwi e abacate, respectivamente.

Além disso, constatou-se que o sinal de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , foi mais intenso no botão floral localizado na axila da folha marcada, do que no botão floral n.º 7, mostrando ser o primeiro, o dreno preferencial para a folha marcada. Os demais órgãos amostrados, presentes no ramo trabalhado, não apresentaram sinal de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , portanto não atuando como drenos, para a folha marcada n.º 2.

Na comparação do fluxo de fotoassimilados formados, em folhas localizadas na mesma posição no ramo terciário, porém estes ramos, apresentando estádios fenológicos distintos (Quadro 4 (ramo vegetativo) e Quadro 10 (ramo reprodutivo)), observa-se que o fluxo de fotoassimilados enriquecidos em  $^{13}\text{C}$  foi alterado, possivelmente pela associação da presença dos órgãos reprodutivos (botões florais), de tal forma que o meristema de crescimento, as folhas fechadas e as folhas novas em expansão foliar que atuaram como drenos nos ramos vegetativos, passaram a não mais funcionarem como drenos no ramo reprodutivo. Portanto, o fluxo de fotoassimilados foi alterado, notadamente com a formação de um novo dreno, no caso os botões florais, que apresentaram uma maior "força de dreno", desenvolvendo uma nova relação fonte - dreno. Conforme relato de Blomquist & Kust (1974) citados por Lai et al. (1988), alterações nas relações fonte-dreno, modificam o modelo de distribuição de fotoassimilados na planta. Este fato, também foi determinado por Lai et al. (1988), que verificaram quando ramos de kiwi foram podados, ou, foram retiradas folhas, na axila das quais se localizavam os frutos, a distribuição dos fotoassimilados foi alterada. Folhas que, em ramos desenvolvidos normalmente, supriam de fotoassimilados apenas o fruto localizado na sua axila, não suprindo o fruto localizado ao lado. Porém, quando foi retirada a folha, onde o fruto ao lado se localizava, este fruto passou a ser suprido pela folha anterior. Da mesma forma, Finazzo et al. (1994), trabalhando com abacateiro, reportam que, a partir de

uma folha fonte enriquecida, cerca de 94% dos fotoassimilados produzidos por esta folha, foram distribuídos para os frutos que estavam no mesmo alinhamento ortóstico com a folha. De forma contrária, quando não existia a presença de frutos no alinhamento ortóstico da folha enriquecida, os fotoassimilados, por ela produzidos, foram direcionados para frutos menores, de alinhamento adjacentes.

Este fato, também foi constatado, no ramo reprodutivo que apresentou a folha n.º 3 marcada com  $^{13}\text{C}$  (Quadro 11). Observou-se que pela posição da folha no ramo e pelo número de folhas presentes no ramo, os drenos principais foram os botões florais e o meristema de crescimento, folhas fechadas 9,10 e a folha em expansão foliar n.º 8. Destaca-se que, o fluxo mais intenso de fotoassimilados enriquecidos foi direcionado para o botão floral n.º 3, localizado no mesmo nó da folha marcada, com valor de  $\delta^{13}\text{C} = -25,51 \text{ ‰}$ . Portanto, este botão floral, mostrou ser o dreno mais forte, uma vez que apresentou o valor menos negativo de enriquecimento relativo, logo estando mais rico em  $^{13}\text{C}$  que os demais drenos.

Dos sete botões florais presentes no ramo, todos localizados abaixo da folha marcada, em cinco botões florais foram constatados sinais de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ . Contudo, não foi possível determinar uma relação entre a localização da fonte e a dos drenos, diferentemente dos dados obtidos no ramo reprodutivo em que a folha marcada foi a n.º 2, onde o fluxo dos fotoassimilados para os botões florais seguiu a relação n+5, de acordo com a filotaxia das folhas (2/5). Esse fluxo de fotoassimilados, deve ter sido alterado pela posição da folha no ramo, em associação ao número de folhas e órgãos reprodutivos presentes no ramo, que determinaram uma nova relação de forças entre a fonte e os drenos.

Em relação às folhas, observa-se relação do fluxo dos fotoassimilados enriquecidos produzidos pela folha fonte para as folhas dreno, de acordo com a esperada

relação n+5, dada pela filotaxia citada por Maciel et al. (1994), onde a primeira folha dreno para os fotoassimilados produzidos pela folha n.º 3 foi a folha n.º 8, logo, cinco posições abaixo da folha marcada.

Na comparação com a folha marcada n.º 3, no ramo vegetativo (Quadro 5), observa-se que a presença dos órgãos reprodutivos alteraram a relação fonte-dreno, de tal forma, que os botões florais e apenas a folha mais nova em expansão, as folhas fechadas e o meristema de crescimento apresentaram sinais de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , com valores de  $\delta^{13}\text{C}$  menos negativo que o valor considerado limite da concentração natural de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ , de -27,02 ‰, ao passo que no ramo vegetativo todas folhas em expansão foliar, as folhas fechadas e o meristema de crescimento foram os drenos existentes .

Quadro 10. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas e botões florais de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 2 foi marcada com  $^{13}\text{C}$  .

Folha n.º	$\delta^{13}\text{C}$		Botão Floral n.º
	Folha	Botão Floral	
1	-28,75		1
2	<b>+32,00</b>	→ -19,41	2
3	-29,11	-28,25	3
4	-29,81	-28,23	4
5	-29,22	-27,10	5
6	-29,11	-28,10	6
7	-29,17	→ -25,45	7
8	-28,81	-28,39	8
9	-29,22	-28,71	9
10	-28,63	-28,73	10
11	-28,46	-28,48	11
12	-28,11	-----	12
13,14	-27,56	-28,36	13,14
Meristema	-28,00		

O Quadro 12, apresenta os valores médios do enriquecimento relativo do  $^{13}\text{C}$  a partir do fluxo dos fotoassimilados enriquecidos em  $^{13}\text{C}$ , produzidos pela folha marcada n.º 4. Pode-se observar, que todos os botões florais foram drenos para os fotoassimilados produzidos pela folha marcada, sendo o botão floral n.º 10 o dreno mais forte, com sinal menos negativo do enriquecimento relativo ( $\delta^{13}\text{C} = -16,20 \text{ ‰}$ ), portanto mais rico em  $^{13}\text{C}$ .

Quadro 11. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas e botões florais de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 3 foi marcada com  $^{13}\text{CO}_2$ .

Folha n.º	$\delta^{13}\text{C}$		Botão Floral n.º
	Folha	Botão Floral	
1	-27,89	-----	1
2	-27,79	-----	2
3	<b>+53,63</b>	→ <b>25,51</b>	3
4	-27,84	→ -26,67	4
5	-27,74	→ -26,69	5
6	-28,84	-27,17	6
7	-27,30	→ -26,55	7
8	-26,88	← -27,14	8
9,10	26,66	← -26,68	9,10
Meristema	-26,61	← -----	

Ainda quanto aos botões florais, ocorreu uma alternância no nível do enriquecimento relativo do  $^{13}\text{C}$  nos diversos botões florais presentes no ramo amostrado. A partir do botão floral localizado no nó da folha marcada (BF 3), o botão floral n.º 4 (BF 4), apresentou um sinal de enriquecimento relativo de  $\delta^{13}\text{C} = -23,13 \text{ ‰}$ , já o botão floral seguinte (BF 5) apresentou um menor enriquecimento de  $^{13}\text{C}$ , com um valor de  $\delta^{13}\text{C} = -26,11 \text{ ‰}$ . O sinal isotópico do BF 6 mostrou ocorrer, novamente, um maior enriquecimento de  $^{13}\text{C}$  neste

órgão, com valor do  $\delta^{13}\text{C} = -21,04 \text{ ‰}$ , para no botão floral seguinte BF 7 voltar a apresentar menor enriquecimento de  $^{13}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C} = -26,30 \text{ ‰}$ ). Essa seqüência se repetiu até o último botão floral presente no ramo, mostrando ocorrer um direcionamento preferencial do fluxo de fotoassimilados produzidos na folha marcada para os botões florais localizados sempre a intervalo de dois botões florais da folha marcada, ou seja, os botões florais BF 4, BF 6, BF 8 e BF 10 . Este fato, também foi constatado por Privé et al. (1994), trabalhando com *Rubus idaeus*, que verificaram variações no modelo de conexão vascular, em função do vigor da planta e presença de órgãos reprodutivos.

Quanto às folhas, foi possível detectar enriquecimento relativo de  $^{13}\text{C}$  a partir da primeira folha nova em expansão foliar até ao meristema de crescimento do ramo, sendo essa primeira folha nova em expansão, localizada na 6ª folha abaixo da folha marcada. Esta observação, difere da situação anteriormente descrita para a folha n.º 3, onde o fluxo dos fotoassimilados foi direcionado para a 5ª folha abaixo da folha tratada (n+5). Contudo, observa-se que a folha n.º 9, cinco folhas abaixo da folha n.º 4 marcada, apresentou um valor do  $\delta^{13}\text{C} = -27,19 \text{ ‰}$ , menos negativo que o da folha n.º 8 que foi de  $\delta^{13}\text{C} = -27,72 \text{ ‰}$ , e próximo do valor de  $\delta$  considerado como limite para indicar enriquecimento relativo de  $^{13}\text{C}$ . Este fato, sugere que, por ter havido o enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  em todos os botões florais presentes no ramo, talvez, a folha n.º 9 não tenha atuado como dreno forte para a folha marcada, desta forma, possivelmente, a quantidade de fotoassimilados enriquecidos em  $^{13}\text{C}$  por ela importados, não tenha sido suficiente para indicar uma alteração no sinal isotópico, que permitisse confirmar a sua ação como dreno para o fluxo dos fotoassimilados ricos em  $^{13}\text{C}$  produzidos pela folha marcada n.º 4.



Na comparação, dos drenos nos ramos vegetativos e reprodutivos, que tiveram a folha marcada n.º 4, constata-se que os órgãos reprodutivos levaram a uma alteração nas relações fonte-dreno, onde as folhas enriquecidas em  $^{13}\text{C}$  no ramo reprodutivo foram a última folha nova em expansão foliar, as folhas fechadas e o meristema de crescimento, ao passo que, no ramo vegetativo, todas as folhas abaixo da folha marcada até o meristema de crescimento, apresentaram sinais de enriquecimento relativo, portanto atuando como drenos.

Quando comparado, o sinal isotópico das folhas marcadas n.º 2, 3 e 4, observa-se, que mesmo a folha n.º 4 apresentando maior número de drenos e drenos mais intensos que a folha n.º 3, e esta, que a folha n.º 2, a folha n.º 4 estava mais rica em  $^{13}\text{C}$  que a folha n.º 3, e esta mais rica que a folha n.º 2. Este fato sugere, que a folha do maracujazeiro doce, quando submetida a uma condição de forte demanda por fotoassimilados, apresente uma maior capacidade fotossintética. Essa afirmativa está apoiada em Setter et al. (1979), onde, segundo os autores, a presença de atividade de frutos como drenos, causa um aumento nas taxas de fotossíntese da folha fonte. Da mesma forma, Zamski (1996), cita que aumento na força do dreno, causa um concomitante aumento na demanda por fotoassimilados, que deverão ser produzidos pelas folhas fontes.

Quando se utilizou, a terceira folha recém aberta (folha n.º 12), como folha marcada, no ramo reprodutivo, assim como observado e discutido na avaliação no ramo vegetativo, o resultado do enriquecimento relativo em  $^{13}\text{C}$  da folha marcada ( $\delta^{13}\text{C} = +160,40$  ‰), associado aos valores do  $\delta$  obtidos nos órgãos amostrados (Quadro 13), mostram que, a referida folha marcada, ainda deveria estar atuando como órgão dreno e não como órgão fonte, visto o elevado sinal de enriquecimento relativo obtido na análise da folha marcada e a ausência de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  nos demais órgãos amostrados.

Quadro 12. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas e botões florais de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n.º 4 foi marcada com  $^{13}\text{C}$ .

Folha n.º	$\delta^{13}\text{C}$		Botão Floral n.º
	Folha	Botão Floral	
1	-27,58	-----	1
2	-27,96	-----	2
3	-27,89	-----	3
4	<b>+64,32</b>	→ -23,13	4
5	-28,55	→ -26,11	5
6	-27,96	→ -21,04	6
7	-28,31	→ -26,30	7
8	-27,72	→ -20,68	8
9	-27,19	→ -21,01	9
10	-25,22	← → -16,20	10
11,12	-23,20	← → -21,79	11,12
Meristema	-20,24	← -----	

A este fato, soma-se a localização da folha no ramo, ou seja, a sua idade fisiológica, uma vez que, a referida folha marcada era a terceira folha recém aberta, o que leva a supor que ainda estivesse funcionando como folha dreno, utilizando os fotoassimilados produzidos por outras folhas e por si própria, unicamente para o seu crescimento.

Quando são comparados os dados das avaliações das folhas marcadas com  $^{13}\text{C}$  em ramos vegetativos e reprodutivos (Quadros 8 e 13), observa-se que os sinais de enriquecimento relativo em  $^{13}\text{C}$ , foram muito próximos, com valores  $\delta^{13}\text{C} = +165,7 \text{ ‰}$  e  $\delta^{13}\text{C} = +160,4 \text{ ‰}$ , respectivamente e que em ambas situações não foram determinados enriquecimentos nos demais órgãos amostrados, indicando que, a presença do botão floral no nó das folhas recém abertas, não alterou o comportamento das folhas como órgãos dreno para

fonte. Como visto nos Quadros 11 e 12, os botões florais localizados na extremidade de crescimento do ramo foram supridos pelas folhas mais velhas.

Outra observação permitida, foi a de que, para a metodologia proposta de aplicação do  $^{13}\text{CO}_2$  e coleta das amostras, o valor máximo do enriquecimento relativo estaria ao redor de  $\delta^{13}\text{C} = +165\text{‰}$ , visto que, tanto para os ramos vegetativos e reprodutivos, na condição de não ter sido observado sinais de enriquecimento em outros órgãos, portanto não havendo fluxo de fotoassimilados da folha para os drenos, o sinal isotópico obtido poderia representar o valor máximo de enriquecimento que uma folha apresentaria ao ser colocada para fazer fotossíntese nas condições pré-estabelecidas.

Quadro 13. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas e botões florais de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha nº 12 foi marcada com  $^{13}\text{CO}_2$ .

Folha nº	$\delta^{13}\text{C}$		Botão Floral nº
	Folha	Botão Floral	
1	-29,12	-----	1
2	-28,99	-----	2
3	-29,40	-----	3
4	-29,20	-----	4
5	-29,43	-28,24	5
6	-29,43	-28,28	6
7	-29,17	-28,09	7
8	-29,48	-28,23	8
9	-29,24	-28,08	9
10	-28,85	-28,25	10
11	-28,89	-27,74	11
12	<b>+160,40</b>	-28,19	12
13	-28,49	-28,35	13
14	-28,53	-28,17	14
15,16	-28,61	-28,19	15,16
Meristema	-28,50	-----	

#### 4.3.2.2 Com a presença de botões florais e frutos

Na avaliação do efeito dos frutos como drenos, primeiramente foi avaliado, o efeito dreno dos frutos, utilizando para tanto, ramos com a presença exclusiva de frutos (Quadros 14, 15 e 16). Na segunda avaliação foi verificado a distribuição de fotoassimilados, em ramos com a presença de diferentes órgãos drenos, a saber: botões florais, frutos e folhas em crescimento e o meristema de crescimento.

Os resultados apresentados no Quadro 14, mostram que, os frutos localizados no mesmo nó das folhas marcadas com  $^{13}\text{C}$ , foram os drenos preferenciais dos fotoassimilados enriquecidos, por elas produzidos. O fruto, localizado imediatamente acima da folha marcada também apresentou sinal de enriquecimento, porém, sendo este enriquecimento menor, onde o valor do  $\delta^{13}\text{C}$  do fruto localizado no nó da folha marcada foi de  $-25,86\%$ , e o do fruto imediatamente acima de  $-26,81\%$ . Portanto, o fruto localizado no nó da folha marcada estava mais rico em  $^{13}\text{C}$  que o outro fruto amostrado. Esta observação está de acordo com os dados obtidos por Lai et al. (1988), que verificaram ser as folhas localizadas no mesmo nó dos frutos, as responsáveis pelo suprimento destes em fotoassimilados. Contudo, quando, os ramos de kiwi foram podados, ou, foram retiradas as folhas do nó onde se localizavam os frutos, a distribuição dos fotoassimilados foi alterada. Os autores relatam ainda, que em ramos com desenvolvimento normal, os frutos localizados lado a lado, são supridos pelas folhas localizadas no seu mesmo nó. Porém, quando a folha que sustentava foi retirada, este fruto passou a ser um novo dreno para a folha, vizinha, que permaneceu no ramo.

Quanto às folhas, pode ser constatado que, apenas, o meristema de crescimento apresentou sinal de leve enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , com valor de  $\delta^{13}\text{C} = -27,01\%$ , muito próximo ao valor de  $\delta^{13}\text{C} = -27,02\%$ , considerado valor limite, como concentração

natural de  $^{13}\text{C}$  e  $^{12}\text{C}$ . Esta observação mostra que, a presença dos frutos em crescimento, alterou, novamente, as relações fonte-dreno nos ramos do maracujazeiro doce.

Quadro 14. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas e frutos de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n° 7 foi marcada com  $^{13}\text{CO}_2$ .

Folha n°	$\delta^{13}\text{C}$		Fruto n°
	Folha	Fruto	
1	-28,99	-----	-----
2	-----	-----	-----
3	-27,95	-----	-----
4	-29,15	-----	-----
5	-28,64	-----	-----
6	-28,27	→ -26,81	6
7	+78,42	→ -25,56	7
8	-27,18	-----	-----
9	28,01	-----	-----
10	-28,02	-----	-----
11	-27,34	-----	-----
12	-28,99	-----	-----
13	-28,18	-----	-----
14	-28,51	-----	-----
15	-28,29	-----	-----
16	-28,40	-----	-----
17,18	-28,11	-----	-----
Meristema	27,01	←	-----

Pelos dados apresentados no Quadro 15, quando nos nós, imediatamente acima e abaixo da folha marcada, existiam frutos em desenvolvimento, a translocação dos fotoassimilados foi bidirecional, porém em maior intensidade para o fruto localizado no nó superior, pois este apresentou valor de  $\delta^{13}\text{C}$  menos negativo que o outro fruto. A isto, deve estar associado o fato do fruto localizado no nó superior, ser maior que o

fruto localizado no nó inferior, portanto apresentando maior peso de matéria seca. Logo, considerando que os frutos atraíssem a mesma quantidade de fotoassimilados, como o fruto localizado acima é maior, para o sinal de enriquecimento seria mais diluído, portanto seria mais negativo, ou, menos rico em  $^{13}\text{C}$  que o outro fruto. Porém, mesmo o fruto localizado acima da folha marcada sendo maior, o valor do seu  $\delta^{13}\text{C}$  foi menos negativo que o do fruto localizado abaixo da folha marcada, conseqüentemente, mais rico em  $^{13}\text{C}$ . Portanto, provavelmente, a quantidade de fotoassimilados direcionados para o fruto localizado acima da folha marcada, foi superior a que poderia ser sugerida pela diferença entre os valores de  $\delta$  dos frutos.

Nesta avaliação, não foram detectados sinais de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ , nas folhas e no meristema de crescimento do ramo, confirmando existir nova relação fonte-dreno nos ramos testados, onde os frutos apresentaram maior habilidade como drenos, que os demais órgãos, para a folha fonte testada. A citação de Thorpe & Minchin (1996), corroboram com esta observação, pois os autores relatam, que os frutos em desenvolvimento apresentam mesma prioridade por fotoassimilados que o ápice de ramos e folhas.

Na avaliação, do comportamento dos frutos como drenos, foi testado o enriquecimento de uma folha fonte, localizada cinco nós abaixo do primeiro fruto presente no ramo (Quadro 16). Nesta avaliação, pode ser constatado que os frutos em crescimento, localizados nos nós 4 e 5, foram drenos preferenciais para os fotoassimilados produzidos pela folha marcada n.º 9, assim como, as folhas em crescimento e o meristema de crescimento não mostraram habilidade em atrair fotoassimilados. Portanto, o direcionamento dos fotoassimilados, para está situação testada, foi acropétalo.

Quadro 15. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas e frutos de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n° 5 foi marcada com  $^{13}\text{CO}_2$ .

Folha n°	$\delta^{13}\text{C}$		Fruto n°
	Folha	Fruto	
1	-28,82	-----	-----
2	-29,36	-----	-----
3	-29,33	-----	-----
4	-28,93	-----	-----
5	<b>-1,45</b>	-----	-----
6	-28,95	-----	-----
7	-28,39	-----	-----
8	-29,09	-----	-----
9	-29,07	-----	-----
10	-29,07	-----	-----
11	-29,55	-----	-----
12	-28,90	-----	-----
13	-29,22	-----	-----
14	-29,35	-----	-----
15,16	-29,40	-----	-----
Meristema	<b>-26,22</b>	-----	-----

Quando foi avaliada a distribuição de fotoassimilados, em ramos em crescimento, com a presença de botões florais e frutos, pode ser observado que, para a folha fonte testada (enriquecimento da folha n.º 8), o fruto localizado no mesmo nó da folha marcada, foi o único dreno para os fotoassimilados por ela produzido (Quadro 17). O fruto localizado logo abaixo da folha marcada, bem como os botões florais localizados 4 e 5 nós abaixo da referida folha, não apresentaram sinal de enriquecimento em  $^{13}\text{C}$ .

Quadro 16. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas e frutos de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n° 9 foi marcada com  $^{13}\text{CO}_2$ .

Folha n°	$\delta^{13}\text{C}$		Fruto n°
	Folha	Fruto	
1	-28,09	-----	-----
2	-29,35	-----	-----
3	-28,62	-----	-----
4	-29,12	→ -26,33	4
5	-29,09	→ -26,38	5
6	-29,42	-----	-----
7	-28,64	-----	-----
8	-29,16	-----	-----
9	+33,24	-----	-----
10	-28,65	-----	-----
11	-29,16	-----	-----
12	-27,91	-----	-----
13	-28,24	-----	-----
14	-28,57	-----	-----
15	-28,36	-----	-----
16,17	-27,47	-----	-----
Meristema	-27,38	-----	-----

Deve ser ainda ressaltado, se o modelo de conexão vascular estivesse seguindo a filotaxia das folhas, o botão floral localizado no nó número 13, portanto, na mesma conexão vascular da folha marcada n.º 8, deveria apresentar sinal de enriquecimento, o que não ocorreu. Logo, a presença de diferentes órgãos drenos em diferentes estádios de desenvolvimento, levou a um ajuste na distribuição dos fotoassimilados, como relatado por Zamski (1996).



Quadro 17. Valores médios do enriquecimento relativo  $\delta^{13}\text{C}$  em folhas, botões florais e frutos de ramos terciários do maracujazeiro doce, no qual a folha n° 8 foi marcada com  $^{13}\text{CO}_2$ .

Folha n°	$\delta^{13}\text{C}$		Órgão Reprodutivo
	Folha	Órgão Reprodutivo	
1	-29,62	-----	-----
2	-30,16	-----	-----
3	-30,12	-----	-----
4	-----	-----	-----
5	-30,03	-----	-----
6	-29,78	-----	-----
7	-29,76	-----	-----
8	<b>+22,96</b>	-----	<b>Fruto n° 8</b>
9	-29,48	-----	<b>Fruto n° 9</b>
10	-29,71	-----	-----
11	-29,46	-----	-----
12	-29,94	-----	<b>Botão Floral n° 12</b>
13	-29,83	-----	<b>Botão Floral n° 13</b>
14,15	-30,52	-----	-----
Meristema	-28,93	-----	-----

Na comparação entre as quatro situações (Quadros 14 a 17), observa-se que os frutos em crescimento apresentaram maior habilidade como drenos, em relação aos botões florais e as folhas em crescimento. Os frutos localizados no mesmo nó das folhas marcadas apresentaram maior sinal de enriquecimento que os demais, assim como, os frutos maiores mostraram ser drenos mais fortes para os fotoassimilados produzidos nas situações testadas.

#### 4.4 Avaliação da metodologia de enriquecimento proposta

Pelos dados apresentados, nos itens 4.3.2 e 4.3.3 (Quadros 4 a 6 e 8 a 17), pode ser constatado, que a metodologia proposta, mostrou ser viável para a análise qualitativa, da translocação e alocação dos fotoassimilados, uma vez que as folhas colocadas em ambiente enriquecido com  $^{13}\text{CO}_2$ , tiveram seu sinal isotópico do  $\delta^{13}\text{C}$  alterado, do valor natural de -29 a -27‰, para valores de  $\delta^{13}\text{C}$  positivos. Esta alteração foi decorrente do enriquecimento da folha pela incorporação e acúmulo de fotoassimilados ricos em  $^{13}\text{C}$ , como consequência da fotossíntese realizada em ambiente modificado com  $^{13}\text{CO}_2$ .

Contudo, a utilização desta metodologia, para uma análise quantitativa do enriquecimento relativo  $\delta\text{‰}^{13}\text{C}_{\text{C,PDB}}$ , necessita de algumas alterações ou determinações prévias. Para a determinação precisa, da translocação e partição de fotoassimilados, utilizando marcadores (radioativos ou não), como citado por Deléens et al. (1994), torna-se necessário que ocorra o equilíbrio entre os compostos marcados e os não marcados. Deste modo, a quantidade de um elemento ou composto marcado, fixado em uma molécula ou tecido, fornecerá uma estimativa da taxa de troca entre a fonte enriquecida e os vários órgãos drenos, de forma que o fluxo do elemento ou composto marcado será proporcional ao fluxo do elemento ou composto não marcado (Deléens et al., 1994). Para a obtenção deste equilíbrio, a determinação, tanto da quantidade do composto marcado a ser aplicado, como do tempo de enriquecimento e de coleta das amostras, são fundamentais. No presente trabalho, não foi de interesse inicial a determinação destes parâmetros, e sim testar a metodologia proposta, quanto sua viabilidade para as folhas realizarem a fotossíntese, e para a determinação da translocação e distribuição dos fotoassimilados, bem como sua praticidade de aplicação e manuseio.

## 5. CONCLUSÕES

A utilização da metodologia, de enriquecimento com isótopo estável do carbono e coleta das amostras, mostrou ser viável para a avaliação qualitativa da partição dos fotoassimilados, para os diferentes órgãos drenos amostrados.

Foi possível verificar, as alterações na partição dos fotoassimilados produzidos pelas folhas, em função da localização da folha e seu estágio de crescimento e desenvolvimento, em relação aos drenos existentes.

Nos ramos em estágio vegetativo, as folhas em crescimento e o meristema de crescimento, foram os drenos principais para os fotoassimilados produzidos pelas folhas enriquecidas.

Nos ramos em estágio reprodutivo, a presença dos botões florais, alterou as relações fonte-dreno, de tal sorte que estes, mostraram maior habilidade como importadores de fotoassimilados que as folhas em crescimento e o meristema de crescimento,

portanto, atuando como drenos mais fortes. Assim como, os frutos em início de crescimento, mostraram ser, para as situações testadas, drenos com maior habilidade na importação de fotoassimilados que as folhas, o meristema de crescimento e os botões florais.

As folhas recém abertas, com cerca de 60% da expansão foliar total, mostraram ser órgão dreno, não exportando os fotoassimilados enriquecidos por elas produzidos, independentemente da presença ou não de órgãos reprodutivos na sua axila .

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A proposta de se trabalhar com  $^{13}\text{C}$  como marcador no estudo da partição de fotoassimilados, confirmou ser viável e de grande confiabilidade. Contudo, um aprimoramento dos equipamentos desenvolvidos para a execução do enriquecimento com o  $^{13}\text{CO}_2$ , como por exemplo um processo de circulação do ar do interior da câmara que poderia uniformizar a difusão do  $^{13}\text{CO}_2$  no interior da câmara. Outra possibilidade, seria a inclusão de um método de resfriamento da câmara, de tal forma que o tempo de permanência da folha no interior da câmara pudesse ser ampliado. Para essa situação, deve ser levado em conta que a metodologia aplicada neste trabalho foi desenvolvida para avaliação das plantas no campo, dificultando na escolha de um fornecedor de energia para acionar o sistema de resfriamento. Acredito que testes avaliando um maior tempo de permanência da folha dentro da câmara, associado a uma maior quantidade de  $^{13}\text{CO}_2$  aplicado, bem como a aplicação da metodologia

proposta de forma repetida, para uma mesma folha tratada e em intervalos pequenos poderiam ser testados.

Quanto aos parâmetros avaliados, a continuidade da linha pesquisada poderá mostrar a importância da folha diretamente relacionada ao fruto que se desenvolve na sua axila, bem como determinar a partir de qual momento do desenvolvimento do fruto e da folha na qual este fruto está se desenvolvendo, esta folha passará a ser a fonte principal de fotoassimilados para este fruto. Outra possibilidade de avaliação, estaria relacionada ao efeito da poda e de desfolhas sobre o desenvolvimento do ramo e dos órgãos reprodutivos, indicando o direcionamento e a partição dos fotoassimilados produzidos pelas folhas remanescentes em um determinado ramo podado ou que tenha sofrido desfolha. Do mesmo modo, o uso do  $^{13}\text{CO}_2$  poderia mostrar a contribuição e a via de absorção do  $\text{CO}_2$ , quando este fosse aplicado junto a água de irrigação (notadamente em cultivo em ambiente controlado).

De uma forma geral, o trabalho envolvendo  $^{13}\text{C}$  deve ser bem determinado e objetivo, pois o ainda elevado custo das análises poderá se tornar numa dificuldade na viabilização do trabalho.

## 7. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- BARRIE, A. & PROSSER, S. J. Automated analysis of light-element stable isotopes by isotope ratio mass spectrometry. In: Boutton, T. & Yamasaki, S. *Mass spectrometry of soils*. New York: Marcel Dekker, 1996. p. 01-46.
- CANDOLFI-VASCONCELOS, M. C. , CANDOLFI, M. & KOBLET W. Retranslocation of carbon reserves from the woody storage tissues into the fruit as a response to defoliation stress during the ripening period in *Vitis vinifera* L. *Planta*, v. 192: 567-573. 1994.
- CEREDA, E. Formação e condução da cultura e sistemas de poda. In: São José, A. R. (Ed.). *Maracujá produção e mercado*. Vitória da Conquista, DFZ/UESB, 1994. p.58-64.
- CASTRO, P. R. C. Importância das relações fonte-dreno na produtividade. In: Silveira, J. A. G. da, Vitorello, V. A., Machado, E. C. & Carelli, M. L. C. (coord.), *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 2, Anais..., SBFV, Piracicaba, p. 135-145. 1989

- DAVIS, J. T. & SPARKS, D. Assimilation and translocation patterns of carbon-14 in the shoot of fruit pecan trees, *Carya illinoensis* Koch. *Journal American Society Horticultural Science*, v.99 (5), 468-480. 1974.
- DELÉENS, E., CLIQUET, J. B. & PRIOUL, J. L. Use of  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  plant label near natural abundance for monitoring carbon and nitrogen partitioning. *Australian. Journal Plant Physiology*, v. 21: 133-146. 1994.
- DUCATTI, C. *Isótopos estáveis ambientais*, Botucatu, Instituto de Biociências, 2000, 60p., apostila.
- ECKSTEIN, K., ROBINSON, J. C. & DAVIE, J. Physiological response of banana (*Musa* AAA; *Cavendish sub-grup*) in the subtropics. III. Gas exchange, growth analysis and source-sink interaction over a complete crop cycle. *Journal of Horticultural Science*, v.70 (1): 169-180. 1995.
- EHLERINGER, J. R., HALL, A. E. & FARQUHAR, G. D. (Eds) *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. New York: Academic Press, 1993. 555p.
- ESAU, K. *Plant Anatomy*, 2 ed. , New York, 1965.
- FARQUHAR, G. D., HUBICK, K. T., CONDON, A. G. & RICHARDS, R. A. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In Rundel, P. W., Ehleringer, J. R. & Nagy, K. A. (eds.) *Stable isotopes in ecological research*. Nova York: Springer-Verlag New York Inc., 1989. p. 21-40.
- FARRAR, J. F. Sinks-integral parts of a whole plant. *Journal of Experimental Botany*, v. 47, special issue, 1273-1279. 1996.



- FINAZZO, S. F., DAVENPORTE, T. L. & SCHAFFER, B. *Partitioning of photoassimilates in avocado (Persea Americana Mill.) during flowering and fruit set. Tree Physiology*, v. 14 (2): 153-164. 1994.
- FLORE, J. A. & LAYNE, D. R. Photoassimilate production and distribution in cherry. *Hort Science*, v. 34 (6): 1015-1019. 1999.
- FOYER, C. H. & GALTIER, N. Source-sink interaction and communication in leaves. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) *Source-sink relations*, Marcel Dekker Inc. New York. 1996. p 311-340.
- GRIFFITHS, H. Carbon isotope discrimination. In: Hall, D. O., Scurlock, J. M. O., Bolhar-Nordenkamp, H. R., Leegood, R. C. & Long, S. P. (eds.). *Photosynthesis and production in a changing environmental. A field and laboratory Manual*, 1993. p.182-192.
- GRUSAK, M. A., BEEBE, D. U., TURGEON, R. Phloem loading. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) *Source-sink relations*, Marcel Dekker Inc. New York. 1996. p 209-227.
- GLEIXNER, G., SRIMGEUR, C., SCHIMIDT, H-L. & VIOLA, R. Stable isotope distribution in the major metabolites of source and sink organs of *Solanum tuberosum* L. : a powerful tool in the study of metabolic partitioning in intact plants. *Planta*, v. 207: 241-245. 1998.
- HALE, C. R. & WEAVER, R. J. The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia*, v.33 (3): 89-129. 1962.
- HO, L. C. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relations to sink strength. *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology*, v.39, 355-378. 1988.

- HO, L. C. Tomato. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) Source-sink relations , Marcel Dekker Inc. New York. 1996. p 709-728.
- HO, L. C., BAKER, D. A. Regulation of loading and unloading in long distance transport system. *Physiol. Plantarum*, v. 56, 225-230. 1982.
- ISHIHATA, K. On the pollen germination of purple passion fruit, *Passiflora edulis* Sims. *Bull. Fac. Agric. Univ. Kagoshima*, 33, 7-12, 1983.
- INANAGA, S. & YOSHIRAHARA, R. Translocation and distribution of assimilated carbon in peanut plant. *Soil Science Plant Nutrition*, v. 43 (2): 267-274. 1997.
- KAVATI, R. Florescimento e frutificação do maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* f. flavicarpa) In: RUGGIERO, C. *Maracujá do plantio a colheita*. Jaboticabal: FUNEP, 1998, p.107-129.
- KAVATI, R. ; d,EECKENBRUGGE, G. C.; FERREIRA, F. R. Le maracuja doux. Un nouveau venu prometteur. *Fruit trop* (43), p. 21-22. 1998.
- KELLER, F. & PHARR, D. M. Metabolism of carbohydrates in sinks and sources: galactosyl-sucrose oligosaccharides. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) Source-sink relations , Marcel Dekker Inc. New York. 1996. p 157-184.
- KILLIP, E. P. The american species of Passifloraceae. Chicago, Field Museum of Nat. Hist., 1938. V. 19. (Bot. Series).
- KRIEDEMANN, P. E. <sup>14</sup>C distribution in lemon plants. *Journal Horticultural Science*, v.44: 273-279. 1967.
- LAI, R., WOOLLEY, D. J. & LAWES, G. S. Patterns of assimilate transport from leaves to fruit within a kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) lateral. *Journal of Horticultural Science*, v.63 (4): 725-730. 1988.

- LAKSO, A. N., WUNSCHE, J. N., PALMER, J. W. & GRAPPADELLI, L. C. Measurement and modeling of carbon balance of the apple tree. *HortScience*, v.34 (6):1040-1047. 1999.
- LETCAMO, W., XU, H. L., DESROCHE, B. , GOSSELIN, A. Effect of nutrient solution concentration on photosynthesis, growth and content of the active substances of passion fruit. *Journal of Plant Nutrition*, v.16 (2), 2521-2537. 1993.
- LICATTI, F. Isótopos estáveis do carbono ( $^{12}\text{C}$ ,  $^{13}\text{C}$ ) em plantas dos ciclos bioquímicos  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$ . Botucatu: UNESP, 1997. 65p. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, 1997.(Monografia Bacharelado em Ciências Biológicas).
- LIDE, D. R. *Handbook of chemistry and physics*. 76<sup>th</sup> edition, CRC Pres, New York, 1996. section 11 (11.38 – 11.133).
- MACIEL, N., BAUTISTA, D., AULAR, J. Crescimento, desarrollo y arquitectura de *Passiflora edulis f.flavicarpa*. *Proc. Interamer. Soc. Trop. Hort.*, campeche, n.38, p.133-138, 1994.
- MACRAE, E. A., REDGWELL, R. J. Partitioning of  $^{14}\text{C}$ -photosynthate in developing kiwifruit. *Scientia Horticulturae*, v. 44, 83-95. 1990.
- MARCELIS, L. F. M. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal Experimental Botany*, v. 47, special issue, 1281-1291. 1996.
- MARSCHENER, H., KIRKIB, E. A. & CAKMAK, I. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *Journal of Experimental Botany*, v. 47 (special issue): 1255-1263. 1996.
- MENZEL, C. M. & SIMPSON, D. R. Effect of continuous shading on growth, flowering and nutrient uptake of passion fruit. *Sci. Hort.*, Amsterdam, 35, p.77-78, 1988.

- MENZEL C. M., SIMPSON, D. R. Passion fruit In: SCHAFFER, B. & ANDERSEN, P. C. (ed.) *Handbook of environmental physiology crops. Volume II: Sub-tropical and tropical crops*. Boca Raton, CRC Press Inc., 1994, p. 225-241.
- MENZEL, C. M., SIMPSON, D. R. & DOWLING, A . J. water relations in passion fruit: effect of moisture stress on growth, flowering and nutrient uptake. *Sci. Hort.*, Amsterdam, 29, 239-249, 1986.
- MINCHIN, P. E. H. & THORPE, M. R. What determines carbon partitioning between competing sinks ? *Journal of Experimental Botany*, v.47, special issue, 1293-1296. 1996.
- MORRIS, D. A. Hormonal regulation of source-sink relationships: Na overview of potential control mechanism. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) *Source-sink relations* , Marcel Dekker Inc. New York. 1996. p 441-465.
- NIL, N., WATANABE, T., YAMAGUCHI, K. & NISHIMURA, M. Change of anatomical features, photosynthesis and ribulose-1,5-carboxilase-oxigenase content of mango leaves. *Annals of Botany*, v. 76: 549-556. 1995.
- O`LEARY, M. H. Biochemical basis of carbon isotope fractionation. In: Ehleringer, J. R., Hall, A. E. & Farquhar, G. D. (eds.). *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. San Diego: Academic Press inc., 1993. p. 19-28.
- PATTERSON, B. D., MURATA, T. & GRAHAM, D. Electrolyte leakage induced by chilling in *Passiflora* species tolerant to different climates. *Aust. J. Plant Physiology*, v.3 , 435, 1976.
- PIMENTEL, C. *Metabolismo de carbono na agricultura tropical.* , Seropédica, Edur, 1998. 150p.

- PIMENTEL, C., LAFFRAY, D. , LOUGUET, P. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia plantarum* v.106: 184-189. 1999.
- PRIVÉ, J-P., SULLIVAN, J. A. & PROCTOR, J. T. A. Carbon partitioning and translocation in primocane-fruiting Red raspberries (*Rubus idaeus* L.). *Journal American Society Horticultural Science*, v.119 (3): 604-609. 1994.
- PROIETTI, P., PALLIOTTI, A. & NOTTIANI, G. Availability of assimilates and development of olive fruit. IN: Metzidakis, I. T. & Voyiatzis, D. G. (eds) Proc. 3<sup>th</sup> Int. ISHS Symp. On Olive Growing. *Acta Horticulturae*, v.474: 297-300. 1999.
- QUINLAN, J. D. & WEAVER, R. J. Modification of pattern of the photosynthate movement within and between shoots of *Vitis vinifera* L. *Plant Physiology*, v.46, 527-530. 1970.
- ROMEIRO, R. S. 7 MUCHOVEJ, J. J. Persistence and lack of absorption and translocation of streptomycin sulfate in passion fruit leaves. *Turrialba*. v.40 (4): 487-490. 1990.
- RUGGIERO, C. *Maracujá. Do plantio à colheita.* , Simpósio Brasileiro Sobre a Cultura do Maracujazeiro, 5, 10-13 de Fev., 1998, Jaboticabal, FUNEP, 1998. 388p.
- SACCO, J. C. Flora ilustrada do Rio Grande do Sul: Passifloraceae. Inst. Cien. Nat. Univ. Rio Grande do Sul, 1962, *bol.* 12fasc. 4. 29p.
- SALOMÃO, T. A . & ANDRADE, V. M. *Botânica* In: RUGGIERO C. *Maracujá*. Ribeirão Preto: Legis Summa, 1987. p.20-39.
- SARANGA, Y, FLASH, I., PATERSON, A. H. & YAKIR, D. Carbon isotope ratio in cotton varies with growth stage and plant organ. *Plant Science*, v. 142: 47-56. 1999.

- SAWADA, O., ITO, J. & FUJITA, K. Characteristic of photosynthesis and translocation of  $^{13}\text{C}$ -labelled photosynthate in husk leaves of sweet corn. *Crop Science*, v. 35: 480-485. 1995.
- SCHIMMEL, D. *Theory and application of tracers*. San Diego, Academic Press Inc., 1993. 113p.
- SETTER, T. L., BRUN, W. A. & BRENNER, M. L. Source/sink interactions in soybeans. I. A possible role of ABA. *Plant Physiology*, v. 64(suppl.)p.43. 1979.
- SIMON, P. & KARNATZ, A. Effect of soil and air temperature on growth and flower formation of purple passionfruti (*Passiflora edulis* Sims var. *edulis*), *Acta Hort.*, 139, 83-90, 1983.
- SINCLAR, T. R. & HORIE, T. Crop physiology & metabolism. Leaf, nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Science*. v.29, 90-98. 1989.
- SMILIE, R. M., NOTT, R., Heat injury in leaves of alpine, temperate and tropical plants. *Aust. J. Plant Physiology*, 6, 135, 1979.
- SVEJCAR, T. J., BOUTTON, T. W. & TRENT, J. D. Assessment of carbon allocation with stable isotope labeling. *Agronomy Journal*, v.82, 18-21, 1990.
- THORPE, M. R. & MINCHIN, P. E. H. Mechanism of long- and short-distance transport from sources to sinks. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) *Source-sink relations*, Marcel Dekker Inc. New York. 1996. p 261-282.
- TURGEON, R. The sink-source transition in leaves. *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology*, v.40: 119-138. 1989.

- UTSONOMIYA, N. Effect of temperature on shoot growth, flowering and fruit growth of purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims var. *edulis*). *Sci. Hort.* 52, 63-68, 1992.
- VASCONCELLOS, M.A..S. Biologia floral do maracujazeiro doce (*Passiflora alata* Dryand.) nas condições de Botucatu-SP. Botucatu: UNESP, 1991. 99p. Faculdade de Ciências Agrárias, Universidade Estadual Paulista, 1991.(Mestrado em Agronomia).
- VASCONCELLOS, M. A. S. Maracujazeiro doce: sistema de produção. *Informe Agropecuário*, v. 21, nº 206, 76-80. 2000.
- VASCONCELLOS, M.A . S. & CEREDA, C. Cultivo do maracujá doce. In: São José, A. R. (Ed.). Maracujá produção e mercado. Vitória da Conquista: UESB, 1994. P. 71-83.
- VASCONCELLOS, M. A. S. & DUARTE FILHO, J. Ecofisiologia do maracujazeiro. *Informe Agropecuário*. V.21, nº 206, 18 –24. 2000.
- VASCONCELLOS, M. A. S, DUCATTI, C., RODRIGUES, J. D. & BUSQUET, R. N. B. Discriminação isotópica de carbono em plantas de maracujá amarelo e doce. In Congresso Brasileiro de Fruticultura, 16, 2000, Fortaleza. *Anais...* Fortaleza: Sociedade Brasileira de Fruticultura, 2000. cd rom.
- VOGEL, J.C. Variability of carbon isotope fractionation during photosynthesis. In: EHLERINGER, J.R., HALL, A . E. & FARQUHAR, G.D. (ed.) *Stable isotope and plant carbon-water relations*. San Diego: Academic Press Inc., 1993 p.29-46.
- WARDLAW, I. F. Sink strength: its expression in the plant. *Plant Cell Environmental*, v.16, 1029-1030. 1993.
- WATSON, D. P. & BOWERS, F. A . Long days produce flowers on passion fruit, *Hawaii Farm Sci.*, 14, n.2, 3-5, 1965.

- WESTGATE, M. E. & BOYER, J. S. Carbohydrate reserves and reproductive development at low water potentials in maize plants. *Crop Science* v. 25p. 762-769. 1985.
- WHILEY, A. W., & SCHAFFER, B.  $^{14}\text{C}$ -photosynthate partitioning in avocado trees as influenced by shoot development. *HortScience*, v.28 (8): 850-852. 1993.
- WRIGHT, G. C. The carbohydrate economy of horticultural crops: introduction to the colloquium. *HortScience*. V. 34 (6), 1014-1015. 1999.
- YOSHIOKA, H. Translocation and distribution of photosynthates in tomato plants. *JARQ*, v.19 (4), 266-270, 1986.
- ZAMSKI, E. Anatomical and physiological characteristics of sink cells. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) *Source-sink relations* , Marcel Dekker Inc. New York. 1996. p 283-310.