

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**ÁREA FOLIAR, ASSIMILAÇÃO DE CARBONO E FOTOQUÍMICA DA FOTOSSÍNTESE  
DE DUAS CULTIVARES DE MANGUEIRA (*Mangifera indica* L.) SOB DIFERENTES  
INTENSIDADES DE SOMBREAMENTO OU TEMPERATURA.**

**EUGÊNIO CELSO EMÉRITO ARAÚJO**

**SÃO CARLOS – SP**

**2006**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ÁREA FOLIAR, ASSIMILAÇÃO DE CARBONO E FOTOQUÍMICA DA FOTOSSÍNTESE DE  
DUAS CULTIVARES DE MANGUEIRA (*Mangifera indica* L.) SOB DIFERENTES  
INTENSIDADES DE SOMBREAMENTO OU TEMPERATURA.

EUGÊNIO CELSO EMÉRITO ARAÚJO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos – São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências (Ciências Biológicas), área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

SÃO CARLOS – SP

2006

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

A663af

Araújo, Eugênio Celso Emérito.

Área foliar, assimilação de carbono e fotoquímica da fotossíntese de duas cultivares de mangueira (*Mangifera indica* L.) sob diferentes intensidades de sombreamento ou temperatura/ Eugênio Celso Emérito Araújo -- São Carlos : UFSCar, 2006.

47 p.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2006.

1. Fisiologia vegetal. 2. Ecofisiologia. 3. Manga. 4. Fotossíntese. 5. Respiração. 6. Temperatura. I. Título.

CDD: 581.1 (20<sup>a</sup>)

---

Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado

À minha companheira Jamila,  
e aos meus filhos Indira, Rhana e Laio

Dedico

À minha mãe Maria do Amparo  
e ao meu pai Pedro Emérito (*in memoriam*)

Ofereço

## AGRADECIMENTOS

- A Deus, que me iluminou nessa caminhada;
- Ao Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado, pela orientação sistemática e constante e pelo apoio material permanente;
- À EMBRAPA, especialmente a Embrapa Meio-Norte de Teresina-Piauí, por ter me selecionado para realizar esse curso e pelo apoio financeiro durante o mesmo;
- À Universidade Federal de São Carlos, especialmente ao Departamento de Botânica e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela oportunidade de realizar esse curso;
- A todos os professores, técnicos e demais funcionários e prestadores de serviço do Departamento de Botânica, especialmente ao técnico de laboratório, Biólogo Carlos A. Casali, pela prestimosa colaboração em todas as fases desse trabalho;
- Às bolsistas de iniciação científica do Laboratório de Fisiologia Vegetal Michelle Cristina Lara e Elizandra Paulino dos Santos, pela colaboração na coleta e tabulação de dados;
- Aos meus irmãos e irmãs, minha sogra e sogro, meus cunhados e cunhadas e meus sobrinhos e sobrinhas, pelo apoio constante;
- Aos meus amigos de longa data, Paulo Marques, Joaci Luz, Lúcio Flavo Vasconcelos e Marcos Emanuel Veloso, pelo reconforto de sua amizade;
- A todos os colegas do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, especialmente à Ana Beatriz (Bia), Rosângela Biruel, Gláucia Tonin, Júlio Ronquim, Carlos Ronquim, Silmara Fanti, Gisele Negreiros (*in memorian*), Aluisio Borba, Fernando Fraccaro, Paula Novaes, Régis da Hora, Maristela Imatomi, Letícia Bordini, Noely Moura, Maura Pezzato, Paula Petracco, Leonnardo Ferreira (Léo), João Paulo Sousa, André Jardim, Igor Silva, Marcus Cianciaruso e Priscilla Kobayashi.

“...Porque não é o fim da história, nem o fim das idéias, nem o fim do homem e porque não é tampouco o triunfo definitivo da maldade e da manipulação é que podemos sempre mudar as coisas e mudar a nós mesmos...”

Mário Rodrigues Cobos (Silo)

## SUMÁRIO

RESUMO.....	I
ABSTRACT.....	II
INTRODUÇÃO GERAL.....	III
ESTIMATIVA DA ÁREA FOLIAR DA MANGUEIRA ( <i>Mangifera indica</i> L.) CVS TOMMY ATKINS E HADEN, UTILIZANDO DIMENSÕES LINEARES.....	1
ASSIMILAÇÃO DE CARBONO E CRESCIMENTO DE DUAS CULTIVARES DE MANGUEIRA ( <i>Mangifera indica</i> L.) SOB SOMBREAMENTO.....	8
RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS DE <i>Mangifera indica</i> L. SOB DIFERENTES TEMPERATURAS.....	24
CONCLUSÕES GERAIS.....	47



## RESUMO

Em relação às outras fruteiras com importância econômica, a fisiologia da mangueira é ainda pouco conhecida, existindo lacunas no conhecimento sobre como estimar a área foliar de forma não destrutiva e sem o uso de equipamentos eletrônicos, sobre o desempenho do crescimento e desenvolvimento e da fotossíntese em reduzidas intensidades luminosas e em temperaturas maiores que 17° C. O presente trabalho teve por objetivos, determinar nas cultivares de manga Tommy Atkins e Haden: a) Índices e equações que possibilitem a estimativa rápida e não destrutiva da área foliar utilizando apenas o comprimento, a largura máxima, ou ambos; b) Parâmetros fisiológicos foliares e de crescimento da parte aérea sob 0, 65 e 85% de sombreamento e, c) As respostas fotossintéticas sob temperaturas entre 17-32° C. A área foliar (AF) pôde ser estimada multiplicando-se o produto do comprimento (C) pela largura (L) pelo fator 0,74 (para a cultivar Tommy Atkins) ou 0,78 ( para a cultivar Haden), bem como pelas equações:  $AF = 4,96349 C - 33,429$  ( $R^2=0,86$ );  $AF = 17,02964 L - 18,88065$  ( $R^2=0,85$ ) e  $AF = 0,73499 (CxL) + 0,59459$  ( $R^2=0,92$ ) para a cultivar Tommy Atkins ou  $AF = 5,35282C - 33,17061$  ( $R^2=0,88$ );  $AF = 19,09951L - 24,61777$  ( $R^2=0,89$ ) e  $AF = 0,76015(CxL) + 0,43257$  ( $R^2=0,99$ ) para a cultivar Haden. Sob sombreamento, as cultivares apresentaram os mesmos valores de fotossíntese líquida máxima ( $A_{max}$ ) obtidos a pleno sol, redução do ponto de compensação à luz e/ou aumento do teor de clorofila sendo adequadas, portanto, ao cultivo sob altas densidades de plantio. A faixa de temperatura ótima (maiores valores de  $A_{max}$ ) foi de 23-29°C para a cultivar Tommy e 23-26°C para a cultivar Haden, entretanto as cultivares apresentaram um desequilíbrio entre as fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese, na faixa de 17 a 32° C, sendo mais intenso na Haden. Sob concentração atmosférica regular de CO<sub>2</sub>, a fotossíntese líquida da Haden, em geral, foi menor que da Tommy, enquanto sob saturação de CO<sub>2</sub> ocorreu o contrário, possivelmente porque a Haden utilizou sua maior capacidade de transporte de elétrons para aumentar a assimilação de carbono e, ao mesmo tempo diminuir sua susceptibilidade ao estresse oxidativo. As cultivares apresentaram adaptação às altas temperaturas mantendo constantes a respiração no escuro (RE) em Tommy e a fotorrespiração (Fr) em Haden. Em Tommy a fotorrespiração induziu a aumentos no ponto de saturação (PSL), de compensação à luz (PCL) e a reduções na eficiência quântica aparente ( $\alpha$ ). Em Haden aumentos em RE, estabilidade em PSL e as reduções em  $\alpha$  com a temperatura não guardaram relação com Fr nem RE em função da ruptura da homeostase celular pelo excesso de elétrons.

## ABSTRACT

The physiology of mango is little known in relation to other fruit trees. There are gaps about estimation of mango leaf area using no destructive methods or concern photosynthetic responses under temperatures above 10°C, carbon assimilation, leaf and bud productions in shade. The aims of present work were to shed light on these gaps determining on mango cultivars Tommy Atkins and Haden a) Indexes and equations for fast and no-destructive estimate leaf area (AF) just using length (C), maximum width (L), or both; b) Photosynthetic capacity, leaf and bud production growing under 0, 65 and 85% of shade and, c) The photosynthetic responses (photochemical and photosynthetic capacities) under temperatures between 17-32° C. The leaf area (AF) could be estimated multiplying length x width x 0,74 (for Tommy cultivar) or 0,78 (for Haden) as well using equations:  $AF = 4,96349 C - 33,429$  ( $R^2=0,86$ );  $AF = 17,02964 L - 18,88065$  ( $R^2=0,85$ ) and  $AF = 0,73499 (CxL) + 0,59459$  ( $R^2=0,92$ ) for Tommy or  $AF = 5,35282C - 33,17061$  ( $R^2=0,88$ );  $AF = 19,09951L - 24,61777$  ( $R^2=0,89$ ) and  $AF = 0,76015(CxL) + 0,43257$  ( $R^2=0,99$ ) for Haden. In shade the cultivars presented same values of maximum net photosynthesis ( $A_{max}$ ) obtained under full solar irradiance, decreasing the light compensation point and/or increasing the chlorophyll content. Besides, until 65% of shade, both cultivars maintained the same leaf and bud production in relation to full solar irradiance treatment, enabling them for plantation under high densities until middle shade intensities (around 65%). The optimum temperature range for  $A_{max}$  was 23-29°C in Tommy and 23-26°C in Haden. Both cultivars presented an unbalance between photochemical and biochemical phases of the photosynthesis in between 17-32° C, especially Haden. Under regular atmospheric concentration of CO<sub>2</sub> the net photosynthesis of Haden, in general, was smaller than Tommy, while under CO<sub>2</sub> saturation the opposite happened, possibly because Haden used its largest capacity of electron transport to increase the carbon assimilation, and, at the same time, decreasing its susceptibility to oxidative stress. Both cultivars presented high temperature adaptation maintaining almost constant the intensities of dark respiration ( $R_d$ ) in Tommy and the photorespiration ( $Pr$ ) in Haden. In Tommy  $Pr$  induced increases in light saturation (LS) and compensation (LCP) points, and reductions in apparent quantum yield ( $\alpha$ ). In Haden increases in  $R_d$ , LS stability and  $\alpha$  reductions with temperature did not keep relationship with  $Pr$  nor with RE probably because the rupture of the cellular homeostasis caused by high electron excess.

## INTRODUÇÃO GERAL

Originária do Sul da Ásia, a cultura da manga se disseminou para os continentes americano e africano, tendo em 2001 uma área colhida de aproximadamente 3 milhões de hectares. Os maiores produtores mundiais são: Índia, China e México (43, 13 e 7% da produção global, respectivamente). O Brasil aparece em 9º lugar com 2% da produção mundial (Souza et al, 2002). Em relação às outras fruteiras com importância econômica, a fisiologia da mangueira é menos pouco conhecida.

A mensuração da área foliar e da superfície de outros órgãos assimilatórios da planta é uma parte essencial da análise do crescimento vegetal e é necessária em muitos outros estudos fisiológicos. Neste contexto, a estimativa da área foliar da mangueira merece especial atenção. Os trabalhos existentes sobre a estimativa da área foliar da mangueira são raros e de resultados pouco convergentes (Prasada et al., 1994; Tyagi & Devi, 1988; Šesták et. al., 1971). A estimativa da área foliar utilizando a relação entre as dimensões lineares da folha e sua área destaca-se como uma alternativa simples, barata e acessível, necessitando apenas de régua e cálculos associados.

Há uma forte tendência para a instalação de pomares em altas densidades de plantio para várias fruteiras (Browning, 1989; Bargioni *et al.*, 1981; Gaash, 1981). Para a maçã as densidades tradicionais de 100 a 600 plantas ha<sup>-1</sup> têm sido modificadas para 1000 a 7000 plantas ha<sup>-1</sup> (Crowe, 1978; Jackson, 1978; Verheij & Verwer, 1973; Gyuro, 1978). No caso da mangueira as densidades usuais de 70 a 100 plantas ha<sup>-1</sup> têm sido substituídas por 200 a 1300 plantas ha<sup>-1</sup> (Ram & Sirohi, 1991; Ram et al., 1997). Essa prática, apesar de propiciar o aumento da produtividade, gera o auto-sombreamento requerendo o emprego de custosas operações (podas) para superá-lo. A seleção e a utilização de cultivares de mangueira adequadas ao sombreamento pode contribuir para resolver os problemas associados ao sombreamento sob alta densidade de plantio.

As informações sobre os efeitos da temperatura no balanço de carbono em mangueira têm focado preponderantemente os limites subtópicos (Nir et al., 1997; Whiley et al., 1999; Sukhvibul et al., 2000). Isso ocorre em função do regime climático dos principais países produtores (Índia, China e México) e daqueles com relevantes avanços técnico-científicos nessa cultura (EUA, Israel, Austrália, África do Sul) os quais apresentam inverno frio. Por outro lado, em função dos resultados experimentais escassos sobre o balanço de carbono em mangueiras sob altas temperaturas, especula-se que sob esta condição seja freqüente a fotoinibição e que os ganhos fotossintéticos somente compensem as perdas por fotorrespiração e respiração (Whiley & Schaffer, 1997).

Neste estudo foram determinados índices e equações para estimar a área foliar das cultivares Tommy Atkins e Haden, de maneira rápida e não destrutiva. Buscou-se também conhecer as respostas fotossintéticas e de crescimento da parte aérea dessas duas cultivares a diferentes

intensidades de sombreamento como forma de avaliar sua adequação aos sistemas de cultivo em alta densidade. Em adição estudou-se o desempenho das fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese dessas cultivares quando submetidas a temperaturas na faixa de 17-32° C.

O trabalho foi dividido em três capítulos nos quais foram estudados os distintos aspectos da ecofisiologia da mangueira conforme descrito abaixo:

a) Primeiro capítulo: **“Estimativa da área foliar da mangueira ( *Mangifera indica* L.) cvs. Tommy Atkins e Haden utilizando dimensões lineares”**. Nesse trabalho foram determinadas as equações que melhor descrevem a relação entre as dimensões lineares (comprimento e largura máxima) e a área da folha da mangueira, cultivares Tommy Atkins e Haden, possibilitando a estimativa rápida e não destrutiva da área foliar utilizando apenas o comprimento, a largura máxima, ou ambos. Esse trabalho foi publicado na Revista Brasileira de Fruticultura (Araújo, E. C. E.; Santos, E. P.; Prado, C. H. B. A. Estimativa da área foliar da mangueira (*Mangifera indica* L.) cvs. Tommy Atkins e Haden, utilizando dimensões lineares. **Rev. Bras. Frutic.**, Jaboticabal, vol. 27, n. 2, p. 308-309, 2005.)

b) Segundo capítulo: **“Assimilação de carbono e produção de folhas e gemas em duas cultivares de mangueira (*Mangifera indica* L.) sob sombreamento”**. Nesse trabalho quantificou-se as respostas fotossintéticas das cultivares Tommy Atkins e Haden crescendo sob 0, 65 e 85% de sombreamento, bem como parâmetros do crescimento como a emissão de gemas vegetativas e área foliar. Os resultados foram analisados e discutidos sob o enfoque da adequação ou não dessas cultivares aos sistemas de cultivo em alta densidade de plantio. Esse trabalho foi aprovado com nota máxima no exame de qualificação e será submetido á revista Pesquisa Agropecuária Brasileira (PAB).

c) Terceiro capítulo: **“Respostas Fotossintéticas de duas cultivares de *Mangifera indica* L sob diferentes temperaturas”**. Neste trabalho as respostas fotossintéticas das cultivares Tommy Atkins e Haden foram avaliadas sob temperaturas entre 17-32° C. A taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas e a assimilação de carbono sob concentrações regulares e saturantes de CO<sub>2</sub> foram determinadas a fim de quantificar possíveis desequilíbrios entre as fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese. Foi possível ainda acompanhar o comportamento da respiração no escuro e da fotorrespiração, do ponto de compensação e de saturação à luz e o comportamento da eficiência quântica aparente nas diferentes temperaturas. O objetivo principal foi o de verificar o impacto de cada um destes parâmetros na assimilação de carbono em ambas cultivares. Esse trabalho será submetido à Revista Brasileira de Botânica.

**Estimativa da área foliar da mangueira ( *Mangifera indica* L.)  
cvs Tommy Atkins e Haden utilizando dimensões lineares.**

**(Trabalho publicado na Revista Brasileira de Fruticultura, Jaboticabal, vol. 27, n. 2, p. 308-309, 2005)**

**ESTIMATIVA DA ÁREA FOLIAR DA MANGUEIRA ( *Mangifera indica* L.) cvs. TOMMY ATKINS E HADEN UTILIZANDO DIMENSÕES LINEARES.**

EUGÊNIO CELSO EMÉRITO ARAÚJO<sup>1</sup>, ELIZANDRA PAULINO DOS SANTOS<sup>2</sup>, CARLOS HENRIQUE BRITTO DE ASSIS PRADO<sup>3</sup>

**RESUMO** - Os trabalhos existentes sobre a estimativa da área foliar da mangueira são raros e de resultados pouco convergentes. O objetivo desse trabalho foi determinar as equações que melhor descrevem a relação entre as dimensões lineares (comprimento e largura máxima) e a área da folha da mangueira, cultivares Tommy Atkins e Haden, possibilitando a estimativa rápida e não destrutiva da área foliar (AF) utilizando apenas o comprimento (C), a largura máxima (L), ou ambos. A área foliar da mangueira pode ser estimada multiplicando-se o produto do comprimento pela largura pelo fator 0,74 (para a cultivar Tommy Atkins) ou 0,78 ( para a cultivar Haden), bem como pelas equações:  $AF = 4,96349 C - 33,429$  ( $R^2=0,86$ );  $AF = 17,02964 L - 18,88065$  ( $R^2=0,85$ ) e  $AF = 0,73499 (CxL) + 0,59459$  ( $R^2=0,92$ ) para a cultivar Tommy Atkins ou  $AF = 5,35282C - 33,17061$  ( $R^2=0,88$ );  $AF = 19,09951L - 24,61777$  ( $R^2=0,89$ ) e  $AF = 0,76015(CxL) + 0,43257$  ( $R^2=0,99$ ) para a cultivar Haden.

**Termos para indexação:** área de folha, comprimento e largura de folhas, método não destrutivo

**LEAF AREA ESTIMATION OF MANGO ( *Mangifera indica* L.) cvs TOMMY ATKINS AND HADEN USING LINEAR DIMENSIONS.**

**ABSTRACT** - The reports on leaf area estimation in mango is rare and with little convergent results. The objective of this work was to determine the equations that best describe the relationship among the linear dimensions (length and maximum width) and the leaf area (LA) of mango cvs Tommy Atkins and Haden, allowing the fast and non-destructive estimation of the leaf area just

---

<sup>1</sup>Engº. Agrº., MSc, Pesquisador Embrapa Meio-Norte, Doutorando PPGERN/UFSCAR, Caixa Postal 01, CEP 64006-220, Teresina-Piauí, [emerito@cpam.br](mailto:emerito@cpam.br)

<sup>2</sup>Graduanda Biologia, UFSCAR, São Carlos-São Paulo

<sup>3</sup>Prof. Dr., Departamento de Botânica, UFSCAR, São Carlos-SP

using the length (L), the maximum width (W), or both. The leaf area of mango mango it can be obtained multiplying the product of the length for the width, and by the factor 0,74 (in Tommy Atkins cultivar) or by 0,78 (in Haden cultivar), as well as using the equations:  $LA = 4,96349 L - 33,429$  ( $R^2=0,86$ );  $LA = 17,02964 W - 18,88065$  ( $R^2=0,85$ ) and  $LA = 0,73499 (L \times W) + 0,59459$  ( $R^2=0,92$ ) in Tommy Atkins cultivar or  $LA = 5,35282 L - 33,17061$  ( $R^2=0,88$ );  $LA = 19,09951 W - 24,61777$  ( $R^2=0,89$ ) and  $LA = 0,76015(L \times W) + 0,43257$  ( $R^2=0,99$ ) in Haden cultivar.

**Index terms:** leaf length and width, non-destructive method

Os métodos para a obtenção da área foliar podem ser ou não destrutivos. Dentre os destrutivos estão: método planimétrico, método gravimétrico, utilização do peso seco da folha e de sua relação com a área foliar, dentre outros. Entre os métodos não destrutivos destacam-se: utilização da relação entre as medidas lineares da folha e sua área, método de contagem de quadrados preenchidos pelo contorno das folhas, planimetria fotoelétrica, planimetria fotográfica fotoelétrica, planimetria com radiação, fotografia hemisférica, e outros (Kvet & Marshall, 1971).

Os métodos destrutivos apresentam os inconvenientes de não se aplicarem quando a quantidade de amostras é limitada, quando se deseja avaliar outros parâmetros além da área ao longo do tempo na mesma amostra e, geralmente, são grandes consumidores de tempo. Por outro lado, os métodos não destrutivos poupam as amostras e, com a utilização de equipamentos modernos, são rápidos e precisos. Entretanto, em função do preço, esses equipamentos nem sempre estão disponíveis. Assim, a estimativa da área foliar utilizando a relação entre as dimensões lineares da folha e sua área destaca-se como uma alternativa simples, barata e acessível, necessitando apenas de régua e cálculos associados. Nesse método, o procedimento mais utilizado consiste na determinação das dimensões lineares (comprimento e largura máxima) e da área real (por meio de algum método direto, como o gravimétrico, o planimétrico ou outro) da folha. O quociente entre a área real e o produto do comprimento pela largura máxima, é o termo denominado “fator de correção”, o qual estima a área de qualquer outra folha da espécie, ao ser multiplicado pelo produto

de suas dimensões lineares (comprimento e largura máxima) (Clements & Goldsmith 1924; Danon 1932).

Os trabalhos existentes sobre a estimativa da área foliar da mangueira são raros e de resultados pouco convergentes. Prasada et al. (1994) em seus estudos sobre estimativas de área foliar determinou um fator de correção no valor de 0,640 para a mangueira. Tyagi & Devi (1988) utilizou o valor de 0,857, o qual é um fator geral aplicado a folhas elipsóides (Šesták et. al., 1971) não sendo específico para a manga. O objetivo desse trabalho foi determinar as equações que melhor descrevem a relação entre as dimensões lineares (comprimento e largura máxima) e a área da folha da mangueira, cultivares Tommy Atkins e Haden, possibilitando a estimativa rápida e não destrutiva da área foliar utilizando apenas o comprimento, a largura, ou ambos.

Foram utilizadas nove mudas de mangueira da variedade Tommy Atkins e nove mudas da variedade Haden. As mudas (com porta-enxerto do cultivar Espada) foram adquiridas com um ano de enxertia no viveiro Manga Rosa (Bonfim Paulista, SP) em dezembro de 2003. Após a aquisição, foi feita uma poda de ramos e folhas deixando-se apenas o primeiro entrenó do enxerto. As mudas foram mantidas em estufa até março de 2004 quando novas folhas já haviam sido emitidas. Após atingir o crescimento máximo, todas as folhas (251 para Tommy e 122 para Haden) foram retiradas das nove plantas através de corte com tesoura de poda no ponto de união do pecíolo com a lâmina foliar. Foi determinado o comprimento e a largura máxima de cada folha, utilizando-se uma régua de 30 cm. As folhas foram, então, imediatamente, fotocopiadas. O contorno das folhas foi recortado do papel e pesado. A área foliar real foi então calculada através da relação com o peso do papel de área conhecida (método gravimétrico). Utilizando-se as medidas lineares tomadas anteriormente (comprimento e largura) determinou-se através de seu produto a área do retângulo que circunscreve a folha (área foliar calculada). O fator de correção foi então obtido pela divisão da área foliar real pela área foliar calculada (Clements & Goldsmith, 1924; Darrow, 1932).

A área foliar foi também estimada através de regressão linear utilizando o comprimento, a largura e o produto do comprimento pela largura como variável independente e a



área foliar real (calculada gravimetricamente) como variável dependente. O software Origin 5.0 (MicroCal Software, Inc., Northampton, MA, U.S.A) foi utilizado para as análises de regressão.

Os fatores de correção 0,74 e 0,78 (para as cultivares Tommy Atkins e Haden, respectivamente) obtidos neste trabalho (Tabelas 1 e 2) diferem daqueles encontrados por Prasada (1994) e por Tyagi & Devi (1988) (0,640 e 0,857, respectivamente). Possivelmente, isto se deve às diferenças entre cultivares quanto ao trabalho de Prasada (1994) e ao uso de um fator geral para folhas elipsóides não específico para manga utilizado por Tyagi e Devi (1988).

Tabela 1. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão-dp), máximos e mínimos do comprimento (C), largura Máxima (L), área foliar real (Afr), área foliar calculada ( $A_c=C \times L$ ) e fator de correção ( $f=A_{fr}/A_c$ ) para folhas de manga cv Tommy Atkins. São Carlos (SP), março 2004.

	C (cm)	L (cm)	Afr (cm <sup>2</sup> )	Afc (cm <sup>2</sup> )	f
Média $\pm$ dp	13,23 $\pm$ 3,53	3,00 $\pm$ 1,02	32,25 $\pm$ 18,84	43,07 $\pm$ 24,6	0,74 $\pm$ 0,07
Máximo	22,80	5,90	92,21	121,50	1,37
Mínimo	6,10	1,00	5,42	6,90	0,48

Tabela 2. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão-dp), máximos e mínimos do comprimento (C), largura Máxima (L), área foliar real (Afr), área foliar calculada ( $A_c=C \times L$ ) e fator de correção ( $f=A_{fr}/A_c$ ) para folhas de manga cv Haden. São Carlos (SP), março 2004.

	C (cm)	L (cm)	Afr (cm <sup>2</sup> )	Afc (cm <sup>2</sup> )	f
Média $\pm$ dp	13,64 $\pm$ 4,92	3,38 $\pm$ 1,39	39,83 $\pm$ 28,05	51,83 $\pm$ 36,72	0,78 $\pm$ 0,12
Máximo	25,70	7,60	113,01	147,00	1,97
Mínimo	4,70	1,10	5,29	6,58	0,30

As regressões lineares (Figura 1) demonstram que existe correlação estreita entre a área foliar e as dimensões lineares das folhas das duas cultivares. Isso implica que a área foliar dessas cultivares pode estimada utilizando as equações :

$$AF = 4,96349 C - 33,429 \quad (R^2=0,86) \text{ I};$$

$$AF = 17,02964 L - 18,88065 \quad (R^2=0,85) \text{ II e}$$

$$AF = 0,73499 (C \times L) + 0,59459 \quad (R^2=0,92) \text{ III}$$

para a cultivar Tommy Atkins e:

$$AF = 5,35282C - 33,17061 \quad (R^2=0,88) \text{ IV};$$

$$AF = 19,09951L - 24,61777 \quad (R^2=0,89) \text{ V e}$$

$$AF = 0,76015(C \times L) + 0,43257 \quad (R^2=0,99) \text{ VI}$$

para a cultivar Haden, onde :

AF= área foliar, em  $\text{cm}^2$ ;

C= comprimento, em cm e,

L=largura, em cm

As estimativas que utilizam o produto do comprimento pela largura apresentam maior precisão (equações III e VI) que aquelas onde essas dimensões são usadas isoladamente (equações I, II, IV e V), como pode ser visto na Figura 1.

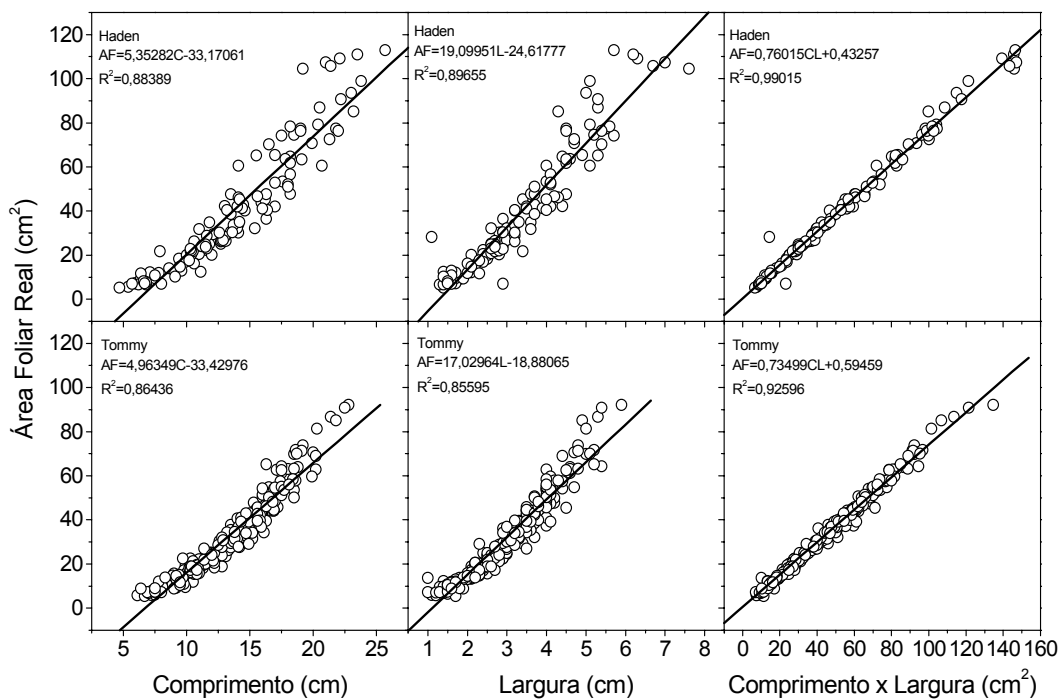


Figura 1 – Regressão linear entre a área foliar real (Afr) e o comprimento (C), a largura (L) e comprimento x largura (CxL) da mangueira cvs. Tommy Atkins e Haden. São Carlos (SP), março de 2004.

**REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- CLEMENTS, F.E.; GOLDSMITH, G.W. **The phytometer method in ecology.** Whashington: Carnegie Inst. Whashington, 1924. 250p.
- DARROW, G.M. Methods of measuring strawberry leaf areas. **Plant physiology**, Hanover, v. 7, p. 745-747, 1932.
- KVET, J.; MARSHALL, J. K. Assessment of leaf area and other assimilation plant surfaces  
In: ŠESTÁK, Z.; ČATSKY, J.; JARVIS, P.G. **Plant photosynthetic production: Mannual of methods.** Netherlands: Dr. W. Junk N.V. Publ. The Hague, 1971. p. 517-555.
- PRASADA, R.G.S.L.H.V.; SIBY, S.; RAO, G. L. S. H. V. P.; SEBASTIAN, S. Estimation of leaf area in tree crops. **Journal of Plantation Crops**, Kerala, v. 22, n. 1, p. 44-46,1994.
- ŠESTÁK, Z.; ČATSKY, J.; JARVIS, P.G. **Plant photosynthetic production: Mannual of methods.** Netherlands: Dr. W. Junk N.V. Publ. The Hague, 1971. 818 p.
- TYAGI, D.N.; DEVI, K.M.T.M. (1988). Physiology of Mango (*Mangifera indica L.*): I. Preliminary studies on the physiological characteristics of leaf. **Indian Journal of Plant Physiology**, Vanarasi, v.31, n.4, p.368-373, 1988.

**Assimilação de carbono e produção de folhas e gemas em duas cultivares de mangueira (*Mangifera indica* L.) sob sombreamento**

(Trabalho a ser submetido à revista Pesquisa Agropecuária Brasileira)

## **Assimilação de carbono e produção de folhas e gemas em duas cultivares de mangueira (*Mangifera indica* L.) sob sombreamento**

Eugênio Celso Emérito Araújo<sup>(1)</sup> e Carlos Henrique Britto Assis Prado<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup>Embrapa Meio-Norte, Av. Buenos Aires, 5650, Caixa Postal 01, CEP 64006-220, Teresina-Piauí. emerito@cpamn.embrapa.br. <sup>(2)</sup>Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Botânica, Rod. Washington Luiz, km 235, Caixa Postal 676, CEP 13565-905, São Carlos-SP. caique@power.ufscar.br.

Resumo - Há uma forte tendência para a instalação de pomares de fruteiras em altas densidades ocasionando, entretanto, o auto-sombreamento. A mangueira é considerada uma planta de sol, mas é possível que existam cultivares ou ecótipos com respostas muito distintas ao sombreamento. Buscou-se nesse trabalho quantificar algumas respostas de mudas enxertadas das cultivares Tommy Atkins e Haden crescendo sob diferentes intensidades de sombreamento (0, 65 e 85% de sombreamento). Quando sombreadas as cultivares apresentaram os mesmos valores de fotossíntese líquida máxima obtidos a pleno sol. Esse desempenho foi acompanhado pelo aumento do teor de clorofila e/ou redução do ponto de compensação à luz sob sombra. Somente sob 85% de sombreamento ocorreu inibição na emissão de gemas e no crescimento de folhas. Ambas cultivares apresentaram variações nas suas características fisiológicas, de crescimento e de desenvolvimento da folha que asseguraram um balanço de carbono similar a pleno sol e até 65% de sombreamento. Esta intensidade de sombreamento deve servir como referência tanto para o plantio adensado como para as operações de poda em ambas cultivares a fim de assegurar um balanço de carbono favorável.

Termos para indexação: área foliar, capacidade fotossintética, eficiência quântica aparente, número de gemas foliares, respiração no escuro, teor de clorofila.

### **Carbon assimilation and leaf and bud productions of two mango (*Mangifera indica* L.) cultivars in shade**

Abstract - There is a strong tendency for cultivating fruit orchards in higher densities causing, however, cross-shading. Mango is considered a sun species, but, it was already demonstrated that here, is possible to find cultivars or ecotypes with distinct responses to irradiance. It was study carbon assimilation, leaf and bud production in grafted mango seedlings of Tommy Atkins and Haden cultivars as a function of 0, 65 and 85% of shading. Both cultivars presented same values of photosynthetic capacity in all treatments with increasing the chlorophyll content and/or decreasing the light compensation point. Inhibition of leaf area and leaf bud formation was brought about only under 85% of shading. Thus, both cultivars kept the short term (photosynthetic capacity) and long term (leaf area and bud production) autotrophic potential until middle attenuation of solar irradiance, assuring a similar carbon balance from full irradiance to 65% of shade. This last shade intensity should be a benchmark for controlling plant density and pruning in both mango cultivars in order to guarantee a favorable carbon assimilation during the year.

Index terms: apparent quantum yield, bud and leaf production, chlorophyll content, dark respiration, leaf area, photosynthetic capacity.

## **INTRODUÇÃO**

Há uma forte tendência para a instalação de pomares em altas densidades de plantio para várias fruteiras como pera (Browning, 1989) pêsego e nectarina (Bargioni *et al.*, 1981) e damasco (Gaash, 1981). Para a maçã as densidades tradicionais de 100 a 600 plantas ha<sup>-1</sup> têm sido modificadas para 1000 a 7000 plantas ha<sup>-1</sup> (Crowe, 1978; Jackson, 1978; Verheij & Verwer, 1973; Gyuro, F. 1978).

No caso da mangueira as densidades usuais de 70 a 100 plantas ha<sup>-1</sup> têm sido substituídas por 200 a 1300 plantas ha<sup>-1</sup> (Ram & Sirohi, 1991; Ram et al., 1997). As principais vantagens da alta densidade de plantio são o aumento de produtividade e a precocidade da produção induzida pelo uso de porta-enxertos ananizantes (Werth, 1978; Ram & Sirohi, 1991). Entretanto, esses benefícios só são obtidos mediante a minimização do auto-sombreamento resultante do grande vigor vegetativo e do pequeno espaço disponível para o crescimento da parte aérea da mangueira em plantios adensados (Jackson, 1978; Fivaz & Stassen, 1997).

O controle do crescimento vegetativo tem sido realizado por meio da poda de ramos, reguladores de crescimento, poda de raízes, ou restrição do espaço radicular (Jackson, 1978; Fivaz & Stassen, 1997). Uma outra opção que merece ser explorada é a seleção de cultivares que apresentem respostas adequadas ao sombreamento, o que reduziria os custos associados ao controle do crescimento da parte aérea.

A mangueira é nativa das florestas tropicais chuvosas do sul e sudeste da Ásia, onde evoluiu como planta de sol ocupando o dossel superior (Kaur et al., 1980). A cultivar Turpentine apresentou uma redução de 40% na fotossíntese líquida máxima quando cultivada sob 50 ou 75% de sombreamento em relação ao sol pleno (Schaffer & Gaye, 1989b). Por outro lado, há evidências de variabilidade dentro de uma mesma espécie vegetal quanto à sua adaptabilidade a diferentes regimes de luminosidade. Por exemplo, são conhecidos ecótipos de sol e de sombra da espécie *Solidago virgaurea* L. (Björkman & Holmgren, 1963). Usando parâmetros morfológicos e fisiológicos, Tu et al. (1988) classificaram as cultivares de arroz Gui-Chao 2 e Bellemont como pertencentes aos ecótipos de sombra e de sol, respectivamente. É possível que a mangueira também apresente cultivares com distintas respostas à disponibilidade de energia radiante, o que possibilitaria a identificação de cultivares adequadas ao cultivo em altas densidades.

No presente trabalho foram estudados parâmetros fisiológicos, de crescimento e de desenvolvimento da folha das cultivares Tommy Atkins e Haden (as mais cultivadas no Brasil) quando submetidas a diferentes intensidades de sombreamento. Procurou-se identificar o padrão de

resposta da capacidade fotossintética e da respiração no escuro a fim de caracterizar as alterações no balanço de carbono momentâneo por unidade de área foliar. A área de assimilação e o número de gemas foliares por indivíduo foram determinados com o objetivo de estimar a potencialidade de autotrofia presente (área total) e futura (gemas foliares) de ambas cultivares sob diferentes sombreamentos.

## MATERIAL E MÉTODOS

Mudas de mangueira (*Mangifera indica* L - Anacardiaceae) das cultivares Tommy Atkins e Haden (Knight Junior, 1997), com porta-enxerto cultivar Espada, crescendo em um volume de solo de 4,6 L contido em saco de polietileno (comprimento x largura x espessura: 25cm x 35cm x 0,15mm), foram adquiridas após um ano de enxertia (no topo, em bisel) no viveiro Manga Rosa (Bonfim Paulista, SP) em dezembro de 2003. Após a aquisição foi realizada poda de ramos e folhas deixando apenas o primeiro entrenó do enxerto. As mudas foram dispostas em ambientes com diferentes intensidades de sombreamento para que as novas folhas emitidas apresentassem repostas ao novo ambiente. Considerando que a intensidade de sombreamento no interior da copa da mangueira varia de 80 a 95% para plantas não podadas e de 50 a 90% para plantas podadas em função da época do ano (Schaffer & Gaye, 1989a), os tratamentos de sombreamento consistiram das seguintes intensidades: a) pleno sol em área cimentada no Jardim Experimental do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos-SP; b) 65% de sombreamento – mantidas em bancadas cobertas por tela sombrite de 50% de oclusão, localizada no interior de uma estufa de ventilação forçada que transmitia 70% da luz incidente em área contígua à área anterior; c) 85% de sombreamento – mesma condição do tratamento anterior, exceto que a cobertura consistiu em duas telas sombrite de 50% de oclusão sobrepostas, permitindo a transmissão de apenas 15% da radiação incidente no exterior da estufa. As intensidades de luz desejadas foram aferidas com um luxímetro manual, marca Phywe (Phywe, Göttingen, Alemanha). Em cada condição foram mantidas 20



plantas de cada cultivar irrigadas na frequência e quantidade necessárias para manter o solo próximo à capacidade de campo.

O número de gemas vegetativas e o número de folhas foram avaliados em 6 plantas sorteadas em cada tratamento. A área foliar foi avaliada nessas mesmas plantas, por intermédio da medição do comprimento e da largura máxima de cada folha e a posterior multiplicação do produto dessas dimensões pelos fatores de correção 0,74 e 0,78 para as cultivares Tommy Atkins e Haden, respectivamente (Araújo et al., 2005). A soma da área de todas as folhas de cada planta constituiu a área foliar total (AFT), enquanto o resultado da divisão desse total pelo número de folhas resultou na área média da folha por planta (AMF).

O teor de clorofila foi avaliado em uma folha madura (70 dias de idade) de quatro plantas sorteadas em cada tratamento. Foi utilizada amostragem não destrutiva (Yadava, 1986; Maquard & Tipton, 1987) expressa pelo índice de conteúdo de clorofila (ICC). Utilizou-se um medidor de clorofila manual marca Opti-Science, modelo CCM-200, com uma medição por folha.

Para a determinação das curvas de resposta da fotossíntese líquida ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) foram utilizadas quatro plantas de cada tratamento e uma folha madura de cada planta. A planta utilizada para a obtenção da curva A-FFFA foi transportada às 8:00 hs do Jardim Experimental até a sala de medições no laboratório de Fisiologia Vegetal localizado cerca de 10 metros do local de permanência das plantas. Foi utilizado um analisador portátil de gás por infra-vermelho (IRGA) da Analytical Development Company (ADC, Hoddesdon, UK) modelo LCA-4, acoplado a um canhão de luz (PLU-2, ADC) com controle do FFFA e conectado a uma câmara foliar PLCN-4 (ADC). A temperatura da folha foi mantida entre 25–27°C através do sistema Peltier (ADC, Hoddesdon, UK) de controle de temperatura acoplado abaixo da câmara PLCN-4 na altura de inserção da folha. Para cada folha foram registradas 5 medidas de fotossíntese líquida a cada valor de FFFA de 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  até 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  com intervalos de 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Foram registradas também 5 medidas de fotossíntese líquida a 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de FFFA (respiração no escuro, RE) 15 minutos após o desligamento do canhão de luz e cobertura da planta

com tecido negro. A equação utilizada para ajustar os pares de pontos na curva A-FFFA foi a mesma utilizada por Prado & Moraes (1997) em 20 espécies lenhosas do cerrado:

$$A = A_{\max} \cdot (1 - e^{-k \cdot (FFFA - PCL)}) \quad (I)$$

Onde:

A = fotossíntese líquida,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

A<sub>max</sub> = fotossíntese líquida máxima,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

e = base do logaritmo natural;

k = constante de proporcionalidade;

FFFA = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

PCL = ponto de compensação à luz,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Os valores do ponto de saturação luminosa (PSL) e da respiração no escuro (RE) também foram determinados através da equação (I). Para o cálculo do PSL projetou-se para a fotossíntese líquida (A) o valor de 90% de A<sub>max</sub> e para o cálculo de RE o valor zero para o FFFA (Prado & Moraes 1997). Os valores da eficiência quântica aparente ( $\alpha$ ) foram determinados a partir da primeira derivada da equação (I):

$$\alpha = k \cdot A_{\max} \cdot (e^{k \cdot PCL}) \quad (II)$$

Onde:

$\alpha$  = eficiência quântica aparente,  $\text{mol mol}^{-1}$ ;

A<sub>max</sub> = fotossíntese líquida máxima,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

e = base do logaritmo natural;

k = constante;

PCL = ponto de compensação à luz,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Para cada uma das quatro plantas do tratamento ajustou-se uma curva, a partir da qual foram calculados os parâmetros derivados ( $A_{\max}$ , PSL, PCL, RE,  $\alpha$ ).

O delineamento estatístico foi o inteiramente casualizado, em esquema fatorial 2 x 3 (2 cultivares e 3 intensidades de sombreamento), com 6 repetições (número de gemas vegetativas, número de folhas, área foliar total e área média da folha) ou com 4 repetições (índice de conteúdo de clorofila, PSL, PCL, RE,  $\alpha$  e  $A_{\max}$ ). A unidade experimental foi constituída por uma planta. Os dados foram testados quanto à sua normalidade e, em caso positivo, submetidos à análise de variância. Se a análise de variância foi significativa, aplicou-se o teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade. As medições foram realizadas de janeiro a junho de 2004.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise de variância indicou que a fotossíntese líquida máxima ( $A_{\max}$ ) não apresentou diferença significativa entre cultivares, intensidades de sombreamento ou para a interação de ambos (Tabela 1). As curvas A-FFFA (Figura 1) ilustram a similaridade de  $A_{\max}$  das duas cultivares nas diversas intensidades de sombreamento. Estes resultados indicam que as cultivares Tommy e Haden podem manter, ao menos momentaneamente, o mesmo valor de  $A_{\max}$ , diferentemente da cultivar Turpentine que reduziu 40% de  $A_{\max}$  sob 50 ou 75% de sombreamento (Schaffer & Gaye, 1989b).

O valor de  $A_{\max}$  (Tabela 1) para as cultivares Tommy ( $6,10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e Haden ( $7,14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) na maior intensidade de sombreamento (85%) foi semelhante ou superior ao relatado para a cultivar Turpentine ( $6,20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sob sol pleno. Esses resultados confirmam a variabilidade entre cultivares de mangueira quanto às suas respostas ao regime de luminosidade.

Tabela 1 – Fotossíntese líquida máxima ( $A_{\max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), índice de conteúdo de clorofila (ICC) e ponto de compensação à luz (PCL,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em folhas de duas cultivares de mangueira, crescidas em três intensidades de sombreamento (n=4). Os números entre parênteses indicam o aumento (+) ou a diminuição (-) percentual em relação ao tratamento com 0% de sombreamento.

Parâmetro/cultivar	Sombreamento (%)		
	0	65	85
<b><math>A_{\max}^{\text{ns}}</math></b>			
Tommy	6,37	6,82 (+7,0)	6,10 (-4,2)
Haden	6,89	6,80 (-1,3)	7,14 (+4,9)
<b>ICC</b>			
Tommy	18,90 a A	17,32 b A (-17,7)	18,15 b A (-3,9)
Haden	22,02 a B	34,02 a A (+54,5)	41,22 a A (+87,2)
<b>PCL</b>			
Tommy	93,11 a A	33,46 a B (-64,0)	24,59 a B (-73,5)
Haden	58,22 b A	29,32 a B (-49,6)	22,51 a B (-61,3)

Para um mesmo parâmetro, médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha ou pela mesma letra minúscula na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

<sup>ns</sup>Não significativo pelo teste F, a 5% de probabilidade.

Entre os parâmetros fisiológicos e de crescimento avaliados, somente o índice de conteúdo de clorofila (ICC) e o ponto de compensação à luz (PCL) apresentaram interação significativa entre cultivares e intensidades de sombreamento. Este resultado indica que a manutenção das taxas de fotossíntese ocorreram conjuntamente com o ajuste do tamanho do sistema de captação de luz e da bioquímica do consumo de carbono (respiração).

Os valores de índice de conteúdo de clorofila (ICC) indicaram que a manutenção do mesmo desempenho fotossintético sob sol e sombra na cultivar Haden foi devido, pelo menos em parte, ao aumento do conteúdo desse pigmento, pois para essa cultivar houve aumento significativo do ICC sob 65 e 85% de sombreamento (Tabela 1). O aumento do teor foliar de clorofila com o sombreamento está bem documentado na literatura para várias espécies de fruteiras como pêssigo (Kappel & Flore, 1983), laranja ou “grapefruit” (Syvertsen & Smith Jr., 1984), e manga (Schaffer &

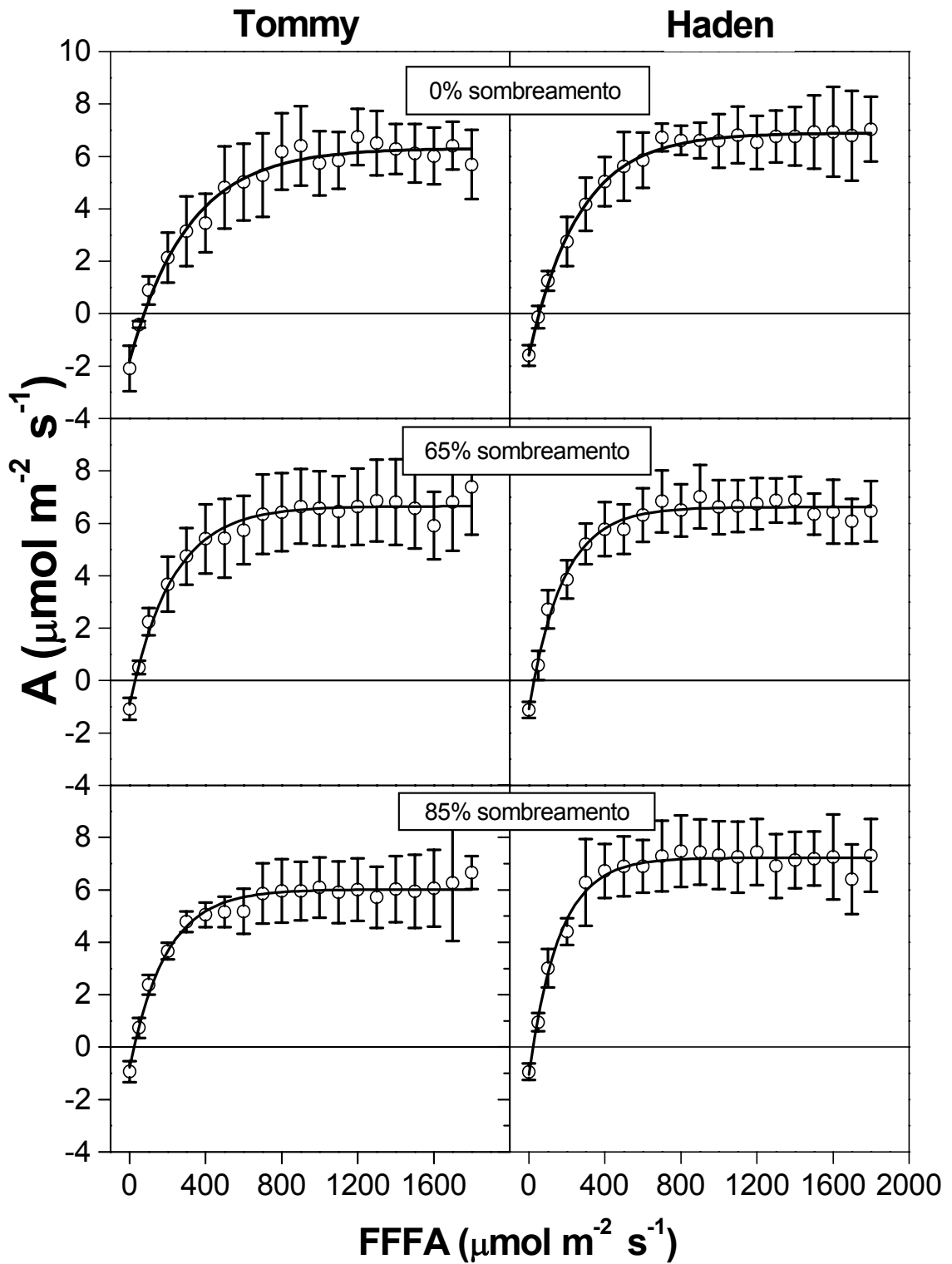


Figura 1 - Dependência da fotossíntese líquida (A) ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) em duas cultivares de manga sob três intensidades de sombreamento. Cada ponto representa a média de 20 determinações, provenientes de 4 plantas e as barras os respectivos desvios padrão.

Gaye, 1989 ab). A aclimação às diferentes intensidades de luz exige a alocação coordenada de proteínas, pigmentos e lipídios para otimizar as taxas de fotossíntese (Anderson et al., 1988). Em geral, sob irradiâncias reduzidas, onde a luz é o fator limitante, esses componentes são direcionados para a síntese e manutenção do sistema antena (onde se alojam as maiores quantidades de clorofila) em detrimento dos componentes da cadeia de transporte de elétrons e enzimas estromais de fixação do CO<sub>2</sub> (Anderson et al., 1988). No caso da cultivar Haden, o aumento do teor de clorofila ocorreu provavelmente sem a redução na alocação de outros componentes bioquímicos envolvidos na fotossíntese, pois o valor de Amax foi mantido nos diferentes tratamentos.

Em ambas cultivares o PCL sofreu ajustes significativos (menores valores sob sombra) possibilitando a manutenção dos valores de Amax sob reduzida intensidade luminosa (Tabela 1). A redução no PCL em cada cultivar foi certamente condicionada pela redução de RE (Tabela 2). É bem conhecido que folhas de sombra respiram com menor intensidade que as folhas de sol para compensar o menor ganho de carbono nessa condição de iluminação (Larcher, 2000). O ajuste sob sombra para manutenção de Amax também foi promovido por intermédio do aumento da eficiência quântica aparente ( $\alpha$ , Tabela 2). Este evento ocorre em muitas espécies vegetais (Kozlowski & Pallardy, 1996), como, por exemplo, em “grapefruit” (Syvertsen, 1984). Independente do regime de iluminação prevalecente, a cultivar Haden apresentou valores de  $\alpha$  significativamente maior (0,0285) que a Tommy (0,0230) o que já foi detectado também em uma ampla faixa de temperatura (Araújo et al., Capítulo III).

Tabela 2 – Respiração no escuro (RE), ponto de saturação luminosa (PSL) e eficiência quântica aparente ( $\alpha$ ) em mudas de mangueira (considerando ambas cultivares simultaneamente, Tommy Atkins e Haden) crescidas em três intensidades de sombreamento (n=4).

Sombreamento (%)	RE ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) <sup>1,2</sup>	PSL ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) <sup>1,2</sup>	$\alpha$ ( $\text{mol mol}^{-1}$ ) <sup>2</sup>
0	1,76 a	840 a	0,0174 b
65	1,04 b	540 b	0,0281 a
85	0,91 b	453 b	0,0319 a

Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Tukey a de 5% de probabilidade

<sup>1</sup>Não significativo para cultivares pelo teste F ao nível de 5% de probabilidade.

<sup>2</sup>Não significativo para a interação entre cultivares e intensidades de sombreamento pelo teste F a 5% de probabilidade.

Quanto ao número de gemas vegetativas e número de folhas houve efeito das intensidades de sombreamento sem diferenciar cultivares. Ocorreu forte redução do número de gemas e folhas sob 85% de sombra (Tabela 3). As reduzidas intensidades luminosas recebidas pelos ramos internos e inferiores das árvores inibe o desenvolvimento das gemas limitando o crescimento e influenciando tanto a formação de gemas como a expansão de entrenós e folhas (Kozłowski & Pallardy, 1997). Os resultados indicaram que no caso da mangueira uma redução de até 65% na luminosidade ainda não é suficiente para inibir a formação de gemas vegetativas e folhas, o que só começa sob 85% de sombreamento. Essa resposta indica que o sombreamento mediano não redundará em menor área assimilatória via inibição do lançamento de folhas, o que é vantajoso quando se visa aumentar as densidades de plantio e controlar a intensidade da poda.

Tabela 3 – Número de gemas vegetativas (NGV), número de folhas (NF), área foliar total (AFT,  $\text{cm}^2 \text{ planta}^{-1}$ ) e área média da folha (AMF,  $\text{cm}^2 \text{ folha}^{-1}$ ) em mudas de mangueira (considerando ambas cultivares simultaneamente, Tommy Atkins e Haden) crescidas em três intensidades de sombreamento aos 30 dias após a desfolha (n=6).

Sombreamento (%)	NGV <sup>1</sup>	NF <sup>1</sup>	AFT <sup>1</sup>	AMF <sup>1</sup>
0	4,50 a	25,25 a	762,34 ab	31,47 b
65	3,91 a	22,08 a	852,43 a	43,75 a b
85	1,58 b	9,33 b	568,32 b	47,83 a

Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade

<sup>1</sup>Não significativo para a interação entre cultivares e intensidades de sombreamento pelo teste F a 5% de probabilidade.

A área foliar total (AFT) e o número de folhas (NF) diminuíram com o sombreamento. No entanto, a área média da folha (AMF) mostrou comportamento inverso (Tabela 3). O valor de AFT sob pleno sol não diferiu da exposta a 65% de sombra, pois também não houve diferença entre a AMF ou NF dessas duas condições. Apesar da menor AMF do tratamento sob pleno sol em relação ao de 85% de sombreamento a AFT não diferiu entre esses tratamentos, já que a menor AMF foi compensada pelo maior valor de NF. Há, portanto, uma tendência geral de adaptação às condições

majoritárias de radiação do ambiente através de alterações não reversíveis durante o crescimento e diferenciação do órgão assimilador (Larcher, 2000). Assim, sob sombra, houve aumento da área da folha em detrimento do número total de folhas, como uma estratégia para aumentar a interceptação da escassa luminosidade disponível nessas condições evitando também o autosombreamento de folhas.

As cultivares Tommy e Haden podem manter, ao menos momentaneamente, o mesmo valor de  $A_{max}$ , nas diversas intensidades de sombreamento diferentemente de outras que apresentam reduções nesse parâmetro quando sombreadas. Somente o índice de conteúdo de clorofila (ICC) e o ponto de compensação à luz (PCL) foram influenciados pelas cultivares e intensidades de sombreamento, indicando que a manutenção das taxas de fotossíntese ocorreram com ajuste no teor de clorofila do sistema antena e na bioquímica do consumo de carbono (respiração). Uma redução de até 65% na luminosidade não inibe a formação de gemas vegetativas e folhas, o que só começa sob 85% de sombreamento indicando o sombreamento mediano como padrão para os plantios em alta densidade. Houve uma tendência de adaptação às condições majoritárias de radiação, com o aumento da área da folha às custas do número total de folhas, sob sombra, como estratégia de aumento da captação da reduzida luminosidade disponível nessas condições.

## CONCLUSÕES

- 1) As cultivares Tommy e Haden quando sombreadas mantêm a mesma capacidade de assimilação de carbono por área de folha em relação aos indivíduos cultivados a pleno sol.
- 2) A manutenção das mesmas taxas fotossintéticas máximas ( $A_{max}$ ) momentâneas sob sombra ocorre com o aumento do teor de clorofila e redução do ponto de compensação à luz na cultivar Haden e com a redução do ponto de compensação à luz na Tommy



- 3) A redução de até 65% na luminosidade não inibe a formação de gemas vegetativas ou de folhas da mangueira, indicando que este limite é uma referência importante a ser considerada em plantios adensados e nas operações de poda.
- 4) Há uma tendência de adaptação às condições majoritárias de radiação, com o aumento da área da folha às custas do número total de folhas, sob sombra, como estratégia de uma maior interceptação da irradiância e evite ao autosombreamento foliar.
- 5) As cultivares Tommy Atkins e Haden apresentam variações nas suas características fisiológicas (capacidade fotossintética, ponto de compensação à luz, eficiência quântica aparente) e de crescimento e desenvolvimento foliar (número de gemas e área total de folhas) que asseguraram a manutenção de um balanço de carbono similar sob sol pleno e 65% de sombreamento.

## REFERÊNCIAS

- ANDERSON, J. M.; CHOW, W. S.; GOODCHILD, D. J. Thylakoid membrane organisation in sun/shade acclimation. In: EVANS, J. R.; VON CAEMMERER, S.; ADAMS III, W. W (eds.). **Ecology of photosynthesis in sun and shade**. Austrália: CSIRO, 1988. p. 11-26.
- ARAÚJO, E. C. E.; SANTOS, E. P. dos; PRADO, C. H. B. A. Estimativa da área foliar da mangueira (*Mangifera indica* L.) cvs. Tommy Atkins e Haden, utilizando dimensões lineares. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 27, p. 308-309, 2005.
- BARGIONI, G.; LORETI, F.; PISANI, P.L. Growing peaches and nectarines in high density planting systems. **Acta Horticulturae**, v. 114, p. 383-386, 1981.
- BJÖRKMAN, O.; HOLMGREN, P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. **Physiologia plantarum**, v. 16, p. 888-914. 1963.
- BROWNING, G.. Pear planting systems in the united kingdom. **Acta Horticulturae.**, v. 243, p. 289-296, 1989.
- CROWE, A.D. Initial and maximum yields in selected plantings and their relationship to maximum density. **Acta Horticulturae**, v. 65, p. 75-76, 1978.
- FIVAZ, J.; STASSEN, P. J. C.. The role of training systems in maintaining higher density mango orchards. **Acta Horticulturae**, v. 455, p. 407-412.1997
- GAASH, D.. Regulations of growth and fruiting of a high density apricot orchard. **Acta Horticulturae**, v. 114, p. 154-155, 1981.
- GYURO, F. High density apple plantings in Hungary. **Acta Horticulturae**, v. 65, p. 53-60, 1978.
- JACKSON, J. E. Utilization of light resources by hdp systems. **Acta Horticulturae.**, v. 65, p. 61-70, 1978.
- KAPPEL, F.; FLORE, J. A. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 108, p. 541-544, 1983.
- KAUR, A.; HA, C. O.; JONG, K.; SANDS, V. E.; CHAN, H. T.; SOEPADMO, E.; ASHTON, P. S. Apomixis may be widespread among trees of the climax rain forest. **Nature**, v. 271, p. 440-442, 1980.
- KNIGHT JUNIOR, R. J. Important mango cultivars and their descriptors. In: LITZ, R.E. (Ed.). **The mango: botany, production and uses**. Wallingford, USA: CAB, 1997. p. 545-565
- KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. **Growth control in wood plants**. San Diego, California, USA: Academic Press, 1997. 641p.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. **Physiology of wood plants**, 2 ed., San Diego, California, USA: Academic Press, 1996. 411p.

LARCHER, W.. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima. 2000. 531p.

MARQUARD, R.D.; TIPTON, J.L. Relationship between extractable chlorophyll and an *in situ* method to estimate leaf greenness. **HortScience**, v. 22, p.1327, 1987.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p.659-668, 2000.

PRADO, C. H. B. A. ; MORAES, J. A. P. V.. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. **Photosynthetica** v. 33, p.103-112, 1997.

RAM, S.; SINGH, C.P.; KUMAR, S.. A success story of high density orcharding in mango. **Acta Horticulturae**, v. 455, p. 375-382, 1997.

RAM, S.; SIROHI, S.C. Feasibility of high density orcharding in Dashehari mango. **Acta Horticulturae**, v. 291, p. 207-212, 1991.

SCHAFFER , B.; GAYE, G. O. Effects of pruning on light interception, specific leaf density and leaf chlorophyll content of mango. **Scientia Horticulturae**, v. 41, p. 55-61, 1989a.

SCHAFFER , B.; GAYE, G. O. Gas exchange, chlorophyll and nitrogen content of mango leaves as influenced by light environment. **HortScience**, v. 24, p. 507-509, 1989b.

SYVERTSEN, J. P.; SMITH JR., M.L. Light acclimation in citrus leaves. I. Changes in physical characteristics, chlorophyll, and nitrogen content. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 109, p. 807-812, 1984.

SYVERTSEN, J. P. Light acclimation in citrus leaves. II. CO<sub>2</sub> assimilation and light, water, and nitrogen use efficiency. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 109, p. 812-817, 1984.

TU, Z. P.; LIN, X. Z.; HUANG, Q. M.; CAI, W. J.; FENG, H. Y.; YE, L. Y. Photosynthetic characterisation of rice varieties in relation to growth irradiance. In: EVANS, J. R.; VON CAEMMERER, S.; ADAMS III, W. W (eds.). **Ecology of photosynthesis in sun and shade**. Austrália: CSIRO, 1988. p. 276-286.

VERHEIJ, E. W. M.; VERWER, F. L. J. A. W. Light studies in a spacing trial with apple on a dwarfing and a semi-dwarfing rootstock. **Scientia Horticulturae**, v.1, p. 25-42, 1973.

WERTH, K. Economics of high density planting in south Tyrol. **Acta Horticulturae**, v. 65 p. 47-52, 1978.

YADAVA, U.L. A rapid and nondestructive method to determine chlorophyll in intact leaves. **HortScience**, v. 21, p. 1449-450, 1986.

**Respostas fotossintéticas de duas cultivares de *Mangifera indica* L. sob diferentes temperaturas.**  
(Trabalho a ser submetido à Revista Brasileira de Botânica)

## Respostas fotossintéticas de duas cultivares de *Mangifera indica* L. sob diferentes temperaturas.

EUGÊNIO CELSO EMÉRITO ARAÚJO<sup>1</sup>, MICHELLE CRISTINA LARA<sup>2</sup> E CARLOS HENRIQUE BRITTO DE ASSIS PRADO<sup>2</sup>

RESUMO- A maioria dos trabalhos sobre os efeitos da temperatura em mangueira abordam os limites sub-ótimos ( $\leq 10^{\circ}\text{C}$ ). No Brasil os cultivos mais produtivos estão localizados em áreas onde é mais provável o estresse por alta temperatura. O objetivo deste trabalho foi determinar as respostas fotossintéticas de *Mangifera indica* L., cultivares Tommy Atkins e Haden, submetidas a temperaturas entre 17-32°C, caracterizando os efeitos sobre as fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese. Após tratamento térmico foram determinadas as taxas de fotossíntese líquida (A) e de transporte de elétrons em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos. A faixa de temperatura ótima para A foi entre 23-29°C (Tommy) e 23-26°C (Haden) sendo que esta última apresentou um desequilíbrio mais evidente das fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese. Sob concentração atmosférica regular de CO<sub>2</sub> a capacidade fotossintética da Haden foi menor que da Tommy, enquanto sob saturação de CO<sub>2</sub> ocorreu o contrário, possivelmente devido a cultivar Haden utilizar sua maior capacidade de transporte de elétrons para aumentar a assimilação de carbono ao mesmo tempo que sua susceptibilidade ao estresse oxidativo foi reduzida. As cultivares apresentaram adaptação às altas temperaturas mantendo constantes a respiração no escuro (RE) em Tommy e a fotorrespiração (Fr) em Haden. Em Tommy a fotorrespiração induziu a aumentos no ponto de saturação (PSL), de compensação à luz (PCL) e a reduções na eficiência quântica aparente ( $\alpha$ ). Em Haden aumentos em RE, estabilidade em PSL e as reduções em  $\alpha$  com a temperatura não guardaram relação com Fr nem RE em função da ruptura da homeostase celular pelo excesso de elétrons.

Palavras-chave: eficiência quântica aparente, excesso de elétrons, fluorescência da clorofila, fotorrespiração, respiração no escuro

### Photosynthetic responses of two cultivars of *Mangifera indica* L. under different temperatures

ABSTRACT - Most results of temperature response in mango have addressed suboptimum limits ( $\leq 10^{\circ}\text{C}$ ). In Brazil the most productive plantations are located in areas where is more frequent the high temperature stress. The goal of the present work was to determine the photosynthetic responses of mango cultivars Tommy Atkins and Haden submitted to temperatures between 17-32°C, characterizing the effects on photochemical and biochemical phases of photosynthesis. After thermal treatments the rates of net photosynthesis and electron transport as a function of photosynthetic photon flux densities were conducted. The range of optimum temperature (higher Amax values) was between 23-29°C (Tommy) and 23-26°C (Haden). Both cultivars presented an imbalance resulting in electron excess from photochemical reactions, being more intense in Haden cultivar. Under atmospheric concentration of CO<sub>2</sub>, the net photosynthesis of Haden was smaller than Tommy while under CO<sub>2</sub> saturation the opposite tack place, possibly because Haden used its largest capacity of electron transport to increase the carbon assimilation and, at same time, decreasing its susceptibility to oxidative stress. Both cultivars presented high temperature adaptations maintaining constant the dark respiration (Rd) in Tommy and the photorespiration (Pr)

<sup>1</sup>Embrapa Meio-Norte, Caixa Postal 01, CEP 64006-220, Teresina-Piauí, Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Botânica, Caixa Postal 676, CEP 13565-905, São Carlos -São Paulo, Brasil. caique@power.ufscar.br

in Haden. In Tommy probably Pr induced increases in light saturation (LS) and compensation (LCP) points, and reductions in apparent quantum yield ( $\alpha$ ). In Haden increases in Rd, LS stability and  $\alpha$  reductions with temperature did not keep relationships with Pr nor with RE because the rupture of the cellular homeostasis caused by high electron excess.

Key words: apparent quantum yield, chlorophyll fluorescence, dark respiration, excess of electron transport rate, photorespiration

## INTRODUÇÃO

As informações sobre os efeitos da temperatura no balanço de carbono em mangueira têm focado preponderantemente os limites subótimos,  $\leq 10^{\circ}$  C (Nir et al., 1997; Whiley et al., 1999; Sukhvibul et al., 2000). Isso ocorre em função do regime climático (inverno frio) nas regiões produtoras dos principais países fornecedores de manga (Índia, China e México) os quais foram responsáveis em 2001 por 63% da produção mundial (Souza et al., 2002). Por outro lado, países como EUA, Israel, África do Sul e Austrália também apresentam inverno com temperatura  $\leq 10^{\circ}$  C e apesar de não serem grandes produtores de manga destacam-se no cenário científico-tecnológico em relação a essa fruteira. Em função dos resultados experimentais escassos sobre o balanço de carbono em mangueiras sob altas temperaturas, especula-se que sob esta condição seja freqüente a fotoinibição e que os ganhos fotossintéticos somente compensem as perdas por fotorrespiração e respiração (Whiley & Schaffer, 1997).

A fotossíntese é um dos processos vitais mais sensíveis às alterações de temperatura (Larcher, 1995). O estresse térmico pode ainda aumentar a susceptibilidade a outros estresses como o luminoso, levando à fotoinibição (Powles, 1984). Se a assimilação de carbono diminui em função de um estresse térmico, certamente ocorrerá excesso de fluxo eletrônico entre os fotossistemas (Niyogi, 2000). Nessas condições, a dissipação segura do excesso de fótons e elétrons é necessária para proteger o aparato fotossintético do possível dano induzido pela luz. Vários drenos têm sido identificados como destino final dessa energia extra. O excesso de radiação induz a uma redução do valor de pH do lúmen do cloroplasto ativando o ciclo das xantofilas onde a energia excedente é dissipada como calor, diretamente, ou via indução de mudança conformacional de clorofilas do

sistema antena (Demming-Adams & Adams, 1996). Como drenos alternativos para o excesso de elétrons figuram a fotorrespiração, o ciclo água-água e a cloro-respiração (Niyogi, 2000). O estresse térmico pode produzir um desequilíbrio entre as reações fotoquímicas (oxidação da água e transporte de elétrons) e bioquímicas (fixação do CO<sub>2</sub>) o qual pode ser quantificado pelo valor da taxa de transporte de elétrons que excede o necessário para a assimilação do carbono (Streb *et al.*, 2005).

O objetivo deste trabalho foi verificar as respostas fisiológicas das cultivares de *Mangifera indica* L., Tommy Atkins e Haden, sob as temperaturas de 17-32° C. Foram avaliadas a taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas, a assimilação de carbono sob concentrações regulares e saturantes de CO<sub>2</sub>, bem como a respiração no escuro, a fotorrespiração, o ponto de compensação à luz e ao CO<sub>2</sub> e a eficiência quântica aparente.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### *Material vegetal e tratamentos térmicos*

Mudas de mangueira (*Mangifera indica* L - Anacardiaceae) com um ano de idade das cultivares Tommy Atkins e Haden (Knight Junior, 1997) enxertadas sobre a cultivar Espada, foram adquiridas crescendo em um volume de solo de 4,6 L contido em saco de polietileno (comprimento x largura x espessura: 25cm x 35cm x 0,15mm) no viveiro Manga Rosa (cidade de Ribeirão Preto, estado de São Paulo, Brasil, 21° 10' 39" S e 47° 48' 37" W) em dezembro de 2003. Os indivíduos foram mantidos em condição de sol pleno e com o solo próximo à capacidade de campo no Jardim Experimental do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), cidade de São Carlos, estado de São Paulo, Brasil (21° 58' - 22° 00' S e 47° 51' - 47° 52' W), 850 m de altitude. Em setembro de 2004 foram iniciados os tratamentos térmicos na parte aérea. Os sacos de polietileno contendo o solo e as raízes foram termicamente isolados por intermédio do

envolvimento em uma manta de lã de vidro e acondicionamento em uma caixa de isopor (comprimento x largura x profundidade: 43,2 x 24,7 x 39,0 cm). Desta forma, somente a parte aérea foi submetida a cada tratamento térmico. Duas mudas da mesma cultivar foram preparadas previamente e colocadas em incubadora (modelo NT-708, Nova Técnica, Piracicaba, Brasil) a uma determinada temperatura (17, 23, 26, 29 ou 32°C e umidade relativa de 70 %) entre 19:00 e 7:00 hs (12 horas de tratamento). Cada grupo de duas mudas foi submetido a apenas uma das sete temperaturas, podendo ser utilizada novamente para um segundo eventual tratamento térmico somente após um período mínimo de trinta dias crescendo sob sol pleno.

#### *Fotossíntese líquida (A) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA)*

Duas plantas de cada cultivar foram submetidas a cada tratamento de temperatura sendo uma delas utilizada para a curva A-FFFA e a outra reservada para a curva da taxa de transporte de elétrons (TTE) em função do FFFA. Para cada tratamento foi obtida uma curva utilizando uma folha totalmente expandida com coloração verde escura, sem sinais de senescência, doença ou herbivoria. Todas as folhas nesta condição foram utilizadas previamente para se determinar a taxa de fotossíntese líquida e aquela com a maior taxa foi a escolhida. As medições iniciavam às 8:00 h e foram realizadas somente no período da manhã, horário mais favorável para a assimilação de CO<sub>2</sub> (Prado & Moraes, 1997), nos meses de janeiro a março de 2005. Após o tratamento térmico, as plantas foram levadas à sala de medições (3,25 m x 1,91m x 3,96 m), a qual foi mantida na mesma temperatura e umidade da estufa incubadora com o uso de aquecedor, umidificador e/ou condicionador de ar durante as curvas A-FFFA e TTE-FFFA.

Para as medições de A foi utilizado um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) da Analytical Development Company (ADC, Hoddesdon, UK) modelo LCA-4, acoplado a um canhão de luz com controle de FFFA (PLU-2, ADC, Hoddesdon, UK) conectado a uma câmara



foliar PLCN-4 (ADC). O canhão de luz permite valores de FFFA entre 800-2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Valores menores que 800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (até 30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foram obtidos utilizando-se vidros neutros (Comar Instruments, Cambridge, UK) colocados entre a fonte de luz e a folha. A temperatura da folha foi mantida através do sistema Peltier (ADC, Hoddesdon, UK) de controle de temperatura acoplado abaixo da câmara PLCN-4 na altura de inserção da folha. O déficit de pressão de vapor no ambiente de trabalho da folha na PLCN-4 foi mantido entre 1,2 -1,4 kPa através do controle da umidade relativa (UR) utilizando sulfato ferroso hidratado ( $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ).

Na curva A-FFFA determinou-se: fotossíntese líquida máxima ( $A_{\text{max}}$ ), ponto de compensação à luz (PCL), ponto de saturação à luz (PSL), respiração no escuro (RE) e eficiência quântica aparente ( $\alpha$ ).

A equação utilizada para ajustar os pares de pontos na curva A-FFFA foi a mesma utilizada por Prado & Moraes (1997) :

$$A = A_{\text{max}} (1 - e^{-k \cdot (\text{FFFA} - \text{PCL})}) \quad (\text{I})$$

Onde:

$A$  = fotossíntese líquida,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

$A_{\text{max}}$  = fotossíntese líquida máxima,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

$e$  = base do logaritmo natural;

$k$  = constante de proporcionalidade;

FFFA = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

PCL = ponto de compensação à luz,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Os valores do PSL e RE também foram determinados através da equação (I). Para o cálculo do PSL projetou-se para  $A$  o valor de 90% de  $A_{\text{max}}$  e para o cálculo de RE o valor zero para o FFFA (Prado & Moraes 1997).

Os valores de  $\alpha$  foram determinados a partir da primeira derivada da equação (I):

$$\alpha = k.A_{max} ( e^{k.PCL} ) \quad (II)$$

Onde:

$\alpha$  = eficiência quântica aparente,  $\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$ ;

$A_{max}$  = fotossíntese líquida máxima,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

$e$  = base do logaritmo natural;

$k$  = constante;

PCL = ponto de compensação à luz,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

*Taxa de transporte de elétrons (TTE) entre os fotossistemas II e I em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA)*

A fluorescência da clorofila foi determinada com um medidor portátil de fluorescência modulada, HEINZ-WALZ, modelo PAM-2000 (Walz, Effeltrich, Alemanha), equipado com um “PC palmtop”, marca HP, modelo 200LX (HP, Corvallis, U.S.A). A curva de dependência da taxa de transporte de elétrons (TTE) entre os fotossistemas II e I ao FFFA foram obtidas com o uso do clipe foliar de suporte (2030-B, Walz) acoplado ao PAM-2000. O clipe (2030-B) apresenta um micro sensor quântico e um termopar para determinação do FFFA e temperatura foliar, respectivamente. Sobre o clipe foi montada uma lâmpada de halogênio (2050-H, HEINZ-WALZ) de 20 W, provida de filtro de calor e controle de intensidade de iluminação, a qual disponibilizava diferentes intensidades de FFFA durante as curvas TTE-FFFA obtidas em um dos dois indivíduos utilizados a cada tratamento térmico.

Foi instalado próximo à folha um fluxo controlado de ar frio para manter a temperatura foliar constante sob o aumento do FFFA nas curvas TTE-FFFA. O ar ambiente foi resfriado através de uma serpentina sob gelo e bombeado contra a superfície adaxial com um fluxo controlado por

um manômetro. A variação de temperatura da folha durante as curvas de TTE-FFFA foi de  $\pm 1,0$  °C. As determinações de TTE foram realizadas inicialmente sob FFFA entre 10- 50  $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ , com aumentos de 10 unidades. Entre 100 a 2000  $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  o aumento do FFFA foi de 100 unidades. Foi utilizada a rotina pré-estabelecida pelo PAM-2000 para a determinação da TTE, adotando-se o valor de 84% para a absorção de radiação pela folha e 0,5 como fator de partição da radiação entre os fotossistemas II e I (Genty *et al.*, 1989).

O ajuste de valores nas curvas TTE-FFFA foi realizado utilizando-se a equação I substituindo as variáveis:

$$\text{TTE} = \text{TTE}_{\text{max}} * (1 - e^{-k * (\text{FFFA} - \text{FFFAo})}) \quad (\text{III})$$

onde:

TTE = taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

$\text{TTE}_{\text{max}}$  = taxa máxima de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

e = base do logaritmo natural

k = constante de proporcionalidade

FFFA = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

FFFAo = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos quando a taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I é igual a zero,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

*Taxa de transporte de elétrons que excede o valor necessário para a assimilação do CO<sub>2</sub> (TTE<sub>exc</sub>).*

A TTE<sub>exc</sub> foi estimada pela equação descrita por Streb et al. (2005):

$$\text{TTE}_{\text{exc}} = \text{TTE} - 4(\text{A} + \text{RE}) \quad (\text{IV})$$

onde:

TTE<sub>exc</sub> = Taxa de transporte de elétrons que excede o valor necessário para a assimilação do CO<sub>2</sub>,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

TTE = taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

A = fotossíntese líquida,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

RE=respiração no escuro,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

A  $TTE_{\text{exc}}$  foi calculada sob duas situações diferentes: a) Na curva A-FFFA sob saturação de FFFA e concentração atmosférica regular de  $\text{CO}_2$ . Nesta situação os valores de A e RE da equação IV correspondem aos valores de  $A_{\text{max}}$  e RE, respectivamente, calculados pela equação I e o valor de TTE corresponde ao valor de  $TTE_{\text{max}}$  calculado pela equação III; b) Na curva A- $\text{CO}_2$  sob saturação luminosa e diferentes concentrações de  $\text{CO}_2$  externa à folha ( $C_e$ ). Neste caso os valores de A correspondem aos obtidos na equação VII. O valor de RE foi o calculado pela equação I e o de TTE aquele de  $TTE_{\text{max}}$  calculado pela equação III.

*Cálculo do valor da fotorrespiração (Fr) simultânea à  $A_{\text{max}}$*

Para o cálculo da Fr simultânea ao valor correspondente de  $A_{\text{max}}$  assumiu-se que a fotorrespiração possui metade do valor da taxa de oxigenação ( $v_0$ ,  $\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) realizada pela RuBP carboxilase-oxigenase, sendo  $v_0$  calculada de acordo com Sharkey (1988):

$$v_0 = (A + RE)/[(1/\Phi)-0,5] \quad (\text{V})$$

onde:

A = fotossíntese líquida; RE = respiração no escuro, calculada a partir das curvas A-FFFA, e  $\Phi = v_0/v_c$  (taxa de oxigenação pela de carboxilação,  $v_c$ ), o valor de  $\Phi$  é condicionado pela temperatura, pressão atmosférica e pela concentração do  $\text{CO}_2$  no sítio de carboxilação, Sharkey (1988):

$$\Phi = 2P[42,7+1,68(T-25)+0,0012(T-25)^2]/C \quad (\text{VI})$$

onde:

$P$  = pressão atmosférica (bar),  $T$  = temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), e  $C$  = concentração de  $\text{CO}_2$  no sítio de carboxilação ( $\mu\text{bar}$ ), cerca de 0,6 vezes a concentração de  $\text{CO}_2$  da atmosfera nas condições de trabalho favoráveis à capacidade fotossintética (Sharkey, 1988).

*Fotossíntese líquida (A) em função das concentrações de CO<sub>2</sub>*

Duas plantas de cada cultivar foram submetidas a cada tratamento de temperatura como descrito previamente. Para cada tratamento térmico foi obtida uma curva A-CO<sub>2</sub> utilizando uma folha totalmente expandida, com coloração verde escura, sem sinais de senescência, doença ou herbivoria. A folha foi selecionada através de medições prévias sendo escolhida a que apresentava a maior taxa de fotossíntese líquida. As medições iniciavam às 8:00 h e foram realizadas somente no período da manhã, horário mais favorável para a assimilação de CO<sub>2</sub> (Prado & Moraes, 1997), nos meses de janeiro a março de 2005. Após o tratamento térmico, as plantas foram levadas à sala de medições descrita anteriormente, a qual foi mantida na mesma temperatura e umidade relativa da incubadora.

O valor constante de FFFA utilizado para saturação de A nas curvas A-CO<sub>2</sub> foi determinado após as curvas A-FFFA (1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), o qual é cerca de 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  maior que o valor de FFFA para saturação de A. A taxa de FFFA acima do valor de saturação é necessária para se atingir valores máximos de A sob concentrações saturantes de CO<sub>2</sub> (capacidade fotossintética potencial).

Além do IRGA LCA-4, ADC, descrito anteriormente foram utilizados um diluidor de gases modelo GD-602 (ADC), um rotâmetro (manufaturado pela OMEL, São Paulo, Brasil) e um registro para controle de pressão e fluxo de saída de gás do cilindro contendo CO<sub>2</sub> a 1600 ppm. O cilindro contendo CO<sub>2</sub> foi conectado ao registro, ao rotâmetro e ao diluidor de gases. No GD-602 as concentrações de CO<sub>2</sub> foram controladas de 200 em 200 ppm antes de chegar ao IRGA LCA-4, perfazendo um circuito semi-aberto (Monteiro & Prado, 2006).

Os valores de capacidade fotossintética potencial ( $A_{\text{maxCO}_2}$ ) e ponto de compensação ao CO<sub>2</sub> ( $\Gamma$ ) foram determinados através dos resultados obtidos nas curvas A-CO<sub>2</sub> utilizando a equação (I), porém trocando as variáveis de FFFA para CO<sub>2</sub>, de  $A_{\text{max}}$  para  $A_{\text{maxCO}_2}$  e de PCL para  $\Gamma$  (Monteiro & Prado 2006, Prado et al. 2006):

$$A = A_{\text{maxCO}_2} (1 - e^{-k(\text{CO}_2 - \Gamma)}) \quad (\text{VII})$$

Onde:

A = fotossíntese líquida,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

$A_{\text{maxCO}_2}$  = fotossíntese máxima potencial,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

$e$  = base do logaritmo natural;

$k$  = constante de proporcionalidade;

$CO_2$  = concentração externa de  $CO_2$ ,  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ;

$\Gamma$  = ponto de compensação ao  $CO_2$  externo,  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ;

## RESULTADOS

As curvas de resposta da fotossíntese líquida ( $A$ ) e da taxa de transporte de elétrons (TTE) ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) nas diferentes temperaturas estão na Figura 1. As fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese representadas, respectivamente, por TTE-FFFA e A-FFFA, apresentaram um padrão diferenciado entre cultivares. Na cultivar Tommy ocorreu aumento gradual e consecutivo da TTE com o aumento da temperatura, reduzindo as distâncias entre as curvas A-FFFA e TTE-FFFA. Na cultivar Haden sob  $32^\circ\text{C}$  a TTE atingiu o valor de  $160\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , o que não ocorreu em Tommy (Figura 1). Os valores de  $TTE_{\text{max}}$  foram superiores na cultivar Haden para cada temperatura correspondente (Figura 2).

Os valores máximos da  $A$  sob concentração atmosférica regular e saturada de  $CO_2$ , os valores de  $TTE_{\text{max}}$  e dos parâmetros derivados das curvas A-FFFA e TTE-FFFA em função da temperatura estão na Figura 2. A resposta da fotossíntese líquida máxima ( $A_{\text{max}}$ ) em função da temperatura pode ser representada através de uma curva de regiões subótima, ótima e supraótima. A faixa de temperatura ótima (maiores valores de  $A_{\text{max}}$ ) foi de  $23\text{-}29^\circ\text{C}$  para a Tommy e  $23\text{-}26^\circ\text{C}$  para a Haden. A fotossíntese líquida máxima sob FFFA e  $C_e$  saturante ( $A_{\text{max}CO_2}$ ) foi crescente com a temperatura nas duas cultivares, mas na cultivar Haden esta resposta foi mais intensa. A taxa de transporte de elétrons máxima ( $TTE_{\text{max}}$ ) foi crescente com a temperatura e praticamente não apresentou redução entre  $17\text{-}32^\circ\text{C}$  em ambas cultivares (Figura 2).

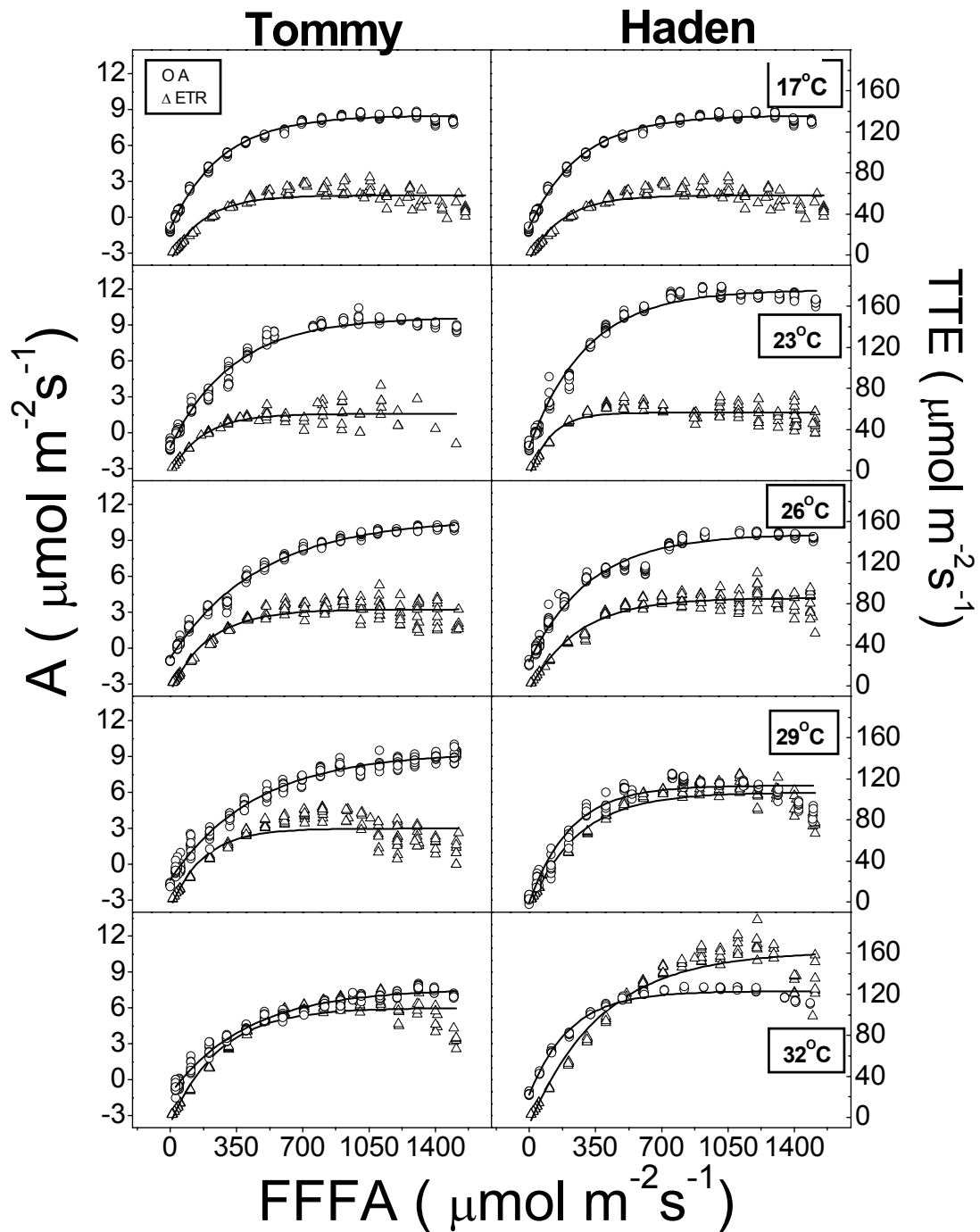


Figura 1 – Resposta da fotossíntese líquida (A) e da taxa de transporte de elétrons (TTE) ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) das cultivares de mangaieira (*Mangifera indica* L.) Tommy Atkins e Haden sob diferentes temperaturas.

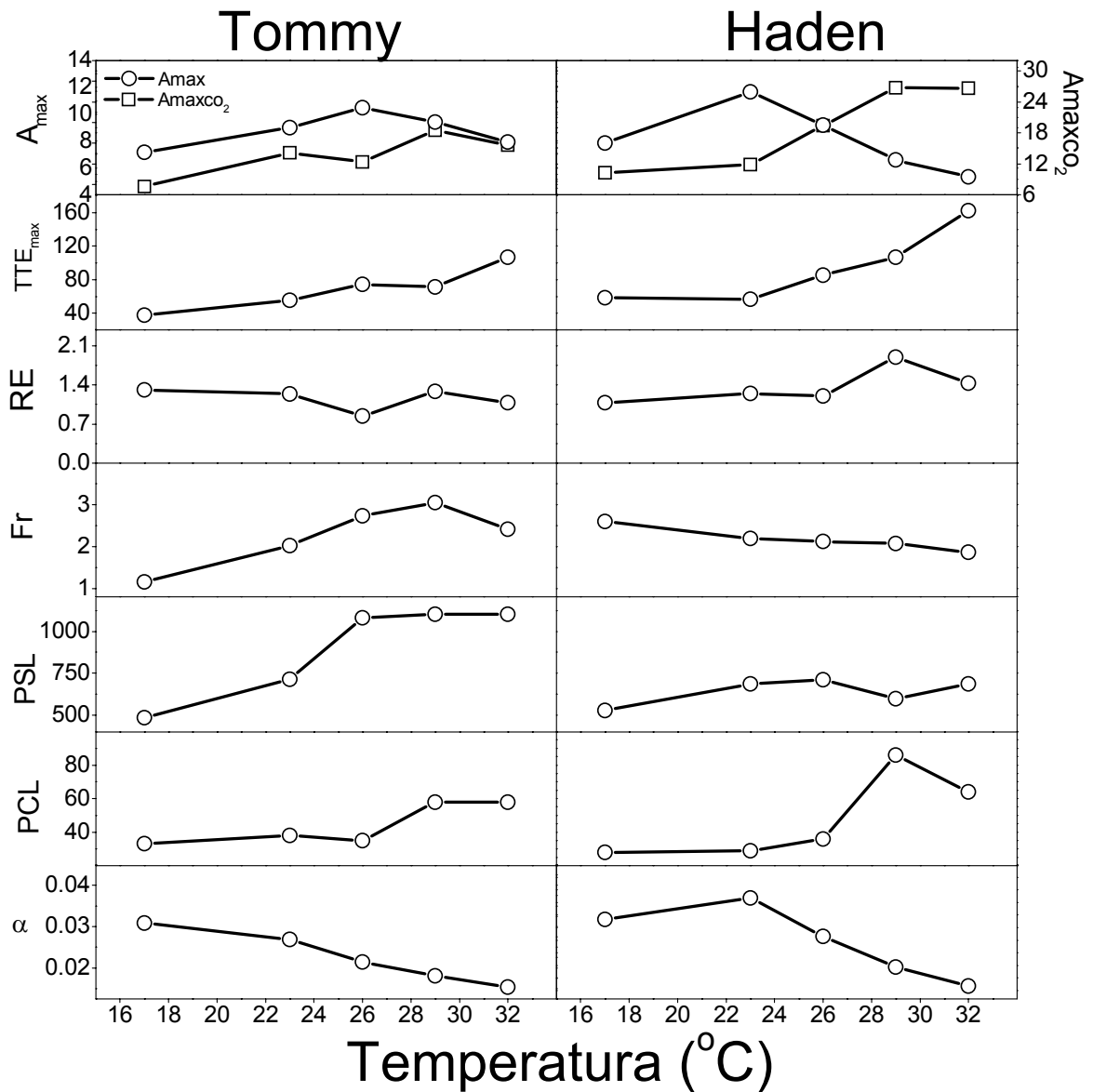


Figura 2 - Fotossíntese líquida máxima ( $A_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), fotossíntese líquida máxima sob fluxo de fótons fotossinteticamente ativos e concentração de  $\text{CO}_2$  saturantes ( $A_{max\text{CO}_2}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), taxa de transporte de elétrons máxima ( $TTE_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), respiração no escuro (RE,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), fotorrespiração (Fr,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), ponto de saturação à luz (PSL,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), ponto de compensação à luz (PCL,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e eficiência quântica aparente da assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $\alpha$ ,  $\text{mol mol}^{-1}$ ) das cultivares de manga (*Mangifera indica* L.) Tommy Atkins e Haden sob diferentes temperaturas.



Nas duas cultivares a temperatura ótima para  $A_{\max}$  foi sempre inferior à temperatura ótima para a  $TTE_{\max}$  indicando certo desequilíbrio entre as fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese (excesso de elétrons disponíveis para redução). Esse desequilíbrio foi mais intenso na cultivar Haden, quando sob 32° C ocorreu o menor valor de  $A_{\max}$  ( $5,35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e o maior de  $TTE_{\max}$  ( $162,07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). A temperatura que induz o valor mínimo de  $A_{\max}$  (32° C) é a mesma para o valor máximo da  $TTE_{\max}$ , nas duas cultivares. Sob 32° C o valor de  $A_{\max}$  da Haden ( $5,35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foi inferior à da Tommy ( $7,92 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) enquanto a  $TTE_{\max}$  mostrou comportamento inverso ( $162 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para a Haden e  $107 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para a Tommy).

Na cultivar Tommy a respiração no escuro (RE), surpreendentemente, manteve-se estável com o aumento da temperatura (Figura 2). A fotorrespiração (Fr), ponto de saturação à luz (PSL) e ponto de compensação à luz (PCL) geralmente apresentaram incrementos, enquanto a eficiência quântica aparente da assimilação do carbono ( $\alpha$ ) foi reduzida com o aumento da temperatura. Em Haden Fr e PSL mantiveram-se estáveis, RE e PCL aumentaram e  $\alpha$  foi reduzida com o aumento da temperatura (Figura 2). As cultivares apresentaram comportamento distinto quanto à RE e Fr com o aumento da temperatura. O comportamento estável em Tommy ocorreu com a RE mas em Haden com a Fr (Apesar de certa tendência à diminuição) enquanto foi obtido um aumento de RE em Haden e de Fr em Tommy (Figura 2).

Há, em geral, um desequilíbrio entre a fotoquímica e a bioquímica da fotossíntese nas duas cultivares, pois os valores da taxa de transporte de elétrons que excede o necessário para a assimilação do  $\text{CO}_2$  ( $TTE_{\text{exc}}$ ) foram  $>0$  (exceto sob 23° C). A  $TTE_{\text{exc}}$  foi sempre maior (exceto sob 23° C) na cultivar Haden (1,5 - 5 vezes) em relação à Tommy (Tabela 1).

As respostas da fotossíntese líquida (A) sob saturação luminosa e da taxa de transporte de elétrons que excede à assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $TTE_{\text{exc}}$ ) em função da concentração de  $\text{CO}_2$  externa à folha ( $C_e$ ) são mostradas na Figura 3. Em cada temperatura, A aumenta enquanto a  $TTE_{\text{exc}}$  é reduzida conforme aumenta  $C_e$ , em geral, até o limite de  $500 \mu\text{mol mol}^{-1}$  para Tommy e  $750 \mu\text{mol mol}^{-1}$  para Haden. A cultivar Haden com maior desequilíbrio entre A e TTE (Figuras 1 e 2 e Tabela

1) a partir de 26° C respondeu à temperatura e  $C_e$  com aumentos em  $A_{max}$  maiores que aqueles observados em Tommy (Figuras 2 e 3).

Tabela 1- Taxa de transporte de elétrons que excede o necessário para a fixação de  $CO_2$  ( $TTE_{exc}$ ) quando a fotossíntese líquida atinge o valor máximo ( $A_{max}$ ) nas cultivares de mangaueira (*Mangifera indica* L.) Tommy Atkins e Haden sob diferentes temperaturas.

Temperatura (°C)	$TTE_{exc}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )		
	Tommy	Haden	Haden / Tommy
17	4	22	5,5
23	14	5	0,3
26	29	44	1,5
29	29	73	2,5
32	71	135	1,9

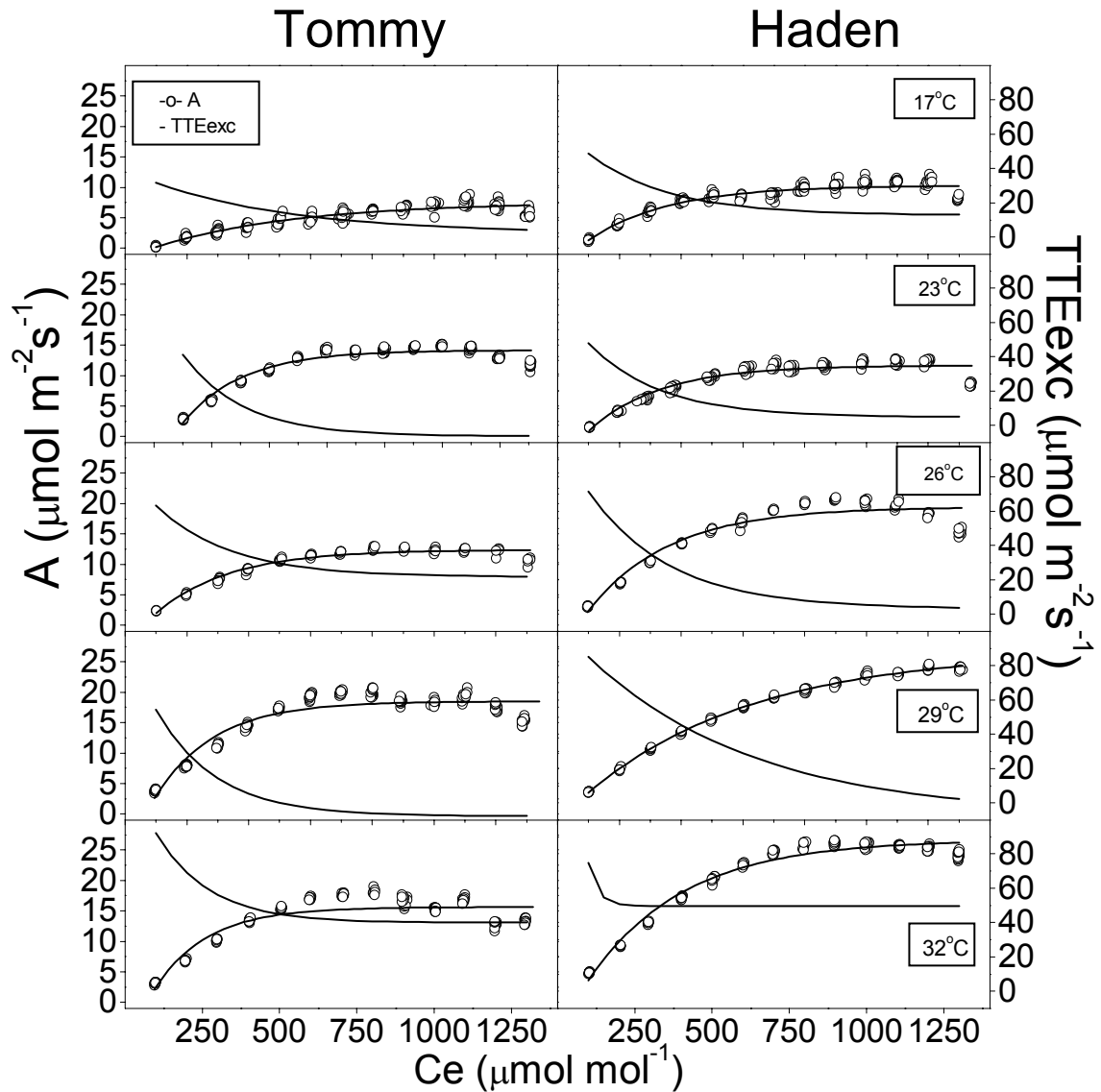


Figura 3 - Fotossíntese líquida (A) sob saturação luminosa e taxa de transporte de elétrons que excede o necessário para a fixação de  $\text{CO}_2$  (TTEexc) em função da concentração de  $\text{CO}_2$  externa à folha ( $C_e$ ) nas cultivares de mangaueira (*Mangifera indica* L.) Tommy Akins e Haden sob diferentes temperaturas.

## DISCUSSÃO

As cultivares Tommy e Haden apresentaram um desequilíbrio entre as fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese na faixa de temperaturas 17-32° C evidenciado por um excesso de elétrons em relação às necessidades de assimilação do carbono (Figuras 1 e 2 e Tabela 1). Esse comportamento também foi apresentado por plantas de *Ranunculus glacialis* (Streb *et al.*, 2005) e

*Hevea brasiliensis* (Alam *et al.*, 2005) tanto em alta (23 - 32° C) como em reduzida (10° C) temperatura. Em temperaturas <10° C esse desequilíbrio é atribuído à maior sensibilidade das reações enzimáticas de assimilação de carbono (ciclo de Calvin) que do transporte fotossintético de elétrons (Wise, 1995). Os resultados aqui obtidos indicam que esta sensibilidade diferenciada dos processos fotossintéticos ocorreu também em altas temperaturas em *Mangifera indica* pois a TTE continuou a aumentar em temperaturas onde A foi reduzida (29 - 32° C) confirmando a maior estabilidade térmica da TTE em relação às reações bioquímicas de assimilação do carbono (Mooney *et al.*, 1978; Armond *et al.*, 1978; Farquhar & von Caemmerer, 1982; Öquist & Huner, 2003). Esse desequilíbrio, apesar de ter ocorrido nas duas cultivares foi mais intenso em Haden, a qual apresentou maior excesso de elétrons na cadeia de transporte (De 1,5 a 5 vezes maior, exceto sob 23° C). Esse excesso foi causado principalmente pelos maiores valores da TTE<sub>max</sub> e não por menores valores da soma A<sub>max</sub> + RE. O excesso do fluxo de elétrons entre os fotossistemas II e I deve ser utilizado como poder redutor em vias alternativas à assimilação de CO<sub>2</sub>, caso contrário acarretará fotoinibição reduzindo ainda mais a fixação do CO<sub>2</sub> (Powles, 1984). O dreno alternativo para elétrons melhor caracterizado é a fotorrespiração (Fr) a qual utiliza tanto NADPH como ATP para recuperar o carbono após a produção de serina na mitocôndria (Niyogi, 2000), além da ferredoxina reduzida para a refixação do amônio (Farquhar *et al.*, 1980). Apesar do menor excesso de elétrons (Tabela 1) a cultivar Tommy utilizou mais intensamente a fotorrespiração como dreno de elétrons, pois seus valores de Fr foram superiores (exceto sob 17° C) e crescentes com a temperatura (Figura 2). Por outro lado a Haden não utilizou esse dreno como destino do seu excesso de elétrons, pois a fotorrespiração foi mantida praticamente na mesma intensidade com o aumento da temperatura. É possível que outros drenos alternativos estejam sendo utilizados nessas duas cultivares, especialmente na Haden, como o dreno do ciclo água-água ou mesmo a cloro-respiração (Niyogi, 2000). Se esse excesso de elétrons foi direcionado para rotas que levam à redução do oxigênio isso pode levar ao acúmulo de espécies tóxicas como O<sub>2</sub><sup>-</sup> e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Schwanz & Polle, 2001), as quais podem estar relacionadas com as menores taxas de A<sub>max</sub> da cultivar Haden.

Sob concentração atmosférica regular de CO<sub>2</sub>, a fotossíntese líquida máxima (A<sub>max</sub>) da cultivar Haden foi menor que em Tommy, exceto nas temperaturas de 17°C e 23°C, enquanto sob saturação de CO<sub>2</sub> ocorreu geralmente o contrário (Figura 2). Essa reversão poderia ocorrer em função de uma alocação diferencial entre as cultivares do excesso de elétrons (TTE<sub>exc</sub>) na assimilação de carbono sob concentração externa (C<sub>e</sub>) saturante de CO<sub>2</sub>. Sob essa condição, em geral, nenhuma das cultivares apresentou TTE<sub>exc</sub> maior que 20 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. O aumento da C<sub>e</sub> pode ter favorecido em Haden a utilização de uma maior TTE<sub>exc</sub> para a produção mais intensa de NADPH e ATP utilizados posteriormente no ciclo de Calvin, o que favoreceria maiores valores de capacidade fotossintética potencial, simultaneamente diminuindo sua susceptibilidade ao estresse oxidativo de peróxido e superóxido (Schwanz & Polle, 2001; Schwanz *et al.*, 1996; Polle, 1996). Estes eventos sob concentrações saturantes de CO<sub>2</sub> provavelmente condicionaram a melhor performance em Haden. Alam *et al.* (2005) atribuem a reversão do reduzido desempenho fotossintético de *Hevea brasiliensis* sob 10°C ao efeito preventivo de altas concentrações de CO<sub>2</sub> ao estresse oxidativo.

As cultivares apresentaram comportamento contrário quanto à respiração no escuro (RE). Em Tommy RE praticamente não foi alterada, enquanto em Haden essa foi incrementada pela temperatura. A maioria das árvores tropicais geralmente apresentam taxas de respiração mais elevadas sob maiores temperaturas (Taiz & Zeiger, 2004) sendo esse aumento exponencial (Larcher, 2000). Em geral, entre 0 - 30° C a taxa respiratória dobra a cada 10° C (Taiz & Zeiger, 2004) o que não ocorreu em Tommy mas ocorreu em Haden (1 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> sob 17° C e 2 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> sob 29° C). Houve uma inversão no desempenho da fotorrespiração (Fr) em relação à RE das duas cultivares, pois em Haden Fr manteve-se estável, enquanto em Tommy essa foi incrementada pela temperatura. Em geral, a fotorrespiração (Fr) responde positivamente à temperatura e esse aumento ocorre em função de uma menor solubilidade do CO<sub>2</sub> em relação ao O<sub>2</sub> e de uma redução do fator de especificidade (S) da ribulose-1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco) com o aumento da temperatura (Leegood, 1995) o que pôde ser verificado em Tommy mas não em Haden.

Esse comportamento diferenciado de RE e Fr parece ser um mecanismo de adaptação às altas temperaturas que operam por vias diferentes nas cultivares para atingir o mesmo objetivo (otimizar o balanço de carbono). As cultivares Tommy Atkins e Haden pertencem ao mesmo ecótipo (Indiano) o qual evoluiu na região subtropical do nordeste da Índia sob verões quentes mas invernos frios (Whiley & Shaffer, 1997) e hoje são cultivadas em regiões tropicais quentes. Em Tommy essa adaptação se deu pela minimização das perdas de carbono mantendo a respiração reduzida, pois a atividade respiratória pode ser reprimida quando ocorre uma adaptação ao calor contrabalançando a tendência físico-química da velocidade das reações (Larcher, 2000). Em Haden a economia de carbono se deu pela repressão da atividade fotorrespiratória ao invés da respiração. É possível que isso se deva a alterações no fator de especificidade da Rubisco (S), pois são conhecidas variações dos parâmetros cinéticos dessa enzima relacionadas ao ambiente (Galmes *et al.* 2005; Parry *et al.* 1987; Mitchell *et al.* 2005). Algumas espécies crescidas em ambientes secos e quentes apresentam incrementos no valor S, Delgado *et al.* 1995, o que deve compensar os aumentos na solubilidade diferencial do O<sub>2</sub> em relação ao CO<sub>2</sub> em alta temperatura, permitindo a manutenção de maior atividade carboxilase da Rubisco e, assim, reduzidas taxas fotorrespiratórias.

Esses resultados de RE e Fr contradizem as expectativas relatadas por Whiley & Shaffer (1997) de que os ganhos fotossintéticos das plantas, inclusive a mangueira, em regiões tropicais sejam muito pequenos em função de altas taxas respiratórias / fotorrespiratórias sob temperaturas elevadas.

Na cultivar Tommy o aumento da atividade de oxigenase (fotorrespiração) e a conseqüente perda de carbono com a temperatura induziu a aumentos no ponto de saturação (PSL) e de compensação à luz (PCL) e a reduções na eficiência quântica aparente ( $\alpha$ ). Aumentos em PCL com a temperatura têm sido explicados pelo aumento da respiração (Larcher, 1969) mas como a RE em Tommy se manteve praticamente constante esse efeito foi condicionado pela fotorrespiração. Por outro lado, em plantas com mecanismo fotossintético tipo C<sub>3</sub> o valor de  $\alpha$  decresce com a temperatura, refletindo a estimulação da fotorrespiração e uma decorrente demanda de maior fluxo

de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) por CO<sub>2</sub> líquido fixado (Farquhar *et al*, 1980). Como consequência da diminuição de  $\alpha$  o ponto de saturação à luz (PSL) em Tommy só pôde ser atingido sob maiores valores de FFFA.

Em Haden como a Fr foi constante provavelmente não afetou os parâmetros fotossintéticos. Os aumentos em RE com a temperatura não apresentam magnitude suficiente para justificar os grandes incrementos em PCL e intensas reduções em  $\alpha$  (mais intensos que em Tommy). Da mesma forma, as reduções em  $\alpha$  parecem não ter grande influência sobre PSL, o qual permaneceu praticamente estável, diferente do ocorrido em Tommy. Esse comportamento de Haden indica que essa cultivar sofreu uma perturbação a qual rompeu a coordenação entre as diferentes organelas envolvidas no ciclo redutivo e oxidativo do carbono, impossibilitando as mesmas respostas regulares apresentadas por Tommy. É possível que isso seja reflexo do maior desequilíbrio entre a assimilação de carbono e o fluxo de elétrons demonstrado por essa cultivar, o qual gerou um excesso de elétrons que pode ter sido direcionado, ao invés da fotorrespiração, para drenos alternativos com a possível produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) (superóxido, peróxido e outros) as quais podem ter induzido essa descoordenação. A homeostase celular é mantida por um delicado balanço entre múltiplas rotas que residem em diferentes organelas, mas essa coordenação pode ser rompida durante o estresse térmico com o desacoplamento das rotas e a produção de ERO (Suzuki & Mittler, 2006).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alam, B.; Nair, D.B.; Jacob, J. Low temperature stress modifies the photochemical efficiency of a tropical tree species *Hevea brasiliensis*: effects of varying concentration of CO<sub>2</sub> and photon flux density. **Photosynthetica** 43 : 247-252, 2005.

Armond, P.; Schreiber, U.; Björkman, O. Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub, *Larrea divaricata*. II Light-harvesting efficiency and electron transport. **Plant Physiology** 61: 411-415, 1978.

- Delgado, E.; Medrano, H.; Keys, A. J.; Parry M. A. J. Species variation in rubisco specificity factor **Journal Experimental Botany** 46: 1775-1777, 1995.
- Demming-Adams, B.; Adams, W. W., III. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends In Plant Science** 1: 21-26, 1996.
- Farquhar, G.D.; von Caemmerer, S.; Berry, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. **Planta** 149: 78-90, 1980.
- Farquhar, G.D.; von Caemmerer, S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange, O. L.; Nobel, P. S.; Osmond, C. B.; Ziegler, H. (Eds.). **Encyclopedia of plant physiology**. New Series, vol. 12 B, Springer-Verlag, Berlin, 1982, p. 549-587.
- Galmes, J.; Flexas, J.; Keys, A. J.; Cifre, J.; Mitchell, R. A. C.; Madgwick, P. J.; Haslam, R.P.; Medrano, H.; Parry, M. A. J. Rubisco specificity factor tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves. **Plant Cell Environment** 28: 571-579, 2005.
- Genty, B.; Briantais, J-M, Baker, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochemical Biophysical Acta** 990: 87-92, 1989.
- Knight Junior, R. J. Important mango cultivars and their descriptors. In: Litz, R.E. (Ed.). **The mango: botany, production and uses**. Wallingford, USA: CAB, 1997. p. 545-565.
- Larcher, W. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. **Photosynthetica**, 3: 167-198, 1969.
- Larcher, W. **Ecofisiologia vegetal**. Rima, São Carlos, 2000.
- Larcher, W. Photosynthesis as a tool for indicating temperature stress events. In: Schulze, E.D.; Caldwell, M. M. (Eds.). **Ecophysiology of photosynthesis**, Springer-Verlag, Berlin, 1995, p. 261-277.
- Leegood, R. C. Effects of temperature on photosynthesis and photorespiration. In: Smirnoff, N. **Environment and plant metabolism: flexibility and acclimation**. Oxford, UK: Bios Scientific Publishers, 1995, p. 45-62.
- Mitchell, R. A .C.: Keys, A. J.; Madgwick, P. J.; Parry, M. A. J.; Lawlor, D. W. Adaptation of photosynthesis in maramba bean *Tylosema esculentum* (Burchell A. Schreiber) to a high temperature, high radiation, drought-prone environment. **Plant Physiology and Biochemistry** 43: 969-976, 2005.
- Monteiro, J.A.F.; Prado, C.H.B.A. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. **Photosynthetica**, 44: 39-45, 2006.
- Mooney, H. A.; Björkman, O.; Collatz, G. J. Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub, *Larrea divaricata*. I Carbon dioxide exchange characteristics of intact leaves. **Plant Physiology** 61: 406-410, 1978.
- Nir, G; Ratner, K; Gussakovsky, E. E; Shahak, Y. Photoinhibition of photosynthesis in mango leaves: effect of chilly nights. **Acta Horticulturae** 455: 228-235, 1997.



- Niyogi, K. K. Safety valves for photosynthesis. **Currency Opinion in Plant Biology** 3: 455-460, 2000.
- Öquist, G.; Huner, N. P.A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants. **Annual Review of Plant Biology** 54: 329-355, 2003.
- Parry, M. A. J.; Schmidt, C. N. G.; Cornelius, M. J.; Millard, B.N.; Burton, S.; Gutteridge, S.; Dyer, T.A.; Keys, A. J. Variations in properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase from various species related to differences in amino-acid-sequences. **Journal Experimental Botany** 38: 1260–1271, 1987.
- Polle, A. Protection from oxidative stress in trees as affected by elevated CO<sub>2</sub> and environmental stress. In: Koch, G.; Mooney, H. **Terrestrial ecosystem to elevated CO<sub>2</sub>**, New York, Academic Press, 1996, p. 299-315.
- Powles, S. B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Annual Review Plant Physiology** 35: 15-44, 1984.
- Prado, C. H. B. A. ; Moraes, J. A. P. V.. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. **Photosynthetica** 33: 103-112, 1997.
- Prado, C. H. B. A.; Ronquim, C. C.; Perón, M. C. C. Balanço de carbono em duas espécies lenhosas jovens de Cerrado cultivadas sob irradiação solar plena e sombreadas. In: Scariot, A.; Sousa-Silva, J. C.; Felfili, J. M. (Org.). **Cerrado: biodiversidade, ecologia e conservação**, Brasília: MMA, 2006, p. 189-206.
- Schwanz, P.; Picon, C.; Vivin, P.; Dreyer, E.; Guehl, J.M.; Polle, A. Responses of the antioxidative systems to drought stress in pendunculate oak and maritime pine as affected by elevated CO<sub>2</sub>. **Plant Physiology** 110: 393-402, 1996.
- Schwanz, P.; Polle, A. Differential stress responses of antioxidative systems to drought in pendunculate oak (*Quercus robur*) and maritime pine (*Pinus pinaster*) grown under high CO<sub>2</sub> concentrations. **Journal of Experimental Botany** 52: 133-143, 2001.
- Sharkey, T. D. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Physiologia Plantarum** 73: 147-152. 1988.
- Souza, J. S.; Almeida, C.O.; Araújo, J. L. P.; Cardoso, C. E. L. Aspectos socioeconômicos. In: Genú, P. J. C. & Pinto, A. C. Q ( Ed.). **A cultura da mangueira**. Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, . 2002, p. 21-29.
- Streb, P; Josse, E. M.; Gallouet, E.; Baptist, F.; Kuntz, M.; Cornic, G. Evidence for alternative electron sinks to photosynthetic carbon assimilation in the high mountain plant species *Ranunculus glacialis*. **Plant Cell and Environment** 28: 1123-1135, 2005.
- Sukhvibul, N.; Whiley, A. W.; Smith, M. K.; Hetherington, S. E. Susceptibility of mango (*Mangifera indica* L.) to cold-induced photoinhibition and recovery at different temperatures. **Australian Journal of Agricultural Research** 51: 503-513, 2000.
- Suzuki, N.; Mittler, R. Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction. **Physiologia Plantarum** 126: 45-51, 2006.

Taiz, L.; Zeiger, E. **Fisiologia Vegetal**. Porto Alegre, Artmed, 2004. 719 p.

Whiley, A. W.; Searle, C.; Schaffer, B.; Wolstenholme, B. N. Cool orchard temperatures or growing trees in containers can inhibit leaf gas exchange of avocado and mango. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.** 124:46-51, 1999.

Whiley, A. W.; Schaffer, B. Stress physiology. In: Litz, R. E. (Ed.). **The mango: Botany, production and uses**. Florida: CAB International, 1997. p. 147-173.

Wise, R. R. Chilling-enhanced photooxidation: The production, action and study of reactive oxygen species produced during chilling in the light. **Photosynthesis Research** 45: 79-97, 1995

## CONCLUSÕES GERAIS

- ✓ A área da folha das cultivares Tommy e Haden pode ser estimada, de forma rápida e não destrutiva, utilizando-se o comprimento, a largura, fatores de correção e equações lineares específicas
- ✓ A redução de até 65% da luminosidade solar plena não reduz a produção de gemas vegetativas, folhas ou a capacidade fotossintética das cultivares Tommy e Haden, indicando que este limite é uma referência importante a ser considerada em plantios adensados e nas operações de poda.
- ✓ As faixas de temperatura subótima, ótimas e supraótimas para a fotossíntese líquida máxima foram  $<23^{\circ}\text{C}$ ;  $23\text{-}29^{\circ}\text{C}$  e  $>29^{\circ}\text{C}$  na cultivar Tommy e  $<23^{\circ}\text{C}$ ;  $23\text{-}26^{\circ}\text{C}$  e  $>26^{\circ}\text{C}$  para a Haden.
- ✓ Sob concentrações regulares de  $\text{CO}_2$  a cultivar Haden apresentou um maior excesso de elétrons que a Tommy. Sob saturação de  $\text{CO}_2$ , esse excesso foi provavelmente utilizado para aumentar a assimilação de carbono e ao mesmo tempo reduzir a susceptibilidade ao estresse oxidativo na cultivar Haden.
- ✓ As cultivares Tommy e Haden minimizaram as perdas de carbono como estratégias de adaptação às altas temperaturas, através da manutenção dos valores de respiração no escuro em Tommy e da fotorrespiração em Haden.
- ✓ Na cultivar Tommy o aumento da fotorrespiração com a temperatura induziu aumentos no ponto de saturação (PSL) e de compensação à luz (PCL) e reduções na eficiência quântica aparente ( $\alpha$ ). Em Haden aumentos em RE, estabilidade em PSL e reduções em  $\alpha$  com a temperatura não guardaram relação com Fr (praticamente constante) nem com RE (aumento discreto), provavelmente em razão da ruptura da homeostase celular causada pelo maior desequilíbrio entre a assimilação de carbono e a taxa de transporte de elétrons.