

AGRÁRIA

Revista Brasileira de Ciências Agrárias
ISSN (on line): 1981-0997
v.6, n.3, p.409-418, jul.-set, 2011
Recife, PE, UFRPE. www.agraria.ufrpe.br
Protocolo 988 - 13/06/2010 *Aprovado em 27/04/2011
DOI:10.5039/agraria.v6i3a988

Andréa C. da Silva¹

Sarita Leonel^{2,5}

Adilson P. de Souza¹

Marco A. da S. Vasconcellos³

João D. Rodrigues^{4,5}

Carlos Ducatti^{4,5}

Alocação de fotoassimilados marcados e relação fonte-dreno em figueiras cv. Roxo de Valinhos. 1. Relação fonte e dreno

RESUMO

O objetivo neste trabalho foi avaliar a alocação de fotoassimilados utilizando o isótopo estável do carbono-13 como marcador, assim como avaliar a relação fonte-dreno nos diferentes órgãos, em plantas em estágio reprodutivo da espécie *Ficus carica* L. Para tanto, uma folha da figueira considerada adulta através da caracterização fotossintética com um medidor portátil de fotossíntese IRGA-6400 foi colocada dentro de uma câmara de acrílico construída para este fim e submetida a um ambiente com enriquecimento de $^{13}\text{CO}_2$ por 30 minutos. Decorridas 24 horas, as partes das plantas em estudo (meristema apical, folhas, ramos, caule e sistema radicular) foram coletadas e imediatamente imersas em nitrogênio líquido (-196°C). As amostras foram secas em estufa de circulação forçada a 65°C por 72 horas, moídas em moinho criogênico, e posteriormente analisadas no espectrômetro de massas de razão isotópica, para a determinação do enriquecimento relativo de ^{13}C . Naturalmente, a planta apresentou valores de enriquecimento relativo de $\delta^{13}\text{C}$ $-27,92\%$. A planta apresentou crescimento vegetativo e fase reprodutiva concomitantes, existindo preferência na alocação de ^{13}C nas partes meristemáticas, seguidas pelos órgãos reprodutivos, tendo como dreno de reserva as radículas.

Palavras-chave: *Ficus carica*, L., reservas de carboidratos, translocação de ^{13}C .

Allocation of marked photoassimilated and source-sink dynamics in fig trees cv. Roxo de Valinhos. 1. Source and sink dynamics

ABSTRACT

The work aimed at evaluating the photosynthates allocation using the stable carbon 13 isotope as marker, as well as evaluating the source-sink dynamics in the different organs in *Ficus carica* L. plants in the reproductive stage. A fig tree leaf considered adult by the photosynthetic characterization with a portable photosynthesis meter IRGA-6400 was put inside an acrylic chamber, built specifically for this experiment, and submitted to an environment with $^{13}\text{CO}_2$ enrichment for 30 minutes. After 24 hours, the studied plant parts (apical meristem, leaves, branches, stem and root system) were collected and immediately immersed in liquid nitrogen (-196°C). The samples were oven-dried (65°C , 72 hours), crushed in cryogenic mill, and further analyzed in the mass spectrometer of isotopic reason, to determine the ^{13}C relative enrichment. Naturally, the plant presented values of relative enrichment of $\delta^{13}\text{C}$ -27.92% . The plant presented concomitant vegetative growth and reproductive stage, showing preference in the ^{13}C allocation in the meristem areas, followed by the reproductive organs, having the fibrous roots as reserve drain.

Key Words: *Ficus carica*, L., carbohydrate reserves, ^{13}C -translocation.

¹ Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Instituto de Ciências Agrárias e Ambientais, Campus de Sinop, Distrito Industrial, CEP 78550-000, Sinop-MT, Brasil. Fone: (066) 3531-1663. E-mail: andcar@fca.unesp.br; adilsonpacheco@ufmt.com.br

² Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP), Faculdade de Ciências Agronômicas, Rua José Barbosa de Barros, 1780, Fazenda Lageado, CEP 18610-307, Botucatu-SP, Brasil. Fone: (14) 3811-7203. E-mail: sarinel@fca.unesp.br

³ Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), Instituto de Agronomia, Departamento de Fitotecnia, BR 465 Km 7, Campus Universitário, CEP 23851-970, Seropédica-RJ, Brasil. Fone: (21) 3787-3755 Ramal: 221. Fax: (21) 3787-3755. E-mail: masv@ufrrj.br

⁴ Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP), Instituto de Biociências, Distrito de Rubião Júnior, S/N. CEP: 18618-970, Botucatu-SP, Brasil. E-mail: mingo@ibb.unesp.br; ducatti@ibb.unesp.br

⁵ Bolsista de Produtividade em Pesquisa do CNPq

INTRODUÇÃO

A figueira é cultivada em cerca de 40 países, tendo como principais países produtores do fruto a Turquia, Portugal, Grécia, Itália, Espanha, Argélia e Marrocos. O Brasil é o maior produtor e o segundo maior exportador de figo *in natura* no mundo, superado apenas pela Turquia (FAO, 2009; IBRAF, 2007).

No Brasil, a figueira é cultivada com o emprego de uma única cultivar, a Roxo de Valinhos, caracterizada por apresentar grande valor econômico, rusticidade, elevado vigor e produtividade, além de boa adaptação às podas drásticas. Seus frutos podem ser utilizados tanto para o consumo *in natura* como para a indústria (Dalastra et al., 2009). A colheita brasileira do figo ocorre num período de entressafra da produção da fruta fresca no Hemisfério Norte e nos demais países do Mercosul. Assim, são amplas as possibilidades de exportação, pois o produto brasileiro entra no mercado internacional a partir de dezembro, logo após a safra dos países mediterrâneos (Francisco et al., 2005; IBGE, 2009).

Os estudos sobre a economia de carboidratos para a produção de espécies hortícolas são de grande importância, particularmente na fruticultura, devido ao potencial de modificação na alocação de carbono na planta, com reflexos no aumento ou diminuição da produção de frutos comerciais. Estas alterações são influenciadas diretamente pelas práticas culturais de determinada cultura que causam efeitos significativos na translocação e alocação de carbono fixado durante o processo fotossintético. Esses efeitos visam à obtenção de frutos em quantidade e qualidade, sem alternância de produção.

O estudo de translocação e alocação de fotoassimilados em plantas iniciaram-se na década de 60, com o uso do carbono radioativo ^{14}C (Xavier et al., 2007; Koch & Schrader, 1984). Contudo, problemas relacionados à legislação e risco de contaminação humana limitaram o uso dessa técnica. Nesse contexto, a utilização dos isótopos estáveis, por serem de ocorrência natural no ambiente, substituiu o uso do radioisótopo ^{14}C e passou a ser uma das ferramentas empregadas nos estudos com marcadores naturais para a indicação de processos metabólicos, principalmente em plantas perenes como as fruteiras (Matsuura et al., 2001; Zhang et al., 2005; Simkhada et al., 2007; Lanigan et al., 2008; Baptist et al., 2009).

Apesar de a figueira encontrar condições satisfatórias para o seu desenvolvimento, seu cultivo vem sendo feito de maneira tradicional, sem muitas inovações ou melhorias técnicas (Francisco et al., 2005; Giacobbo et al., 2007). Todavia, as perspectivas e possibilidades de expansão do cultivo da figueira no Estado de São Paulo são promissoras, com um potencial expansivo de produção no interior paulista, principalmente em função da boa adaptação da cultura (Dalastra et al., 2009; Souza et al., 2009) e da proximidade do mercado consumidor, além das significativas exportações de figo ao natural.

Desse modo, o trabalho teve por objetivo determinar a alocação dos fotoassimilados e a relação fonte-dreno da figueira cv. Roxo de Valinhos, em condições de campo, usando o ^{13}C isótopo estável como traçador.

MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos em área experimental em Botucatu-SP. As coordenadas geográficas locais são: 22° 52' 47" S, 48° 25' 12" O e altitude de 810 m. O tipo climático predominante no local, baseado no sistema Internacional de Köppen, está incluído no tipo Cfa, caracterizado como temperado quente (mesotérmico) com chuvas no verão e seca no inverno, e precipitação e temperatura média anual de 1.530 mm e 21°C, respectivamente (Cunha & Martins, 2009).

O solo da área onde as plantas estavam instaladas foi classificado como Nitossolo Vermelho (Embrapa, 2006). A implantação do pomar ocorreu em setembro de 2001, no espaçamento de 3 x 2 m. As plantas receberam tratamentos culturais como poda de formação, frutificação e desbrotas com a finalidade de adquirirem a conformação de 6 a 9 ramos produtivos, bem como adubações e correções de pH, com base na análise do solo (Campo Dall'Orto et al., 1996).

Determinou-se previamente, através das trocas gasosas, com um medidor aberto portátil de fotossíntese IRGA, modelo LI-6400 (LI-COR), a principal folha fotossinteticamente ativa, sendo a quarta folha completamente expandida a contar do ápice do ramo, totalmente exposta à radiação solar, no período das 9 h às 11 h da manhã (Silva et al., 2010).

Essa folha foi colocada em uma câmara de acrílico com as seguintes dimensões: 28,0 cm de comprimento x 35 cm de largura x 4,0 cm de altura x 0,5 cm de espessura, perfazendo um volume de 4000 cm³. Nesta câmara ocorreu a injeção do gás enriquecido através de um dispositivo que regula o direcionamento do fluxo de um cilindro de $^{13}\text{CO}_2$ para uma seringa e, posteriormente, da seringa para a câmara, introduzindo-se 8,0 ml de $^{13}\text{CO}_2$, a 99 átomos %. Desta forma, de cada 100 átomos de CO_2 deste gás, 99% dos átomos são formados por ^{13}C e 1% de ^{12}C , que propiciaram um $\delta^{13}\text{C}$ de 35.693,27‰ de ^{13}C (29,19 átomos % de ^{13}C em excesso). O tempo de enriquecimento da folha foi de 30 minutos, e após este período a câmara foi retirada.

A câmara de acrílico era completamente vedada e, para mantê-la desta forma, o pecíolo da folha foi envolto em pomada vaselina, de forma a ocupar todo o espaço entre ele e a câmara, para evitar que houvesse a difusão do ar enriquecido da câmara para o ambiente.

No campo, as folhas foram colocadas na câmara entre os horários de 09h00min e 11h00min, para maior eficiência fotossintética, de forma que a câmara não recebesse as maiores taxas instantâneas de radiação solar global diária, que provocaria a inibição da fotossíntese com a elevação da temperatura.

As plantas de figueira, para a obtenção da relação fonte e dreno, foram arrancadas 24 horas após o tempo de alimentação com o gás contendo ^{13}C , sendo que todas as partes (folhas, brotações, frutos, meristema, ramos, caule e sistema radicular) foram imediatamente mergulhadas em nitrogênio líquido (-196°C), para a morte celular. As amostras foram colocadas em estufas com circulação de ar forçado a 65°C por 72 horas, para secagem. Realizou-se a moagem com o moinho criogênico (Spex – Modelo 6700), no qual as amostras foram colocadas em tubos individualizados, imersas

em nitrogênio líquido para a obtenção de um material com finíssima granulometria, permitindo perfeita homogeneização. Posteriormente, retirou-se de cada amostra uma alíquota de 50-70 µg que foi acondicionada em cápsulas de estanho, com 6 x 4 mm (Modelo D1106-Elemental Microanalysis Limetd).

As amostras foram colocadas no analisador elemental (Carlo Erba EA 1108 – Fisons, Milão – Itália) e, através de combustão, foram liberados CO₂ e N₂ separados na coluna de cromatografia. O CO₂ foi então transferido para o ConFlo (Finnigan Mat – Alemanha) para o ajuste da altura, em volts da amostra e do padrão. Após este ajuste a amostra foi levada para o espectrômetro de massas para razões isotópicas (IRMS) (Modelo Delta S - Finnigan Mat – Alemanha), no qual a razão ¹³C/ ¹²C foi determinada e expressa em ‰, notação relativa ao padrão PDB, dada por:

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{R_{\text{AMOSTRA}} - R_{\text{PADRÃO}}}{R_{\text{PADRÃO}}} \times 10^3 \quad (\text{eq. 1})$$

em que: R é a razão isotópica obtida entre o isótopo pesado sobre o isótopo leve (¹³C/¹²C) da amostra e do padrão, respectivamente. Como os valores numéricos das diferenças são pequenos, costuma-se multiplicar a expressão por 1000, obtendo-se a terminologia em *delta per mil* [‰(amostra, padrão)].

Foram seccionadas as seguintes partições das plantas: gema apical, folha recém-aberta, folha fotossinteticamente ativa de cada nó em todo o ramo, brotações laterais, e frutos, sendo os ramos divididos em três partes (apical, mediana e basal), mantendo a igualdade no número de nós entre as partes. Os dois ramos partiram do mesmo resíduo de poda (parte lenhosa resultante das podas anteriores, que deu origem aos ramos conduzidos). Sequencialmente foram seccionados: o caule, epiderme do caule, raiz primária (diâmetro maior que 40 mm até o caule), raízes secundárias (diâmetro entre 40 e 15 mm) e terciárias (diâmetro compreendido entre 15 e 2 mm), sendo estas últimas subdivididas em grossa, média e fina, e as radículas (diâmetros menores que 2 mm).

Para a avaliação da variação natural isotópica, consideraram-se os ramos originários da mesma seção podada, possuindo em média 1,470 ± 0,071 m de comprimento e 36,50 ± 2,21 entrenós. O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado, com avaliação dos seguintes tratamentos: T1- planta com ausência de drenos (frutos e brotação); T2- planta com presença do dreno fruto; T3- planta com presença do dreno broto; e T4- planta com a presença dos dois drenos, considerando-se quatro plantas (repetições) com quatro ramos cada.

Os resultados foram submetidos à análise de variância e, quando significativas, as médias foram inicialmente comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. Com a definição da régua isotópica, as diferenças foram comparadas pelo teste Duncan a 5% de probabilidade, considerando os valores da variação natural como referência.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O indicador do processo de assimilação de carbono como um todo é a razão isotópica entre ¹³C e ¹²C na matéria seca das plantas, registrada em partes por mil, tendo por referência um padrão. O ¹³CO₂ é encontrado em uma concentração de aproximadamente 1,1‰ em relação ao ¹²CO₂ na atmosfera. A ocorrência do ¹³C na massa vegetal é baixa, porque durante a carboxilação, o ¹²C é favorecido pelas enzimas. A Rubisco favorece mais fortemente o ¹²C, discriminando mais o ¹³C, quando comparada com a PEP-carboxilase (-28‰ e -9‰, respectivamente), comparando enzimas de plantas C₃ e C₄ (Farquhar et al., 1989).

Os órgãos jovens dos ramos como as folhas recém abertas, gema apical e frutos, apresentaram valores isotópicos médios de -28,18‰; -28,23‰ e -28,40‰, respectivamente, sendo estes valores superiores de δ¹³C nos drenos (Tabela 1). Nas folhas fisiologicamente maduras dos nós em que haviam frutos, foram observados os menores valores

Tabela 1. Distribuição natural dos valores de δ¹³C nas partes vegetativas dos ramos da figueira 'Roxo de Valinhos'. FCA/UNESP, Botucatu-SP, 2008

Table 1. Natural distribution of the δ¹³C values in the vegetative parts of the branches of the fig tree 'Roxo de Valinhos'. FCA/UNESP, Botucatu, São Paulo, Brazil, 2008

| Partição da planta | Posição no ramo | Ramo 1 | | | Ramo 2 | | |
|--------------------|-----------------|-------------------------|-------------------------|---------------|-------------------------|-------------------------|---------------|
| | | Número de constituintes | δ ¹³ C médio | Desvio-padrão | Número de constituintes | δ ¹³ C médio | Desvio-padrão |
| Meristema apical | AP** | 1 | -28,62 a | - | 1 | -28,23 a | - |
| FRA* | AP | 2 | -28,18 a | 0,08 | 2 | -28,63 a | 0,02 |
| Folhas | AP | 8 | -29,23 a | 0,18 | 12 | -29,15 a | 0,17 |
| Folhas | MED** | 12 | -29,62 a | 0,52 | 9 | -29,92 a | 0,39 |
| Folhas | MED/BA | 8 | -29,87 a | 0,33 | 6 | -30,41 a | 0,15 |
| Frutos | MED | 7 | -28,40 a | 0,14 | 4 | -28,61 a | 0,12 |
| Brotações | AP/MED | - | - | - | 3 | -29,98 a | 0,20 |
| Média | | | -28,98 ± 0,69 | | | -29,28 ± 0,85 | |

Médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem pelo teste Tukey (p<0,05)

* FRA: folha recém aberta; ** Posição no ramo – AP: apical; MED: mediana; BA: basal

isotópicos naturais, evidenciando a discriminação do ^{13}C pelo complexo sistema enzimático destas folhas para a formação dos frutos.

A diferença dos valores isotópicos entre os ramos não foi significativa, contudo, o ramo 02 apresentou constituintes com valores isotópicos (-29,28‰) levemente inferiores quando comparados com o ramo 01 (-28,98‰), sugerindo leve diluição isotópica devido às diferentes idades fenológicas existentes entre os ramos. No ramo 02, os frutos apresentaram maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ (-28,40‰) quando comparados com as brotações (-29,98‰), mostrando a diluição isotópica que ocorre naturalmente entre os drenos da própria planta.

As plantas estudadas possuíam 07 anos de idade, e poderia ser esperado que os órgãos como o caule e as raízes primárias, fenologicamente mais velhos, apresentassem uma diferença significativa do valor do $\delta^{13}\text{C}$ médio dessas partes para as fenologicamente mais jovens, como as radículas e partes apicais dos ramos que estão em constante crescimento, contudo, foi observado pequeno gradiente na distribuição natural no valor do $\delta^{13}\text{C}$ (Tabela 2). No entanto, o valor isotópico médio -28,94 ± 0,35‰ verificado para os resíduos da poda, diferiu dessa tendência, pelo fato do agrupamento equivaler a resíduos de tecidos vegetais de 5 anos de poda sucessivos.

Não foram verificadas diferenças entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ das partes vegetativas (Tabela 1) e lenhosas (Tabela 2), apresentando média geral de -29,13 ± 0,46‰. Por esse motivo, o intervalo de confiança, calculado para se determinar o valor limite inferior, para o valor do enriquecimento relativo da razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ das distintas partes foi o mesmo.

O limite mínimo do $\delta^{13}\text{C}$ foi determinado considerando-se as propriedades básicas de intervalos de confiança (Devore, 2006):

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

em que: Lm – valor limite mínimo do $\delta^{13}\text{C}$; IC – valor do intervalo de confiança, ao nível de 1% de probabilidade.

O valor de Lm obtido foi: $Lm = -29,13\text{‰} - (-0,88\text{‰}) = -28,25\text{‰}$.

Tabela 2. Distribuição natural do valor $\delta^{13}\text{C}$ nas partes lenhosas da figueira 'Roxo de Valinhos'. FCA/UNESP, Botucatu-SP, 2008

Table 2. Natural distribution of the $\delta^{13}\text{C}$ value in the woody parts of the fig tree 'Roxo de Valinhos'. FCA/UNESP, Botucatu, São Paulo, Brazil, 2008

| Parte da planta | Número de constituintes | $\delta^{13}\text{C}$ médio | Desvio-padrão |
|----------------------|-------------------------|-----------------------------|---------------|
| Ramo – parte apical | 2 | -29,08 a | 0,35 |
| Ramo – parte mediana | 2 | -29,14 a | 0,13 |
| Ramo – parte basal | 2 | -29,43 a | 0,41 |
| Resíduo de poda | 5 | -28,94 a | 0,35 |
| Caule | 2 | -29,45 a | 0,05 |
| Raiz primária | 1 | -29,48 a | - |
| Raiz secundária | 3 | -29,29 a | 0,15 |
| Raiz terciária | 3 | -29,12 a | 0,08 |
| Radículas | 1 | -29,09 a | - |
| Média total | | -29,22 | 0,19 |

Médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem pelo teste Tukey ($p < 0,05$)

Como a precisão do espectrômetro de massa $^{13}\text{CO}_2$ utilizado era de ±0,2‰, o limite mínimo determinado de $\delta^{13}\text{C}$ seria de -28,25‰ - (0,2‰) = -28,05‰. Porém, como o menor valor do enriquecimento natural de $\delta^{13}\text{C}$ obtido nas determinações das amostras avaliadas no experimento foi de -28,12‰ (não apresentado nas tabelas por ser valor absoluto de uma amostra), sendo, portanto, 0,13‰ inferior ao limite mínimo calculado, o limite mínimo de $\delta^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$ considerado para maior segurança na identificação do enriquecimento em ^{13}C foi de -28,05‰ - (-0,13‰) = -27,92‰.

Dessa forma, o valor do limite mínimo correspondeu ao novo padrão para a determinação do enriquecimento ou não das amostras em ^{13}C , permitindo inferir que as amostras que apresentaram valores maiores que -27,92‰ indicam estarem mais ricas em ^{13}C do que o padrão, sendo este enriquecimento reflexo da translocação e alocação dos fotoassimilados enriquecidos em ^{13}C , produzidos pelas folhas marcadas, sugerindo que essas amostras são consideradas drenos para a folha fonte marcada (alimentada com $^{13}\text{CO}_2$).

Na régua isotópica (Figura 1), estes dados são facilmente visualizados. As plantas foram enriquecidas na transição entre o verão e o outono de 2008, sendo os tratamentos 4 e 2 enriquecidos no dia 17/03 e o Tratamento 3 e 1 enriquecidos no dia 16/03. Os dados de temperatura do ar e radiação solar global, medidos a cada 15 minutos no ambiente externo à câmara de enriquecimento, são apresentados na Figura 2.

Foram observadas variações de temperatura dentro da câmara de enriquecimento em relação ao ambiente externo, todavia, estas variações não impediram a assimilação de CO_2 e do carbono marcado. Na planta somente com brotações (T3), houve incremento de 4,5°C, do momento inicial ao final do enriquecimento dentro da câmara e em relação à temperatura externa, sendo a temperatura dentro da câmara, em média, 3,5°C superior. Para a planta sem drenos (T1), foi verificado aumento de 6,5°C entre o início e o fim do enriquecimento dentro da câmara, sendo a temperatura dentro da câmara, em média, 6,9°C superior à temperatura ambiente. Neste último caso, a média de temperatura dentro da câmara foi de 26,8°C, não prejudicando as enzimas que atuam no processo fotossintético, corroborando os dados supracitados por Königshofer et al. (2008). Esta diferença no incremento de temperatura dentro da câmara de 2,4°C entre os dois enriquecimentos é justificável pelo aumento da radiação solar global na parte final do enriquecimento da planta sem drenos, observado na Figura 2B.

No tratamento em que os drenos foram os frutos, ocorreu aumento de 2,5°C entre o início e o final do enriquecimento dentro da câmara, sendo a temperatura dentro da câmara, em média, 2,3°C superior à temperatura externa. Já para a planta com brotações e frutos, houve aumento de 3,0°C do início ao fim do enriquecimento dentro da câmara. Em média, a temperatura dentro da câmara foi 6,8°C superior à temperatura ambiente (26,5°C), causado pelo aumento instantâneo da radiação solar global ao final do enriquecimento (aproximadamente 0,4 W m⁻²).

A exposição à luz solar plena pode levar ao aumento significativo na temperatura foliar que, eventualmente, causa quedas drásticas no potencial hídrico da folha e intensifica

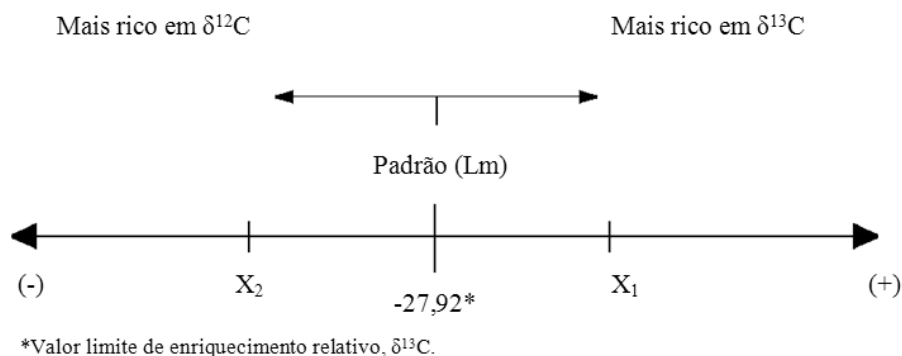


Figura 1. Régua isotópica, indicando os sentidos do enriquecimento em ^{13}C , em relação ao padrão numérico Lm, em que X_1 representa as amostras comparadas ao padrão Lm

Figure 1. Isotopic ruler, indicating the directions of the enrichment in ^{13}C , in relation to the Lm numerical standard, in which X_1 represents the samples compared to the Lm standard

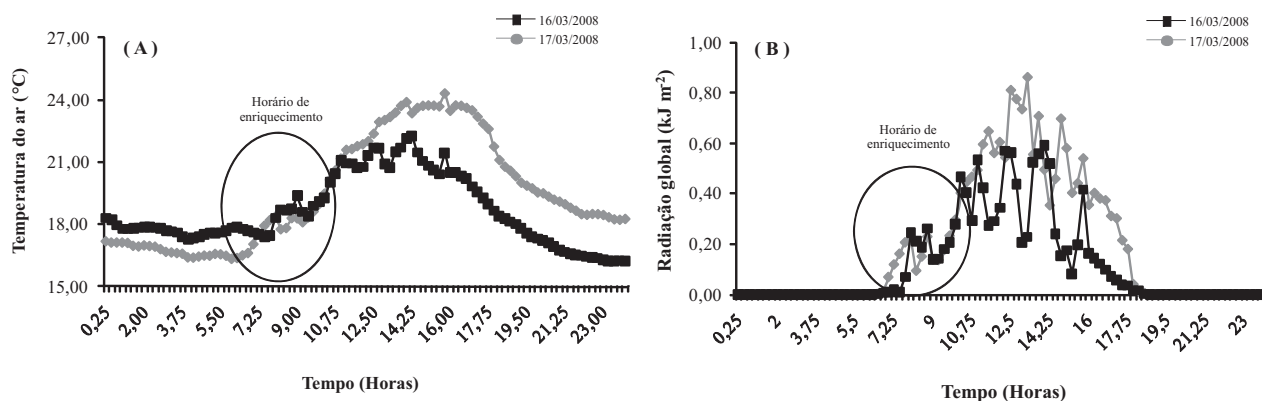


Figura 2. Valores médios de 30 minutos de temperatura (A) e radiação solar global (B) coletados nos dias 16 e 17 de março de 2008. Fonte: Departamento de Recursos Naturais – FCA/ UNESP, Botucatu/SP

Figure 2. Mean values of 30 minutes of temperature (A) and global solar radiation (B) collected on March 16 and 17, 2008. Source: Departamento de Recursos Naturais – FCA/ UNESP, Botucatu, São Paulo, Brazil

os efeitos da fotoinibição (Dias & Marengo, 2007). As temperaturas consideradas moderadamente altas (35 a 42°C) podem causar danos diretos à fotossíntese (Wise et al., 2004), por provocarem mudanças na membrana do tilacóide e alterar as propriedades físico-químicas e também a organização funcional dessas estruturas celulares (Streit et al., 2005). Em elevadas temperaturas, a taxa máxima de assimilação de carbono pode ser inibida por diminuir a condutância estomática (Takagi et al., 2009). Além disso, altas temperaturas podem levar ao aumento da respiração mitocondrial e da fotorespiração.

Os valores positivos encontrados no ramo em que a folha adulta foi enriquecida com ^{13}C (Tabela 3) indicam que o ápice meristemático da planta sem drenos é o principal local de demanda de fotoassimilados da planta como um todo. Nesse sentido, é possível inferir que, mesmo durante a fase reprodutiva, a planta não cessa o seu crescimento, pois os

carboidratos tornaram-se substratos universais para a respiração e o ponto de partida para diferentes biossínteses.

Houve variação do enriquecimento relativo de $\delta^{13}\text{C}$ apenas no ramo onde se encontrava a folha marcada e nas radículas, mostrando que, apesar das conexões vasculares existentes entre os ramos, a translocação de fotoassimilados produzidos por um ramo não é alocado para outro ramo, mesmo que possa haver divisão no resíduo de poda. Nos demais ramos (2, 3 e 4), em todas as partições estudadas, de acordo com a régua isotópica (Figura 1), não houve enriquecimento relativo.

O maior enriquecimento das partes aclorofiladas (parte lenhosa) foi encontrado no sistema radicular, mais especificamente nas radículas, que são órgãos de reserva da planta. Conforme constatado por Matsuura et al. (2001) a exposição de folhas de *Ficus carica* L. ‘Masui Daufine’ a $^{13}\text{CO}_2$ em outubro mostraram ^{13}C -fotoassimilados armazenados

Tabela 3. Enriquecimento relativo de $\delta^{13}\text{C}$ nas partições de figueiras 'Roxo de Valinhos', considerando-se a ausência de drenos, somente brotações, somente frutos e com brotações e frutos. FCA/UNESP, Botucatu-SP, 2008

Table 3. Relative enrichment of $\delta^{13}\text{C}$ in the partitions of the fig tree 'Roxo de Valinhos', considering the absence of drains, only shoots, only fruits and with shoots with fruits. FCA/UNESP, Botucatu, São Paulo, Brazil, 2008

| Partição | Ausência de drenos | | | | Brotações | | | |
|-----------------------|--------------------|----------|----------|----------|--------------------|----------|----------|----------|
| | Ramo 1 | Ramo 2 | Ramo 3 | Ramo 4 | Ramo 1 | Ramo 2 | Ramo 3 | Ramo 4 |
| Parte apical do ramo | -21,83 a | -28,47 b | -28,50 b | -28,36 b | -19,00 a | -28,55 b | -28,38 b | -28,27 b |
| Parte mediana do ramo | -24,63 a | -28,52 b | -28,66 b | -28,56 b | -25,37 a | -28,66 b | -28,57 b | -28,54 b |
| Parte basal do ramo | -26,45 b | -28,75 b | -28,61 b | -28,47 b | -26,55 b | -28,57 b | -28,42 b | -28,82 b |
| Gema apical | 118,30 a | -28,84 b | -28,40 b | -28,31 b | 9,17 a | -28,46 b | -27,86 b | -28,17 b |
| Folha 1 | 68,21 a | -28,95 b | -29,61 b | -28,89 b | 52,57 a | -28,96 b | -29,63 b | -28,53 b |
| Folha 2 | -25,88 a | -30,11 b | -29,49 b | -30,43 b | -6,41 a | -29,07 b | -29,11 b | -28,73 b |
| Folha 3 | -28,76 b | -29,64 b | -28,61 b | -28,61 b | -29,22 b | -29,07 b | -28,46 b | -29,23 b |
| Folha 4 | 132,16* a | -29,57 b | -29,24 b | -29,54 b | 55,94* a | -29,71 b | -28,61 b | -28,51 b |
| Folha 5 | -29,01 b | -29,00 b | -29,52 b | -28,55 b | -28,83 b | -28,89 b | -28,55 b | -28,73 b |
| Folha 6 | -28,56 b | - | -28,88 b | -28,56 b | -28,98 b | -29,13 b | -28,56 b | -28,76 b |
| Folha 7 | -28,37 b | - | -29,02 b | -28,09 b | -28,68 b | - | -28,09 b | - |
| Folha 8 | - | - | - | - | -28,64 b | - | - | - |
| Brotação 1 | - | - | - | - | -18,76 a | - | -29,83 b | -29,84 b |
| Brotação 2 | - | - | - | - | - | - | -29,91 b | -29,69 b |
| Brotação 3 | - | - | - | - | - | - | -30,30 b | -29,32 b |
| Brotação 4 | - | - | - | - | - | - | -29,78 b | -29,07 b |
| Resíduo de poda 1 | - | -28,26 b | - | - | - | -27,50 b | - | - |
| Resíduo de poda 2 | - | -28,57 b | - | - | - | -28,53 b | - | - |
| Caulé | - | -28,42 b | - | - | - | -28,26 b | - | - |
| Raiz primária | - | -28,03 b | - | - | - | -28,06 b | - | - |
| Raiz secundária | - | -28,26 b | - | - | - | -28,25 b | - | - |
| Raiz terciária | - | -28,26 b | - | - | - | -28,17 b | - | - |
| Radicelas | - | -16,50 a | - | - | - | -26,92 b | - | - |
| | Frutos | | | | Brotações e frutos | | | |
| Parte apical do ramo | -14,85 a | -28,1 b | -28,28 b | -28,37 b | -23,54 a | -28,76 b | -28,83 b | -29,00 b |
| Parte mediana do ramo | -30,26 b | -28,18 b | -28,3 b | -28,31 b | -27,26 b | -28,71 b | -29,11 b | -28,59 b |
| Parte basal do ramo | -17,92 a | -28,53 b | -28,31 b | -28,82 b | -27,18 b | -29,15 b | -29,09 b | -28,69 b |
| Gema apical | 119,51 a | -27,6 b | -28,83 b | -27,78 b | 48,97 a | -28,01 b | -28,24 b | -28,92 b |
| Folha 1 | 371,19 a | -28,53 b | -28,41 b | -27,64 b | 155,59 a | -28,58 b | -28,62 b | -29,14 b |
| Folha 2 | -28,85 b | -28,99 b | -29,7 b | -29,17 b | 27,46 a | -26,24 b | -29,99 b | -29,42 b |
| Folha 3 | -28,85 b | -29,78 b | -29,3 b | -28,69 b | -29,69 b | -29,41 b | -29,21 b | -30,10 b |
| Folha 4 | 218,68* a | -29,28 b | -29,21 b | -28,97 b | 111,42* a | -29,96 b | -29,40 b | -30,19 b |
| Folha 5 | -27,79 b | -29,59 b | -28,14 b | -27,66 b | -28,50 b | -29,06 b | -28,80 b | -30,31 b |
| Folha 6 | -28,48 b | -28,38 b | -28,55 b | -28,59 b | -29,33 b | -29,34 b | -29,03 b | -29,68 b |
| Folha 7 | - | -28,58 b | - | - | -28,98 b | -28,98 b | - | -29,99 b |
| Folha 8 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Fruto 1 | -27,00 b | -27,56 b | - | - | -23,75 a | - | - | - |
| Fruto 2 | -25,33 a | -27,74 b | - | - | - | - | - | - |
| Fruto 3 | -27,87 b | - | - | - | - | - | - | - |
| Brotação 1 | - | - | - | - | -30,85 b | -30,40 b | -31,15 b | -30,21 b |
| Brotação 2 | - | - | - | - | -31,09 b | -30,87 b | -30,09 b | -30,29 b |
| Brotação 3 | - | - | - | - | - | - | -30,72 b | -30,32 b |
| Brotação 4 | - | - | - | - | - | - | -30,82 b | -30,82 b |
| Brotação 5 | - | - | - | - | - | - | - | -29,88 b |
| Resíduo de poda 1 | -27,57 b | -28,77 b | - | - | - | - | - | - |
| Resíduo de poda 2 | -28,88 b | -27,78 b | - | - | - | - | - | - |
| Caulé | -28,63 b | -28,89 b | - | - | - | - | - | - |
| Raiz primária | -27,58 b | -28,06 b | - | - | - | - | - | - |
| Raiz secundária | -28,15 b | -28,25 b | - | - | - | - | - | - |
| Raiz terciária | -28,84 b | -28,17 b | - | - | - | - | - | - |
| Radicelas | -17,05 a | -28,71 b | - | - | - | - | - | - |

* Folha marcada; Médias seguidas pela letra "b" na coluna não diferem dos valores da variação natural pelo teste Duncan ($p < 0,05$)

durante o período de dormência e remobilizados na primavera seguinte. O excesso de átomos % ^{13}C durante o período de dormência foi elevado nas raízes que apresentaram o menor diâmetro, decrescendo seguidamente por raízes finas, raízes de tamanho intermediário (médio), raízes com maior diâmetro, tronco, ramos de dois anos de idade e ramos de um ano de idade.

Notou-se que a alocação de fotoassimilados em plantas com ausência de órgãos drenos aconteceu para todas as partes da planta, possibilitando o estoque de reservas em órgãos como ramos e raízes. Estas reservas podem ser o amido e a sacarose, sendo o primeiro o carboidrato de reserva mais abundante encontrado em folhas, diferentes hastes e raízes, flores, frutos e sementes, utilizado como fonte de energia durante períodos de dormência, estresse ou início de crescimento (Holtekjølen et al., 2008).

Observou-se que na planta onde os drenos foram as brotações, as partições mantiveram o mesmo padrão de distribuição ao longo de toda a planta, ou seja, o marcador na forma de CO_2 foi detectado apenas no ramo que possuía a 4ª folha enriquecida (Tabela 3). A brotação presente neste ramo apresentou valores isotópicos que a caracterizou como enriquecida, contudo, notou-se que houve grande diluição isotópica na presença das demais brotações da planta, pois a mesma quantidade de carbono-13 foi aplicada nas quatro plantas estudadas e, nesta planta em particular, menores valores isotópicos foram constatados.

Neste tratamento ocorreu uma mudança da relação fonte e dreno, visto que na presença de maior número de brotações, a alocação de fotoassimilados para o sistema radicular diminuiu, não sendo evidenciados em nenhuma parte lenhosa da planta sinais de enriquecimento relativo com carbono-13. Segundo Foyer & Galtier (1996), este fenômeno pode ser influenciado por características morfológicas e fisiológicas da fonte (órgãos fotossintetizantes) e do dreno (órgãos consumidores dos metabólicos fotossintetizados, principalmente carboidratos). Toda a produção de fitomassa depende da atividade fotossintética da fonte, porém a assimilação do CO_2 é apenas um dos muitos fatores que influenciam o crescimento e desenvolvimento vegetal.

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

Fazendo-se uma análise da localização do dreno, os valores positivos podem ser vistos na parte apical do ramo (gema apical e folhas novas). A brotação com massa seca de 0,33 gramas e 15 mm de comprimento, que se encontrava no nó 15 do mesmo ramo, também apresentou valor isotópico caracterizado como enriquecido, entretanto com intensidade menor quando comparada com o ápice meristemático do ramo.

Para Coll et al. (2001), entre os fatores que definem a força do dreno, se destaca a proximidade, sendo que normalmente as fontes translocam nutrientes para os drenos que estão mais próximos delas. Uma consequência prática a isso é que folhas que sombreiam outras mais próximas dos drenos de interesse devem ser eliminadas. Como critério geral, as folhas da porção superior da planta costumam translocar nutrientes para as folhas novas e caules em crescimento e as folhas da porção basal tendem a exportá-los para o sistema radicular.

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

Observou-se ainda que, apesar da grande diluição isotópica existente no tratamento onde os drenos foram as brotações, as partes do ramo (apical, mediana e basal) ficaram levemente enriquecidas em relação ao padrão, bem como o resíduo de poda e as radículas. Este fato evidencia que, apesar de as brotações dos demais ramos (onde não houve enriquecimento) contribuírem para a diluição, existe uma grande força dos órgãos aclorofilados, caracterizando claramente as partições de movimentação dos fotoassimilados e os órgãos de reserva (radículas). Em relação a essas brotações, provavelmente são suas próprias folhas fontes que as sustentem, havendo um equilíbrio na rota de translocação da planta, restringindo-la a curtas distâncias.

Os resultados do enriquecimento relativo de $\delta^{13}\text{C}$ da planta que apresentava frutos como dreno são apresentados na Tabela 3. Dadas as condições de estudo, em que a mesma quantidade de ^{13}C foi injetada na câmara de enriquecimento para as quatro plantas e todas as plantas apresentavam o mesmo estágio fenológico, podemos considerar que, na comparação entre os drenos frutos com os drenos brotações, os frutos se apresentaram como drenos mais fortes do que as brotações, visto que foi observado o enriquecimento relativo de todos os frutos presentes na planta (em dois ramos distintos, porém pertencentes ao mesmo resíduo de poda), enquanto que apenas a brotação presente no ramo que continha a folha enriquecida apresentou valor isotópico superior ao limite mínimo para enriquecimento (Figura 1).

Valores isotópicos maiores podem ser vistos na parte apical, local este que apresentava folhas jovens em desenvolvimento, portanto dreno preferencial em relação ao fruto. Nas fontes, os mecanismos reguladores da alocação determinam as quantidades de carbono fixado, que serão armazenadas, normalmente como amido, metabolizadas nas células da fonte, ou imediatamente transportadas para os tecidos-dreno (Hopkins, 1995).

Houve um fracionamento isotópico do ^{13}C nesta planta, pois foi constatado o enriquecimento relativo dos demais ramos, principalmente nos tecidos novos quando comparados ao valor padrão delimitado pela régua isotópica (Figura 1). Provavelmente, este fenômeno foi causado pela renovação

constante da relação $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ através da assimilação e incorporação do CO_2 pelo ciclo de Calvin Benson.

Existe relativa competição entre os frutos drenos do ramo marcado, pois apresentavam o mesmo padrão de desenvolvimento, tendo o fruto 1 dimensões de 2,75 x 4,84 mm (diâmetros equatorial e longitudinal, respectivamente) e massa seca de 1,22 g; o fruto 2, dimensões de 2,76 x 4,90 mm e massa seca de 1,36 g; e o fruto 3, dimensões de 2,86 x 5,37 mm e massa seca de 1,49 g, permitindo evidenciar que a localização do dreno interferiu na alocação do fotoassimilado, visto que o fruto 2 estava na mesma filotaxia da 4ª folha alimentada (Tabela 3).

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

Na parte lenhosa da planta que apresentava apenas frutos como drenos, concentrou-se a maior quantidade de ^{13}C , quando comparada com os demais tratamentos, mantendo a tendência de armazenamento de fotoassimilados marcados nos ramos (apical e basal), bem como no sistema radicular, sendo as radículas o principal órgão armazenador de fotoassimilados da planta. Esses dados corroboram os encontrados por Simkhada et al. (2007), em raízes de *Diopyros kaki*, usando o ^{13}C como marcador.

A comparação das partes lenhosas dos tratamentos onde os drenos foram, separadamente, o fruto e a brotação, permitiu a constatação de uma elevação na diluição isotópica das plantas, pois nas partes lenhosas do tratamento brotação houve menor acúmulo de ^{13}C -fotossintatos, enquanto na presença de frutos houve maior acúmulo de fotoassimilados nas partes lenhosas, evidenciando que ocorreu maior taxa de renovação de CO_2 na massa vegetativa da planta onde existiam as brotações.

Durante o período de atividade fotossintética, o eventual excedente em compostos fotoassimilados produzidos pela planta fica imobilizado na forma de carboidratos insolúveis em órgãos aéreos e subterrâneos da planta, sendo, então, mobilizados gradativamente em carboidratos solúveis durante o período de dormência. Com o fim da dormência, essa mobilização é acelerada, sendo os carboidratos solúveis conduzidos para as gemas em brotação que, por sua vez, formarão novos ramos e folhas. Posteriormente, as flores e os frutos são supridos, seguidos pelo câmbio, por novas gemas em formação e, finalmente, pelos tecidos que servem como depósito de carboidratos em órgãos subterrâneos e aéreos da planta (Baptist et al., 2009).

Para Oliveira Júnior et al. (2007), a época da mobilização dos carboidratos presentes nos órgãos da planta está diretamente ligada aos eventos climáticos, sobretudo à temperatura, tendo grande importância nos estudos de adaptação de frutíferas de clima temperado. A intensidade dessa mobilização influencia, por sua vez, no desenvolvimento fenológico da planta, como no crescimento de ramos, no florescimento e na produção de frutos (Rodrigues et al., 2007).

Na planta com a presença de brotações e frutos, o dreno preferencial foi definido como o fruto, pelo maior valor isotópico (-23,75‰) quando comparado aos demais valores isotópicos das brotações (Figura 3D). Essas informações corroboram os relatos de Rena & Carvalho (2003) em cafeeiro, em que os frutos são drenos preferenciais de fotoassimilados no período reprodutivo, existindo elevado grau de dependência do estado nutricional da planta e da relação folha e fruto.

Nos processos físicos, segundo Ducatti et al. (2002), as pequenas diferenças de comportamento podem conduzir ao fracionamento isotópico, uma variação nas concentrações das várias espécies isotópicas ^{13}C ou ^{12}C em diferentes regiões de um sistema físico sujeito a determinado processo. Semelhantemente a este fato, na planta onde os drenos são os frutos e as brotações, ou seja, na presença de todos os órgãos da parte aérea da planta, a quantidade de ^{13}C aplicada diluiu-se com o ^{12}C ao longo de toda a massa seca, sendo isto evidenciado pelos baixos valores isotópicos de enriquecimento nas partes dos ramos, pois órgãos como caule e o sistema radicular praticamente não receberam fotoassimilados marcados com carbono-13, quando comparados com os demais tratamentos em que os valores isotópicos, no geral, se mantiveram mais elevados.

Os diferentes ramos da planta provavelmente são supridos de sua demanda de fotoassimilados pelas folhas existentes em cada ramo, ou seja, folhas de determinado ramo não são fontes de fotoassimilados para outro ramo onde a identificação de um tecido como fonte ou dreno depende da direção do transporte dos assimilados. Do ponto de vista bioquímico, as plantas exibem diferentes características de fonte (Zamski, 1995).

CONCLUSÕES

A planta, por ter o seu hábito de crescimento modificado pelas podas drásticas anuais, apresenta crescimento vegetativo e fase reprodutiva concomitantes. Existe preferência na alocação de ^{13}C para as partes meristemáticas, seguidas pelos órgãos reprodutivos, sendo o sistema radicular o principal órgão de reserva.

LITERATURA CITADA

- Baptist, F.; Tcherkez, G.; Aubert, S.; Pontailier, J.Y.; Choler, P.; Nogués, S. ^{13}C and ^{15}N allocations of two alpine from early and late snowmelt reflect their different growth strategies. *Journal of Experimental Botany*, v.60, n.9, p.2725-2735, 2009. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erp128>
- Campo Dall'Orto, F.A.; Cantarella, H.; Raij, B.V.; Piza Júnior, C.T. Frutas de clima temperado: II. Figo, maçã, marmelo, pêra e pêssego em pomar compacto. In: Raij, B. van; Cantarella, H.; Quaggio, J.A.; Furlani, A.M.C. (Eds). *Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo*. 2.ed. Campinas: IAC, 1996. p. 139-140. (Boletim Técnico, 100).

- Coll, J.B.; Rodrigo, G.N.; García, B.S.; Tamés, R.S. Fisiología vegetal. Madrid: Ediciones Pirámide, 2001. p.103-120.
- Cunha, A.R.; Martins, D. Classificação climática para os municípios de Botucatu e São Manuel. Irriga, v.41, n.1, p.1-11, 2009.
- Dalastra, I.M.; Pio, R.; Campagnolo, M.A.; Dalastra, G.M. Chagas, E.A.; Guimarães, V.F. Épocas de poda na produção de figos verdes 'Roxo de Valinhos' em sistema orgânico na região Oeste do Paraná. Revista Brasileira de Fruticultura, v.31, n.2, p.447-453, 2009. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452009000200019>
- Dantas, B.F.; Ribeiro, L.S.; Pereira, M.S. Teor de açúcares solúveis e insolúveis em folha de videiras, cv. Syrah, em diferentes posições no ramo e épocas do ano. Revista Brasileira de Fruticultura, v.29, n.1, p.42-47, 2007. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452007000100011>
- Devore, J.L. Probability and statistics for engineering and the sciences. [tradução Joaquim Pinheiro Nunes da Silva]. 6.ed. São Paulo: Pioneira Thomson Learning, 2006. 692p.
- Dias, D.P.; Marengo, R.A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. Pesquisa Agropecuária Brasileira, v.42, n.3, p.305-311, 2007. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2007000300001>
- Ducatti, C.; Carrijo, A.S.; Pezzato, A.C.; Mancera, P.F.A. Modelo teórico e experimental da reciclagem do carbono-13 em tecidos de mamíferos e aves. Scientia Agricola, v.59, n.1, p.29-33, 2002. <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90162002000100003>
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa. Centro Nacional de Pesquisas de Solos. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Brasília: Embrapa-SPI; Rio de Janeiro: Embrapa-Solos, 2006. 306p.
- Food And Agriculture Organization - FAO. Fig. <http://faostat.fao.org>. 13 ago. 2009.
- Farquhar, G.D.; Hubick, K.T.; Condon, A.G.; Richards, R.A. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In: Rundel, P.W.; Ehleringer, J.R.; Nagy, K.A. (Eds.) Stable isotopes in ecological research. New York: Springer-Verlag New York Inc., 1989. p.21-40.
- Foyer, C.H.; Galtier, N. Source-sink interaction and communication in leaves. In: Zamski, E.; Schaffer, A.A. (Eds.) Source-sink relations. New York: Marcel Dekker, 1996. p.311-340.
- Francisco, V.L.F.S.; Baptistella, C.S.L.; Silva, P.R. A cultura do figo em São Paulo. 2005. <http://www.todafruta.com.br>. 10 mai. 2007.
- Giacobbo, C.L.; Piccolotto, L.; Krüger, L.R.; Parisotto, E.; Tibola, C.; Fachinello, J.C. Cultivo da figueira conduzida em quatro diferentes densidades de plantio. Revista Brasileira de Agrociência, v.13, n.1, p.43-46, 2007.
- Holtekjølén, A.K.; Uhlen, A.K.; Knutsen, S.H. Barley carbohydrate composition varies with genetic and abiotic factors. Acta Agriculturae Scandinavica Section B- Soil and Plant Science, v.58, n.1, p.27-34, 2008. <http://dx.doi.org/10.1080/09064710601160037>
- Hopkins, W.G. Introduction to plant physiology. New York: John Wiley & Sons, 1995. 464p.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. Produção agrícola municipal. <http://www.ibge.gov.br>. 25 jul. 2009.
- Instituto Brasileiro de Frutas - IBRAF. Comparativos das exportações de frutas frescas, 2004/05. Arquivo estatístico IBRAF. <http://www.ibraf.org.br/ex-es>. 10 abr. 2007.
- Koch, K.E.; Schrader, L.E. ¹⁴C-photosynthate partitioning and translocation. In: Soybeans during reproductive development. Plant Physiology, v.75, n.4, p.1040-1043, 1984. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.75.4.1040>
- Königshofer, H.; Tromballa, H.W.; Löppert, H.G. Early events in signalling high-temperature stress in tobacco BY2 cells involve alterations in membrane fluidity and enhanced hydrogen peroxide production. Plant, Cell and Environment. v.31, n.12, p.1771-1780, 2008. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01880.x>
- Lanigan, G.J.; Betson, N.; Griffiths, H.; Seibt, U. Carbon isotope fractionation during photorespiration and carboxylation in Senecio. Plant Physiology, v.148, n.4, p.2013-2020, 2008. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.108.130153>
- Matsuura, K.; Tanabe, K.; Tamura, F.; Itai, A. Storage and translocation of ¹³C-photosynthates from 'Masui Daufine' fig (*Ficus carica* L.) leaves administrated ¹³CO₂ in autumn. Journal of Japanese Society for Horticultural Science, v.70, n.1, p.66-71, 2001. <http://dx.doi.org/10.2503/jjshs.70.66>
- Oliveira Júnior, L.F.G.; Smith, R.E.B.; Reis, F.O.; Campostrini, E.; Pereira, M.G. Diferenças fisiológicas entre genótipos de milho doce (*su-1*) e o milho comum durante o desenvolvimento. Scientia Agrária, v.8, n.4, p.351-356, 2007.
- Rena, A.B.; Carvalho, C.H.S. Causas abióticas da seca de ramos e morte de raízes em café. In: Zambolin, L. (Org.). Produção integrada de café. Viçosa: UFV, 2003. p.197-222.
- Rodrigues, R.C.; Mourão, G.B.; Valinote, A.C.; Herling, V.R. Reservas orgânicas relação parte aérea - raiz e C - N e eliminação do meristema apical do capim - Xaraés sob doses de nitrogênio e potássio. Ciência Animal Brasileira, v.8, n.3, p.505-514, 2007.
- Silva, A.C.; Leonel, S.; Souza, A.P.; Domingos, J.R.; Ducatti, C. Trocas gasosas e ciclo fotossintético da figueira 'Roxo de Valinhos'. Ciência Rural, v.40, n.6, p.1270-1276, 2010. <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782010000600005>
- Simkhada, E.P.; Sekozawa, Y.; Sugaya, S.; Gemma, H. Translocation and distribution of ¹³C-photosynthates in 'Fuyu' persimmon (*Diospyros kaki*) grafted onto different rootstocks. Journal of Food, Agriculture & Environment. v.5, n.1, p.184-189, 2007.
- Souza, A.P.; Silva, A.C.; Leonel, S.; Escobedo, J.F. Temperaturas basais e soma térmica para a figueira podada em diferentes épocas. Revista Brasileira de Fruticultura, v.31, n.2, p.314-322, 2009. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452009000200005>
- Streit, N.M.; Canterle, L.P.; Canto, M.W.; Hecktheuer, L.H.H. As clorofilas. Ciência Rural, v.35, n.3, p.748-755, 2005. <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782005000300042>
- Takagi, M.; El-Shemy, H.A.; Sasaki, S.; Toyama, S.; Kanai, S.; Saneoka, H.; Fujita, K. Elevated CO₂ concentration alleviates salinity stress in tomato plant. Acta Agriculturae Scandinavica Section B - Soil and Plant Science, v.59, n.1, p.87-96, 2009. <http://dx.doi.org/10.1080/09064710801932425>
- Thorpe, M.R.; Minchin, P E.H. Mechanisms of long and short-distance transport from sources to sinks. In: Zamski, E.;

- Schaffer, A.A. (Eds.). Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships. New York: Marcel Dekker, 1996. p.261-282.
- Wise, R.R.; Olson, A.J.; Schrader, S.M.; Sharkey, T.D. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown *Pima cotton* plants at high temperature. *Plant, Cell and Environment*, v.27, n.6, p.717-724, 2004. <http://dx.doi.org/10.1080/09064710801932425>
- Xavier, A.M.; Lima, A.G.; Vigna, C.R.M.; Verbi, F.M.; Bortoleto, G.G.; Goraieb, K.; Collins, C.H.; Bueno, M.I.M.S. Marcos da história da radioatividade e tendências atuais. *Química Nova*, v.30, n.1, p.83-91, 2007. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-40422007000100019>
- Zamski, E. Transport and accumulation of carbohydrates in developing seeds: the seed as a sink. In: Kigel, J.; Galili, G. (Eds.). Seed developing and germination. New York: Marcel Dekker, 1995. p.26-44.
- Zhang, C.; Tanabe, K.; Tamura, F.; Itai, A.; Wang, S. Spur characteristics, fruit growth and carbon partitioning in two late-maturing Japanese pear (*Pyrus pyrifolia*) cultivars with contrasting fruit size. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, v.130, n.2, p.252-260, 2005.