

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal



Tese

**ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS E DE PRODUÇÃO DE PLANTAS DE
MACIEIRAS CULTIVADAS EM DIFERENTES ALTITUDES NO SUL DO BRASIL**

CARLOS DAVI SANTOS E SILVA

Pelotas, 2015

CARLOS DAVI SANTOS E SILVA

**ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS E DE PRODUÇÃO DE PLANTAS DE
MACIEIRAS CULTIVADAS EM DIFERENTES ALTITUDES NO SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção de título de Doutor em Fisiologia Vegetal.

Orientador: Dr. Valmor João Bianchi

Coorientadores: Dr. Gabriel Berenhauser Leite
Dr. Marcelo Couto
Dr. Marcos Antonio Bacarin

Pelotas, 2015

Dados de catalogação na fonte:
Ubirajara Buddin Cruz – CRB-10/901
Biblioteca de Ciência & Tecnologia - UFPel

S586a Silva, Carlos Davi Santos e
Aspectos morfofisiológicos e de produção de plantas de
macieiras cultivadas em diferentes altitudes no sul do Brasil /
Carlos Davi Santos e Silva. – 89f. – Tese (Doutorado).
Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal.
Universidade Federal de Pelotas. Instituto de Biologia.
Pelotas, 2015. – Orientador Valmor João Bianchi ;
coorientadores Gabriel Berenhauser Leite, Marcelo Couto,
Marcos Antonio Bacarin.

1.Fisiologia vegetal. 2.*Malus domestica* Borkh. 3.Macieira.
4.Fotossíntese.5.Teor de carboidratos. 6.Estômatos.
I.Bianchi, Valmor João. II.Leite, Gabriel Berenhauser.
III.Couto, Marcelo. IV.Bacarin, Marcos Antonio. V.Título.

CDD: 583.22

CARLOS DAVI SANTOS E SILVA

**ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS E DE PRODUÇÃO DE PLANTAS DE
MACIEIRAS CULTIVADAS EM DIFERENTES ALTITUDES NO SUL DO BRASIL**

Tese aprovada, como requisito parcial, para obtenção do grau de Doutor em Fisiologia Vegetal, Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas.

Data da Defesa: 25 de setembro de 2015

Banca examinadora:

Prof. Dr. Valmor João Bianchi (Orientador)
Doutor em Agronomia pela Universidade Federal de Pelotas

Prof^a. Dr^a. Emanuela Garbin Martinazzo
Doutora em Fisiologia Vegetal pela Universidade Federal de Pelotas

Prof. Dr. Robson Ryu Yamamoto
Doutor em Agronomia pela University of Tsukuba (Japão)

Prof. Dr. Sidnei Deuner
Doutor em Agronomia (Fisiologia Vegetal) pela Universidade Federal de Lavras

A Deus e à minha família

Agradecimentos

Ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pelotas, pela acolhida e ajuda necessárias para a realização deste sonho.

À Universidade Federal de Sergipe e à Secretaria Estadual de Educação de Sergipe, minhas instituições de origem, pela liberação integral para realização do Doutorado.

Ao professor Valmor João Bianchi, pela orientação, amizade, confiança e por sempre se dispor a ajudar.

Ao professor Marcos Antonio Bacarin, pelo treinamento com o IRGA e por sempre ter atendido às minhas dúvidas.

Ao pesquisador Gabriel Leite, por ter aberto a possibilidade de desenvolvimento do projeto de tese junto à Estação Experimental de EPAGRI em Caçador.

Aos pesquisadores da EPAGRI-Caçador Marcelo Couto e José Luiz Petri, pelos ensinamentos, ajuda na condução dos trabalhos.

À química Bianca Schveitzer, por disponibilizar toda a estrutura do Laboratório de Ensaio Químico da Estação Experimental da EPAGRI-Caçador para a realização das análises e toda a ajuda durante as análises.

Aos funcionários do Laboratório de Ensaio Químico, Adelmo, Silmara e Vera, pela dedicação e disposição nas análises.

A todos do Laboratório de Pós-Colheita da EPAGRI-Caçador, pela ajuda na realização dos trabalhos.

A todos os demais funcionários da Estação Experimental de Caçador, pela ajuda na condução dos experimentos e também pela amizade e companheirismo.

Aos Senhores Adriano Costa e José Itamar Boneti, por gentilmente disponibilizarem seus pomares para realização dos meus experimentos.

À FINEP, pela ajuda financeira com deslocamentos, hospedagem, insumos e equipamentos.

A todos os colegas de curso que na época das disciplinas ajudaram para que a caminhada fosse menos árdua.

À Sandra Sacco, antiga secretária da pós, pela ajuda e amizade.

Ao AMIGO Silvestre Bezerra e sua esposa Lígia, pela amizade verdadeira.

Aos amigos Caroline Esperança, Cristhian Fenille e Gentil Gabardo, pela amizade e força nos trabalhos. Sem vocês as coisas teriam sido muito mais difíceis.

A toda minha família, especialmente minha esposa Andrea e meu filho João Henrique, que embarcaram comigo nessa travessia de águas desconhecidas, ajudaram a remar o barco, e estão desembarcando comigo após quatro anos.

Por fim agradeço a Deus, por sempre me guiar nessa vida, fazendo-me contornar os obstáculos para alcançar os meus objetivos.

Resumo

SILVA, Carlos Davi Santos e. **ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS E DE PRODUÇÃO DE PLANTAS DE MACIEIRAS CULTIVADAS EM DIFERENTES ALTITUDES NO SUL DO BRASIL.** 2015. 89f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2015.

Devido às diferenças de altitude entre as diversas regiões de cultivo de macieira no Brasil, conhecer as respostas fisiológicas das plantas nessas diferentes condições constituem-se questões relevantes a serem estudadas, uma vez que a altitude pode influenciar a interação das plantas com diversos fatores abióticos e bióticos, afetando o crescimento e o desenvolvimento das mesmas. Este trabalho teve por objetivos caracterizar a densidade de estômatos e as trocas gasosas em folhas, a dinâmica do teor de amido e da relação C/N em ramos do tipo brindila, bem como a produção e qualidade de frutos de macieiras cultivadas em três diferentes altitudes. O experimento foi conduzido em pomares localizados nas altitudes de 1.000, 1.200 e 1.400 metros, nos ciclos 2012/2013, 2013/2014 e 2014/2015. Utilizou-se as cultivares de macieiras (*Malus domestica* Borkh.) Fuji Suprema e Imperial Gala, com 7-8 anos de idade, enxertadas sobre M-9 e 2.500 plantas ha⁻¹. Durante os três ciclos produtivos foram avaliados o conteúdo de amido e a relação C/N em ramos do tipo brindila. Durante os ciclos 2013/2014 e 2014/2015 foram avaliadas as trocas gasosas em folhas de brindilas, o índice SPAD, produção e qualidade de frutos. Em dezembro de 2013 foi determinada a densidade de estômatos. Cada cultivar foi avaliada de forma independente e adotou-se o delineamento inteiramente casualizado com três tratamentos (1.000m, 1.200m e 1.400m de altitude) e sete repetições, sendo cada repetição representada por uma planta. Realizou-se a análise de variância dos dados e as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 5$). A cultivar Fuji Suprema apresentou densidade estomática crescente de acordo com a altitude, porém nenhuma alteração significativa foi identificada na cultivar Imperial Gala. De maneira geral, as diferenças nos parâmetros de trocas gasosas registradas entre cada altitude, dentro de cada época de avaliação, variaram principalmente em função das condições climáticas locais. A eficiência instantânea de carboxilação, no entanto, tendeu a ser maior com o aumento da altitude nas plantas de ambas as cultivares. Similar resposta foi identificada para o teor de amido nas brindilas, de ambas cultivares, porém foi observado que quanto maior a carga de frutos, menor foi o teor de amido nos ramos até a colheita. No geral o teor de amido e a relação C/N apresentaram uma relação diretamente proporcional com as variações na altitude dos pomares. A ocorrência de mancha de *Glomerella* na 'Imperial Gala' cultivada a 1.000m influenciou essas duas últimas variáveis. Os frutos de ambas as cultivares estudadas tenderam apresentar melhor qualidade nas maiores altitudes. Isso ficou evidenciado quando comparados a firmeza de polpa e o teor de sólidos solúveis totais.

Palavras-chave: *Malus domestica* Borkh., fotossíntese, teor de carboidratos, estômatos.

Abstract

SILVA, Carlos Davi Santos e. **MORPHOPHYSIOLOGICAL ASPECTS AND PRODUCTION OF APPLE PLANTS GROWN AT DIFFERENT ALTITUDES IN SOUTHERN BRAZIL.** 2015. 89f. Thesis (Plant Physiology Doctoral Degree) – Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2015.

Due to differences in altitude between the various apple-growing areas in Brazil it is extremely important to know the physiological responses of plants under those different conditions, because altitude can influence the interaction of plants with various biotic and abiotic factors affecting their growth and development. The objective of this work was to characterize the density of stomata, gas exchange in leaves, starch content dynamics, C/N ratio in *brindila*-type branches, and production and quality of apple tree fruits grown at three different altitudes. The experiment was conducted in orchards located at altitudes of 1000, 1200 and 1400 meters, 2012/2013, 2013/2014 and 2014/2015 cycles. We used apple trees (*Malus domestica* Borkh) *Fuji Suprema* and *Imperial Gala* cultivars that were 7-8 years old, grafted on M-19, and 2500 plants ha⁻¹. During the three production cycles we evaluated the starch and C/N ratio in *brindila*-type branches. Gas exchange in *brindilas* leaves, SPAD index, fruits production and quality were evaluated during 2013/2014 and 2014/2015 cycles. Stomata density was determined in December 2013. Each cultivar was evaluated independently and we adopted the completely randomized design with three treatments (1000m, 1200m, and 1400m altitude) and seven repetitions, each one represented by one plant. We performed analysis of variance (ANOVA) to the data set, and means were compared by Scott-Knott test (p≤5). *Fuji Suprema* cultivar showed growing stomata density in accordance with altitude, but no significant change was identified in *Imperial Gala* cultivar. In general, differences in gas exchange parameters recorded between each altitude, in each evaluating time varied mainly depending on local weather conditions. The instantaneous carboxylation efficiency, however, tended to be higher in both plants cultivars with increasing altitude. Similar response was identified for starch content in *brindilas* of both cultivars, however we observed that the higher the fruit load, the lower the starch content in the branches to harvest. In general, starch content and C/N ratio showed a directly proportional relationship with variation in altitude of the orchards. The occurrence of *Glomerella* spot in '*Imperial Gala*' grown at 1000m influenced those latter two variables. The fruits of both cultivars studied tended to have better quality at a higher altitude. It was evidenced when the pulp firmness and total soluble solid content were compared.

Keywords: *Malus domestica* Borkh., photosynthesis, carbohydrate content, stomata

Sumário

1 Introdução.....	11
2 Revisão da Literatura.....	13
2.1 Importância econômica da macieira.....	13
2.2 Macieira doméstica: origem, classificação botânica e dispersão geográfica.....	13
2.3 O cultivo da macieira no Brasil.....	14
2.4 Fenologia das plantas de macieiras	17
2.5 Outras características das plantas de macieira e possíveis influências da altitude sobre a sua fisiologia	19
2.5.1 Altitude x radiação solar.....	23
2.5.2 Altitude x trocas gasosas.....	25
2.5.3 Altitude x acúmulo e manutenção de reservas.....	27
3 Materiais e Métodos.....	29
3.1 Caracterização dos locais do estudo.....	29
3.2 Material vegetal.....	32
3.3 Delineamento experimental geral.....	32
3.4 Variáveis analisadas.....	32
3.4.1 Determinação da densidade de estômatos.....	32
3.4.2 Determinação do teor de amido e da relação C/N.....	33
3.4.3 Avaliação do índice SPAD.....	35
3.4.4 Avaliação de parâmetros de trocas gasosas.....	36
3.4.5 Determinação da produção e das características físico-químicas dos frutos.....	36
3.5 Análise estatística dos dados.....	37
4 Resultados.....	38
4.1 Análise da densidade de estômatos	38
4.2 Índice SPAD.....	40
4.2.1 Cultivar Imperial Gala	40
4.2.2 Cultivar Fuji Suprema	41
4.3 Parâmetros de trocas.....	43
4.3.1 Cultivar Imperial Gala.....	43

4.3.2 Cultivar Fuji Suprema.....	50
4.4 Teor de amido e relação C/N.....	57
4.4.1 Teor de amido em ramos da cultivar Imperial Gala	57
4.4.2 Teor de amido em ramos da cultivar Fuji Suprema	59
4.4.3 Relação C/N em ramos da cultivar Imperial Gala	62
4.4.4 Relação C/N em ramos da cultivar Fuji Suprema	64
4.5 Dados de produção e características físico-químicas dos frutos.....	66
5 Discussão.....	68
6 Conclusões.....	75
7 Considerações Finais.....	76
Referências.....	78

1 Introdução

Apreciada principalmente pelo sabor e pelo seu valor nutricional, a maçã é um dos frutos mais populares no mundo. Destaca-se na fruticultura mundial, sendo uma das quatro frutas mais produzidas em volume. O principal país produtor é a China, seguido pelos Estados Unidos e a Turquia, sendo que o Brasil é o 12º produtor no ranking mundial.

Introduzida no Brasil em 1929, a macieira passou a ser cultivada comercialmente após 1960, tendo os três Estados da região Sul como principais produtores. Desde os primeiros plantios comerciais, até as últimas safras, a produção de maçã no Brasil teve expressivo aumento fazendo o país passar de total importador para exportador da fruta. Essa mudança se deu graças aos estudos envolvendo a introdução de cultivares, bem como o melhoramento genético visando o desenvolvimento de genótipos mais adaptados às condições climáticas das regiões brasileiras com potencial de cultivo.

Embora já se tenha bom conhecimento sobre as técnicas do cultivo da macieira no Brasil, os produtores ainda enfrentam instabilidade na produtividade dos pomares. Problemas como baixa floração e baixa frutificação efetiva são alguns dos fatores responsáveis pelo decréscimo da produtividade em alguns anos, ou até mesmo alternância de produção de pomares. Há relatos que mesmo suprindo as exigências em frio das plantas, algumas safras não são satisfatórias, devido aos problemas na frutificação efetiva. Por sua vez, essa é influenciada por diversos fatores como o clima, compatibilidade reprodutiva com cultivares polinizadoras, atividade de insetos polinizadores e o metabolismo geral de carboidratos.

Diversos estudos têm sido feitos na tentativa de aumentar a produtividade dos pomares e melhorar a qualidade dos frutos produzidos no Brasil. Uso de tela antigranizo, redutores de crescimento, indutores florais, bem como melhores condições de armazenamento pós-colheita tem sido avanços muito importantes para o sucesso do cultivo da macieira nas condições climáticas Sul-brasileiras.

No entanto a grande maioria do conhecimento sobre a parte do comportamento fisiológico da macieira foi construído com base em trabalhos realizados fora do Brasil, portanto, em condições ambientais diferentes das encontradas em nosso território.

O cultivo comercial de macieiras no Brasil ocorre preferencialmente em regiões de maiores altitudes. Entretanto, é possível encontrar pomares cultivados em altitudes que variam de 800 a 1.400 m. Devido a essas diferenças entre regiões, o entendimento das respostas fisiológicas das macieiras nessas condições constitui questão relevante a ser estudada. Além da influência sobre a temperatura, a altitude pode influenciar a fotossíntese, respiração e a transpiração da planta, bem como sua interação com outros fatores bióticos e abióticos, levando a modificações nos padrões de crescimento e desenvolvimento das plantas de macieira.

A atividade fotossintética e a sua relação com a taxa respiratória é determinante para o aporte de fotoassimilados necessários para o crescimento e desenvolvimento das plantas e dos frutos de macieiras, bem como fornecer reservas para a sobrevivência dessas durante o inverno, apoiar a brotação e a floração na estação seguinte.

O conhecimento das respostas das plantas cultivadas em diferentes níveis de altitude, no que se refere às trocas gasosas e ao armazenamento de reservas faz-se necessário para o melhor entendimento sobre as interações planta/ambiente. Nesse sentido, estudos que busquem avaliar os efeitos das condições climáticas sobre processos fisiológicos nessas plantas cultivadas no Brasil são necessários. Esses estudos serão úteis para o entendimento do processo de adaptação das plantas e poderá contribuir de forma mais específica para o desenvolvimento de novas cultivares e, também, para a tomada de decisão por parte de produtores quanto ao manejo da cultura, a fim de obtenção de maiores produtividades e qualidade de frutos de macieiras.

Sendo assim, este trabalho teve como objetivos caracterizar as trocas gasosas em folhas, a dinâmica no conteúdo de reservas em ramos de plantas de macieira cultivadas em diferentes altitudes, os efeitos sobre a densidade de estômatos e sobre o índice de clorofilas. O mesmo foi norteado pela hipótese que a altitude provoca mudanças em plantas, promovendo alterações morfofisiológicas e bioquímicas.

2 Revisão da Literatura

2.1 Importância econômica da macieira

A macieira cultivada (*Malus domestica* Borkh) é uma das mais importantes frutíferas em termos de produção mundial (CORNILLE et al., 2015). Seus frutos são classificados entre os quatro frutos mais populares do mundo por causa de seu alto valor nutritivo e de seus benefícios para a saúde humana (ZHANG et al., 2013), sendo usados para consumo *in natura* ou processados em um grande número de produtos como molho de maçã, fatias de maçã, suco, cidra, aguardente, bebidas destiladas, dentre outros (BROWN, 2012).

A China é o maior produtor mundial de maçãs, Estados Unidos da América o segundo, seguido pela Turquia. O Brasil produziu, em 2013, mais de 1,2 milhão de toneladas de maçãs, o que o classificou como 12º maior produtor mundial (FAOSTAT, 2015). A cadeia produtiva da maçã no Brasil envolve aproximadamente 39.000 hectares, sendo responsável no ano de 2009 por um valor bruto da produção de 943 milhões de reais. No ano de 2013 gerou para o Brasil em termos de divisas, 62 milhões de dólares com exportações (ANUÁRIO BRASILEIRO DA FRUTICULTURA, 2015). Pela própria natureza, o cultivo de macieiras é uma atividade intensiva em mão de obra, gerando assim aproximadamente 58.500 empregos diretos e 136.500 empregos indiretos no Brasil (CARVALHO, 2011), portanto, com grande importância social e econômica.

2.2 Macieira doméstica: origem, classificação botânica e dispersão geográfica

Originária da Europa e Ásia, a macieira cultivada comercialmente (*Malus domestica* Borkh.), pertencente à família Rosaceae e subfamília Pomoideae. A origem e ascendência da *Malus domestica* permanecem desconhecidas, no entanto, a espécie *Malus sieversii*, geralmente encontrada nas montanhas da Ásia Central, hipoteticamente é considerada a chave da sua origem (LUBY, 2003).

A espécie *Malus domestica* é a frutífera de clima temperado que mais tem sido cultivada na Europa e na Ásia desde a Antiguidade (SRIVASTAVA, 2013). Há relatos sobre maçãs de 4.000 a.C e, mais tarde, autores romanos documentaram o seu cultivo (BROWN, 2012). Durante o final do século XIX e início do XX as macieiras encontradas ou criadas na Europa, Rússia, América do Norte, Nova Zelândia, Japão e Austrália foram introduzidas em todo o mundo e constituem a

base para a maior parte da produção atual de maçã comercial (WAY et al., 1990; JANICK et al., 1996).

2.3 O cultivo da macieira no Brasil

No Brasil, o início da cultura da macieira ocorreu, provavelmente, no município de Valinhos-SP, em 1926, com posteriores tentativas visando o cultivo comercial da cultura ao longo dos anos, porém pode-se dizer que, em escala comercial, tenha iniciado no final da década de 60 e inicio de 70 (PETRI; LEITE, 2008).

Os primeiros cultivos comerciais de macieiras no Brasil surgiram na região de Fraiburgo/SC com mudas importadas da Europa. Logo a macieira foi inserida em programas de incentivos fiscais para reflorestamento motivando grupos empresariais a formarem grandes plantações (BONETTI et al., 1999). O cultivo dessa frutífera sofreu considerável expansão em área de cultivo e em volume de produção nas três últimas décadas, de tal forma que a partir de 1990, quando a safra foi de 351.028 toneladas, o Brasil começou a ter volume de produção e qualidade suficientes para a exportação de maçãs, chegando a mais de 1 milhão de toneladas a partir da safra de 2009 (FERREIRA, 2009; ABPM, 2015).

As regiões preferenciais de produção de maçãs no Brasil estão localizadas no planalto catarinense (São Joaquim, Lages, Vale do Rio do Peixe); na encosta superior do Nordeste e Campos de Cima da Serra, no Rio Grande do Sul e na região de Palmas no Paraná (PETRI, 2006a; PETRI et al., 2011). Historicamente os três Estados da região Sul são responsáveis por mais de 99% da produção de maçãs no Brasil (Tabela 1).

Tabela 1– Produção de maçãs no Brasil e nos principais estados

Local	Quantidade produzida (t)			
	2011/2012	2012/2013	2013/2014	2014/2015
Brasil	1.184.000	1.063.000	1.165.395	1.155.279
Santa Catarina	616.526	547.453	625.000	587.326
Rio Grande do Sul	516.526	468.005	502.591	527.742
Paraná	48.973	47.542	37.804	40.210
Demais estados	1.847	-	-	-

Fonte: ABPM (2015).

O sucesso do cultivo das macieiras em terras brasileiras deu-se graças às ações de programas locais de pesquisas como: a introdução e avaliação de cultivares, o melhoramento genético, adoção de novos sistemas de cultivo, organização do setor produtivo, culminando com a produção expressiva dessa fruta, principalmente na região Sul, com clones das cultivares do grupo Gala e Fuji (BARBOSA et al., 2014). Essas duas cultivares são líderes em produção e área plantada no Brasil (CAMILO; DENARDI, 2006), com participação histórica de mais de 90% da produção total de maçãs no país.

No Sul do Brasil o grupo Gala adapta-se bem em regiões com altitudes acima de 1.300 m, necessitando da superação artificial da dormência em regiões de altitudes inferiores (CAMILO; DENARDI, 2006). O grupo Fuji, mesmo com uma boa floração a 1.300 m, a qualidade dos frutos é melhor em altitudes acima de 1.300 m (VIEIRA et al., 2011), necessitando também da superação artificial da dormência quando cultivadas a altitudes mais baixas.

Considerando as exigências climáticas, no Rio Grande do Sul, a produção ocorre em 81 municípios, concentrando-se na mesorregião Nordeste, que abrange as regiões de Campos de Cima da Serra com municípios como Bom Jesus, Lagoa Vermelha, São Francisco de Paula e Vacaria; e Serra com municípios como Nova Prata, Antônio Prado, Farroupilha e Caxias do Sul. Esta região é caracterizada pelo clima ameno no verão e baixas temperaturas no inverno, sendo que as terras destinadas ao cultivo de maçã situam-se por volta de 1.000 m de altitudes e estão concentradas nas áreas planas e mecanizadas e existem grandes empresas responsáveis pelo processamento e armazenamento, principalmente no município de Vacaria (FIORAVANÇO et al., 2010; RECH et al., 2014)

O Estado de Santa Catarina possui 56 municípios com condições para o cultivo dessas e outras cultivares (BRAGA et al., 2001), sendo a produção concentrada em três microrregiões (Figura 1).

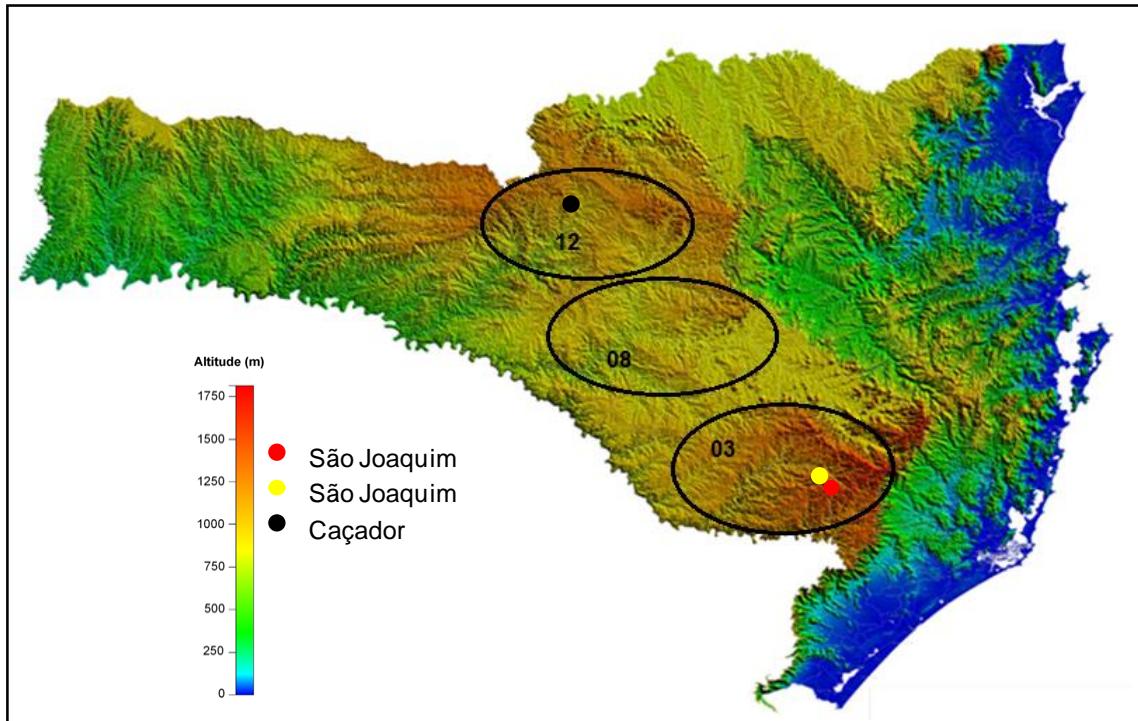


Figura 1- Principais microrregiões produtoras de maçãs do Estado de Santa Catarina, (03- Campos de Lages, 08- Curitibanos e 12- Joaçaba). Adaptado de AGRITEMPO (2015) e VIEIRA (2014).

A microrregião 03, que engloba os municípios como Bom Jardim da Serra, Rio Rufino, Urupema, Urubici e São Joaquim, apresenta relevo bastante acidentado (1.200 a 1.400m de altitude) e pedregoso, dificultando a mecanização dos pomares. Entretanto, as características climáticas desta região são as mais favoráveis à produção, que em 2012 foi de 69,2% em relação à produção total do Estado, com destaque para o município de São Joaquim. O clima bastante frio, devido à maior altitude, e a oscilação da temperatura durante o ciclo vegetativo, do início ao fim do dia, proporciona maior acúmulo de açúcares e maior coloração aos frutos (BITTENCOURT et al., 2011, VIEIRA, 2014).

A cultivar que mais se adapta às condições climáticas de São Joaquim e também a mais produzida é a Fuji (BITTENCOURT et al., 2011), sendo um exemplo típico da interação genótipo/ambiente influenciando nas variáveis fisiológicas e produtivas de frutíferas de clima temperado.

A microrregião 08 engloba municípios como Curitibanos, Frei Rogério, Campos Novos e Monte Carlo. Por sua vez, a microrregião 12 é composta por municípios como Joaçaba, Caçador, Fraiburgo, Macieira e Rio das Antas. Essas duas microrregiões são caracterizadas por um clima mais quente, devido a menores altitudes e o relevo com pouca declividade, o que proporciona a utilização mais

intensa da mecanização e de práticas de cultivo mais modernas, sendo responsável por 28,3% da produção na safra de 2012, e as macieiras do grupo Gala as mais cultivadas na região (BITTENCOURT et al., 2011; VIEIRA, 2014).

2.4 Fenologia das plantas de macieiras

A fenologia refere-se ao calendário do desenvolvimento sazonal nas plantas, abrangendo várias fases do crescimento e ciclo biológico tais como brotação, floração e frutificação, que são resultados da interação de fatores inerentes à própria planta e fatores ambientais. Nas plantas caducifólias que crescem em climas temperados, o calendário de eventos fenológicos afeta o crescimento anual, o sucesso reprodutivo e habilidades competitivas das árvores (CHUINE, 2010).

O período de floração é regulado por mecanismos que atuam para garantir que a floração ocorra nas condições adequadas, sendo que em climas temperados, o processo de floração é sintonizado com as estações através de estímulos ambientais, particularmente o fotoperíodo e a temperatura (TOOKE; BATTEY, 2010).

Assim como a maioria das frutíferas de folhas caducas, as macieiras têm um ciclo reprodutivo durante o qual há mudança de um período de crescimento vegetativo para um período de crescimento generativo (floral) (HANKE et al., 2007). O crescimento generativo envolve a formação dos botões de flores, o qual está dividido nos processos de indução floral, iniciação e diferenciação dos diferentes órgãos do conjunto da flor (TROMP et al., 2005; HANKE et al., 2007; DADPOUR et al., 2011).

A indução floral é considerada como o processo de transição do meristema vegetativo para a fase reprodutiva (HANKE et al., 2007). A diferenciação floral é caracterizada por mudanças morfológicas que envolve a especialização celular. Seu início é marcado pelo o aparecimento do primeiro primôrdio floral (HIRST e FERREE, 1996).

A época da indução floral da macieira ocorre no início do crescimento vegetativo, em torno de 45 a 60 dias após a plena floração, porém esse fenômeno pode ocorrer mais tarde, inclusive após a colheita dos frutos, caso mais recorrente em cultivos localizados em regiões quentes (PETRI et al., 2011). Para Petri (2002), a época de indução pode variar em função da cultivar, da localização das gemas nas plantas, das condições climáticas e de fatores nutricionais.

A maior parte da indução floral ocorre no início do verão, mas pode estender-se até o início de outono sobre determinadas condições como em regiões subtropicais (DENNIS, 2003), sendo assim coincide temporalmente com a formação dos brotos e frutos, afetando o fruit set , e este afetar o metabolismo de brotos, podendo levar a inibição da floração do ano seguinte (PETRI et al., 2012).

Após a indução ocorre a diferenciação floral, que se estende durante o restante do ciclo vegetativo até próximo a floração. A sequência do processo de diferenciação dá-se com o aparecimento das sépalas, estames, pistilos, ovários, anteras, pólen e óvulo. Quando o ovário e as anteras já estão formados, é possível distinguir as gemas floríferas das vegetativas por análise morfológica sob microscópio, o que para as condições do Sul do Brasil, ocorre a partir de maio (PETRI et al., 2011).

A floração é o momento em que a planta necessita utilizar as reservas acumuladas, sendo que o crescimento vegetativo pode ser um competidor por hidratos de carbono com a floração, podendo influenciar a frutificação efetiva (DENNIS, 1996).

A frutificação efetiva é determinante para a produtividade da planta da mesma forma que influencia todo o metabolismo da planta, inclusive para o ciclo produtivo seguinte. Os frutos são os mais importantes drenos metabólicos de árvores frutíferas em fase adulta (ZHOU; QUEBEDEAUX, 2003). Desde o estádio pós-fecundação até a sua colheita, os frutos são fortes drenos e induzem o aumento da atividade fotossintética das folhas maduras. No estádio de frutificação efetiva, foi estimado que do total da massa seca produzida pela planta mais de 80% pode ser direcionada para o enchimento dos frutos, e na época de colheita ainda chegam a absorverem cerca de 50% dos fotoassimilados (PAVEL; DEJONG, 1993).

Durante o seu desenvolvimento os frutos passam por diferentes estágios, como divisão celular, expansão celular, amadurecimento e senescência (EBERT, 2009), os quais provocam demandas específicas, que se não forem atendidas pode resultar na inviabilização da frutificação efetiva (fruit set) ou no comprometimento da qualidade final dos frutos. Desta maneira em macieiras a carga de frutos de uma planta pode influenciar a indução, diferenciação floral e a qualidade dos frutos da respectiva safra, na medida em que pode influenciar no armazenamento de reservas durante a estação de crescimento, podendo inclusive comprometer a brotação e floração da primavera seguinte.

Por sua vez, a brotação e a floração, embora estejam sob forte influência do acúmulo de frio, também dependem das reservas acumuladas nos diferentes órgãos da planta. Nas condições Sul-brasileiras a brotação e o reinício do período vegetativo geralmente são irregulares, devido não haver o número suficiente de horas de frio necessárias para a superação da dormência. O não atendimento à quantidade de frio, que é específica com a cultivar, pode acarretar alterações na brotação (LUCHI, 2006).

No caso das duas principais cultivares de macieiras exploradas no Brasil, que têm requerimentos em frio diferentes, foi observado que a partir da segunda quinzena de janeiro, foi possível identificar flor e gemas. Neste caso, a cultivar Gala já apresentava flores bem desenvolvidas, enquanto que a cultivar Fuji apresentou atraso no desenvolvimento da flor (PETRI et al., 2011). Com o uso de indutores de brotação tem-se conseguindo chegar à plena floração em ambas as cultivares no início de outubro (HAWERROTH et al., 2010).

Após as fases de frutificação efetiva e crescimento dos frutos vem a fase de maturação dos frutos, que nos clones de Gala ocorre entre o final da segunda quinzena de janeiro e a segunda quinzena de fevereiro, enquanto que na Fuji a maturação ocorre do final de março à primeira quinzena de abril, dependendo do microclima, sendo mais tardia em regiões mais quentes (CAMILO; DENARDI, 2006), como as localizadas a menores níveis de altitude.

2.5 Outras características das plantas de macieiras e possíveis influências da altitude sobre a sua fisiologia

A copa ou dossel de uma planta de macieira é composta por folhas simples caducas, tronco principal, ramos primários e secundários, os quais são os principais locais onde são encontradas as estruturas reprodutivas (HOFFMANN; BERNARDI, 2004).

Em relação a essas estruturas reprodutivas, as macieiras apresentam gemas produtivas ou mistas (produzem folhas e flores), as quais estão inseridas em diferentes estruturas conhecidas como brindilas e esporões. As brindilas são ramos longos, de 15 a 30-40 cm, formadas a partir do crescimento do ano anterior e apresentam uma gema na parte apical e gemas axilares situadas na inserção das folhas; esporões são ramos com entrenós bastante curtos (até 15cm) formados por

gemas de dois ou mais anos (DENNIS, 2003; HOFFMANN; BERNARDI, 2004; PETRI, 2006b).

Segundo Wünsche e Lakso (2000), os frutos originários dos esporões são geralmente de maior tamanho e de melhor qualidade em relação aos frutos originários de brindilas. Diferenças nesse sentido, no entanto, não foram verificadas por Madail et al. (2012) nas cultivares Gala e Fuji nas condições Sul brasileiras. Porém, os mesmos autores verificaram que brindilas maiores tendem ao menor abortamento de gemas, o que se sugere estar relacionado à maior quantidade de reservas nestas, em detrimento das localizadas em esporões.

Em macieira as reservas são acumuladas na parte aérea e nas raízes durante o ciclo vegetativo, antes da queda das folhas, principalmente sob as formas de nitrogênio (N), nas proteínas e aminoácidos livres, e carbono (C) sob a forma de carboidratos não estruturais (CHENG et al., 2004), incluindo o amido e açúcares solúveis (sacarose, glicose, frutose e sorbitol). O metabolismo de C e N são interligados, tendo a fotossíntese papel fundamental de maneira que mais de 90% da matéria seca total de uma planta de macieira, incluindo carboidratos estruturais (celulose e hemiceluloses) e não estruturais (amido, sacarose, glicose, sorbitol), é originada na fotossíntese (HANSEN, 1977). Os carboidratos não estruturais podem representar de 15% a 30% da matéria seca total de uma macieira dormente, enquanto que o N, menos de 2% (CHENG; FUCHIGAMI, 2002).

Essas reservas, que são acumuladas durante o ciclo vegetativo servirão para que, no período de inverno sejam remobilizadas para a manutenção celular, e posteriormente para o crescimento e o desenvolvimento iniciais na primavera seguinte (LÖSCHER et al., 1990; MILLARD, 1996).

Independentemente da espécie ou do comportamento de floração e frutificação, o sistema radicular quase sempre contém concentrações mais elevadas de carboidratos não estruturais do que qualquer outra parte da planta (LOESCHER et al., 1990), porém, em macieiras o sistema radicular não deve ser considerado como um órgão de armazenamento especial (PRIESTLEY, 1960; TROMP, 1983), visto que, 70% da massa seca da planta pode estar em partes acima do solo, e estas contêm quase duas vezes mais carboidratos do que as raízes (PRIESTLEY, 1960).

Em relação ao armazenamento de carboidratos em ramos, geralmente se costuma distinguir a quantidade armazenada no lenho da quantidade armazenada

na casca. Porém, segundo Kandiah (1979), a casca de ramos de macieiras geralmente contém níveis mais elevados de carboidratos não estruturais do que o lenho, mas a massa seca total do lenho é superior a massa seca da casca, resultando em quantidades quase equivalentes de carboidratos na casca e no lenho.

Os locais de armazenamento de N em árvores, no entanto, são restritos a órgãos específicos de indivíduos e espécies, sendo que espécies caducifólias tendem a armazenar N no lenho e na casca das raízes e troncos (MILLARD; GRELET, 2010).

Independente do órgão de armazenamento, essas reservas de carboidratos são essenciais para o crescimento e desenvolvimento de macieiras no início da primavera, pois elas fornecem energia para o novo crescimento, antes que as novas folhas se tornem fotossinteticamente ativas e a absorção de N através das raízes se torne expressiva (CHENG; ROBINSON, 2004).

Conforme já mencionado, o metabolismo do N e de carboidratos estão inter-relacionados, pois a assimilação de carbono depende do metabolismo do N para a formação das enzimas do metabolismo fotossintético, e a metabolismo do N requer carboidratos para o fornecimento de esqueletos de carbono para a geração de energia, principalmente na forma de ATP, para garantir a absorção e assimilação de N (CHENG; FUCHIGAMI, 2002). Esses dois importantes processos metabólicos compartilham carbono orgânico e energia fornecida diretamente do transporte de elétrons da fixação fotossintética de CO₂, ou da respiração do carbono fixado via glicólise, ciclo dos ácidos tricarboxílicos e da cadeia de transporte de elétrons mitocondrial (HUPPE; TURPIN, 1994).

Dentro desse contexto, durante o ciclo vegetativo a fotossíntese possui papel chave no metabolismo coordenado de C e N, pois através da fotossíntese as plantas utilizam a energia luminosa para a oxidação de H₂O a O₂ e para a redução simultânea de CO₂ a carboidratos como sacarose e glicose (PLAXTON; PODESTÁ, 2006). A sacarose e a glicose resultantes são convertidas a 2-oxoglutarato (2OG) através da glicólise e do ciclo dos ácidos tricarboxílicos, respectivamente, enquanto nas raízes o nitrato (NO³⁻) é reduzido, pela nitrato redutase, a nitrito (NO²⁻) e o amônio (NH⁴⁺) pela nitrito redutase (ZHENG, 2009).

O 2OG serve como esqueleto de C durante a síntese do glutamato (Glu) com incorporação de amônia fotorrespiratória e assimilada pelas raízes. A amônia produzida a partir de NO³⁻ é incorporada a Glu, resultando na produção de glutamina

(Gln). Glu e Gln são importantes para a produção dos demais aminoácidos e, consequentemente, das diversas proteínas. Assim, a manutenção do equilíbrio da relação C/N é fundamental para as plantas do ponto de vista metabólico (ZHENG, 2009) e produtivo, pois influencia o padrão vegetativo e reprodutivo da planta.

O equilíbrio da relação C/N depende da ciclagem interna de C e N que ocorre a partir da remobilização de *pools* de armazenamento sazonais de carboidratos, proteínas e aminoácidos via translocação para outros tecidos para o crescimento, reprodução ou outro metabolismo (MILLARD; GRELET, 2010).

Pela teoria da relação C/N, a formação de gemas florais requer alto nível de carboidratos na célula que fornecem energia para o desenvolvimento do botão floral. A indução da flor requer uma grande quantidade de carboidratos e proteínas (JANA, 2015), sendo que a deficiência em nitrogênio pode reduzir a indução floral, o que pode representar menor produtividade (STILES, 1999).

A produtividade e a qualidade dos frutos de macieiras dependem de vários fatores, quem envolvem a taxa de diferenciação floral, florescimento e fecundação, *fruit set*, taxa de divisão celular e o crescimento dos frutos, que vai ser diretamente dependente da taxa fotossintética ou de fixação de CO₂ e da partição de fotoassimilados com os demais órgãos em crescimento, como as brotações, que são drenos fortes (WÜNSCHE; LAKSO, 2000).

A produtividade de pomares de macieira depende também do processo da saída da dormência, pois essas plantas exigem um período de acumulação de frio para superar a dormência (BROWN, 2012), fase durante a qual a planta cessa seu crescimento visível, porém a atividade fisiológica não desaparece por completo, o que influencia o seu desenvolvimento futuro (CAMPOY et al., 2011).

Temperaturas baixas durante a dormência estão associadas a mudanças no conteúdo de carboidratos e outras substâncias, tais como ácidos nucléicos, proteínas, aminoácidos, ácidos orgânicos e na taxa respiratória, que estão relacionados com a brotação e a floração (WANG; FAUST, 1987) que, em grande parte, dependem da quantidade de reservas acumuladas antes da entrada em dormência (FAUST, 2000).

No geral a macieira agrupa cultivares que exigem de 500 a 1.000 horas de frio, e cultivares de baixa necessidade de frio que requerem 400 a 600 horas, adaptando-se a uma faixa relativamente ampla de climas, sendo cultivadas em regiões localizadas entre 60° e 35°, latitude norte, bem como entre 30° e 50°, latitude

sul (EBERT, 2009). Em trópicos e subtrópicos duas colheitas podem ser obtidas em locais de maior altitude (EBERT, 2009; PEREIRA-LORENZO et al., 2009; BROWN, 2012; CORNILLE et al., 2012). Maiores altitudes são importantes para garantir o mínimo de frio necessário para a superação da dormência (FAUST, 2000), portanto reduzindo a necessidade de uso de produtos químicos indutores da superação da dormência.

Além da diminuição da temperatura do ar, na medida em que aumenta a altitude ocorre aumento da radiação solar, da temperatura da folha, dos coeficientes de difusão do O₂, do CO₂, de pressão de vapor de água, da velocidade do vento, da precipitação e diminuição da umidade do ar e das pressões parciais de O₂ e CO₂ (TRANQUILLINI, 1964; ASLANTAS et al., 2009). Devido às variações nesses fatores ambientais, as características morfológicas e fisiológicas das plantas geralmente apresentam mudanças como alterações na área e nos conteúdos foliares, nas trocas gasosas, entre outras, em gradientes de altitude (KÖRNER, 2007; THOMAS, 2011).

2.5.1 Altitude x radiação solar

A radiação solar é um dos fatores que mais limitam o crescimento e desenvolvimento das plantas. Toda energia necessária para a realização da fotossíntese é proveniente da radiação solar, sob a forma de luz visível (TAIZ; ZIEGER, 2013).

Nas plantas, a luz é captada por moléculas de clorofilas e carotenoides, que juntamente com proteínas estruturais, constituem os complexos antenas, de onde a energia é direcionada para centros de reações (Fotossistema II e Fotossistema I) que funcionam em série, transportando elétrons, oxidando H₂O a O₂ para formar ATP e reduzir NADP⁺ a NADPH (NAJAFPOUR et al., 2012; TAIZ; ZIEGER, 2013). Assim, a energia proveniente do Sol é conservada na forma de ATP e na forma de poder redutor (NADPH). Esses produtos servem como substratos e são utilizados, juntamente com CO₂, no ciclo de Calvin-Benson para produzir carboidratos e/ou esqueletos de carbono para rotas de biossíntese (DUCAT; SILVER, 2012).

Esse processo contribui substancialmente para a produtividade das frutíferas, pois as folhas fotossinteticamente ativas são os principais órgãos fonte para a produção de assimilados requeridos pelos frutos que são importantes drenos metabólicos de árvores frutíferas em fase adulta (ZHOU; QUEBEDEAUX, 2003).

Em macieiras a fixação fotossintética de CO₂ é importante não somente para o crescimento e desenvolvimento dos frutos de um ciclo produtivo, mas também contribui para o sucesso reprodutivo no ciclo seguinte, devido contribuir para o armazenamento de reservas que servirão para ajudar as plantas sobreviverem durante o inverno e fornecer substratos para as atividades metabólicas no início da primavera seguinte (WÜNSCHE; LAKSO, 2000; CAMPOY et al., 2011).

A quantidade de luz interceptada pelas plantas é influenciada por uma série de fatores como o ângulo de inclinação da folha, concentração de clorofitas, área da folha e estratificação vertical (CAMPILLO et al., 2012). Em pomares, além desses, outros fatores interferem na interceptação de luz e podem ser decisivos no rendimento e na qualidade dos frutos. Segundo Wünsche e Lakso (2000), dentro de certos limites climáticos, a quantidade total da luz interceptada por um pomar de macieiras, por exemplo, depende do sistema de condução, da orientação e do design do pomar, da densidade de plantio, do manejo das plantas, da latitude e da altitude.

Em relação à altitude, a radiação solar aumenta com o aumento da mesma, uma vez que a turbidez, a dispersão e a absorção atmosférica diminuem significativamente (TRANQUILLINI, 1964).

Embora a luz seja a fonte de energia para o crescimento e desenvolvimento das plantas, seu excesso pode levar à redução na eficiência fotossintética (fotoinibição), principalmente devido ao dano oxidativo no fotossistema II, o que pode reduzir a produtividade das culturas (POWLES, 1984; TAKAHASHI; BADGER, 2011). Para evitar a fotoinibição as plantas desenvolveram diversos mecanismos de fotoproteção como, escape de luz através do movimento das folhas e cloroplastos, *screening photoradiation*, criação de sistema de proteção contra espécies reativas de oxigênio, dissipação de energia sob a forma térmica e utilização da via fotorrespiratória (TAKAHASHI; BADGER, 2011).

A dissipação de energia sob a forma térmica, no entanto, pode provocar o aumento da temperatura foliar, mesmo em situações em que a temperatura do ar é baixa. Os aumentos na temperatura foliar devido à maior radiação solar incidente em áreas de maiores altitudes causam aumento da umidade interna da folha, que define a magnitude da diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar, um fator chave que influencia a condutância estomática (LLOYD; FARQUHAR, 2008).

Respostas estomáticas ao déficit de pressão de vapor são o principal meio pelo qual as plantas vasculares terrestres regulam a transpiração diária (MCADAM e BRODRIBB, 2015). O déficit de pressão de vapor e a umidade do ar circulante na folha determinam a força para a transpiração (WILL et al., 2013) que é dependente também da disponibilidade de água no solo, da área foliar e da condutância estomática (LEUZINGER; KÖRNER, 2010), o que pode representar mudanças gerais nas trocas gasosas realizadas pela planta.

2.5.2 Altitude x trocas gasosas

O controle do movimento dos estômatos consistem de mudanças de 'curto prazo', abertura e/ou fechamento estomático em resposta a disponibilidade de água, luz, temperatura, velocidade do vento, e dióxido de carbono, e também mudanças de 'longo prazo', como alterações na densidade de estômatos, que define os limites para a condutância estomática máxima em resposta à concentração de CO₂ atmosférico e a outros fatores ambientais (DAVIES et al., 2000; CASSON et al., 2009).

Algumas hipóteses têm sido propostas para explicar a relação entre características estomáticas de plantas da mesma espécie, porém cultivadas em diferentes altitudes. A hipótese da redução na disponibilidade de CO₂ sugere que a fotossíntese pode ser limitada em altitudes elevadas pelo declínio da pressão parcial de CO₂, e que as plantas podem aumentar a sua densidade de estômatos ou sua condutância estomática para aumentar o ganho de carbono (KOUWENBERG et al., 2007; PATO; RAMÓN, 2012).

Uma hipótese alternativa propõe que o aumento da altitude pode provocar redução na densidade de estômatos para diminuir a perda de água através da transpiração, que geralmente tende a ser alta em ambientes de maior altitude devido à maior demanda evaporativa combinada com a maior precipitação (HOLLAND; RICHARDSON, 2009).

Assim em maiores altitudes a maior radiação total absorvida pelas folhas provoca aumento no coeficiente de difusão de vapor de água, que somado à menor umidade relativa do ar, à menor pressão atmosférica e à maior precipitação, podem causar maior condutância estomática (GALE, 2004; ASLANTAS et al., 2009). Isso é importante para a fisiologia da planta, pois os estômatos desempenham papel

fundamental, por meio de sua abertura e seu fechamento, na regulação da água e na ciclagem do carbono, determinando assim a eficiência do uso da água (EUA) (WANG et al., 2014). A EUA é um importante parâmetro nas culturas, pois em ambientes com limitação de água, a produtividade é determinada em função da quantidade de água disponível e a eficiência através da qual essa água é utilizada pelas plantas (XU; HSIAO, 2004).

O fechamento dos estômatos pode causar diminuição na condutância estomática (g_s), restringindo o influxo de CO₂ resultando na baixa concentração intercelular de CO₂ (C_i) nas folhas e, consequentemente, uma diminuição na concentração de CO₂ no local da carboxilação da Rubisco e na taxa de assimilação de CO₂ (ENNAHLI; EARL, 2005).

A absorção de CO₂ pelas plantas é diretamente influenciada por duas propriedades contrastantes do CO₂, que mudam de maneira previsível em resposta ao aumento da altitude e diminuição da pressão atmosférica. Considerando um incremento de 1.000 m na altitude a pressão parcial de CO₂ diminui em 12%, sua taxa de difusão (coeficiente de difusão de CO₂ no ar), pelo contrário, aumenta em 11%, o que pode provocar possíveis efeitos de compensação sobre a taxa de absorção de CO₂ através dos estômatos (SMITH; JOHNSON, 2009).

A composição e a concentração de pigmentos foliares são também componentes críticos para a taxa fotossintética e o rendimento das culturas, podendo ser alterados em função do gradiente de altitude, como respostas adaptativas das plantas às alterações ambientais (LI et al., 2013). A exposição à alta radiação, à baixa temperatura, às grandes flutuações diurnas de temperatura e às baixas pressões parciais de O₂ e CO₂, que são geralmente verificados com o aumento da altitude, são prejudiciais para formação das clorofitas e funcionam como fatores negativos para o crescimento e o desenvolvimento da planta (HALDIMANN, 1996; LEFSRUD; KOPSELL, 2006), podendo levar a uma diminuição no rendimento e na qualidade dos frutos, no caso das frutíferas.

A taxa respiratória é outro componente que pode ser alterado em resposta a diferentes gradientes de altitude, principalmente em resposta às diferenças de temperaturas e pode afetar o rendimento e a qualidade dos frutos. Segundo Moretti et al. (2010), para um alto rendimento, não apenas a taxa fotossintética deve ser elevada, mas também a relação taxa fotossintética/taxa respiratória deve ser muito maior do que 1,0.

2.5.3 Altitude x acúmulo e manutenção de reservas

O conteúdo de carboidratos em caules e ramos atinge um teor máximo no outono, com o início da queda das folhas, começando a diminuir no final do inverno, e diminui rapidamente no início da primavera, quando os carboidratos estão sendo usados pelo processo de respiração acelerada, cuja energia produzida é necessária para suportar o crescimento de novos tecidos (KRAMER; KOZLOWSKI, 1979).

Na medida em que a altitude pode influenciar as trocas gasosas, em especial a fotossíntese, ela pode influenciar indiretamente o acúmulo de reservas. As diferenças de temperaturas verificadas entre altitudes diferentes podem representar também diferentes taxas de consumo de reservas em resposta às diferentes taxas respiratórias.

A respiração é um importante dreno de carboidratos. A quantidade de carbono metabolizada pela respiração pode representar até 50% do ganho de carbono pela fotossíntese diária (POORTER et al., 1995). A elevação da temperatura poderá aumentar essa perda de carbono, pois a respiração é fortemente dependente da temperatura. Geralmente a respiração aumenta com a temperatura exponencialmente em termos do coeficiente de temperatura (Q_{10}), e isso pode representar aumento de duas vezes no valor da taxa respiratória em resposta ao aumento de 10°C na temperatura do ar (DAMESIN, 2002).

Segundo Faust (2000), em áreas de baixas altitudes nos trópicos, onde durante a noite as temperaturas são mais altas, as perdas respiratórias são elevadas e o rendimento e a qualidade dos frutos tendem a ser menores. Além disso, pode influenciar no acúmulo e manutenção de reservas e, consequentemente, no rendimento da safra do ciclo seguinte.

Por outro lado, as menores temperaturas verificadas em maiores altitudes são importantes para reduzir o metabolismo respiratório durante o acúmulo de reservas. Já durante a saída da dormência as temperaturas frias, como mencionado anteriormente são determinantes para o processo de saída da dormência. A diminuição no conteúdo de amido e o aumento no conteúdo de açúcares solúveis, por exemplo, são favorecidos por temperaturas frias (abaixo ou iguais a 7,2°C), pois a atividade da amilase é induzida por baixa temperatura, aumentando a hidrólise do amido e, consequentemente, a concentração em açúcares solúveis (ELLE;

SAUTER, 2000). Todos esses aspectos são relevantes para a determinação da relação C/N e o consequentemente desenvolvimento de macieiras na primavera seguinte.

Sendo assim, estudos que visem ao conhecimento da interação dos fatores abordados acima podem contribuir para um melhor entendimento de suas relações, contribuindo para o facilitar o manejo das culturas em diferentes locais de cultivo.

3 Materiais e Métodos

3.1 Caracterização dos locais do estudo

O estudo foi realizado em um pomar experimental localizado no município de Caçador, SC e em dois pomares comerciais localizados no município de São Joaquim, SC, de novembro de 2012 a maio de 2015 (Tabela 2) (Figura 1).

Tabela 2- Características geográficas dos locais selecionados no presente estudo

Características	Locais		
	Caçador/SC	São Joaquim/SC	São Joaquim/SC
Altitude (m)	1.000	1.200	1.400
Latitude	26°50'07,19"S	28°11'25,07"S	28°19'21,94"S
Longitude	50°58'32,14"O	49°59'34,51"O	49°59'54,27"O

As características físico-químicas dos solos são apresentadas na Tabela 3. Durante os experimentos os dados climáticos nas três áreas do estudo foram coletados por estações meteorológicas do Centro de Informações de Recursos Ambientais e de Hidrometeorologia de Santa Catarina - CIRAM, que estavam localizadas a 2.0 km do pomar a 1.000 m, a 0,5 km do pomar a 1.200 m e a 3.0 km do pomar a 1.400 m. As unidades de frio acumuladas em Caçador nos anos de 2012, 2013 e 2014 fora respectivamente 927, 1139 e 895 UF, enquanto que em São Joaquim só foi possível calcular nos dois primeiros anos, 2032 e 2245 UF respectivamente para 2012 e 2013, não sendo possível a o cálculo específico nos dois pomares relacionados ao presente estudo. A média mensal da umidade relativa do ar dos três locais, no período de condução do estudo é apresentada na Figura 2. As médias mensais da temperatura média diária e da precipitação mensal são apresentadas na Figura 3.

Tabela 3- Características físico-químicas do solo em pomares de macieiras ‘Imperial Gala’ e ‘Fuji Suprema’ em Caçador-SC (1.000m) e São Joaquim-SC (1.200 e 1.400m)

Local	pH	Índice	M.O.	mg dm⁻³			cmolc dm⁻³			Relações	
	água	SMP	%	P	K	Al	Ca	Mg	Ca/Mg	Mg/K	
1.000m	5,6	5,9	3,6	2,2	208,8	0	8,4	2,3	3,61	2,63	
1.200m	6	5,8	4,8	17	183,5	1	100	22	4,54	5,11	
1.400m	5,7	5,5	7,8	5,7	152	0	6,41	2,84	2,3	-	

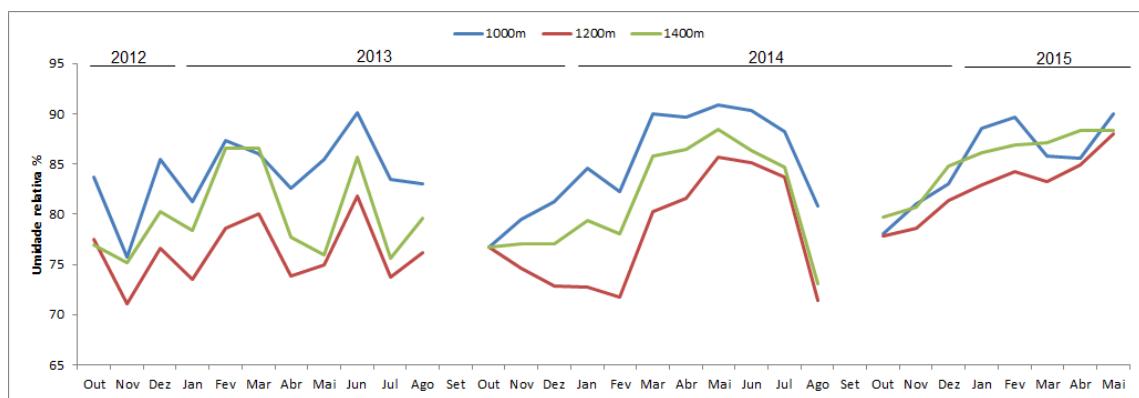


Figura 2 – Médias mensais da umidade relativa do ar em pomares de macieiras ‘Imperial Gala’ e ‘Fuji Suprema’, localizados em Caçador-SC (1.000m) e São Joaquim-SC (1.200 e 1.400m), durante os ciclos produtivos 2012/2013, 2013/2014, 2014/2015.

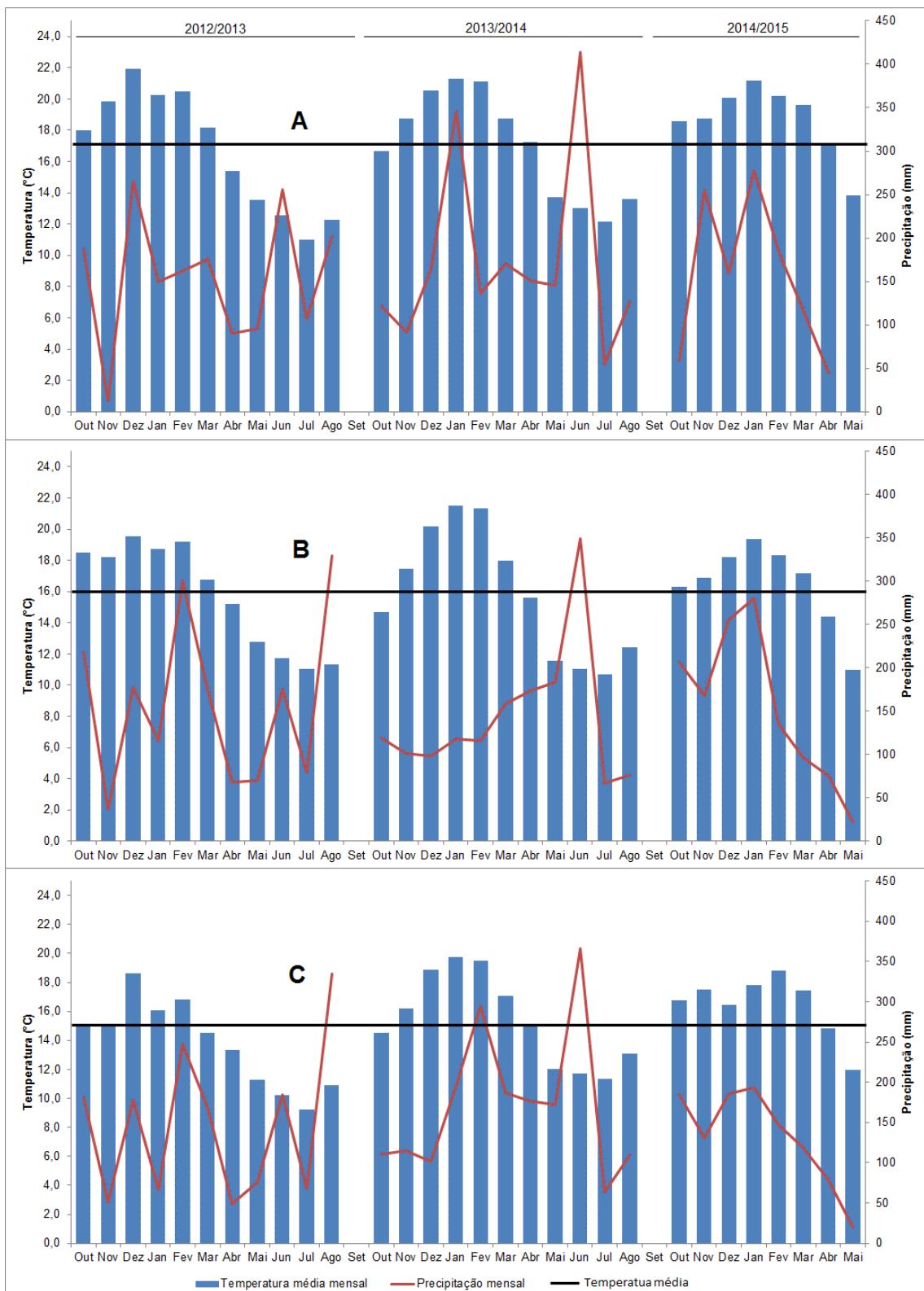


Figura 3- Médias mensais da temperatura média diária e da precipitação mensal em pomares de macieiras ‘Imperial Gala’ e ‘Fuji Suprema’, localizados em Caçador-SC [1.000m (A)] e São Joaquim-SC [1.200m (B) e 1.400m (C)], durante os ciclos produtivos 2012/2013, 2013/2014, 2014/2015.

3.2 Material vegetal

Para os experimentos foram utilizadas plantas das macieiras ‘Imperial Gala’ e ‘Fuji Suprema’ com 7-8 anos de idade enxertadas sobre o porta-enxerto Marubakaido, com interenxerto de M9, em cada pomar avaliado. Os pomares tinham densidade de plantio de 2.500 plantas ha⁻¹ (4,0 m x 1,0 m) e foram conduzidos no sistema em líder central com manejo geral de acordo com as Normas Técnicas Específicas para a Produção Integrada de Maçã - (NTEPI-Maçã) (I. N. nº1 de 14/9/2006, INMETRO). O raleio, quando necessário, foi realizado manualmente.

3.3 Delineamento experimental geral

O experimento foi realizado ano a ano, considerando apenas o fator altitude. Em cada um dos níveis de altitude foram usadas sete plantas de cada uma das cultivares estudadas, que não foram comparadas estatisticamente. O delineamento experimental, utilizado, por tanto, foi inteiramente casualizado, com sete repetições por tratamento, sendo cada repetição representada por uma planta.

Em cada planta, o número de subamostras variou em função da variável analisada, estando descrito individualmente na sequencia.

3.4 Variáveis analisadas

As variáveis analisadas foram: densidade de estômatos, índice SPAD, trocas gasosas, teor de amido em brindilas, relação C/N em brindilas e dados de produção e qualidade de frutos.

3.4.1 Determinação da densidade de estômatos

Foram utilizadas três folhas por planta, de cada nível do fator altitude. A partir de cada uma delas foi confeccionada uma lâmina com amostras das superfícies adaxial e abaxial, na primeira quinzena de dezembro de 2013, usando a técnica de impressão com adesivo instantâneo universal (Superbonder®), descrita por Segatto (2004). Os registros foram realizados em dias ensolarados (entre 10:00h e 10:30h) nas duas cultivares e nos três pomares sendo que todas as folhas destacadas se encontravam expostas à luz solar e inseridas na parte mediana de ramos do tipo brindila localizados no terço médio da planta.

Em laboratório as lâminas foram focalizadas a um aumento de 100x em microscópio óptico e capturadas imagens com linhas de grade calibradas em 100 µm com auxílio do MoticMoticam 10 CMOS 10.0MP. A densidade de estômatos (nº de estômatos mm⁻²) foi calculada a partir da contagem do número de estômatos em onze quadrados de área conhecida, por imagem. Para o registro em fotografias foi usado o aumento de 400x.

3.4.2 Determinação do teor de amido e da relação C/N

O estudo foi realizado com ramos do tipo brindila das macieiras ‘Imperial Gala’ e ‘Fuji Suprema’ coletados mensalmente durante três períodos: novembro de 2012 a agosto de 2013, novembro de 2013 a agosto de 2014 e novembro de 2014 a maio de 2015.

As coletas foram realizadas no período matutino, entre 10:00h e 11:00h, na primeira quinzena de cada mês. Foram coletados quatro (4) ramos do tipo brindila íntegros, com comprimentos de no máximo 30 cm, não dispostos nas posições vertical ou horizontal, localizados nos quatro quadrantes de cada uma das plantas que representavam as repetições. Após as coletas, estes foram desfolhados, acondicionados em recipiente térmico com gelo e levados ao Laboratório de Ensaio Químico da Estação Experimental da Epagri-Caçador, onde tiveram suas gemas descartadas e foram cortados em frações inferiores a 0,5 cm e submetidos à temperatura de 90°C por 1h30min para eliminação total da atividade enzimática (SCHÄDEL et al., 2009). Após isso, passaram por secagem na estufa MA 037, com circulação forçada de ar quente a 60°C por cinco dias e foram processados no Moinho Sample Mill-TI 200, obtendo-se assim um pó fino (amostra seca e moída).

Para determinação do teor de amido, os açúcares solúveis foram extraídos com base nas metodologias descritas por Ichimura et al. (1998) e Ito et al. (2002). Em um tubo de ensaio, foram pesados 100 mg de amostra de tecido moído e, em seguida, adicionados 2 mL de etanol 80%. As amostras foram colocadas em banho Maria (80°C) por 30min, após centrifugadas a 3.000 x g, por cinco minutos. O sobrenadante obtido foi desprezado e esse procedimento repetido três vezes em cada uma das amostras para assegurar a extração dos açúcares solúveis. O precipitado final foi seco em estufa com circulação forçada de ar quente a 105°C por aproximadamente 1h para a completa evaporação do etanol.

A hidrólise do amido foi feita com base nas metodologias descritas por Chow e Landhäusser (2004) e Smith e Johnson (1964). Foram adicionados 2 mL de H₂SO₄ [0,5 N] ao precipitado e, estes, levados para banho Maria a 80°C por 1h. Após isso, toda a amostra foi transferida para balões volumétricos de 100 mL, com adição de água destilada até completar o volume.

Após decantação por 2h, foram retiradas alíquotas de 1 mL do sobrenadante e transferidas para tubos falcon de 15 mL. Foram adicionados 5 mL de solução antrona 0,001% (m/v, 0,1g do reagente antrona para cada 100 mL de ácido sulfúrico concentrado), a solução foi homogeneizada e colocada em banho Maria a 80°C por 10 min. Em seguida, os tubos foram resfriados em gelo por cinco minutos e a leitura da absorbância realizada em espectrofotômetro UV-VIS da marca Varian, modelo Cary 50, em 620 nm.

O amido hidrolisado da amostra foi quantificado usando uma curva de calibração preparada a partir de soluções aquosas de concentrações de D-glicose conhecidas, multiplicando-se os valores pelo fator de correção da glicose para o amido (0,9), sendo os resultados expressos em porcentagem de massa seca (%MS).

O carbono total foi determinado segundo a metodologia descrita por Walkley e Black (1934), utilizando 50 mg de amostra seca e moída em erlenmeyers de 250 mL. Foram adicionados 10 mL de K₂Cr₂O₇ [1,0 N] e 20 mL de H₂SO₄ concentrado e deixado reagir à temperatura ambiente em capela de exaustão de gases por 30 minutos. Em seguida, foram adicionados 200 mL de água destilada e 3 gotas do indicador orto-fenantrolina e realizada a titulação com FeSO₄.7H₂O [0,5 N]. A solução de FeSO₄.7H₂O [0,5 N] foi padronizada diariamente para correção da concentração. A porcentagem de carbono (%C) foi calculada de acordo com as equações abaixo:

$$\text{Correção da } [\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}] = \frac{\text{Volume teórico (20mL)}}{\text{volume experimental}} \times 0,5 \quad (1)$$

$$\% \text{ C} = \frac{(10 - \text{volume de FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O} \times [\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}]_{\text{corrigida}}) \times 0,399}{0,05} \quad (2)$$

A determinação do Nitrogênio total foi realizada através do método semi-micro Kjeldahl (AOAC, 1995), que tem como princípio a solubilização úmida, seguida por destilação e arraste a vapor e titulação para a quantificação de NH₄. Foram pesados 200 mg de amostra em tubo de digestão, adicionados aproximadamente 1g de

catalisador, 2mL de H₂O₂ e 5mL de H₂SO₄ concentrado. Os tubos foram levados ao bloco digestor por uma hora ou mais, aumentando a temperatura gradativamente até 380°C. Após a completa digestão da matéria orgânica, caracterizada por um líquido incolor ou levemente esverdeado, determinou-se o teor de nitrogênio. Para isso os tubos foram esfriados, adicionados 20 mL de água destilada e 50mL de NaOH [5N] e as amostras foram destiladas. Foi conectado na extremidade de refrigeração do destilador um erlemeyer de 125 mL contendo 10 mL de solução de H₃BO₃ 20 g L⁻¹ com a mistura de indicadores. Em seguida foi realizada a titulação com H₂SO₄ [0,05N], até o ponto de viragem, observado pela mudança da cor verde para rosa. A solubilização sulfúrica (H₂SO₄ + catalisadores) transforma proteínas e aminoácidos do tecido vegetal em N-NH₄⁺, que é destilado e complexado em ácido bórico com indicador misto, e titulado com solução padronizada de H₂SO₄ [0,005 N] (SARRUGE ; HAAG, 1974). A concentração de nitrogênio [N] foi expressa em g kg⁻¹, conforme a equação abaixo:

$$N\text{-NH}_4 \text{ g Kg}^{-1} = (V_a - V_b) \times 1,4 \quad (3)$$

Onde V_a = volume de H₂SO₄ gasto na amostra (mL)

V_b = volume de H₂SO₄ gasto no branco (mL)

A partir dos resultados de %C e [N] em g kg⁻¹, foi calculada a relação carbono/nitrogênio através da formula abaixo:

$$C/N = \frac{\% C}{[N]} \times 10$$

3.4.3 Avaliação do índice SPAD

As leituras foram realizadas na parte da manhã, entre 10:00h e 10:30h, nos ciclos produtivos 2013/2014 (mês de novembro a maio) e 2014/2015 (mês de novembro a abril), em dez folhas por planta, totalmente expandidas e inseridas entre o ápice e a parte mediana de ramos do tipo brindila localizados no terço médio da planta e expostos à radiação solar. Foi utilizado um medidor portátil Soil Plant Analysis Development (SPAD-502, Minolta, Japão) e os resultados expressos como índice SPAD.

3.4.4 Avaliação de parâmetros de trocas gasosas

As leituras foram realizadas na parte da manhã, entre 10h00min e 11h30min, nos ciclos produtivos 2013/2014 e 2014/2015. Foram usadas folhas totalmente expandidas e inseridas entre o ápice e a parte mediana de ramos do tipo brindila expostos à radiação solar e localizados no terço médio das plantas. As medidas foram feitas com o analisador portátil de CO₂ a infravermelho (IRGA) (LI-6400, LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). A concentração de CO₂ na câmara foi ajustada para 380 µmol mol⁻¹ e a densidade de fluxo de fótons para 1.400 µmol m⁻²s⁻¹. Foram feitas três leituras por planta, totalizando 21 leituras por cultivar em cada altitude. Os parâmetros considerados foram taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) (µmol CO₂ m⁻² s⁻¹), condutância estomática (gs) (mol H₂O m⁻² s⁻¹), taxa transpiratória (E) (mmol H₂O m⁻² s⁻¹) e concentração intercelular de CO₂ (C_i) (µmol CO₂ mol ar⁻¹). Através da relação A/E determinou-se a eficiência do uso da água (EUA) [µmol CO₂ (mmol H₂O)⁻¹] e através da relação A/C_i determinou-se a eficiência instantânea de carboxilação (EiC) [(µmol m⁻² s⁻¹) (µmol mol⁻¹)⁻¹].

3.4.5 Determinação da produção e das características físico-químicas dos frutos

Ao final dos ciclos produtivos 2013/2014 e 2014/2015 os frutos foram contados e a sua massa medida, obtendo-se a produção (kg planta⁻¹) e a massa média de cada fruto (g). Uma amostra de cinco frutos por planta foi utilizada para análise de firmeza de polpa e conteúdo de sólidos solúveis totais. A firmeza de polpa, expressa em lb cm⁻², foi aferida em duas extremidades opostas na porção equatorial dos frutos, utilizando penetrômetro eletrônico com ponteira de 11 mm (Güss). O conteúdo de sólidos solúveis, expresso em °Brix (AOAC, 1990), foi determinado com o uso de refratômetro Atago N-1.

3.5 Análise estatística dos dados

Realizou-se a análise de variância dos dados e para as variáveis que revelaram significância as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott ($p\leq 5$) com auxílio do software SISVAR (FERREIRA, 1998). Foram verificadas também as correlações, por meio do coeficiente de correlação de Pearson, entre o fator altitude e a densidade de estômatos e também entre as variáveis das trocas gasosas e variáveis meteorológicas: acumulado de precipitação nos quinze dias anteriores à leitura, temperatura do ar no momento da leitura e umidade do ar média no dia da leitura. As correlações foram feitas com auxílio do software ACTION (EQUIPE ESTATCAMP, 2014).

4 Resultados

4.1 Análise da densidade de estômatos

Nas folhas de ambas as cultivares não foram encontrados estômatos na superfície adaxial. Para 'Imperial Gala' a densidade dos estômatos não diferiu entre amostras coletadas de plantas cultivadas a 1.000 e 1.400 m de altitude, porém ambas apresentaram em média número de estômatos 10% superior em relação às plantas cultivadas em 1.200m (Tabela 4 e Figura 4).

Tabela 4 - Densidade de estômatos em folhas de macieira, cultivares Imperial Gala e Fuji Suprema, cultivadas em pomares de diferentes altitudes

Altitudes	Número de estômatos por mm²	
	'Imperial Gala'	'Fuji Suprema'
1.000m	482,4 a	359,0 b
1.200m	432,4 b	386,7 a
1.400m	486,4 a	485,6 a
Média Geral	466,77	410,4
CV(%)	7,42	6,73

Médias seguidas de mesma letra nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Scott Knott a 5% de probabilidade.

Por sua vez, para as plantas da cultivar Fuji Suprema o menor número de estômatos foi registrado em folhas de plantas cultivadas a 1.000m, sendo em média 7,71% e 35,2% inferior, respectivamente, aos números registrados nas plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m, que diferiram entre si (Tabela 4 e Figura 4).

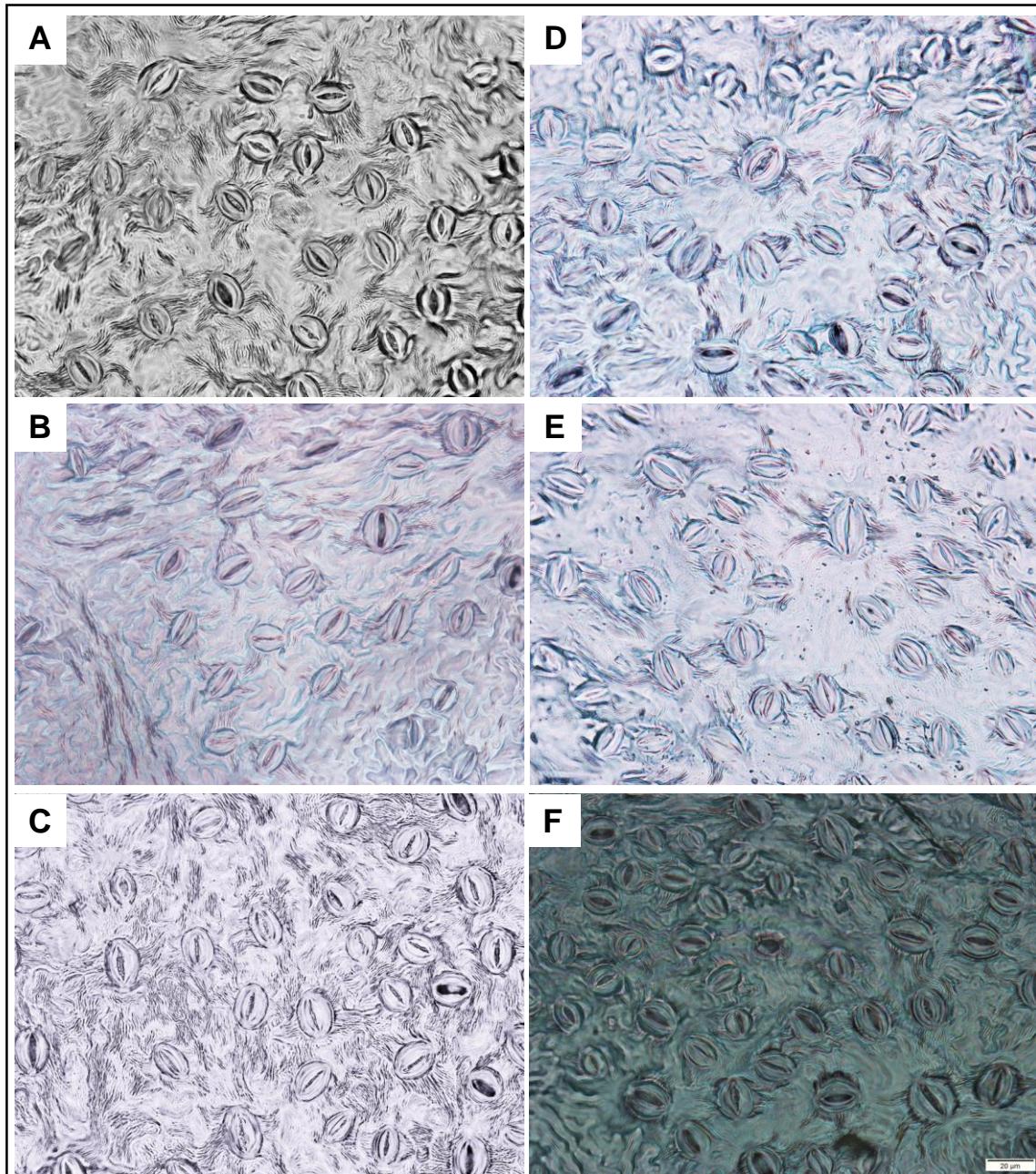


Figura 4- Vista frontal da face abaxial (aumento 400x) de folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) ‘Imperial Gala’ (A, B e C) e ‘Fuji Suprema’ (D, E e F) cultivadas a 1.000m (A e D), a 1.200m (B e E) e 1.400m de altitude no Estado de Santa Catarina, ciclo produtivo 2013/2014.

4.2 Índice SPAD

4.2.1 Cultivar Imperial Gala

Verificou-se que a 'Imperial gala' manteve a maioria das folhas verdes até a primeira quinzena de maio no ciclo 2013/2014 (Figura 5). Por motivo de ataque da mancha foliar de *Glomerella* (*Colletotrichum gloeosporioides*), nas plantas cultivadas a 1.000m, só foi possível registrar os dados de índice SPAD até a primeira quinzena do mês de março.

Das 13 datas avaliadas, apenas em cinco houve diferenças significativas entre as altitudes e dessas, em três foi observado que o índice SPAD foi maior nas folhas das plantas cultivadas nas altitudes mais elevadas.

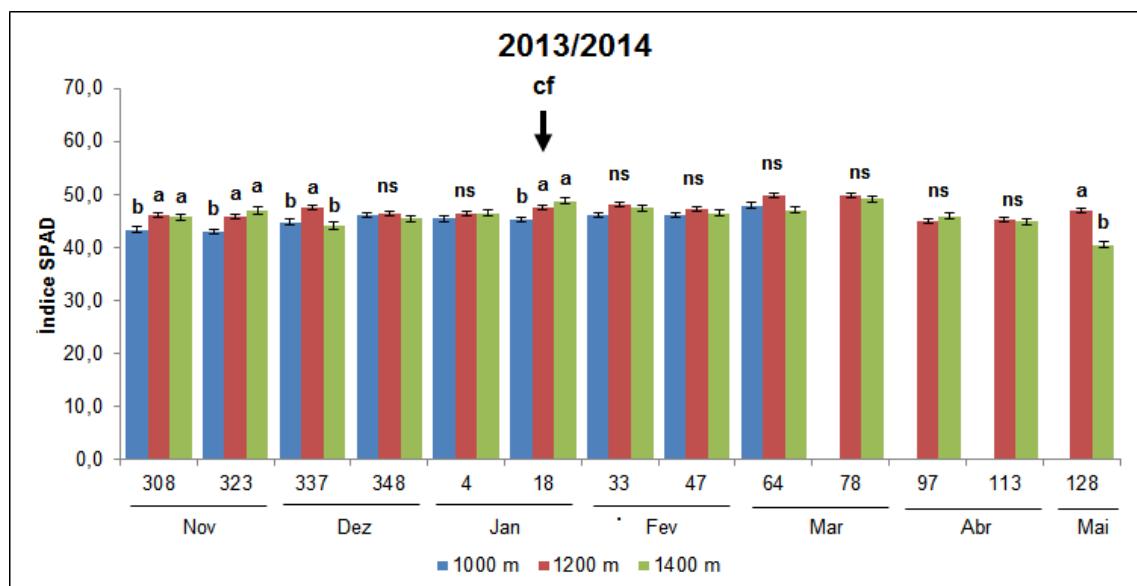


Figura 5- Índice de Clorofilas (SPAD) em folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2013/2014). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data de avaliação, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m.(cf= colheita dos frutos).

No ciclo 2014/2015 as plantas mantiveram a maioria das folhas verdes até a segunda quinzena de abril (Figura 6). Neste ciclo também houve ataque da mancha de *Glomerella* no pomar de 'Imperial Gala' cultivado a 1.000m possibilitando leituras do Índice SPAD somente até a primeira quinzena de fevereiro. Nesta cultivar não foi possível perceber algum padrão diferenciado para o índice de clorofilas em função da altitude, uma vez que se verificou uma alternância dos tratamentos que apresentaram maior índice SPAD em cada época de avaliação.

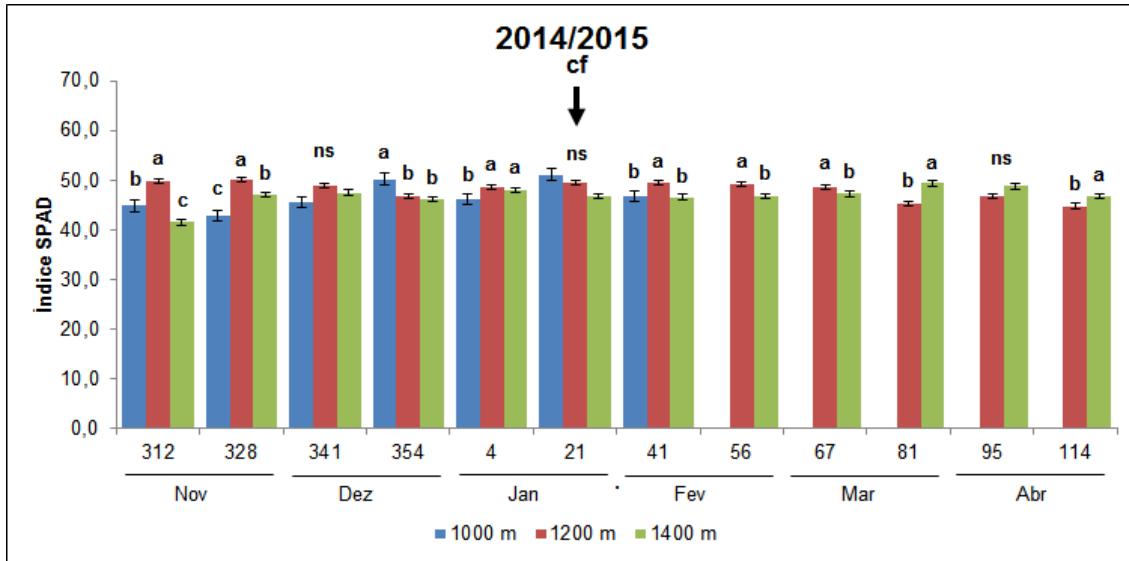


Figura 6- Índice de Clorofilas (SPAD) em folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2014/2015). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data de avaliação, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m.(cf= colheita dos frutos).

4.2.2 Cultivar Fuji Suprema

Nas leituras dos dias 308, 323, 337 e 348 as folhas da 'Fuji Suprema' cultivadas a 1.200m de altitude apresentaram, em média, valores SPAD 6,2% superiores àqueles das plantas cultivadas a 1.000m e 1.400m (Figura 7). Nas leituras do Índice SPAD realizada entre os dias 4 e 47 não se verificou diferenças entre tratamentos. Nas últimas cinco leituras realizadas nas plantas cultivadas a 1.000m e 1.200m, os índices SPAD dos diferentes tratamentos não diferiram entre si, porém foram superiores ao índice registrado nas folhas das plantas cultivadas a 1.400m de altitude.

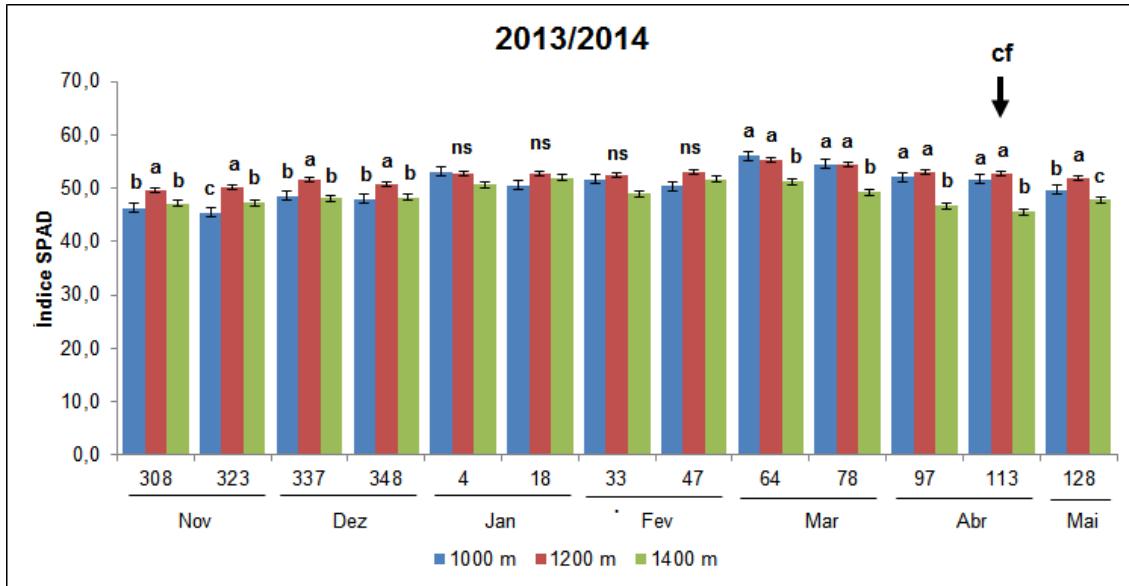


Figura 7- Índice de Clorofilas (SPAD) em folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) ‘Fuji Suprema’ cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2013/2014). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data de avaliação, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m.(cf= colheita dos frutos).

No ciclo 204/2015 foi observado um incremento no índice de clorofilas com o aumento da altitude, principalmente a partir da primeira quinzena de janeiro (Figura 8). Antes desse período, com exceção da segunda quinzena de dezembro, observou-se que os índices SPAD das plantas cultivadas a 1.200m foram superiores aqueles das plantas cultivadas a 1.000 e 1.400m.

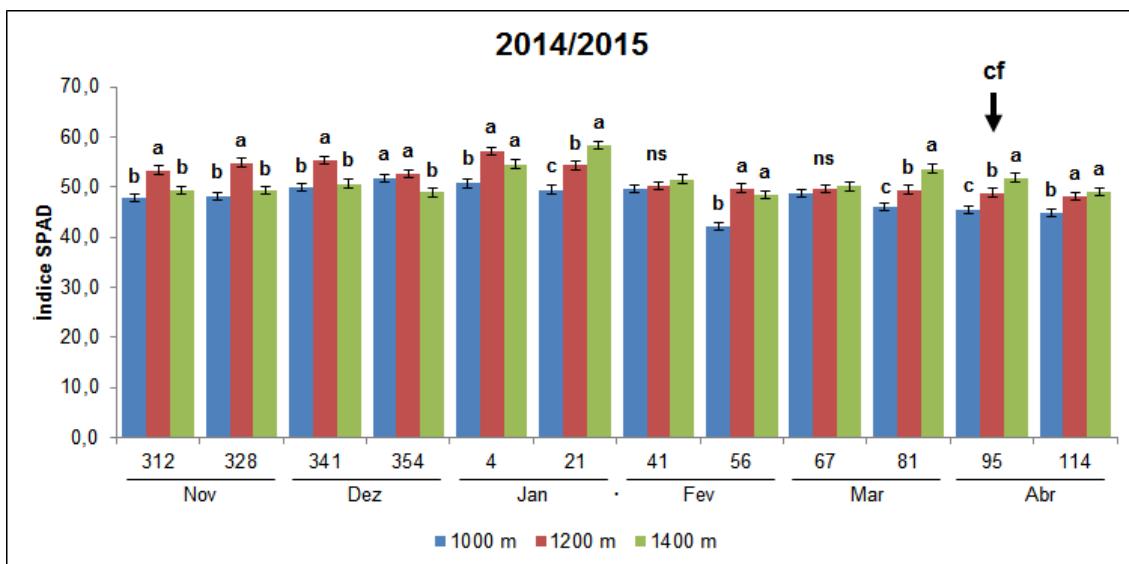


Figura 8- Índice de Clorofilas (SPAD) em folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) ‘Fuji Suprema’ cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2014/2015). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data de avaliação, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m.(cf= colheita dos frutos).

4.3 Parâmetros de trocas gasosas

4.3.1 Cultivar Imperial Gala

Os parâmetros de trocas gasosas foram avaliados nas folhas das plantas da cultivar Imperial Gala durante o ciclo produtivo 2013/2014 (mês de novembro a maio) e 2014/2015 (mês de novembro a abril), com exceção das plantas cultivadas a 1.000m como mencionado no tópico sobre o índice SPAD.

No primeiro ciclo vegetativo foi observada maior taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) nas plantas cultivadas a 1.000m, na segunda e terceira data de avaliação (Figura 9A). Os valores máximos de A foram registrados na quinta data de avaliação, correspondente a primeira quinzena de janeiro, sendo de 17,5, 17,2 e 17,9 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ para 1.000, 1.200 e 1.400m, respectivamente, porém sem diferença entre tratamentos. A partir desta data os valores começam a reduzir gradativamente, sendo que na sexta, oitava e nona data de avaliação os valores de A não diferiram entre as plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m, sendo superiores aos valores registrados nas plantas cultivadas a 1.000m. Já os menores valores foram registrados na primeira quinzena de maio, quando as plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m apresentaram, respectivamente, valores de A 52% e 39% inferiores aos apresentados no início de novembro.

A condutância estomática (g_s) oscilou sem um padrão definido ao longo das avaliações e entre tratamentos (Figura 9B). Entretanto, da mesma forma que A, os valores de g_s das plantas cultivadas a 1.000m foi superior nas primeiras datas de avaliação, com destaque para o dia 337 do ano de 2013, primeira quinzena do mês de dezembro, quando essas plantas apresentaram um g_s 50% maior do que as plantas a 1.200 e 1.400m. Neste ciclo de avaliação, também se destacou a alta g_s nas plantas a 1.200m na quinta data de observação e queda drástica nos valores de g_s das plantas cultivadas a 1.000 m no dia 18 e a 1.200 m no dia 33 do ano de 2014.

Em relação à concentração intercelular de CO₂ (Ci) (Figura 9C), a mesma foi pouco alterada em função dos diferentes níveis de altitude. Entretanto, destacou-se o menor valor de Ci observado nas plantas a 1.000 m no dia 18 do ano de 2014 e nas plantas cultivadas a 1.200 m no dia 33 do ano de 2014, que apresentaram um padrão de variação similar ao observado para a g_s , nos mesmos tratamentos e datas de avaliação.

A taxa transpiratória (E) foi incrementada nas quatro primeiras datas de observação, nas plantas de ambos ambientes (Figura 9D). Neste período, com exceção do dia 308 do ano de 2014, a E foi maior de acordo com o aumento da altitude. Foi verificado que nos dias 4 e 33 do ano de 2014 as taxas de transpiração apresentadas pelas plantas a 1.000 e 1.400 m foram consideravelmente superiores à apresentada pelas plantas a 1.200 m. No dia 33 do ano de 2014, por exemplo, os valores de E foram 42% e 36% superiores a 1.000 e a 1.400 m, respectivamente, em relação aos valores de E registrados a 1.200 m.

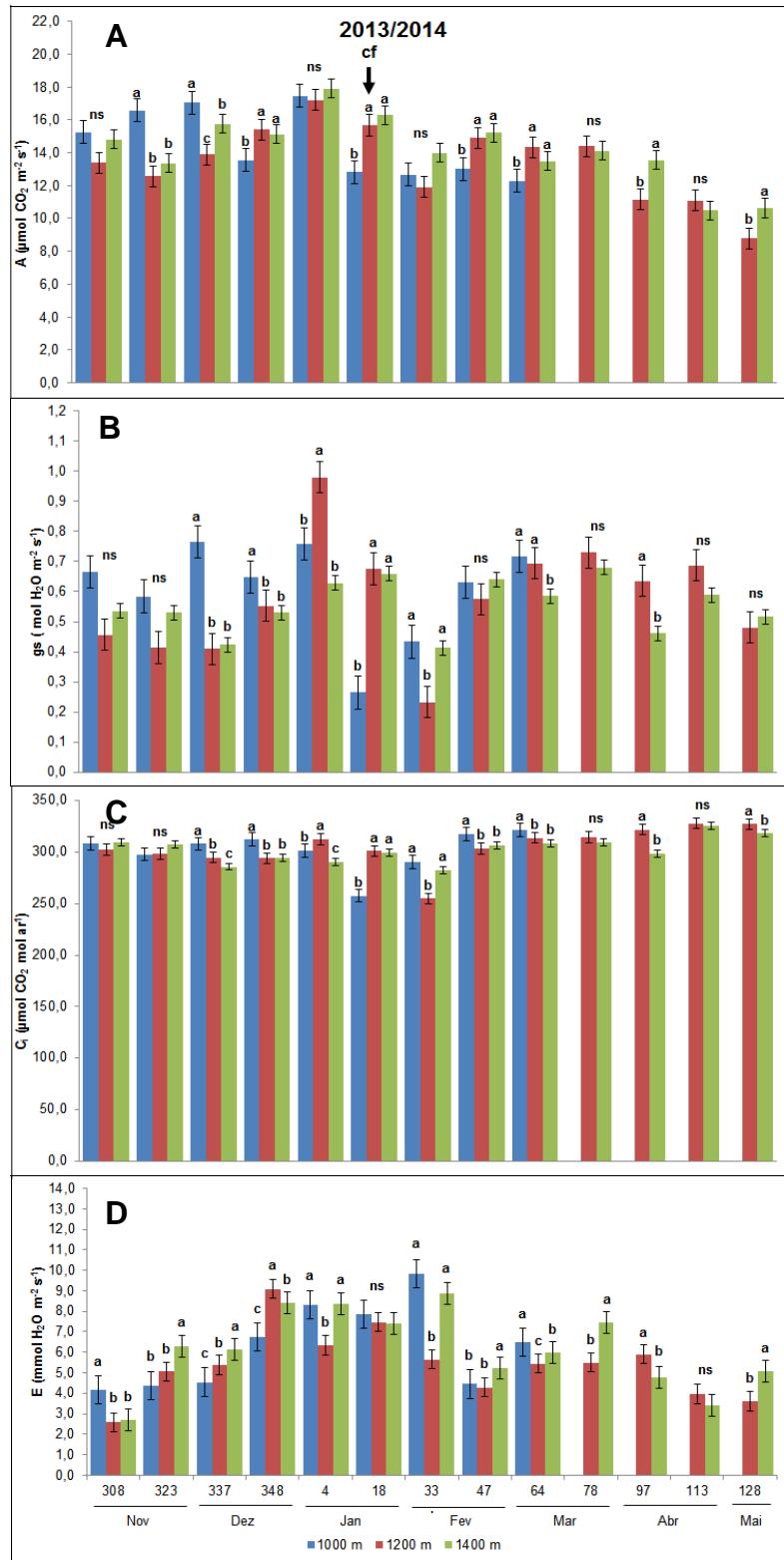


Figura 9- Taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), Condutância estomática (gs), Carbono intercelular (C_i) e Taxa de transpiração (E) em folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes, ciclos 2013/2014 e 2014/2015. Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas referem-se ao dia de leitura a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (cf= colheita dos frutos).

Quanto a eficiência do uso da água (EUA), na primeira data de observação as plantas de 'Imperial Gala' cultivadas a 1.200 e 1.400m não apresentaram diferenças entre si, porém foram superiores às cultivadas a 1.000m (Figura 10A). Porém, nas três observações seguintes, estas apresentaram maior EUA em comparação às localizadas a 1.200 e 1.400 m, que não diferiram entre si. Com exceção dos dias 4 e 47, essa situação foi invertida, sendo que nas quatro ultimas leituras não foi possível verificar um padrão de diferenciação na EUA em função no nível de altitude.

Em relação à eficiência instantânea de carboxilação (EiC), das 13 avaliações realizadas, em 07 datas (dia 348 em 2013 e dias 18, 33, 47, 64, 97 e 128 do ano de 2014) foi verificado incremento na EiC de acordo com o aumento da altitude, apesar de não haver diferenças significativas entre os valores de EiC em algumas dessas datas (Figura 10B). Nas três primeiras datas de observação, no entanto, as plantas localizadas no pomar a 1.000 m apresentaram EiC relativamente superior às apresentadas pelas plantas a 1.200 e 1.400 m, embora não havendo diferença na primeira avaliação.

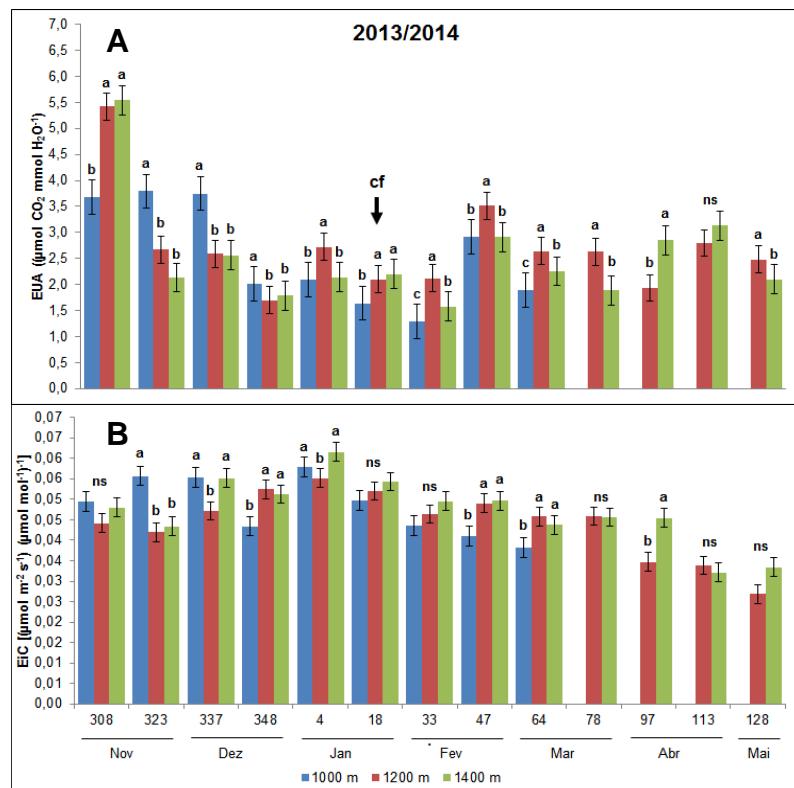


Figura 10- Eficiência do uso da água (EUA) (A) e Eficiência instantânea de carboxilação (EiC)(B) em macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes, ciclos 2013/2014 e 2014/2015. Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas referem-se ao dia de leitura a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (cf= colheita dos frutos).

No ciclo produtivo 2014/2015, as plantas de ‘Imperial Gala’ cultivadas a 1.000m apresentaram maiores valores de A nas duas primeiras datas de avaliação, em relação às plantas cultivadas a 1.400 m (Figura 11A), representando uma assimilação de CO₂ 11% e 32,5% maior, na primeira e na segunda avaliações, respectivamente, comparado as plantas cultivadas a 1.400 m. Na terceira data foi observado que houve uma redução da A nas plantas cultivadas em ambas altitudes, sem diferença entre tratamentos, seguindo de uma aumento importante, atingido valor próximo a 17,0 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ para ambos tratamentos. A partir da quinta data de avaliação, em média as plantas cultivadas a 1.200 m apresentaram maior valor de A.

Nas primeiras três datas a g_s foi maior nas plantas cultivadas a 1.000 m, enquanto que se registrou valores muito baixos nas plantas a 1.200 e 1.400 m, chegando a 0,21 mol H₂O m⁻² s⁻¹ na terceira data de avaliação para as plantas cultivadas a 1.400 m (Figura 11B). A partir da quarta avaliação os valores de g_s aumentaram, porém não apresentaram um padrão possível de ser associado ao nível de altitude.

Os dados de Ci foram consideravelmente homogêneos entre as plantas das diferentes altitudes (Figura 11C). Porém a única alteração foi verificada na segunda e terceira leituras, em que as plantas cultivadas a 1.000, 1.200 e 1.400 m apresentaram valores decrescentes e significativamente diferentes entre si, sendo os maiores valores registrados nas plantas cultivadas a 1.000 m.

Em relação à taxa de transpiração (E), os maiores valores foram registrados nas folhas das plantas cultivadas a 1.000 m, nas três primeiras leituras, em relação aos demais tratamentos (Figura 11D). Na primeira leitura a E nas plantas a 1.000 m foi 49% e 32,5% superior àquela registrada nas plantas a 1.200 e 1.400 m, respectivamente, enquanto que na segunda data, os valores de E foram 39,8% e 25,9% maiores em relação às plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m, respectivamente. Na terceira data, as diferenças foram de 34,7% e 45,7%, respectivamente. Nas demais datas, de uma maneira geral, houve incremento na E de acordo com o aumento da altitude, com exceção da sexta avaliação (aos 21 dias do ano de 2015), quando as plantas cultivadas no pomar localizado a 1.000m apresentaram a maior E entre todas verificadas nas demais datas de observação (12,38 mmol H₂O m⁻² s⁻¹).

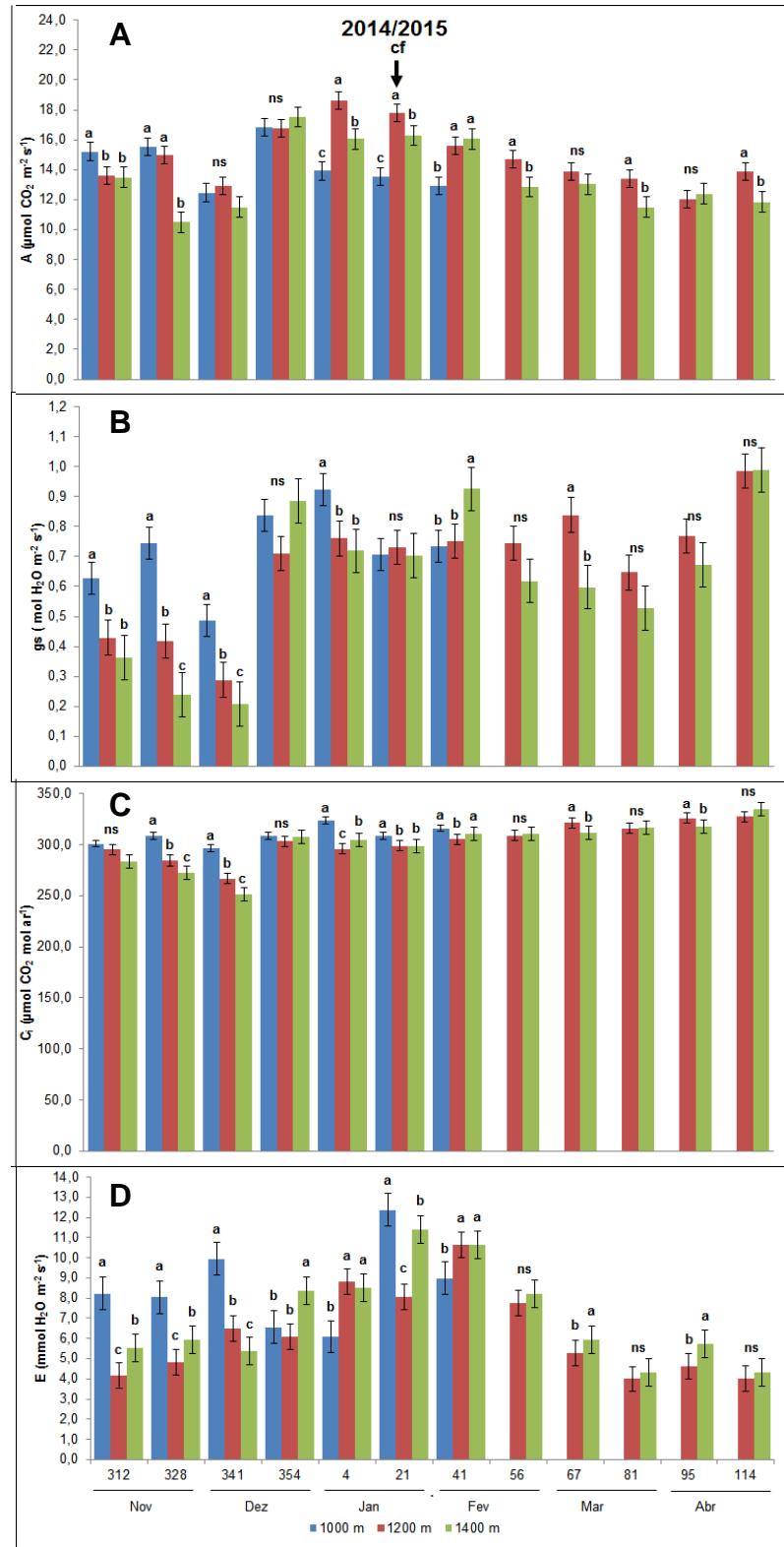


Figura 11-Taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), Condutores estomáticos (gs), Carbono intercelular (Ci) e Taxa de transpiração (E) em folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2014/2015. Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas referem-se ao dia de leitura a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (cf= colheita dos frutos).

Os resultados de eficiência do uso da água (EUA) e de eficiência instantânea de carboxilação (EiC) na cultivar Imperial Gala no ciclo 2014/2015 são apresentados na Figura 12. Nas duas leituras no mês de dezembro de 2014 (dias 312 e 328) foi observada maior EUA nas plantas a 1.200 m (Figura 12A), sendo que na primeira data de avaliação estas foram 26% e 44% mais eficientes do que as plantas localizadas a 1.400 m e 1.000 m respectivamente. No dia 328 a EUA nas plantas tanto do pomar a 1.000 m quanto do localizado a 1.400 m foram aproximadamente 40% menores em relação à das plantas a 1.200 m. Estas se mostraram mais eficientes quanto ao uso da água na maioria das outras datas de observação. Os resultados gerais, no entanto, não indicam relação direta com a altitude.

Por sua vez, para os dados da EiC, observou-se que em oito das 12 datas avaliadas, as plantas a 1.200m apresentaram valores superiores, distintos em seis datas, em relação aos dados registrados nas plantas cultivadas a 1.000 e 1.400 m (Figura 12B).

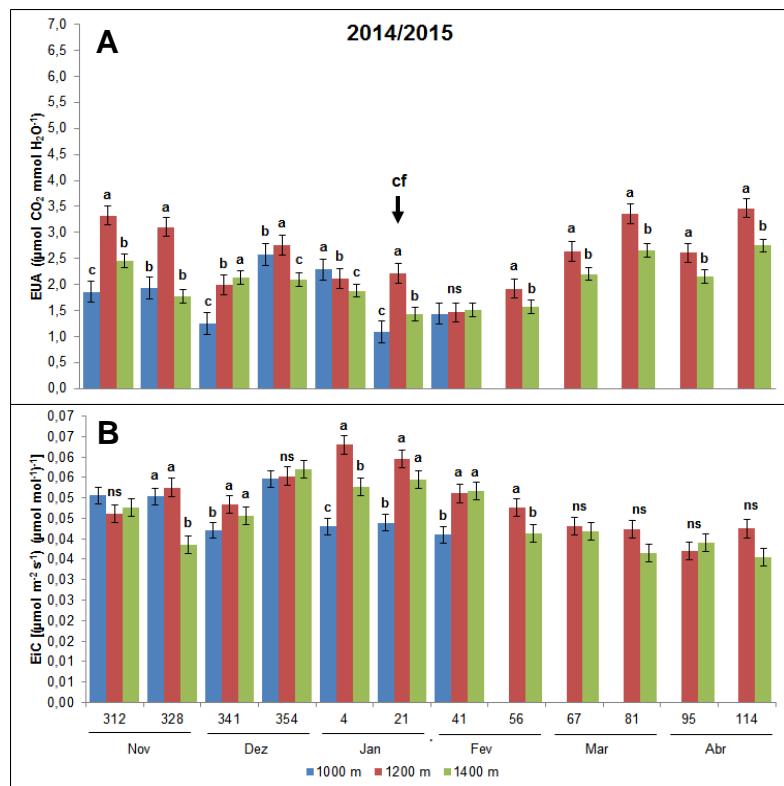


Figura 12- Eficiência do uso da água (EUA) (A) e Eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (B) em macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2014/2015. Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas referem-se ao dia de leitura a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (cf= colheita dos frutos).

4.3.2 Cultivar Fuji Suprema

Durante o ciclo produtivo 2013/2014, nas plantas de 'Fuji Suprema' cultivadas em ambas as altitudes, o valor de A foi em torno de $15,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no início do ciclo, atingindo seu pico na primeira quinzena de janeiro (aproximadamente $18,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), seguindo de uma redução gradual até próximo de $8,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, na primeira quinzena de maio (Figura 13A). Nas primeiras cinco datas de observação, com exceção do dia 348 de 2013, as plantas cultivadas a 1.000 m apresentaram maior assimilação líquida de CO₂. A maior diferença foi verificada na segunda data de observação, onde os valores de A foram 26% e 23% superiores às plantas cultivadas a 1.200m e 1.400 m, respectivamente.

Nas leituras feitas na segunda quinzena de janeiro as plantas de ambos os pomares apresentaram valores de A não diferentes entre si (em torno de $16,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), com uma considerável redução desses valores quinze dias após, e maior redução nas plantas cultivadas a 1.000 m, em relação à leitura seguinte, dia 47 de 2014, cujas plantas apresentaram A superior e diferente tanto das plantas a 1.200 m quanto das plantas a 1.400 m.

Na nona e décima leituras foram verificadas diferenças significativa entre as plantas a 1.200 m e as a 1.000 e 1.400 m que não diferiram entre si, quanto à taxa de assimilação líquida de CO₂.

Para os valores de g_s , de uma maneira geral as respostas observadas das plantas foram semelhantes ao que ocorreu para os valores de A (Figura 13B). Entretanto, na primeira quinzena de janeiro foi verificado que as plantas cultivadas a 1.200 m apresentaram g_s 40% superior às plantas a 1.400 m e 30% superior às plantas do pomar a 1.000 m.

Das 13 leituras realizadas, em 10 delas as plantas do pomar localizado a 1.000 m apresentaram valores de Ci maiores do que as plantas das outras altitudes, sendo que em nove dessas leituras esses valores foram significativamente diferentes aos registrados nas plantas a 1.200 m e 1.400 m (Figura 13C). O ponto que mais fugiu a essa regra foi verificado na sexta leitura quando as plantas do pomar a 1.000 m apresentaram valor de Ci 23,8% inferior ao apresentado pelas plantas a 1.200 m e 18% inferior ao das plantas a 1.400 m, sendo que essa resposta foi causada pela diminuição da condutância estomática.

Quanto à taxa de transpiração (Figura 13D), houve diferença entre tratamentos, porém com um pequeno incremento nos valores de acordo com a altitude nas primeiras quatro leituras, com exceção da primeira. Após esse período, com exceção do dia 18 de 2014, em todas as datas observadas as plantas do pomar localizado a 1.200 m apresentaram menor E, apesar de essa taxa não diferir significativamente para todas essas datas de avaliação.

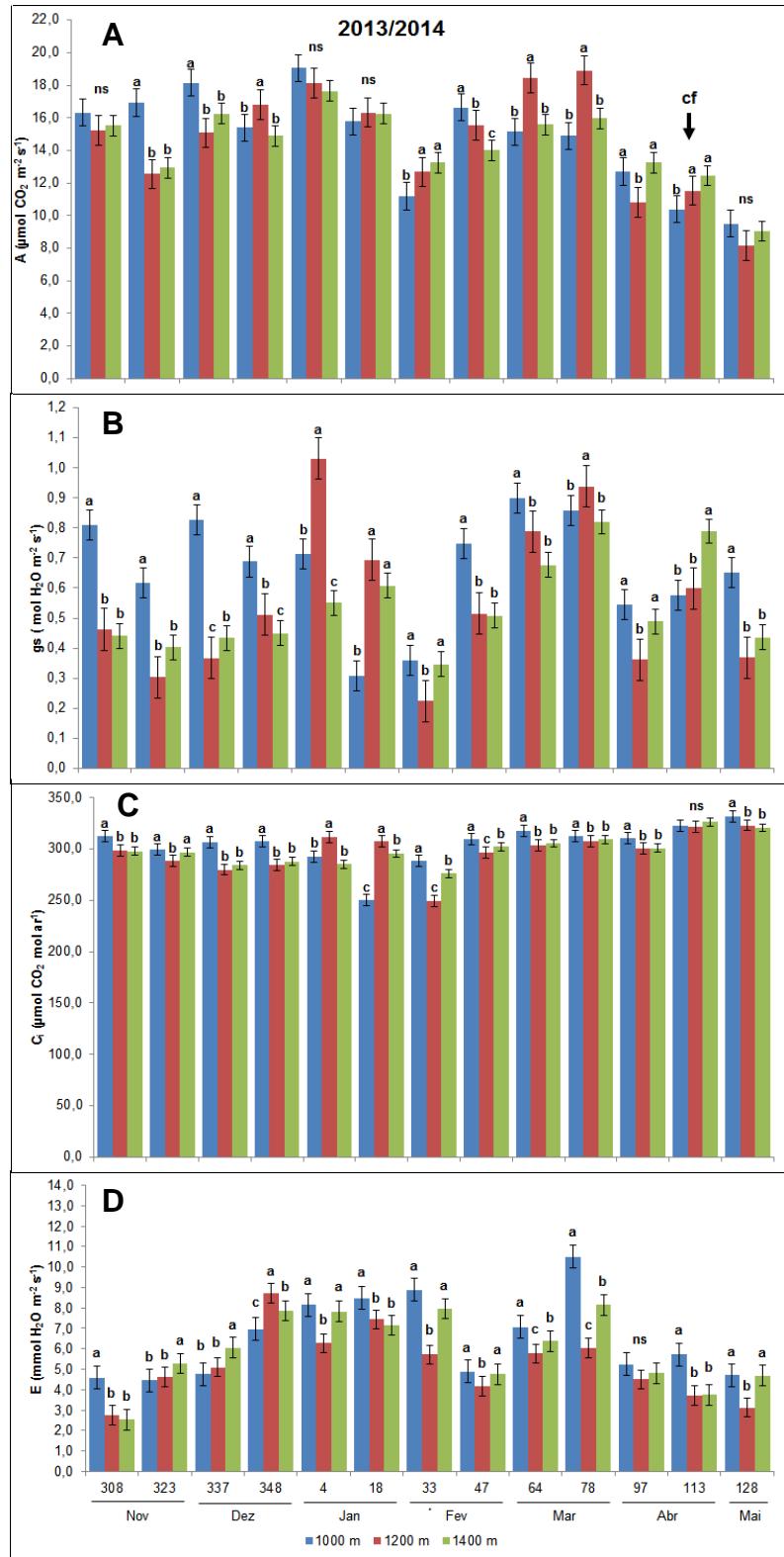


Figura 13-Taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), Condutores estomáticos (gs) (B), Carbono intercelular (Ci) e Taxa de transpiração (E) em folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Fuji Suprema' cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2013/2014. Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas referem-se ao dia de leitura a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (cf= colheita dos frutos).

Para os valores de eficiência do uso da água (EUA) e de eficiência instantânea de carboxilação (EiC) na cultivar Fuji Suprema no ciclo 2013/2014, verificou-se que, independente do local de cultivo, houve redução da EUA (Figura 14A) de novembro até a primeira quinzena de fevereiro (dias 308, 323, 337, 348 de 2013; e dias 4, 18 e 33 de 2014). Na segunda quinzena de fevereiro observou-se melhora na EUA das plantas de ambos os pomares. A partir de março (dia 64) as plantas do pomar cultivado a 1.200m foram mais estáveis quando ao uso eficiente da água. O destaque maior de todas as leituras foi registrado na primeira leitura, com valores discrepantes registrados nas plantas a 1.200 e 1.400 m.

As plantas de ambos os pomares apresentaram comportamento muito semelhante quanto à EiC (Figura 14B). As plantas a 1.000m apresentaram maior EiC em sete datas de avaliação. Verificou-se também que, independente do ambiente de cultivo, as plantas apresentaram maior EiC no início de janeiro e menor EiC no final do ciclo produtivo.

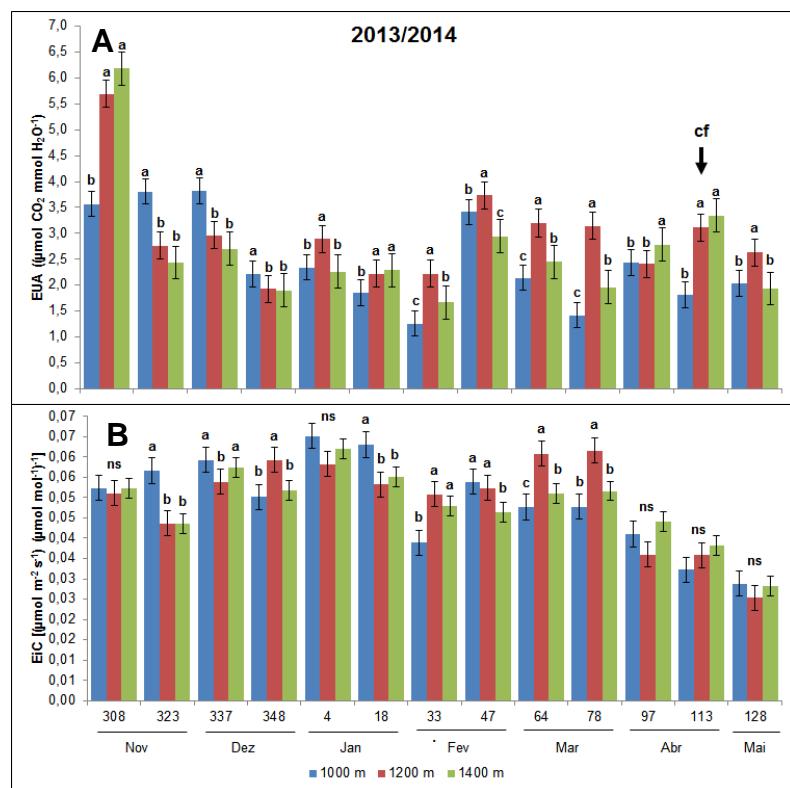


Figura 14- Eficiência do uso da água (EUA) (A) e Eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (B) em macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Fuji Suprema' cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2013/2014. Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas referem-se ao dia de leitura a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (cf= colheita dos frutos).

No ciclo produtivo 2014/2015, as plantas de ‘Fuji Suprema’ não apresentaram diferenças nos valores de A (em média $15,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), na primeira data de avaliação (Figura 15A). Observou-se uma redução expressiva da atividade assimilatória de CO_2 pelas plantas cultivadas a 1.400m na segunda e terceira avaliações. Na terceira avaliação, por exemplo, o valor da A, registrado nessas plantas foi 18% menor em relação ao valor apresentado pelas plantas a 1.000 m e 30% menor em comparação ao das plantas a 1.200 m.

O valor de A nas plantas cultivadas a 1.400 m, no dia 341 de 2014, foi o menor entre os três ambientes do estudo, porém as diferenças entre os tratamentos foram menores, principalmente pela diminuição da atividade fotossintética das plantas dos outros locais.

Na quarta data de avaliação as plantas dos três ambientes apresentaram os valores máximos do ciclo (em média $18,31 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Após essa data, o valor de A nas plantas cultivadas a 1.000 m caiu para valor próximo de $13,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e ficou estável até o dia 67 de 2015 e nas três últimas leituras esses valores ficaram próximos a $11,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Durante esse período os valores de A, foram maiores de acordo com o aumento da altitude, com exceção da penúltima avaliação. Nas três primeiras datas de avaliações valores de g_s foram muito baixos nas plantas cultivadas a 1.200 m e 1.400 m (Figura 15B). Nessas três datas foi verificado maior valor da g_s nas plantas a 1.000 m. Nas demais datas de avaliação considerou-se que houve equilíbrio entre os valores de g_s determinados nas plantas dos três ambientes, com destaque apenas para os valores relativamente altos a 1.000m, no dia 4, e a 1.400m, nos dias 41 e 95 do ano de 2015.

Os dados de Ci permitiram inferir que em geral os valores registrados a 1.000m foram relativamente superiores na maioria das datas de avaliações (Figura 15C). Na segunda e terceira leituras as plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m apresentaram valores considerados baixos em relação ao que se observou na maioria das leituras do ciclo. Em relação à E observou-se valores comparativamente altos nas folhas das plantas a 1.000m nas três primeiras leituras (Figura 15D). De um modo geral não houve qualquer relação entre altitude e taxa de transpiração. Nas avaliações feitas nos dias 21, 41 e 56 do ano de 2015 foram registrados valores de E considerados altos nas plantas dos três ambientes, com maior expressividade nas plantas a 1.000m e 1.400m nos dias 21e 56.

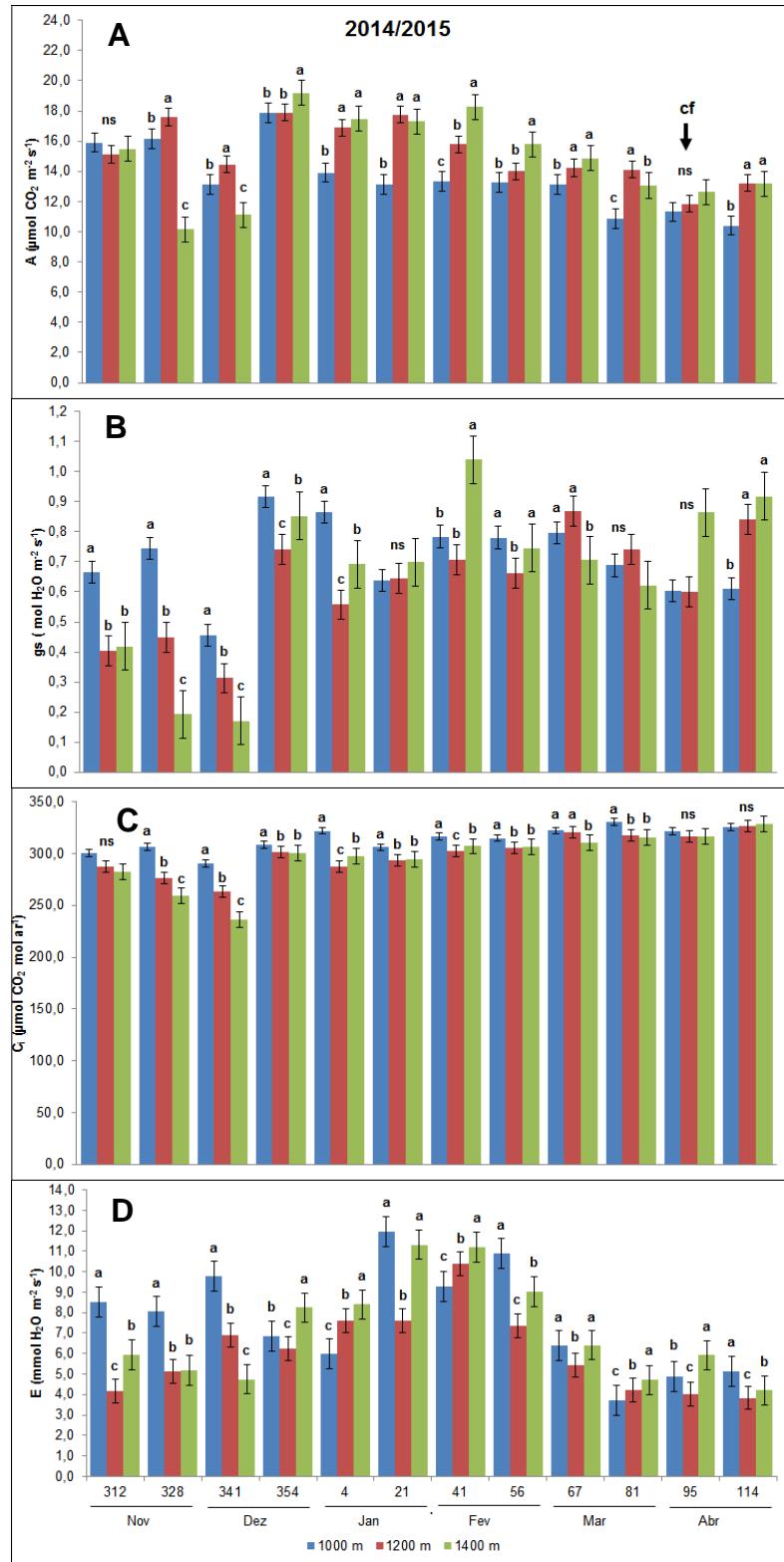


Figura 15- Taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), Condutância estomática (gs), Carbono intercelular (Ci) e Taxa de transpiração (E) em folhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Fuji Suprema' cultivadas em diferentes altitudes, ciclos 2013/2014 e 2014/2015. Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas referem-se ao dia de leitura a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (cf= colheita dos frutos).

No ciclo 2014/2015, as plantas da cultivar Fuji Suprema cultivadas a 1.200m apresentaram maior eficiência do uso da água (EUA) em nove das 12 datas de avaliações realizadas (Figura 16A). As maiores diferenças foram registradas nas duas leituras do mês de novembro, quando essas plantas apresentaram valor médio da EUA, 36% superior ao apresentado pelas plantas a 1.000m e 24% superior em relação ao das plantas a 1.400m. Cabe destacar que a EUA foi considerada baixa nas plantas a 1.000m nos dias 341 e 21, nas plantas a 1.400m no dia 21; e nas plantas de ambos os ambientes durante a avaliação feita no dia 41.

Em relação à eficiência instantânea de carboxilação (EiC) foram registrados valores relativamente mais altos nas plantas dos pomares de maior altitude (Figura 16B). As principais exceções a essa regra foram observadas durante as leituras realizadas nos dias 328 e 341 do ano de 2014. No primeiro caso a EUA das plantas a 1.400m foi inferior às das demais plantas. Já no segundo as plantas de todos os ambientes estudados não apresentaram diferenças nos valores de EUA.

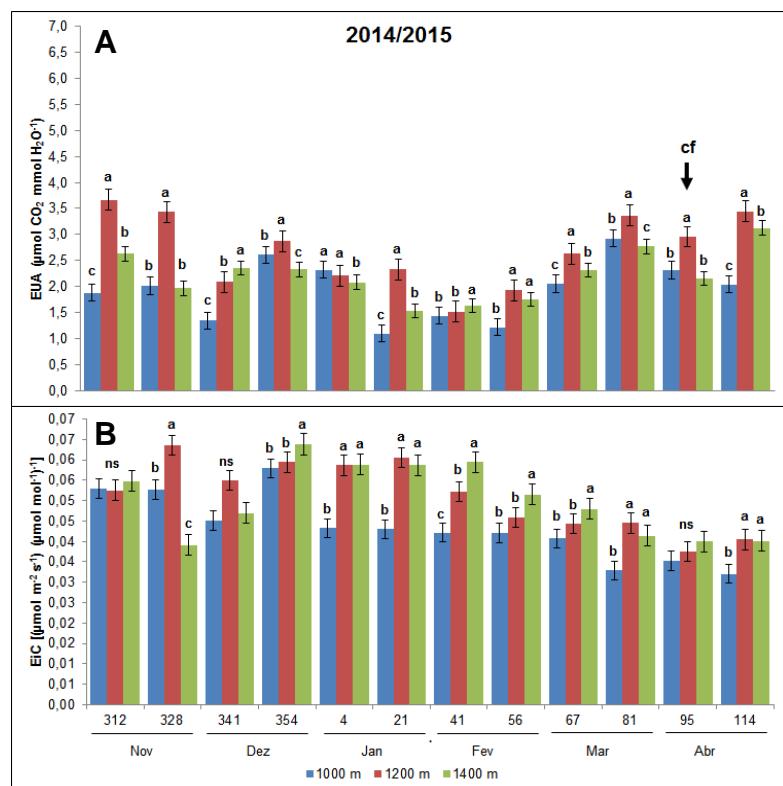


Figura 16- Eficiência do uso da água (EUA) (A) e Eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (B) em macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Fuji Suprema' cultivadas em diferentes altitudes, ciclo 2014/2015. Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas referem-se ao dia de leitura a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (cf= colheita dos frutos).

4.4 Teor de amido e relação C/N

4.4.1 Teor de amido em ramos da cultivar Imperial Gala

No ciclo 2012/2013 verificou-se, no geral, que houve incremento no teor de amido nos ramos (brindilas) das plantas de ambas as altitudes, da primeira coleta (dia 309 do ano de 2012) até a sexta coleta (na primeira quinzena do mês de abril), e diminuição a partir da sétima coleta (primeira quinzena de maio). Em média, o incremento observado entre a primeira e a sexta coleta foi de 258% (Figura 17). Verificou-se que o teor de amido foi maior de novembro a fevereiro nas plantas a 1.000m, apesar de essa superioridade ser significativa apenas na segunda coleta. De abril a agosto, no entanto, as plantas a 1.000m apresentaram teores de amido inferiores aos apresentados pelas plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m, que não diferiram entre si.

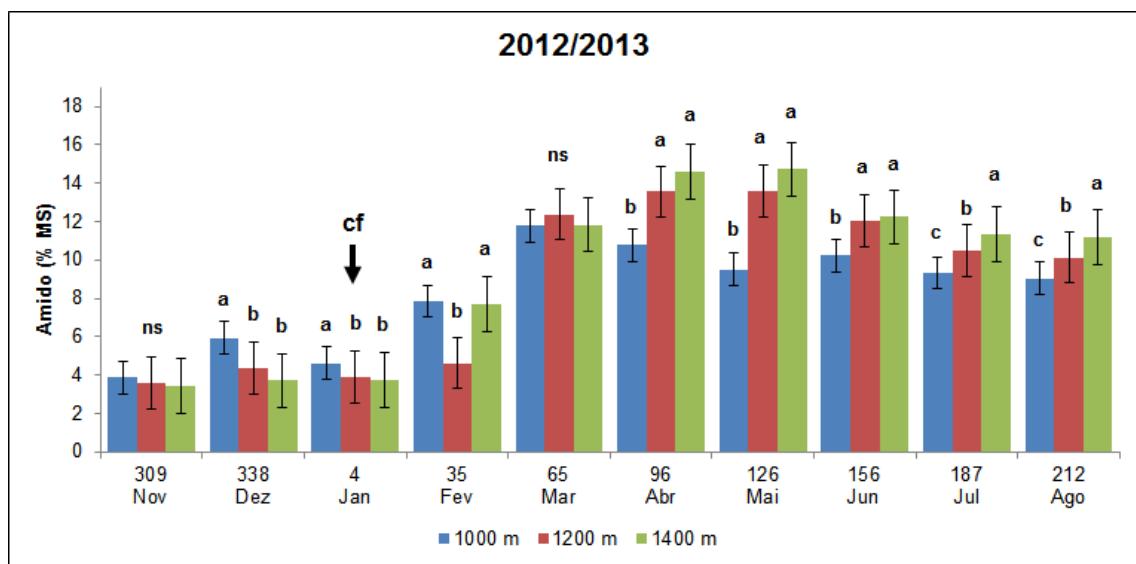


Figura 17- Teor de amido (%MS) em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes (2012/2013). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos)

Durante ciclo 2013/2014 também houve incremento no teor de amido nos ramos das plantas de ambas as altitudes da primeira coleta até a sexta coleta (primeira quinzena do mês de abril), e diminuição a partir da sétima coleta, primeira quinzena de maio (Figura 18). Em média o incremento foi de 230%, de maneira similar ao que ocorreu no ciclo 2012/2013.

O teor de amido em brindilas de 'Imperial Gala', nas diferentes altitudes foi similar aos registrados no ciclo 2012/2013, com exceção dos meses de novembro, julho e agosto.

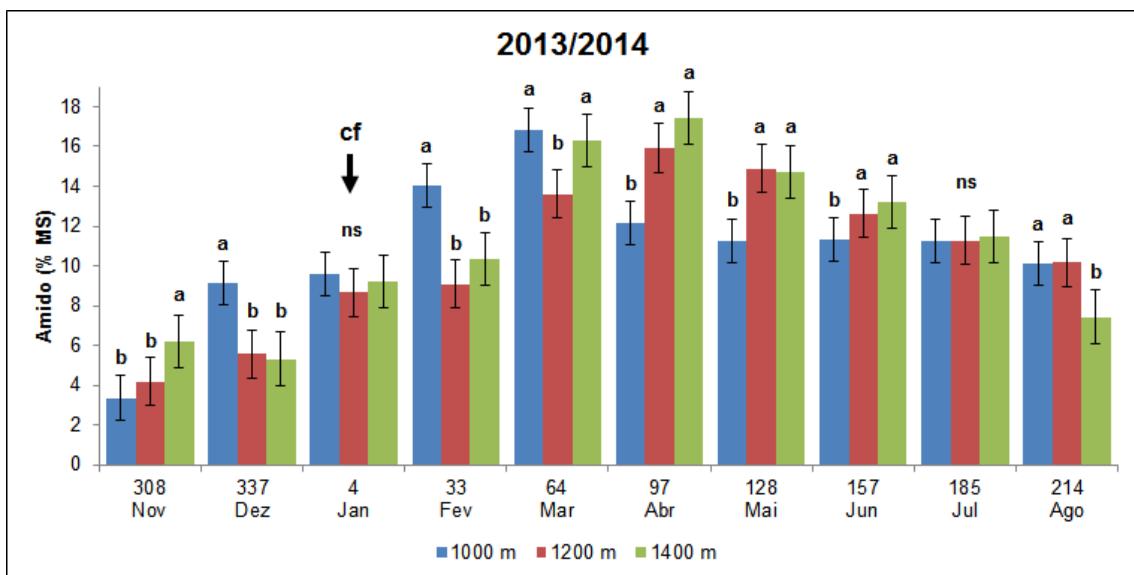


Figura 18- Teor de amido (%MS) em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes (2013/2014). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

As coletas durante ciclo 2014/2015 só foram possíveis até o mês de maio, podendo ser verificado também que houve incremento no teor de amido nos ramos das plantas de ambas as altitudes da primeira coleta até a sexta coleta na primeira quinzena do mês de abril (Figura 19). Em média o incremento foi de 241%, de maneira semelhante ao que ocorreu nos ciclos 2012/2013 e 2014/2014.

De maneira semelhante aos dois ciclos anteriores avaliados, o teor de amido foi maior nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro, e como era de se esperar, foi menor nos meses de abril e maio.

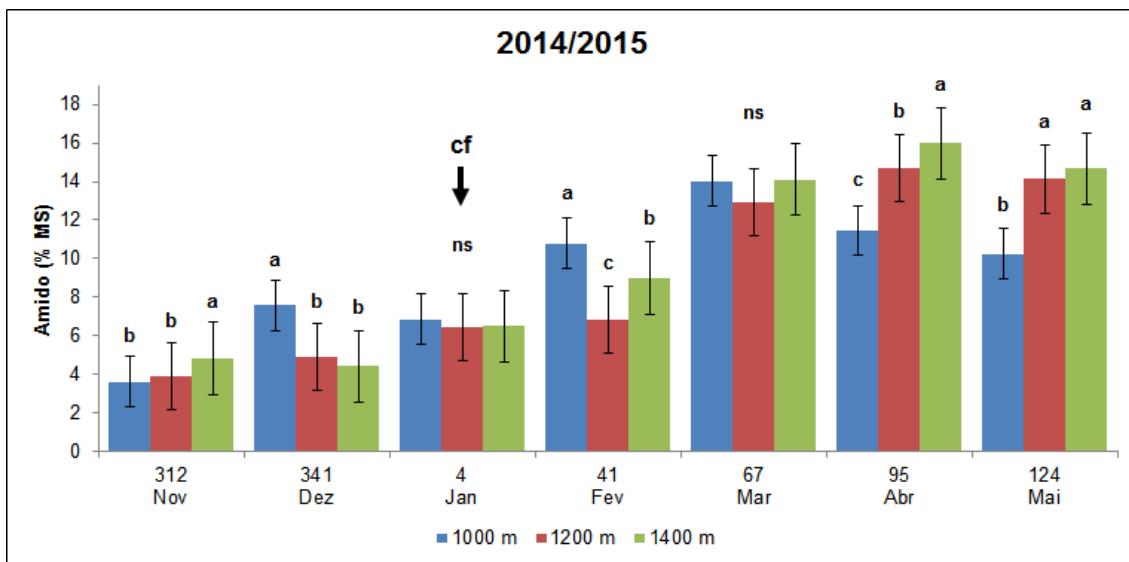


Figura 19- Teor de amido (%MS) em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes (2014/2015). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

4.4.2 Teor de amido em ramos da cultivar Fuji Suprema

De maneira semelhante ao que ocorreu com as plantas da cultivar Imperial Gala, na 'Fuji Suprema' durante o ciclo 2012/2013 verificou-se incremento no teor de amido nos ramos (brindilas) das plantas de ambas as altitudes, da primeira coleta (dia 309 do ano de 2012) até a sexta coleta (na primeira quinzena do mês de abril), e diminuição a partir da sétima coleta (primeira quinzena de maio). Em média, o incremento observado entre a primeira e a sexta coleta foi de 180% (Figura 20).

No que se refere às diferenças entre os tratamentos, as variações no conteúdo de amido nos ramos da cultivar Fuji Suprema não se mostraram respostas em função da altitude.

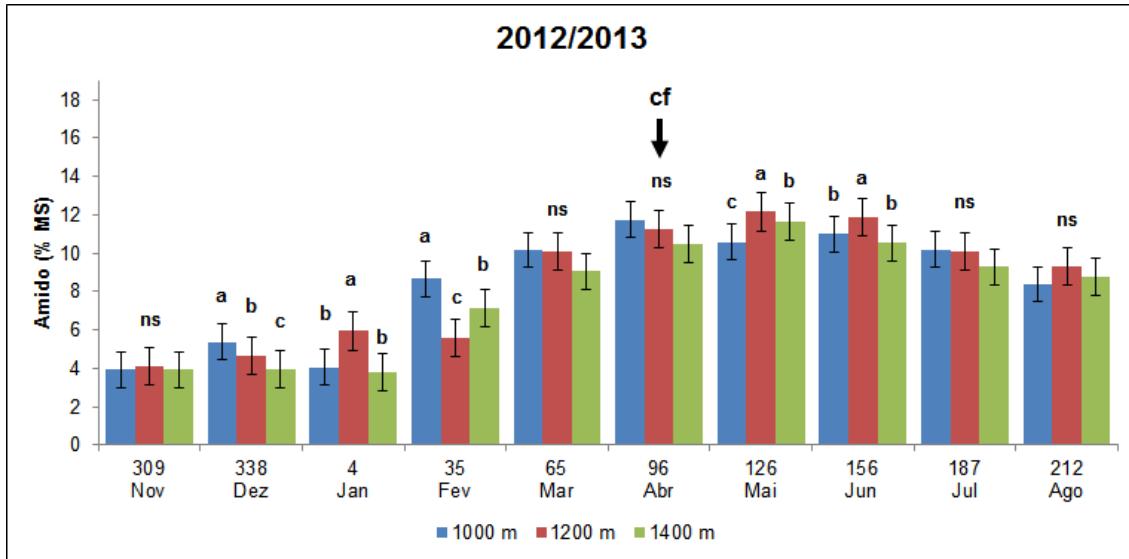


Figura 20- Teor de amido (%MS) em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) ‘Fuji Suprema’ cultivadas em diferentes altitudes (2012/2013). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

No ciclo 2013/2014, verificou-se incremento no teor de amido nos ramos (brindilas) das plantas de ambas as altitudes, da primeira coleta (dia 309 do ano de 2012) até a sexta coleta (na primeira quinzena do mês de abril), e diminuição a partir da sétima coleta (primeira quinzena de maio). Em média, o incremento observado entre a primeira e a sexta coleta foi de 188% (Figura 21).

A ‘Fuji Suprema’ apresentou comportamento idêntico ao apresentado pela ‘Imperial Gala’ da primeira coleta à sétima coleta, com maior teor de amido em brindilas das plantas cultivadas a 1.000m nos meses de dezembro a março, e maior nas plantas a 1.400m nos meses de abril e maio.

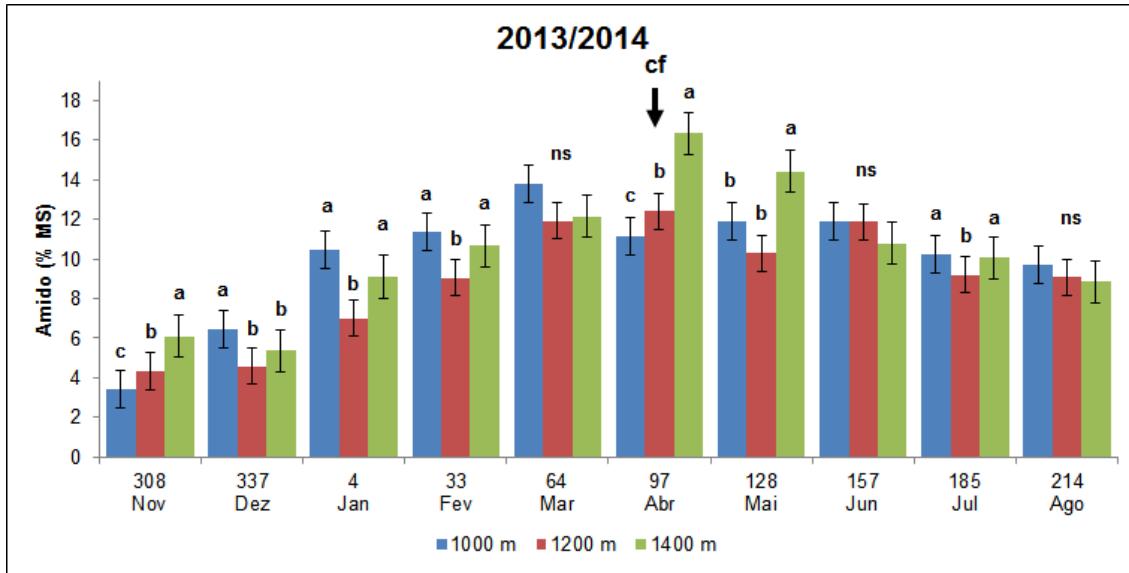


Figura 21- Teor de amido (%MS) em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) ‘Fuji Suprema’ cultivadas em diferentes altitudes (2013/2014). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

No ultimo ciclo estudado, em macieiras ‘Fuji Suprema’ cultivadas em 1.000m detectou-se maior teor de amido nas brindilas, em relação às brindilas de plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m de novembro a fevereiro (Figura 22). Em abril e maio de 2015 (nos dias 95 e 124), no entanto, os valores apresentados a 1.000 e 1.200m foram iguais, porém significativamente inferiores ao verificado a 1.400m.

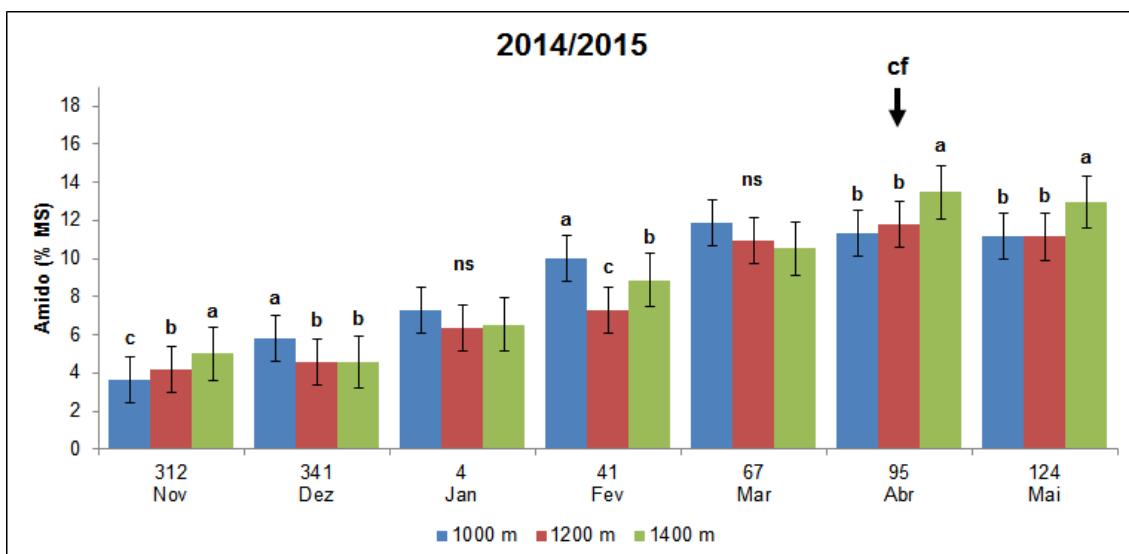


Figura 22- Teor de amido (%MS) em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) ‘Fuji Suprema’ cultivadas em diferentes altitudes (2014/2015). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

4.4.3 Relação C/N em ramos da cultivar Imperial Gala

Durante o ciclo 2012/2013, para ‘Imperial Gala’, de uma maneira geral houve acréscimo no valor da relação C/N da primeira data de observação até a quarta, e os valores se mantiveram quase que constantes até a última avaliação, nas plantas dos pomares a 1.000 e 1.200m, enquanto que a partir da quarta avaliação as plantas cultivadas a 1.400 metros mantiveram maior relação C/N até a última avaliação, porém sem diferença significativa entre tratamentos nas ultimas três avaliações (Figura 23).

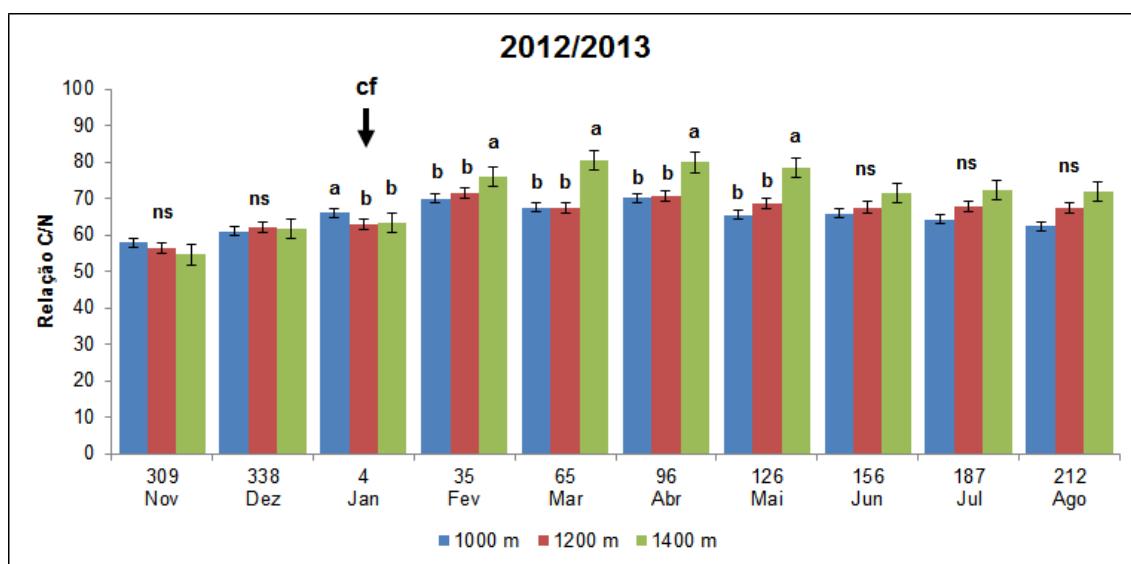


Figura 23- Relação C/N em brindilhas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) ‘Imperial Gala’ cultivadas em diferentes altitudes (2012/2013). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

Durante o ciclo 2013/2014, também houve acréscimo no valor da relação C/N da primeira data de observação à sexta data (dia 97), que correspondeu à primeira quinzena de abril de 2014, e decréscimo a partir de maio (Figura 24). As plantas cultivadas a 1.000m apresentaram valor de C/N superior aos das plantas a 1.200m e 1.400m no período de novembro a janeiro. A partir de fevereiro, o valor de C/N nos ramos das plantas a 1.200m foi sempre inferior aos das cultivadas a 1.000m e 1.400m que apresentaram valores similares entre si. Apenas nos meses de junho e agosto que as plantas das três altitudes na diferiram quanto a C/N em ramos.

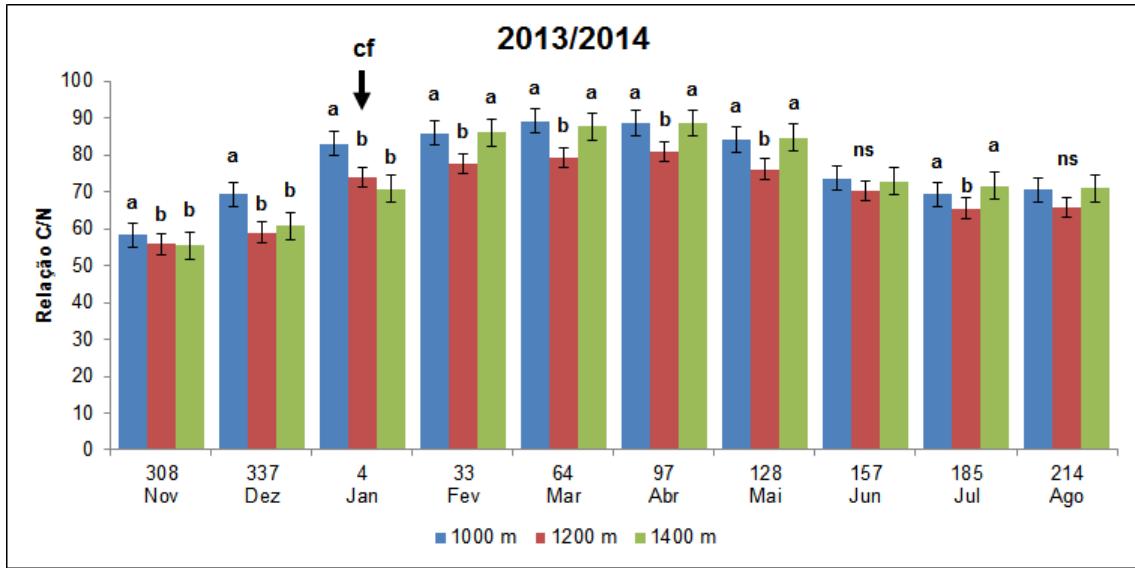


Figura 24- Relação C/N em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes (2013/2014). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

No ciclo 2014/2015 foi verificado que de uma maneira geral também houve acréscimo no valor da relação C/N, porém, da primeira data de observação até os 95 dias (primeira quinzena de março de 2015) (Figura 25). Neste ciclo a relação C/N não apresentou variações expressivas, uma vez que os valores da relação foram substancialmente altos desde as primeiras coletas, para ambas cultivares avaliadas.

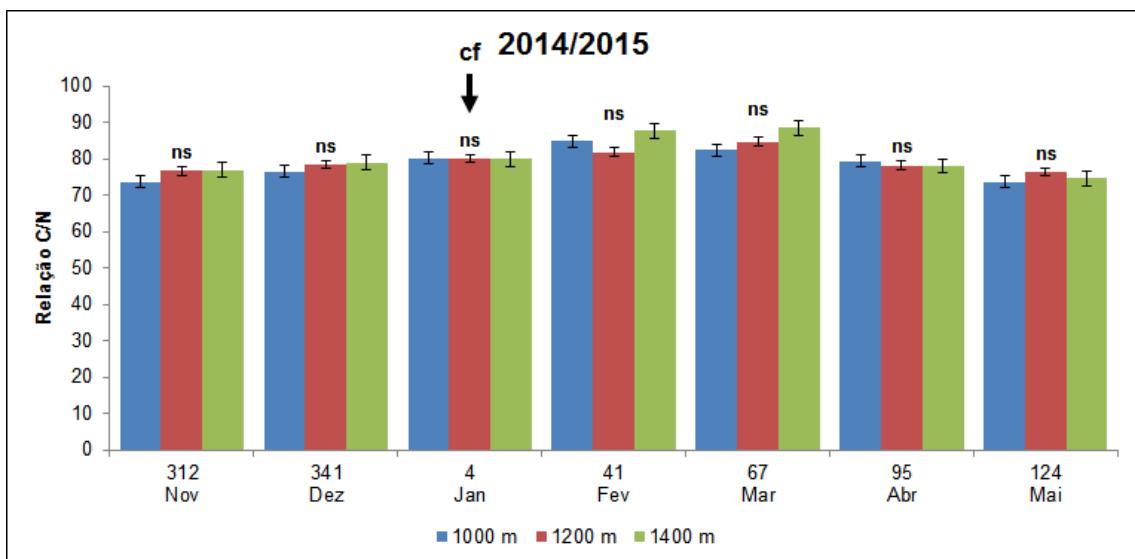


Figura 25- Relação C/N em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Imperial Gala' cultivadas em diferentes altitudes (2014/2015). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

4.4.4 Relação C/N em ramos da cultivar Fuji Suprema

No ciclo 2012/2013 as plantas ‘Fuji Suprema’ apresentaram valores de C/N similares nas diferentes altitudes de cultivo, tanto no mês de novembro quanto no mês de janeiro. Em dezembro, porém as plantas cultivadas a 1.400m tiveram uma menor relação C/N em seus ramos (Figura 26).

Assim como observado nas plantas de ‘Imperial Gala’, as plantas de ‘Fuji Suprema’ cultivadas a 1.400m mantiveram a relação C/N ligeiramente superiores a partir da avaliação aos 35 dias (primeira quinzena do mês de fevereiro de 2013), com diferença significativa, em relação a pelo menos um dos demais tratamentos aos 96, 126 e 212 dias de avaliação.

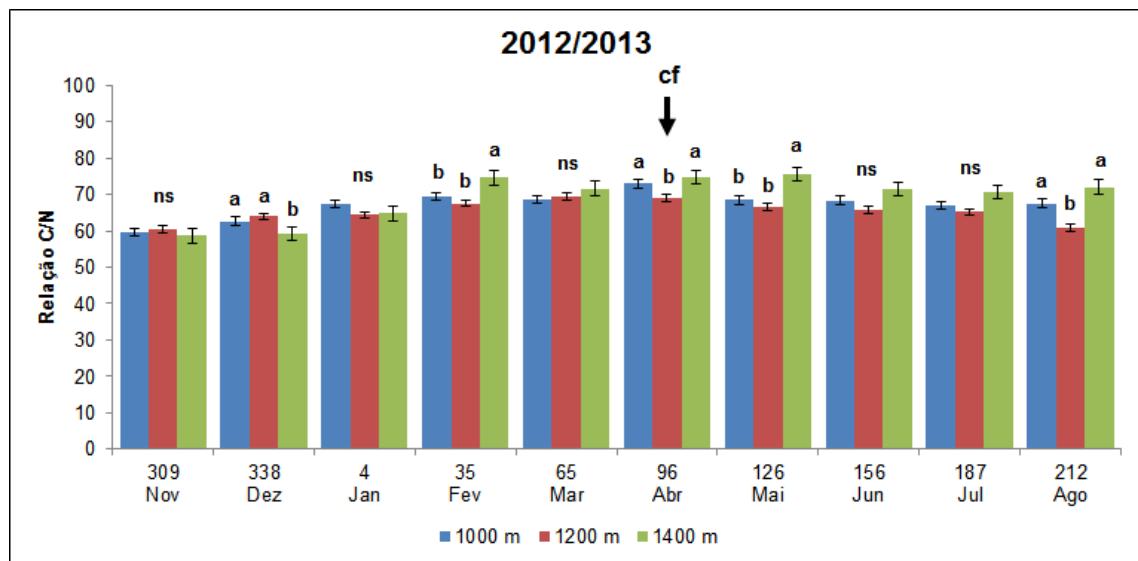


Figura 26- Relação C/N em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) ‘Fuji Suprema’ cultivadas em diferentes altitudes (2012/2013). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

No ciclo 2013/2014 foi verificado que a ‘Fuji Suprema’ apresentou comportamento semelhante ao verificado na ‘Imperial Gala’ com distinção, principalmente, nos meses de novembro, junho e agosto (Figura 27). As plantas cultivadas a 1.200m, na maioria das observações, apresentaram menor relação C/N. Por outro lado as plantas a 1.000m e 1.400m praticamente não diferiram entre si quanto à relação C/N.

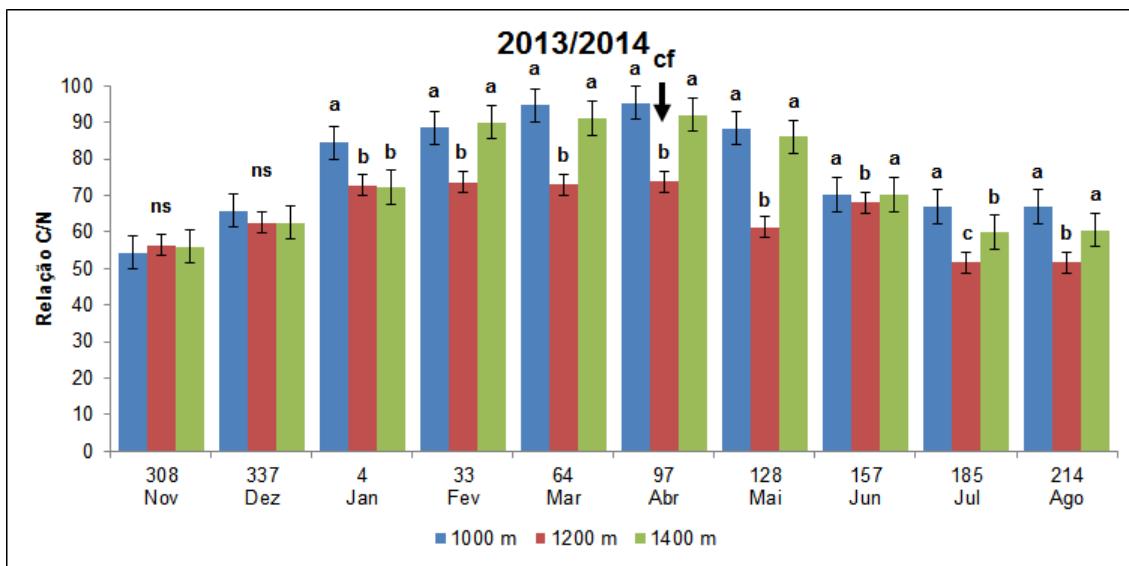


Figura 27- Relação C/N em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Fuji Suprema' cultivadas em diferentes altitudes (2013/2014). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

Já no ciclo 2014/2015, as plantas cultivadas a 1.000m apresentaram a relação C/N superior às apresentadas a 1.200 e 1.400m no período de março a abril (dias 41 a 96). Na última avaliação, as plantas cultivadas a 1.000 e 1.400m apresentaram valores de relação C/N superiores aos das plantas cultivadas a 1.200m (Figura 28).

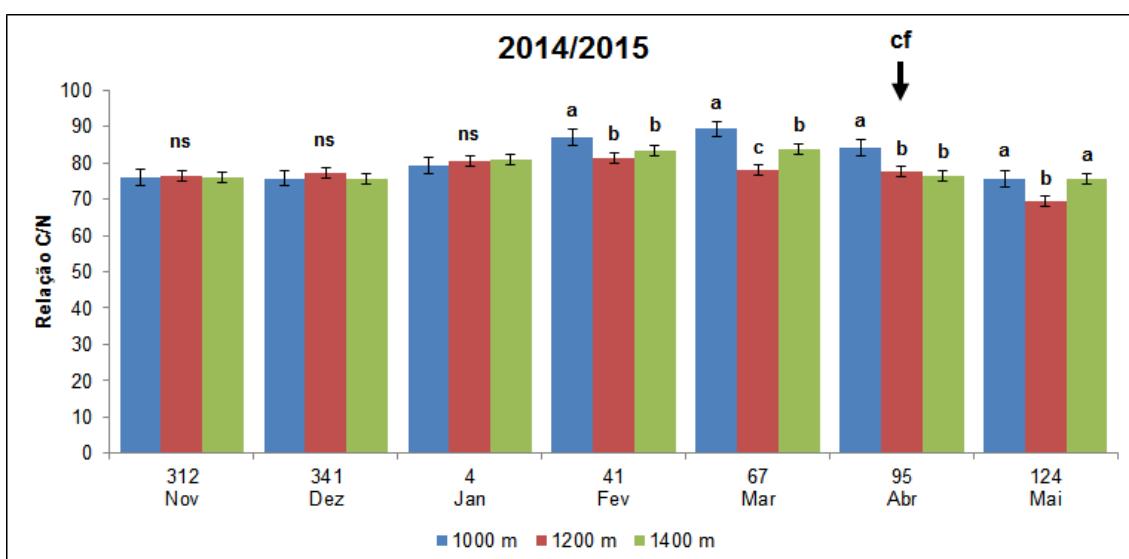


Figura 28- Relação C/N em brindilas de macieiras (*Malus domestica* Borkh) 'Fuji Suprema' cultivadas em diferentes altitudes (2014/2015). Colunas seguidas de mesma letra na mesma data, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As datas, com base no calendário Juliano, referem-se ao dia de coleta a 1.200m, com -1 dia para 1.000m e +1 dia para 1.400m. (MS = Massa seca, cf= colheita dos frutos).

4.5 Dados de produção e características físico-químicas dos frutos

Os valores médios da massa fresca total de frutos por planta, da massa média dos frutos, da firmeza de polpa, dos sólidos solúveis totais e do índice de degradação do amido nas cultivares Imperial Gala e Fuji Suprema nos ciclos 2013/2014 e 2014/2015 são apresentados na Tabela 5.

No ciclo 2013/2014, a produção média de frutos por planta da ‘Imperial Gala’ foi maior nas altitudes de 1.200m e 1.400m, em relação ao cultivo em 1.000m, característica que foi mantida no segundo ciclo de avaliação (2014/2015). Já a cultivar Fuji Suprema apresentou maior produção quando cultivada a 1.200m, em ambos os ciclos produtivos, em relação ao cultivo a 1.000 e 1.400m.

Por sua vez, a massa média dos frutos de ‘Imperial Gala’ apresentou uma relação inversa à produção por planta, sendo que os frutos de plantas cultivadas a 1.000m apresentaram massa média 30% superior aos do pomar a 1.200m e 24% superior aos do pomar a 1.400m, no primeiro ciclo produtivo avaliado. Já no ciclo 2014/2015, a massa média dos frutos foi maior nas plantas cultivadas a 1.400m, não ocorrendo diferenças entre os demais tratamentos.

Diferentemente do observado para ‘Imperial Gala’, a massa média dos frutos da ‘Fuji Suprema’ apresentou uma relação quase que direta com a produtividade das plantas, sendo maior nas plantas cultivadas a 1.200m, em ambos ciclos avaliados.

A firmeza de polpa nos frutos da cultivar Imperial Gala somente foi influenciada pela altitude no ciclo 2014/2015, sendo que os frutos das plantas cultivadas a 1.400m, além de apresentarem maior massa, apresentaram maior firmeza de polpa, não havendo diferença nos demais tratamentos. Os frutos de ‘Fuji Suprema’ apresentaram maior firmeza de polpa quando provenientes de plantas cultivadas a 1.400m, em ambos os ciclos de avaliação.

Em relação ao conteúdo de sólidos solúveis totais (SST) dos frutos, não se registrou efeito da altitude para a cultivar Imperial Gala. Porém, verificou-se que frutos de plantas de ‘Fuji Suprema’ cultivadas a 1.200 e 1.400m apresentaram maior SST, em relação ao cultivo em 1.000m, em ambos os ciclos avaliados.

Tabela 5 – Produção (Kg planta^{-1}), massa média dos frutos (g), firmeza de polpa (lbs) e sólidos solúveis totais ($^{\circ}\text{Brix}$), cultivares Imperial Gala e Fuji Suprema, mediante o cultivo de pomares em diferentes altitudes, nas safras 2013/2014 e 2014/2015.

Altitudes	Massa de frutos (Kg planta ⁻¹)		Massa média dos frutos (g)		Firmeza de polpa (lb cm ⁻²)		SST (°Brix)	
	Gala	Fuji	Gala	Fuji	Gala	Fuji	Gala	Fuji
2013/ 2014	1.000m	9,9 b	40,7 b	149,9 a	105,6 c	17,2 ns	15,4 c	12,4 ns
	1.200m	39,8 a	78,3 a	104,0 c	139,0 a	16,9	16,1 b	13,0
	1.400m	46,1 a	27,8 c	114,0 b	127,2 b	18,1	18,0 a	12,3
	CV (%)	33,81	22,18	6,78	4,92	5,51	3,32	4,27
2014/ 2015	1.000m	19,3 b	12,7 c	115,7 b	100,5 c	14,9 b	13,2 b	12,6 ns
	1.200m	37,4 a	59,9 a	119,2 b	142,1 a	14,9 b	14,1 b	12,6
	1.400m	34,9 a	31,6 b	131,3 a	128,1 b	17,4 a	17,4 a	14,6 a
	CV (%)	34,32	34,53	6,77	5,99	5,12	9,89	2,13

Médias seguidas de mesma letra nas colunas, não diferem entre si, pelo teste de Scott Knott a 5% de probabilidade. ns: não significativo ($p>0,05$).

5 Discussão

A densidade de estômatos pode variar de diferentes maneiras em respostas a gradientes ambientais, tanto aumentando, diminuindo ou permanecendo inalterada (HOVENDEN; BRODRIBB, 2000; KOUWENBERG et al., 2007; HOLLAND et al., 2009). Com base nos resultados obtidos no presente estudo, foi possível inferir a existência de correlação positiva entre altitude e densidade de estômatos ($r= 0,87$; $p < 0,05$) para a cultivar Fuji Suprema, porém negativamente fraca para a cultivar Imperial Gala ($r= -0,13$; $p < 0,05$).

A densidade de estômatos em folhas de 'Fuji Suprema', avaliada nas três altitudes, apresentou um padrão condizente com a hipótese da redução na disponibilidade de CO₂ com o aumento da altitude, ou seja, aumento a densidade de estômatos nas folhas em função da altitude.

Körner (2003) relata existir uma tendência geral para o aumento da densidade dos estômatos em folhas de plantas cultivadas em maiores altitudes. Destaca ainda que, embora este padrão seja forte e consistente com os registros realizados em plantas cultivadas em muitas cadeias de montanhas ao redor do mundo, há, no entanto, uma série de locais onde o padrão é invertido ou inexistente, a exemplo do verificado com a cultivar Imperial Gala, no presente estudo, que não mostrou tendência clara para a densidade estômatos em relação ao nível de altitude.

Muito embora se tenha observado uma diferença entre as plantas cultivadas a 1.200m, em relação aquelas cultivadas a 1.000 e 1.400m (Tabela 4), isso denota que o fator altitude (variando de 1.000 a 1.400m) pode não ser suficiente para influenciar a variável considerada, nessa cultivar.

Aslanta e Karakurt (2009) verificaram que em plantas de cinco cultivares de macieira (Starking Delicious, Granny Smith, Starkspur Golden Delicious, Starkrimson Delicious e Golden Delicious), cultivadas a 1.900 m de altitude, a densidade de estômatos foi menor (162,5; 243,8; 153,3; 206,3 e 187,5 estômatos mm⁻² respectivamente) em relação ao cultivo a 1.200 m (191,3; 287,5; 450,0; 256,3; 406,3 e 343,8 estômatos mm⁻² respectivamente), resultado contrário ao registrado no presente estudo. Tais diferenças podem ser atribuídas a fatores como genótipo e a própria diferença dos níveis de altitude, 700m naquele estudo e de apenas 200 e 400m neste. A densidade de estômatos é um dos fatores internos que afetam a

trocas gasosas nas plantas, merecendo atenção quando da mudança nas condições de cultivo.

A densidade e o tamanho dos estômatos são considerados características estáveis, porém, a densidade se mostra mais sensível às condições ambientais do que o tamanho dos estômatos (PREMOLI et al., 2007, ZHANG e al., 2012). No entanto, o comportamento de abertura e fechamento estomáticos sofre alterações em escalas de tempo curtas (WOODWARD, 1986), o que pode explicar as flutuações nas trocas gasosas das plantas em resposta às mudanças nas condições do ambiente.

No presente trabalho isso foi evidenciado pelos menores valores de gs nas plantas de ambas as cultivares dos pomares localizados a 1.200 e 1.400m no início do experimento, tanto do ciclo 2013/2014 quanto do ciclo 2014/2015, quando a disponibilidade de água foi decisiva para as diferenças verificadas nas trocas gasosas entre as plantas dos diferentes tratamentos.

No dia da primeira leitura do ciclo 2013/2014, por exemplo, foi verificado que entre gs e o acumulado da precipitação dos 15 dias anteriores à leitura, houve correlação positivamente moderada ($r=0,52$; $p<0,05$) para a cultivar Imperial Gala e correlação positivamente forte ($r=0,83$; $p<0,05$) para a cultivar Fuji Suprema. Naquela ocasião, a precipitação acumulada nos 15 dias anteriores a tomada dos dados foi de 104,6mm no pomar localizado a 1.000m, de apenas 47,75mm no pomar localizado a 1.200m e de 36,45mm no pomar a 1.400m.

Merece ser destacado que no pomar a 1.000m choveu 1mm no dia anterior a avaliação, enquanto no pomar a 1.200m havia sete dias sem precipitação e no pomar a 1.400m não chovia há 11 dias. Isso leva a sugerir que as plantas cultivadas a 1.200m e 1.400m poderiam estar passando por um período de estresse por déficit hídrico. Esse fato foi observado também na segunda e terceira leituras do ciclo 2013/2014 e com maior expressividade nas três primeiras leituras do ciclo 2014/2015.

Sendo assim, o déficit hídrico, provavelmente foi a principal causa da baixa gs verificada em ambas as cultivares a 1.000m no dia 18, e a 1.200m no dia 33 (ciclo 2013/2014). Essas respostas foram observadas tanto na ‘Imperial Gala’ quanto na ‘Fuji Suprema’, com mais evidência para esta última cultivar, sendo estes resultados compatíveis com a resposta observada em plantas sob tal estresse abiótico.

O mecanismo de fechamento estomático em resposta ao déficit hídrico é um ajuste realizado pelas plantas que favorece o uso eficiente da água (BASSETT et al., 2014). Isso foi evidenciado pela alta EUA apresentada pelas plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m, na primeira leitura do ciclo 2013/2014. Porém neste caso, as diferenças nas temperaturas entre os ambientes contribuiu para uma menor taxa de transpiração a 1.200 e 1.400m, potencializando assim a EUA tanto em ‘Fuji Suprema’ quanto em ‘Imperial Gala’.

A correlação entre EUA e a temperatura do ar no momento das leituras foi negativamente forte ($r= -0,99$; $p<0,05$) nas duas cultivares. Naquela ocasião as médias das temperaturas foram de 27,65°C, 22,9°C e 22,87°C, respectivamente a 1.000, 1.200 e 1.400m de altitude.

Somado a isso, e a partir dos dados gerais, ainda observou-se que durante os dois ciclos houve uma tendência de os valores de A serem mais altos a 1.200 e 1.400m tanto na cultivar Imperial Gala quanto na cultivar Fuji Suprema, contrariando a teoria que sugere menores taxas fotossintéticas em altitudes mais elevadas, devido a menores pressões parciais de CO₂. Entretanto isso poderia estar associado à pequena variação de altitude entre locais estudados, pois simulações prevêem declínio em torno de 2,5 µmol m⁻² s⁻¹ a cada 1.000 m acima do nível do mar.

As maiores taxas de assimilação líquida de CO₂ registradas nas plantas a 1.200 e 1.400m podem ser explicadas, principalmente, pela maior eficiência instantânea de carboxilação apresentada pelas plantas nessas altitudes, o que é corroborado pela hipótese de que o aumento do coeficiente de difusão do CO₂ com a elevação da altitude permite maior concentração de CO₂ no local da carboxilação da Rubisco.

A maior carga de frutos apresentada pelas plantas cultivadas a 1.200 e 1.400 m também pode ter influenciado maior A, pois como os frutos têm grande poder dreno, podem induzir maiores taxas fotossintética para o aporte de fotoassimilados para o crescimento e desenvolvimento dos frutos. Isso ficou claro ao se comparar a massa média dos frutos. Nas maiores altitudes, por mais que a carga de frutos tenha sido maior, os frutos mantiveram a massa média a firmeza de polpa e o teor de sólidos solúveis com valores similares ou superiores aos valores apresentados pelas plantas cultivadas a 1.000 m.

A maior eficiência instantânea de carboxilação apresentada pelas plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m também pode estar relacionada ao aumento na

atividade da Rubisco, como verificado por Kumar et al. (2006), bem como com o aumento no conteúdo dessa enzima como verificado por Sakata et al. (2006). Trabalhos posteriores que envolvam a quantificação da expressão dos genes que codificam para essa enzima poderiam dar uma resposta mais precisa do efeito da altitude sobre esses parâmetros nas condições de cultivo no Brasil.

A redução na atividade fotossintética pode resultar da diminuição na acumulação de clorofitas sob a condição de estresse e mudanças ambientais (XU et al., 1995; DEKOV et al., 2000), porém os resultados do índice SPAD do presente trabalho não permitem inferir claramente se a altitude influenciou o conteúdo de clorofitas em ambas as cultivares. Talvez o estado nutricional possa ser a explicação para o maior índice SPAD verificado a 1.200m nas três primeiras leituras. Isso pode ser justificado pelos altos teores de P, Ca e Mg no solo do pomar a 1.200m (Tabela 3), apesar de a análise do solo ter sido realizada apenas no início de 2013.

Sobre os resultados de gs, talvez a não observação de um comportamento relacionado aos diferentes níveis de altitude seja explicado pelo fato de a resposta de abertura e fechamento estomáticos sofrer alterações em escalas de tempo curtas, como já mencionado anteriormente, mas também com forte influência do status hídrico do solo e da planta no momento das avaliações.

O destaque da alta gs nas duas cultivares, no dia 4 do ciclo 2013/2014 a 1.200m, pode estar relacionado à precipitação no dia anterior à leitura que foi de 18,5mm na área daquele pomar. A alta umidade relativa do ar no dia da leitura (90%), bem como a temperatura no momento das leituras, que foi de 24,8°C implicou menor E, em relação às plantas a 1.000m e 1.400m.

Houve maior Ci em 1.200m comparado a 1.000 e 1.400m, porém, sem diferenças entre os valores de A, em decorrência da menor EiC. Essas respostas estão relacionadas à baixa PAR externa do dia que variou de 20 a 361 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, denotando menor atividade carboxilase da Rubisco, mesmo sob a indução de luz artificial. Na cultivar 'Imperial Gala', tanto no ciclo 2013/2014 quanto no 2014/2015, houve uma relação direta entre a produção por planta nas diferentes altitudes e taxa de assimilação líquida de CO₂ no dia da colheita que foram realizados nos dias 18 e 21, respectivamente, para o primeiro e o segundo ciclos. Em 'Fuji Suprema' isso não ocorreu, porém altas A foram demandadas pela alta produção a 1.200m nos dois ciclos. Esses resultados indicam forte poder dreno dos frutos de ambas as cultivares estudadas.

Uma planta pode ser considerada como uma série de fontes e drenos com uma capacidade total de fixação de carbono e vários drenos competindo pelos fotoassimilados disponíveis (LEMOINE et al., 2013). Segundo Lakso et al. (2001), em macieiras, quando o fornecimento de carbono é menor do que a demanda total, é usada a seguinte ordem de prioridades: brotos >> frutos> raízes = ramos.

Neste trabalho essa ordem de prioridade ficou bem clara ao se comparar os dados de produção com os dados do conteúdo de amido em brindilas, nos ciclos produtivos 2013/2014 e 2014/2015. No início de novembro, em ambas as cultivares, a altitude influenciou o conteúdo de amido nos ramos (brindilas). Naquela ocasião as plantas ainda apresentavam muitos brotos e os frutos não haviam começado o processo de alongamento, período que se caracteriza por altas demandas por fotoassimilados.

A partir de dezembro a carga de frutos influenciou inversamente o teor de amido nas brindilas. Essa regra foi quebrada apenas em 'Fuji Suprema' a 1.000m, no ciclo 2013/2014 (Figura 20). Uma explicação para esse fato é que a produção de fotoassimilados tenha sido mais estável nessas plantas, devido às mesmas não terem passado por déficit hídrico como as plantas a 1.400m, provocando partição não prioritária entre os drenos. Esse fato, no entanto, implicou em menor massa média de frutos, firmeza de polpa e teor de sólidos solúveis totais, em relação aos frutos produzidos em 1.200 e 1.400m.

A demanda por fotoassimilados nos frutos das duas cultivares foi evidenciada também pela redução de A em resposta à colheita, verificada na quinzena seguinte à colheita, que na 'Imperial Gala' corresponde às avaliações no dia 33 do ciclo 2013/2014 (Figura 9A) e 41 ciclo 2014/2015 (Figura 11A); e na 'Fuji Suprema' aos dias 97 do ciclo 2013/2014 (Figura 13A) e 95 do ciclo 2014/2015 (Figura 15A). O mesmo efeito já tinha sido observado em outras frutíferas, incluindo a macieira (GUCCI et al., 1995), citros (IGLESIAS et al., 2002) e o pessegueiro (LI et al., 2005).

A hipótese mais plausível para essa redução de A é a do "feedback" direto logo após a colheita dos frutos. Conforme esta hipótese, a baixa demanda ou a supressão dos drenos promove uma diminuição na exportação de produtos finais dos tecidos fonte, consequentemente, os açúcares solúveis e o amido se acumulam nas folhas, inibindo a atividade de enzimas associadas ao processo fotossintético, diminuindo A (IGLESIAS et al., 2002).

Em relação à utilização dessas reservas de amido nos ramos, a partir dos resultados obtidos nos ciclos 2012/2013 e 2014/2015, para ‘Imperial Gala’ pode se inferir que nas condições Sul brasileiras, em regiões de altitudes próximas aos 1.000m o problema com a mancha foliar de *Glomerella* (*Colletotrichum gloeosporioides*) afeta negativamente o conteúdo de amido nos ramos dessas plantas. Essa doença causa desfolha intensa (superior a 75%), reduzindo o rendimento de frutos e enfraquecendo as reservas nutricionais das plantas do grupo Gala, que são altamente suscetíveis (BECKER et al., 2000; GONZÁLEZ et al., 2006).

No presente estudo a ocorrência de *Glomerella* nas plantas cultivadas a 1.000m pode estar relacionado às maiores temperaturas e umidade relativa do ar, em relação a 1.200 e 1.400m, favorecendo o desenvolvimento desse fungo. Essa doença nas folhas afetou negativamente a fotossíntese das plantas, dias 18, 33, 47 e 64 do anos 2014 (Figura 9A) e dias 4, 21 e 41 do ano 2015 (Figura 11A), diminuindo assim o armazenamento de amido nos ramos.

O período compreendido entre os meses de março e maio pareceu ser um período crítico para a acumulação e/ou manutenção das reservas de amido nos ramos da ‘Imperial Gala’ cultivada a 1.000m. Primeiro porque houve redução na taxa fotossintética em decorrência de estresse biótico (mancha de *Glomerella*), segundo porque as maiores temperaturas nessa altitude podem contribuir para uma maior taxa respiratória com o consequente maior consumo de carboidratos, em relação ao que é produzido pela fotossíntese.

No caso da ‘Imperial Gala’ a 1.000m o carbono perdido através da respiração durante o período mencionado acima provavelmente teve origem a partir da degradação das reservas de amido. Essa resposta é corroborada ao se analisar o que ocorreu no mesmo período com os teores de amido da cultivar Fuji Suprema, na qual o maior teor de amido verificado nos ramos das plantas a 1.000m no mês de março, foi superado pelos valores observados nos ramos das plantas cultivadas nos pomares localizados a 1.200m e 1.400m (Figuras 20 e 21B).

A partir de junho, quando as temperaturas verificadas nos três ambientes foram mais equilibradas, comparando as duas cultivares, o consumo das reservas de amido pareceu ser mais pronunciado nas plantas cultivadas nas maiores altitudes. Isso pode estar relacionado à maiores taxas de remobilização do amido

para manutenção e complementação da ontogenia de gemas floríferas, e a manutenção celular geral das plantas, além do fato que a essas altitudes, as menores temperaturas favorecerem a ativação de enzimas que atuam na hidrólise desse carboidrato de reserva.

No que se refere à relação C/N, seu aumento em ambas as cultivares e nos diferentes ambientes, pareceu ser definido pelo acúmulo de reservas de amido, além de uma boa contribuição da diminuição da concentração do nitrogênio (dados não mostrados). No início de novembro, para os três ciclos avaliados, as brindilas de ambas as cultivares apresentavam concentrações de N próximas de 10 g kg^{-1} , sendo que esses valores foram bastante semelhantes entre as diferentes altitudes. No entanto, esses valores decresceram até o mês de abril, voltando a aumentar a partir do mês de maio. O decréscimo pode estar relacionado à grande demanda de N para apoiar a atividade fotossintética naquele período, principalmente, no período que antecedeu a colheita dos frutos. O aumento a partir de maio está relacionado à remobilização de N das folhas em processo de senescência para o armazenamento nos ramos.

Como já mencionado anteriormente, a maior EiC verificada em maiores altitudes parece ter sido importante para a manutenção da qualidade dos frutos, pois mesmo apresentando maior produção, no geral as plantas cultivadas a 1.200 e 1.400m mantiveram frutos com bom calibre e maior firmeza de polpa e sólidos solúveis totais. Em relação à produção, o fato de as plantas cultivadas a 1.200 m, principalmente as ‘Fuji Suprema’ terem apresentado valores muito altos pode estar relacionado diferenças nutricionais no solo. Porém é necessário destacar que o raleio dos frutos nos diferentes pomares foi realizado por funcionários distintos, o que contribuiu para haver diferença no número de frutos por planta entre os tratamentos, a pesar de as plantas serem semelhantes quanto ao porte. Além desse fato, as condições microclimáticas também são importantes para a manutenção da florada. Isso foi bastante evidenciado com as produções da ‘Imperial Gala’ no ciclo 2013/2014 e da ‘Fuji Suprema’ no ciclo 2014/2015, ambas localizadas no pomar a 1.000 m. Apesar de não se ter os dados de floração, foi observado que houve boa florada dos respectivos ciclos, porém o *fruit set* foi baixo.

Com base no exposto, pode-se inferir que respostas em curto prazo como a condutância estomática, fotossíntese e transpiração não seguem um padrão de

acordo com o nível de altitude. Já respostas como teor de amido tendem a seguir um padrão de acordo com a altitude. Porém como todas as variáveis são interconectadas, eventuais interferências externas como estresses bióticos e abióticos podem implicar resultados discrepantes.

6 Conclusões

A densidade de estômatos em folhas da cultivar Fuji Suprema apresenta uma correlação positiva com o cultivo das plantas em maiores altitudes.

Plantas das cultivares Imperial Gala e Fuji Suprema não apresentam alteração na quantidade de clorofilas, em resposta a níveis de altitude variando de 1.000 a 1.400m.

Sob boas condições fitossanitárias, as folhas tanto da ‘Fuji Suprema’ quanto da ‘Imperial Gala’ permanecem fotossinteticamente ativas até final abril e início de maio.

Após a colheita, as plantas das cultivares Imperial Gala e Fuji Suprema cultivadas a 1.200 e 1.400m apresentam maior eficiência instantânea de carboxilação.

As cultivares ‘Fuji Suprema’ e ‘Imperial Gala’ a 1.200 e 1.400m conseguem uma melhor manutenção da reserva de amido em suas brindilas, após a queda das folhas, em relação às plantas a 1.000m.

Os frutos de ambas as cultivares estudadas tenderam apresentar melhor qualidade nas maiores altitudes.

Não existem evidências concretas sobre o efeito na altitude na alteração da relação C/N em brindilas da ‘Fuji Suprema’ e da ‘Imperial Gala’.

7 Considerações Finais

As flutuações verificadas nas trocas gasosas, devido às condições climáticas de cada uma das áreas de estudo, no dia de cada uma das leituras, dificultaram em geral estabelecer com clareza em qual das altitudes cada uma das cultivares estudadas apresenta maior capacidade fotossintética e, consequentemente, maior potencial de armazenamento de reservas. Um estudo mais amplo que envolvesse intervalos menores entre leituras talvez pudesse dar um melhor panorama sobre as trocas gasosas dessas plantas cultivadas em diferentes altitudes no Brasil, associados a um monitoramento mais frequente e ao controle do teor de umidade do solo.

Além disso, convém destacar a dificuldade de se desenvolver um estudo similar ao que foi proposto, devido à disponibilidade de apenas um equipamento para fazer inferências de trocas gasosas, pois as três áreas tiveram que ser observadas em três dias distintos, o que em alguns casos representou uma variação muito grande de algum fator meteorológico, a exemplo da precipitação. Porém, como foi objetivo do trabalho estudar aspectos fisiológicos dessas cultivares nas condições de cultivo do Brasil, entende-se que não teria maneira mais representativa do que um estudo a campo, para melhorar o entendimento de parte das relações ecofisiológicas de diferentes locais onde é feito o cultivo de macieiras.

Sugere-se, no entanto, que em futuros estudos sejam envolvidas, além das variáveis estudadas no presente trabalho, o metabolismo de açúcares solúveis, a respiração noturna, bem como estudos em nível molecular, o que poderiam ajudar a elucidar as questões que não foram respondidas no presente trabalho.

A propósito, inicialmente o presente trabalho contemplava a medição da respiração noturna em folhas e também a determinação dos teores de glicose, frutose, sacarose e sorbitol nos ramos. Em relação à respiração noturna, a logística permitiu apenas que fossem feitos alguns testes no pomar localizado a 1.000m, devido sua melhor acessibilidade, porém sem sucesso devido ao acúmulo de umidade nas folhas durante a noite. Em relação aos açúcares solúveis, não foi possível fazer as análises por problema de funcionamento do aparelho anteriormente destinado para este fim.

Afora tudo isso, foi possível concluir que independente da cultivar e das localidades, as folhas das plantas permanecem fotossinteticamente ativas até final

de abril e início de maio. O conhecimento sobre tal resposta é muito importante para os produtores, pois pode servir de referência para o momento certo da entrada com agente de desfolha, prática que é comum entre os produtores de maçã no Brasil, visando melhorar o manejo relacionado à redução da fonte de inóculo da mancha de *Glomerella*.

Referências

ABPM- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DOS PRODUTORES DE MAÇÃ. **Maçã-Produção Brasileira (t)**, Fraiburgo-SC, 2015. (dados cedidos)

AGRITEMPO. Estado de Santa Catarina – Altimetria. Disponível em :< <http://www.agritempo.gov.br/agritempo/altimetria.jsp?siglaUF=SC>> acesso em 10 de julho de 2015.

ANUÁRIO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA 2015. Santa Cruz do Sul -RS: Editora Gazeta, 2015. 104 p. Disponível em :< http://www.grupogaz.com.br/tratadas/eo_edicao/4/2015/03/20150301_106c8c2f1/flip/#4/z> acesso em 15 de junho de 2015.

ASSOCIATION OF OFFICIAL ANALYTICAL CHEMISTS. **Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists**. 15 ed. Washington, 1990. 2v.

ASSOCIATION OF OFFICIAL ANALYTICAL CHEMISTS - AOAC. **Official methods of analysis**. 16 ed. v.1, Arlington, 1995.

ASLANTAS, R.; KARAKURT, H. The effects of altitude on stomata number and some vegetative growth parameters of some apple cultivars. **Research Journal of Agriculture and Biological Sciences**, Jordan, v. 5, n. 5, p. 853-857, 2009.

BARBOSA, W.; PIO, R.; ALVARENGA, A. A.; CHALFUN, N. N. J.; PIRES, E. J. P. Histórico sobre o cultivo no Brasil de fruteiras de clima temperado em regiões subtropicais e tropicais. In: PIO, R. (Org). **Cultivo de fruteiras de clima temperado em regiões subtropicais e tropicais**. Ed. UFLA, Lavras, 2014. pp 21-54

BASSETT, C. L.; ANGELA, M. B.; JACOB, T. M. et al. Genes responding to water deficit in apple (*Malus x domestica*Borkh.) roots. **BMC Plant Biology**, Austin, Texas. v. 14, n. 1, p. 182, 2014.

BECKER, W. F; KATSURAYAMA, Y.; BONETI, J. I. S. Mancha foliada gala: principal doença de verão da cultura da macieira. **Agropecuária Catarinense**, Florianópolis, 13:14-20, 2000.

BITTENCOURT, C. C.; LAURO, F. M.; PAULO, R. S.; ORLANDO, C. L.; FRANCISCO, M. B. A cadeia produtiva da maçã em Santa Catarina: competitividade segundo produção e packinghouse. **Revista de Administração Pública**, Rio de Janeiro, v. 45, n. 4, p. 1199-1222, 2011.

BONETI, J. I.; CESA, J. D.; PETRI, J. L.; HENSTSCHKE, R. Cadeias Produtivas do Estado de Santa Catarina: maçã. EPAGRI (Boletim Técnico, 105). Florianópolis, 1999.

BRAGA, H. J.; SILVA JR, V. P.; PANDOLFO, C.; PEREIRA, E. S. Zoneamento de riscos climáticos da cultura da maçã no estado de Santa Catarina. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v. 9, n. 3, p. 439-445, 2001.

BROWN, S. "Apple," in: BADENES, M. L.; BYRNE, D. H. (Eds). **Fruit Breeding**. Springer, New York, NY, USA, 2012. pp. 329–367.

CAMILO, A. P.; DENARDI, F. Cultivares: descrição e comportamento no sul do Brasil. In: EPAGRI. A cultura da macieira. Florianópolis, 2006. p.113-168.

CAMPILLO, C.; FORTES, R.; PRIETO, M. D. H. Solar Radiation Effect on Crop Production. In: BABATUNDE, E. B. (Ed.) **Solar Radiation**. ISBN: 978-953-51-0384-4, InTech, 2012.

CAMPOY, J. A.; RUIZ, D.; EGEA, J. Dormancy in temperate fruit trees in a global warming context: a review. **Scientia Horticulturae**, Amsterdã. 130, 357–372, 2011.

CARVALHO, V. R. F. Cadeia produtiva da maçã no Brasil: limitações e potencialidades. **Porto Alegre: BRDE**, 2011.

CASSON, S. A.; FRANKLIN, K. A.; GRAY, J. E.; GRIERSON, C. S.; WHITELAM, G. C.; HETHERINGTON, A. M. Phytochrome B and PIF4 regulate stomatal development in response to light quantity. **Current Biology**, Cambridge, MA, 19, 229– 234, 2009.

CHENG, L.; FUCHIGAMI, L. H. Growth of Young apple trees in relation to reserve nitrogen and carbohydrates. **Tree Physiology**, Oxford. v. 22, n. 18, p. 1297-1303, 2002.

CHENG, L.; MA, F.; RANWALA, D. Nitrogen storage and its interaction with carbohydrates of Young apple trees in response to nitrogen supply. **Tree Physiology**, Oxford. v. 24, n. 1, p. 91-98, 2004.

CHENG, L.; ROBINSON, T. L. Management of nitrogen and carbohydrate reserves to improve growth and yield of apple trees. **New York Fruit Quarterly**, New York, v. 12, n. 3, p. 19-22, 2004.

CHOW, P. S.; LANDHÄUSSER, S. M. A method for routine measurements of total sugar and starch content in woody plant tissues. **Tree Physiology**, Oxford v. 24, n. 10, p. 1129-1136, 2004.

CHUINE, I. Why does phenology drive species distribution? **Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 365, p. 3149–3160, 2010.

CORNILLE, A.; FEURTEY, A.; GÉLIN, U.; ROPARS, J.; MISVANDERBRUGGE, K.; GLADIEUX, P.; GIRAUD, T. Anthropogenic and natural drivers of gene flow in a temperate wild fruit tree: a basis for conservation and breeding programs in apples. **Evolutionary applications**, Orsay, France. v. 8, n. 4, p. 373-384, 2015.

CORNILLE, A.; GLADIEUX, P.; SMULDERS, M. J. M.; et al. New insight into the history of domesticated apple: secondary contribution of the European wild apple to the genome of cultivated varieties. **PLoS Genetics**, California, 8:e1002703, 2012.

DADPOUR, M. R.; MOVAFEGHI, A.; GRIGORIAN, W.; OMIDI, Y. Determination of floral initiation in *Malus domestica*: a novel morphogenetic approach. **Biologia Plantarum**, v. 55, n. 2, p. 243-252, 2011.

DAMESIN, C. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. **New Phytologist**, Lancaster ,LA, 158: 465–475, 2002.

DAVIES, W. J.; BACON, M. A.; THOMPSON, D. S.; SOBEIH, W.; RODRIGUEZ, L. G. Regulation of leaf and fruit growth in plants growing in drying soil: exploitation of the plants' chemical signalling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, 51, 1617–1626, 2000.

DEKOV, I.; TSONEV, T.; YORDANOV, T. Effects of water stress and high temperature stress on the structure and activity of photosynthetic apparatus of *Zea*

mays and *Helianthus annuus*. **Photosynthetica**, Praha, Czech Republic. 38: 361-366, 2000.

DENNIS, J. F. G. Flowering, pollination and fruit set and development. In: FERREE, D. C.; WARRINGTON, I. J. (Eds). **Apples, botany, production and uses**. Wallingford, VK, 2003. p. 156 – 166.

DUCAT, C.; SILVER, P. A. Improving carbon fixation pathways. **Current opinion in chemical biology**, v. 16, n. 3, p. 337-344, 2012.

EBERT, G. **Fertilizing for high yield and quality: pome and stone fruits of the temperate zone**. Basel: International Potash Institute, 2009.74p. (IPI. Bulletin, 19).

ELLE, D.; SAUTER, J. J. Seasonal changes of activity of a starch granule bound endoamylase and of a starch phosphorylase in Poplar wood (*Populus x canadensis Moench robusta*) and their possible regulation by temperature and phytohormones. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v.156, p.731-740, 2000.

ENNAHLI, S.; EARL, H. J. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. **CropSci**, Madison, WI. 45:2374–82, 2005.

EQUIPE ESTATCAMP. **Software Action**. Estatcamp- Consultoria em estatística e qualidade, São Carlos - SP, Brasil, 2014.

FAOSTAT: production-crops, Rome, Italy. Disponível em:
<http://faostat3.fao.org/download/Q/QC/E>. Acesso em: 06 jun. 2015.

FAUST, M. Physiological considerations for growing temperate-zone fruit crops in warm climates. In **temperate fruit crops in warn climates**, Ammon Erez (ed.) Kluwer Academic Press, Dordrecht. 137-156, 2000.

FERREIRA, D. F. **Sisvar** - sistema de análise de variância para dados balanceados. Lavras: UFLA, 1998. 19 p.

FERREIRA, P. Yes, nós temos maçãs. **Revista Inovação em Pauta (FINEP)**, Rio de Janeiro, 5, 43-47, 2009.

FIORAVANÇO, J. C.; GIRARDI, C. L.; CZERMAINSKI, A. B. C.; SILVA, G. A. da;

NACHTIGALL, G. R.; OLIVEIRA, P. R. D. **Cultura da macieira no Rio Grande do Sul: análise situacional e descrição varietal.** Bento Gonçalves: Embrapa Uva e Vinho, 2010. 60 p. (Embrapa Uva e Vinho. Documentos, 71).

GALE, J. Plants and Altitude - Revisited. **Annals of botany**, Oxford, 2004.

GONZÁLEZ, E.; SUTTON, T. B.; CORRELL, J. C. Clarification of the etiology of Glomerella leaf spot and bitter rot of apple caused by *Colletotrichum spp.* based on morphology and genetic, molecular, and pathogenicity tests. **Phytopathology**, St. Paul, MN. v. 96, n. 9, p. 982-992, 2006.

GUCCI, R.; GRAPPADELLI, L. C.; TUSTIN, S.; RAVAGLIA, G. The effect of defruiting at different stages of fruit development on leaf photosynthesis of "Golden Delicious" apple. **Tree Physiol.** Oxford, v.15, p.35–40, 1995.

HALDIMANN, P. Effects of changes in growth temperature on photosynthesis and carotenoid composition in *Zea mays* leaves. **Physiologia Plantarum**, Sweden, 97, 554–562, 1996.

HANKE, M. V.; FLACHOWSKY, H.; PEIL, A.; HÄTTASCH, C. No flower no fruit - genetic potentials to trigger flowering in fruit trees. **Genes, Genomes and Genomics**, v. 1, p. 1-20, 2007.

HANSEN, P. 1977. Carbohydrate allocation,. In: LANDSBERG, J. J.; CUTTING, C. V. (eds.). **Environmental Effects on Crop Physiology**, Academic Press, London, 1977. p.247-259

HAWERROTH, FERNANDO JOSÉ et al. Brotação de gemas em macieiras' Imperial Gala'e'Fuji Suprema'pelo uso de Erger® e nitrato de cálcio. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 32, n. 2, p. 343-350, 2010.

HIRST, P. M.; FERREE, D. C. Rootstock effects on the flowering of 'Delicious' apple. I. Bud development. **Journal of the American Society for Horticultural Science**., v. 120, n. 6, p. 1010, 1995.

HOFFMANN, A.; BERNARDI, J. Aspectos botânicos. In: NACHTIGALL, G. R. (Ed.). **Maçã: produção**. Bento Gonçalves: Embrapa Uva e Vinho; Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2004. p.17-24.

HOLLAND, N.; RICHARDSON, A.D. Stomatal Length Correlates with Elevation of Growth in Four Temperate Species. **Journal of Sustainable Forestry**, London, v. 28, n. 1-2, p. 63-73, 2009.

HOVENDEN, M. J.; BRODRIBB, T. Altitude of origin influences stomatal conductance and therefore maximum assimilation rate in Southern Beech, *Nothofagus cunninghamii*. **Functional Plant Biology**, Melbourne. v. 27, n. 5, p. 451-456, 2000.

HUPPE, H. C.; TURPIN, D. H. Integration of carbon and nitrogen metabolism in plant and algal cells. **Annual review of plant biology**, Palo Alto, CA. v. 45, n. 1, p. 577-607, 1994.

ICHIMURA, K.; KOHATA, K.; KOKETSU, M.; SHIMAMURA, M.; ITO, A. Identification of pinitol as a main sugar constituent and changes in its content during flower bud development in carnation (*Dianthus caryophyllus* L.). **Journal of plant physiology**, Jena, v. 152, n. 4, p. 363-367, 1998.

IGLESIAS, D. J.; LISI, I.; TADEO, F. R.; TALON, M. Regulation of photosynthesis through source: sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. **Plant Physiology**. Rockville , v.116, p. 563–572, 2002.

ITO, A.; HAYAMA, H.; KASHIMURA, Y. Sugar metabolism in buds during flower bud formation: a comparison of two Japanese pear [*Pyrus pyrifolia* (Burm.) Nak.] cultivars possessing different flowering habits. **Scientia Horticulturae**, Amsterdā. v. 96, n. 1, p. 163-175, 2002.

JANA, B. R. Induction of Flowering in Asian Pear (*Pyrus spp.*) – A Review. **International Journal of Plant Research**, Rosemead, CA, 5(3): 57-63, 2015.

JANICK, J.; CUMMINS, J. N.; BROWN, S. K.; HEMMAT, M. Apples. In: JANICK, J.; MOORE, J. N. (eds.), **Fruit Breeding, Tree and Tropical Fruits**. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, Vol I , 1996. pp. 1–77.

KANDIAH, S. Turnover of carbohydrates in relation to growth in apple trees: I. Seasonal variation of growth and carbohydrate resources. **Ann. Bot**, Oxford, 44:175-183, 1979.

KÖRNER, C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems; with 47 tables. **Springer Science & Business Media**, New York. 2003.

KÖRNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in ecology & evolution**, Cambridge, MA, 22: 569- 574, 2007.

KOUWENBERG, L.L.R.; KÜRSCHNER, W. M.; MCELWAIN, J. C. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for paleoaltimetry. **Reviews in Mineralogy and Geochemistry**, Alexandria, VA. v. 66, n. 1, p. 215-241, 2007.

KRAMER, P. J.; KOZLOWSKI, T. T. **Physiology of woody plants**. Academic Press, Orlando, Florida, 1979. 811 p.

KUMAR, N.; KUMAR, S. VATS, S. K.; AHUJA, P. S. Effect of altitude on the primary products of photosynthesis and the associated enzymes in barley and wheat. **Photosynthesis research**, Dordrecht, v. 88, n. 1, p. 63-71, 2006.

LAKSO, A. N.; WHITE, M. D.; TUSTIN, D. S. Simulation modeling of the effects of short and long-term climatic variations on carbon balance of apple trees. **Acta Horticulturae**, Leuven, p. 473-480, 2001.

LEFSRUD, M.; KOPSELL, A. Biomass production and pigment accumulation in kale grown under different radiation cycles in a controlled environment. **HortScience**, Palo Alto, 41, 1412–1415, 2006.

LEMOINE, R.; SYLVAIN, L. C.; ROSSITZA, A. et al. Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 4, 2013.

LEUZINGER, S. KÖRNER, C. Rainfall distribution is the main driver of runoff under future CO₂ concentration in a temperate deciduous forest. **Glob Change Biol**, West Gregory Drive Urbana, IL , 16:246–254, 2010.

LI, W.D.; LI, S. H.; YANG, S. H.; YANG, J. M.; ZHENG, X. B.; LI, X. D.; YAO, H. M. Photosynthesis in response to sink–source manipulation during different phenological stages of fruit development in peach trees: regulation by stomatal aperture and leaf temperature. **J. Hort. Sci. Biotechnol**, Kent, Ashford, v.80, p.481–487, 2005.

LI, Y.; YANG, D.; XIANG, S.; LI, G. Different responses in leaf pigments and leaf mass per area to altitude between evergreen and deciduous woody species. **Australian Journal of Botany**, Melbourne- VIC, v. 61, n. 6, p. 424-435, 2013.

LLOYD, J.; FARQUHAR, G. D. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society of Biological Sciences**, London, 363, 1811–1817, 2008.

LOESCHER, W. H.; MCCAMANT, T.; KELLER, J. D. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in Woody plant roots. **HortScience**, Palo Alto, v. 25, n. 3, p. 274-281, 1990.

LUBY, J. Taxonomic classification and brief history. In: FERREE, D.C.; WARRINGTON, I.J. (eds.) **Apples. Botany, Production and Use**. CABI Publishing, Cambridge, MA, 2003. pp 1-14.

LUCHI, V. L. Botânica e fisiologia. In: EMRPESA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA E EXTENSÃO (Org.). **A cultura da macieira**. Florianópolis, 2006. p. 59-104.

MADAIL, R. H.; HERTER, F.G.; LEITE, G. B. Influence of floral structure and flower bud quality on productivity and fruitshape in different apple cultivars. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 34, n. 3, p. 686-694, 2012.

MCADAM, S. A. M.; BRODRIBB, T. J. The Evolution of Mechanisms Driving the Stomatal Response to Vapor Pressure Deficit. **Plantphysiology**, Rockville, v. 167, n. 3, p. 833-843, 2015.

MILLARD, P. Ecophysiology of internal cycling of nitrogen for tree growth. **J. Plant Nutr. Soil Sci**, Kiel, 159:1–10, 1996.

MILLARD, P.; GRELET, G. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. **Tree Physiology**, Oxford, v.30, p.1083–1095, 2010.

MORETTI, C. L.; MATTOS, L. M.; CALBO, A. G.; SARGENT, S. A. Climate changes and potential impacts on postharvest quality of fruit and vegetable crops: A review. **Food Research International**, Montevideo, 43, 1824–1832, 2010.

NAJAFPOUR, M. M. et al. Biological water oxidation: lessons from nature. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, Cambridge, MA, v. 1817, n. 8, p. 1110-1121, 2012.

PATO, J.; RAMÓN, O. J. Growth and reproductive performance in bilberry (*Vaccinium myrtillus*) along an elevation gradient. **Ecoscience**, Québec, v. 19, n. 1, p. 59-68, 2012.

PEREIRA-LORENZO, S; RAMOS-CABRER, A. M.; FISCHER, M. Breeding Apple (*Malus x Domestica* Borkh). In: JAIN, S. M.; PRIYADARSHAN, P. M. (Eds). **Breeding Plantation Tree Crops: Temperate Species**, California, DOI 10.1007/978-0-387-71203-1, 2009. 33-81pp.

PETRI, J. L. Fatores edafoclimáticos. In: EPAGRI. A cultura da macieira. Florianópolis, 2006a. p.105-112.

PETRI, J. L. Formação de flores, polinização e fertilização. In: EPAGRI. **Manual da cultura da macieira**. Florianópolis, 2006b. p. 229-259.

PETRI, J. L.; LEITE, G. B. Macieira. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 30, n. 4, p.857-1166, 2008.

PETRI, J. L.; LEITE, G. B.; COUTO, M.; FRANCESCATTO, P. Avanços na cultura da macieira no Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, vol.33, p. 48-56, 2011a.

PETRI, J. L.; LEITE, G. B.; FIORAVANÇO, J. C.; HAWERROTH, F. J.; COUTO, M. Estudo da biologia floral de macieira cultivar Gala e Fuji. In: NACHTIGALL, G. R. (Ed.). Inovações **tecnológicas para o setor da maçã - Inovamaçã**. Bento Gonçalves: Embrapa Uva e Vinho, 2011b.

PETRI, J. L. et al. Apple phenology in subtropical climate conditions. **Embrapa Agroindústria Tropical-Capítulo em livro técnico-científico (ALICE)**, 2012.

PLAXTON, W. C.; PODESTÁ, F. E. The Functional organization and Control of Plant Respiration. **Critical Reviews in Plant Sciences**, London, 25:159–198, 2006.

POORTER, H.; VANDEVIJVER, C.; BOOT, R. G. A.; LAMBERS, H. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. **Plant and Soil**, Crawley, WA, 171, 217–227, 1995.

POWLES, S. B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Annu. Rev. Plant Physiol.** Palo Alto, CA. 35: 15–44, 1984.

PREMOLI, A.C.; BREWER, C. A. Environmental v. genetically driven variation in ecophysiological traits of *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, n. 6, p. 585-591, 2007.

PRIESTLEY, C. A. Seasonal changes in the carbohydrate resources of some six-year-old apple trees. **Annu. Rept. E. Malling Res. Sta**, England, 1959. p. 70-77, 1960.

RECH, S.; CARIO, S. A. F.; AUGUSTO, C. A. Avaliação conjuntural da produção e comercialização da maçã em Santa Catarina e no Rio Grande do Sul: aspectos comparativos. **Indicadores Econômicos FEE**, Porto Alegre-RS, v. 42, n. 1, 2014.

SAKATA, T.; NAKANO, T.; YOKOI, Y. Altitudinal changes in Rubisco and APX activities in *Aconogonum weyrichii* in the alpine region of Mt. Fuji. **Polar Biosci**, Tokio, 19:115–122, 2006.

SARRUGE, J. R.; HAAG, H. P. Análise químicas em plantas. Depto de Química, ESALq. Piracicaba, SP. 56p. 1974. (publicação especial).

SEGATTO, B. F.; BISOGNIM, A. D.; BENEDETTI M.; COSTA, L. C. DA; RAMPELOTTO M. V.; NOCOLOSO, F.T., Técnica para anatomia de folha de batata. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, p1597-1601, 2004.

SCHÄDEL, C.; BLÖCHL, A.; RICHTER, A.; HOCH, G. Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in young branches of temperate forest trees during bud break. **Treephysiology**, Oxford, v. 29, n. 7, p. 901-911, 2009.

SMITH, D.; PAULSEN, G. M.; RAGUSE, C. A. Extraction of total available carbohydrates from grass and legume tissue. **Plant Physiology**, Rockville, v. 39, n. 6, p. 960, 1964.

SMITH, W. K.; JOHNSON, D. M. Biophysical effects of altitude on plant gas exchange. In: DE LA BARRERA, E.; SMITH, W. K.(eds). **Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to Park S. Nobel**. Universidad Nacional Autónoma de México, 2009. p. 257-280.

SRIVASTAVA, K. K.; AHMAD, N.; DAS, B.; SHARMA, O. C. et al. Genetic divergence in respect to qualitative traits and their possible use in precision breeding programme of apple (*Malus x domestica*). **The Indian Journal of Agricultural Sciences**, New Delhi, v. 83, n. 11, 2013.

STILES, W. C. Effects of nutritional factors on regular cropping of apple. **Hort. Technology**. Alexandria, VA, 9(3): 328-331, 1999.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918p.

TAKAHASHI, S.; BADGER, M. R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. **Trends in plant science**, Maryland Heights, MO. v. 16, n. 1, p. 53-60, 2011.

THOMAS, S. C. Genetic vs. phenotypic responses of trees to altitude. **Tree Physiology**, Oxford, 31, 1161–1163, 2011.

TOOKE, F.; BATTEY, N. H. Temperate flowering phenology. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 61, n. 11, p. 2853-2862, 2010.

TRANQUILLINI, W. The physiology of plants at high altitudes. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, CA. v. 15, n. 1, p. 345-362, 1964.

TROMP, J. Nutrient reserves in roots of fruit trees, in particular carbohydrates and nitrogen. **Plant and Soil**, Crawley, WA, 71:401-413, 1983.

TROMP, J. Flower-bud formation. In: **Fundamentals of temperate zone tree fruit production**. TROMP, J. ; WEBSTER, A. D. ; WERTHEIM, S. J. Leiden: Backhuys, 2005. p. 204-214.

VIEIRA, L. M. Maçã. In. **SÍNTESE ANUAL DA AGRICULTURA DE SANTA CATARINA. Síntese Anual da Agricultura de Santa Catarina: 2013/2014**. Florianópolis: Epagri/Cepa, 2014. p.67-72

VIEIRA, R. G.; PRESTES, R. A.; DENARDI, F.; NOGUEIRA, A.; WOSIACKI, G. Chemical pattern of brazilian apples: a chemometric approach based on the Fuji and Gala varieties. **Food Science and Technology**, Campinas, v. 31, n. 2, p. 418-426, 2011.

WALKLEY, A.; BLACK, I.A. Na examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acidtitration method. **Soil Science**, Philadelphia, PA, 37:29-38, 1934.

WANG, R.; Yu, G.; He, N.; WANG, Q. et al. Elevation-Related Variation in Leaf Stomatal Traits as a Function of Plant Functional Type: Evidence from Chang by Mountain, China. **PloSone**, San Francisco, v. 9, n. 12, p. e115395, 2014.

WANG, S.Y.; FAUST, M. Metabolic activities during dormancy and blooming of deciduous fruit trees. **Israel Journal of Botany**, Jerusalem, 37: 227-243, 1987.

WAY, R. D.; ALDWINCKLE, H. S.; LAMB, R. C.; et al. Apples (*Malus*). **Acta Horticulturae**, Leuven, 290, 3–62, 1990.

WILL, R. E.; STUART, M. W.; CHRIS, B. Z.; THOMAS, C. H. Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. **New Phytologist**, Lancaster, v. 200, n. 2, p. 366-374, 2013.

WOODWARD, F. I. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. **Oecologia**, New York, v. 70, n. 4, p. 580-586, 1986.

WÜNSCHE, J. N.; LAKSO, A. N. Apple tree physiology: Implications for orchard and tree management. **Compact Fruit Tree**, Chesterfield, MO. v. 33, n. 3, p. 82-88, 2000.

XU, L-K.; HSIAO, T. C. Predicted versus measured photosynthetic water-use efficiency of crop stands under dynamically changing field environments. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 407, p. 2395-2411, 2004.

XU, Q.; PAULSEN, A. Q.; GUIKEMA, J. A.; PAULSEN, G. M. Functional and ultrastructural injury to photosynthesis in wheat by high temperature during maturation. **Environ. Exp. Bot.** 35: 43-54, 1995.

ZHANG, Y.; FU, C. X.; YAN, Y. J.; WANG, Y. A.; et al. Zinc sulfate and sugar alcohol zinc sprays at critical stages to improve apple fruit quality. **HortTechnology**, Palo Alto, 23: 490–497, 2013.

ZHANG, S. B.; GUAN, Z. J.; SUN, M.; ZHANG, J. J. et al. Evolutionary association of stomatal traits with leave in density in *Paphiopedilum*, Orchidaceae. **PLoSone**, San Francisco, v. 7, n. 6, 2012.

ZHENG, Z. Carbon and nitrogen nutrient balance signaling in plants. **Plant Signaling & Behavior**, Bonn, v. 4, n. 7, p. 584-591, 2009.

ZHOU, R.; QUEBEDEAUX, B. Changes in photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature apple leaves in response to whole plant source–sink manipulation. **J. Am. Soc. Hortic. Sci. USA**, 128, 113–119, 2003.