

m. ob. 16603
m. c. 16603

MARCO AURÉLIO LEITE NUNES

**COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO E FITOPATOLÓGICO DE
BANANEIRAS (*Musa spp*) EM SOLO ARTIFICIALMENTE
INFESTADO COM *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*
(E.F.Smith) Sn. & Hansen, NAS CONDIÇÕES DA AMAZÔNIA
ORIENTAL**

Tese apresentada ao Curso de Pós-
graduação em Ciências Biológicas do
Centro de Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Pará, Museu
Paraense Emílio Goeldi e Empresa
Brasileira de Pesquisa Agropecuária,
como requisito parcial para obtenção do
grau de Doutor em Ciências Biológicas.

**Orientador: Prof. Dr. Benedito Gomes
dos Santos Filho.**

Tese
584.2104129
N 972
EX:01

Biblioteca



08420019

**BELÉM - PA
FEVEREIRO-2000**

NUNES, Marco Aurélio Leite. Comportamento ecofisiológico e fitopatológico de bananeiras (*Musa spp*) em solo artificialmente infestado com *Fusarium oxysporum f.sp. cubense* (E.F. Smith) Sn. & Hansen. Belém:UFPa.Centro de Ciências Biológicas:MPEG:EMBRAPA,2000. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas)-UFPa.Centro de Ciências Biológicas/MPEG/EMBRAPA,2000

CDD-584.2104129

CDU-634.773.631.466:582.2888

MARCO AURÉLIO LEITE NUNES

COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO E FITOPATOLÓGICO DE BANANEIRAS (*Musa spp*) EM SOLO ARTIFICIALMENTE INFESTADO COM *Fusarium oxysporum f. sp. cubense* (E.F.Smith) Sn. & Hansen, NAS CONDIÇÕES DA AMAZÔNIA ORIENTAL

Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor no Curso de Pós-graduação em Ciência Biológicas da Universidade Federal do Pará, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, pela Comissão formada pelos doutores:

Orientador: **Prof. Dr. Benedito Gomes dos Santos Filho**
Departamento de Biologia Vegetal e Fitossanidade-FCAP

Dr. Dinaldo Rodrigues Trindade
EMBRAPA-Amazônia Oriental

Prof^a Dra. Irenice Maria Santos Vieira
Departamento de Química-FCAP

Dr. Manfred Willy Müller
Setor de Fisiologia Vegetal-CEPLAC-Salvador-BA

Prof. Dr. Roberto Cezar Lobo da Costa
Departamento de Biologia Vegetal e Fitossanidade-FCAP

Belém, 29 de fevereiro de 2000

“O que quer que aconteça à terra, afetará os filhos e filhas da terra. Não somos os que teceram o tecido da vida; somos meramente um dos seus fios. O que quer que façamos ao tecido, o estaremos fazendo a nós mesmos.”

Chefe indígena no século XXI

A DEUS, PELA FORÇA ESPIRITUAL

**EM ESPECIAL, AOS MEUS PAIS
AURÉLIO NABUCO NUNES
SEBASTIANA LEITE NUNES**

**A MINHA ESPOSA, DEUSALINA SANTOS DE AQUINO,
PELA COMPREENSÃO, DEDICAÇÃO E APOIO IRRESTRITO
PARA SUPERAR AS DIFICULDADES ENCONTRADAS NO
DECORRER DA EXECUÇÃO DESTA OBRA**

**AOS MEUS QUERIDOS FILHOS,
RITA MARAYA ASSAYAG NUNES,
EVERTON ASSAYAG NUNES,
MARCO AURELIO LEITE NUNES FILHO E
DÉBORA AQUINO NUNES,
PELA COMPREENSÃO DISPENSADA NOS MOMENTOS DE
AUSÊNCIA.**

AGRADECIMENTOS



Ao prof. Dr. Benedito dos Santos Filho pela amizade, confiança e valiosa orientação.

À prof^a Dora Suely, pela valiosa amizade e orientação nos trabalhos de laboratório.

À prof^a Dr^a Irenice Maria dos Santos Vieira e aos doutores Manfred Möller, Roberto Cezar Lobo da Costa e Dinaldo Rodrigues Trindade, pelas críticas e sugestões.

A prof^a Rosana, pela amizade e apoio na execução dos testes *in vitro* para identificação de raças de *Fusarium oxysporum f.sp. cubense*.

Ao prof^o Dimitrie Nechet, pelas valiosas sugestões.

As prof^{as} Severina de Lima Nechet e Sandra Campos, pela sincera amizade.

Ao Eng^o Agrônomo Valdo Alcântara pelas sugestões e apoio nas mensurações das variáveis biofísicas.

Aos Eng^{os} agrônomos Hugo, Larissa e Francisco pelo apoio na implantação, condução e avaliações de campo e de laboratório.

Aos servidores Luiz, Iridan, Batista, Demóstene, Gabriel (*in memoriam*) e Levi, pelo apoio nos trabalhos de campo.

Aos meus irmãos, pelo incentivo e apoio espiritual.

A todos aqueles que, direta ou indiretamente, contribuíram com críticas, sugestões ou pela sua agradável convivência, que permitiram a realização deste trabalho.

AGRADECIMENTOS INSTITUCIONAIS

À Faculdade de Ciências Agrárias do Pará e a Universidade Federal do Pará, pela oportunidade de realização do curso.

À Universidade Federal do Pará, pela concessão de bolsa de estudo institucional, por intermédio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro.

À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-EMBRAPA/ Amazônia Oriental, pelo apoio instrumental para as mensurações da taxa fotossintética líquida.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	xii
LISTA DE TABELAS	xix
RESUMO	xxi
ABSTRACT	xxiv
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	4
3. REVISÃO DE LITERATURA	5
3.1. ASPECTOS TAXONÔMICOS.....	5
3.2. IMPORTÂNCIA E ASPECTOS GLOBAIS DA PRODUÇÃO.....	8
3.3. A ÁGUA NO SOLO.....	9
3.4. TRANSPIRAÇÃO E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA.....	16
3.5. FOTOSSÍNTESE.....	28
3.6. RESISTÊNCIA DE PLANTAS À DOENÇAS.....	31
3.7. MECANISMO DE AÇÃO DE PATÓGENOS VASCULARES.....	37
3.8. O MAL DO PANAMÁ.....	39
3.8.1. Importância	39
3.8.2 Os Sintomas	41
3.8.3. O Patógeno	42
3.8.4. Raças do Patógeno	46

3.8.5. Mecanismo de Resistência de Bananeiras ao mal do Panamá.....	48
3.9. COMPOSIÇÃO QUÍMICA DAS PLANTAS E FATORES QUE ALTERAM SUA FORMAÇÃO, UTILIZAÇÃO OU ARMAZENAMENTO.....	51
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	58
4.1. LOCALIZAÇÃO DO ENSAIO.....	58
4.2. INFESTAÇÃO DO SOLO COM <i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i>	61
4.3. PLANTIO E DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	61
4.4. PARÂMETROS AVALIADOS.....	63
4.4.1. Fitopatológicos.....	64
4.4.1.1. Resistência ao mal do Panamá.....	64
4.4.1.1.1 Intensidade de Doença.....	64
4.4.1.1.2- Severidade da Doença.....	64
4.4.1.2. Identificação de Raças do Patógeno.....	65
4.4.2. Edáficos.....	68
4.4.3. Fisiológicos.....	69
4.4.3.1. Crescimento em Altura	69
4.4.3.2. Capacidade de Perfilhamento.....	70
4.4.3.3. Duração dos Estádios Fenológicos e Tempo Médio de Emissão das Folhas.....	71

4.4.3.4. Tempo de Vida das Folhas.....	72
4.4.3.5. Número de Folhas Normais	73
4.4.3.6. Altura das Plantas.....	73
4.4.3.7. Área Foliar Total.....	73
4.4.3.8. Distribuição da Massa Seca	74
4.4.3.9. Densidade Estomática.....	75
4.4.3.9.1. Em Plantas Sadias	75
4.4.3.9.2. Em Plantas Doentes.....	76
4.4.3.10. Conteúdo Relativo de Água.....	77
4.4.3.11. Teores de Clorofila a (C_a), Clorofila b (C_b), Clorofilas (a+b) e Relação C_a/C_b	78
4.4.3.11.1. Plantas Sadias.....	78
4.4.3.11.2. Plantas Sadias e Doentes	79
4.4.3.12. Taxa Fotossintética Líquida em Bananeiras	80
4.4.3.13. Transpiração e Condutância Estomática.....	80
4.4.3.13.1. Folhas de Diferentes Idades, nos Períodos Chuvoso e Seco.	81
4.4.3.13.2. Face Abaxial e Adaxial das Folhas, nas Condições do Período Chuvoso	82
4.4.3.13.3. Bananeiras Resistentes e Suscetíveis ao mal do Panamá...	82
4.4.4. Bioquímicos.....	83
4.4.4.1. Teores de Carboidratos Solúveis Totais e de Proteínas Solúveis Totais em Bananeiras Sadias	83

4.4.4.2. Teores de Carboidratos Solúveis Totais e de Proteínas Solúveis Totais em Bananeiras Doentes.....	85
4.4.5. Componentes de Produção.....	85
4.4.5.1. Número de pencas / cacho e de frutos/penca	85
4.4.5.2. Produtividade (Kg/ha/ano).....	85
5. RESULTADOS.....	86
5.1. FITOPATOLÓGICOS.....	86
5.1.1. Resistência ao Mal do Panamá.....	86
5.1.1.1. Intensidade de Doença.....	86
5.1.1.2- Severidade da Doença.....	86
5.1.2. Identificação de Raças do Patógeno.....	89
5.2. EDÁFICOS.....	89
5.3. FISIOLÓGICOS.....	92
5.3.1 –Crescimento em Altura	92
5.3.2. Capacidade de perfilhamento.....	94
5.3.3. Duração dos Estádios Fenológicos e Tempo Médio de Emissão das Folhas.....	95
5.3.4. Tempo de Vida das Folhas.....	97
5.3.5. Número de Folhas Normais.....	97
5.3.6. Altura das plantas.....	100
5.3.7. Área foliar total.....	100
5.3.8. Distribuição da Massa Seca	104

5.3.9. Densidade Estomática.....	104
5.3.9.1. Em Plantas Sadias.....	104
5.3.9.2. Em Plantas Doentes.....	106
5.3.10. Conteúdo Relativo de Água.....	108
5.3.11. Teores de Clorofila a, Clorofila b, Clorofilas (a+b) e Relação C_a/C_b.....	110
5.3.11.1. Em Plantas Sadias.....	110
5.3.11.2. Em Plantas Sadias e Doentes.....	110
5.3.12. Taxa Fotossintética Líquida em Bananeiras	112
5.3.13. Transpiração e Condutância Estomática.....	114
5.3.13.1. Em Folhas de Diferentes Idades, nos Períodos Chuvoso e Seco	114
5.3.13.2. Na Face Abaxial e Adaxial das Folhas, nas Condições do Período Chuvoso.....	123
5.3.13.3. Em Plantas Resistentes e Suscetíveis ao mal do Panamá.....	123
5.4. BIOQUÍMICOS.....	127
5.4.1. Teores de Carboidratos Solúveis Totais e de Proteínas Solúveis Totais em Bananeiras Sadias	127
5.4.2. Teores de Carboidratos Solúveis Totais e Proteínas Solúveis em Bananeiras mal do Panamá.....	128
5.5. COMPONENTES DE PRODUÇÃO.....	130

5.5.1. Número de pencas / cacho e de frutos/penca.....	130
5.5.2. Produtividade (Kg/ha/ano).....	131
6. DISCUSSÃO.....	134
7.CONCLUSÕES.....	152
8. BIBLIOGRAFIA CONSULTADA.....	155

LISTA DE FIGURAS

Figuras	Página
Figura 1 –Sintomatologia do mal do Panamá (<i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i>) . Infecção no rizoma (figura 1a) e pseudocaule (figura 1b). Amarelecimento foliar (Fig. 1c). Quebra do pecíolo foliar (figura 1d). Planta morta com aspecto de guarda chuva fechado (figura 1e).....	43
Figura 2 - Estruturas de <i>Fusarium oxysporum</i> . Macroconídios (MAC), microconídios (MIC), Esporodóquio (ESPD), clamidosporos (CLA) e conidióforo (CON). Modificado de Booth, 1971.....	45
Figura 3 – Curvas características de retenção de água das profundidades de 0-10, 10-20, 20-30 e 30-40 cm de um latossolo Amazônico (Campus da FCAP) – (Modificado de Castro, 1983.....	70
Figura 4 - Estádios fenológicos A, B, C, D e E de folhas de bananeiras (<i>Musa spp</i>), desde a emissão, até a completa expansão do limbo foliar.....	72
Figura 5 – Intensidade do mal do Panamá em oito cultivares de bananeiras (<i>Musa spp</i>), cultivadas em solo artificialmente infestado por <i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i> , nas condições agroecológicas da Amazônia Oriental brasileira, após quatro anos do plantio. Média de quatro repetições.....	87

- Figura 6** – Aspecto morfológico das colônias de *Fusarium oxysporum f sp cubense*, no meio de cultura Komada`s (K2) modificado e no meio DBG..... 90
- Figura 7** – Crescimento em altura (cm) de oito cultivares de bananeiras inoculadas, na cova, com rizomas infectados por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, agente causal do mal do Panamá. Média de quatro repetições..... 93
- Figura 8** – Número de perfilhos produzidos por oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), entre o terceiro e o décimo mês do plantio, nas condições da Amazônia oriental brasileira. As barras representam Δ (Tukey; $p=0,05$). Média de quatro repetições..... 94
- Figura 9** – Duração média dos estádios fenológicos A, B, C, D e E e tempo médio de desenvolvimento de folhas de oito cultivares de bananeiras, desde o instante em que a folha “vela” se apresenta embutida no pecíolo foliar, até a sua completa expansão..... 96
- Figura 10** – Tempo de vida (dias) de folhas de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), cultivadas em solo artificialmente infestado por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, nas condições da Amazônia Oriental brasileira..... 98
- Figura 11** – Número de folhas normais (NFN), no momento da emissão dos cachos, de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*)

- cultivadas em solo artificialmente infestado pelo mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f. sp. cubense*), nas condições da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições..... 99
- Figura 12-** Altura média de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), cultivadas em solos artificialmente infestado por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, agente causal do mal do Panamá, após três anos de plantio, nas condições agroecológicas da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições..... 101
- Figura 13** – Área foliar total de oito cultivares de bananeiras, cultivadas em solo artificialmente infestado por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, agente causal do mal do Panamá, nas condições do período chuvoso e seco da Amazônia Oriental brasileira. As barras representam Δ (Tukey ; $p=0,05$). Média de quatro repetições..... 103
- Figura 14-** Distribuição de massa seca em folhas, pseudocaules e rizomas de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), cultivadas em solos artificialmente infestados por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, após três anos do plantio. As barras representam Δ (Tukey ; $p=0,05$). Média de quatro repetições..... 105
- Figura 15** – Densidade estomática das faces abaxiais e adaxiais de folhas de bananeiras (*Musa spp*). As barras representam Δ (Tukey; $p \leq 0,05$). Média de quatro repetições..... 107

- Figura 16** – Conteúdo Relativo de Água (CRA- %) em folhas de bananeiras (*Musa spp*), nas condições dos períodos chuvoso e seco da Amazônia Oriental brasileira. Média de dez repetições.... 109
- Figura 17** – Taxa fotossintética líquida ($\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em folhas de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “Yangambi” (resistente) e cultivar “maçã” (suscetível) com (Estádio E3) e sem sintomas secundários, macroscopicamente visíveis do mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f. sp. cubense*). Média de quatro repetições..... 113
- Figura 18** - Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “mysoure” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/31.03.97) e seco (PS/03.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições..... 115
- Figura 19** – Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “ouro da mata” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/01.04.97) e seco (PS/14.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro

repetições..... 116

Figura 20 - Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “PA 0322” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/03.04.97) e seco (PS/20.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições..... 117

Figura 21– Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “PA 1203” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso(PC/16.04.97) e seco (PS/21.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições..... 118

Figura 22 – Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “PV 0344” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/17.04.97) e seco (PS/20.10.97) da Amazônia Oriental brasileira.Média de quatro repetições..... 119

Figura 23– Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “yangambi” sob a influência do déficit de pressão de vapor, umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF) nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/30.04.97) e seco (PS/24.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições..... 120

Figura 24– Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “maçã” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/15.05.97) e seco (PS/01.11.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições..... 121

Figura 25– Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “Thap maeo” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/27.05.97) e seco (PS/03.11.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições..... 122

Figura 26 – Transpiração (Tr) nas faces adaxial e abaxial de folhas (folha 1, folha 2 ou folha 3 mais exposta a radiação solar)

de oito cultivares de bananeiras (<i>Musa spp</i>), nas condições do período chuvoso (17.04.1997) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições	124
Figura 27 – Condutância estomática (Ce) nas faces adaxial e abaxial de folhas (folha 1, folha 2 ou folha 3 mais exposta a radiação solar) de oito cultivares de bananeiras (<i>Musa spp</i>), nas condições do período chuvoso (17.04.1997) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições	125
Figura 28 – Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em bananeiras (<i>Musa spp</i>) resistentes (“yangambi”) e suscetíveis (“maçã”), com sintomas (MCS) e sem sintomas (MSS) do mal do Panamá (<i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i>). Média de quatro repetições.....	126

LISTA DE TABELAS

Tabela	Página
Tabela 1 –Valores mensais extremos (máximos e mínimos), médios de 1896 a 1998 e mensais de 1997, da precipitação pluviométrica da região metropolitana de Belém-PA.....	59
Tabela 2 – Características físico químicas do solo da área experimental localizada no <i>campus</i> da Faculdade de Ciências Agrárias do Pará – FCAP.....	60
Tabela 3 –Procedência de oito cultivares de bananeiras (<i>Musa spp</i>)	62
Tabela 4 – Procedência de rizomas de bananeiras (<i>Musa spp</i>) infectados por <i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i>	66
Tabela 5 – Severidade de infecção causada por <i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i> , agente causal do mal do Panamá, em oito cultivares de bananeiras.....	88
Tabela 6 - Potencial hídrico (Ψ_w) e disponibilidade de água do solo, no período chuvoso da Amazônia Oriental brasileira	91
Tabela 7 - Potencial hídrico (Ψ_w) e disponibilidade de água do solo, no período de seco da Amazônia Oriental brasileira.....	92
Tabela 8 - Densidade estomática da face abaxial de folhas de bananeiras (<i>Musa spp</i>), cultivar “maçã”, sadias e originadas de rizomas infectados por <i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i>	108

Tabela 9 - Teores de clorofila a (C_a), clorofila b (C_b), clorofila ($a+b$), ($C_{(a+b)}$) e relação entre C_a/C_b de oito cultivares de bananeiras, nas condições tropicais da Amazônia Oriental.....	111
Tabela 10 -Teores de clorofila a (C_a), clorofila b (C_b), clorofila ($a+b$) ($C_{(a+b)}$) e relação C_a/C_b de plantas de bananeiras (<i>Musa spp</i>) com e sem sintomas macroscopicamente visíveis do mal do Panamá (<i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i>).....	112
Tabela 11 - Teores de carboidratos solúveis totais e de proteínas solúveis totais em oito cultivares de bananeiras (<i>Musa spp</i>), nos períodos chuvoso e seco da Amazônia.....	129
Tabela 12 - Teores de carboidratos solúveis totais e de proteínas solúveis totais em folhas de bananeiras (<i>Musa spp</i>) cultivar “maçã”, com e sem sintomas do mal do Panamá (<i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i>), no período chuvoso.....	130
Tabela 13 -Número médio de pencas/cacho e de frutos/penca em oito cultivares de bananeiras (<i>Musa spp</i>), obtidos em três anos de produção.....	131
Tabela 14 - Produção de frutos de oito cultivares de bananeiras (<i>Musa spp</i>) , durante os anos de 1996 a 1998, nas condições agroecológicas da Amazônia Oriental brasileira.....	133

RESUMO

Apesar das áreas tropicais apresentarem potencialidades agroclimáticas para a produção de bananas, poucos são os trabalhos relacionando as variáveis biofísicas com os fatores ambientais, bem como, com os aspectos fitopatológicos. No Brasil este é o primeiro estudo envolvendo essas questões em bananeira (*Musa spp*). Dessa maneira, o presente trabalho teve por objetivo geral avaliar o comportamento ecofisiológico e fitopatológico de bananeiras em solos artificialmente infestado por *Fusarium oxysporum f.sp. cubense*, nas condições dos períodos chuvoso e seco, da mesoregião metropolitana de Belém- Pará, na Amazônia Oriental brasileira. Oito cultivares de bananeiras (“mysoure”, “yangambi”, “ouro da mata”, “maçã”, “thap maeo”, “PV 0344”, “PA 0322” e “PA 1203”) foram cultivados em latossolo amarelo textura média, obedecendo o delineamento experimental de blocos ao acaso, com quatro repetições. Em condições de campo foram mensurados o crescimento em altura, a transpiração, a condutância estomática, o número de folhas normais, o tempo de vida das folhas, a velocidade de emissão foliar, a área foliar total, a taxa fotossintética líquida e a produtividade, em plantas sadias e infectadas pelo mal do Panamá. Em laboratório foram determinados o conteúdo relativo de água, os teores de carboidratos solúveis totais, os de proteínas solúveis totais e a densidade estomática

das folhas. Os resultados mostraram que a transpiração e condutância estomática sofreram reduções a partir da folha 4 (período seco) e folha 5 (período chuvoso) no sentido basípeto. A transpiração foi crescente desde as primeiras horas da manhã até o meio-dia, passando a diminuir durante a tarde. A condutância estomática diminuiu, gradualmente, a partir das primeiras horas da manhã. Tanto a transpiração quanto a condutância estomática atingiram valores praticamente nulos no final da tarde. Ambas, também, sofreram drásticas reduções no período seco e o déficit de pressão de vapor, em solos com boa disponibilidade de água foi a variável climática que mais influenciou o fechamento dos estômatos. A transpiração e a condutância estomática da face abaxial foi muito superior aquelas observada na face adaxial, porquanto, naquela a densidade estomática foi, no mínimo, quatro vezes superior. No período seco, a disponibilidade de água do solo parece exercer maior influência do que o déficit de pressão de vapor no mecanismo de fechamento dos estômatos, pois exerceu grande influência na redução do conteúdo relativo de água das folhas. Nesse período, houve redução do número de folhas normais e da área foliar total, muito embora, a velocidade de emissão das folhas tenha sido semelhante àquela observada no período chuvoso. Houve redução da taxa fotossintética líquida, da transpiração e da condutância estomática, em plantas doentes, somente quando os sintomas do mal do Panamá se manifestaram pelo intenso amarelecimento das folhas. Os

teores de clorofila *a* , clorofila *b* e clorofilas (*a* + *b*) não diferiram entre as cultivares, mas, com a evolução dos sintomas da doença, verificou-se que houve degradação simultânea das clorofilas *a* e *b*, bem como, das unidades fotossintéticas. Os teores de carboidratos solúveis totais aumentaram significativamente no período seco, mas os de proteínas solúveis totais permaneceram estáveis entre os dois períodos, entretanto, ocorreram reduções dos teores desses compostos em plantas doentes, sendo os de carboidratos mais rapidamente alterados do que os de proteínas. Todas as cultivares de bananeiras apresentaram baixas produtividades, sendo que a “PA 1203” apresentou maior potencial produtivo.

Palavras Chaves : Ecofisiologia, transpiração, condutância estomática, *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, bananeira, *Musa*, mal do Panamá, estresse hídrico, doença de planta.

ABSTRACT

Eventhough the tropical areas have environmental potentialities to banana production, there are few researches about the relationship between biophysics varieties and the environmental factors as well as phytopathologics aspects. In Brazil, this is the first research linking physiologics, ecologics, and phytopathologics aspects in banana plants. On this way, this research had , as purpose, to evaluate banana plant ecophysiologic and phytopathologic behavior, when in soil artificially infested with *Fusarium oxysporum f.sp. cubense*, at rainy and dry periods, in Belém – Pará metropolitan medium region. Eight banana plant cultivars (“Mysoure”, “Yangambi”, “Ouro-da-mata”, “Maçã”, “Thap maeo”, “PV 0344”, “PA 0322”, and “PA 1203”) were cultured on yellow latosoil, medium texture, obeying the experimental curve of blocks casually. In field conditions, height increasing, transpiration, stomatal conductance, normal leaves number, leaves lifetime, leaves emission velocity, total leaf area, photossynthetic rate, and productivity were mensured on healthy plants and plants infested with Panama disease. In laboratory, the water leaf relative content, total soluble carbohidrates and total soluble proteins contents , and leaves stomatal density were determined. The results showed that transpiration and stomatal conductance were reduced since

leaf 4 (dry period) and leaf 5 (rainy period), on basipetal way. The transpiration increased since first hours in the morning, until the noon, decreasing during the afternoon. Stomatal conductance decreased, gradually, since first hours in the morning. Both Transpiration and Stomatal Conductance got almost insignificant values in the end of afternoon, and also suffered drastic reduction, at dry period, and vapour pressure deficit, in soils which had grate water content, was the variable that had more influence on closing stomatal. Transpiration and stomatal conductance, on abaxial surface, were superior than the one's observed on adaxial surface, and that one had a stomatal density upper than the last, at least, about four times. At dry period, the water soil availability seems to have more influence than vapour pressure deficit on closing stomatal mechanism, because it carried out high influence on the leaves water content reduction. Also, there was a reduction on the normal leaves number and on total leaf area, eventhough the leaves emission velocity had been similar to the one observed at rainy period. There was a reduction on photosynthetic rate, transpiration, and stomatal conductance, in disease plants, only when Panama disease symptoms occurred. chlorophyll *a* , chlorophyll *b* , and chlorophyll (*a+b*) contents didn't have differences between the cultivars, however, with the evolution on disease symptoms, it was verified that it happened, simultaneously, degradation of chlorophyll *a* and chlorophyll *b*, as well as, others

photosynthetic units. The soluble carbohydrates content increased significantly at dry period, but the soluble proteins content didn't change between both periods. On the other side, reductions on these compounds content occur in disease plants, and carbohydrates content were more rapidly altered than proteins contents. All banana plant cultivars showed low productivities, and "PA 1203" had higher potential of productivity.

Key word: Ecophysiology, transpiration, stomatal conductance, *Fusarium oxysporum f.sp. cubense*, banana plant, *Musa*, Panamá disease, hidric stress

1 . INTRODUÇÃO

A bananeira (*Musa spp*) constitui uma das culturas agronômicas de grande valor social, econômico e nutricional. É uma cultura tipicamente adaptada às regiões tropicais, mas pode ser explorada, com sucesso, em algumas regiões subtropicais.

Como em todas as culturas de valor econômico, os cultivos explorados em sistema de monocultivo estão passivos de serem infectados por microrganismos causadores de doenças e de outros parasitas, devido a transformação de áreas que apresentam uma interação harmônica entre os seres vivos, em agroecossistemas desequilibrados, que conduzem aos sérios desajustes observados em plantios comerciais, nas regiões ocupadas pelos sistemas convencionais de produção agrícola, destacando-se neste contexto, a doença conhecida como mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f.sp.cubense*), que tem sido responsável pela destruição de muitos bananais nas diversas regiões produtoras do mundo.

As cultivares de bananeiras produtoras de frutos comestíveis não produzem sementes. Assim, a multiplicação agâmica de mudas reduz a variabilidade genética das cultivares comerciais e tem dificultado os trabalhos de melhoramento objetivando a obtenção de cultivares resistentes aos patógenos e que, ao mesmo tempo, apresentem elevado valor comercial. As evidências demonstram que em bananeiras comerciais ocorre um elevado nível de resistência vertical e

baixo de resistência horizontal. Isto constitui uma das grandes limitações para a introdução e implantação de novas cultivares, tendo em vista tratar-se de uma resistência temporária. Entretanto, a natureza, ao dificultar a obtenção de descendentes de bananeiras comerciais através de processos que envolvam os mecanismos genéticos de segregação, pelo menos a luz dos conhecimentos atuais, também não contemplou o patógeno a reproduzir-se sexuadamente, processo que aumentaria sua variabilidade genética e dificultaria a obtenção de cultivares resistentes. Entretanto, dotou-o de estruturas de resistência que permanecem viáveis por muitos anos, sob condições adversas, em solos infestados.

A ação do ambiente sobre a interação patógeno-hospedeiro resulta em alterações mais ou menos profundas nos processos fisiológicos e bioquímicos das plantas, muitas das vezes semelhantes àquelas produzidas, em plantas saudáveis, pelo déficit hídrico do solo, sendo a atividade fotossintética, a taxa transpiratória, a condutância estomática, os teores de carboidratos solúveis totais e de proteínas solúveis totais alguns dos parâmetros biológicos bastante sensíveis a pressão exercida por esses fatores. A transpiração em plantas permite o resfriamento dos tecidos foliares e regula o mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos, permitindo as trocas gasosas, de grande importância para a realização da fotossíntese. Essas duas variáveis biofísicas, são grandemente influenciadas pela temperatura do ar, umidade relativa do ar, umidade do solo, déficit de pressão de vapor,

entre outros fatores ambientais. Contudo, o comportamento da transpiração diurna, a eficiência fotossintética e a sensibilidade dos estômatos aos fatores determinantes dos mecanismos de abertura e fechamento de suas células guardas, é grandemente variável entre as diferentes espécies e cultivares de plantas e podem exercer enorme influência na produtividade vegetal.

2 . OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivos avaliar, nas condições dos períodos chuvoso e seco da Amazônia Oriental brasileira:

1. A resistência de oito cultivares de bananeiras em solo artificialmente infestado com *Fusarium oxysporum f.sp.cubense*.
2. O comportamento ecofisiológico de cultivares de bananeiras, nos períodos chuvoso e seco da mesoregião metropolitana de Belém-Pará.
3. As alterações fisiológicas ocorridas em plantas de bananeiras resistentes e suscetíveis ao mal do Panamá, em solo artificialmente infestado com *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*
4. As alterações ocorridas nos teores de carboidratos solúveis totais e de proteínas solúveis em folhas de bananeiras, nos períodos chuvoso e seco da mesoregião metropolitana de Belém-Pará.
5. As alterações ocorridas nos teores de carboibratos solúveis totais e de proteínas solúveis em folhas de bananeiras infectadas por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*.
6. A produtividade de oito cultivares de bananeiras.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1- ASPECTOS TAXONÔMICOS

A bananeira pertence a ordem Scitamineae, classe Monocotiledoneae, família Musaceae e compreende três subfamílias : Musoideae, Sterlitzoideae e Heliconoideae. A primeira, que se caracteriza por seus sistemas foliares dispostos em espirais e ter flores unissexuadas , compõe-se de dois gêneros: *Musa* e *Ensete*. Este último, com distribuição da África Ocidental à Nova Guiné, é formado de sete ou oito espécies de plantas herbáceas monocárpicas, as quais não produzem frutos comestíveis. Interessam mais como plantas ornamentais. Ao gênero *Musa*, que abrange entre 24 e 30 espécies, geralmente seminíferas, é que se filiam todas as cultivares produtoras de frutos partenocárpicas (Medina, 1985).

As espécies do gênero *Musa* foram agrupadas por Cheesman (1947), de acordo com o número básico de cromossomas, em quatro seções: Australimusa e Callimusa com 10 e Eumusa e Rodachlamys com 11 cromossomas. A seção Eumusa, com 10 espécies de distribuição mais ampla, é a que mais de perto interessa ao homem, pois a ela estão vinculadas todas as cultivares de frutos partenocárpicas de importância econômica que se conhecem no mundo. Esta seção tem uma considerável variabilidade, especialmente através das numerosas subespécies de *acuminata*. Por isso, das espécies dessa seção a mais

importante é a *Musa acuminata* Colla, porque foi ela a origem de todas as bananeiras de frutos comestíveis, quer sozinha ou com a participação de outra espécie desta seção, a *Musa balbisiana* Colla, originando híbridos dessas espécies. Conseqüentemente, uma série de cultivares tem um fenótipo exclusivamente *acuminata*, enquanto outras podem ser classificadas em dois grupos, segundo as plantas tenham mais características de *M. acuminata* do que de *M. balbisiana* e vice-versa (De Lanche, 1969 citado por Medina, 1985).

Todas as bananeiras atualmente cultivadas derivam das duas espécies selvagens, que possuem os genomas AA e BB de *acuminata* e *balbisiana*, respectivamente. Essas duas espécies férteis, cruzaram-se no estado selvagem. Partenocarpia e esterilidade resultaram de mutações diversas e a ausência de meiose ao nível dos gametas femininos provocou a formação de triplóides (Medina, 1985). Este autor ainda relata que coube a Simmonds e Shepherd (1955), através de um método de escala de cinco notas, baseado nas contribuições relativas das duas espécies selvagens, formular a constituição genética de uma determinada cultivar de bananeira e estabelecer o sistema taxonômico adotado atualmente. Utilizando-se de 15 (quinze) características distintas entre as espécies de *M. acuminata* e *M. balbisiana*, eram atribuídas notas 1 (um) para *acuminata*; 5 (cinco) para *balbisiana* e 2 (dois), 3 (três) e 4 (quatro) para expressões fenotípicas intermediárias, conforme o grau de semelhança, determinando uma amplitude total de 15 (15 x 1) para *M. acuminata* e

75 (15 x 5) para *M. balbisiana*. Segundo ainda o mesmo autor, esse esquema é ainda influenciado pela poliploidia. As bananas comestíveis pertencentes a seção Eumusae têm 22, 33 ou 44 cromossomas. Como o número básico dessa seção é $n=11$, então as cultivares correspondentes àqueles números são diplóides, triplóides ou tetraplóides.

Com base na ploidia e na técnica de notas, os genomas de bananeiras AA (diplóide), AAA (triplóide) e AAAA (tetraplóide) são exclusivamente de *M. acuminata*, enquanto os genomas AB (diplóide) e AAB (triplóide) possuem dominância de *M. acuminata* e ABB (triplóide) e ABBB (tetraplóide) possuem dominância de *M. balbisiana*. A partenocarpia parece não ocorrer em *M. balbisiana*, não sendo conhecidos, até então, tipos comestíveis BB ou BBB (Simmonds, 1961). Hutchison (1966) e Shepherd e Ferreira (1982) relataram ainda que a espécie *Musa schizocarpa* Simmonds também contribuiu para a formação de algumas cultivares híbridas na Nova Guiné. Nesta ilha, portanto, é possível a ocorrência de combinações genotípicas como AS (*M. acuminata* x *M. schizocarpa*) e ABBS (*M. acuminata* x *M. balbisiana* x *M. schizocarpa*).

Não obstante, as numerosas variedades de bananeiras existentes no Brasil, quando são levados em conta fatores como preferência dos consumidores, produtividade, tolerância a pragas e doenças, resistência a seca e ao frio e o porte da planta, poucas cultivares apresentam um potencial agrônômico que as tornem indicadas para fins comerciais, principalmente para fins de exportação,

já que somente as cultivares do grupo AAA, subgrupo Cavendish, e as do subgrupo “Gros Michel” satisfazem esse requisito (Oliveira & Silva, 1995). Cultivares do subgrupo Cavendish apresentam frutos com ponta em forma de gargalo de garrafa pouco acentuado e bainhas internas, especialmente nos brotos novos, de cor vermelho-brilhante e, quando maduros, apresentam coloração esverdeada. Já as cultivares do subgrupo “Gros Michel” apresentam frutos delgados, com comprimento cinco ou mais vezes maior que a largura e bastante curvos. Apresentam as pontas em forma de gargalo de garrafa bem acentuado e bainhas internas, de cor verde ou rosa pálido e, quando atingem a maturação, adquirem coloração amarela (Simmonds, 1973).

3.2-IMPORTÂNCIA E ASPECTOS GLOBAIS DA PRODUÇÃO

A bananeira (*Musa sp*) é uma planta que, apesar de originária do sudoeste da Ásia, encontra-se amplamente distribuída por todos os lugares do mundo. De todas as fruteiras tropicais, a bananeira é a de maior importância no Brasil. Afora seu decantado valor nutritivo, o produto tem incomensurável significado sócio-econômico, pois mobiliza um grande contingente de mão de obra e permite um retorno rápido ao produtor, além de servir, entre outros fatores, como agente de fixação do homem à terra (Moura, 1986)

Os países da América Central e da América do Sul formam o grupo dos maiores exportadores de bananas do mundo, sendo Costa

Rica e Equador os mais importantes. O Brasil se destaca como o segundo mais importante país produtor de bananas, com 12,1% da produção mundial e, ainda, como seu maior consumidor. Apesar disso, apresenta baixa produtividade (cerca de 12 toneladas/ha/ano) em função da baixa tecnologia utilizada, sendo, ainda, as doenças as maiores responsáveis pelas perdas na produção (Nunes *et al.*, 1987; Cordeiro, 1995).

A bananeira é cultivada em todos os estados brasileiros e, em relação a área colhida das fruteiras de um modo geral, ocupa o segundo lugar com aproximadamente 413.000 hectares. O volume da produção, em torno de 294.000 cachos/ano (IBGE, 1996), é praticamente consumido dentro do país, sendo que a região Norte contribui com 13% da produção nacional; a Nordeste com 37%; a Centro-Oeste com 7%; a Sul com 13% e a Sudeste com 29%. Quanto aos estados, tem se destacado : Bahia com 18% da produção nacional; São Paulo com 14%; Pará com 9%; Santa Catarina com 9% e Minas Gerais com 8%.

3.3-A ÁGUA NO SOLO

A água é um dos principais constituintes do solo, ocupando, juntamente com o ar, todo o espaço poroso existente. Na ausência da água, não é possível a vida vegetal ou animal. É ainda a água que governa grande parte das propriedades físicas, químicas e

biológicas do solo. Para um bom desenvolvimento vegetal, é indispensável a presença de uma suficiente quantidade de água no solo, pois esta funciona como solvente de nutrientes do solo e como meio de transporte de nutrientes para a planta (Ferreira, 1992; Salisbury e Ross, 1992).

Devido a extraordinária capacidade de solubilização da água, a solução do solo contém, em concentração variável, os elementos químicos encontrados no solo. Sabe-se que ela contém, pelo menos em traços, todos os elementos presentes no solo, suscetíveis de irrigação, solubilização ou suspensão. A solução do solo é dinâmica, sofrendo contínuas flutuações em quantidade de íons que nela se encontram e estão, permanentemente, passando para as partículas coloidais e vice-versa. Como resultado desse fenômeno, a concentração em torno das partículas do solo torna-se desigual; as moléculas de água mais próximas da partícula apresentam-se com maior concentração de sais do que as que se encontram distantes (Kiehl, 1979).

Da água que chega na superfície do solo pelas chuvas, avalia-se que metade escorre pela superfície e metade pode ser armazenada nos horizontes superficiais pelo efeito da capilaridade, ou desloca-se para as camadas mais profundas pela ação da gravidade, formando o lençol freático que dará origem às nascentes. A primeira água, a retida, denomina-se água capilar, e a segunda, que não é retida no perfil do solo, água de gravitacional. As raízes serão supridas pela água retida pelas forças capilares. Porém, nem toda água capilar será

disponível às plantas, pois, quando o teor de umidade do solo alcançar valores baixos, as raízes não conseguirão retirar água capilar, a qual estará presa por elevadas forças de retenção (Kiehl, 1985).

Com o cultivo intensivo, os nossos solos vão perdendo matéria orgânica mais rapidamente do que a ela é restituída. Um decréscimo no seu conteúdo resulta em um solo compacto, duro, desenvolvimento de raízes muito superficial e diminuição do armazenamento de água (Coelho e Verlengia, 1973). A matéria orgânica, direta ou indiretamente, influencia o processo de infiltração de água no solo. Diretamente, pela sua inerente capacidade de retenção e indiretamente, pela melhoria das propriedades físicas do solo (Thien, 1983). A sua fração húmica exerce grande influência no armazenamento da água, aumentando a capacidade de infiltração, devido as melhorias das condições físicas do horizonte superficial pelo aumento da granulação, estruturação e protegendo a superfície contra a formação de crostas impermeáveis. (Kiehl, 1985). A quantidade de água que pode ser armazenada por capilaridade na região das raízes depende, principalmente, das características do solo e da profundidade. Há uma correlação positiva entre o conteúdo de matéria orgânica do solo e o armazenamento de água. Solos argilosos, por conterem mais colóides que os arenosos, possuem maior capacidade de retenção de água; quanto maior o teor de matéria orgânica, maior será a sua umidade equivalente (Kiehl, 1979).

Nas condições naturais, o potencial hídrico do solo varia aproximadamente de 0 (zero) MPa quando o solo está saturado, até valores próximos ao coeficiente higroscópico que está associado com o ar seco (cerca de $-3,1$ MPa). A água retida no solo, em qualquer potencial hídrico, será removida desde que se estabeleça um gradiente energético favorável ao seu deslocamento. Quando o potencial hídrico de uma raiz alcança valores mais baixos do que aqueles verificados no solo com o qual está em contato, se inicia o transporte de água para o seu interior. Inicialmente, são removidas as moléculas de água fracamente retidas na superfície das partículas e nos grandes poros. Posteriormente, são removidas as moléculas de água que se situam cada vez mais próximas da superfície dos colóides do solo e que são retidas por enormes forças de adesão. Evidentemente, a continuação do processo de absorção de água por parte da planta dependerá da capacidade da raiz de reduzir o seu potencial hídrico a valores mais baixos do que aqueles existentes no solo. Por esta razão, a medida que a umidade do solo vai diminuindo, torna-se cada vez mais difícil a remoção das moléculas de água (Ferreira, 1992)

A porção da água do solo que pode ser usada pelas plantas, é chamada de água disponível. A tensão de água no solo que fica situada entre $-0,03$ a $-1,5$ MPa é referida como capacidade de campo e ponto de murcha permanente, respectivamente. A capacidade de campo é definida como sendo a quantidade de água retida pelo solo previamente saturado, após haver cessado o movimento da água

gravitacional e o movimento capilar descendente ter-se tornado praticamente nulo (Kiehl, 1979; Thien, 1983; Correa, 1984),. Quando o potencial da água do solo está abaixo de $-1,5$ MPa, é, geralmente, considerado que ela se encontra indisponível às plantas, em quantidades suficientes para seu crescimento (Thien, 1983; Correa, 1984). Convém ressaltar, ainda, que o ponto de murcha permanente não é o mesmo para todos os solos e todas as condições (Winter, 1986). A diferença entre a capacidade de campo e o ponto de murcha permanente representa a capacidade da água disponível no solo ou capacidade de reservatório do solo (Thien, 1983)

O solo saturado encontra-se em um estado instável, pois a água é puxada para baixo pela ação da gravidade e é aumentada pela sucção exercida pelas zonas inferiores não saturadas. A ação da gravidade é constante, mas a ação das zonas não saturadas depende de sua condição de umidade; quanto mais secas elas são, mais fina é a camada de água ao redor de cada partícula de solo e, conseqüentemente, maior a tensão superficial ou sucção. A ação de uma zona não saturada depende também da sua profundidade vertical abaixo da zona saturada, porque existe uma coluna contínua de água ligando as partículas de solo e isso origina uma pressão hidrostática negativa simples ou sucção. Quando essa coluna termina em um lençol freático, onde existe água livre, de potencial máximo ou sucção mínima, essa limitação de seu comprimento limita, obviamente, a sucção total sobre o solo saturado acima; assim, a sucção a que um

solo saturado drenado livremente está sujeito, depende de muitos fatores(Winter, 1986). Dessa maneira, a capacidade de campo ou limite superior de água disponível não é, como no ponto de murcha permanente, o mesmo para todos os solos e todas as condições; tanto que a água do solo na capacidade de campo está retida com uma força igual a 0,03 de MPa para solos argilosos e 0,01 MPa para solos arenosos (Correa, 1984).

Os efeitos do sistema de cultivo na dinâmica da água no solo se concentra na disponibilidade de água no perfil. Entretanto, essa abordagem repousa nos conceitos de capacidade de campo e ponto de murcha permanente e ambos tem sido revisto à luz da física moderna de solos. As observações e críticas a esses conceitos foram condensadas por Winter(1986), que define a capacidade de campo como sendo o máximo conteúdo de umidade ou equilíbrio em condições de drenagem livre; a mudança de drenagem rápida para lenta é clara, e pode ser observada em campo ou laboratório; entretanto, a drenagem lenta continua indefinidamente e aí reside a causa das variações nela observadas. O ponto de murcha permanente é classicamente definido como o conteúdo de umidade do solo, no qual as plantas murcham e não recobram a turgescência quando submetidas a uma atmosfera saturada; pode-se observar, porém que nem todas as plantas respondem da mesma forma a essas condições. Portanto, se ambas as variáveis se apresentam imprecisas, é lícito inferir que a capacidade de água disponível é também um parâmetro insatisfatório, mormente pelo

fato de que a água não está igualmente disponível às plantas em todas as faixas de tensão. Apesar dessas ponderações, tais parâmetros auxiliam valiosamente na mensuração dos efeitos desses fatores sobre a fisiologia, o desenvolvimento e a sobrevivência das plantas.

Em solos secos, a absorção de água pela planta é, consideravelmente, reduzida pelo decréscimo da diferença do potencial hídrico entre as raízes e o solo e, também, pelo aumento da resistência ao movimento da água nesse solo em direção às raízes (Kozlowski *et al.*, 1991). A baixa disponibilidade de água no solo ou a presença de grande demanda hídrica atmosférica fazem com que a planta se utilize do fechamento dos estômatos como principal mecanismo de controle de perda de água, e que esse fechamento dá início a uma série de processos potencialmente prejudiciais como a fotossíntese, através do aumento da resistência à difusão do gás carbônico (Izquierdo e Hosfield, 1981; Fiscus *et al.*, 1984)

A água contida no solo, o *status* de água da planta, a umidade relativa do ar e a temperatura, isoladamente, ou em conjunto, afetam as plantas de uma forma direta ou indireta e, uma grande maioria das vezes, atuam em combinação com outros fatores ambientais, tais como : radiação, vento, composição química do solo, pH, etc. Contudo, para alguns autores, a água é um dos fatores mais importantes do meio ambiente que afeta o crescimento, a produção e a sobrevivência das plantas (Ferreira, 1992; Salisbury e Ross, 1992).

A resistência ao movimento da água líquida do solo para a planta aumenta com o decréscimo do potencial matricial do solo, densidade e extensão do sistema radicular. Estes, portanto, constituem parâmetros importantes na disponibilidade de água do solo para as plantas (Slatyer, 1967). Entretanto, a redução do crescimento radicular, resultante de infecções ocasionadas por patógenos de plantas, pode vir a ter a mesma consequência do solo seco (Bushnell e Rowell ,1968; Duniway e Durbin ,1971).

3.4- TRANSPIRAÇÃO E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA

A perda de água das plantas para o meio externo é feita pela transpiração, através dos estômatos. Estes atuam como válvulas, regulando a passagem de água para a atmosfera, exercendo um papel fundamental no resfriamento foliar, bem como, na regulação das trocas gasosas entre plantas e meio ambiente (Kramer e Kozlowski, 1960 e Klar, 1988) . A transpiração é um processo que envolve a absorção de água pelas raízes, o transporte através dos vasos condutores e a passagem para a forma de vapor nas folhas, e a saída para o meio externo, primariamente através da abertura estomática (Blad ,1983), e não somente influencia diretamente o potencial de água da folha, mas também , pode determinar o consumo de água do solo. A taxa de perda de vapor de água das folhas depende do gradiente de pressão de vapor e da resistência à difusão entre a superfície da folha e a camada limitrofe

do ar com a mesma (Thien, 1983). A taxa transpiratória de tomateiro aumentou com o aumento da radiação solar. Os estômatos se abrem em resposta a alta intensidade de luz, mas não respondem ao aumento da temperatura da folha. O aumento da taxa transpiratória foi atribuído ao aumento do déficit de pressão de vapor e o decréscimo da transpiração não foi somente atribuído ao fechamento dos estômatos, mas também, ao decréscimo da taxa de transpiração cuticular (Nobuoka *et al.*, 1996).

A resistência cuticular é maior que a resistência do estômato fechado e o grau de fechamento dos estômatos maior que qualquer outro fator que governe a transpiração estomática. Além disso, qualquer alteração na transpiração devido a doenças de plantas se assemelha, muito mais, a resistência difusiva dos estômatos ou a resistência cuticular. A resistência externa das folhas, a qual se incluem a resistência difusiva na camada limítrofe e a resistência para transferir a massa de vapor pela mistura do ar, depende grandemente da turbulência e da área foliar, sendo extremamente variável com as condições ambientais (Duniway, 1976).

A falta de água nos tecidos vegetais conduz a planta a um estresse hídrico. Este se desenvolve quando a perda de água excede a absorção em intensidade suficiente para causar, dentre outros, o decréscimo do conteúdo de água da planta, a redução do turgor e, conseqüentemente, o decréscimo na expansão celular e alteração de vários processos fisiológicos essenciais. Alterações na morfologia, na anatomia e nos componentes bioquímicos podem também ser

observadas nessas condições (Mansfield e Davies, 1981; Winkel e Rambal, 1990).

A disponibilidade da água para as plantas é de extrema importância, pois dela dependem todas as atividades metabólicas das células. Nas células fisiologicamente ativas, o teor de água se eleva, geralmente, a valores acima de 85%. Uma redução do conteúdo de água em torno de 20% a 25% do valor máximo da hidratação, geralmente induz a paralisação de importantes processos metabólicos (Ferreira, 1992). Por outro lado, o principal e mais marcante efeito do excesso de água no solo é a redução drástica da disponibilidade de O₂ para o sistema radicular da planta. Se essas condições continuam por um longo período, a respiração passa ser anaeróbica, resultando numa baixa produção de ATP (adenosina trifosfato), no esgotamento dos compostos orgânicos e na acumulação de produtos finais tóxicos, como, por exemplo, o etanol, os quais alteram o crescimento das plantas pela redução da absorção e translocação de água e nutrientes devido a limitação de energia nas células (Kawase, 1981; Orchard e So, 1985).

A água, juntamente com as proteínas, é um dos constituintes protoplasmáticos mais importantes para as células vivas (Kramer, 1983). Este mesmo autor enfatiza, ainda, que as proteínas possuem grupos polares e não polares, apresentando diferentes níveis de interação com a água. Assim, a redução do teor de água no protoplasma afeta as suas propriedades estruturais, elásticas e de coesão. A água funciona como reagente, participando de importantes

processos vitais, incluindo a fotossíntese e as reações hidrolíticas. A água também serve de solvente para os gases, elementos minerais e outros solutos. Desde que a água forme, normalmente, uma fase líquida contínua através de toda a planta, excelentes condições existem para a translocação desses solutos entre as células ou órgãos vegetais. Outra importante função da água é a de manutenção da turgescência, que é essencial para os processos de crescimento e desenvolvimento, assim como, para a definição das formas das partes vegetais. Além disso, as mudanças de turgescência das células guardas são responsáveis pela abertura e fechamento dos estômatos (Ferreira, 1992).

Um parâmetro amplamente utilizado em estudos das relações água-planta é a condutância estomática, pois os estômatos constituem-se nas principais estruturas que governam as trocas gasosas entre a planta e a atmosfera (Kramer, 1963). A condutância estomática é determinada pelo balanço de turgor entre células guardas e células anexas. Porém, os componentes de pressão, particularmente o potencial de turgor das células guardas, são difíceis de serem mensurados (Ludlow, 1980). Sob condições controladas, a condutância estomática varia consideravelmente com a radiação fotossinteticamente ativa, com a concentração de dióxido de carbono, com a umidade relativa, com o conteúdo de água no solo, com poluentes atmosféricos e com a condição intrínseca da espécie vegetal (Turner , 1991)

As respostas das plantas ao déficit de água envolve vários mecanismos, além da regulação estomática, que atuam por mais tempo (Rambal, 1988), como a resistência hidráulica ao fluxo de água raiz- parte aérea, que poderiam proporcionar explicações nas diferenças existentes nas relações hídricas entre cultivares (Winkel e Rambal, 1990). Embora o potencial hídrico seja a variável mais freqüentemente estudada, em relação ao comportamento estomático, e tido como responsável direto pela perda de água da planta, essa função é atribuída aos reguladores hormonais citocinina e ácido abscísico (ABA) e a pressão de turgor nas células guardas (Winkel e Rambal, 1990).

As mudanças na abertura estomática resultam de alterações no turgor das células-guardas, as quais são, por sua vez, controladas em grande parte pela absorção ou perda de ions K^+ do vacúolo dessas células (Kramer , 1983) . Assim , o fechamento dos estômatos não é provocado apenas pela perda na turgescência, mas provavelmente por uma perda de solutos das células-guardas, principalmente ions K^+ (Izquierdo e Hosfield , 1981). Enquanto as deficiências incipientes de potássio causam redução na abertura dos estômatos, para os demais elementos essa alteração só se manifesta quando já apresentam sintomas de deficiências nutricionais (Hsiao, 1975).

Cultivos feitos em potenciais adequados de água no solo, quando a demanda evaporativa é elevada, experimentam um certo déficit hídrico que, sendo de curta duração, não afeta o crescimento e

desenvolvimento dos mesmos. Assim, a rápida transpiração ou a lenta absorção de água, ou a combinação de ambos em épocas quentes ou secas conduz a planta a um estresse de água (Kozłowski et al , 1991). Desta maneira, deve-se diferenciar o déficit que ocorre ao longo do dia, ocasionado pela transpiração, daquela que atua por um período mais longo, de modo a provocar o esgotamento progressivo de água do solo e reduzir o crescimento e a produção vegetal (Jones, 1983), visto que o controle da transpiração pelo movimento dos estômatos tem efeito direto sobre a produtividade porque, quando o estômato se fecha para conservar a água, restringe a entrada de CO_2 na folha, reduzindo, conseqüentemente, a taxa fotossintética (Mansfield e Davies, 1981), pois a máxima taxa de fixação do gás carbônico necessita de um mínimo de resistência difusiva ao influxo do mesmo (Stanhill, 1981).

As respostas dos estômatos a uma variação de umidade podem ser, consideravelmente, significantes para inúmeras espécies vegetais em muitas situações. Mudanças na condutância estomática foram observadas quando plantas intactas de diversas espécies cresceram em condições de deserto e foram submetidas a mudanças no *status* de água do ar . Um aumento no déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar causou o fechamento dos estômatos; um decréscimo no déficit de pressão de vapor causou a abertura dos estômatos. Um aumento na evaporação da umidade da superfície das células foliares, seguido de um aumento do déficit de pressão de vapor na relação ar-

folha, freqüentemente resulta em um déficit de água na folha, resultando no fechamento dos estômatos (Schulze *et al.*, 1972).

Tem sido sugerido que o decréscimo aparente na condutância estomática pode não resultar de um decréscimo na abertura estomática, mas de uma redução na taxa de perda de água das células do mesófilo foliar, causada pela desidratação incipiente da superfície celular (Slatyer, 1966). Já Sheriff e Kaye (1977) enfatizam que a resposta dos estômatos a umidade é uma resposta hidroativa para o estresse de água dentro da epiderme. Uma quantidade considerável de água pode evaporar das paredes das células guardas e células adjacentes da epiderme (Meidner, 1975). A perda de água de dentro e de fora da célula da epiderme tem efeito, aproximadamente igual, em promover respostas dos estômatos para umidade. Mas, a perda de água, através da parede externa, pode ocorrer, se a transpiração permanecer baixa e o déficit de pressão de vapor permanecer alto (Sheriff, 1977).

Mais recentemente, tem-se atribuído que o controle da abertura estomática pode ser feito pelas mudanças do pH da seiva ascendente. Wilkinson *et al.*, (1998) verificaram que o aumento no pH da seiva do xilema, de 5 para 8, promoveu abertura dos estômatos de tomateiro selvagem. Diversas teorias existem para explicar como o meio ambiente controlaria o pH da seiva do xilema. É bastante conhecido que as células do parênquima do xilema, que envolvem os vasos, podem controlar a composição da corrente transpiratória e células associadas

ao vaso do xilema de *Robinia pseudoacacea*, que contêm altas concentrações de bomba de prótons de ATPases na membrana plasmática, eram capazes de influenciar o pH da seiva do xilema (Fromard *et al.*, 1995). Presumivelmente, isso também acontece nas raízes. Existe evidência de que as mudanças de pH na relação seiva do xilema/seiva do apoplasto resultariam das diferentes atividades da bomba de prótons nas células dessas plantas (Hartung e Radin, 1989; Hoffmann e Kosegarten, 1995). Não se sabe, porém, se as taxas da bomba de prótons são diretamente afetadas pela desidratação dos tecidos, isto é, se as mudanças do pH são confinadas a raiz ou se são, indiretamente, influenciadas pelas alterações nas concentrações iônicas do fluxo da seiva das raízes adjacentes ao solo seco. Se o efeito da seca na atividade da ATPase é indireto, a redução da bomba de prótons das células do parênquima do xilema dos ramos novos poderiam aumentar o pH do fluxo da seiva, no sentido ascendente da raiz. Essas descobertas podem também ser explicadas pela possibilidade de que a relação pH do xilema/pH do apoplasto seria controlada pelas trocas iônicas entre os constituintes da seiva e as paredes das células adjacentes (Ryan *et al.*, 1992). Assim, desde que a composição iônica do fluxo da seiva das raízes seja mudada pela proximidade do solo seco (Gollan *et al.*, 1992), os padrões das trocas iônicas com as paredes das células adjacentes, ao longo da corrente transpiratória, poderiam ser alterados e ainda terem seu pH mudado (Wilkinson *et al.*, 1998). Dessa maneira, a perda de água de *Lycopersicum esculentum* cv. Ailsa Craig

(tipo selvagem) foi induzida pela elevação do pH da seiva do xilema, embora o ABA seja requerido, mesmo quando as plantas não experimentam déficit hídrico, em qualquer de seus tecidos (Wilkinson *et al.*, 1998).

Alguns autores têm detectado a correlação entre o pH e a composição de açúcar no apoplasto da folha (Salter e Ambrosius, 1986; Tetlow e Farrar, 1993). Considerando-se que o açúcar retirado pelo floema envolve a atividade da ATPase (Delrot e Bonnemain, 1981), o conteúdo de açúcar do apoplasto pode também influenciar o pH do mesmo, e poderia explicar algumas das mudanças no pH da seiva (Wilkinson *et al.*, 1998). Outra mudança química, relacionada ao solo seco, na ausência da redução do teor relativo de água dos ramos, é um aumento no pH da seiva do xilema que flui das raízes (Schurr & Schulze, 1995). O pH da seiva do xilema e/ou do apoplasto das plantas pode, também, mudar drasticamente em resposta ao alagamento do solo. Nestes casos, um aumento no pH do xilema pode também atuar como sinal para as folhas fecharem seus estômatos (Wilkinson e Davies, 1997). Assim, as condições ambientais que afetam a relação pH da seiva do xilema/seiva do apoplasto, tais como intensidade de luz (Cowan *et al.*, 1982), solo seco (Davies e Zhang, 1991), suprimento de nitrato (Clarkson e Touraine, 1994) e alagamento do solo (Else, 1996) podem também afetar a transpiração, havendo, assim, a possibilidade de que a mudança de pH que estes fatores promovem, sejam os responsáveis pelo mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos.

Além das variáveis climáticas e intrínsecas do hospedeiro, as doenças de plantas podem alterar a condutância estomática e, por consequência, a transpiração e a taxa fotossintética. A condutância estomática pode ser alterada pela ação da fusicoccina, toxina produzida por *Fusicoccum amygdali*. A toxina é translocada do sítio de infecção, via apoplasto, para pontos distantes no hospedeiro, onde tem grande capacidade de estimular a plasticidade da parede celular, causando um aumento no tamanho das células. Ao que parece, a toxina liga-se a um receptor protéico na membrana plasmática das células vegetais e passa a exercer seu efeito tóxico através da ativação da ATPase ligada à membrana, o que induz alterações no sistema de transporte iônico celular.

Como resultado da ativação da ATPase, as células passam a perder ions H^+ , ocasionando a imediata hiperpolarização da membrana, o influxo de ions K^+ e outros cátions, a entrada de glicose, sacarose e aminoácidos, a alcalinização do citoplasma e a acidificação extracelular. Em consequência da alcalinização do citoplasma, observa-se o acúmulo de malato e a inibição da rota da pentose fosfato, enquanto que a acidificação do apoplasto mostra-se importante na alteração do crescimento celular. As alterações a nível celular refletem-se, também, na nutrição mineral e em aumentos na respiração e transpiração das plantas. O aumento na taxa de transpiração ocorre devido ao desbalanço de solutos nas células-guardas dos estômatos, resultando na abertura permanente dos mesmos, conduzindo a planta

doente a um estresse hídrico e ao dessecamento foliar (Pascholati, 1995) .

Dos fatores ambientais, que afetam a abertura estomática, merecem destaque a radiação solar, o déficit de pressão de vapor atmosférico e a temperatura do ar (Whitehead, 1980). É difícil separar o efeito da umidade do ar sobre a condutância estomática , haja visto, que o déficit de pressão de vapor e a temperatura do ar são correlacionados entre si. O efeito aditivo das variáveis ambientais é mais do que um efeito individual . A radiação causa um aumento na temperatura da folha, a qual, por sua vez, afeta o déficit de pressão de vapor e, indiretamente, influencia a regulação estomática (Meinzer *et al.*, 1993).

A resposta estomática à radiação solar é influenciada por vários fatores internos como concentração de CO₂, equilíbrio hormonal das folhas, condições hídricas e condição anterior ao crescimento da planta, os quais levam a relações bastante variáveis entre condutância e radiação solar . A idade e a posição da folha na copa também exercem influência sobre o comportamento estomático (Ferreira,1992 e Field, 1987). Entretanto, tem-se verificado que a posição e a idade das folhas de meloeiro (*Cucumis melo L.*), em um determinado ciclo da cultura, nas condições do nordeste brasileiro, não influenciaram a transpiração e, tão pouco, a condutância estomática (Espínola Sobrinho *et al.*, 1997).

Ao longo do dia, ocorre a diminuição da umidade e aumento da temperatura, ocasionando maior correspondência do mecanismo

estomático pelo déficit de pressão de vapor, do que pela radiação solar, podendo variar desde o início, até o final da tarde (Meyer e Green, 1981). Entretanto, muitas espécies, independente do potencial hídrico foliar, fecham os estômatos em respostas ao aumento no déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar atmosférico. Além disso, os estômatos das folhas submetidas ao estresse hídrico podem ser mais sensíveis às mudanças de déficit de pressão de vapor (Jones, 1983; Laffray e Louguet, 1990). A grandeza da resposta estomática ao aumento do déficit de pressão de vapor depende também da espécie, das condições de crescimento e, principalmente, da turgescência dos tecidos da planta (Jones, 1983).

As características morfológicas, especialmente a densidade estomática e a distribuição espacial dos estômatos nas superfícies adaxial e abaxial das folhas, podem afetar a sensibilidade dos mesmos quanto a variação da pressão de vapor d'água na atmosfera. Essa sensibilidade dos estômatos à umidade pode ser considerada uma vantagem para as plantas que precisam suportar um longo período, com baixa disponibilidade hídrica no solo e baixa umidade relativa do ar (El-sharkawi *et al.*, 1985).

A relação entre a condutância estomática e o potencial hídrico foliar é uma resposta importante para entender como os estômatos reagem ao estresse hídrico e exercem função regulatória. Além disso, os estômatos de muitas espécies, freqüentemente, respondem diretamente à baixa ou elevada umidade do ar atmosférico,

independente da magnitude do potencial hídrico. Por outro lado, existe uma faixa de potencial hídrico, na qual a condutância estomática não é afetada e que, abaixo de um determinado potencial hídrico inicial, a condutância estomática decresce de forma linear até se aproximar de um valor nulo, quando, então, apenas a condutância cuticular permanece, podendo esta ser modificada pela deficiência hídrica do solo (Ludlow , 1980 ; Laffray e Louguet , 1990).

3.5- FOTOSÍNTESE

As plantas são capazes de transformar compostos inorgânicos em orgânicos, através do processo de fotossíntese. Utilizando o gás carbônico da atmosfera , a água e os sais minerais nela dissolvidos, provenientes do solo, várias substâncias de vital importância para o metabolismo celular são produzidas. Incluem-se aí as proteínas, os carboidratos, os lipídios e as vitaminas, dentre outros (Salisbury e Ross, 1992).

A fotossíntese é a função básica das plantas verdes. Ela é capaz de transformar a energia luminosa em energia química, as quais podem ser utilizadas em todas as atividades celulares. A fotossíntese é a principal fonte de toda a energia usada em todas as células vivas, quer seja animal ou vegetal. Portanto, todas as atividades das células vivas dependem da energia produzida pela fotossíntese (Agrios, 1997).

As clorofilas são os principais pigmentos responsáveis pela fotossíntese. A clorofila **a**, de coloração verde azulada é considerada essencial a fotossíntese e se encontra em todas as plantas. A clorofila **b**, de coloração verde amarelada, é um pigmento acessório e ajuda a ampliar o espectro de absorção de luz no processo fotossintético. A clorofila **b**, absorvendo energia luminosa transfere-a para a clorofila **a** para então ser transformada em energia química (Hall e Rao, 1980)

A taxa fotossintética pode ser influenciada tanto por condições externas do meio físico, quanto pela espécie ou variedade vegetal. As condições intrínsecas estão principalmente relacionadas com enzimas e pigmentos fotossintetizantes. Os fatores extrínsecos estão relacionados com a intensidade de luz, concentração de gás carbônico, temperatura, umidade relativa, disponibilidade de água e concentração de O₂ (Kramer e Kozlowski, 1960), além de algumas doenças de plantas (Balmer e Galli, 1978; Leite e Pascholati, 1995; Agrios, 1997).

Tem-se verificado que a taxa fotossintética aumenta linearmente com a radiação fotossinteticamente ativa. Se a concentração de CO₂ é aumentada, a taxa de fotossíntese, na condição de saturação de luz, é também aumentada. Portanto, é amplamente aceito que, em condições de saturação de luz, a resistência física à difusão de CO₂ constitui-se no determinante primário da taxa fotossintética (Gaastra, 1959 *apud* Woolhouse, 1981). Contudo, fatores relacionados com a ontogenia foliar também interferem na maior ou menor taxa fotossintética. Assim, a taxa fotossintética decresce

gradualmente em função da idade da folha, a partir do momento em que esta se aproxima da sua máxima expansão. As transformações na ontogenia, na morfologia e ultraestrutura celular de uma folha são naturalmente acompanhadas por mudanças na composição química (Woolhouse, 1981) e o aumento da área foliar ocorre, gradual e paralelamente, com o aumento do volume celular e da concentração de cloroplastos (Schaffer *et al.*, 1991). A taxa fotossintética de uma folha aumenta para valores máximos, usualmente, quando a folha atinge a máxima área foliar e o máximo conteúdo de clorofila; a partir daí, decresce com a idade da folha. O aumento é mais rápido que o declínio e, normalmente, o máximo da condutância estomática precede o máximo da taxa fotossintética (Woolhouse, 1981; Schaffer *et al.*, 1991).

O fechamento estomático é um efeito primário do estresse hídrico moderado e o decréscimo observado nas taxas fotossintéticas, sob essas condições, é devido, frequentemente, a uma redução na concentração de CO₂ dentro da folha. Diferenças genéticas na resposta estomática ao déficit hídrico e a variabilidade na capacidade do mesófilo para a fotossíntese têm sido reportadas e podem, potencialmente, ser usadas para selecionar genótipos com maior eficiência no uso da água (Csatonguay e Markhart III, 1992). Daí que, as relações hídricas das plantas são tão importantes para o êxito do seu crescimento, quanto os processos bioquímicos envolvidos na síntese de alimentos, e sua transformação em novos tecidos. Nessas relações, o fator essencial consiste na manutenção de um teor de água suficientemente elevado,

que permita o funcionamento normal dos processos fisiológicos e de crescimento (Kramer e Kozlowski , 1960).

Os estômatos de *Actinidia deliciosa var. deliciosa* foram altamente sensíveis as mudanças do teor de água do solo e que a redução da fotossíntese foi relacionada com o déficit de água na folha, devido as perdas pela transpiração e ao efeito direto e crescente do déficit de pressão de vapor (Gucci *et al.*, 1996). Estudos feitos em dendê, nas condições climáticas da França , em solos com adequado suprimento de água, demonstraram que, quando a temperatura da folha aumentava de 30° C para 38° C, a absorção de CO₂ não mostrou nenhuma alteração, enquanto a condutância estomática e a transpiração tiveram um ligeiro aumento . Entretanto, um pequeno aumento no déficit de pressão de vapor induziu a um rápido fechamento dos estômatos e, conseqüentemente, uma queda na transpiração . Um déficit de pressão de vapor, maior que 1,8 kPa, foi requerido antes que a fotossíntese fosse reduzida pelo fechamento dos estômatos (Dufrene e Saugier , 1993) .

3.6- RESISTÊNCIA DE PLANTAS À DOENÇAS

A resistência de plantas à doenças pode resultar de uma interação específica entre o suposto produto do gene de resistência do hospedeiro e o produto do gene de virulência do patógeno e suscetibilidade, da ausência de tal interação (Stoessl, 1985). Vários

mecanismos estão envolvidos na resistência de plantas à doenças e eles podem operar dentro de uma única espécie, a qualquer momento (Kuc, 1966 ; Kuc e Prsig, 1984). Os mecanismos de defesa das plantas às doenças podem ser físicos ou estruturais, bioquímicos ou enzimáticos, ou ainda, podem consistir de muitas respostas imunológicas complexas: (Kuc, 1982; Sequeira, 1983). Os estruturais podem ser pré-infeccionários (espessura da cutícula, pêlos, cerosidade, tamanho da abertura estomática, etc.) e pós-infeccionários, pela formação de camadas de súber, tilas, tecidos de abscisão, etc. (Pascholati e Leite, 1995 ; Agrios, 1997).

Uma série de metabólitos secundários de plantas tem atividades antifúngicas e podem ser responsáveis por um grau maior, ou menor, de resistência de plantas aos microrganismos potencialmente fitopatogênicos. Alguns desses metabólitos estão presentes nos tecidos do hospedeiro, antes da infecção, ou são produzidos a partir de precursores, após o estabelecimento do patógeno nos sítios de infecção (Pascholati e Leite,1995; Agrios,1997). Outros, conhecidos como fitoalexinas, são formados durante o curso da infecção, por um estímulo mais específico, de caminhos biossintéticos latentes (Stoessl, 1985)

A composição química dos vegetais exerce grande influência no processo infeccioso das plantas, tanto que carboidratos, aminoácidos, fenóis e proteínas são relatados como importantes compostos químicos, que interferem no mecanismo de defesa do

hospedeiro, bem como, na localização e crescimento do patógeno (Sequeira, 1963; Bell, 1980).

Os compostos fenólicos presentes nas plantas impedem ou dificultam o desenvolvimento dos patógenos, pela inativação do seu sistema enzimático, ou promovem a morte dos mesmos, por meio de suas propriedades microbidas (Kosuge, 1969; Galli e Carvalho, 1978). O acúmulo desses compostos, após a infecção, desempenha papel importante na resistência de plantas. Variedades de batateiras, resistentes a *Verticillium albo-atrum*, contêm altos teores de composto fenólicos, quando comparados com as variedades suscetíveis (Suzuki, 1965; Lee e Le Tourneau, 1958 e Suresh *et al.*, 1966). Os aspectos fisiológicos do comportamento de uma planta doente podem ser explicados pela taxa Cp/Rs (Cp= peso total de carboidratos, Rs= peso de carboidratos livres) (Warren *et al.*, 1973) e a influência dos açúcares sobre a resistência de plantas tem sido relatada por vários pesquisadores (Graingner, 1962; Ramasami e Shanmugan, 1977; Robinson e Hodges, 1977; Bell, 1980) e quanto maior o conteúdo de carboidratos em folhas de batateiras, maior a suscetibilidade da planta a requeima (Warren *et al.*, 1973).

As plantas são resistentes a certos patógenos, porque elas são de grupos taxonômicos que não pertencem a gama de hospedeiros do patógeno, não permitindo a interação patógeno – hospedeiro, ou porque elas possuem genes de resistência, que atuam diretamente contra genes de avirulência dos patógenos (resistência verdadeira), ou

ainda porque, por vários motivos, as plantas escapam ou toleram a infecção desses patógenos (resistência aparente) (Agrios, 1997). A resistência de plantas a doenças, que é geneticamente controlada pela presença de um, uns poucos ou muitos genes para resistência nas plantas, é conhecida como resistência verdadeira. Nesta, o hospedeiro e o patógeno são, mais ou menos, incompatíveis um com o outro, porque carecem de reconhecimento químico entre os mesmos, ou porque a planta hospedeira pode se defender contra o patógeno, por vários mecanismos de defesa presentes ou ativados em resposta à infecção produzida pelo mesmo (Agrios, 1997).

Há duas classes de resistência verdadeira, de acordo com VanderPlank (1968): resistência horizontal, que é caracterizada por apresentar níveis de possível resistência não específica, sendo efetiva contra as diferentes raças de patógenos. Tal resistência é, algumas vezes, chamada de não específica, geral, quantitativa, de campo, durável, mas é comumente referida como resistência horizontal. Ela é controlada por muitos genes, daí o nome de poligênica ou multigênica. Cada um desses genes, sozinho, pode ser inefetivo contra o patógeno e podem desempenhar um pequeno papel no total da resistência horizontal. Os vários genes envolvidos na resistência horizontal parecem exercer influência, pelo controle de numerosas fases dos processos fisiológicos nas plantas providas de materiais e estruturas que acionam os mecanismos de defesa das mesmas. A resistência horizontal de uma variedade de plantas, a nível de todas as raças de um

patógeno, pode ser algo maior ou menor que àquelas de outras variedades, em relação ao mesmo patógeno, mas as diferenças são normalmente pequenas e insuficientes para distinguir essas variedades rotineiramente. Além disso, a resistência horizontal é afetada e pode variar, consideravelmente, mais que a resistência vertical, sob diferentes condições ambientais. Geralmente, a resistência horizontal não protege as plantas das infecções, mas reduz o desenvolvimento individual do sítio da infecção, reduz a disseminação da doença e o desenvolvimento da epidemia no campo (Nunes, 1983; Agrios, 1997).

Muitas variedades de plantas são resistentes a uma ou algumas raças de um patógeno, sendo, ao mesmo tempo, suscetíveis a outras de um mesmo patógeno. Em muitos trabalhos, dependendo da raça do patógeno usada para infectar uma variedade, esta pode parecer altamente resistente a uma raça do patógeno e suscetível a outra raça de um mesmo patógeno, sob condições ambientais semelhantes, demonstrando que a resistência vertical é específica, isto é, uma mesma variedade pode ser resistente a uma raça, mas não a todas as raças de um mesmo patógeno (Camargo e Bergamin Filho, 1995; Agrios, 1997). Tal resistência estabelece, claramente, as diferenças entre as raças dos patógenos e é, também, chamada de específica, qualitativa ou diferencial. Todavia, é comumente referida como resistência vertical (VanderPlank, 1968). Esta é sempre governada por um ou por poucos genes, que controlam a maioria das fases do reconhecimento do patógeno pela planta hospedeira e ainda desempenha um papel

importante na expressão da resistência (Agrios, 1997). Na presença de resistência vertical, o hospedeiro e o patógeno parecem ser incompatíveis. O hospedeiro pode responder com uma reação de hipersensibilidade ou imunidade (Camargo e Bergamin Filho, 1995) ou redução da reprodução do patógeno (Nunes, 1983). Frequentemente, a resistência vertical inibe o estabelecimento inicial do patógeno, impedindo o desenvolvimento de epidemias ou da reprodução após a infecção. A resistência horizontal, a vertical ou a verdadeira são geralmente controladas por genes localizados nos cromossomos. Há, contudo, diversas doenças de plantas que são controladas por material genético, contido no citoplasma da célula. Tal resistência é, algumas vezes, referida como resistência citoplasmática (Agrios, 1997)

Variedades com resistência vertical, geralmente, mostram completa resistência a um patógeno específico, sob a maioria das condições ambientais, mas uma única ou poucas mutações no patógeno pode produzir uma nova raça, que poderá infectar a variedade previamente resistente. Opostamente, variedades com resistência horizontal são menos estáveis e podem variar sua reação, em relação ao patógeno, sob diferentes condições ambientais. Em contrapartida, um patógeno tem que sofrer muito mais mutação, para quebrar completamente a resistência do hospedeiro. Dessa maneira, o ideal para controlar doenças de plantas seria a combinação de genes da resistência horizontal e vertical (Camargo e Bergamin Filho, 1995).

Em qualquer área ou região, muitas culturas têm limitações na produção em razão das epidemias. Entretanto, sob certas condições ou circunstâncias, muitas variedades de plantas suscetíveis a uma determinada doença permanecem livres das infecções, não apresentando sintomas, parecendo ser resistentes . A este tipo de resistência denomina-se resistência aparente e é resultante do escape ou da tolerância à doença (Agrios, 1997).

3.7-MECANISMO DE AÇÃO DE PATÓGENOS VASCULARES:

Dois grupos de eventos devem ocorrer antes do desenvolvimento de uma síndrome vascular: o patógeno tem de ganhar acesso ao sistema vascular do hospedeiro e deve continuar colonizando o xilema, em maior ou menor intensidade, dependendo da resistência oferecida pelo hospedeiro(Rezende, 1996). Outrossim, mesmo que tais requisitos sejam atendidos, a doença pode não desenvolver, porque outras circunstâncias podem não ser adequadas ao aparecimento dos sintomas (Beckman e Talboys,1981) e uma das características da infecção por fungos vasculares é o confinamento destes no interior do xilema até os estádios avançados do processo, somente se movendo para fora deste após a morte da planta (Agrios,1988).

A multiplicação dos patógenos vasculares, no interior do xilema, se faz após alguma adaptação nutricional, tendo em vista que o fluido do xilema é constituído de um meio pobre em açúcares e aminoácidos

(Pegg, 1981). Como a presença de micélios e esporos no interior dos vasos do xilema, de uma maneira geral, é relativamente pequena, tais estruturas não podem ser responsabilizadas diretamente pela oclusão dos vasos, de modo a impedir a translocação de água e sais minerais (Green,1981). Tem-se demonstrado que a translocação de água e solutos inorgânicos pode ser afetada por toxinas ou enzimas produzidas pelos patógenos vasculares. Desta maneira, as toxinas licomarasmina e ácido fusárico, produzidas nos *F. oxysporum f.sp.lycopersici*; certos polissacarídeos, de elevado peso molecular, produzidos por *Ceratocystis* e *Verticillium*, bem como, enzimas hidrolíticas – produzidas por estes gêneros de patógenos vasculares – produzem entupimento dos vasos e, conseqüentemente, o aparecimento dos sintomas de murchas (Green,1981; Pegg,1981).

As enzimas celulíticas e pectolíticas, produzidas pelos patógenos para degradar paredes celulares e facilitar o desenvolvimento do micélio nos tecidos do hospedeiro, hidrolizam a celulose e a pectinas, respectivamente, cujo produto são substâncias que podem ser utilizadas como fonte de energia pelo fungo ou são depositadas em pontuações entre os vasos adjacentes e em outros pontos passíveis de obstrução dos vasos do xilema (Green, 1981). A subsequente degradação de substâncias pécnicas, por pectases, dá origem a géis no interior dos vasos, os quais tornam-se gomas, após infusão por compostos fenólicos (VanderMolen *et al.*,1977). Géis e gomas interagem com polissacarídeos de origem fúngica, afetando ainda mais a

translocação no xilema (Agrios,1988; Marley e Hillocks,1993); já as toxinas, por possuírem baixos pesos moleculares, são carregadas pela corrente transpiratória , chegando até as folhas do hospedeiro, onde atuam alterando a permeabilidade da plasmalema dos estômatos, fazendo com que estes percam a capacidade de controlar a perda de água por transpiração, acelerando o processo de murcha (Agrios,1988), causando clorose e necrose foliar, com conseqüente redução da fotossíntese (Green,1981).

3.8- O MAL DO PANAMÁ

3.8.1- Importância

O mal do Panamá é uma doença amplamente distribuída no mundo inteiro, infectando grande número de cultivares de bananeiras, ocasionando sérios problemas de ordem econômica, devido ao grande potencial destrutivo do patógeno nas localidades produtoras (Kimate e Galli, 1980). Tem sido responsável pelas maiores perdas na exploração racional da bananicultura, em todas as regiões do mundo (Wardlaw, 1972). No entanto, nos trópicos, nenhum dado exato ,ou mesmo estimado, do volume dessas perdas tem sido verificado. No Panamá, 6150 a 8200 ha de bananais foram abandonados e muitos outros milhares seriamente afetados. Por outro lado, por volta de 1958, como resultado da rápida disseminação, 41000 ha de plantações de

bananeiras da América Central e América do Sul foram abandonados (Wardlaw, 1972). Esta doença constitui ainda fator limitante para o cultivo da variedade “Gros Michel”, em áreas férteis do Caribe, onde ocasiona perdas estimadas em milhões de dólares.

A doença tornou-se, inicialmente, epidêmica no Panamá e é largamente dispersa na Ásia, África, Austrália, Sul do Pacífico e região tropical da América Latina e América do Sul, constituindo – se uma das doenças mais catastróficas da bananeira no mundo (Su *et al.*, 1986) e no Brasil, a doença foi constatada, pela primeira vez, em 1930, no município de Piracicaba, Estado de São Paulo (Kimate e Galli., 1980), na cultivar “maçã” e, atualmente, a doença encontra-se dispersa em todo o território nacional.

O mal do Panamá, ou fusariose, ou murcha de *Fusarium*, destaca-se como um dos problemas fitossanitários mais sérios da bananicultura de todo o mundo. A doença tem se destacado, também, por ter influenciado diretamente na mudança dos hábitos dos consumidores, ante as infelizes tentativas de controlá-la, eficiente e economicamente, pelo emprego de técnicas culturais e fitossanitárias, quando do emprego de variedades de refinadas qualidades, como “Gros Michel” e “maçã”, que hoje foram quase que integralmente substituídas, motivado pela alta suscetibilidade destas cultivares ao mal do Panamá (Cordeiro, 1995) e o aparecimento de uma nova raça do patógeno causador do mal do Panamá, capaz de infectar e colonizar variedades tidas como resistentes, dá novo destaque a esse problema

fitossanitário, mostrando a necessidade do avanço de pesquisa, na busca de novas alternativas genéticas ou culturais para o controle da doença (Cordeiro, 1995).

3.8.2- Os Sintomas

Os sintomas característicos da doença foram descritos de acordo com Nunes *et al.* (1987) e divididos em :

a. sintomas primários – são facilmente observados no rizoma e pseudocaule das plantas, se caracterizando pela formação inicial de pequenas pontuações pardo-avermelhadas. No rizoma , os sintomas se desenvolvem na região central (Figura 1a) enquanto, no pseudocaule inicialmente ocorre a formação de um anel, variando de castanho-claro a castanho-escuro, principalmente afetando a região vascular mais ativa, com a parte central permanecendo clara, como se os tecidos estivessem livres do ataque do patógeno (Figura 1b). Com o avanço progressivo da doença, ocorre completa podridão dos tecidos internos , que são totalmente tomados pelo patógeno.

b. sintomas secundários – são decorrentes dos sintomas primários e se caracterizam por murcha e amarelecimento progressivo das folhas, iniciando-se pelas mais velhas até atingir as mais novas (Figura 1c). O amarelecimento tem início pelo bordo do limbo foliar e evolui até atingir a nervura central. Após o amarelecimento, segue-se a quebra do pecíolo junto ao pseudocaule (Figura 1d), podendo haver, antes desta fase,

necrose do limbo foliar. Como consequência do conjunto de folhas quebradas junto ao pseudocaule, as plantas doentes adquirem o aspecto de um guarda-chuva fechado (Figura 1e), caracterizando o sintoma mais típico da doença. Algumas plantas doentes podem formar cachos , mas estes apresentam-se com tamanho reduzido, além de apresentarem maturação precoce e irregular dos frutos. Rizomas infectados, em que ocorre a morte da planta mãe, às vezes, tendem a emitir brotações novas, que se apresentam raquíticas, com folhas pequenas e em número reduzido, não produzem cachos e, com freqüência, apresentam rachaduras longitudinais na região basal do pseudocaule .

3.8.3- O Patógeno

O mal do Panamá é causado pelo fungo *Fusarium oxysporum f. sp. cubense* , pertencente a classe dos deuteromycetes, não se conhecendo seu estágio sexuado. É um fungo de solo, com grande capacidade de sobrevivência na ausência do hospedeiro. A hipótese mais provável para esta sobrevivência é a formação de estruturas de resistência denominadas de clamidosporos. Porém, pelo fato de existirem no solo linhagens não patogênicas, morfologicamente indistinguíveis de *F. oxysporum* , é possível que a sobrevivência ocorra,

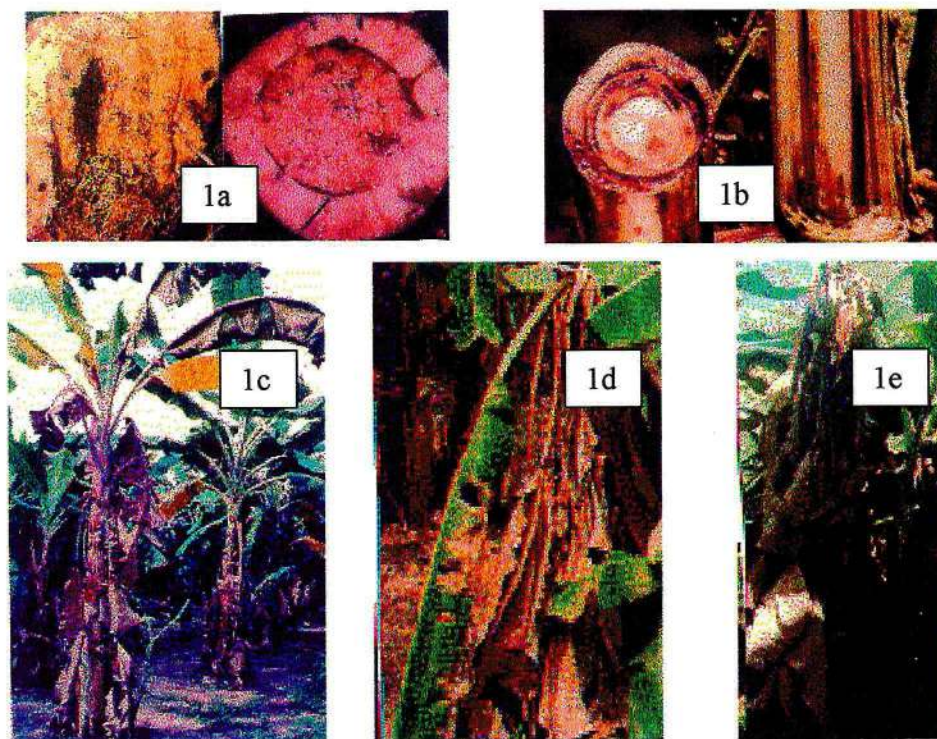


Figura 1 – Sintomatologia do mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f. sp. cubense*) . Infecção no rizoma (Figura 1a) e e pseudocaule (Figura 1b). Amarelecimento foliar (Figura 1c). Quebra do pecíolo foliar (Figura 1d). Planta morta com aspecto de guarda chuva fechado (Figura 1e)

também , em estado saprofítico . Esta hipótese pode ser reforçada pelo fato de linhagens não patogênicas serem capazes de formar heterocárions com linhagens patogênicas . Assim , os núcleos da forma patogênica persistiriam no micélio de crescimento saprofítico , voltando a atuar, quando em presença da planta hospedeira (Cordeiro e Kimati, 1997).

Fusarium oxysporum (Figura 2) produz micélio esbranquiçado ou, usualmente ,colorido de púrpuro, esparso para abundantemente flocoso . Os microconídios são formados sobre fiálides, que surgem lateralmente da hifa ou de curtos conidióforos esparsamente ramificados. São geralmente abundantes, de formato oval a elipsóide , cilíndricos , retos ou levemente curvados , medindo de 5-12 x 2,2-3,5 μ . Os macroconídios são formados sobre conidióforos mais elaboradamente ramificados ou sobre estruturas semelhantes a esporodóquios. São de parede delgada, apresentando de 3 a 5 septos, fusóide e pontiagudos em ambas as extremidades; ocasionalmente, são fusóides-falcato, apresentando a célula basal pedicelada. Os esporos de três septos medem de 27-46 x 3-5 μ e os de cinco, 35-60 x 3-5 μ . Os de três septos são mais comumente encontrados. Os clamidosporos são geralmente abundantes, apresentam parede lisa ou rugosa e são formados em posições intercalares ou terminais. São, geralmente, solitários, mas ocasionalmente formam-se aos pares ou em cadeia (Booth, 1971).

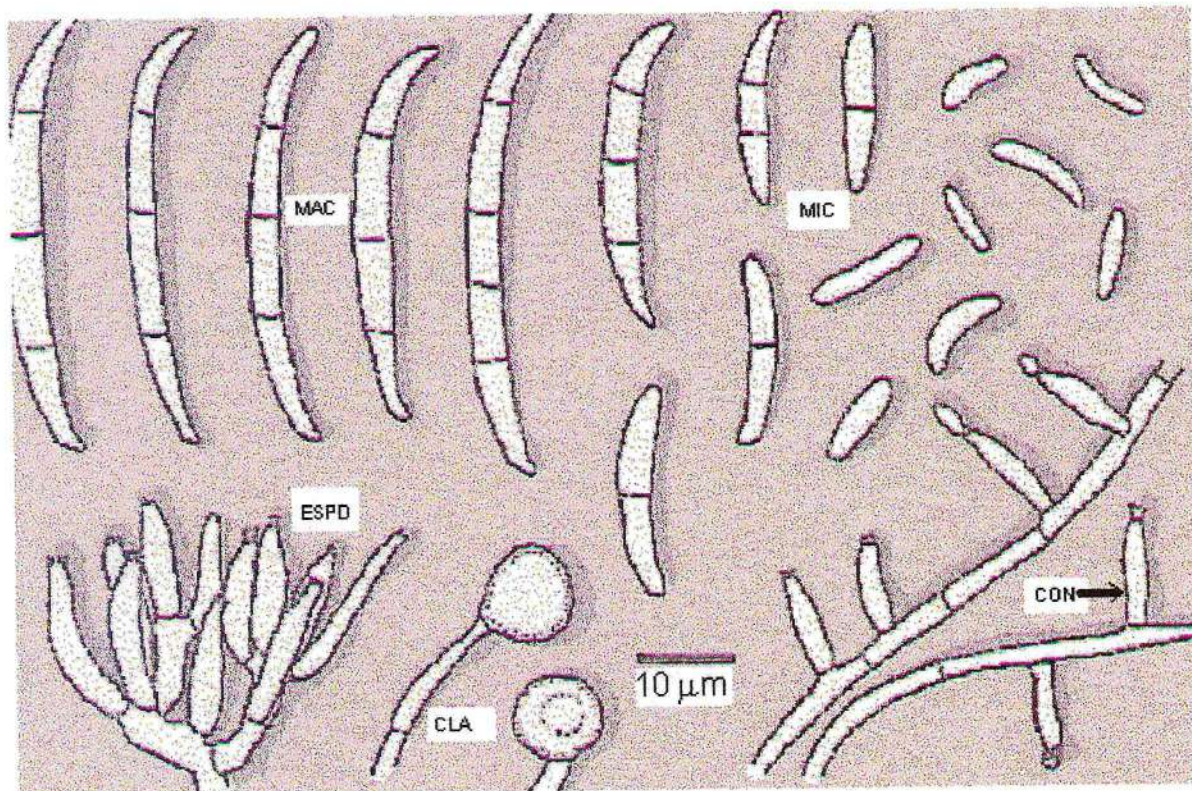


Figura 2 – Estruturas de *Fusarium oxysporum*. Macroconídios (MAC), microconídios (MIC), Esporodóquio (ESPD), clamidosporos (CLA) e conidióforo (CON). Modificado de Booth, 1971.

A penetração do patógeno no hospedeiro ocorre, preferencialmente, através do sistema radicular e, principalmente, via raízes secundárias, atingindo posteriormente o xilema, onde ocorre abundante esporulação, com transporte de conídios pelo fluxo da seiva ascendente que é governada, em condições normais, pela transpiração (Agrios, 1997).

3.8.4 - Raças do Patógeno

Um dos aspectos mais dinâmicos e significativos da biologia é que as características de um indivíduo dentro de uma espécie não são fixas, não são idênticas e, portanto, passariam de um indivíduo para outro. Dessa maneira, tanto em plantas quanto em patógenos, a variação na progênie é introduzida, primariamente, através da segregação e recombinação genética, durante a divisão meiótica. Entretanto, em fungos como *F. oxysporum f.sp. cubense*, em que a reprodução sexual é, até então, desconhecida, mutações e outros mecanismos especializados de variabilidade podem ocorrer, levando ao aparecimento de raças geneticamente diferentes. Segundo Agrios (1997), os mecanismos mais importantes dessa variabilidade podem ser resultantes da: heterocariose, ou seja, da anastomose ou fertilização de hifas geneticamente diferentes; parassexualismo, que é um processo resultante da recombinação genética dentro do heterocácion, devido a fusão ocasional de dois núcleos diplóides. Durante a multiplicação,

ocorre *crossing over* e umas poucas divisões mitóticas. O núcleo diplóide, rápida e progressivamente, perde cromossomos individuais para reverter ao estado haplóide; heteroploidia, que é a existência de células, tecidos ou organismos com número de cromossomos por núcleo, que diferem do normal n ou $2n$. Indivíduos heteroplóides podem ser haplóides (n), diplóides ($2n$) ou aneuplóides, isto é, apresentam excedentes ou falta de um, dois, três ou mais cromossomos do número normal dos euplóides.

Atualmente, são conhecidas quatro raças fisiológicas de *F. oxysporum f.sp. cubense* (Stover, 1986 ; Su *et al.*, 1986). A raça 1 ocorre na maioria das regiões produtoras de banana e foi a responsável por grandes destruições de plantações comerciais da cultivar “Gros Michel”, na América tropical, durante o começo dos anos de 1900 (Stover, 1972 e 1986). “Silk”, “maçã”, “lade fuiger” e “latundan” são outras cultivares suscetíveis a raça 1 (Stover, 1986; Su *et al.* 1986). Estes mesmos autores relatam que a raça 2 é virulenta para a cultivar “bluggoe” , mas não infecta cultivares suscetíveis à raça 1 e é pouco relatada nas plantações comerciais. A raça 3, descrita por Waite (1963), em Honduras, é patogênica à plantas do gênero *Heliconia* e, aparentemente, é rara ou de pouca existência na América Central. Finalmente, a raça 4 é conhecida por ocorrer nas seguintes áreas do hemisfério: Ilhas Canárias, Província de Midanas, Filipinas, Austrália, África do Sul e Tawian (Su *et al.*, 1986). As cultivares suscetíveis a raça 4 incluem todas as cultivares do subgrupo Cavendish (Su *et al.*, 1977),

tidas como fontes de resistência genética. Descoberta em 1967, a raça 4 já causou sérios prejuízos aos plantios feitos com cultivares do subgrupo “Cavendish” , que substituíram plantações do subgrupo “Gros Michael” . Além disso, dependendo das condições predisponentes do hospedeiro, especialmente aquelas ligadas a nutrição, já se observou que a raça 1 também pode causar doenças em cultivares do subgrupo “Cavendish” (Cordeiro, 1988), o que aumenta a dificuldade da separação de raças, pelo uso de cultivares diferenciadoras .

3.8.5 - Mecanismo de Resistência de Bananeiras ao mal do Panamá.

A oclusão de vasos do xilema, por géis vasculares, ocorre em resposta ao estresse causado por encharcamento do solo (Catlin e Albrigo, 1976), a injúria mecânica (Burdett, 1970) e em resposta a ação de patógenos de plantas (Ludwig , 1952). A formação de gel tem sido estudada mais intensivamente em conjunção com doenças vasculares de plantas (Ludwig, 1952), as quais levam a um aumento na resistência ao fluxo de água (Duniway , 1971; Hall *et al.*, 1975). Contudo, a formação de gel é uma resposta geral a infecção, sendo que a formação dos géis tende a persistir, quando a interação envolve resistência, enquanto, tende a desaparecer se o hospedeiro é suscetível. Desta forma, a formação de gel é parte de um mecanismo ativo de defesa, que serve para restringir o patógeno no vaso infectado. Em bananeiras infectadas por *F. oxysporum f sp cubense*, os géis vasculares, quando

estudados por análise colorimétrica e por cromatografia gasosa, são ricos em açúcares neutros (arabinose, glicose e xilose) e ácidos urônicos, que também estão presentes nas paredes celulares do hospedeiro (VanderMolen *et al.*, 1986).

O mecanismo de resistência de bananeiras ao mal do Panamá parece estar associado com a formação de tilas (Wardlaw, 1930; VanderMolen *et al.*, 1977;1986;1987). Estes últimos pesquisadores observaram que os vasos infectados de cultivares de bananeiras resistentes tornam-se rapidamente ocluídos com tiloses, enquanto que, em cultivares suscetíveis, a iniciação da formação de tilose ocorre normalmente. Contudo, a velocidade de formação é lenta e o desenvolvimento retardado. A oclusão dos vasos ocorre uns poucos centímetros acima do sítio de infecção mas, ao redor da zona ocluída, os vasos parecem permanecer abertos e não infectados (VanderMollen *et al.*, 1987).

A resistência de bananeiras ao mal do Panamá parece ser inicialmente controlada por um mecanismo altamente sensível de respostas do hospedeiro, pelo qual os vasos invadidos são rapidamente fechados, antecipando-se ao avanço do patógeno (Beckman e Halmos,1962).Sendo assim, segundo estes autores, três tipos de barreiras físicas seriam responsáveis pela resistência :

- 1-As placas de perfuração e vasos produzem armadilhas dos esporos, conduzidos pelo fluxo respiratório.

2-Produção de gel vascular, que imobilize os esporos produzidos além da barreira inicial.

3-Formação de tilose, selando definitivamente os vasos invadidos. Entretanto, a resistência irá depender da sobreposição dos mecanismos envolvidos, no tempo e no espaço, ou seja, as três etapas têm que ocorrer rapidamente e atingir a todos os vasos penetrados para serem efetivos no impedimento ao avanço do patógeno. Desta maneira, a formação de gel deve ocorrer antes e persistir após a re-esporulação do patógeno no vaso. Da mesma forma, a tilose deve obstruir os vasos antes que o gel desapareça e ser suficientemente extensiva, para conter o fungo. Vale ressaltar, porém, que os mecanismos estão presentes tanto em variedades resistentes quanto em suscetíveis, sendo que nestas não ocorre a sobreposição dos mesmos no tempo e no espaço, ou seja, nas variedades suscetíveis, o processo não é suficientemente rápido para restringir o avanço do fungo.

Segundo Zaroogian e Beckman (1968), nenhuma relação foi observada entre resistência a *F. oxysporum f.sp. cubense* e os teores de protopectina ou ácidos pécnicos da parede celular de bananeiras, mas os teores de hemiceluloses B foi ,significativamente, maior nas variedades resistentes. Por outro lado, esses mesmos pesquisadores relatam que a manifestação de resistência de bananeiras ao *F. oxysporum f.sp.cubense*, possivelmente, esteja ligada a formação de pectatos que, durante a formação do gel, são responsáveis pela proteção das pectinas, contra o ataque enzimático do patógeno. Assim, havendo

deficiência de cálcio e magnésio, a relação pectato/pectina pode não ser adequada para proteger o gel e mantê-lo até que seja ativado o mecanismo de defesa mais lento, que é a formação de tilas (Borger Perez *et al.*, 1983). Estas, de acordo com Mace e Solit (1966), são estimuladas pelo AIA. Como o zinco é essencial para a síntese de triptofano que, por sua vez, é precursor do AIA (Malavolta,1980), havendo deficiência de zinco, a formação de tilas, que completa efetivamente os mecanismos de defesa, conferindo resistência às plantas, pode ser comprometida, não havendo manifestação da resistência do hospedeiro(Cordeiro,1987).

3.9-COMPOSIÇÃO QUÍMICA DAS PLANTAS E FATORES QUE ALTERAM SUA FORMAÇÃO, UTILIZAÇÃO OU ARMAZENAMENTO

Os carboidratos, sendo produtos direto da fotossíntese , têm uma importância especial, porque constituem as substâncias orgânicas básicas, a partir das quais se sintetizam todos os outros compostos orgânicos das plantas . São os constituintes principais das paredes celulares; constituem o ponto de partida para a síntese das gorduras e proteínas; grandes quantitativos são oxidados na respiração; o excedente acumula-se como alimentos de reserva. Os carboidratos solúveis aumentam a pressão osmótica do suco celular e muitos deles , como as pentosanas, as gomas e as mucilagens, aumentam a capacidade de retenção de água (Kramer e Kozlowski , 1960). Segundo esses mesmos autores, os carboidratos formados nas folhas, pela

fotossíntese, têm vários destinos possíveis. A maior parte é utilizada no crescimento, sendo transportada para o câmbio das raízes e dos eixos caulinares e para as respectivas extremidades, onde é convertida em novo protoplasma, paredes celulares e outros produtos do protoplasma. Outra grande fração é oxidada na respiração, liberando a energia necessária aos processos sintéticos associados ao crescimento. O remanescente é acumulado e, eventualmente, utilizado no crescimento e na respiração, durante o período em que a fotossíntese seja baixa ou não ocorra. Em muitas plantas, a sacarose é o carboidrato mais translocado, podendo representar mais de 95% dos açúcares transportados e 90% de todos os carboidratos solúveis (Thorne e Rainbird, 1983).

As proteínas são os principais constituintes orgânicos do protoplasma. São substâncias nitrogenadas, extraordinariamente complexas, de peso molecular elevado e que diferem uma das outras quanto a forma, dimensão, propriedades de superfície e quanto a função. Todavia, todas elas têm em comum o fato de serem constituídas de aminoácidos, serem anfólitos e possuírem propriedades coloidais (Misaghi, 1982).

Agrios (1997) relata que, devido a fotossíntese exercer um papel importantíssimo na vida da planta, qualquer interferência exercida pelos patógenos resulta numa condição de doença da planta. Assim, tanto patógenos que causam lesões foliares, como aqueles que interferem no processo de absorção de água e sais, minerais podem

alterar profundamente a taxa fotossintética, resultando em alterações no crescimento e redução da produção de muitas espécies vegetais. Além disso, muitos fungos e bactérias fitopatogênicas produzem antimetabólitos, capazes de inibir direta ou indiretamente o processo fotossintético (Galli e Carvalho, 1978) .

Tanto a produção de carboidratos quanto a de proteínas podem sofrer mudanças profundas, alterando seus teores nos tecidos vegetais, mas promovendo de forma , direta ou indireta, adaptações que permitam , num primeiro estágio, garantir à sobrevivência da espécie. As alterações nas concentrações de açúcares estão, presumivelmente, relacionadas à mudanças na atividade enzimática. Entretanto, é evidente que existem diferenças importantes entre espécies, quanto aos efeitos do estresse hídrico, no metabolismo de carboidratos. A reação das plantas ao estresse hídrico se torna mais complexa ainda, pelo fato de que, com freqüência, a respiração diminui mais suavemente do que a fotossíntese, causando mudanças nas proporções de vários carboidratos e redução nas suas reservas (Kramer, 1969).

Em *Phaseolus vulgaris* e em *Vigna unguiculata*, ao longo do período de estresse hídrico, os teores de proteínas diminuíram e os de aminoácidos totais aumentaram e, após a reidratação , o comportamento foi inverso (Freire, 1990; Costa, 1999). A redução nas frações de proteínas e o acúmulo de aminoácidos totais, provavelmente, foram devidos ao aumento na atividade de enzimas proteolíticas (Vyas *et al* , 1985; Costa, 1999) que, juntamente com o acúmulo de açúcares

solúveis totais e açúcares redutores, podem ter contribuído para um provável ajustamento osmótico das plantas (Costa, 1999).

Em seringueira, o valor final do potencial hídrico foliar de plantas (-2,5MPa, ao amanhecer), sob estresse hídrico, foi atribuído, pelo menos em parte, ao aumento na concentração de aminoácidos e açúcares. O acúmulo de aminoácidos pode ocorrer em paralelo com a diminuição do potencial osmótico, atuando como soluto compatível e mantendo o potencial hídrico do citoplasma em equilíbrio com o potencial hídrico dos vacúolos, o qual diminui devido ao acúmulo de açúcares (Thomas, 1991). A função dos aminoácidos acumulados seria, sobretudo, a de armazenar carbono e nitrogênio necessários a retomada do crescimento, que é paralisado durante a deficiência hídrica, além de aumentar a hidratação do protoplasma, contribuindo, dessa maneira, para o ajustamento osmótico dos tecidos das plantas (Koehler *et al.*, 1982; Costa, 1999).

Em vista da posição fundamental da fotossíntese na vida das plantas, quando os patógenos interferem-na, é óbvio que as cloroses, as lesões necróticas e grandes áreas necróticas por eles produzidos, resultem em redução do crescimento e quantidade de frutos produzidos pelas plantas doentes (Agrios, 1997). Este mesmo autor, relata ainda que, de uma forma geral, os patógenos reduzem a atividade fotossintética, especialmente, no último estágio de uma doença, por afetar os cloroplastos e, conseqüentemente, causar sua degeneração. Em alguns casos, o conteúdo de clorofila das folhas é diminuído pela

ação de muitos fungos e bactérias fitopatogênicos, mas a taxa fotossintética permanece semelhante àquelas das plantas sadias. Alguns fungos e bactérias fitopatogênicos reduzem a atividade fotossintética pela ação das toxinas, produzidas por eles durante o processo infeccioso, que irão inibir a ação de muitas enzimas que, direta ou indiretamente, estão envolvidas no processo fotossintético. Em plantas infectadas por muitos patógenos vasculares, os estômatos permanecem parcialmente abertos, o conteúdo de clorofila é reduzido e a fotossíntese paralisa, mesmo antes da planta eventualmente murchar.

Em plantas doentes, o maior consumo de carboidratos ocorre durante o processo respiratório. A estimulação da respiração, em plantas doentes, está associada com o aumento da atividade metabólica do hospedeiro, do patógeno ou de ambos. O aumento da respiração e o conseqüente aumento do consumo de carboidratos, causa perda da integridade e da organização das organelas celulares, o aumento da disponibilidade de O_2 e a iniciação dos reparos dos processos fisiológicos pela planta afetada (Daly, 1976).

As doenças de plantas, os fatores edáficos, os climáticos e os intrínsecos de uma determinada espécie vegetal agem, simultaneamente, no sentido de governarem o desenvolvimento e a produção das plantas. O máximo rendimento agrícola somente é alcançado quando o solo é mantido com um teor de umidade, tal que, a absorção das raízes é máxima e o potencial climático é adequado ao desenvolvimento das plantas (Azevedo *et al.*, 1993). Portanto, para que

muitas espécies vegetais atinjam níveis máximos de produtividade, torna-se necessário o conhecimento de parâmetros biofísicos, bioquímicos e das disponibilidades e necessidades térmicas e hídricas, em cada fase da cultura (Azevedo *et al.*, 1995).

O consumo hídrico das plantas é estabelecido com base nas perdas totais de água para a atmosfera, pelo processo de transpiração do sistema solo-planta, sendo a taxa desta controlada pela resistência do sistema ao fluxo de vapor de água para a atmosfera. Essa resistência é composta da resistência do dossel vegetativo, condicionada, principalmente, pelos estômatos e a resistência que o ar oferece ao transporte turbulento do vapor d'água (Azevedo, 1995). Assim, o balanço de água de uma planta e a eficiência de seu uso requerem conhecimentos sobre inúmeras variáveis, sendo, de relevante importância, a umidade do solo e as respostas estomáticas à difusão do vapor d'água (Hsiao *et al.*, 1984). Desta maneira, em nosso trabalho, serão feitas abordagens a respeito de determinadas variáveis de respostas, que possam influenciar no crescimento e na produção de cultivares de bananeiras, nas condições tropicais da Amazônia Oriental, e que possam alterar o comportamento fisiológico da cultura em condições do período chuvoso e do período seco amazônicos brasileiros.

Nas condições tropicais, pesquisas nesse sentido precisam ser estimuladas, no intuito de melhor compreender as interações entre as condições climáticas com o crescimento e produção de muitas espécies vegetais, visto que, além dos fatores extrínsecos, fatores

intrínsecos, como idade da folha, superfície foliar, posição da folha e idade da planta, resultam em diferenças fisiológicas (Robinson e Bower,1988). Assim, além desses fatores, o controle de doenças de plantas, pelo uso de variedades com resistência específica a uma determinada raça fisiológica de um microrganismo fitopatogênico, torna-se muito difícil, pois, à medida que o homem desenvolve cultivares com resistência a uma população de patógenos, estes, através de vários mecanismos, experimentam adaptações que permitem a sua sobrevivência. Desta maneira, ao interagir com o hospedeiro suscetível, certamente, produzirá nos mesmos alterações fisiológicas de forma a reduzir o valor econômico da cultura.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1- LOCALIZAÇÃO DO ENSAIO:

O presente trabalho foi desenvolvido em área pertencente ao *campus* da Faculdade de Ciências Agrárias do Pará (FCAP), no município de Belém-PA, estando localizada a 1° 28' S e 48° 30' W. O solo, apesar de apresentar textura areno-argilosa, apresenta ponto de murcha no nível de -0,5 MPa, sendo que 90% da água disponível situa-se na tensão de -0,3 MPa (Castro, 1993).

A precipitação pluviométrica apresenta um comportamento típico de áreas tropicais de alta pluviosidade, sendo a média registrada nos últimos 103 anos foi de 2754,40 mm, apresentando um período chuvoso (dezembro a maio) e um período seco, ou menos chuvoso, (junho a novembro) (Nechet, 1993) e conhecidas, regionalmente, como inverno e verão, respectivamente.

Os valores mensais extremos de máxima e mínima, os médios, obtidos de 1896 até 1998 e os mensais, do ano de 1997 da precipitação pluviométrica, da região metropolitana de Belém-PA, foram obtidos de Nechet (1993) e atualizado até 1998 (Tabela 1).

Tabela 1 – Valores mensais extremos (máximos e mínimos), médios de 1896 a 1998 e mensais de 1997, da precipitação pluviométrica (mm) da região metropolitana de Belém-PA.

Mês	Valores			
	Máximos(ano)*	Mínimos(ano)*	Médios*	Ano 1997**
Janeiro	631,60 (1988)	170,80 (1906)	342,80	345,80
	565,90 (1978)	179,10 (1915)		
Fevereiro	742,50 (1926)	204,60 (1925)	309,70	342,90
	741,70 (1980)	229,00 (1968)		
Março	802,40 (1924)	156,20 (1981)	422,70	508,70
	636,30 (1921)	219,30 (1909)		
Abril	581,20 (1953)	171,60 (1903)	364,60	491,60
	560,60 (1998)	174,60 (1907)		
Maio	560,90 (1961)	109,60 (1919)	277,20	271,60
	505,20 (1935)	142,40 (1936)		
Junho	334,60 (1976)	52,40 (1997)	165,20	61,20
	333,00 (1910)	73,30 (1918)		
Julho	338,60 (1913)	60,80 (1991)	157,50	76,00
	286,60 (1969)	67,10 (1934)		
Agosto	304,70 (1896)	25,40 (1954)	126,80	105,00
	252,20 (1993)	34,20 (1916)		
Setembro	343,20 (1989)	38,80 (1997)	120,00	28,10
	294,80 (1977)	40,30 (1906)		
Outubro	291,30 (1978)	13,50 (1903)	100,50	6,90
	240,20 (1991)	26,50 (1987)		
Novembro	277,60 (1968)	4,30 (1983)	93,30	94,30
	203,00 (1993)	6,40 (1903)		
Dezembro	397,10 (1988)	32,60 (1969)	196,30	244,00
	341,00 (1960)	47,50 (1908)		

*Dados atualizados por Nechet até 1998, para este trabalho.

**Dados obtidos no laboratório de climatologia – EMBRAPA/CPATU-Amazônia Oriental, distante cerca de 1Km da área experimental.

As características físico-químicas do solo, onde foi instalado o experimento, estão contidas na tabela 2.

Tabela 2 – Características físico químicas do solo da área experimental localizada no *campus* da Faculdade de Ciências Agrárias do Pará - FCAP.

Constituintes físico - químicos	Valores
Materia orgânica (%)	2,41
Carbono	1,40
P ₂ O ₅ (mg/ 100g)	18
Ca ⁺⁺ (meq/ 100g)	0,25
Mg ⁺⁺ (meq/ 100g)	0,35
K ⁺ (meq/ 100g)	0,08
Na ⁺ (meq/ 100g)	0,12
Al ⁺⁺⁺ (meq/ 100g)	1,28
pH	4,9
Areia grossa(%)	45
Areia fina(%)	27
Silte(%)	9
Argila Total(%)	19

*Análise realizada no laboratório de solos da FCAP.

4.2- INFESTAÇÃO DO SOLO COM *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*

O solo foi infestado, artificialmente, por ocasião do plantio das mudas, colocando-se no fundo das covas (40cm) pedaços de rizomas com aproximadamente 500g, provenientes de bananeiras infectadas com *F. oxysporum f.sp.cubense*, sobre os quais foram plantadas as mudas sadias. Após o terceiro mês do plantio, distribuiu-se sobre o solo, a 30cm da planta e 5cm de profundidade, 200 ml de uma suspensão de esporos contendo 10^6 macroconídios/ml.

4.3- PLANTIO E DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

O plantio do bananal foi realizado em maio de 1996, adotando-se o delineamento experimental em blocos ao acaso, com oito tratamentos e quatro repetições, sendo cada repetição constituída de seis covas de 40cm x 40cm x 40cm. Os tratamentos foram constituídos de oito cultivares, conforme procedência especificada na tabela 3.

As mudas foram obtidas pelo método de propagação rápida e constou do desembainhamento dos rizomas, corte em cruz do meristema apical e acondicionamento em canteiros sombreados, naturalmente, em condições de sub-bosque de seringueiras. À medida que as novas brotações atingiam cerca de 1cm de diâmetro, as mesmas

Tabela 3 – Procedência de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*)

Cultivares	Procedência
Mysoure	EMCAPA/ES
Thap maeo	EMCAPA/ES
Ouro da mata	EMCAPA/ES
Yangambi	EMCAPA/ES
PV 0344	EMCAPA/ES
PA 0322	EMCAPA/ES
PA1203 (Pioneira)	EMCAPA/ES
Maçã	MONTE ALEGRE/PA

eram retiradas e transplantadas para sacos plásticos preto de polietileno, com capacidade para 5 Kg de solo, contendo terra preta, mais esterco de cama de galinha, na proporção de 2:1, respectivamente. Cerca de três meses após esse procedimento, as mudas foram selecionadas e plantadas em local definitivo. O espaçamento adotado foi de 3,00m x 2,50m, tendo na interseção das diagonais de cada quatro plantas, uma cova de bananeira da cultivar “ maçã ”, que serviu como indicadora do nível e da distribuição do inóculo, conforme adotado por Cordeiro *et al.*(1993).

A calagem e a adubação das covas foram feitas de acordo com a análise de solo, fornecida pelo laboratório de solos da FCAP. A calagem foi feita em cobertura, 60 dias antes do plantio, colocando-se 500g de calcário dolomítico/cova. A adubação de fundação constou de :

-Esterco de cama de galinha	4Kg
-N na forma de uréia	150g
-P ₂ O ₅ na forma de superfosfato triplo	250g
-K ₂ O na forma de cloreto de potássio	150g

Adubações suplementares foram feitas em cobertura em sulcos de pequena profundidade. Na fase de crescimento vegetativo, realizou-se uma adubação aos 60 e 90 dias após plantio, colocando-se 300g da formulação 18.18.18 (N-P-K). Após a floração, anualmente em novembro, foram feitas calagens, colocando-se 500g de calcário dolomítico/cova. Decorridos cerca de 60 e 120 dias da calagem, aplicou-se 400g da mistura uréia + superfosfato triplo + cloreto de potássio, na proporção de 1:1:2 , respectivamente, distante cerca de 50 cm do pseudocaule, a uma profundidade de 3-5 cm.

4.4 - PARÂMETROS AVALIADOS

Os parâmetros avaliados no presente trabalho foram divididos em :

4.4.1-Fitopatológicos

4.4.2-Edáficos

4.4.3-Fisiológicos

4.4.4-Bioquímicos

4.4.5-Componentes de Produção

4.4.1-Fitopatológicos

Em relação aos aspectos fitopatológicos, foram avaliadas as seguintes variáveis:

4.4.1.1-Resistência ao Mal do Panamá : a resistência das bananeiras ao mal do Panamá foi avaliada considerando-se:

4.4.1.1.1-Intensidade de Doença: foi realizada pela percentagem acumulativa de plantas com sintomas macroscópicos característicos do mal do Panamá, anotando-se, anualmente, sempre no mês de maio, o número de plantas mortas pelo mal do Panamá, de acordo com a metodologia utilizada Nunes (1983).

4.4.1.1.2-Severidade da Doença: esta avaliação foi feita, anualmente, cortando-se, longitudinalmente, o rizoma das plantas com sintomas, adotando-se uma escala de notas de 0 a 5, baseada na extensão dos sintomas no rizoma (Cordeiro *et al.*, 1993), onde:

0 – rizoma completamente sadio;

1 – pontos isolados de infecção;

- 2 – infecção atingindo até 1/3 do anel (região de formação das raízes, onde a infecção se estabelece no rizoma);
- 3 – infecção atingindo de 1/3 a 2/3 do anel;
- 4 – infecção atingindo mais de 2/3 do rizoma;
- 5 – infecção generalizada

4.4.1.2 - Identificação de raças do patógeno

Para a realização deste ensaio, *F. oxysporum f. sp. cubense* foi, inicialmente, isolado em meio de cultura BDA (batata=200g; dextrose=10g e agar=16g em 1L de meio de cultura), utilizando-se rizomas de bananeiras infectados pelo patógeno, procedentes de oito municípios de diferentes mesoregiões do Estado do Pará (tabela 4).

Posteriormente, de cada isolado, foram feitas culturas monospóricas e, então, cultivados em meio BSA (batata = 500 ml do extrato; 20g de sacarose; 20g de agar e 500ml de água destilada) por 10 dias, para observações das características morfológicas mais importantes da espécie, como produção abundante de clamidosporos, formação de microconídios em falsas cabeças e conidióforos pequenos (Booth, 1971).

Tabela 4 – Procedência de rizomas de bananeiras (*Musa spp*) infectados por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*

Mesoregiões*	Município	Cultivar
Médio amazonas	Monte Alegre	Maçã
Bragantina	Bragança	Maçã
Guamá	São Miguel do Guamá	Prata comum
Salgado	Curuçá	Maçã
Arari	Ponta de Pedras	Maçã
Araguaia	Marabá	Maçã
Xingu	Altamira	Maçã
Metropolitana de Belém	Belém	?

*Fonte : IBGE (1996) - ?- cultivar não determinada

Os estudos visando a identificação das raças de *F. oxysporum f. sp. cubense* foram feitos através das características culturais, utilizando-se o meio de cultura DBG (Wong, 1988) e o meio K2, com modificações (Sun *et al.*, 1978). No meio DBG, *F. oxysporum f. sp. cubense* forma três grupos de colônias, a seguir caracterizados :

Grupo I – colônia tipo teia de aranha, com centro róseo claro e margens plumosas bem distintas;

Grupo II – colônias brancas, de micélio muito compacto, com margens irregulares;

Grupo III – semelhante as colônias do grupo II, porém, com micélio aéreo menos denso.

Nos três grupos, o lado reverso das colônias apresenta centro de coloração vermelha e, ocasionalmente, margens alaranjadas. As características do grupo I são relativas a raça 1 e as dos grupos II e III as da raça 4.

No meio K2, colônias da raça 4 de *F. oxysporum f. sp. cubense* formam margens intensamente lacinuladas, distintas daquelas das raças 1 e 2 e de outras espécies de *Fusarium*, que apresentam margens de contorno regulares.

O meio DBG foi preparado utilizando-se $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ (1g); KCl (0,2g); $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0,2g); Azul de bromotimol (0,008g); Agar (14G); água (1000mL). O pH do meio foi ajustado para 6,8, com NaOH 1N e, posteriormente, colocado para esterilizar em autoclave a 121°C , por 20 minutos. Após a autoclavagem, foi adicionado ao meio 3g de glicose .

O meio K₂ modificado foi preparado com 900 mL de água; 1g de K_2HPO_4 ; 0,5g de KCl; 0,5g de $\text{MgPO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0,01g de FeNaEDTA; 2g de L-asparagina; 10g de lactose; 16g de agar. Após a esterilização do meio em autoclave a 121°C , por 20 minutos, adicionou-se 100 mL da suspensão aquosa, constituída de 0,9g de PCNB 75%; 0,45g de oxgall; 0,5g de $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ e 0,3g de cloranfenicol (estreptomicina no meio original). Após a mistura, o pH foi ajustado para 3,8 com ácido fosfórico a 10%.

Quando os meios de cultura atingiram, aproximadamente, 50°C , procedeu-se a distribuição dos mesmos em placas de Petri, esterilizadas, de 9cm de diâmetro. Posteriormente, transferiu-se para o

centro de cada placa, com auxílio de uma alça de repicagem, pequenos discos (5 mm) da cultura pura do patógeno. Após dez dias de incubação, foi realizada a avaliação das características culturais dos isolados. Seis placas de cada meio de cultura foram utilizadas para cada isolado.

4.4.2- Edáficos

Inicialmente, foi determinada, nos períodos chuvoso e seco, nas datas das mensurações da transpiração e da condutância estomática, a percentagem (%) de umidade do solo, utilizando-se amostras deformadas de 0 a 20 cm de profundidade, retiradas de uma distância de 50 cm das touceiras de bananeiras. Feito a coleta, as amostras foram acondicionadas em sacos plásticos e, imediatamente, levadas ao laboratório. Após pesagem, foram levadas para estufa de circulação de ar forçado FANEM, modelo 320-SE, e submetidas a temperatura de 105°C, por 48 horas. A umidade percentual de peso (**u**) e a umidade volumétrica (θ) foram determinadas de acordo com as fórmulas propostas por Reichardt (1987) :

$$\mathbf{u = \frac{m_a}{m_s} \times 100 (\%)}$$

$$\mathbf{\theta = u \cdot d_g (cm^3 \cdot cm^{-3})}$$

onde **u** é a umidade % peso do solo; **m_a** a massa da água (gramas); **m_s** a

massa de sólidos (gramas); θ a umidade volumétrica ($\text{cm}^3.\text{cm}^{-3}$) e d_g a densidade global (g/cm^3). Esta foi determinada por Castro (1993) e teve média, a 20 cm de profundidade, igual a $1,52 \text{ g}.\text{cm}^{-3}$. O potencial hídrico do solo, nos períodos chuvoso e seco, foi estimado utilizando-se a curva de retenção de água característica do solo (Figura 3), onde o bananal foi implantado e determinada por Castro (1993). Os valores do potencial hídrico do solo foram expressos em MPa

4.4.3- Fisiológicos

Quanto aos aspectos fisiológicos, foram avaliadas as seguintes variáveis :

4.4.3.1 – Crescimento em Altura

O crescimento em altura plantas foi determinado de acordo com a metodologia utilizada por Codeiro *et al.* (1993), medindo-se, mensalmente, a altura das plantas a partir do 4º mês do plantio, até a emissão de cerca de 5% de inflorescências. Os dados foram expressos em cm/mês.

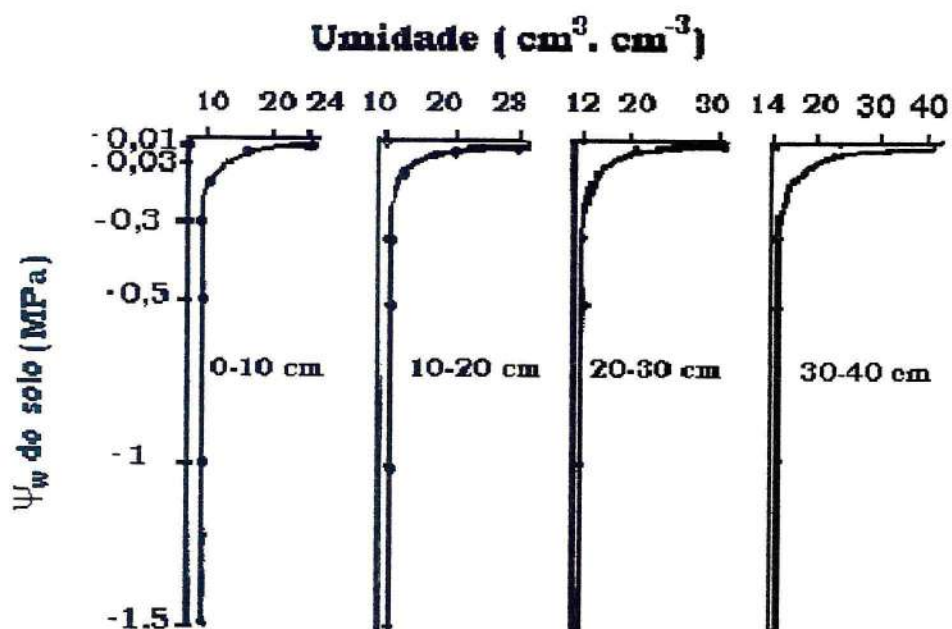


Figura 3 - Curvas características de retenção de água das profundidades de 0-10, 10-20, 20-30 e 30-40 cm de um latossolo Amazônico (Campus da FCAP) - (Modificado de Castro, 1983).

4.4.3.2 - Capacidade de Perfilhamento

Esta variável foi avaliada a partir do terceiro mês do plantio, contando-se o número de perfilhos emitidos pela planta mãe, por um período de oito meses.

4.4.3.3- Duração dos Estádios Fenológicos e Tempo Médio de Emissão das Folhas

Os estádios fenológicos de crescimento e a velocidade de emissão de folhas de bananeiras foram avaliados a partir do quarto mês do plantio por um período de 12 meses. Utilizou-se, para tanto, uma escala diagramática proposta por Brun (1963) *apud* Ventura (1984), com modificações (Figura 3), anotando-se, diariamente, em plantas previamente marcadas, o estágio fenológico e emissão de novas folhas.

Os estádios foram assim caracterizados :

- A- Limbo da folha vela, embutida no pecíolo da folha imediatamente inferior
- B- Limbo da folha vela, apresentando curvatura e saindo do pecíolo da folha imediatamente inferior.
- C- Limbo da folha vela, apresentando-se ereto e totalmente enrolado, em forma de cartucho.
- D- Porção apical da folha vela distendida até, no máximo, metade do limbo foliar.
- E- Porção apical da folha vela, distendida mais da metade do limbo foliar, até a sua abertura completa.



Figura 4 - Estádios fenológicos **A, B, C, D** e **E** de folhas de bananeiras (*Musa spp*), desde a emissão, até a completa expansão do limbo foliar.

4.4.3.4 –Tempo de Vida das Folhas

Quinze folhas de cada cultivar, no estágio fenológico A (folha vela, embutida no pecíolo da folha), foram marcadas e sua duração, em dias, era registrada até sua morte fisiológica, caracterizada por amarelecimento generalizado ou quebra do pecíolo junto ao pseudocaule. Esta avaliação foi feita no período chuvoso (janeiro a abril de 1997) e no período seco (agosto a novembro de 1997).

4.4.3.5 – Número de Folhas Normais

Foi determinado, contando-se as folhas normais, em plantas que se apresentavam no início da emissão dos cachos. Foram consideradas folhas normais, aquelas verdes e com pecíolo sem estar quebrado. Esta variável foi determinada nos períodos chuvoso e seco.

4.4.3.6 -Altura das Plantas

A altura das plantas foi determinada após dois anos de plantio, mensurando-se a distância compreendida entre a região do coleto e a base da inflorescência. Como as plantas da cultivar maçã eram oriundas de rizomas infectados, cuja planta mãe já tinha morrido pelo ataque do mal do Panamá e, portanto, não produziam inflorescências, sua altura foi determinada tomando-se, como ponto mais alto, a base do pecíolo da folha normal mais velha. Foram consideradas, de porte alto, plantas com altura igual ou maior que 3m; de porte médio, cultivares com altura compreendida entre 2m e 3m e de porte baixo, aquelas com alturas inferiores a 2m.

4.4.3.7 –Área Foliar Total

A área de cada folha (S) foi determinada utilizando-se a fórmula a seguir:

$$S = C \times L \times 0,83$$

onde C corresponde ao comprimento do limbo foliar na posição da nervura principal; L a largura na região mediana do limbo e 0,83, um fator de ajustamento, calculado por Robinson e Nel (1985). A área foliar total foi obtida pelo somatório das áreas foliares individuais, segundo a fórmula:

$$S_t = S_1 + S_2 + \dots + S_n$$

onde, S_t = área foliar total; S_1 = área foliar da folha 1; S_2 = área foliar da folha 2 e S_n = área foliar da folha normal mais velha. A determinação dessa variável foi feita em plantas que se apresentavam iniciando a emissão das inflorescências, tanto no período chuvoso, quanto no período seco. A área foliar da cultivar “maçã”, por motivos já expostos no item 4.4.3.6, foi determinada considerando-se somente as folhas que não apresentavam necrose.

4.4.3.8 – Distribuição da Massa Seca

A determinação da distribuição de massa seca foi feita arrancando-se duas plantas mães, sem inflorescência, de cada parcela do bananal instalado no campo há três anos. Estas foram dissecadas em três partes : folhas, pseudocaule e rizomas. As folhas foram

cortadas na inserção do pecíolo, junto ao pseudocaule; a separação do rizoma do pseudocaule foi feita na região que divide a parte aérea da parte subterrânea – o coleto. No rizoma foi feita uma limpeza, para a retirada das raízes. Cada órgão vegetativo foi pesado, para a determinação do peso da massa fresca. Seções transversais da região mediana do rizoma, do pseudocaule e das folhas com, aproximadamente, 1 cm de espessura foram retiradas e levadas para secagem em estufa de circulação de ar forçado, modelo FANEM, a 70°C por 72 horas, quando atingiram peso constante da matéria seca. Para a determinação do peso da massa seca, dos diferentes órgãos vegetativos, utilizou-se a seguinte fórmula :

$$\text{DMS} = \frac{\text{MS}}{\text{MF}} \times 100$$

onde **DMS** =distribuição da massa seca; **MS** = massa seca e **MF** = massa fresca. Esta variável foi avaliada apenas no período chuvoso .

4.4.3.9 –Densidade Estomática

4.4.3.9.1 – Em Plantas Sadias.

Para determinação da densidade estomática, inicialmente empregou-se o método de Jeffre's (Johansen, 1940) com modificações, para dissociar as epidermes superior e inferior. Discos de folhas, com 5

mm de diâmetro das diferentes cultivares, foram colocados em 30 cm³ de uma solução constituída de partes iguais de ácido nítrico (20%) e ácido crômico (20%), onde permaneceram por 48 a 72 horas, sob uma campânula de vidro, completamente envolvida com papel alumínio, para impedir a penetração da luz. Após esse período de tempo, os discos foram lavados em água destilada e, com o auxílio de um pincel, realizou-se pequenos e sucessivos toques sobre os mesmos, para a retirada das fibras aderidas às epidermes. Posteriormente, as epidermes foram transferidas para recipientes contendo etanol 70% e, então, foram hermeticamente fechados. A contagem dos estômatos foi feita tomando-se 10 (dez) epidermes superiores e 10 (dez) inferiores de cada cultivar e, com o auxílio de uma objetiva de 40x, registrava-se, em 10 campos microscópicos de área conhecida focalizados, ao acaso, o número de estômatos contidos em cada campo. Os dados foram expressos em estômatos / mm².

4.4.3.9.2 -Em Plantas Doentes

Folhas de plantas da cultivar “maçã”, provenientes de rizomas infectados, com área foliar reduzida, pela ação do mal do Panamá, foram coletadas e sua densidade estomática determinada de acordo com o descrito no item 4.4.3.9.1. Folhas de plantas sem sintomas da doença serviram como controle experimental.

4.4.3.10 –Conteúdo Relativo de Água

O conteúdo relativo de água da folha, considerado um ponto de referência do *status* de água nos tecidos das plantas (Barrs, 1968), foi determinado pela seguinte fórmula :

$$\text{CRA} = \frac{\text{MF} - \text{MS}}{\text{Mst} - \text{MS}} \times 100$$

onde : **CRA**= Conteúdo relativo de água (%); **MF**= massa fresca; **MS**=massa seca e **M_{st}**= massa túrgida.

A massa túrgida foi determinada através da técnica de imersão de discos de folhas em água destilada e acondicionados sob a proteção da luz e a temperatura de, aproximadamente, 20°C para reduzir a atividade metabólica, por um período 20 – 24 hs. Antes da pesagem, as amostras eram cuidadosamente enxugadas com papel toalha absorvente. A massa fresca foi obtida imediatamente após a retirada dos discos nos diferentes horários do curso diário. A massa seca foi obtida, colocando-se as amostras em estufa de circulação de ar forçado, modelo FANEM, a 70°C, até atingir peso constante. As determinações do **CRA** foram feitas das 7:30 horas até às 18:00 horas, a intervalos regulares de 1:30 h, tanto nas condições do período chuvoso, quanto no período seco. No período chuvoso houve uma precipitação pluviométrica no dia anterior à coleta de 18,90 mm e o solo encontrava-se na capacidade de campo, enquanto no período seco não houve precipitação

de água e o solo não apresentava disponibilidade de água para as plantas.

4.4.3.11 –Teores de Clorofila **a**, Clorofila **b** e Clorofilas (**a+b**) e Relação Clorofila **a**/Clorofila **b**

Estas variáveis foram determinadas em:

4.4.3.11.1 –Plantas Sadias

Amostras da terceira folha, de plantas no estágio fenológico **C**, contando-se de cima para baixo e, considerando-se a folha 1 a primeira folha completamente aberta, foram retiradas e acondicionadas em papel alumínio e sacos plásticos e, imediatamente, colocadas em isopor contendo gelo. No laboratório, de cada amostra foram retiradas sub-amostras de 0,25g e distribuídas inteiramente, ao acaso, em 04 repetições. Todo o procedimento para extração da clorofila foi feito sobre gelo e ao abrigo da luz. A extração da clorofila **a** e clorofila **b** foram feitas segundo a metodologia de Arnon (1949) *apud* Salinas (1988) e consistiram da maceração manual dos tecidos foliares, em acetona a 80% e filtração a vácuo. O filtrado foi acondicionado em balão volumétrico de 25 ml e o volume completado com acetona a 80%. As leituras foram realizadas em espectrofotômetro micronal, modelo B442.

Os teores de clorofila **a** (**C_a**), clorofila **b** (**C_b**) e clorofila (**a+b**) (**C_{a+b}**) foram determinadas pelas fórmulas a seguir :

$$C_a = (9,78 \times A_{662nm} - 0,99 \times A_{644nm}) \times 0,25$$

$$C_b = (21,4 \times A_{644nm} - 4,65 \times A_{662nm}) \times 0,25$$

$$C_{a+b} = (5,13 \times A_{662nm} + 20,41 \times A_{644nm}) \times 0,25$$

onde **A** representa a absorbância nos respectivos comprimentos de onda. Os dados foram expressos em mg de clorofila / g de peso de matéria fresca.

4.4.3.11.2 -Plantas Sadias e Doentes

As amostras que foram retiradas de plantas da cultivar “maçã” que apresentavam os seguintes estádios de evolução dos sintomas :

Estádio 1 – Plantas com rizomas infectados, porém, sem apresentar sintomas secundários macroscopicamente visíveis do mal do Panamá.

Estádio 2 – Plantas apresentando leve descoloração do limbo foliar. O rizoma e o pseudocaule apresentavam sintomas típicos do mal do Panamá .

Estádio 3 – Plantas apresentando folhas com severa descoloração do limbo foliar (folhas amareladas).

Amostras de plantas da cultivar “mysoure” (resistente ao mal do Panamá) serviram como controle experimental. Os procedimentos para extração e cálculo dos teores de clorofilas foram descritos no item 4.4.3.11.1.

4.4.3.12 – Taxa Fotossintética Líquida em Bananeiras

As determinações da Taxa Fotossintética Líquida foram realizadas diretamente em folhas intactas das plantas, no período das 10:00 horas às 12:00 horas, utilizando-se um Infra Red Gas Analyser (IRGA) de estado estável, modelo LI-COR 6200, ajustado para as condições da região. As leituras para a determinação desse parâmetro foram feitas quando a concentração de CO₂ da cubeta do aparelho atingiu cerca de 355 ppm. Este parâmetro foi determinado apenas no período chuvoso, em folhas de bananeiras “yangambi” (resistente) e “maçã” (suscetível), com e sem sintomas secundários macroscopicamente visíveis do mal do Panamá.

4.4.3.13 – Transpiração e Condutância Estomática

Plantas no estágio fenológico foram selecionadas e mensurou-se a transpiração, a condutância estomática, a temperatura da folha e a temperatura do ar em contato com a folha, utilizando-se um porômetro de estado estável, marca LI-COR, mod. LI 1600- C,

ajustado para as condições da região. Também mediu-se a radiação fotossinteticamente ativa, utilizando-se um sensor quântico LI-COR, modelo QUANTUM Q22341, acoplado ao porômetro. As mensurações foram feitas em quatro pontos da região mediana das folhas, em uma área funcional de 2 cm². Os registros das temperaturas máximas e mínimas, para obtenção da umidade relativa e conseqüente cálculo do déficit de pressão de vapor, foram feitos utilizando-se um psicrômetro SIBATA SCIENTIFIC TECHNOLOGY LTDA, modelo SIBATA, acionado a bateria (DC/3V). Estas variáveis foram determinadas em :

4.4.3.13.1 – Folhas de Diferentes Idades, nos Períodos Chuvoso e Seco.

No período de maior precipitação pluviométrica, as mensurações foram realizadas a partir do final de março, até o final de maio de 1997, no horário das 9:00 h às 18:00 h, em intervalos regulares de 1:30 h. Nestas condições, leituras em horários que antecederam às 9:00 horas não foram possíveis, devido a grande quantidade de água líquida sobre a superfície foliar. Já nas condições do período seco, as leituras iniciaram as 7:30 horas e obedeceram os mesmos intervalos do período chuvoso. No período chuvoso, as leituras foram feitas, na face abaxial, no sentido basipeto, desde a primeira folha completamente aberta, até a sétima folha. No período seco, só foi possível a leitura até a folha 5, pois, a partir desta, havia grande quantidade de folhas precocemente senescentes ou com pecíolo

quebrado que, neste trabalho, foram consideradas fisiologicamente mortas, apesar de muitas das vezes se apresentarem verdes após a quebra do pecíolo. Nesta condição, as leituras foram obtidas a partir do início de outubro até o início de novembro de 1997. Em cada período climático, foram selecionadas quatro plantas de cada cultivar.

4.4.3.13.2 –Face Abaxial e Adaxial das Folhas, nas Condições do Período Chuvoso.

As mensurações, feitas em quatro plantas, foram realizadas apenas no período chuvoso, nos horários descritos no item 4.4.3.13.1. Para tanto, uma folha compreendida entre a folha 1 e a folha 3 (sentido basípeto) foi selecionada de cada planta. A seleção foi feita pela maior exposição dessas a radiação solar.

4.4.3.13.3- Bananeiras Resistentes e Suscetíveis ao mal do Panamá.

De acordo com os estádios descritos no item 4.4.3.11.2, quatro plantas resistentes ao mal do Panamá (cultivar “yangambi”) e quatro suscetíveis (cultivar “maçã”), de cada estágio E1 e E3, foram selecionadas para determinação das variáveis biofísicas. As leituras foram feitas somente na face abaxial, na folha mais exposta a radiação solar, nos horários descritos no item 4.4.3.13.1.

4.4.4-Bioquímicos

Determinou-se, nas condições dos períodos chuvoso e seco, a os teores de carboidratos solúveis totais e de proteínas solúveis totais. A extração de carboidratos e proteínas solúveis totais foi feita, utilizando-se a metodologia de Ching e Santos (1986) modificada. As amostras coletadas foram envolvidas em papel alumínio, acondicionadas em sacos plásticos e colocadas em isopor contendo gelo. Nestas condições, foram levadas ao laboratório de Fisiologia Vegetal da FCAP, onde foram divididas e pesadas em subamostras de 1g. Em todas as análises foram utilizadas quatro repetições.

4.4.4.1 – Teores de Carboidratos Solúveis Totais e de Proteínas Solúveis Totais em Bananeiras Sadias

As subamostras das folhas das oito cultivares de bananeiras foram maceradas com 10mL de uma solução constituída de metanol + clororofórmio + água destilada (MCA), na proporção de 15:5:3, respectivamente, sobre gelo e centrifugadas a 2500 rpm, por 30 minutos. O sobrenadante foi coletado e, utilizando-se mais 10 mL de MCA, nova extração e centrifugação foram feitas do resíduo. O sobrenadante foi misturado ao da primeira extração e utilizado para determinação dos teores de carboidratos solúveis totais, utilizando-se o método do reagente antrona (Dische, 1962). Para isto, uma alíquota de

1 mL foi tomada do extrato obtido com MCA, a qual foi adicionado 9 mL de água destilada. Desta mistura, foi retirada nova alíquota de 0,1 mL onde adicionou-se uma solução composta de 0,9 mL de água destilada e 3 mL de antrona (0,5 g / 250 mL de H₂SO₄ concentrado) e, então, foi colocada para ferver por três minutos. Após o resfriamento, foi procedida a leitura em espectrofotômetro micronal modelo B442, a 620 nm. A curva padrão foi feita com glicose e o coeficiente de correlação foi sempre superior a 98%.

Para extração de proteínas, adicionou-se ao resíduo resultante da extração dos carboidratos solúveis, 5 mL de NaOH a 0,1 N. Misturou-se bem e centrifugou-se a uma mesma rotação e tempo utilizados para carboidratos. Nova extração e centrifugação foram realizadas e os sobrenadantes foram utilizados para a determinação dos teores de proteínas solúveis, utilizando-se o método de Bradford (1976). Do extrato obtido com NaOH a 0,1 N, tomou-se uma alíquota de 0,1 mL e adicionou-se 5 mL de "comassie blue" (100 mg de "comassie blue" / 50 mL de etanol 95%) e fez-se a leitura em espectrofotômetro micronal, modelo B442, a 595 nm. A curva padrão foi feita com BSA e o coeficiente de correlação foi sempre superior a 95%.

4.4.4.2 –Teores de Carboidratos Solúveis Totais e Proteínas Solúveis Totais em Bananeiras Doentes

Para a análise deste estudo, tomou-se como amostras, folhas de bananeiras da cultivar “maçã”, com e sem sintomas macroscopicamente visíveis do mal do Panamá. Os procedimentos para determinar os teores de carboidratos solúveis totais e de proteínas solúveis foram os mesmos descritos no item 4.4.4.1. Esta variável foi determinada apenas no período chuvoso.

4.4.5 – Componentes de Produção

Os componentes de produção foram avaliados pelas seguintes variáveis:

4.4.5.1- Número de Pencas / Cacho e de Frutos/Penca

4.4.5.2-Produtividade (Kg/ha/ano)

5. RESULTADOS

5.1-FITOPATOLÓGICOS

5.1.1- Resistência ao Mal do Panamá

5.1.1.1- Intensidade de Doença

A cultivar “maçã” apresentou elevada intensidade de plantas doentes, já no primeiro ano após o plantio (78%), atingindo 100% das touceiras no segundo ano. A cultivar “thap maeo” só veio a apresentar plantas doentes (62%), após o quarto ano do plantio. As demais cultivares, durante todo o período experimental, não apresentaram plantas com sintomas do mal do Panamá (Figura 5).

5.1.1.2- Severidade da Doença

Os rizomas avaliados da cultivar “maçã” apresentaram-se severamente atacados por *F. oxysporum f. sp. cubense*, já na primeira avaliação, realizada um ano após o plantio, obtendo dentro da escala nota 3,98. No segundo ano, essa cultivar recebeu nota máxima de severidade de doença: 5. As demais não apresentavam em seus rizomas qualquer sintoma, macroscopicamente visíveis, até a avaliação feita no

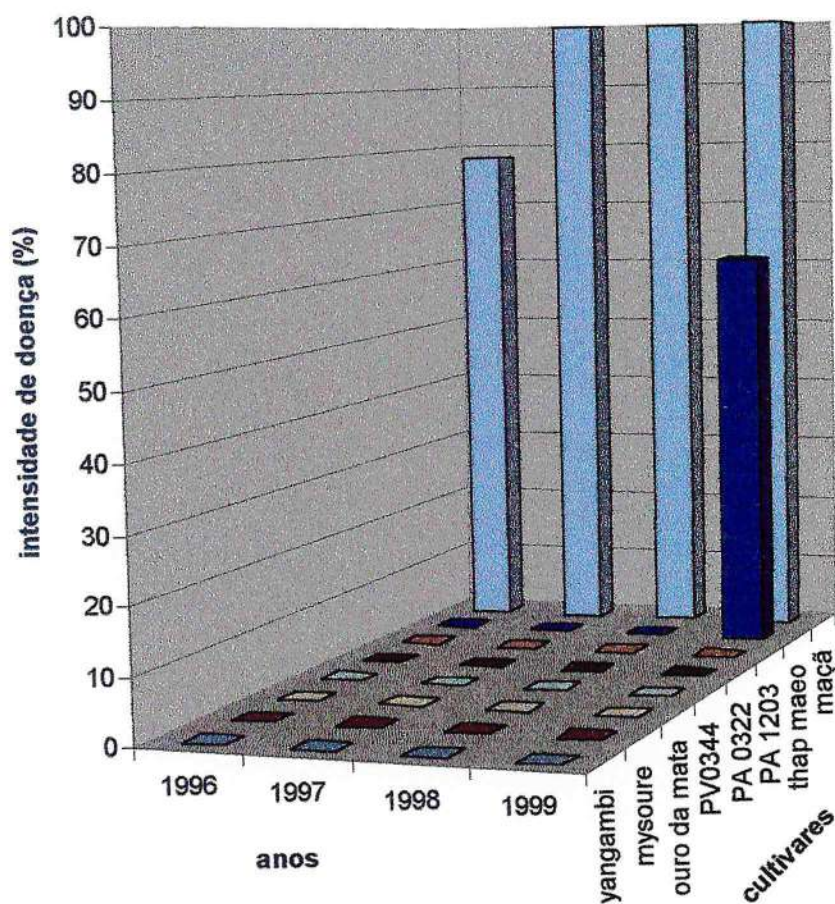


Figura 5 – Intensidade do mal do Panamá em oito cultivares de bananeiras (*Musa sp*), cultivadas em solo artificialmente infestado por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, nas condições agroecológicas da Amazônia Oriental brasileira, após quatro anos do plantio. Média de quatro repetições.

ano de 1999, quatro anos após o plantio, quando observou-se que *F. oxysporum f. sp. cubense* infectou severamente a cultivar “thap maeo”, a qual obteve como nota média de severidade de infecção 3,8 (Tabela 5).

Tabela 5 – Severidade de infecção causada por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, agente causal do mal do Panamá, em oito cultivares de bananeiras

Cultivares	Severidade da doença*			
	1996	1997	1998	1999
Mysoure	0,00	0,00	0,00	0,00
Yangambi	0,00	0,00	0,00	0,00
Ouro da mata	0,00	0,00	0,00	0,00
PV 0344	0,00	0,00	0,00	0,00
PA 0322	0,00	0,00	0,00	0,00
PA 1203	0,00	0,00	0,00	0,00
Thap maeo	0,00	0,00	0,00	3,80
Maçã	3,98	5,00	5,00	5,00

* Nota: **0** = rizoma completamente sadio; **5** = rizoma com infecção generalizada.

5.1.2- Identificação de Raças do Patógeno

Quando se utilizou o meio DBG, observou-se que os padrões culturais das colônias variaram dentro do mesmo isolado do fungo, não sendo possível determinar, com segurança, características estáveis que pudessem merecer confiabilidade, para afirmar tratar-se, com precisão, se o isolado fúngico, realmente, pertence a raça 1 ou raça 4, tendo em vista as variações observadas no crescimento micelial e coloração do meio. Entretanto, quando se utilizou o meio K2 (Komada modificado), o crescimento foi uniforme, com as colônias apresentando micélio aéreo denso, esbranquiçados e de bordos regulares (Figura 6).

5.2- EDÁFICOS

No período chuvoso, a tensão da água no solo ficou compreendida entre -0,01 a -0,03 MPa, estando a água 100 % disponível para ser utilizada pelas plantas (tabela 6). Ao contrário, no período seco, não há disponibilidade de água., pois a tensão, nas datas das análises, foi sempre inferior a -0,5 MPa (tabela 7).

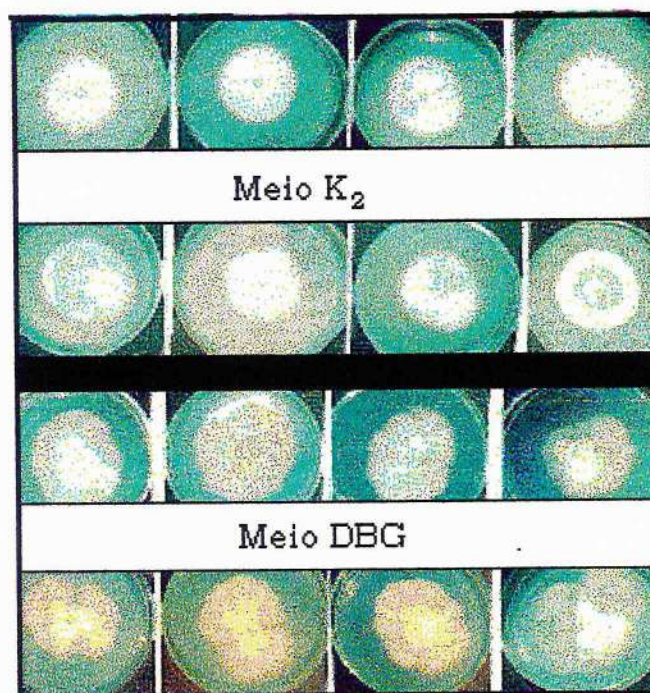


Figura 6 – Aspecto morfológico das colônias de *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, no meio de cultura Komada's (K2) modificado e no meio DBG.

Tabela 6 - Potencial hídrico (Ψ_w) e disponibilidade de água do solo, no período chuvoso da Amazônia Oriental brasileira .

Data da coleta	Relações hídricas do solo*			
	u (%)	$\theta(\text{cm}^3/\text{cm}^3)$	Ψ_w (MPa)	H ₂ O _{disp.} (%)
31.03.97	17,45	26,53	- 0,010	100
01.04.97	15,93	24,21	- 0,020	100
03.04.97	15,23	23,15	- 0,028	100
16.04.97	14,84	22,25	- 0,026	100
17.04.97	14,97	22,75	- 0,025	100
30.04.97	14,73	22,39	- 0,027	100
15.05.97	14,73	22,39	- 0,027	100
27.05.97	14,65	22,27	- 0,028	100

* u=umidade; θ =umidade volumétrica; H₂O_{disp.}=água disponível; Ψ_w = potencial hídrico do solo.

Tabela 7 - Potencial hídrico (Ψ_w) e disponibilidade de água do solo, no período seco da Amazônia Oriental brasileira.

Data da coleta	Relações hídricas do solo *			
	u (%)	$\theta(\text{cm}^3/\text{cm}^3)$	Ψ_w (MPa)	H ₂ O _{disp.} (%)
03.10.97	4,73	7,19	< - 0,5	0
14.10.97	4,45	6,76	< - 0,5	0
20.10.97	4,43	6,73	< - 0,5	0
21.10.97	4,60	6,99	< - 0,5	0
22.10.97	4,80	7,29	< - 0,5	0
24.10.97	4,60	6,99	< - 0,5	0
01.11.97	4,60	6,99	< - 0,5	0
03.11.97	4,54	6,90	< - 0,5	0

* u=umidade; θ =umidade volumétrica; H₂O_{disp.}=água disponível; Ψ_w = potencial hídrico do solo.

3.FISIOLÓGICOS

5.3.1-Crescimento em altura

A partir do quarto mês do plantio, até o início da emissão das inflorescências, a inoculação na cova com rizomas infectados não

influenciou no de crescimento em altura das cultivares de bananeiras (figura 7).

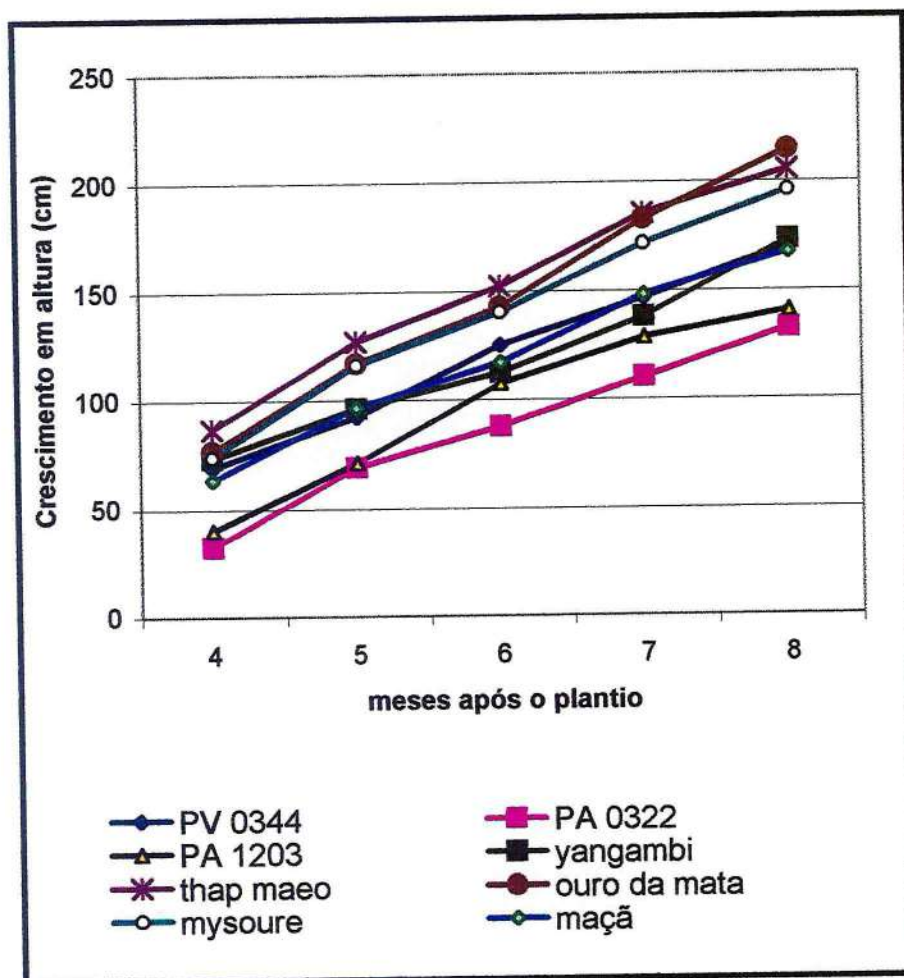


Figura 7 – Crescimento em altura (cm) de oito cultivares de bananeiras inoculadas, na cova, com rizomas infectados por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, agente causal do mal do Panamá. Média de quatro repetições.

5.3.2- Capacidade de Perfilhamento

Os resultados mostram que as cultivares “yangambi” e “PV 0344” são as que mais produziram perfilhos, com 71,25 e 56,25, respectivamente. Logo em seguida, com 46,75 perfilhos, no período estudado, destaca-se a cultivar “PA 0322”. As demais cultivares, “ouro da mata” (39 perfilhos), “PA 1203” (38 perfilhos), “thap maeo” (37,27 perfilhos), “maçã (37,25 perfilhos) e “mysoure” (35,50), estatisticamente, têm a mesma capacidade de produzirem perfilhos (Figura 8).

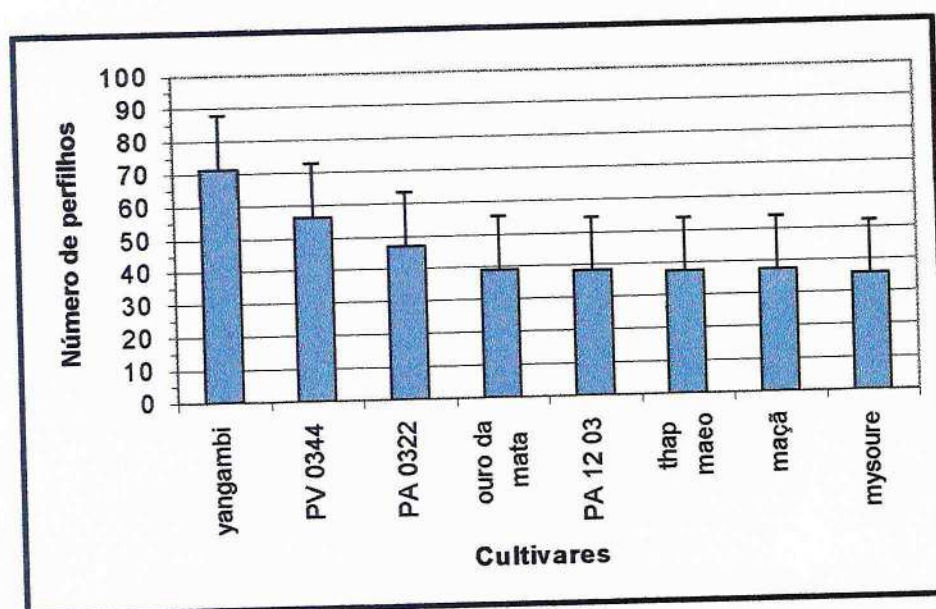


Figura 8 – Número de perfilhos produzidos por oito cultivares de bananeiras (*Musa sp.*), entre o terceiro e o décimo mês do plantio, nas condições da Amazônia oriental brasileira. As barras representam Δ (Tukey ; $p=0,05$). Média de quatro repetições.

5.3.3- Duração dos Estádios Fenológicos e Tempo Médio de Emissão de Folhas

Os resultados mostram que o estágio fenológico **B** foi mais duradouro, com médias variando de 2,44 dias na cultivar “PV 0344” até 4,13 dias na “maçã”. Os estádios **A**, **D** e **C**, com médias compreendidas entre 1,22 (cultivar “PV 0344”) a 1,48 dias (cultivar “mysoure”); 1,09 (cultivar “yangambi”) a 1,41 dias (cultivar “PA 0322”) e 1,22 (cultivar “yangambi”) a 1,58 dias (cultivar “PA 0322”) respectivamente, apresentaram desenvolvimento mais rápido. Com médias variando entre 1,26 (cultivar “maçã”) a 2,12 dias (cultivar “ouro da mata”), o estágio **E** apresentou duração intermediária entre os estádios de desenvolvimento mais rápido (**A**, **D** e **E**) e o mais longo (**B**). No geral, nas condições em que foram desenvolvidos os ensaios, o desenvolvimento completo de uma folha de bananeira, desde o estágio em que a folha “vela” se encontra embutida dentro do pecíolo da folha, até sua completa expansão, oscilou entre 7,74 dias na cultivar “yangambi” e 9,29 dias na cultivar “maçã” (Figura 9).

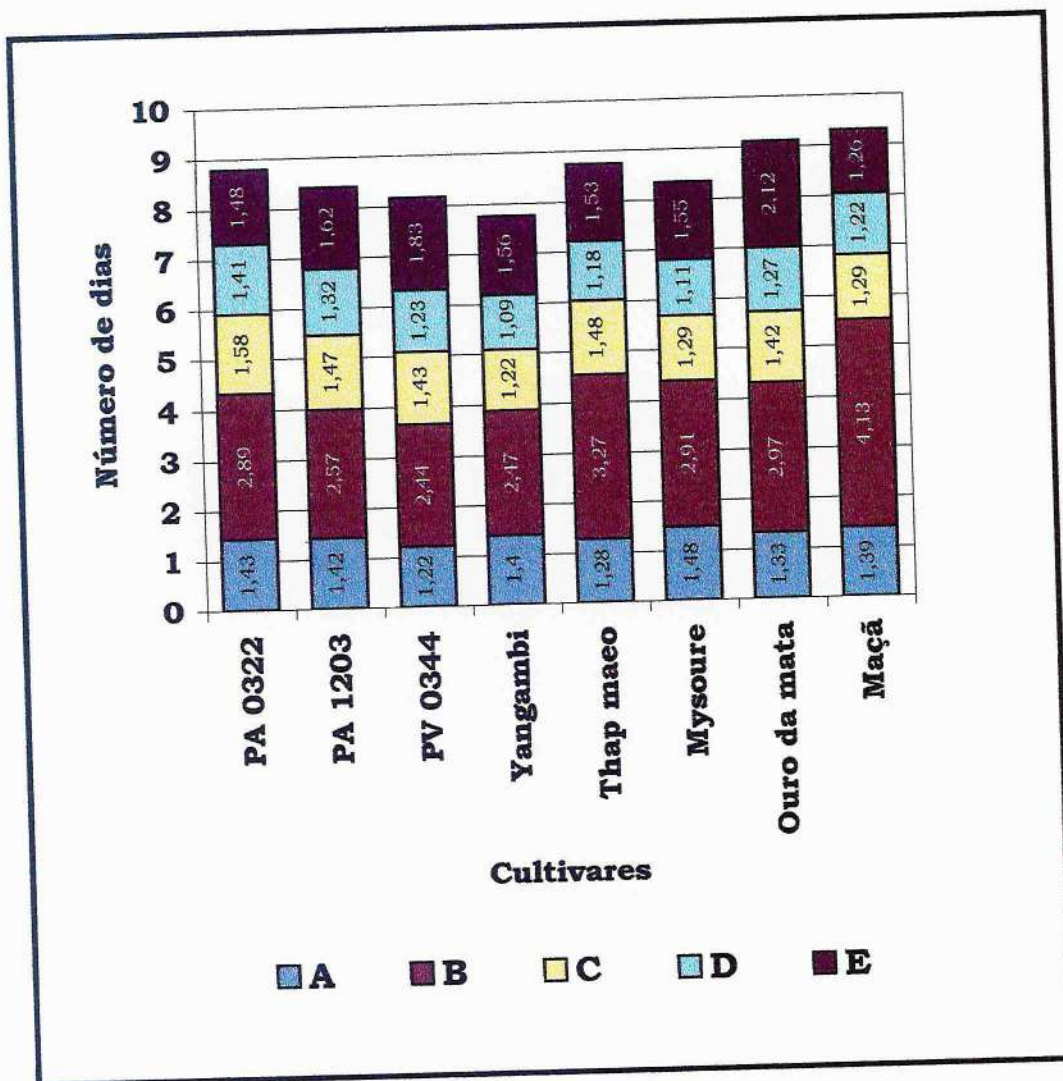


Figura 9 – Duração média dos estádios fenológicos **A**, **B**, **C**, **D** e **E** e tempo médio de desenvolvimento de folhas de oito cultivares de bananeiras, desde o instante em que a folha “vela” se apresenta embutida no pecíolo foliar, até a sua completa expansão.

5.3.4 –Tempo de Vida das Folhas

O tempo de vida de folhas de bananeiras foi muito variável em todas as cultivares, principalmente em função de fatores extrínsecos, como vento, operação de colheita, doenças e outros tratamentos culturais. Todavia, de uma maneira geral, as folhas apresentam maior duração no período chuvoso do que no período seco. No período chuvoso, a duração das folhas variou, em média, de aproximadamente 78 dias na cultivar “ouro da mata” a 130 dias na “PA 1203” e “PA 0322”. No período seco, a duração média foi de 28 dias na “maçã” a 59 na “yangambi” (Figura 10). Vale ressaltar que, tanto no período chuvoso quanto no seco, a cultivar “ouro da mata” sofreu de severos a moderados ataques do mal de Sigatoka amarela (*Mycosphaerella musicola*), enquanto a grande maioria da “maçã” encontrava-se severamente atacada pelo mal do Panamá.

5.3.5- Número de Folhas Normais

A figura 11 mostra que, no início da emissão dos cachos, o número de folhas normais (NFN) difere entre as cultivares, nas condições do período chuvoso, destacando-se a “yangambi” (11,25 NFN) e a “PA 1203” (10,75 NFN). Entretanto, esta última, não diferiu da “PA 0322” (10,00 NFN), “mysoure” (10,00 NFN), “thap maeo” (9,25 NFN)

e “ouro da mata” (7,75 NFN). A “maçã” doente (4,26 NFN) apresentou NFN inferior a todas as outras cultivares.

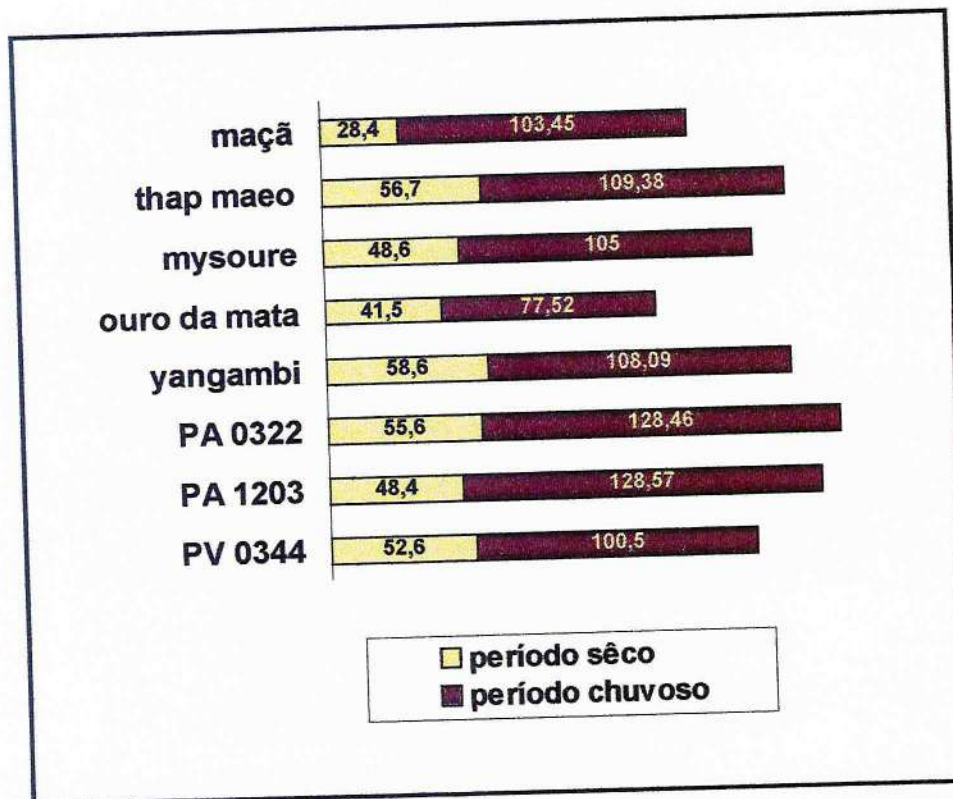


Figura 10- Tempo de vida (dias) de folhas de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), cultivadas em solo artificialmente infestado por *Fusarium oxysporum f.sp. cubense*, nas condições da Amazônia Oriental brasileira.

No período seco, a “PA 0322” apresentou tendência de conter maior NFN (6,5), sendo superior a “PV 0344” (5,75 NFN), a “ouro da mata” (5,25 NFN) e a “maçã” doente, (2,05 NFN), oriunda de rizomas

infectados, apresentaram o mesmo NFN. Do período chuvoso para o período seco houve redução do NFN em todas as cultivares, sendo de 46,6% na “yangambi”, 46,51% na “PA1203”, 46,34% na “PV0344”, 35% na “PA0322”, 40% na “mysoure”, 35% na “thap maeo”, 32,30% na “ouro da mata” e 52% na “maçã” doente.

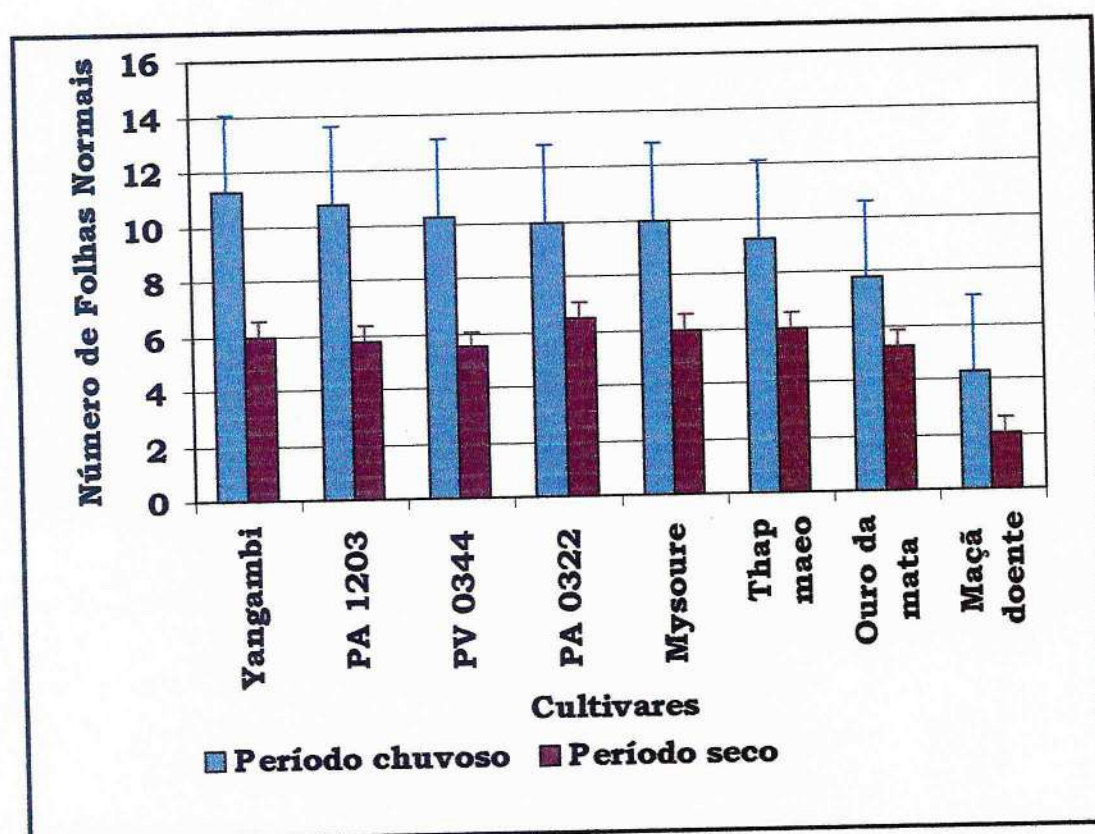


Figura 11 – Número de folhas normais (NFN), no momento da emissão dos cachos, de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), cultivadas em solo artificialmente infestado pelo mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f. sp. cubense*), nas condições da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

5.3.6 –Altura das Plantas

As cultivares “PV 0344”, “mysoure”, “thap maeo”, “ouro da mata” e “yangambi” demonstraram ser de porte alto, com alturas superiores a 3 m. As variedades “PA 1203” e “PA 0322”, de porte mediano, com altura média em torno de 2,5 m ; a “maçã”, oriunda de rizomas infectados teve seu crescimento muito reduzido e apresentou altura média em torno de 1,28m (Figura 12) .

5.3.7 –Área Foliar Total

A área foliar total de bananeiras varia entre as cultivares estudadas e entre as condições agroecológicas predominantes. Do período chuvoso para o período seco houve redução de 51,56% na “maçã”, 30,80% na “ouro da mata”, 46,53% na “PA 0322”, 39,81% na “mysoure”, 35,72% na “PA 0322”, 44,82% na “PV 0344”, 35,23% na “thap maeo” e 45,55% na “yangambi”. A “maçã” doente, por ter sido oriunda de rizomas infectados, apresentou redução significativa da área foliar em relação as demais cultivares, com apenas 2,23 m² e 1,08 m², no período chuvoso e seco, respectivamente. Entre as outras cultivares, o grupo constituído por “thap maeo” (9,51m²) e “yangambi” (11,81 m²) apresentou maior área foliar total no período chuvoso, do que o grupo constituído por “ouro da mata” (6,33 m²), “PA 0322” (7,07 m²),

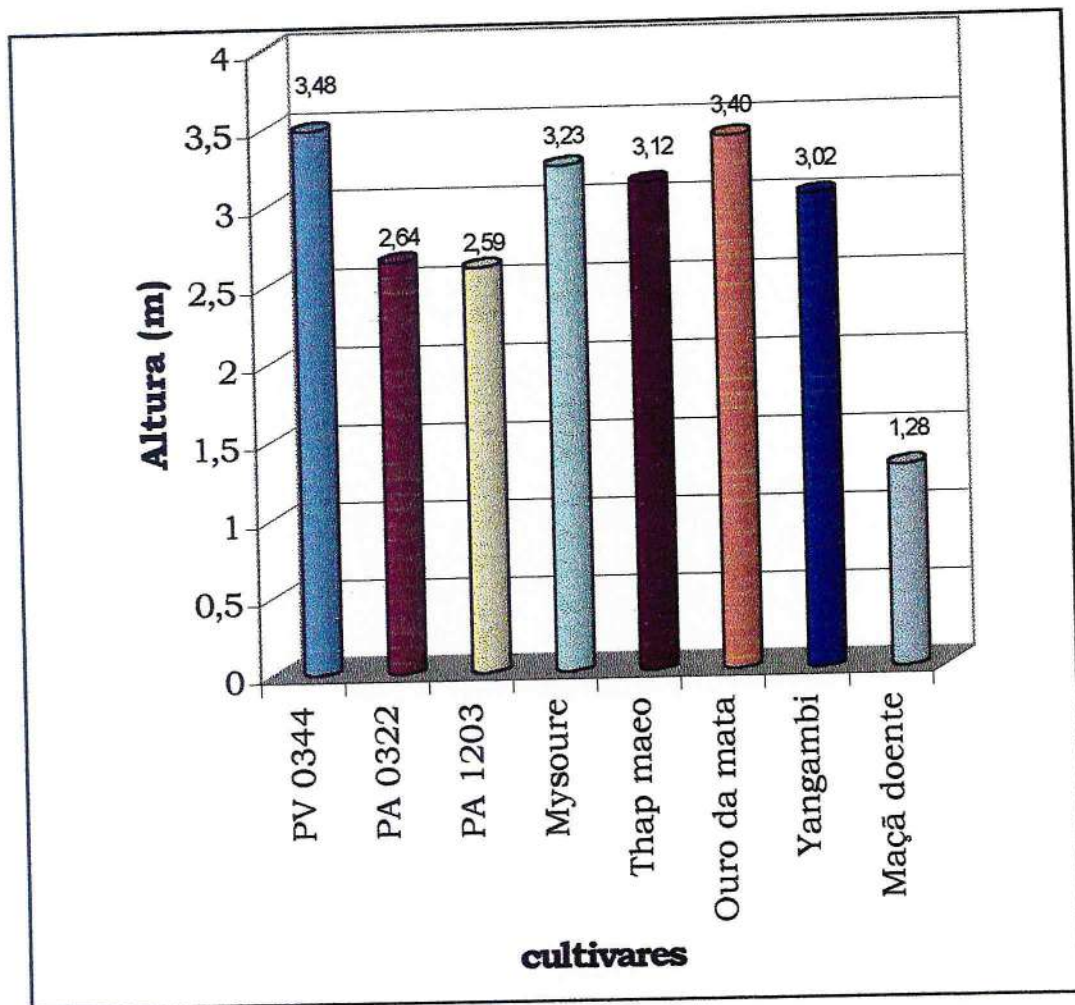


Figura 12- Altura média de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp.*), cultivadas em solos artificialmente infestado por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, agente causal do mal do Panamá, após três anos de plantio, nas condições agroecológicas da Amazônia oriental brasileira. Média de quatro repetições.

“mysoure” (7,26 m²) e “PA 0322” (7,67 m²). A “PV 0344” (8,88 m²) apresentou comportamento intermediário, em relação a área foliar total, pois, estatisticamente, pelo teste de Tukey (p=0,05) se assemelhou ao grupo constituído por “thap maeo” e “yangambi” e ao grupo constituído por “ouro da mata”, “mysoure”, “PA 0322” e “PA 1203”.

No período seco, a área foliar total da “PA 1203” (3,78 m²) diferiu da “yangambi” (6,43 m²) e “thap maeo” (6,16m²), porém, todas elas apresentam área foliar, estatisticamente, igual a “PV 0344” (4,90 m²), “PA 0322” (4,93 m²) , “mysoure” (4,37 m²) e “ouro da mata” (4,38 m²) (Figura 13).

Vale ressaltar que, no período chuvoso, a cultivar ‘Ouro da mata’, encontrava-se com as folhas altamente infectadas por *Mycosphaerella musicola* (*Pseudocercospora musae*) o que, certamente, contribuiu para a redução da área foliar dessa cultivar, pois, durante toda a execução do experimento, não foi feito nenhum programa de controle de doenças foliares.

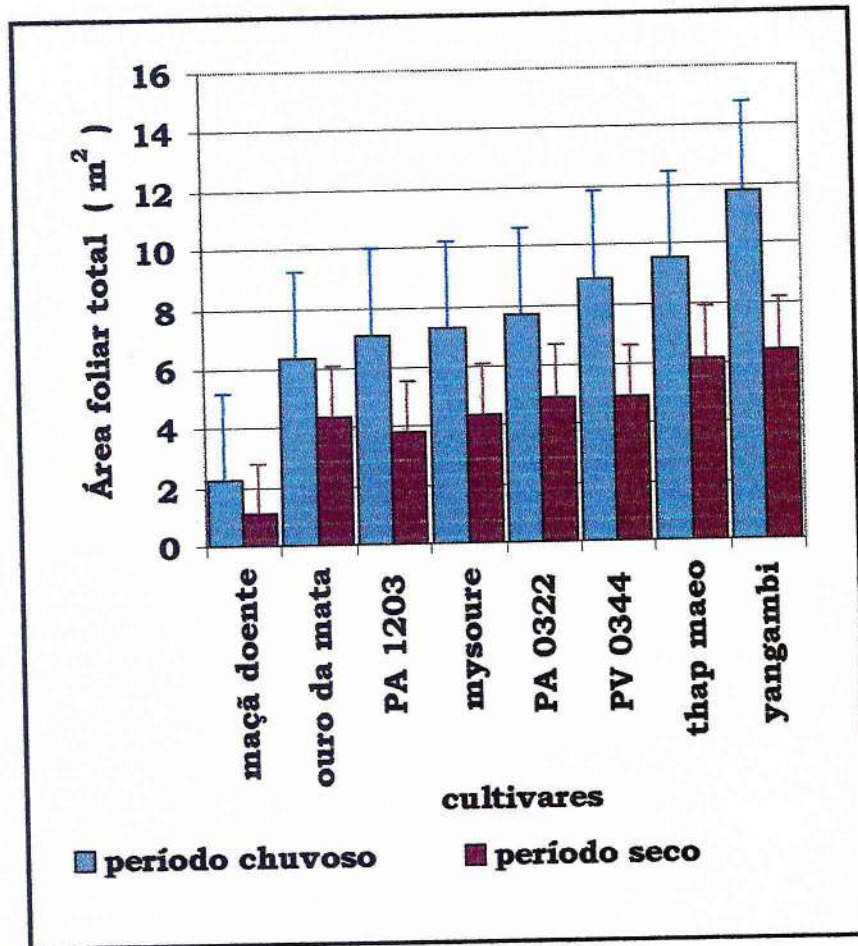


Figura 13 – Área foliar total de oito cultivares de bananeiras, cultivadas em solo artificialmente infestado por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, agente causal do mal do Panamá, nas condições do período chuvoso e seco da Amazônia Oriental brasileira. As barras representam Δ (Tukey ; $p=0,05$). Média de quatro repetições.

5.3.8- Distribuição da Massa Seca

Os dados expressos na figura 14 mostram que o acúmulo de massa seca se dá preferencialmente no rizoma das plantas, seguindo-se o pseudocaule e, por fim, as folhas. Em relação as cultivares testadas, a “maçã” doente apresentou, estatisticamente, menores quantidades de massa seca do que as demais. Estas, não apresentaram diferenças significativas no peso da massa seca do pseudocaule e das folhas, mas diferiram na quantidade de massa seca dos rizomas, destacando-se as “PV 0344” (3,3 Kg/planta) e “ouro da mata” (3,1 Kg/planta), que foram superiores a “PA 1203” (2,1 Kg/planta). As “yangambi” (2,45 Kg/planta), “PA 0322” (2,34 Kg/planta), “thap maeo” (2,57 Kg/planta) e “mysoure” (2,18 Kg/planta) tiveram o peso da massa seca dos rizomas igual ao da “ouro da mata” . Dessas, apenas a “mysoure” apresentou o peso da massa seca do rizoma inferior ao da “PV 0344”.

5.3.9 – Densidade Estomática

5.3.9.1 – Em Plantas Sadias

A densidade estomática, em folhas de bananeiras, mostrou variação entre as cultivares estudadas e entre a face abaxial e adaxial do limbo foliar. Na face abaxial, “Maçã” e “yangambi” apresentaram maior densidade estomática, com 144,75 estômatos/mm² e 135,25

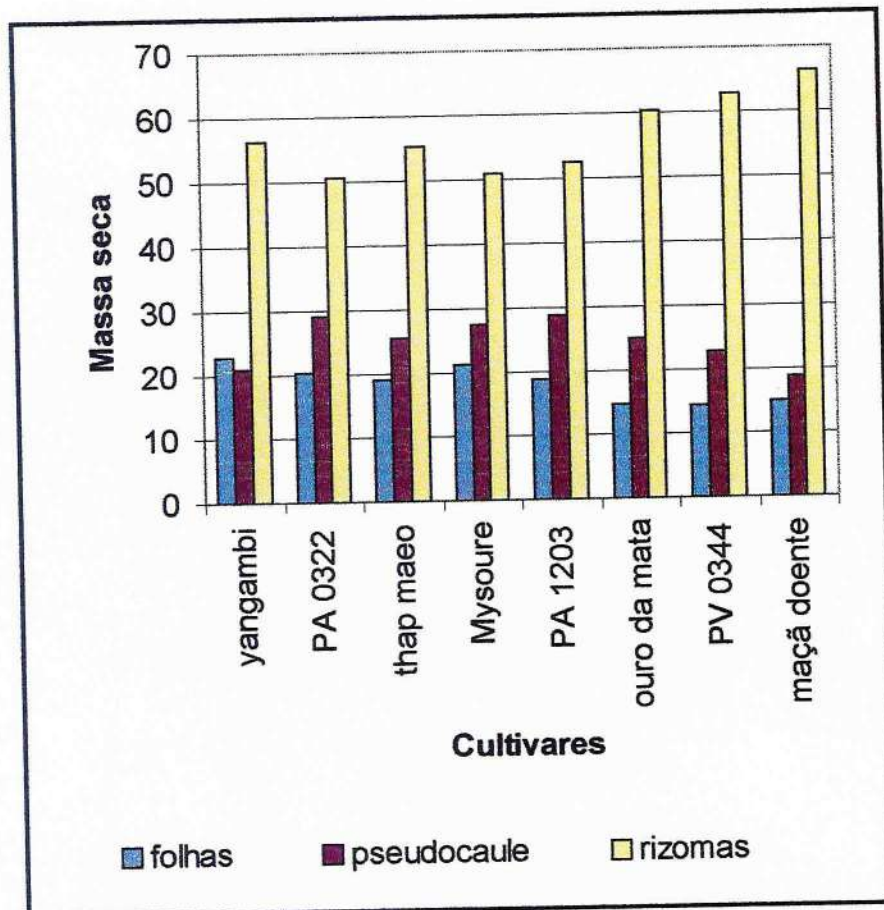


Figura 14 - Distribuição de massa seca de folhas, pseudocaules e rizomas de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), cultivadas em solos artificialmente infestados por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, após três anos do plantio. As barras representam Δ (Tukey ; $p=0,05$). Média de quatro repetições.

estômatos/mm², respectivamente. As demais cultivares, a exceção da “PA 0322”, com 98,75 estômatos/mm², tiveram estatisticamente a mesma densidade estomática. Em todas as cultivares, na região mediana do limbo foliar, o número de estômatos/mm² na face abaxial, foi sempre superior ao da face adaxial. Todavia, observa-se que cultivares que apresentam maior quantidade de estômatos, por unidade de área na face abaxial, necessariamente, não apresentam, também, maior número de estômatos na face adaxial. A cultivar “maçã”, por exemplo, faz parte de um grupo que na face abaxial apresenta maior densidade estomática e, de forma oposta, na face adaxial, faz parte do grupo que apresentou menor concentração de estômatos, com 3,25 estômatos/mm² (Figura 15).

5.3.9.2 – Em Plantas Doentes.

Na cultivar “maçã” a densidade estomática entre plantas sadias e aquelas oriundas de rizomas severamente infectados e apresentando área foliar reduzida, em virtude da infecção causada por *F. oxysporum f. sp. cubense*, foram estatisticamente iguais entre si (Tabela 8).

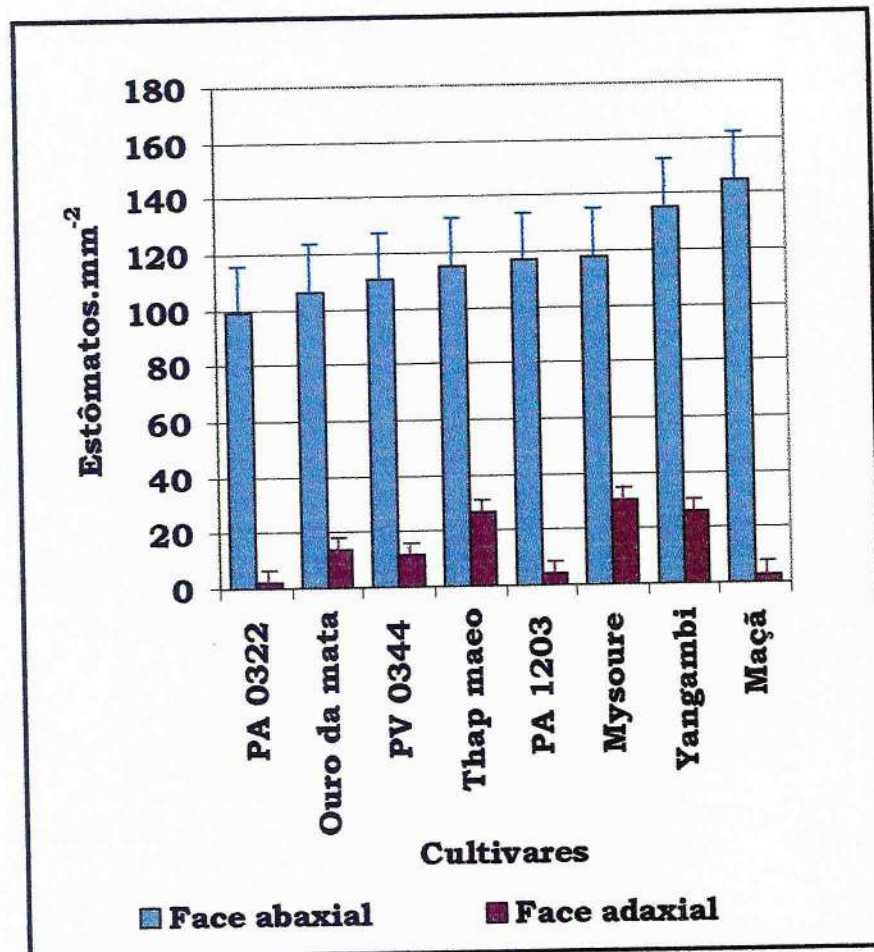


Figura 15- Densidade estomática das faces abaxial e adaxial de folhas de bananeiras (*Musa spp*) . As barras representam Δ (Tukey; $p \leq 0,05$). Média de quatro repetições.

Tabela 8 - Densidade estomática da face abaxial de folhas de bananeiras (*Musa spp.*), cultivar “maçã”, sadias e originadas de rizomas infectados por *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*.

Tratamentos	Numero de estômatos/mm ²
Maçã sadia	133,80 a ¹
Maçã doente*	128,50 a

* Plantas oriundas de rizomas infectados.

¹-Médias de 10 repetições. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente, entre si, pelo teste F (p=0,05).

5.3.10 – Conteúdo Relativo de Água

O Conteúdo Relativo de Água (CRA) em folhas de bananeiras é variável com a estação climática e com o horário do dia. No período chuvoso, o CRA, às 7:30 horas foi de 98,2 %, enquanto que, no período seco, ficou em torno de 95 %. A partir deste horário, verificou-se um decréscimo do CRA até as 12:00, no período chuvoso e 13:30, no período seco. A partir daí, CRA tende a se recompor atingindo, às 18:00, no período chuvoso, 97,08 % e no período seco 92,84 % (Figura 16).

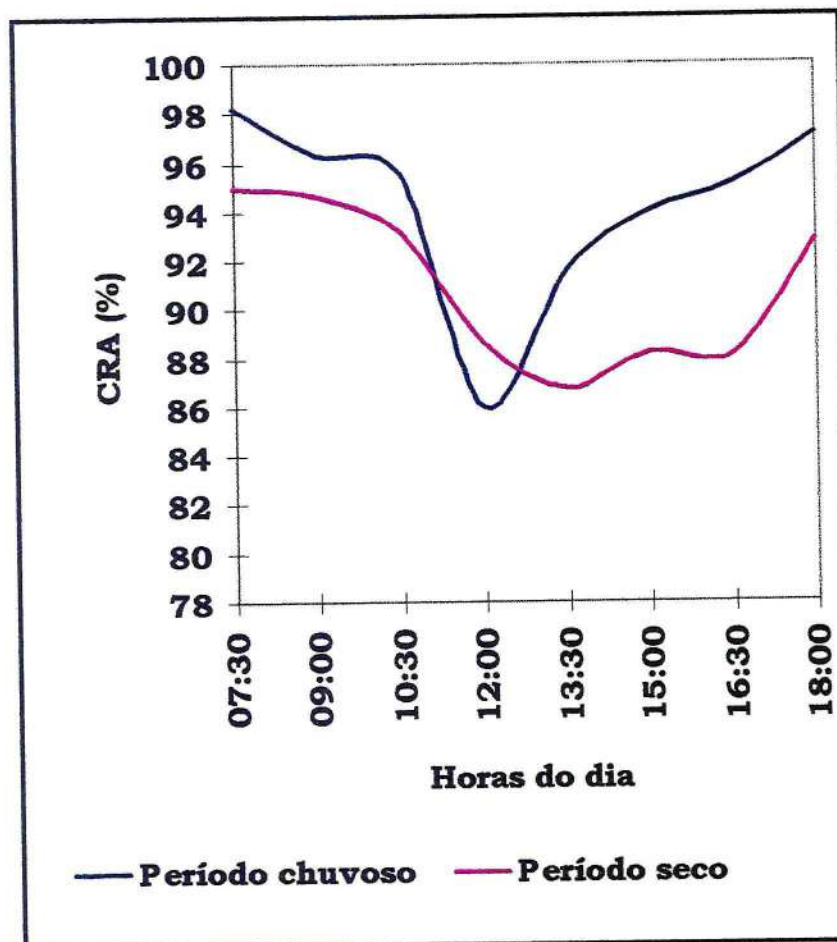


Figura 16 – Conteúdo Relativo de Água (CRA- %) em folhas de bananeiras (*Musa spp*), nas condições dos períodos chuvoso e seco da Amazônia Oriental brasileira. Média de dez repetições.

5.3.11-Teores de Clorofila **a**, Clorofila **b**, Clorofila (**a+b**) e Relação

$$C_a/C_b$$

5.3.11.1 – Em plantas sadias

Quanto as clorofilas, os resultados mostram que plantas de diferentes cultivares de bananeiras, inoculadas artificialmente com *F. oxysporum f.sp. cubense*, apresentam os mesmos teores de clorofila **a**, clorofila **b** e clorofila (**a+b**), bem como, a mesma relação clorofila **a**/clorofila **b** (tabela 9).

5.3.11.2 – Em plantas Sadias e Doentes

Os teores de clorofila **a**, clorofila **b** e clorofila (**a+b**) diferiram entre plantas sadias e doentes, mas não diferiram entre plantas sem sintomas, suscetíveis e resistentes ao mal do Panamá. Entretanto, a medida que os sintomas secundários evoluem, ocorre uma gradual degradação das clorofilas **a** e **b**. Na relação clorofila **a**/clorofila **b** não houve diferenças estatísticas entre plantas com e sem sintomas secundários macroscopicamente visíveis do mal do Panamá (tabela 10).

Tabela 9 - Teores de clorofila a (C_a), clorofila b (C_b), clorofila (a+b), ($C_{(a+b)}$) e relação entre C_a/C_b de oito cultivares de bananeiras, nas condições tropicais da Amazônia Oriental.

CULTIVARES	C_a (mg/gPF)¹	C_b (mg/gPF)	$C_{(a+b)}$ (mg/gPF)	C_a/C_b
Mysoure	0,65 a	0,42 a	1,06 a	1,55 a
PA 1203	0,59 a	0,38 a	0,97 a	1,55 a
Ouro da mata	0,58 a	0,39 a	0,97 a	1,49 a
Thap maeo	0,59 a	0,39 a	0,98 a	1,51 a
Yangambi	0,63 a	0,42 a	1,05 a	1,50 a
PA 0322	0,59 a	0,38 a	0,97 a	1,55 a
PV 0344	0,61 a	0,40 a	1,01 a	1,53 a
Maçã	0,65 a	0,42 a	1,07 a	1,55 a

¹ Média de quatro repetições. PMF = peso de matéria fresca

- Médias seguidas pela mesma letra na mesma coluna, não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Tukey (p=0,05).

Tabela 10 -Teores de clorofila a (C_a), clorofila b (C_b), clorofila (a+b) ($C_{(a+b)}$) e relação C_a/C_b de plantas de bananeiras (*Musa spp*) com e sem sintomas macroscopicamente visíveis do mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f. sp. cubense*).

CULTIVARES	C_a	C_b	$C_{(a+b)}$	Ca/Cb
	(mg/gPF)	(mg/gPF)	(mg/gPF)	
Mysoure - R	0,62 a	0,40 a	1,02 a	1,55 a
Maçã (E1) - S	0,63 a	0,41 a	1,04 a	1,54 a
Maçã doente (E2)	0,28 b	0,18 b	0,46 b	1,56 a
Maçã doente (E3)	0,12 c	0,078 c	0,20 c	1,54 a

¹Médias de quatro repetições
Médias seguidas pelas mesmas letras, na mesma coluna, não diferem estatisticamente, entre si, pelo teste de Tukey ($p = 0,05$)
S= suscetível; R= resistente; E1,E2 e E3= estágios 1, 2 e 3 de evolução sintomatológica do mal do Panamá, respectivamente.

5.3.12 - Taxa Fotossintética Líquida em Bananeiras

As taxas fotossintéticas líquidas das cultivares “yangambi” e “maçã” sem sintomas do mal do Panamá, atingiram uma média de 25,68 e 26,25 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente, não diferindo entre si. Entretanto, em folhas de “maçã”, apresentando sintomas do mal do Panamá (Estádio E3), houve uma redução na ordem de 67% da taxa fotossintética líquida ($11,30 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (Figura 17).

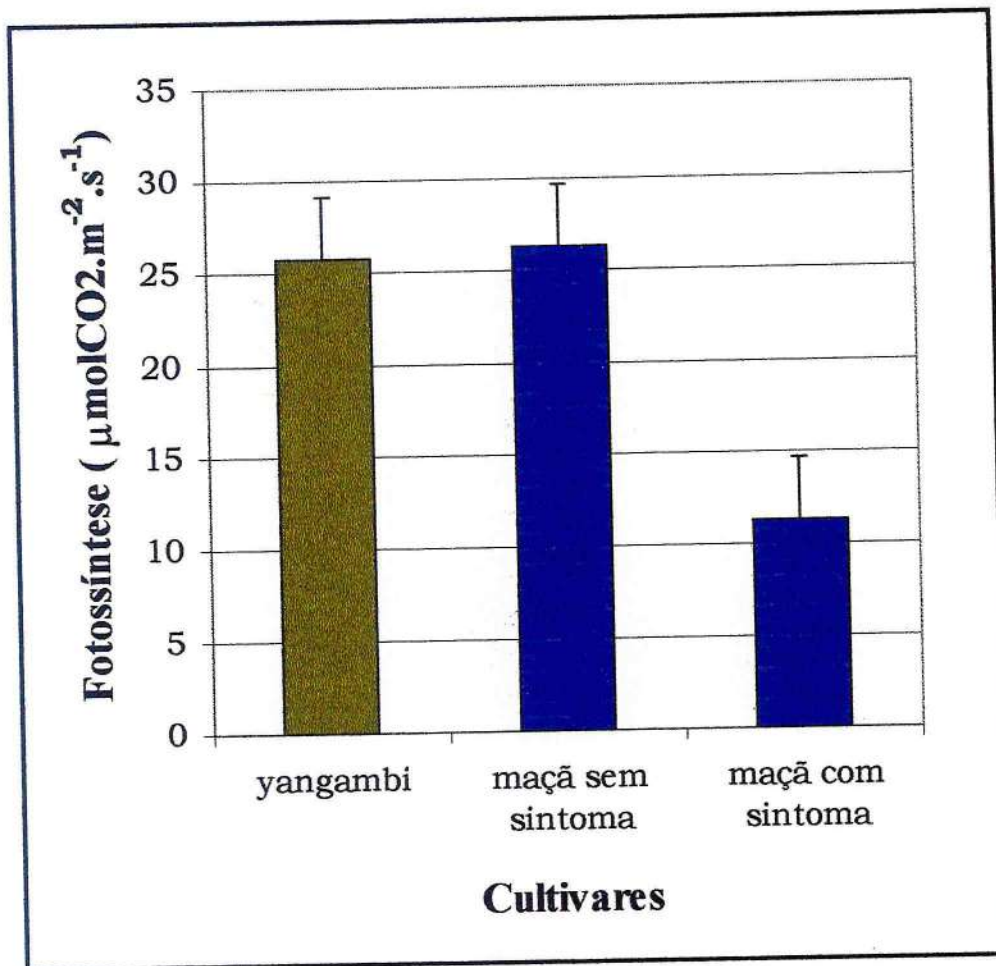


Figura 17 – Taxa fotossintética líquida ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) em folhas de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “Yangambi” (resistente) e cultivar “maçã” (suscetível) com (estádio E3) e sem sintomas secundários, macroscopicamente visíveis, do mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f. sp. cubense*). Média de quatro repetições.

5.3.13- Transpiração e Condutância Estomática

5.3.13.1 –Em Folhas de Diferentes Idades nos Períodos Chuvoso e Seco.

Os resultados contidos nas figuras 18 à 25 mostram que as variáveis fisiológicas, Transpiração (Tr) e Condutância estomática (Ce), variaram de acordo com as condições atmosféricas reinantes e com a idade da folha. De um modo geral, através Tr e da Ce, observa-se que a atividade fisiológica das folhas é maior da folha 1 (f1) até a folha 4 (f4). No período chuvoso, Ce decresceu das 9:00 horas para as 18:00 horas, enquanto Tr cresceu até as 12:00 e posteriormente, decresceu, atingindo valores inexpressivos às 18:00 horas. No período seco, a Tr, a Ce e os DPV foram inferiores àqueles registrados no período chuvoso. No período seco, a Ce foi mais afetada que a Tr e ambas sofreram decréscimos em relação ao período chuvoso. Os decréscimos totais da Tr e da Ce corresponderam, respectivamente, a 58,63% e 75,73% na “mysoure”; 64,90% e 71,42% na “ouro da mata”; 69,38% e 81,98% na “PV0344”; 73,25% e 80,77% na “PA1203”; 86,16% e 90,86% na “thap maeo”; 77,82% e 82,34% na “yangambi”; 78,75% e 88,32% na “PA0322” e 78,88% e 85,81% na “maçã”.

Até certo limite, tanto no período chuvoso, quanto no período seco, a Tr e a Ce foram grandemente influenciadas pelo déficit de pressão de vapor (DPV). Por sua vez, a temperatura da folha (TF)

parece exercer menor influência sobre a Tr e a Ce do que a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e a umidade relativa do ar (UR).

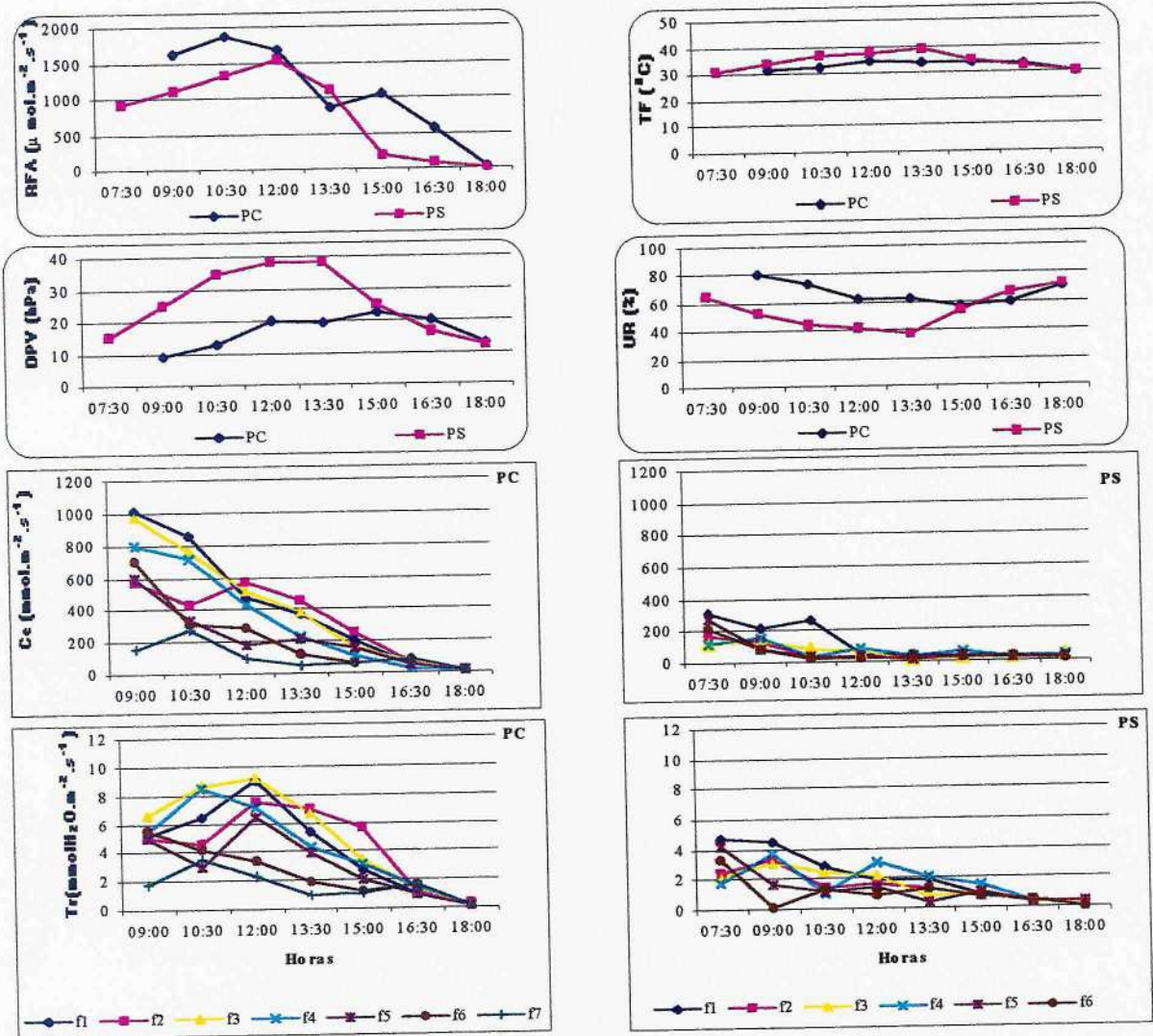


Figura 18 - Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “mysoure” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/31.03.97) e seco (PS/03.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

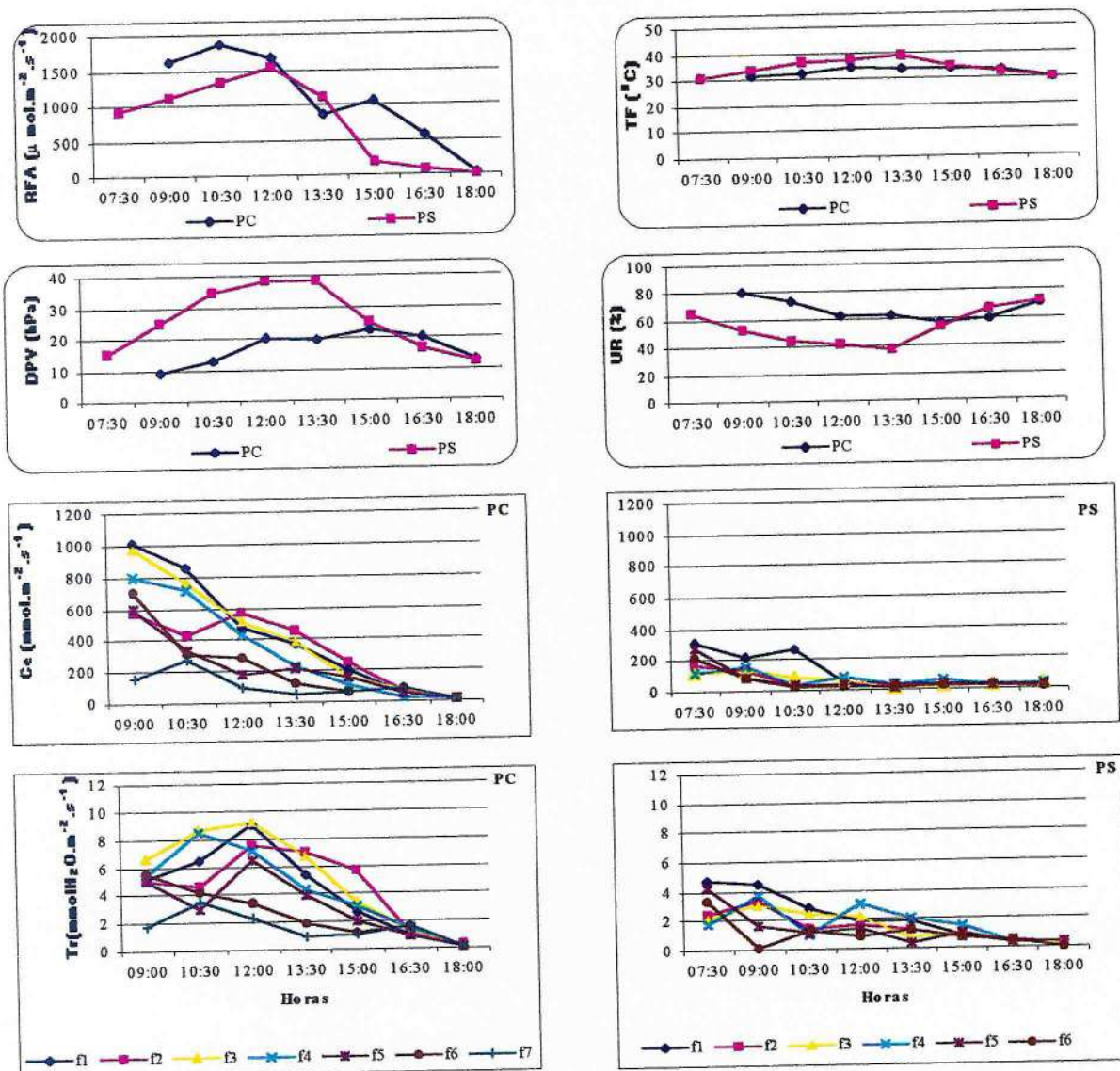


Figura 19 – Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “ouro da mata” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/01.04.97) e seco (PS/14.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

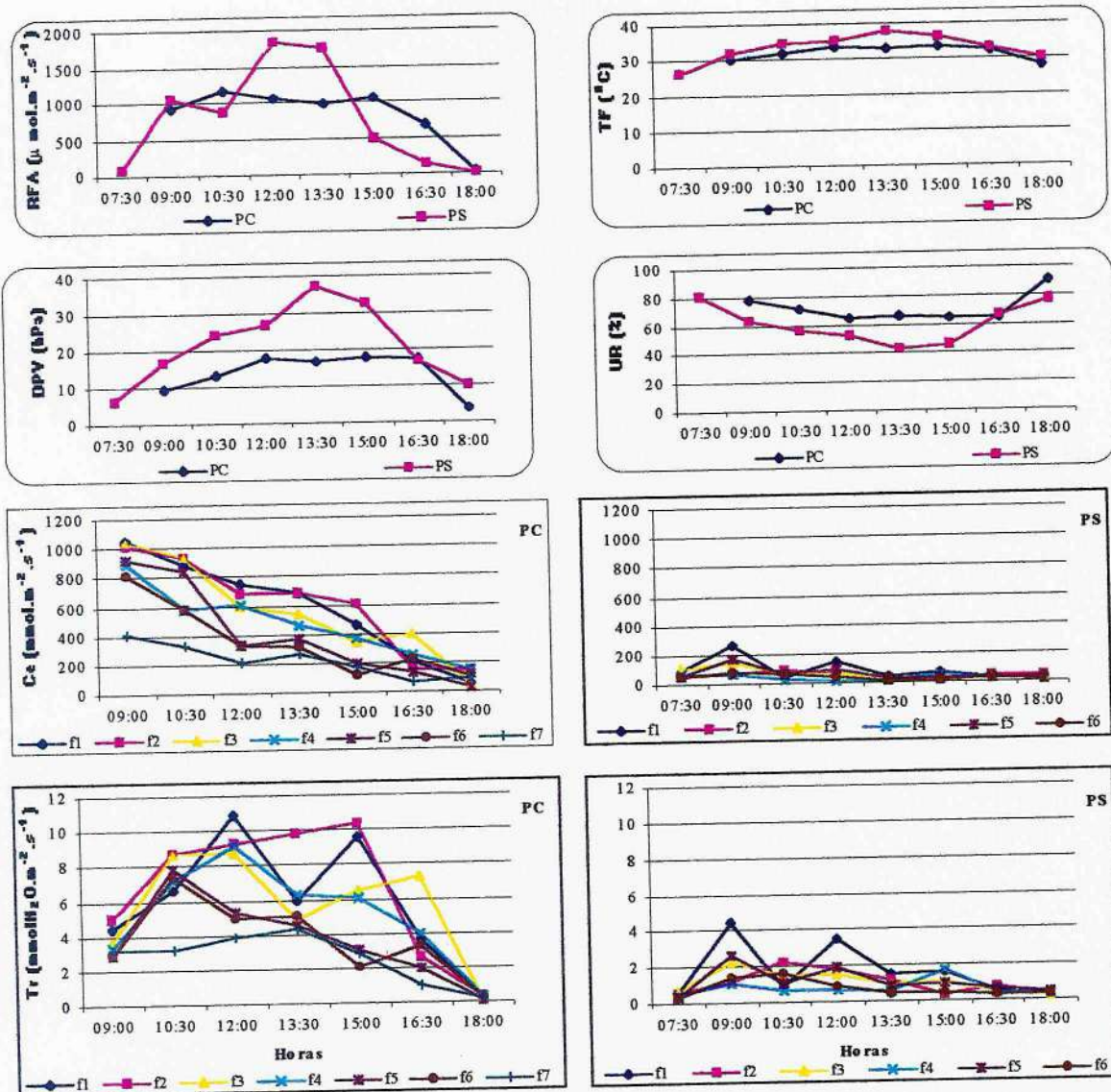


Figura 20 - Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “PA 0322” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/03.04.97) e seco (PS/20.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

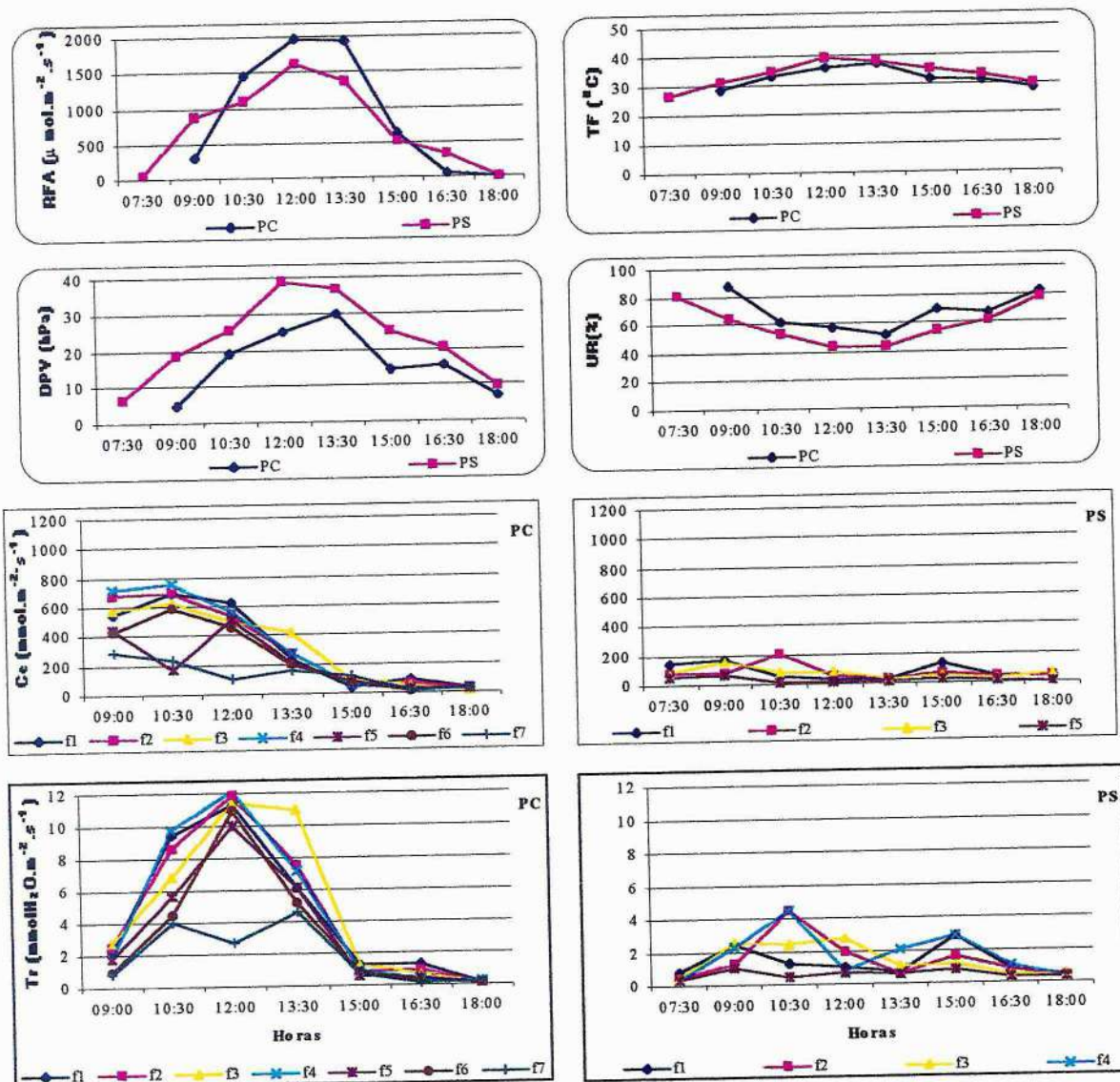


Figura 21– Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “PA 1203” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso(PC/16.04.97) e seco (PS/21.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

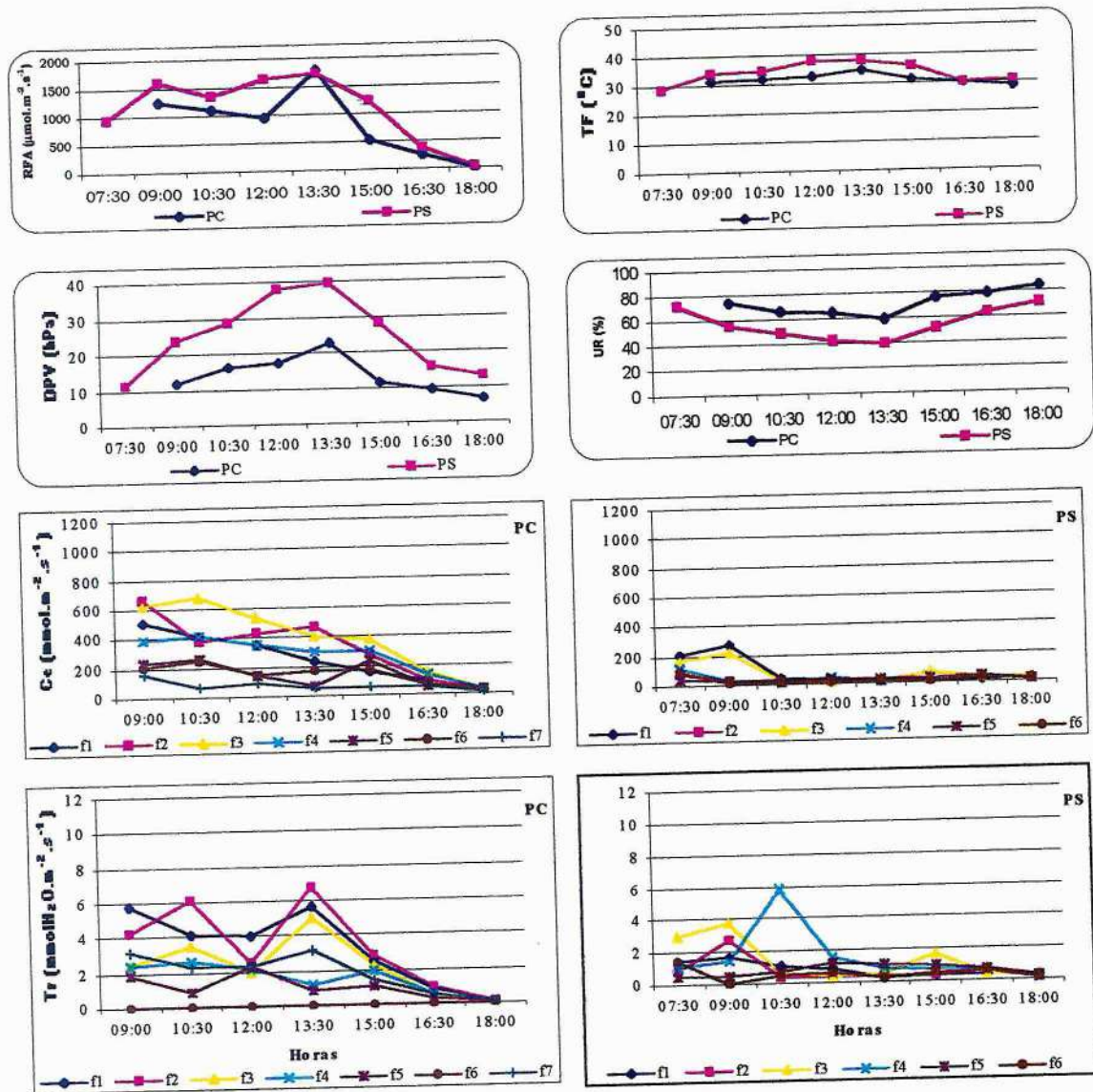


Figura 22 – Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “PV 0344” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/17.04.97) e seco (PS/20.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

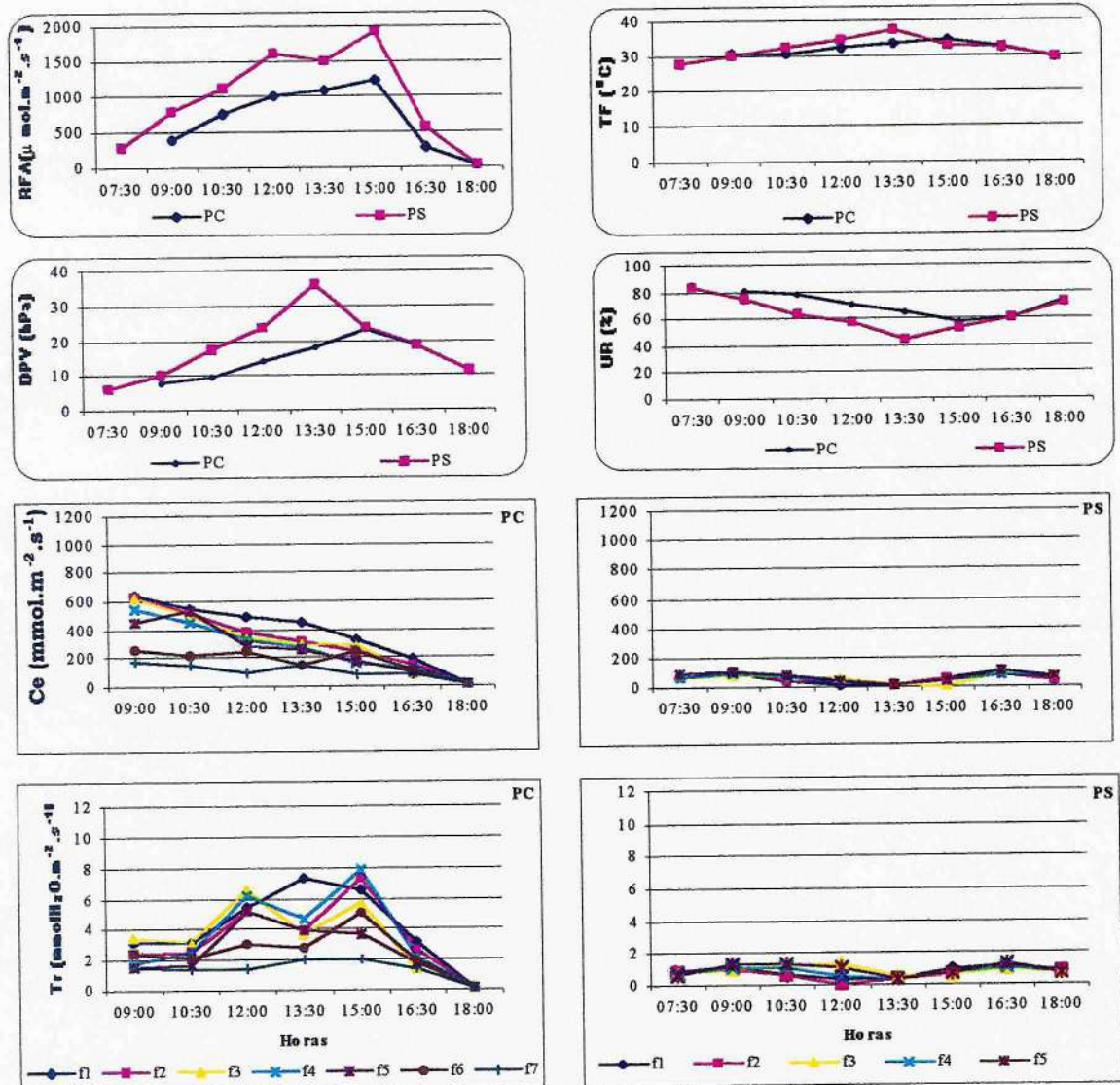


Figura 23– Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “yangambi” sob a influência do déficit de pressão de vapor, umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF) nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/30.04.97) e seco (PS/24.10.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

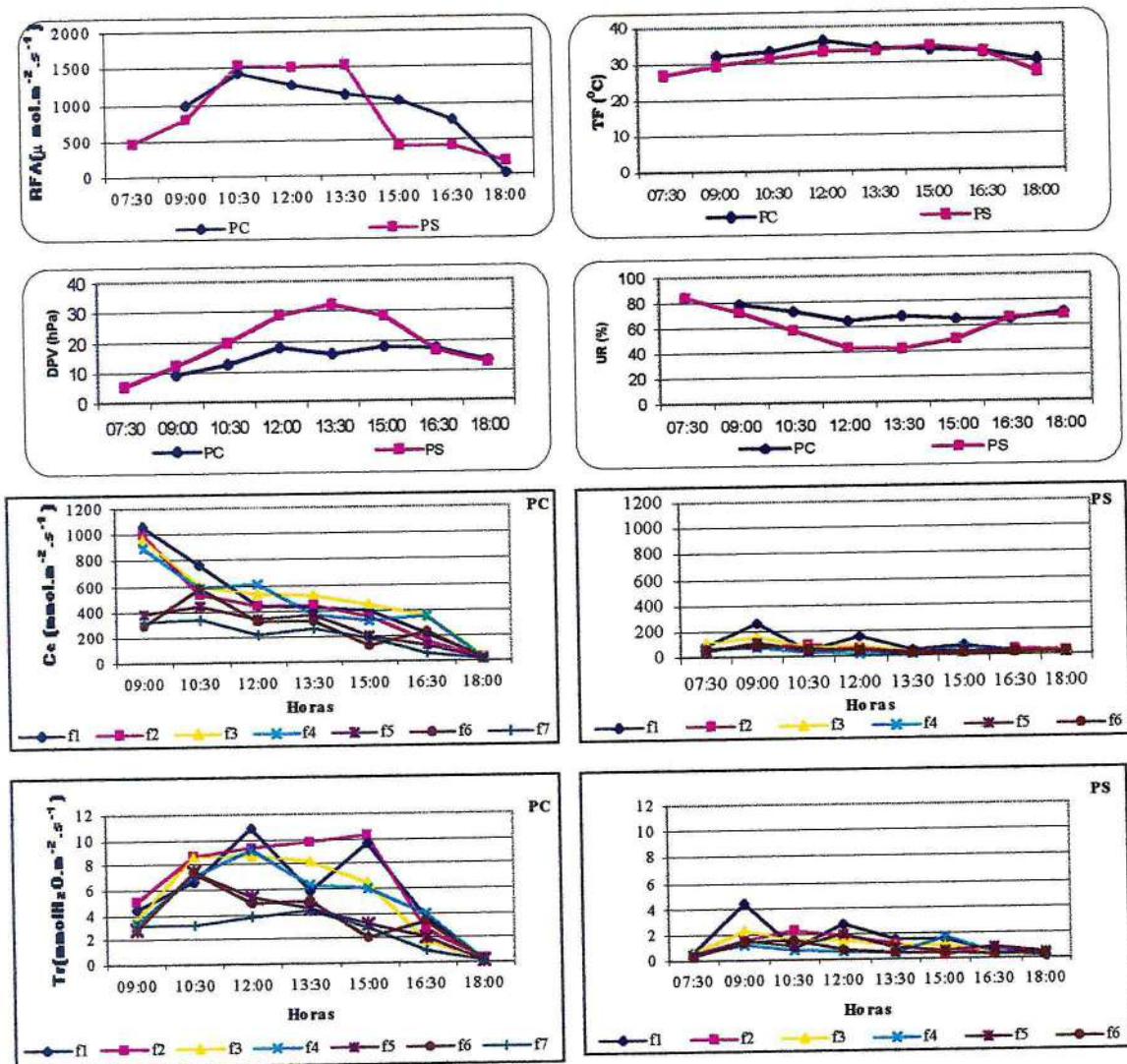


Figura 24- Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “maçã” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/15.05.97) e seco (PS/01.11.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

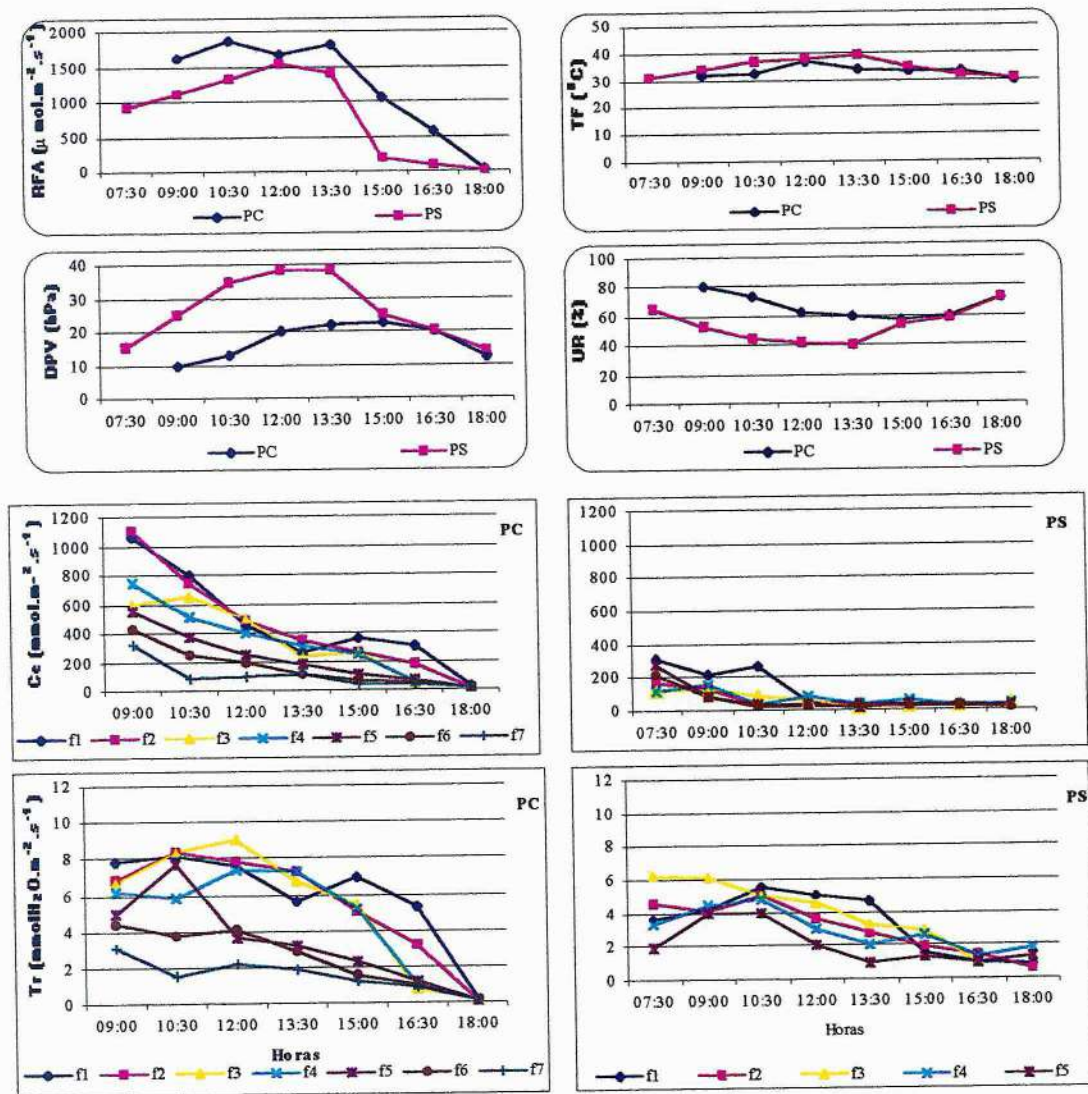


Figura 25– Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em folhas (f1 até f7) de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “Thap maeo” sob a influência do déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e da temperatura da folha (TF), nas condições agroecológicas dos períodos chuvoso (PC/27.05.97) e seco (PS/03.11.97) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

5.3.13.2 – Na Face Abaxial e Adaxial das Folhas, nas Condições do Período Chuvoso

Pela análise das figuras 26 e 27, observa-se que quase a totalidade da Tr e da Ce ocorre na face abaxial das folhas e que os estômatos da face adaxial pouco contribuem para o total da Tr e da Ce. Em relação a transpiração e a condutância estomática total, a Tr da face abaxial correspondeu 90% na “ouro da mata” e na “yangambi”, 91% na “thap maeo” e na “mysoure”, 92% na “maçã”, 93% na PA “1203”, 94% na “PV 0344” e 95% na “PA 0322”. A Ce correspondeu a 90% na “ouro da mata e “yangambi”, 91% na “thap maeo”, 93% na “mysoure”, 94% na “maçã” e na “PA 1203”, e 96% na “PA 0322” e na “PV 03 44”.

5.3.13.3–Em Plantas Resistentes e Suscetíveis ao mal do Panamá.

A figura 28 mostra que a Tr e a Ce só são influenciadas pelo ataque do mal do Panamá, quando as folhas já apresentam sintomas de amarelecimento . Mostra, ainda, a Tr e a Ce apresentam o mesmo comportamento em plantas sem sintomas, quer sejam resistentes (“yangambi”) ou suscetíveis (“maçã”) ao mal do Panamá.



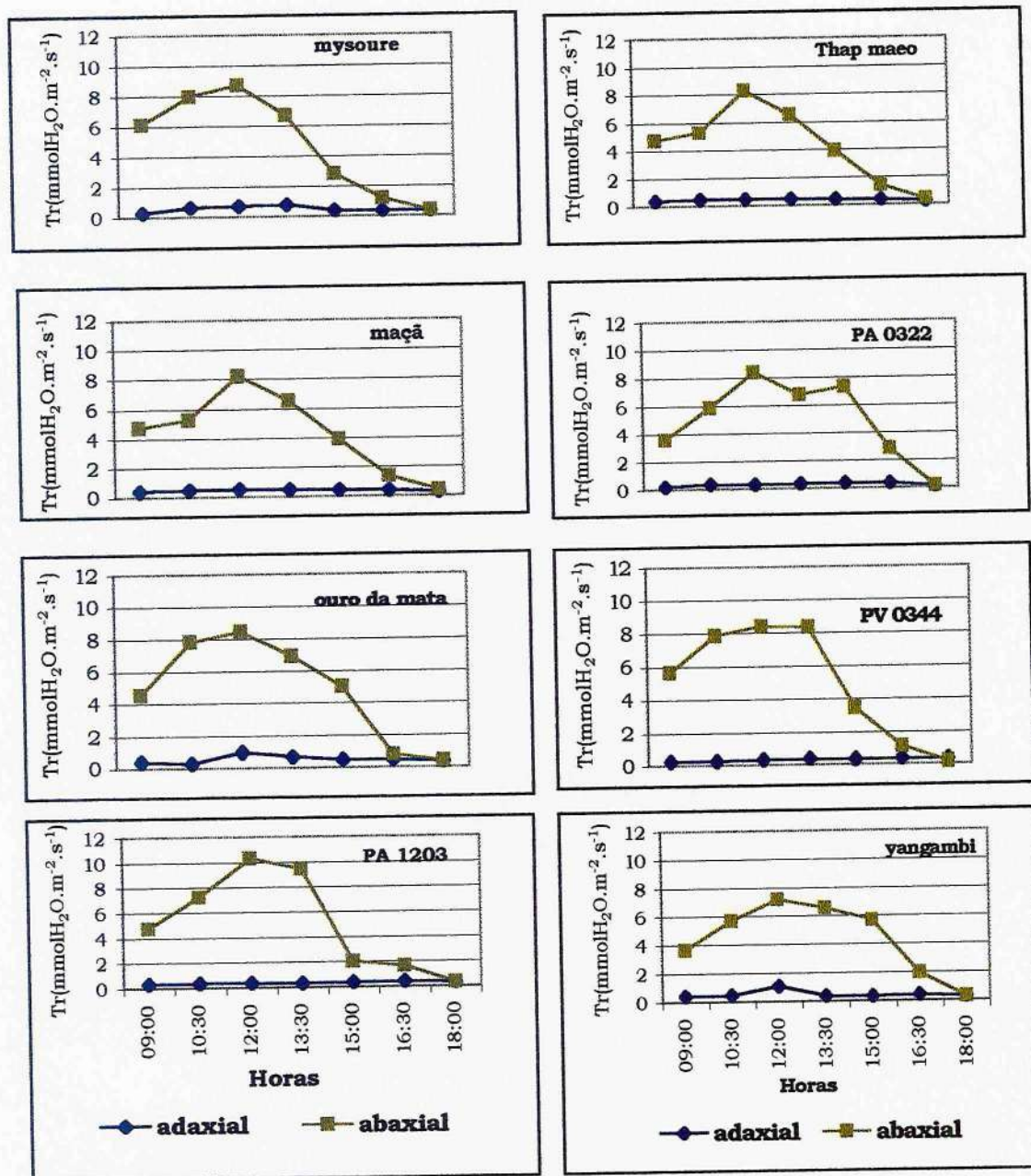


Figura 26 – Transpiração (Tr) nas faces adaxial e abaxial de folhas (folha 1, folha 2 ou folha 3 mais exposta a radiação solar) de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), nas condições do período chuvoso (17.04.1997) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

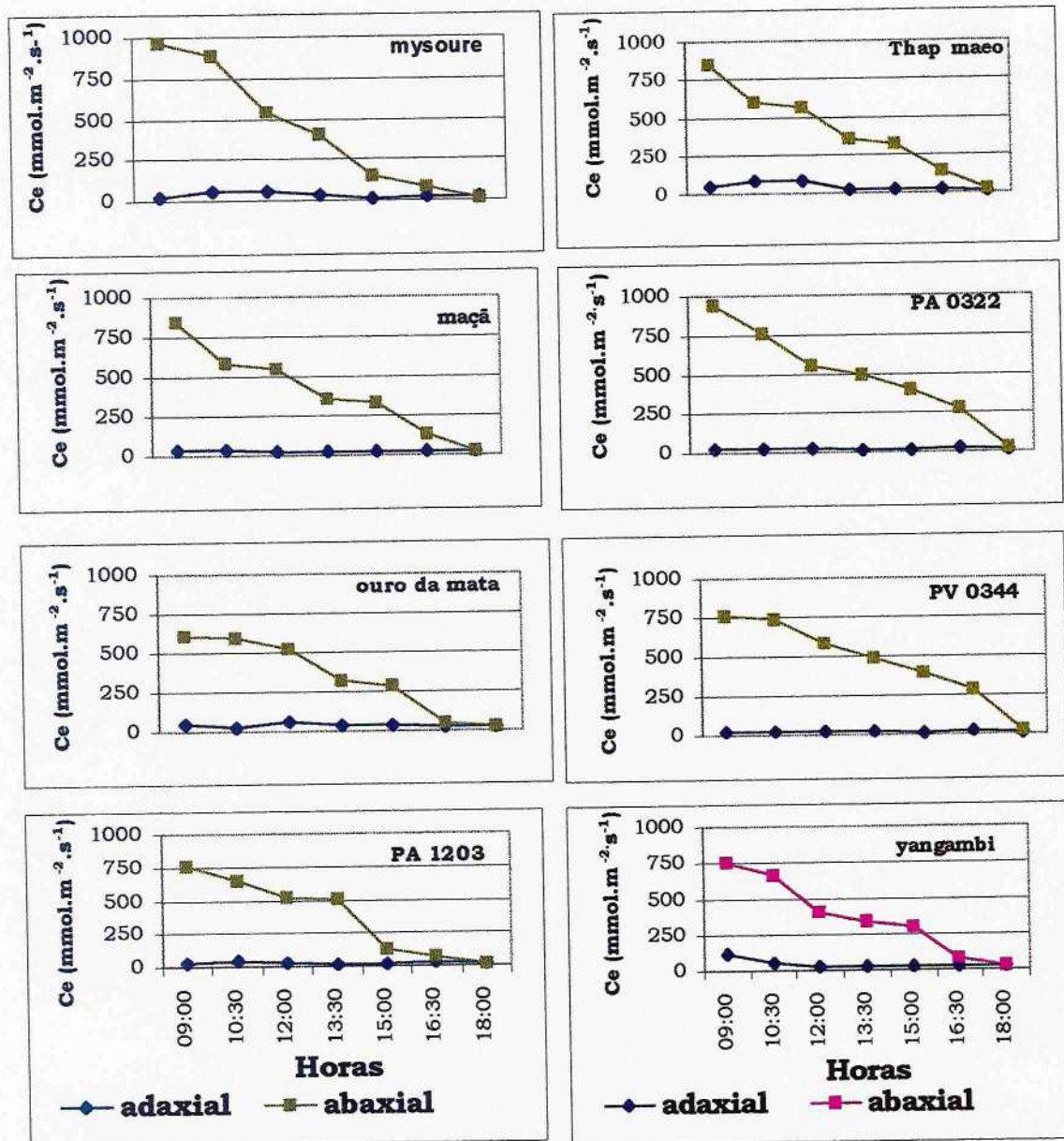


Figura 27 – Condutância estomática (Ce) nas faces adaxial e abaxial em folhas (folha 1, folha 2 ou folha 3 mais exposta a radiação solar) de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*) nas condições do período chuvoso (17.04.1997) da Amazônia Oriental brasileira. Média de quatro repetições.

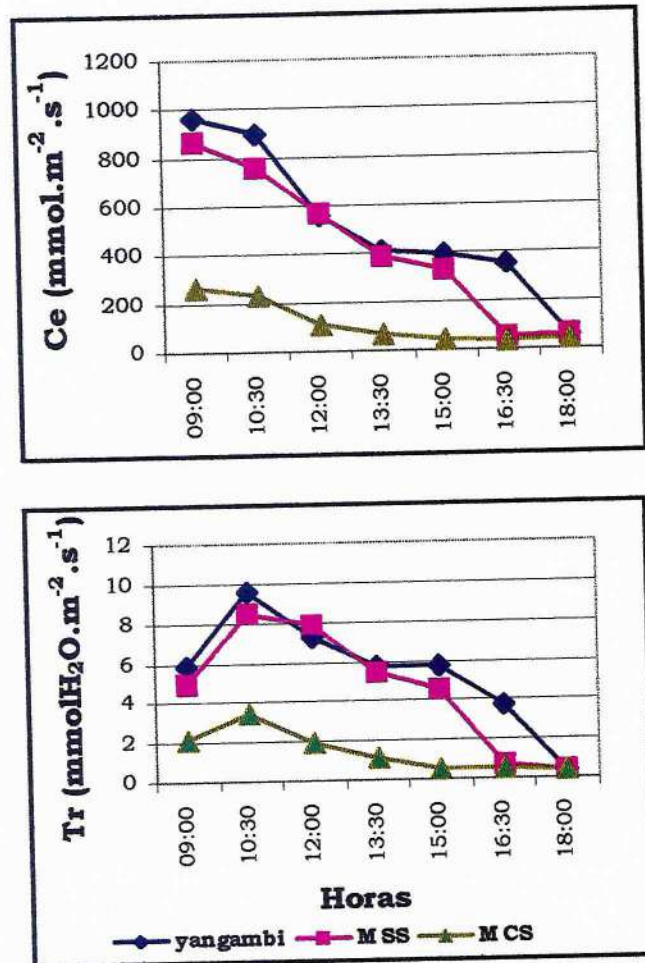


Figura 28 – Transpiração (Tr) e condutância estomática (Ce) em bananeiras (*Musa sp*) resistentes (“yangambi”) e suscetíveis (“maçã”), com sintomas (MCS) e sem sintomas (MSS) do mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f. sp. cubense*). Média de quatro repetições.

5.4- BIOQUÍMICOS

5.4.1 – Teores de Carboidratos Solúveis Totais e de Proteínas Solúveis em Bananeiras Sadias.

A tabela 11 mostra que a variação dos teores de carboidratos solúveis nas folhas de bananeiras, das cultivares testadas, foi maior no período chuvoso do que no período seco. Outrossim, no período seco, evidenciou-se um acúmulo significativo desses açúcares em relação as condições do período chuvoso. Nestas condições, as cultivares “thap maeo” e “yangambi” constituem o grupo que apresentou os maiores teores de carboidratos solúveis totais , enquanto que “PA 1203”, “PV 0344” , “PA 0322” e “ouro da mata” apresentaram menores teores desse composto . A “mysoure” foi equivalente tanto ao grupo das cultivares que apresentaram maiores teores, quanto àquele de menores teores de carboidratos solúveis. No período seco, a cultivar “thap maeo” apresentou em suas folhas teores de carboidratos solúveis, estatisticamente, superiores ao da cultivar “maçã”, quando analisados pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, entretanto, as demais cultivares tiveram teores de carboidratos solúveis iguais, estatisticamente, aos da “thap maeo” e aos da ‘maçã’.

Diferentemente dos teores de carboidratos solúveis, os teores de proteínas solúveis das cultivares estudadas tendeu a apresentar um comportamento uniforme, dentro do período chuvoso e

variável, no período seco. Além disso, os teores desse composto permaneceram, estatisticamente, inalterados entre os dois períodos climáticos. Nas condições do período chuvoso, todas as cultivares apresentaram os mesmos teores de proteínas solúveis, enquanto que no período seco, o grupo constituído pelas cultivares “yangambi” (28,82 $\mu\text{g/gMS}$), “ouro da mata” (27,92 $\mu\text{g/gMS}$), e “PA 0322” (26,30 $\mu\text{g/gMS}$), tiveram em suas folhas teores de proteínas solúveis mais elevados do que o grupo formado por “PV 0344” (22.12 $\mu\text{g/gMS}$), “PA 1203” (22.13 $\mu\text{g/gMS}$), e “mysoure” (23,38 $\mu\text{g/gMS}$) (tabela 12).

5.4.2 - Teores de Carboidratos Solúveis Totais e de Proteínas Solúveis em Bananeiras com Mal do Panamá.

Em plantas apresentando sintomas do mal do Panamá observou-se que houve redução apenas nos teores de carboidratos solúveis totais, quando se comparou amostras de folhas sem sintomas com folhas apresentando leve descoloração foliar (E1). Folhas no estágio avançado de amarelecimento apresentam teores de carboidratos e proteínas bem inferiores aqueles observados em E1.(tabela 13).

Tabela 11 – Teores de carboidratos solúveis totais e de proteínas solúveis totais em oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), nos períodos chuvoso e seco da Amazônia Oriental brasileira.

Cultivares	Teores de carboidratos solúveis ² (mg/g massa seca) ¹		Teores de proteínas solúveis ² (μ g/g massa seca) ¹	
	Período chuvoso	Período seco	Período chuvoso	Período seco
Maçã	11,67 ab A	17,02 a B	25,36 a A	25,09 abc A
Ouro da mata	11,94 ab A	20,95 ab B	27,12 a A	27,92 a A
Thap maeo	13,72 c A	22,42 b B	28,74 a A	24,95 abc A
PA 0322	11,71 ab A	19,04 ab B	25,42 a A	26,30 ab A
Mysoure	12,19abc A	21,31 ab B	24,81 a A	23,38 bc A
PV 0344	11,67 ab A	21,50 ab B	23,23 a A	22,12 c A
PA 1203	11,16 a A	20,94 ab B	24,97 a A	22,13 c A
Yangambi	12,75 bc A	18,24 ab B	27,13 a A	28,82 a A

¹ – Dados transformados para $x^{1/2}$. Médias de quatro repetições.

² – Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas na mesma coluna e maiúsculas na mesma linha não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($p= 0,05$)

Tabela 12- Teores de carboidratos solúveis totais e de proteínas solúveis totais em folhas de bananeiras (*Musa spp*) cultivar “maçã”, com e sem sintomas do mal do Panamá (*Fusarium oxysporum f. sp. cubense*), no período chuvoso

Tratamentos	Teor de carboidratos solúveis totais ² (mg/g pese seco) ¹	Teor de proteínas solúveis totais ² (µg/g peso seco) ¹
Folhas sem sintomas(E1)	12,66 a	25,07 a
Folhas com sintomas (E2)	9,22 b	27,28 a
Folhas com sintomas (E3)	3,86 c	17,14 b

¹ - Dados transformados para $x^{1/2}$. Médias de quatro repetições. E1- folhas sem sintomas; E2 – Folhas com leve descoloração e E3 – folhas intensamente amareladas
² – Médias seguidas pela mesma letra na mesma coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste F (p=0,05).

5.5- COMPONENTES DE PRODUÇÃO

5.5.1- Número de Pencas/Cacho e de Frutos/Penca

O número de pencas/cacho e o número de frutos/penca é variável entre as cultivares. As cultivares “thap maeo” (8,25 pencas/cacho) e “mysoure” (9,48 pencas/cacho) apresentaram maior número de pencas/cacho, quando comparadas com as demais cultivares (tabela 13)

Tabela 13- Número médio de pencas/cacho e de frutos/penca em oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*), obtidos em três anos de produção.

Cultivares	Nº de pencas/cacho	Nº de frutos/penca
PV 0344	5,29 a	12,12 ab
Ouro da mata	5,92 a	12,58 ab
PA 1203	6,03 a	11,23 a
Yangambi	6,18 a	16,90 c
PA 0322	6,37 a	11,42 a
Thap maeo	8,25 b	16,09 c
Mysoure	9,48 b	14,93 b

1- Médias de quatro repetições.

Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas na coluna, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($p=0,05$)

5.5.2- Produtividade (Kg/ha/ano)

Pela tabela 14, verifica-se que no ano de 1996, apenas a cultivar maçã, severamente atacada pelo mal do Panamá, apresentou baixa produtividade quando comparada com as demais cultivares. Entre as cultivares introduzidas apenas a “thap maeo”, com uma

produtividade anual de 9,23 ton/ha, mostrou diferença significativa em relação a “PA 0322” com 12,43 ton/ha .

No ano de 1997, as cultivares “thap maeo” , “mysoure”, “ouro da mata” e “yangambi” com 4,17 ton/ha, 3,76 ton/ha, 6,34 ton/ha e 3,76 ton/ha, respectivamente, tiveram suas produtividades significativamente menores do que “PA 0322” (11,78 ton/ha), “PV 0344” (10,50 ton/ha) e “PA 1203” (12,46 ton /ha) que tiveram, estatisticamente, pelo teste de Tukey a nível de 5% de probabilidade, a mesma produção anual/ha.

Em 1998, a cultivar “PA 0322”, com produtividade de 15,67 ton de cachos/ha destacou-se das demais. Entretanto, “thap maeo” com 4,17 ton/ha e “ouro da mata” com 3,67 ton/ha apresentaram, significativamente, menores produtividades do que todas as outras cultivares consideradas como resistentes ao mal do Panamá. Entre as de menores e a de maior produtividade a “mysoure” (10,30 ton/ha), apesar de estatisticamente apresentar a mesma produtividade da “PA 1203” (8,81 ton/ha) e “PV 0344” (9,07 ton/ha) apresentou uma produtividade equivalente a da “yangambi” (11,45 ton/ha).

Das cultivares estudadas, apenas “PA 1203” e a “PA 0322” mantiveram produtividade, até certo ponto estável, durante os três anos de coleta de dados, sendo que a “PA 1203” teve tendência de reduzir a produtividade no terceiro ano de colheita de frutos, enquanto a “PA 0322” apresentou tendência de aumenta-la.

Tabela 14 – Produção de frutos de oito cultivares de bananeiras (*Musa spp*) , durante os anos de 1996 a 1998, em solo artificialmente infestado com *Fusarium oxysporum f.sp. cubense*, nas condições agroecológicas da Amazônia Oriental brasileira.

Variedades	Produção (ton/ha/ano) ¹		
	1996	1997	1998
Maçã	2,90 a	****	****
Thap maeo	9,23 b	4,17 a	3,97 a
PA 1203	9,52 bc	12,46 b	8,81 b
Mysoure	10,32 bc	3,76 a	10,30 bc
PA 0344	11,03 bc	10,50 b	9,07 b
Ouro da mata	11,21 bc	6,34 a	3,67 a
Yangambi	11,22 bc	3,76 a	11,45 c
PA 0322	12,43 c	11,78 b	15,67 d

2- Médias de quatro repetições.

Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas na coluna, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey (p=0,05)

6. DISCUSSÃO

A respeito da reação de resistência das bananeiras ao mal do Panamá (tabela 5; pg. 88 e figura 5; pg. 87), a cultivar “maçã” foi intensamente atacada por *F. oxysporum f. sp. cubense* já no primeiro ano de plantio (1996) com 78% das touceiras infectadas, refletindo grandemente na produção de cachos (2,90 ton./ha) (tabela 14; pg. 133). No segundo ano (1997) atingiu 100% das touceiras, cessando, a partir daí, a produção de frutos, apesar de haver emissão de perfilhos. A cultivar “thap maeo”, durante os três primeiros anos de avaliação do mal do Panamá, em condições de campo, apresentou resistência ao *F. oxysporum f. sp. cubense*, contudo, esta foi quebrada no quarto ano, quando se constatou que houve infecção em 62 % das touceiras, com média de severidade de ataque no rizoma de 3,8 (tabela 5; pg. 88). As características de resistência ao mal do Panamá apresentadas por “PA 0322”, “PV 0344”, “mysoure”, “yangambi” e “ouro da mata” também foram observadas em outras condições brasileiras (Cordeiro *et al.*, 1991, 1993; Ventura, 1994).

Apesar do patógeno ter tido crescimento com características culturais uniformes no meio K2-modificado (figura 6; pg. 90), estas foram distintas dos padrões diferenciadores das raças 1 e 4 encontradas por Sun *et al.* (1978). Em meio DBG (figura 6; pg. 90) as características do crescimento micelial do patógeno foi muito

heterogênea, mesmo trabalhando-se com culturas monospóricas, impossibilitando que fossem realizados estudos comparativos para a diferenciação das raças. Portanto, a utilização de meios de culturas especiais para a separação de raças fisiológicas de *F. oxysporum f. sp. cubense* parece depender das características genéticas dos isolados e do ambiente onde sobrevive, e que as características culturais de *F. oxysporum f. sp. cubense* sobre o meio K₂ ou DBG não são suficientes para distinguir a raça 1 da 4. Resultados semelhantes foram encontrados por Chuang & Lee (1995) que, após estudos com 118 isolados do fungo, verificaram que colônias de progênies oriundas de culturas monospóricas variaram com muita frequência quando cultivadas em meio K-2 ou DBG e que o cultivo do fungo em meio DBG sob condições de luz e de escuro formaram diferentes tipos de colônias.

A caracterização de isolados de *F. oxysporum f. sp. cubense* em raças é difícil. Entretanto, a determinação de raças de um isolado pode, frequentemente, ser feita em campo, pela reação de bananeiras a doença, através de cultivares diferenciadoras plantadas em solos infestados (Sun & Su, 1984); mesmo assim, os resultados podem ter aferições equivocadas porque a variabilidade de *F. oxysporum f. sp. cubense* são inerentes as condições de um dado local e/ou do material de estudo usado em um dado plantio (Stover & Buddenhanger, 1986; Su *et al.*, 1986)

Como não se conhece o estágio sexual de *F. oxysporum f. sp. cubense*, a heterocariose pode desempenhar um importante papel

na determinação da diversidade genética em diferentes populações desse fungo (Puhalla, 1985), entretanto o potencial da interação genética entre os isolados do fungo para ocorrer a heterocariose é limitada (Ploetz & Correl, 1988). A variabilidade genética de *F. oxysporum f. sp. cubense* foi observada em estudos de grupos de variabilidade vegetativa (Ploetz & Correl, 1988; Jones, 1995) e de DNA (Jones, 1995). Isolados do mesmo grupo de compatibilidade vegetativa, freqüentemente, apresentam os mesmos atributos biológicos, fisiológicos e patológicos (Caten & Jinks, 1966).

A raça 1 de *F. oxysporum f. sp. cubense* pode causar infecção em cultivares do sub grupo Cavendish, tidas como resistentes a esta raça, em condições inadequadas de suprimento ou balanceamento de nutrientes no solo (Stover & Malo, 1972; Perez *et al.*, 1983; Su *et al.*, 1986). Além dos fatores intrínsecos, governados geneticamente pela população dos patógenos, os fatores ambientais em interação com os genótipos podem concorrer para o aparecimento do mal do Panamá em cultivares resistentes, pois os aspectos físicos e químicos do solo são considerados de fundamental importância no mecanismo de resistência de bananeiras a *F. oxysporum f. sp. cubense* (Alvarez *et al.*, 1981; Cordeiro, 1988). Estes fatores podem ter contribuído para a reação de suscetibilidade da "PA 1203" nas condições de Cruz das Almas-BA (Cordeiro *et al.*, 1993) em contraste com a reação de resistência manifestada até o quarto ano do plantio

nas condições da mesoregião metropolitana de Belém – PA, onde foi desenvolvida a presente pesquisa.

Como raças de diferentes regiões geográficas podem apresentar diferentes genes de virulência (Stover & Budenhanger, 1986; Su *et al.*, 1986), e que cultivares do sub-grupo Cavendish podem ser infectadas pela raça 1 em condições inadequadas de suprimento ou balanceamento de nutrientes e, considerando-se que a infestação do solo foi feita com rizomas infectados da cultivar “maçã”, que se mostrou altamente suscetível a raça 1, pode-se afirmar que a raça predominante no estado do Pará seja a raça 1 e que, a quebra de resistência da “thap maeo” pode ser atribuída a problemas decorrentes do balanço nutricional e não do surgimento de uma nova raça do patógeno.

A taxa fotossintética líquida em bananeiras apresentando folhas com sintomas do mal do Panamá (figura 17; pg. 113) decresceu 67% em relação a apresentada por plantas com rizomas infectados, mas sem apresentar sintomas nas folhas, evidenciando que a fotossíntese só é afetada pelo mal do Panamá após a degradação das clorofilas *a* e *b*, pois a densidade estomática é a mesma em plantas sadias e doentes, da mesma cultivar, sendo, portanto, a densidade estomática é controlada geneticamente (tabela 8; pg. 108).

Tanto o conteúdo de clorofila *a* quanto o da clorofila *b* foi reduzindo com a evolução dos sintomas secundários (tabela 10; pg. 112). Contudo, a razão clorofila *a*/clorofila *b* por não ter sido alterada

demonstra que as unidades fotossintéticas vão sendo destruídas com o avanço da doença, pois o efeito destrutivo é sobre toda a unidade fotossintética, e não somente parte dela (clorofilas por exemplo), o que pode ser demonstrado pelo constante valor da razão Cl_a/Cl_b , em torno de 1,5, durante o avanço da clorose foliar (tabela 10; pg. 112), em decorrência da ação do patógeno.

Como resultado da infecção causada por *F. oxysporum f.sp. cubense*, os vasos perdem a capacidade de condução, resultando na senescência precoce das folhas, iniciando-se sempre pelas folhas mais velhas. Geralmente a senescência das folhas está associada com a redução dos teores de clorofilas, proteínas e certos hormônios, acompanhados pelo decréscimo da fotossíntese (Aslam *et al.*, 1977; Kennedy e Jhonson, 1981; Imai *et al.*, 1982; Anderson e Brodbeck, 1988). Em folhas senescentes de cajú (*Anacardium occidentale*) o baixo conteúdo de clorofila está associado com a baixa fotossíntese (Schaper e Chacko, 1993). O declínio da fotossíntese (figura 17; pg. 113), da Tr, da Ce (figura 28; pg. 126) e do conteúdo de clorofilas (tabela 10; pg. 112) em bananeiras apresentando sintomas secundários do mal do Panamá indicam que a folha senesce precocemente e pode estar associado com perdas de ácidos nucleicos e proteínas (Leopold e Kriedemann, 1975). Em folhas de ervilhas o decréscimo da atividade fotossintética está associado com mudanças nas enzimas fotossinteticamente ativas (Smillie, 1962). Mudanças semelhantes também foram observadas em folhas de trigo quando as reações de

carboxilação variaram mais que as reações fotoquímicas durante o processo de senescência foliar (Osman e Milthorpe, 1971).

O déficit de pressão de vapor (DPV) (figuras 18-25; pg. 115-122) e o potencial hídrico do solo (tabela 6-7; pg. 91-92) devem ter contribuído para que, a mesma cultivar, apresentasse diferentes respostas, em relação a T_r e a C_e (figuras 18-25; pg. 115-122), nos períodos chuvoso e seco, pois nas condições do período chuvoso, as maiores taxas transpiratórias foram observadas entre as 12:00 horas e as 13:30 horas e a C_e decresceu a partir das 9:00 horas, enquanto no período seco as maiores taxas transpiratórias foram observadas no horário das 9:00 às 12:00 horas e C_e decresceu a partir das 7:30 horas (figuras 18-25; pg. 115-122).

O comportamento diferencial entre folhas de bananeiras de diferentes idades em todas as cultivares testadas observadas pela progressiva redução da atividade fisiológica de T_r e C_e , a partir da folha 5, no período chuvoso e da folha 4, no período seco, também foram observadas para a T_r e C_e , em bananeiras, por outros pesquisadores, nas condições de verão da região subtropical (Robinson e Bower, 1988; Kallarackal *et al.*, 1990; Robinson *et al.*, 1992 e Eckstein e Robinson, 1995). Estes pesquisadores verificaram que, estando o solo na capacidade de campo, a maior atividade fisiológica ocorre desde a primeira folha completamente aberta até a f5 e que não houve diferenças entre a T_r e C_e da porção apical, mediana e basal, indicando que qualquer parte do limbo foliar pode ser utilizada para mensurações

desses parâmetros. As prováveis causas dessa queda da atividade fisiológica podem estar associadas a senescência natural das folhas (Schaper e Chako, 1993), a redução da função estomática (Turner, 1991) ou a alterações no balanço fonte/dreno em folhas maduras (Flore & Lakso, 1989) e ao sombreamento da mesmas.

A drástica redução da atividade fisiológica, medida pela Tr e Ce, observadas no período seco (figuras 18-25; pg. 115-122), quando comparadas com o período chuvoso (figuras 18-25; pg. 115-122), pode ser diretamente atribuída a umidade do solo, porquanto no período seco a disponibilidade de água no solo, na data das mensurações, foi sempre de 0% (tabela 7; pg. 92), enquanto nas condições do período chuvoso foi de 100% (tabela 6; pg. 91). O potencial hídrico do solo influenciou a Tr e Ce por ser uma das variáveis que regula o potencial de água da folha ou pela mudança nos teores de fitormônios produzidos pelas raízes em resposta a desidratação do solo (Gollan et al, 1985; Davies *et al.*, 1986; Schulze, 1986; Turner, 1991) ou, ainda, devido o aumento da compactação do solo (Masle e Pasióra, 1987), pois mesmo mantendo-se alto o potencial de água nas folhas a Ce decresce com o decréscimo da umidade do solo (Gollan *et al.*, 1986)

A redução da área foliar total (figura 13; pg. 103) de 51,56% na “maçã”, 30,80% na “ouro da mata”, 46,53% na “PA 0322”, 39,81% na “mysoure”, 35,72% na “PA 0322”, 44,82% na “PV 0344”, 35,23% na “thap maeo” e 45,55% na “yangambi” observada, do período chuvoso para o período seco, pode ser atribuído, principalmente, a escassez de

água do solo, porquanto, no período chuvoso, o mesmo apresentava grande disponibilidade de água, enquanto no período seco atingiu o ponto de murcha, o que influenciou na redução do número de folhas normais (figura 11; p. 99) e, por consequência, na área foliar total (figura 13; pg. 103). Dessa maneira, no período seco amazônico, todas as cultivares de bananeiras estudadas sofreram graves alterações em seu comportamento fisiológico.

A redução progressiva do conteúdo relativo de água (CRA) das folhas de bananeiras (figura 16; pg. 109), das 7:30 horas (98,20% no período chuvoso a 95% no período seco), até as 12:00 no período chuvoso (CRA=85,99%) e as 13:30 horas, no período seco (CRA=86,74%) e a lenta recuperação do potencial hídrico das folhas verificadas a partir desses horários, influenciou a C_e pelo fechamento parcial dos estômatos a partir do aumento do DPV (figuras 18-25; pg. 115-122), muito embora, com a redução da umidade relativa do ar, a T_r continuasse a aumentar até certo limite. Mesmo assim, a recuperação do CRA das folhas de bananeiras (figura 16; pg. 109), durante à tarde, não influenciou a T_r e C_e , pois estas continuaram decrescendo até às 18:00 horas (figuras 18-25; pg. 115-122). A redução do CRA (figura 16; pg. 109) indica um aumento no estresse de água nos tecidos foliares em virtude da alta demanda evaporativa, promovida pelo aumento do DPV (figuras 18-25; pg. 115-122). O principal fator limitante de T_r e C_e foi, provavelmente, o baixo potencial de água na folha devido aos mecanismos de condutividade de água que não acompanham a alta

demanda evaporativa ou devido a qualquer limitação do potencial de umidade do solo (Ekstein e Robinson, 1995). Quanto a este último aspecto, o déficit hídrico do solo verificado no período seco (tabela 7; pg. 92) foi o maior responsável pela drástica redução de Tr e Ce (figuras 18-25; pg. 115-122), pois este fator edáfico foi determinante para os baixos CRA das folhas encontrados no referido período (figura 16; pg. 109).

A recuperação mais rápida do CRA das folhas no período chuvoso, em relação ao período seco, pode ser devido que, neste período seco, a água drenada para as folhas mais novas, deve ter sido transportada dos tecidos de reserva, especialmente do pseudocaule (cerca de 95% de água), porquanto o solo não dispunha de água disponível, enquanto no período chuvoso o solo dispunha de grande reserva de água. Em solo seco, há evidências de que as raízes que aí se desenvolvem, sintetizam ácido abscísico (ABA) que é transferido para as folhas pela corrente transpiratória (Zhang *et al.*, 1987) influenciando no mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos (Davies e Zhang, 1991; Hartung, 1983; Anderson *et al.*, 1994) e na queda prematura das folhas (Agrios, 1997). Assim, a menor atividade fisiológica das bananeiras, verificada pela Tr e Ce (figuras 18-25; pg. 115-122), o menor número de folhas normais (figura 11; pg. 99), a redução da área foliar total (figura 13; pg. 103) e o comportamento do CRA das folhas (figura 16; pg. 109), verificados no período seco, pode ser atribuído, principalmente, ao baixo potencial hídrico do solo (tabela 7; pg. 92).

A consequência da desidratação das raízes em solo seco é a síntese de ABA mais rapidamente do que em tecidos túrgidos, resultando no aumento da concentração de ABA no lúmen dos vasos do xilema, constituindo no sinal enviado às folhas (Davies e Zhang, 1991) que através dos receptores externos das células guardas do estômatos responde a concentração do ABA transportado via apoplasto (Hartung, 1983; Schwartz *et al.*, 1994) reduzindo o turgor das células guardas, levando ao fechamento dos estômatos (Assmann, 1993), possibilitando a manutenção do potencial de água do caule, apesar da redução da disponibilidade de água do solo (Wilkinson *et al.*, 1998).

Tanto no período chuvoso quanto no período seco o DPV influenciou a Tr e a C_e (figuras 18-25; pg. 115-122) e, de um modo geral, os DPV dos diferentes horários do período seco foram maiores do que os do período chuvoso. Os maiores valores de C_e medidos no início da manhã (9:00 horas no período chuvoso; 7:30 horas no período seco) coincidiram com alta umidade relativa do ar e com baixo DPV, enquanto das 12:00 horas às 13:30 horas a baixa C_e coincidiu com alto DPV, alta RFA, alta temperatura da folha e baixa umidade relativa do ar (figuras 18-25; pg. 115-122). Estes padrões diurnos de Tr e C_e foram também encontrados, em bananeiras, por Chen (1971), Ke (1979), Robinson e Bower (1988) e Eckstein e Robinson (1995). Robinson e Bower (1988) atribuíram o aumento de Tr durante a manhã ao aumento do DPV e o decréscimo durante a tarde ao estresse hídrico causado pelo aumento da intensidade do DPV. Mesmo o estômato se abrindo e fechando

parcialmente durante as primeiras horas da manhã, a Tr continua crescendo devido ao aumento do DPV, o qual induz uma maior transferência de calor da folha para a atmosfera (Eckstein e Robinson, 1995).

A Tr pára de aumentar somente pela parte da tarde, indicando que a transferência de vapor d'água da folha para o meio externo foi se tornando limitante pelo fechamento dos estômatos. A transferência de vapor d'água para a atmosfera pode ter causado a desidratação do tecido foliar (menor CRA)(figura 16; pg. 109) ou das células guardas (Kramer, 1983; Sams e Flore, 1982). Por outro lado, isto pode ser devido a redução do potencial de água na folha resultante da redução do potencial de água do solo ou mesmo da raiz (Schulze, 1986) e que o baixo CRA da folha tem sido mais correlacionado com o DPV do que somente com a temperatura (Turner e Lahav, 1983)

O DPV parece ser o parâmetro climático que mais influência exerce no fechamento dos estômatos. Nas condições do período seco, às 7:30 horas, o DPV foi sempre superior àquele registrado, às 9:00 horas, no período chuvoso e, em ambos os períodos, o aumento da demanda atmosférica avaliado pelo DPV reduz C_e e promove, até certo limite, o aumento de Tr (figuras 18-25; pg. 115-122). Associado a isto, o CRA das folhas no período seco, durante quase todo o tempo diurno, foi inferior àqueles observados no período chuvoso. Assim, a interação do déficit hídrico do solo (tabela 7; pg. 92), o menor conteúdo relativo de água das folhas (figura 16; pg. 109) e o maior DPV proporcionaram significativa

redução da T_r e C_e no período seco, fazendo com que a planta restringisse, ao máximo, a perda de água das folhas para o meio ambiente tendo, como consequência, um leve aumento da temperatura foliar (figuras 18-25; pg. 115-122).

A verificação do decréscimo na dissipação calorífica que acompanha a transpiração, quando as folhas são submetidas a um aumento de RFA, estimula o fechamento dos estômatos e o consequente aumento de temperatura das folhas, podendo o efeito desse processo fazer com que se acelere a respiração, conduzindo à planta a um maior gasto de carboidratos e, conseqüentemente, a redução de massa seca (Kozlowski, 1992). Como, nos períodos chuvoso e seco, a velocidade de emissão foliar comportou-se de forma semelhante em todas as cultivares de bananeiras estudadas (figura 8; pg. 96), presumivelmente, no período seco, a aceleração do processo respiratório tenha sido determinante para a redução da massa seca, pois, nesse período, houve acentuada redução do número de folhas normais (figura 11; pg. 99) e da área foliar total (figura 13; pg. 103).

O mais importante efeito do solo seco sobre as atividades fisiológicas das plantas, provavelmente, esteja relacionado com a redução ou paralisação do crescimento do sistema radicular (Caldwell e Camp, 1974; Davies *et al.*, 1986; Fernandez e Caldwell, 1984). A biomassa total da raiz parece aumentar com um estresse médio de água (Schulze, 1986) mas decresce com a seca progressiva (Nagarajah e Schulze, 1983). A mudança na atividade do sistema radicular tem um

efeito na síntese e liberação dos fitormônios, em particular as citocininas, que são biosintetizadas no meristema ativo, tendo o ABA e as citocininas, grande importância em controlar a assimilação e a condutância estomática sob condições de seca. Desta maneira, o estômato responde diretamente o sinal das raízes sob condição de solo seco e parece que este sinal está relacionado com a atividade metabólica envolvendo a produção de fitormônios pelas raízes (Schulze, 1986).

A Tr e a Ce das faces abaxial e adaxial de folhas de bananeiras (figuras 26-27; pg. 124-125), foram sempre maiores na face abaxial do que na adaxial, em virtude da maior densidade estomática (figura 15; pg. 107). Reduzida atividade fisiológica da face adaxial em relação a face abaxial em bananeiras foi também observada por Brun (1961) e Ke (1979) e diferenças na densidade estomática entre cultivares de bananeiras foram também reportadas por Robinson *et al.* (1993) e Eckstein e Robinson (1995). Entretanto, a maior sensibilidade dos estômatos da face abaxial à luz parece ser um fenômeno amplamente distribuído que ocorre em muitas espécies vegetais (Turner, 1969).

A Tr e a Ce, em folhas de bananeiras com e sem sintomas do mal do Panamá (figura 28; pg. 126), só foram influenciadas pela ação do patógeno quando as plantas com rizomas infectados apresentaram os sintomas da doença nas folhas. A progressiva invasão do patógeno nos vasos condutores da seiva bruta e o posterior avanço dos mesmos no parênquima, causa necrose vascular, inativando-os. Isto impede ou limita o transporte da água do solo para as folhas, ocasionando a

murcha (Nunes, 1987; Agrios, 1997). A taxa transpiratória em plantas infectadas por patógenos vasculares, antes da manifestação dos sintomas, é semelhante àquela observada em plantas saudáveis, mas a T_r e a C_e diminuí sensivelmente com a evolução dos sintomas secundários das doenças vasculares (Duniway e Slatyer, 1971; Harrison, 1971). Desta maneira, as toxinas licomarasmina e ácido fusárico, produzidas por *F. oxysporum f.sp. cubense* (Misaghi, 1982; Agrios, 1997) parecem não influenciar diretamente nos mecanismos de abertura e fechamento dos estômatos, como observados no presente trabalho. Ao contrário, a toxina fusicoccina produzida por *Fusicoccum amygdali*, ao ser transportada pela corrente transpiratória, até as folhas, promove a abertura constante dos estômatos (Ballio, 1972; Pascholati, 1995; Agrios, 1997). Entretanto, o AIA produzido por *F. oxysporum f.sp. cubense*, bem como, o produzido pela planta em resposta a infecção causada pelo fungo (Agrios, 1997) pode ter sido responsável pela degradação das clorofilas *a* e *b*, induzindo a senescência precoce das folhas das plantas infectadas.

Quanto as variáveis bioquímicas, os aumentos significativos nos teores de carboidratos solúveis totais encontrados do período chuvoso para o período seco (tabela 11; pg. 129), foram resultantes da acumulação ativa desses compostos. O que se observou no presente estudo foi um lento e progressivo déficit de água do solo, do período chuvoso para o período seco, pois a precipitação pluviométrica em março do ano de 1997 atingiu cerca de 508 mm, passando para cerca

de 270 mm em maio, 105 mm em agosto, 28 mm em setembro e apenas 6,9 mm em outubro o referido ano (tabela 1; pg. 59).

As respostas dos estômatos ao potencial de água da folha depende da espécie, da velocidade de desenvolvimento do estresse e da adaptação das plantas ao déficit hídrico do solo (Turner, 1986). Quando a taxa de desenvolvimento do estresse é lenta, a C_e , na maioria das espécies de plantas, decresce quase linearmente com o potencial de água das folhas, enquanto uma imediata resposta é observada, em plantas, onde o desenvolvimento do estresse é rápido (Turner, 1986). Além disso, quando o desenvolvimento do estresse é lento, as plantas tem a oportunidade de se adaptar a essa condição pela acumulação ativa de solutos nas folhas. Este ajustamento osmótico resulta no fechamento dos estômatos, porém, ocorrendo em menor intensidade que em plantas onde o desenvolvimento do estresse hídrico é rápido (Turner e Jones, 1980; Ludlow *et al.*, 1985) sendo este, capaz de promover acúmulo de carboidratos nos tecidos vegetais (Cramer *et al.*, 1985; Salisbury e Ross, 1992).

A concentração dos teores de proteínas solúveis totais foi mais estável do que as de carboidratos solúveis totais (tabela 11; pg. 129), sendo, no período chuvoso, igual em todas as cultivares, enquanto no período seco foram observadas algumas diferenças, demonstrando que as cultivares de bananeiras estudadas interagem diferencialmente com as alterações impostas pelo regime pluviométrico aos agroecossistemas. Entretanto, por não terem sido observadas alterações

no conteúdo de proteínas solúveis totais, na mesma cultivar, entre o período chuvoso e período seco, inferimos que possa estar envolvido neste equilíbrio, a resíntese destes compostos orgânicos (Salisbury e Ross, 1992), já que, a biossíntese de proteínas em plantas sob estresse hídrico é inibida e a degradação das mesmas é acelerada, havendo um aumento considerável de aminoácidos e amidas livres (Larcher, 1986; Costa, 1999).

Com a manifestação dos primeiros sintomas secundários do mal do Panamá (estádio E2=plantas com leve descoloração do limbo foliar), os teores de carboidratos solúveis totais (tabela 12; pg. 130) sofreram um acentuado decréscimo (27,17%) e diminuíram drasticamente quando as folhas se encontravam intensamente amareladas (58,13%)(estádio E3). Constatou-se, também, que a taxa fotossintética líquida decresceu de $26,25 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, em plantas no estágio sintomatológico E1 (plantas com rizomas infectados, mas sem sintomas macroscopicamente visíveis nas folhas), para $11,30 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ em plantas no estágio sintomatológico E3 (figura 17; pg. 113). Os carboidratos produzidos pela fotossíntese são primariamente utilizados para a síntese de proteínas e de polissacarídeos (Dickmann e Gordon, 1975), porém em plantas doentes, a respiração passa a ser o maior dreno desses fotoassimilados, porquanto a estimulação da respiração nessas plantas está associada com o aumento da atividade metabólica do hospedeiro, do patógeno ou de ambos. O aumento do consumo de carboidratos devido a respiração é resultante da perda da

integridade e organização de organelas celulares, aumentando a disponibilidade de O₂, para dar início ao processo de reparo dos tecidos infectados (McLaughlin e Shriner, 1980).

Não se constatou redução do conteúdo de proteínas solúveis totais de E1 para E2 (tabela 12; pg. 130), possivelmente, porque as proteínas estejam sendo sintetizadas a partir de carboidratos ou através do processo de síntese *de novo* e a redução dos teores de E1 e E2 para E3 (aproximadamente de 32 %) deve ser resultado da exaustão dos teores de carboidratos verificados com a evolução dos sintomas secundários, passando a planta a utilizar proteínas como fonte de energia (Amorim, 1985; Agrios, 1997) ou devido ao transporte de substâncias das folhas em estágio de senescência para as folhas mais novas (Larcher, 1986; Flore & Lakso, 1989).

A produção de bananeiras são observadas na tabela 14; pg. 133. As cultivares “yangambi” e “mysoure” foram mais influenciadas pelo déficit hídrico do solo que as demais cultivares. Entretanto, observou-se no presente estudo, que a cultivar “yangambi” apresenta grande tendência de quebra do pseudocaule (dados não apresentados) em condições de déficit de água, o que deve ter influenciado na baixíssima produtividade observada no ano de 1997. A baixa produtividade apresentada por todas as cultivares de bananeiras, no presente estudo, em grande parte, pode ser decorrente da redução do número de folhas normais (figura 11; pg. 99), da área foliar total (figura 13; pg. 103), da Tr e da Ce verificados no período seco (figuras 18-25;

pg. 115-122), as quais influenciam diretamente na produção de fotoassimilados, demonstrando que, as cultivares testadas, requerem irrigação para a manutenção do seu potencial produtivo.

7. CONCLUSÕES

A técnica de infestação do solo através de rizomas infectados é eficiente para avaliações, em condições de campo, de germoplasmas de bananeiras.

As cultivares “mysoure”, “ouro da mata”, “PA1203”, “PA0322”, “PV0344”, e “yangambi” comportaram-se como resistentes ao mal do Panamá, enquanto “thap maeo” e “maçã” como suscetíveis, sendo a raça 1 de *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, predominante no estado do Pará.

A infestação do solo com *Fusarium oxysporum f. sp. cubense* não influencia o crescimento de bananeiras no primeiro ciclo da cultura, mas, plantas oriundas de rizomas infectados sofrem drástica redução do tamanho.

Na Amazônia Oriental brasileira, no período chuvoso e no período seco, as folhas de bananeiras apresentam tempo de vida de, aproximadamente, 110 e 60 dias, respectivamente.

As cultivares de bananeiras emitem cerca de quatro folhas/mês, sendo o estágio fenológico B o de maior duração.

Do período chuvoso para o período seco há diminuição do número de folhas fisiologicamente normais, causando redução da área foliar total.

O rizoma é o órgão das plantas que apresenta maior quantidade de massa seca e o pseudocaule é um importante reservatório de água.

A densidade estomática é variável entre as cultivares, mas não é influenciada pela redução da área foliar de bananeiras oriundas de rizomas infectados.

Os estômatos localizados na face adaxial de folhas de bananeiras são pouco sensíveis a ação da radiação fotossinteticamente ativa.

No período seco, o conteúdo relativo de água de folhas de bananeiras, é menor do que no período chuvoso e, neste, a recuperação do potencial hídrico dos tecidos foliares é mais rápida.

Estando o solo no ponto de murcha permanente, a recuperação do potencial hídrico das folhas deve-se, principalmente, ao transporte de água do pseudocaule.

A transpiração cresce pela manhã e decresce a partir do meio dia e a condutância estomática reduz, gradativamente, desde as primeiras horas da manhã.

Nos períodos chuvoso e seco há redução da atividade fisiológica das folhas a partir das folhas 5 e 4, respectivamente.

No período chuvoso a transpiração e a condutância estomática são maiores do que no período seco.

Os teores de clorofila *a* (Ca) e clorofila *b* (Cb) não variam entre as cultivares saudias, todavia, a medida que os sintomas do mal do

Panamá evoluem, há degradação simultânea de C_a e C_b e das unidades fotossintéticas.

A fotossíntese, a transpiração e a condutância estomática só são influenciadas pelo ataque de *Fusarium oxysporum f. sp. cubense*, quando os sintomas secundários do mal do Panamá tornam-se macroscopicamente visíveis.

Os teores de carboidratos solúveis totais são variáveis entre as cultivares, tanto no período chuvoso quanto no seco, mas as cultivares de bananeiras apresentam teores de proteínas solúveis totais iguais no período chuvoso e variável no período seco.

Em relação ao período chuvoso, no período seco há acúmulo de carboidratos solúveis totais nas folhas, mas os teores de proteínas solúveis permanecem estáveis.

Os teores de carboidratos solúveis totais reduzem imediatamente com a evolução dos sintomas secundários do mal do Panamá, mas o de proteínas solúveis, só são alterados, quando as folhas apresentam-se intensamente amareladas.

A cultivar “PA0322” apresenta maior potencial produtivo do que “mysoure”, “ouro da mata”, “PA1203”, “thap maeo”, “PV0344”, e “yangambi”, sendo que “thap maeo” e “ouro da mata” reduzem gradativamente a produção de frutos com o passar dos anos.

8. BIBLIOGRAFIA CITADA

- AGRIOS, G.N. **Fitopatologia** .Mexico. Editorial Limusa. 1988, 756p.
- AGRIOS, G.N. **Plant Pathology**. 4^a ed. San Diego, California. Academic Press.1997.635p..
- ALVAREZ, C.E.; GARCIA, V.; ROBLES, J. & DIA, A Influence des caracyeristiques du sol sur l'incidence de la maladie de panamá. **Fruits. 36:** 71: 81, 1981.
- AMORIM, H.V. de. Respiração. In:**Fisiologia Vegetal**. Ferri, M.G.(coord.)- São Paulo:EPU, 1985.p.251-279.
- ANDERSON, B.E., WARD J.M., SCHROEDER J. I. Evidence for na extracellular reception site for abscisic acid in *Commelina* guarq cells. **Plant Physiol 104:** 1177-1183.1994.
- ANDERSON, P. C. and BRODBECK, B. V. Water relations and net CO₂ assimilation of peach leaves of different ages. **Journal of the American Society for Horticultural Science, 113:** 242-8,1988.
- ASLAM, M., LOWE, S. B. and HUNT, L. A. Effect of leaf age on photosynthesis and transpiration of cassava. **Canadian Journal of Botany., 55:** 2288-95.1977.
- ASSMANN, S.M. Signal transduction in guard cells.**Annu. Rev . Cell Biol.** **9:** 345-375.1993.

- AZEVEDO, P.V. de; RAMANA -RAO, T.V. & AMORIM, NETO, M. da S. Necessidades hídricas da cultura do algodoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** **28**(7): 863-870, 1993.
- AZEVEDO, P.V. de; SILVA, B.B. da; RAMANA -RAO, T.V. & ESPÍNOLA SOBRINHO, J. Resistência do algodoeiro herbáceo ao fluxo de vapor d'água em condições de transpiração potencial. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**. **8**(3):39-44.1995.
- BALLIO, A . Phytotoxins – in exercise in the chemistry of biologically active natural products. In: **Phytotoxins in Plant Disease**. WOOD, R.K.S.; BALLIO, A . & GRANITI,A .(eds.).London, New York: Academic Press, 1972. p. 71-90.
- BALMER, E. & GALLI, F. Classificação de doenças segundo a interferência em processos fisiológicos das plantas. In: **Manual de Fitopatologia**. Galli, F. (coord.) São Paulo, Ed. Agronômica Ceres, 1978.p. 260-288.
- BARRS, H.D. Determination of water deficits in plant tissue. In: **Water deficits and Plant Growth** . Kozłowski, T.T.(ed.). New York, London. Academic Press. 1968, p. 235-368.
- BECKMAN , C.H. & HALMOS, S. Relation of vacular occluding in banana roots to pathogenicity of root invading fungi. **Phytopathology**, 52:983-97.1962.

- BECKMAN, C.H. & TALBOYS, P.W. Anatomy of resistance. In: **Fungal Wilt Diseases of Plants**. Mace, M.E.; Bell, A.A. & Beckman, C.H. (Ed.). New York, Academic Press, 1981. p. 487-521.
- BELL, A A . The time sequence of defense. In: **Plant Disease: An Advanced Treatise**. Horsfall, J.E. & Comling, E.B.(eds.). New York, Acad. Press., v. 05, 1980. p.57-73.
- BLAD, B.L. Atmospheric Demand of Water. In: **Crop-water relations**. Teare, I. D. & Peet, M.M. (eds.). John Wiley & Sons, New York, 1983. p. 1-44.
- BOOTH, C. **The Genus Fusarium**. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England. ,1971. 273p.
- BORGES PEREZ, A.; CASTILLO, I.T.I. del; SEREZ, F.G.I. & RODRIGUES, D.A. Estudios sobre el mal do Panamá en Islas Canarias. **Fruits**. **38**(II): 755-808, 1983.
- BRADFORD, N.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein binding. **Analytical Biochemistry**, **72**: 248-258, 1976.
- BRUN, W. A. Photosynthesis and transpiration upper and lower surfaces of intact banana leaves. **Plant Physiology** **36**, 399-405. 1961.
- BURDETT, A.N. The cause of bent neck in cut roses. **J. Am. Soc. Hortic. Sci.** 95: 427-431, 1970.

- BUSHNELL, W.R. & ROWELL, J.B. Premature death of adult rusted wheat plants in relation to carbon dioxide evolution by root systems. **Phytopathology** **58**: 651-658.1968.
- CALDWELL, M. M., CAMP, L. B.. Belowground productivity of two cool desert communities. **Oecologia** **17**:123-30. 1974
- CAMARGO, L.E.A. & BERGAMIM FILHO, A. Controle Genético. In: **Manual de Fitopatologia**. Bergamin Filho, A.; Kimati, H.; Amorim, L. (eds.), 3ª edição, São Paulo. Editora Agronômica Ceres.1995, p. 729-760.
- CASTRO, C.B. Retenção de água de um latossolo amazônico sob capoeira e cultivo intensivo.Dissertação de mestrado. SDI,FCAP.1993.75 p.
- CATEN, C.E. & JINKS, J.L. Heterokariosis: Its significance in wilt homothallic ascomycets and fungi imperfect. **Trans. Br. Mycol. Soc.** **49**:81-93.1966.
- CATLIN, P.B & ALBRIGO, L. Phenolic compounds as toxins and xylem plugging in hypersensitivity of *Juglans* seedlings to waterlogging. **Hortic. Sci.**, **11**: 306. 1976.
- CHEESMAN, E.E. The classification of the bananas. **Kew Bull.** **2** : 37-117, 1947.
- CHEN, C. Y. Study on the water relations in banana. **Journal of the Agriculture Association of China, N.S.**, **76**, 605-11.1971.

- CHING, T.M. & SANTOS, D.S.B. dos . **Fisiologia do desenvolvimento da semente**. Curso,CETREINAR/Dpto. De Botânica/Instituto de Biologia.Universidade Federal de Pelotas,1986.
- CHUARG, T.Y. & LEE, S.J. Comparison of cultural characters of *Fusarium oxysporum f.sp. cubense* on diferencial medium. **Plant Pathology Bulletin**,_4(3): 129-135. 1995.
- CLARKSON D.T. & TOURAINÉ B. Morphological responses of plants to nitrate-deprivation: a role for abscisic acid? *In: A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions*. Roy J. & Garnier E. (eds.) SPB Academic Publishing, The Hague, pp 187-196. 1994.
- COELHO, F.S. & VERLENGIA, F. **Fertilidade do solo**. Campinas:Instituto Campineiro de Ensino Agrícola, 1973, 384p.
- CORDEIRO, Z.J.M. & KIMATI, H. Doenças da Bananeira (*Musa spp*). *In: Manual de Fitopatologia: Doenças de Plantas Cultivadas*. Kimati, H.; Amorim, L.; Bergamin Filho, A.; Camargo, L.E.A. & Rezende, J.A.M. (eds.), v.2, 3ª ed. São Paulo. Agronômica Ceres. 1997. P. 112-136.
- CORDEIRO, Z.J.M.; SHEPHERD,K.; SOARES FILHO, W. dos S. & DANTAS,J.L.L. Reação de cultivares e clones de banana ao mal-do-panamá e características químicas e físicas do solo. **Rev. Bras. Frutic**.13:197-203.1991.

- CORDEIRO, Z.J.M. Doenças e Nematoides. *In: **Banana para Exportação: Aspectos Técnicos da Produção.*** Gonzales, R. (coord.). Ministério da Agricultura, do Abastecimento e da Reforma Agrária, Secretaria de Desenvolvimento Rural, Programa de Apoio à Produção e Exportação de Frutas, Hortaliças, Flores e Plantas Ornamentais.- Brasília: EMBRAPA-SPI, 1995., p. 69-86.
- CORDEIRO, Z.J.M. Interrelações entre o mal do Panamá, características químicas e físicas do solo. **Revista Brasileira de Fruticultura**. **10**: 89-91,1988.
- CORDEIRO, Z.J.M. O mal do Panamá e suas relações com características químicas e físicas do solo. **Revista Brasileira de Fruticultura**, **9** (2): 67-72. 1987.
- CORDEIRO,Z.J.M.; SHEPHERD,K.; SOARES FILHO, W. dos S. & DANTAS, J.L.L.. Avaliação da resistência ao mal do Panamá em híbridos tetraplóides de bananeiras. **Fitopatologia Brasileira**, **18**(4): 478-483.1993.
- CORREA, J.C. Características físico-hídricas dos solos Latossolo Amarelo, Podzólico Vermelho- Amarelo e Podzol Hidromórfico do Estado do Amazonas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. Brasília, **19**(3): 347-360, 1984.
- COSTA, R.C.L. da . **Assimilação de nitrogênio e ajustamento osmótico em plantas noduladas de feijão-de-corda** [*vigna unguiculata* (L.)

- Walp] submetidas ao estresse hídrico. Tese de doutorado. Fortaleza:UFC/Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, 1999.225p..
- COWAN I.R.; RAVEN J.A.; HARTUNG W. & FARQUHAR G.D. A possible role for abscisic acid in coupling stomatal conductance and photosynthetic carbon metabolism in leaves. **Aust. J. Plant Physiol.** **9**: 489-498, 1982.
- CRAMER, G.R.; LAÜCHLI, ^a & POLITO, V.S. Displacement of Ca⁺² by Na⁺ from the plasmalemma of roots cells. A primary response to salt stress ? **Plant Physiology** **79**: 6-10.1985.
- CSATONGUAY, Y. & MARKHART III, A.H. Leaf gas exchange in water-stressed common bean and tepary bean. **Crop Science**,**32**(4): 980-986. 1992.
- DALY, J.M. The Carbon Balance of Disease Plants: Changes in Respiration, Photosynthesis and Translocation. *In*: **Physiological Plant Pathology**. Heitefuss, R. & Williams, P.H. (eds.). Springer-Verlag Berlim Heidelberg. New York. 1976, p. 450-479.
- DAVIES W.J. & ZHANG J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. Annu. Rev. Plant Physiol. **Plant Mol. Biol.** **42**: 55-76.1991.

- DAVIES, W. J., METCALFE, J., LODGE, T. A., DA COSTA, H. R. Plant growth substances and the regulation of growth under drought. **Aust. J. Plant Physiol.** 1986.
- DELROT S. & BONNEMAIN J.L. Involvement of protons as a substrate for the sucrose carrier during phloem loading in *Vicia faba* leaves. **Plant Physiol.** **67**:560-564. 1981.
- DICKMANN, D.I. & GORDON, J.C. Incorporation of ¹⁴C photosynthate into protein during leaf development of young *Populus* plants. **Pl. Physiol.** **56**:23-27.1975.
- DISCHE, Z. General color reactions. In: METHODS IN CARBOHYDRATE CHEMISTRY. v. 1. New York, Academic Press. 1962. p.979-982.
- DUFRENE, E. & SAUGIER, B. . Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature, and leaf age. **Oleagineaux Paris.**, **48**: 8-9, 347-356.1993
- DUNIWAY & DURBIN, R.D.1971b. Detrimental effect of rust infection on water relations of bean. **Plant Physiol.** (Bethesda), **48**: 69-72.
- DUNIWAY, J.M & SLATYER, R.° Gas exchange studies on the transpiration and photosynthesis of tomato leaves infected by *Fusarium oxysporum f.sp. lycopersici*. **Phytopathology** **61**:1377-1381.1971.
- DUNIWAY, J.M. Pathogen induced changes in host water relations. **Phytopathology** **63**:458-466.1971.

- DUNIWAY, J.M. Resistance to water movement in tomato plants infected with *Fusarium* . **Nature**. **230**: 252-253. 1971.
- DUNIWAY, J.M. Water Status and Imbalance. *In: **Physiological Plant Pathology*** Heitefuss, R. & Williams, P.H. Spring Verlag Berlin Heidelberg- New York. 1976, p. 430-449.
- ECKSTEIN, K. & ROBINSON, J.C. Physiological responses of banana (*Musa* AAA: Cavendish sub-group) in the subtropics. I. Influence of internal plant factors on gas exchange of banana leaves. **Journal of Horticultural Science** **70**(1):147-156. 1995.
- ELSE, M.A. **Xylem-borne messages in the regulation of shoot responses to soil flooding**. PhD Thesis. Lancaster University, UK.1996.
- EL-SHARKAWI, N.; COOK, J.H.; HERNANDEZ, A.D.P. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. **Photosynthesis Research**,**7**:.137-149. 1985.
- ESPÍNOLA SOBRINHO, J.; BRITO, P.C. de; SILVA, B.B. da; BEZERRA NETO, F. & MAIA NETO, J.M. Medições porométricas na cultura do meloeiro (*Cucumis melo*, *L.*) usando-se folhas de diferentes idades. *In: **Anais do X Congresso Brasileiro de Agrometeorologia***. p.611-613, 1997.

- FERNANDEZ, O. A., CALDWELL, M. M. Phenology and dynamics of root growth of tree cool semi-desert shrubs under field conditions. **J. Ecol.** **63**:703-714. 1984.
- FERREIRA, L.G.R. **Fisiologia Vegetal: Relações Hídricas**. EUFC, 1992, 138p.
- FIELD, C.B. Leaf-age effects on stomatal conductance. In: **Stomatal Function**. Zeiger, B.; Farquhar, G.D. & Cowan, I.R. Stanford: Stanford University Press, 1987. p.367-384.
- FISCUS, E.I.; WUILLSHLEGER, S.D.; DUKE, H.R. Integrating stomatal opening as an indicator of water stress in *Zea*. **Crop Science**, **24**(2) : 245-249. 1984.
- FLORE, J. A & LAKSO, A N. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. **Horticultural Reviews**, **11**:111-157.1989.
- FREIRE, A.L. de O. **Efeitos do deficit hidrico sobre alguns aspectos biofisicos, bioquimicos e no desenvolvimento do feijão-vagem (Phaseolus vulgaris L.)**. Dissertação de Mestrado. Lavras: ESAL, 1990. 86p.
- FROMARD L.; BABIN V.; FLEURAT- LESSARD P., FROMONT J.C.; SERRANO R. & BONNEMAIN J.L. Control of vascular sap pH by the vessel associated cells in woody species. **Plant Physiol.** **108**: 913-918. 1995.

- GALLI, F.. & CARVALHO, P.C.T. Ciclo das relações patógeno hospedeiro.
In: Manual de Fitopatologia, v.01, Ed. Agronômica Ceres,São Paulo,
 p. 176-98,1978.
- GOLLAN, T.; PASSIOURA,J.B. & MUNNS, R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflowerleaves.**Aust. J. Plant Physiol.** **13**:459-464.1986.
- GOLLAN, T.; SCHURR, U. & SCHULZE, E.D. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*.I. The concentration of cations, anions, aminoacids in, and pH of the xylem sap. **Plant Cell Environ.** **15**: 551-559. 1992.
- GOLLAN, T.;TURNER, N.C. & SCHULTE, E.D. The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content.III.In the sclerophyllous wood species *Nerium oleander*.**Oecologia** **65**:356-362.1985.
- GRAINGNER, I..The host plant as a habitat for fungal and bacterial parasites **.Phytopathology.** **52** ,140-150,1962.
- GREEN. JR, R.J.1981.An overview. *In: Interationes of 3 indolacetic acid and 3 hydroxytyramine in Fusarium wilt of banana.* Mace,M.E. & Solit, E. **Phytopathology.** **56**: 245-47.1966.
- GUCCI, R.; MASSAI, R.; XILOYANNES, C. & FLORE, J.A. The effect of drought and vapour pressure deficit on gas exchange of young

- kiwifruit (*Actinidia deliciosa* var. *deliciosa*) vines. **Annals of Botany**. **77**(6): 605-613,1996.
- HALL, D.O. & RAO, K.K. **Fotossíntese**. Coleção Temas de Biologia. Vol.10. EPU: Editora da Universidade de São Paulo. 1980, 89p.
- HALL, R.; ALI, A & BUSCH,L.V. Verticillium wilt of chrysanthemum: development of wilt in relation to leaf diffusive resistance and vascular conductivity. **Curr. J. Bot.** **53**: 1200-1205.1975.
- HARRISON, J.A Transpiration in potato plants infected with *verticillium* spp. **Ann. Appl. Biol.** **68**:159-168.1971.
- HARTUNG, W. & RADIN, J.W. Absciscic acid in the mesophyll apoplast and in the root xylem sap of water- stressed plants: the significance of pH gradients. **Curr. Trop. Plant Biochem. Physiol.** **8**: 110-124.1989.
- HARTUNG, W. The site of action of absciscic acid at the guard cell plasmalemma of *Valerianella locusta*. **Plant Cell Environ** **8**: 110-124.1983.
- HOFFMAN B. & KOSEGARTEN H. FITC- Dextran for Measuring Apoplast pH and Apoplastic pH Gradients Between Various Cell Types in Sunflower Leaves. **Physiol. Plant** . **95**: 327-335. 1995.
- HSIAO, T.C. Variables affecting stomatal opening complicating effects. Measurement resistance. **Bulletin**,**809**:1-39, 1975.

- HSIAO, T.C.; O'TOOLE, J.C.; YAMBAO, E.B.; TURNER, N.C. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). **Plant Physiology**, **75**(2):338-341, 1984.
- HUTCHISON, D.J. Notes on bananas. II. Chromosome Counts of varieties. **Tropical Agriculture**, **43**:131-132, 1966.
- IBGE. Censo agropecuário. 1996.
- IMAI, K., OGURA, F. and MURATA, Y. Photosynthesis and respiration of papaya (*Carica papaya* L.) leaves. **Acta Oecologica/Oecologica. Planta**, **3**: 399-407. 1982.
- IZQUIERDO, J.A.; HOSFIELD, G.L. A collection receptacle for field abscission studies in common beans. **Crop Science**, **21**(4):522-525. 1981.
- JOHANSEN, D. **Plant Microtechnique**. New York; McGraw-Hill, 1940.532p.
- JONES, D.R. The characterization of isolates of *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* from Asia. **Infomusa**. **4**(2):3-4.1995.
- JONES, H.G. Plant water relations. *In: Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology* .Jones, H.G. Cambridge:Cambridge University Press, 1983. p.212-237.
- KAWASE, M. Anatomical and morphological adaptation of plants to water-logging . **Hort Science**, **16**(1) : 30-34, 1981.

- KALLARACKAL, J.; MILBURN, J. A & BAKER, D.A. Water relations of the Banana.III. Effects of controlled water stress on water potential, transpiration, photosynthesis and leaf growth. **Australian journal of Plant Physiology**, **17**:79-90. 1990.
- KE, S.L. Studies on the physiological characteristics of banana in Taiwan.I. Studies on the stomatal behaviour of banana leaves. **Journal of the Agriculture Association of China, N.S.** **108**:1-10. 1979.
- KENNEDY, R. A. and JOHNSON, D. Changes in photosynthetic characteristics during leaf development in apple. **Photosynthesis Research.**, **2**: 213-23. 1981
- KIEHL, E.J. **Fertilizantes Orgânicos**. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 1985. 292 p.
- KIEHL, E.J. **Manual de Edafologia**. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 1979. 262 p.
- KIMATI, H. & GALLI, F. Doença da bananeira. *In* : **Manual de Fitopatologia**. Galli, F. (2 ed.), Ed. Agronômica Ceres, v.02, 1980.p.87-101.
- KLAR, A.E. **A água no sistema solo-planta-atmosfera**. 2. Ed. ver. São Paulo: Nobel, 1988. 488 p.
- KOEHLER, P.H.; MOORE, P.H.; JONES, C.A.; DELA CRUZ, A. & MARETZIKI, A. Responses of drip – irrigated sugarcane to drought stress. **Agronomy Journal**, **74**(5): 906-911. 1982.

- KOSUGE, T. The role of phenolics in host response to infection. **Ann. Rev. Phytopatol.**, **07**: 195-222, 1969.
- KOZLOWSKI, T.T.; KRAMER, P.J. & PALLARDY, S.G. Water Stress . *In*: **The physiological ecological of wood plants**. Kozlowski, T.T.; Kramer, P.J. & Pallardy, S.G. San Diego : Academic Press. 1991, p. 241- 302.
- KOZLOWSKI, T.T. Carbohydrate sources and sinks in wood plants. **The Botanical Review** **58**(2):107-224.1992.
- KRAMER, P.J. **Plant and soil water relationships: a modern synthesis**. New York: McGraw-Hill Book, 1969. 482p.
- KRAMER, P.J. **Water relations of plants**. New York: Academic Press. 1983, 489p.
- KRAMER, P.J. Water stress and plant growth. **Agronomy Journal**. **55**(1):.31-35.1963.
- KRAMER, P.J. & KOZLOWSKI, T.T. **Fisiologia das árvores**. Fundação Calouste Gulbenkian / Lisboa. 1960,745p
- KUC, J. & PREISIG, C. Fungal Regulation of Disease Resistance Mechanisms in Plants. **Mycologia**, **76**: 767-784. 1984.
- KUC, J. Plant immunization-mechanisms and practical implications. *In*: **Active Defense Mechanisms in Plants**. Wood , R.K.S.(ed.). New York, Plenum Press, 1982. p. 157-178.

- KUC, J. Resistance of plants to infectious agents. **Annu. Rev. Microbiol.**, **20**: 337-365.1966.
- LAFFRAY, D. & LOUGUET, P. Stomatal responses and drought resistance. **Bulletin de la Societe Botanique Francaise**, **137**(1):47-60, 1990.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. DANESI, A . de P. & BUCKUP, H.T. (tradutores);revisão técnica e notas Antônio Lamberti-São Paulo:EPU,1986.319p.
- LEE, S. & TOURNEAU, L. Chlorogenic acid content and *Verticillium* wilt resistance of potato. **Phytopathology** , **48**: 268-274, 1958.
- LEITE, B. & PASCHOLATI, S.F. Hospedeiro: Alterações Fisiológicas Induzidas por Fitopatógenos. *In: Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos*. Bergamin Filho, A. ; Kimate, H. & Amorim, L. (eds.) . vol. I, 3^a ed., Editora Agronômica Ceres, São Paulo. 1995, p.393- 416.
- LEOPOLD, A. C. & KRIEDEMANN, P. E. **Plant growth and development**. 2nd ed., McGrawHill, New York. 1975.
- LUDLOW, N.M. Adaptative significance of stomatal responses to water stress. *In: Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Turner, N. C.; Kramer, P.J. New York: Ed.Wiley, 1980. p. 123-138.

- LUDLOW, M.M.; FISHER, M.J. & WILSON, J.R. Stomatal adjustment to water deficits in three tropical grasses and tropical legume grown in controlled conditions and in the field. **Australian J. Plant Physiol.** **12**:131-149.1985.
- LUDWIG, R.A. Studies on the physiology of hadromycotic wilting in the tomato plant. **MacDonald College Bull.** **20**: 17-23, 1952.
- MACE, M.E. & SOLIT, E. Interactions of 3 indolacetic acid and 3 hydroxytyramine in Fusarium wilt of banana. **Phytopathology.** **56**: 245-47.1966.
- MALAVOLTA, E. **Elementos de Nutrição Mineral de Plantas.** São Paulo, Ed. Agronômica Ceres, 1980.251p.
- MANSFIELD, T.A. & DAVIES, W.J. *In: Physiology and Biochemistry of drought Resistance.* Ed. By D. Aspinall and L.G. Paleg. Academic Press, London, p. 315-346.1981
- MARLEY, P.S. & HILLOCKS, R.J. The role of phytoalexins in the resistance to Fusarium Wilt in pigeon pea (*Cajanus cajan*). **Plant Pathol.** **42**: 212-218, 1993.
- MASLE, J. & PASSIOURA, J.B. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. **Aust. J. Plant Physiol.**, **14**:643-656.1987.
- MCLAUGHLIN, S.B. & SHRINER, D.S. Allocation of resources to defense and repair. *In: Plant Disease.* Horsfall, J.G. & Cowling, E.B. (eds.). Vol. 5. Academic Press, New York. 1980. P. 407-431.

- MEDINA, J.C. Banana.I.Cultura. In: **Banana:cultura, matéria-prima, processamento e aspectos econômicos**. Medina, J.C.; Bleinroth, E.W.; De Martin, Z.J.; Travagline, D.A; Okada, M.; Quast, D.G.; Hashizume, T.;Moretti, V.A; Bicudo Neto, L. de C.; Almeida, L.A.S.B. de & Renesto, O.V.(eds.)-2.ed.ver. e ampl.-Campinas,ITAL,1985.302p.
- MEIDNER, H. Watter supply, evaporation and vapour diffusion in leaves. **J. Exp. Bot.** **26**, 666-673 .1975.
- MEINZER, F.C.; GOLSTEIN, G.; HOLBROOK, N.M.; JACKSON, P.; CAVALIER, J. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. **Plant Cell and Environment**. **16**:(4):429-436.1993.
- MEYER, W.S.; GREEN, C. Composition of stomatal action of orange, soybean and wheat under field conditions. **Australian Journal of Plant Physiology**, **8**:65-76, 1981.
- MISAGHI, I.J. **Physiology and Biochemistry of plant - pathogen Interactions**. New York. Plenum Press. 1982. 287p.
- MOURA, P.A.M. Aspectos econômicos da bananeira. **Informe Agropecuário**, **12** (133): 03-07, 1986.
- NAGARAJAH, S. SCHULZE, E. -D. Responses of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. To atmospheric and soil drought. **Aust. J. Plant Physiol.** **10**:385-94.1983.

- NECHET, D. Análise da Precipitação em Belém- Pa, de 1896 a 1991. **Bol. De Geog. Teor. 23**: 150 – 156. 1993.
- NOBUOKA, T.; ODA, M. & SASAKI, H. Effects of relative humidity, light intensity and leaf temperature on transpiration of tomato scions. **Journal of the Japanese Society for horticultural Science. 64**:4.859-865. 1996.
- NUNES, M.A.L. **Parâmetros que expressam a resistência da batateira (*Solanum tuberosum* L.) a pinta preta (*Alternaria solani*)** (Ellis & Martin)(Jones & Grout).UFV, Dissertação de Mestrado, 1983. 58p.
- NUNES, M.A.L.; AQUINO, D. S. & SILVA, C. J. Mal do Panamá: um grave problema para a bananicultura de Monte Alegre. Belém, SDI, 1987, 14p.
- OLIVEIRA E SILVA, S. DE. Cultivar de bananas para exportação. *In*: **Banana para exportação: Aspectos técnicos da produção.** Ministério da Agricultura, do Abastecimento e da Reforma Agrária, Secretaria de Desenvolvimento Rural, Programa de Apoio à Produção e Exportação de Frutas, Hortaliças, Flores e Plantas Ornamentais.- Brasília: EMBRAPA-SPI, 1995.p.13-18.
- ORCHARD, P.W. & SO, H.B. The response of sorghum and sunflower to short-term waterlogging. II. Changes in the soil environment under water- logged conditions. **Plant and Soil. 88**, 407-419 ,1985.

- OSMAN, A. M. and MILTHORPE, F. L. Photosynthesis of wheat leaves in relation to age, illuminance and nutrient supply. **Photosynthetica**, **5**: 61-70.1971.
- PASCHOLATI, S.F. & LEITE, B. Hospedeiro: Mecanismos de Resistência. *In: Manual de Fitopatologia*. Bergamin Filho, A.; Kimati, H.; Amorim, L. (eds.), 3^a edição, São Paulo. Editora Agronômica Ceres. 1995, p. 417-454.
- PASCHOLATI, S.F. Fitopatógenos : Fitotoxinas e Hormônios. *In: BERGAMIN FILHO, A. ; KIMATE, H. & AMORIM, L.(eds.) Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos*. vol I, 3^a ed., Editora Agronômica Ceres, São Paulo. 1995, p.365- 416.
- PEGG, G.F. Biochemistry and physiology of pathogenesis. *In : Fungal wilt disease of plants*. Mace, M.E.; Bell, A.A. & Beckman, C.H. (Eds.). New York, Academic Prss, 1981. p.193-253.
- PEREZ, B. A; CASTILLO, J.T.I.DEL; JEREZ, G.F.& RODRIGUEZ, A.D. Estudio sobre el Mal de Panamá en las Islas Canarias. II. Influencia de los desequilibrios nutritivos P.Zn y K.Mg del suelo, en la alteración de los mecanismos de resistencia de la platanera (Cavendish enana) al Mal de Panamá.**Fruits**. **38**(11): 1983.
- PLOETZ, R.C. & CORREL, J.C. Vegetative compatibility among races of *Fusarium oxysporum f.sp.cubense*. **Plant Disease** **72**: 325-328.1988.

- PUHALLA, J.E. Classification of strains of *Fusarium oxysporum f.sp.cubense* on the basis of vegetative compatibility. **Curr. J. Bot.** **63**:179-183.1985.
- RAMASAMI, R. & SHANMUGAN, N. Possible role of sugars, phenols and gossypol in cotton seedlings and disease resistance. Indian J. Mycol. **Plant Pathology**. **01**: 52-54, 1977.
- RYAN, P. R.; NEWMAN, I. A. & ARIF, I. Rapid calcium exchange for protons and potassium in cell walls of Chara. **Plant Cell Environ.** **15**: 675-683. 1992.
- REICHARDT, K. **A água em sistemas agrícolas**. São Paulo : Ed. Manole Ltda. 1987. 188 p.
- REICHARDT, K. **A água na Produção Agrícola**. Ed. McGraw-Hill do Brasil Ltda.Piracicaba,SP.1978.119p.
- REZENDE, M.L.V. Mecanismos de resistência de planta a doenças fúngicas vasculares. **RAPP**, **4**:329-351,1996.
- ROBINSON, J.C. & BOWER, J. P. Transpiration from banana leaves in the subtropics in response to diurnal and seasonal factors and high evaporative demand. **Scientia Haticultural** **37**, p.129-143, 1988.
- ROBINSON, J.C. & NEL, D.J. Comparative morphology, phenology and production potencial of banana cultivars “Dwarf Cavendish” and “Williams” in the Eastern Transvaal Lowveld. **Scientia Horticulturae**, **25**:149- 161, 1985.

- ROBINSON, J.C.; NEL, D.J. & ECKSTEIN, K. A field comparison of ten Cavendish sub-group banana cultivars and selections (Musa AAA) over four crop cycles in the subtropics. **Journal of Horticultural**, **68**: 511-21. 1993.
- ROBINSON, J.C.; ANDERSON, T. & ECKSTEIN, K. The influence of functional leaf removal at flower emergence on components of yield and photosynthetic compensation in banana. **Journal of Horticultural**, **67**: 403-10. 1992.
- ROBINSON, P.W. & HODGES, C.F. Effect of nitrogen fertilization on free aminoacid and soluble sugar content of *Poa pratensis* and on infection and disease severity by *Drechslera sororiana*. **Phytopat.** **67**:39-44, 1977.
- ROBINSON, R.A. Vertical resistance. **Rev. Pl. Pathol.** **80** (5): 233-239. 1971.
- SALINAS, A.R. **Efeito do estresse hídrico sobre o comportamento de cinco genótipos de soja (Glycine max L.Merril) e avaliação da qualidade fisiológica das sementes produzidas.** Dissertação de Mestrado Universidade Federal de Pelotas, ,Pelotas,RS, 1988.110p.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W. **Plant Physiology.** 4th ed. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California.1992.
- SAMS, C. E. & FLORE, J.A The influence of age, position, and environmental variables on net photosynthetic rate of sour cherry

- leaves. **Journal of the American Society for Horticultural Science.** **107**:339-44. 1982.
- SCHAFFER, B. ; WHILEY, W. & KOHLI, R.R. Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea americana* Mill.). **Scientia Horticulturae**, **48**:21-28, 1991.
- SCHAPER, H. & CHACKO, E. K. Effect of irradiance, leaf age, chlorophyll content and branch-girdling on gas exchange of cashew (*anacardium occidentale* L.) leaves. **Journal of Horticultural Science** **68** (4): 541-550. 1993.
- SAUTER, J. J. & AMBROSIUS, T. Changes in the partitioning of carbohydrates in the wood during the bud break in *Betula pendula* Roth. **J Plant Physiol.** **124**: 31-43. 1986.
- SCHURR, U. & SCHULZE, E.D. The concentration of xylem sap constituents in root exudate, and in sap from intact, transpiring castor bean plants *Ricinus communis* L.. **Plant Cell Environ.** **18**: 409-420. 1995.
- SCHULZE, E., D. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. **Ann. Ver. Plant Physiol.** **37**:247-74. 1986.
- SCHULZE, E.D. ; LANGE, O.L. ; KAPPEN, L. ; BUSCHBOM, V. & EVENARI, M. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. **Planta.** **108**: 259-270, 1972.

- SCHWART, A. WU, W. H. TUCKER, E. B. ASSMANN, S.M. Inhibition of inward K^+ channels and stomatal response by abscisic acid: an intracellular locus of phytohormone action. **Proc Natl Acad Sci USA** **91**: 4019-4023.1994.
- SEQUEIRA, L. Growth regulators in plant disease. *In: Ann. Rev. Phytopatol.*, **01**: 05-30, 1963.
- SEQUEIRA, L. Mechanisms of induced resistance in plants. **Annu Rev. Microbiol.** **37**: 51-79, 1983.
- SHEPHERD, K. & FERREIRA, F.R. **The Papua New Guinea Biological Foundation's banana collection at Laloki**, Port Moresby, PNG. Roma: IBPGR, 1982. 10p.
- SHERIFF, D.W. & KAYE, P.E. Responses of diffusive conductance to humidity in a drought avoiding and a drought resistant (in terms of stomatal response) legume. **Ann. Bot.** **41**, 653-655.1977.
- SHERIFF, D.W. Where is humidity sensed when stomata respond to it directly **Ann. Bot.** **41**: 1083-1084. 1977.
- SIMMONDS & SHEPHERD, K. The taxonomy and origin of the cultivated bananas. **J. Linn. Soc.** **55**: 302- 312, 1955.
- SIMMONDS, N.W. **Bananas**. Longmans & Green, London, 2 ed., 1961.512p.
- SIMMONDS, N.W. **Los plátanos**. Barcelona: Blume, 1973.539p.

- SLATYER, R.O. Plant- water relations. *In: Water Deficits and Plant Growth* (T.T. Kozlowski, ed.), v.1, p. 49-76. Academic Press, New York. 1967.
- SLATYER, R.O. Some physical aspects of the control of leaf transpiration. **Agric. Meteorol. 3**, 281-292.1966.
- SMILLIE, R. M. Photosynthetic and respiratory activities of growing pea leaves. **Plant Physiology. 37**, 716-21.1962.
- STANHILL,G. Efficiency of water, solar energy and fossil fuel use in crop production. *In:). Physiological Processes Limiting Plant Productivity*. Jhonson, C.B. BUTTER WORTHS, London, 1981, p.39-51.
- STOESSL, A. Secondary Plant metabolites in plant disease resistance. Part I: Preformed resistance factors. **Fitopatol. Bras. 10**: 391-416. 1985.
- STOVER, R.H. **Banana Platain and abaca disease**. Common Wealth Mycological Institute. England , 1972. 316p.
- STOVER, R.H. & BUDDENHANGEN, I.W. Banana breeding: Poliploidy, disease resistance and productivity. **Fruits. 41**:175-191.1986.
- STOVER, R.H. Disease Mangement strategies and the survival of the banana industry. **Annual Review of Phytopathology, 24**: 83-91, 1986.

- STOVER, R.H., and MALO, S.E. The occurrence of fusarial wilt in normally resistant 'Dwarf Cavendish' banana. **Plant Dis. Rep.** **56**: 1000-1003. 1972.
- SU, H.J.; HWANG, S.C. & KO, W.H. Fusarial wilt of Cavendish banana in Taiwan. **Plant Dis.** **70**: 814-818. 1986.
- SU, H.J.; CHUANG, T. Y. & KONG, W.S. Physiological race of fusarial wilt fungus attacking Cavendish bananas of Taiwan. **Taiwan Banana Res. Inst. , Special Pub.** **2**:21. 1977.
- SUN, E.J. & SU, H.J. Rapid method for determining differential pathogenicity of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* using banana explants. **Trop. Agric.** **61**:7-8.1984.
- SUN, E.J.; SU, H.J. & KO, W.H..Identification of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* race 4 from soil or tissue by cultural characters. **Phytopathology.** **68**, 1672-73 ,1978.
- SURESH, S.P.; ZUKER, M. & DIMON, E.A. Biosynthesis of chlorogenic acid in potato roots resistance and susceptible to *Verticillium albo-atrum*. **Phytopatology.** **56**: 917-974, 1966.
- SUZUKI, N. Histochemistry of foliage disease. **Ann. Rev. Phytopathol.**, **03**: 265-86, 1965.
- TETLOW, I. J. & FARRAR, J.F. Apoplastic sugar concentration and pH in barley leaves infected with brown rust. **J Exp Bot.** **44**: 929-936. 1993.

- THIEN, S.J. The Soil as a Water Reservoir. *In: Crop-water relations.* Teare, D. & Peet, M.M. (eds.). John Wiley & Sons, New York. 1983, p. 45-72.
- THOMAS, H. Accumulation and consumption of solutes in swards of *Lolium perenne* during drought and after rewatering. **The New Phytologist**, **118**(1):35-48, 1991.
- THORNE, J.H. & RAINBIRD, R. An in vivo technique for the study of phloem unloading in seed coats of developing soybean seeds. **Plant Physiol.** **72**: 268-271. 1983.
- TURNER, D.W. & LAHAV, E. The growth of banana plants in relation to temperature. **Australian Journal of Plant Physiology**, **10**:43-53.1983.
- TURNER, N.C. Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the yield. **Agricultural and Forest Meteorology**, **54**, p. 137-154, 1991.
- TURNER,N.C. & JONES,M.M. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. *In: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress.*TURNER,N.C. & KRAMER,P.J. (Eds.)Wiley,New York,1980.p.87-103.
- TURNER,N.C. Adaptation to water deficits: a changing perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**,**13**:175-190.1986.

- TURNER, N.C. Adaptation to water deficits: a decade of progress. **Adv. Agron.**, **39**:1-51. 1986b.
- VANDERMOLEN, G.E.; BECKMAN, C.H. & RODEHORST, E. Vascular Gelation: a general response phenomenon following infection. **Physiology Plant Pathology**. **11**:95-100. 1977.
- VANDERMOLEN, G.E.; LABAVITCH, J.M. & DEVAY, J.E. *Fusarium* induced vascular gels from banana- roots- a partial chemical characterization. **Physiol. Plant**. **66**:298-302. 1986.
- VANDERMOLEN, G.E., BECKMAN, C.H. & RODEHORST, E. the ultrastructure of tylose formation in resistant banana following inoculation with *Fusarium oxysporum f.sp. cubense*. **Physiology and Molecular Plant Pathology**, **31**:185-200. 1987.
- VANDERPLANK, J.E. **Disease Resistance in Plants**. New York, Academic Press. 1968. 1969. p.1-206.
- VENTURA, J.A. EMCAPA releases EMCAPA 602. "Ouro da Mata" – A *Fusarium* wilt resistant banana. **Musa Africa**. **4**: 7-8. 1994.
- VENTURA, J.V. Modelos de previsão do mal de Sigatoka em bananeiras da cultivar Prata. Dissertação de Mestrado. Viçosa, Minas Gerais. 1984, p.1-102.
- VYAS, S.P.; KATHJU, S.; GARG, B.K.; LAHIRI, AN. Performance and metabolic alterations in *Sesamum indicum* L. under different intensities of water stress. **Annals of Botany**, **56**(3):.323-331. 1985.

- WAITE, B.W. Wilt of *Heliconia spp.* caused by *Fusarium oxysporum f. sp. cubense* race 3. **Trop. Agric.** **40**: 299-305. 1963.
- WARDLAW, C.W. **Banana disease**. (2a.ed.), London, Longman, 1972. 878p.
- WARDLAW, C.W.. The Biology of Banana wilt (Panama Disease). I. Root inoculation experiments. **Annals of Botany** , **44**: 741-766, 1930.
- WARREN, R.C.; KING, J.E. & COLHON, J. Relation of potato plants to *Phytophthora infestans* in relation to their carbohydrate content. **Trans. Br. Mycol. Soc.**, **61**(01):95-105, 1973.
- WHITEHEAD, D. Assessment of water status in trees from measurements of stomatal conductance and water potential. New Zealand **Journal of Forestry Science**, **1**(1):159-165., 1980.
- WILKINSON, S.; CORLETT, J.E.; OGER, L. & DAVIES, W.J. Effects of xylem pH on transpiration from wild-type and *flacca* tomato leaves. **Plant Physiology**, **117**: 703-709. 1998.
- WILKINSON, S. & DAVIES, W. J. Xylem sap pH increase: a drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. **Plant physiol.** **113**: 559-573. 1997.
- WINKEL, T. & RAMBAL, A. Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a mediterranean environment. **Agricultural and Forest Meteorology**, **51**:107-121, 1990.

- WINTER, E.J. **A água, o solo e a planta**. 2^a ed. São Paulo: Nobel, 1986. 170p.
- WONG, W.C. A differential medium for the identification of races 1 and 4 of *Fusarium oxysporum* f.sp.cubense. **Letters in Applied Microbiology**, **6**: 51-54. 1988.
- WOOLHOUSE, H.W. Crop physiology in relation to agricultural production: the genetic link. *In*: **Physiological Processes Limiting Plant Productivity**. Jhonson, C.B.(1981). BUTTER WORTHS, London. 1981, p.1-21.
- ZAROOGIAN, G.E. & BECKMAN, C.H. A comparison of cell wall composition in banana plants resistant or susceptible of *Fusarium oxysporum* f. sp. cubense. **Phytopathology** **58**: 733-35.1968.
- ZHANG, J.; SCHURR, U. & DAVIES, W.J. Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots. **J.Exp. Bot.**, **38**:1174-1181.1987.

