

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL**

**LIMITAÇÕES NA DETERMINAÇÃO DA CONDUTÂNCIA
ESTOMÁTICA E PARA ELIMINAR A CAMADA LIMITE FOLIAR**

MOMADE JUMA ALIASSE

ORIENTADOR: PROF. DR. FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO

**CUIABÁ, MT
Fevereiro de 2025**

**LIMITAÇÕES NA DETERMINAÇÃO DA CONDUTÂNCIA
ESTOMÁTICA E PARA ELIMINAR A CAMADA LIMITE FOLIAR**

MOMADE JUMA ALIASSE

*Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Física Ambiental
da Universidade Federal de Mato
Grosso, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em Física
Ambiental.*

ORIENTADOR: PROF. DR. FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO

CUIABÁ, MT

Fevereiro de 2025

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA FONTE.

A398l Alias, Momade Juma.

Limitações na determinação da condutância estomática e para eliminar a camada limite foliar [recurso eletrônico] / Momade Juma Alias. -- Dados eletrônicos (1 arquivo : 56 f., pdf). -- 2025.

Orientador: Francisco de Almeida Lobo.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2025.

Modo de acesso: World Wide Web: <https://ri.ufmt.br>.

Inclui bibliografia.

1. Variáveis anatômicas. 2. Coeficiente de Difusão. 3. Micro-Tom

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
PRÓ-REITORIA DE ENSINO DE PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

FOLHA DE APROVAÇÃO

TÍTULO: LIMITAÇÕES NA DETERMINAÇÃO DA CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA E PARA ELIMINAR A CAMADA LIMITE FOLIAR

AUTOR: MESTRANDO MOMADE JUMA ALIASSE

Dissertação defendida e aprovada em **20 de fevereiro de 2025**.

COMPOSIÇÃO DA BANCA EXAMINADORA

1. **Prof. Dr. FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO** (Presidente Banca /**Orientador**)
INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso

2. **Prof. Dr. SERGIO ROBERTO DE PAULO** (Examinador Interno)
INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso

3. **Prof. Dr. PAULO EDUARDO MENEZES SILVA** (Examinador Externo)
INSTITUIÇÃO: Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano

Cuiabá, 20/02/2025.



Documento assinado eletronicamente por **MARCELO SACARDI BIUDES**, **Coordenador(a) de Programas de Pós-Graduação em Física Ambiental - IF/UFMT**, em 20/02/2025, às 15:14, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **SERGIO ROBERTO DE PAULO**, **Docente da Universidade Federal de Mato Grosso**, em 20/02/2025, às 15:31, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO**, **Docente da Universidade Federal de Mato Grosso**, em 20/02/2025, às 16:01, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paulo Eduardo Menezes Silva**, **Usuário Externo**, em 20/02/2025, às 16:42, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site http://sei.ufmt.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **7649472** e o código CRC **E0B13DE4**.

DEDICATÓRIA

À minha esposa Helena Olímpio Mário e
aos meus filhos Ernesto e Sheila.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, expresso minha gratidão a **ALLAH, TODO PODEROSO e MISERICORDIOSO**, pela vida e pela proteção.

Aos meus pais, Juma Aliassee e Helena José Aliassee, por todo apoio e carinho incondicional ao longo da minha vida, e aos meus irmãos, Zena, Anissa, Issufo, Gulamo, Gani, Zuhaira e Gema (In Memoriam).

Ao Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo, pela ótima orientação, amizade, carinho e compreensão, ajudou-me bastante na superação dos obstáculos encarados nesta caminhada pelo mestrado.

À Prof^{ra}. Dr^a. Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz, pelo carinho de mãe oferecido, acompanhando em todas atividades realizadas, tanto no laboratório quanto no campo.

Ao Prof. Dr. Sérgio Roberto de Paulo, à Prof^{ra}. Dr^a. Iramaia Jorge Cabral de Paulo e Prof. Dr. Leone Francisco Amorim Curado, pela minha acolhida no Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental.

Estendo os meus agradecimentos a todos Professores do Programa de Física Ambiental, que contribuíram direta e indiretamente na minha formação: Adilson Pacheco de Souza, Denilton Carlos Gaio, João Basso Marques, Marcelo Sacardi Biudes, Marta de Albuquerque Nogueira, Flávia Maria de Moura Santos, Nadja Gomes Machado, Paulo Henrique Zanellade Arruda e Daniela de Oliveira Maionchi.

Ao Prof. Dr. Marcelo Lattarulo Campos e à Prof^{ra}. Dr^a. Ana Paula de Souza Caetano do Laboratório de Biociências, que apoiaram este trabalho de pesquisa com seus conselhos, seu tempo e os materiais de seu laboratório;

Ao Prof. Dr. Rafael Campagnol e Prof. Dr. Gláucio da Cruz Genuncio pela cessão da casa de vegetação da UFMT.

Ao Prof. Dr. Sérgio Roberto de Paulo e ao Prof. Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva, que participaram da banca, agradeço pelas valiosas contribuições e sábias sugestões que tanto melhoraram este trabalho.

Aos colegas e amigos do laboratório de Ecofisiologia Vegetal: Cristêcio, Adler, Juan, Talita, Kaik, Professora Maria, Wenderson, Marcelo, Omar, Sancho e Hermínio.

Agradeço a todos os colegas do Programa de Pós-Graduação que ajudaram imensamente e que se tornaram grandes amigos.

À Soilce e Flair, pela sua contribuição técnica dentro deste Programa de Pós-Graduação.

Ao meu amigo, companheiro Fernando Bernardo Elias Requessa, pelos conselhos e todo suporte incondicional junto à minha família.

À Universidade Zambeze, pela liberação para participar deste programa de formação em nível de mestrado.

Ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Fisiologia Vegetal em Condições de Estresse (INCT Fisiologia do Estresse – Processo: 406455/2022-8).

À Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

Ao Grupo de Cooperação Internacional das Universidades Brasileiras (GCUB-Mob N° 001/2022).

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA	i
AGRADECIMENTOS	ii
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	vii
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. OBJETIVOS.....	6
1.1.1. Objetivo Geral.....	6
1.1.2. Objetivos Específicos	6
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	8
2.1. Tomate Micro-Tom	8
2.2. Ácido Jasmônico.....	9
2.3. Salinidade como Fator Ambiental.....	10
3. MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1. Material Vegetal e Condições de Cultivo.....	14
3.3. Determinação da Condutância Estomática ao Vapor de Água por Meio de Variáveis Anatômicas	15
3.3.1. Cálculo da Condutância Estomática a partir dos Diferentes Valores de Coeficiente de Difusão Molecular do Vapor de Água Correntemente utilizados.....	15
3.3.2. Avaliação da Qualidade dos Valores da Condutância Estomática Obtida a partir das Variáveis Anatômicas	18
3.3.3. Análise Comparativa dos Valores do Coeficiente de Difusão Molecular do Vapor de Água Através dos Estômatos.....	18
3.4. Avaliação das Condições em que a Condutância da Camada Limite Foliar pode ser desconsiderada	19
4. RESULTADOS.....	24

4.1. Considerações sobre o Coeficiente de Difusão Molecular do Vapor de Água Através dos Estômatos no Cálculo da Condutância Estomática.....	24
4.2. Considerações sobre as Condições Necessárias que Permitem Negligenciar a Condutância da Camada Limite Foliar no Cálculo da Taxa Transpiratória.....	28
5. DISCUSSÃO	30
6. CONCLUSÃO.....	33
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Município de Cuiabá/MT	14
Figura 2. Casa de Vegetação, local onde foi conduzido o experimento	14
Figura 3. Relações entre a condutância estomática medida instrumentalmente, variáveis anatômicas relacionadas com a frequência estomática (A), variáveis anatômicas relacionadas com a área do ostíolo (B) e a condutância estomática calculada com base em dados anatômicos (C).	25
Figura 4. Relação das condutâncias estomáticas calculadas a partir de dados anatômicos entre si, fazendo-se variar o coeficiente de difusão do vapor de água através dos estômatos.	27
Figura 5. Velocidade do vento tangencial à folha capaz de reduzir a espessura da camada limite foliar (A) e permitir com que a condutância da camada limite foliar (B) seja suficientemente alta para ser negligenciada no cálculo da taxa transpiratória.	28
Figura 6. Erros de estimativa das variáveis do intercâmbio gasoso desconsiderando a condutância da camada limite foliar.	29

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

A_o	Área de abertura do poro estomático
A_{oM}^{ab}	Área máxima de abertura dos estômatos das faces abaxial
A_{oM}^{ad}	Área máxima de abertura dos estômatos das faces adaxial
CO_2	Dióxido de Carbono
dM	Diâmetro maior do ostíolo
DPV_l	Déficit de Pressão de Vapor entre a folha e o ar
D_w	Coeficiente de difusão molecular do vapor de água no ar ajustado para a temperatura da folha e a pressão atmosférica
$D_w^{C\&M}$	Coeficiente de difusão molecular do vapor de água no ar livre (COWAN; MILTHORPE, 1968)
D_w^o	Coeficiente de difusão molecular padronizado para a temperatura de 25°C
E	Taxa transpiratória
EROs	Espécies Reativas de Oxigênio
Fs	Frequência estomática
g_b^w	Condutância da camada limite foliar ao vapor de água
$g_{bi,crit}^w$	Condutância crítica da camada limite foliar
g_0	Coeficiente linear da regressão
g_s	Condutância estomática
g_{sa}^w	Condutância estomática ao vapor de água medida anatomicamente
g_{sa1}^w	Condutância estomática ao vapor de água face abaxial
g_{sa2}^w	Condutância estomática ao vapor de água face adaxial
g_s^w	Condutância estomática ao vapor de água
g_{si}^w	Condutância estomática ao vapor de água medida instrumentalmente
g_1	Coeficiente angular da regressão
g_t^w	Condutância total ao vapor de água
g_{min}	Condutância foliar mínima
IRGA	Analisador de Gases Infravermelho
JAs	Jasmônico
K	Kelvin
kPa	Quilo Pascal
L	Litro

L_s	Profundidade estomática
l	Comprimento médio da folha na direção do vento
m	Metro
MeJAs	Metil jasmonato
MLD	<i>mass loss of detached leaves</i>
mmol	milimol
mM	miliMolar
MPa	Mega Pascal
NaCl	Cloreto de Sódio
P	Pressão atual
R	Constante dos Gases
r_s	Raio médio do poro estomático
r_M	Raio maior da elipse do ostíolo
r_m	Raio menor da elipse do ostíolo
s	Segundo
s	Área da folha dentro da câmara de medição
T	Temperatura atual da folha
T°	Temperatura padrão
P°	Pressão atmosférica padrão
mmol	micromol
v	Velocidade do vento no ambiente
V	Volts
w_{ar}	Fração molar de vapor de água no ar
w_f	Fração molar de vapor de água na folha
$\bar{w}$	Valor médio das frações molares de vapor de água na folha e no ar
$^\circ\text{C}$	Graus Celsius
%	Porcentagem
δ_b	Espessura da camada limite foliar
Ω	fator de desacoplamento
Δ	tangente à curva de pressão de saturação em função da temperatura
γ	constante psicrométrica

RESUMO

A ampla adoção de sistemas portáteis de medição de fotossíntese levou à desconsideração dos fundamentos da condutância estomática ao vapor de água. Objetivo é contribuir com informações experimentais para o acúmulo de evidências de que há necessidade de uma revisão acerca dos valores do coeficiente de difusão molecular do vapor de água através dos estômatos e de que a condutância da camada limite foliar não pode ser desconsiderada nas determinações do intercâmbio gasoso das plantas. Utilizou-se um sistema portátil de medição de fotossíntese (modelo LI-6400XT) para determinar a condutância estomática, e variáveis anatômicas foram usadas para calcular essa condutância com diferentes valores do coeficiente de difusão molecular do vapor de água. Os resultados mostraram que a relação entre a condutância estomática medida e as variáveis anatômicas flutuou aleatoriamente, sem correlação significativa. As condutâncias estomáticas calculadas a partir dos diferentes coeficientes de difusão variaram significativamente. O valor crítico da condutância da camada limite foliar para vapor de água só pode ser obtido com uma camada limite fina, o que exige uma velocidade do vento muito alta, inviável em condições naturais e experimentais. O método utilizado para obter variáveis anatômicas foi inadequado, comprometendo a análise dos efeitos do coeficiente de difusão na condutância estomática. As condutâncias calculadas a partir dessas variáveis e dos coeficientes de difusão molecular do vapor de água variaram significativamente, indicando a necessidade de revisar esses valores. A velocidade do vento necessária para igualar a condutância da camada limite foliar à total é impraticável, mas pode ser desconsiderada, pois a velocidade do vento necessária para ultrapassar a condutância estomática é baixa, e o erro na estimativa da taxa transpiratória é pequeno.

Palavras-chave: Variáveis anatômicas; Coeficiente de Difusão, Micro-Tom.

ABSTRACT

The widespread adoption of portable photosynthesis measurement systems has led to disregarding the fundamentals of stomatal conductance to water vapor. The aim is to provide experimental data to accumulate evidence that there is a need to review the values of the molecular diffusion coefficient of water vapor through stomata and that the conductance of the leaf boundary layer cannot be disregarded in the determinations of plant gas exchange. A portable photosynthesis measurement system (model LI-6400XT) was used to determine stomatal conductance and anatomical variables were used to calculate this conductance with different values of the molecular diffusion coefficient of water vapor. The results showed that the relationship between measured stomatal conductance and anatomical variables fluctuated randomly, with no significant correlation. Stomatal conductances calculated from different diffusion coefficients varied significantly. The critical value of leaf boundary layer conductance for water vapor can only be obtained with a thin boundary layer, which requires a very high wind speed, unfeasible in natural and experimental conditions. The method used to obtain anatomical variables was inadequate, compromising the analysis of the effects of the diffusion coefficient on stomatal conductance. Stomatal conductances calculated from these variables and the molecular diffusion coefficients of water vapor varied significantly, indicating the need to review these values. The wind speed required to equal the leaf boundary layer conductance to the total is impractical but can be disregarded because the wind speed required to exceed stomatal conductance is low, and the error in estimating the transpiration rate is small.

Keywords: Anatomical variables; Micro-Tom; Molecular diffusion coefficients

1. INTRODUÇÃO

A partir da generalização do uso do sistema portátil de medição de fotossíntese nas pesquisas relacionadas com o intercâmbio gasoso das plantas, os fundamentos básicos relacionados com os componentes da condutância estomática ao vapor de água, quais sejam, os valores médios representativos da frequência estomática, da área média do ostíolo, da profundidade do poro estomático, do raio médio do ostíolo e, principalmente, do coeficiente de difusão molecular do vapor de água representativo do microambiente do estômato, foram paulatinamente esquecidos, até serem completamente desconsideradas (BROWN; ESCOMBE, 1900; FANOURAKIS et al., 2015; FRANKS; FARQUHAR, 2001; LUSHNIKOV et al., 1994; PARLANGE; WAGGONER, 1970). E a razão é simplesmente porque não há necessidade desse entendimento para a obtenção instrumental do valor dessa variável (a condutância estomática ao vapor de água).

No artigo clássico de VON CAEMMERER; FARQUHAR, (1981), esses pesquisadores apresentam o modelo bioquímico da fotossíntese como base conceitual a ser empregada nos algoritmos de cálculo das variáveis do intercâmbio gasoso dos sistemas portáteis de medição de fotossíntese. Nesse artigo, algumas premissas são apresentadas e, desafortunadamente, igualmente esquecidas pela maioria dos usuários desses aparelhos. A primeira delas é a de que nos espaços intercelulares da folha e na câmara subestomática, a umidade relativa é de 100%, cometendo-se, com isso, um erro considerado praticamente desprezível, até mesmo nos casos em que o potencial hídrico foliar é bem negativo como -3,0 MPa (NOBEL, 2020). É que somente a partir da aceitação dessa primeira premissa é que se faz possível realizar os cálculos das variáveis do intercâmbio gasoso nesses aparelhos, que têm nas medidas do fluxo apenas do vapor de água o ponto de partida para a determinação da correspondente condutância estomática ao vapor de água, utilizada como base para os demais cálculos das outras variáveis. A segunda premissa tem a ver com a relação entre os coeficientes de difusão molecular do vapor de água e do CO₂ no ar dentro dos estômatos e na camada limite da folha, considerando que no poro estomático, o vapor de água difunde-se 60% mais rápido e na camada limite, 37% mais rápido do que o CO₂. Com isso, a condutância estomática e a condutância da camada limite para o CO₂ pode ser deduzida dividindo-se a condutância estomática e a condutância da camada limite para o vapor de água por 1,60 e por 1,37; respectivamente (IR, 1977). Até o presente momento, esses valores nunca foram sequer questionados.

A partir do emprego generalizado dos sistemas portáteis de medição de fotossíntese, as únicas pesquisas relacionadas com estimativas da condutância estomática por meio de dados anatômicos foram basicamente aquelas relacionadas com as estimativas da condutância máxima ao vapor de água. E, nesses casos, o problema que se apresenta é justamente aquele anteriormente mencionado que se refere ao valor do coeficiente de difusão molecular do vapor de água no ar livre que, em princípio, tem-se estabelecido um valor padronizado para a temperatura de 25°C e pressão de 101,3 kPa (D_w^0), da ordem de $2,49 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ (FRANKS; FARQUHAR, 2001; MURRAY et al., 2020; XIONG et al., 2017). Entretanto, em alguns casos outros valores são apresentados; por exemplo, igual a $2,82 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ para a temperatura de 25°C sem mencionar a pressão (OUYANG et al., 2017), igual a $2,43 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ para a temperatura de 21°C sem mencionar a pressão (FANOURLAKIS et al., 2015), igual a $2,3 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ sem mencionar a temperatura e a pressão (QUIRK et al., 2013), sem que se dê a devida explicação de onde esse valor foi obtido e porquê difere do anterior, o que já suscita dúvidas acerca da exatidão do método de determinação dessa variável.

Apesar de quase nunca serem consideradas, há correções para esse valor do coeficiente de difusão molecular do vapor de água em função exclusivamente da temperatura (LUSHNIKOV et al., 1994) ou em função da temperatura e da pressão (JONES, 2013). Há de se notar que, se nenhuma correção for empregada ou de acordo com a correção a ser empregada, novos e diferentes valores para a variável são obtidos para as mesmas condições ambientais, o que igualmente contribui para aumentar as dúvidas sobre quão exato é o valor utilizado e o quanto a possível diferença entre ele e aquele que deveria ser o verdadeiro afetam o valor da condutância estomática ao vapor de água que se calcule a partir dele.

Como D_w^0 se refere ao processo de difusão do vapor de água no ar livre, COWAN; MILTHORPE, (1968) sugerem uma correção para o processo de difusão através dos poros estomáticos. Esses autores consideram que o valor do coeficiente de difusão do vapor de água através de estômatos quase fechados é da ordem de 67% do seu valor no ar livre e em estômatos abertos, 90%; sem qualquer correção prévia pela temperatura e pressão reinantes. A correção que apresentam se deve ao fato de que nos poros estomáticos há que se considerar a colisão de moléculas de CO_2 , vapor de água e demais constituintes do ar entre si, a colisão dessas moléculas com as paredes celulares das células oclusivas e o efeito do gradiente de pressão através do poro estomático que fazem variar a magnitude desse coeficiente (LEUNING, 1995).

Existe ainda outro aspecto que compromete as medições do intercâmbio gasoso com os sistemas portáteis de medição de fotossíntese, que é o fato de que esses equipamentos trabalham com um valor fixo de condutância da camada limite foliar ao vapor de água (g_b^w),

que não é necessariamente similar ao dos ambientes naturais em que as plantas avaliadas se encontram; e quanto maior for essa diferença, tanto maior serão aquelas entre os valores das variáveis do intercâmbio gasoso medidos instrumentalmente e os que efetivamente estão ocorrendo no ambiente natural. Os ajustes pós-medição exigem a compreensão de como realizá-los, o que geralmente depende de uma medição direta paralela da variável sob as mesmas condições de temperatura e pressão. Há métodos para isso, como por exemplo, o descrito por (JARVIS, 1971), que envolve a medição da umidade do ar dentro da câmara de medição do aparelho, da temperatura e da taxa de evaporação de água num papel de filtro saturado que simula uma folha. Mais recentemente, introduziu-se um método envolvendo um ciclo de aquecimento e resfriamento aplicado a uma réplica de folha de formato semelhante, resultando em uma mudança exponencial de temperatura (JONES, 2013). A partir dessa resposta de temperatura, a g_b^w pode ser derivada usando-se a inclinação da curva. É claro que esses métodos não são comumente usados pelos pesquisadores que conduzem medições de troca gasosa foliar com sistemas portáteis de medição de fotossíntese. Em vez disso, muitos aceitam o erro potencial presente em suas medições e outros nem mesmo estão cientes do fato.

Devido à diferente espessura da camada limite e temperatura na superfície sólida, onde ocorrem fluxos laminares e turbulentos perpendiculares à superfície, há um consenso para lidar com a camada limite como tendo uma representação adequada ou equivalente de uma espessura média de ar não agitado sobre toda a superfície sólida (δ_b). Apesar de sua complexidade, existem formulações matemáticas diretas e valiosas para estimar δ_b e a correspondente condutância dessa camada limite para os gases. Essas estimativas dependem principalmente da forma e tamanho do objeto (ou da folha) e da velocidade do vento (LEIGH et al., 2017). De acordo com o princípio da similaridade, a espessura da camada limite calculada para transferência de calor também se aplica à transferência de matéria (JONES, 2013; NIKLAS, K.J.; SPATZ, 2012; NOBEL, 2020). Em conclusão, no nível da folha, a g_b^w é tratada em um sistema onde os fluxos de gás dentro da camada limite são realizados por difusão molecular. Além deste ponto, as condutâncias são uma questão de micrometeorologia, e outros conceitos adequados devem ser empregados. A primeira é a condutância da superfície, que está relacionada às propriedades da superfície e é imposta por ela mesma (como vegetação, solo ou corpos de água). Nesse contexto, a condutância da superfície inclui as camadas limite estomática e foliar e uma camada atmosférica em que ambos os processos – turbulento e laminar – ocorrem até um certo ponto em que a superfície não afeta mais a difusão de gases. Além desse ponto, ocorre a condutância aerodinâmica, representando a eficiência da atmosfera em

transportar essas quantidades verticalmente como uma propriedade do ar acima da superfície e a sua condição turbulenta.

Além das limitações relativas ao uso dos sistemas portáteis de medição de fotossíntese relacionadas com o trato da g_b^w , é preciso ainda mencionar a total negligência em relação a essa variável em alguns trabalhos. Para desconsiderar o efeito da g_b^w no cômputo da condutância total ao vapor de água (g_t^w) é preciso que ela seja suficientemente grande para permitir que não haja diferença significativa entre g_t^w e a condutância estomática ao vapor de água (g_s^w).

Um claro exemplo é o do cálculo da condutância foliar mínima (g_{min} , soma da transpiração cuticular e através de estômatos parcialmente fechados). O método correntemente empregado para acessar a g_{min} é o *mass loss of detached leaves* (MLD), que consiste em destacar a folha da planta e monitorar sua perda de peso ao longo do tempo. Um artigo relacionado a esse método em que os autores compilam informações de vários outros, que refletem o efeito de não se levar em consideração a camada limite da folha no cálculo da g_{min} , é o de DUURSMA et al., (2019). Dentre os autores citados nesse trabalho, Anfodillo et al. (2002) mencionam que usaram ventiladores para eliminar o efeito da camada limite da folha; contudo, a velocidade do vento por eles empregada, de 3 m s^{-1} , é insuficiente para isso, como será demonstrado nos resultados deste trabalho.

Há, contudo, razões para que existam tantos artigos nos quais a g_b^w não tenha sido considerada tenham sido publicados e em várias revistas científicas importantes; ainda que seus próprios autores não as tenham mencionado explicitamente. É preciso que esse esclarecimento seja feito, sobretudo para demonstrar a magnitude dos erros que se aceitam em termos dos cálculos das condutâncias total e das taxas transpiratórias correspondentes, quando g_b^w é desconsiderada. Sem esse esclarecimento, o efeito multiplicador das informações incompletas que ficam disponíveis nos artigos científicos lidos pela comunidade acadêmica e, sobretudo, pelos mais jovens e inexperientes, concorre para promover nesses leitores o falso entendimento do processo de intercâmbio gasoso.

É de conhecimento geral que a g_s^w é afetada por inúmeros fatores, dentre os quais a luz, a concentração atmosférica de CO_2 e o estado hídrico da planta figuram como os principais (BONO et al., 2001; DRIESEN et al., 2020). Em geral, são exatamente diferentes níveis desses fatores os tratamentos mais empregados nos trabalhos de pesquisa que requerem a análise de uma ampla faixa de valores de g_s^w . Por outro lado, é igualmente interessante observar que além daquilo que já se sabe, existem ainda outros fatores potenciais que eventualmente podem afetar a g_s^w e de uma forma inédita e, em alguns casos, até mesmo contrariando alguns pressupostos

já estabelecidos como verdadeiros. Esse é o caso, por exemplo, do que se apresenta no trabalho de LOBO et al., (2023). Esses pesquisadores demonstraram que, ao contrário do que muitos consideravam como falso, a g_s^w é sim afetada pelo déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar adjacente, pelo menos em algumas espécies, de maneira que o fenômeno não pode ser generalizado.

Sabe-se que, dentre os problemas que a salinidade pode determinar nas plantas, está a interferência no seu estado hídrico, reduzindo a disponibilidade de água do solo para o sistema radicular devido ao seu efeito osmótico na solução do solo (MEDEIROS et al., 2012; MORALES et al., 2001; VIOL et al., 2017). Nesse sentido, a salinidade pode ser um fator adicional àqueles anteriormente mencionados e que, dada sua importância agrônômica, torna-se relevante para avaliar seu efeito sobre a g_s^w . De igual importância figura o ácido jasmônico. Em alguma medida, tem sido encontradas evidências de que os jasmonatos podem potencialmente atenuar o efeito da salinidade em algumas plantas (DELGADO et al., 2021; DEUNER et al., 2015).

Praticamente em todos os trabalhos relacionados com a determinação da condutância estomática a partir de variáveis anatômicas, se trabalha com plantas que apresentam estômatos somente em uma das faces do limbo foliar e, em alguns casos, não é mencionado se as plantas são, ou não, anfiestomáticas. Obviamente que é muito mais simples trabalhar com plantas com estômatos em apenas uma das faces. Nas medições instrumentais da condutância estomática, o valor obtido sempre representa o total foliar. Apenas recentemente (MÁRQUEZ et al., 2023), estabeleceu um protocolo para discriminar a contribuição relativa dos estômatos na face adaxial e na abaxial no intercâmbio gasoso.

O tomateiro é uma espécie agrônômica de grande importância econômica e, dentre as cultivares existentes, o tomate Micro-Tom se apresenta como um material vegetal extremamente útil nas pesquisas científicas. O fato de que a salinidade é um problema potencial para o cultivo de hortaliças como o tomate, aliado ao fato de que o tomate apresenta estômatos em ambas as faces do limbo foliar, justifica plenamente a condução de um experimento no contexto da pesquisa proposta por este trabalho científico.

Diante do exposto, foram duas as perguntas científicas que determinaram a realização deste trabalho científico: (1) será que há alguma diferença significativa entre os valores da condutância estomática ao vapor de água medida instrumentalmente e a estimada por meio de medidas anatômicas e, se sim, a que se deve? (2) em que medida a condutância da camada limite foliar pode ser desconsiderada nas medições do intercâmbio gasoso nas plantas?

Assim, as hipóteses testadas, por consequência, foram respectivamente: (1) sim, há uma diferença entre os valores da condutância estomática ao vapor de água medidas instrumentalmente e por meio de variáveis anatômicas, porém, essa diferença se deve majoritariamente aos erros cometidos na determinação destas últimas e (2) as condições em que se pode ignorar a condutância da camada limite foliar na determinação da condutância total ao vapor de água são incomuns.

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. Objetivo Geral

Contribuir com informações experimentais para o acúmulo de evidências de que há necessidade de uma revisão acerca dos valores do coeficiente de difusão molecular do vapor de água através dos estômatos e de que a condutância da camada limite foliar não pode ser desconsiderada nas determinações do intercâmbio gasoso das plantas.

1.1.2. Objetivos Específicos

Verificar a possibilidade de se obter uma faixa suficientemente ampla de valores de condutância estomática em folhas de tomate cultivar Micro-Tom em função de diferentes tratamentos de salinidade do substrato de cultivo e emprego de metil jasmonato.

Avaliar a qualidade dos dados anatômicos para estimar os valores das condutâncias estomáticas a partir deles, comparando-os com os valores obtidos instrumentalmente.

No caso de que as variáveis anatômicas não permitam estimar valores coerentes de condutância estomática, avaliar a magnitude das diferenças entre os valores da condutância estomática teórica máxima possível produzidas empregando-se as diferentes aproximações para o coeficiente de difusão molecular do vapor de água através dos estômatos utilizadas na literatura.

Avaliar em que condições experimentais a condutância da camada limite foliar pode ser desconsiderada na determinação da condutância total ao vapor de água na folha e se essas condições são normais ou excepcionais.

Avaliar a magnitude dos erros cometidos nos cálculos da condutância estomática e da taxa transpiratória quando a condutância da camada limite é desconsiderada.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Tomate Micro-Tom

Dentre as hortaliças mais cultivadas e economicamente importantes em todo o mundo, o tomate se destaca como uma das espécies mais relevantes. O tomate (*Solanum lycopersicum* L.) é uma planta da família das solanáceas e dicotiledônea, originária do centro da América do Sul, mais precisamente na região andina (Peru, Bolívia e Chile), onde várias espécies silvestres ainda podem ser encontradas em suas formas primitivas (BRANDÃO FILHO et al., 2018; CARVALHO et al., 2011; DAM et al., 2006).

Entretanto, assim como as demais hortaliças, o tomate também é suscetível ao estresse causado pela salinidade. Atualmente, para fins de pesquisas científicas, o tomate cultivar Micro-Tom, que originalmente foi desenvolvida para fins ornamentais tem sido amplamente empregada (BAE et al., 2021; SCOTT; HARBAUGH, 1989). Esta cultivar é especialmente utilizada por ser um material anão, com 10 a 20 cm de altura, que requer pouco espaço físico para seu cultivo, possui um ciclo de vida precoce de 70 a 90 dias, produz frutos com sementes viáveis e conta com uma série de mutantes e materiais geneticamente modificados (FLORES et al., 2016; MARTÍ et al., 2006; MEISSNER et al., 1997; SHIKATA et al., 2016).

Além disso, o tomateiro possui diversas características interessantes, como frutos carnudos, crescimento simpodial e folhas compostas, que não são encontradas em outras plantas-modelo, como a *Arabidopsis* (KIMURA; SINHA, 2008). Todavia, esses fatores contribuem para uma coleta rápida de dados e a caracterização dos efeitos de determinados produtos sobre o desempenho vegetal, constituindo assim um material de estudo ideal para a adaptação da planta em diferentes condições ambientais e de manejo (MARTINAZZO et al., 2015).

Devido à sua importância como alimento, o tomate tem sido cultivado com o objetivo de aprimorar a produtividade, a qualidade dos frutos, a resistência a patógenos e tolerância aos estresses bióticos e abióticos (CARVALHO et al., 2011; CHOI et al., 2022; FLORES et al., 2016; HOU; TSUDA, 2022; KIMURA; SINHA, 2008; YANG et al., 2012). Portanto, a combinação dessas características torna o tomate não apenas uma cultura vital do ponto de vista econômico, mas também um modelo valioso para pesquisas científicas visando melhorar a resistência e a produtividade das plantas em diferentes condições ambientais (LOPES et al., 2023).

2.2. Ácido Jasmônico

As plantas estão expostas a diversos fatores de estresse (MAIA; MORAES, 2015), o que afeta seu crescimento e desenvolvimento (DELGADO et al., 2021). Recentemente, somaram-se evidências de que os denominados jasmonatos (JAs), um grupo bioativo derivado de ácidos graxos que inclui o JA e seu metil-éster, metil jasmonato (MeJA), originalmente associados à sinalização de rotas metabólicas de defesa das plantas, sobretudo contra a herbívora e a infecção por patógenos, também podem aumentar a tolerância das plantas ao estresse salino (DELGADO et al., 2021; DOMBROWSKI, 2003). Além disso, as plantas são organismos dinâmicos que respondem ao ambiente e se ajustam a ele (ANFANG; SHANI, 2021). Essa interação e as respostas subsequentes são mediadas por hormônios vegetais, um pequeno grupo de moléculas sinalizadoras orgânicas (CREELMAN; TIERNEY; MULLET, 1992), que interagem em vários níveis para regular o crescimento, desenvolvimento e senescência das plantas, além de induzirem resistência sistêmica e resposta ao ambiente (ECKER; DAVIS, 1987; GOMI, 2020; LI et al., 2004). Essas funções incluem o alongamento e a divisão celular, a diferenciação vascular, a formação de raízes e a dominância apical (DAVIES, 2010; LJUNG et al., 2002).

Portanto, os hormônios vegetais são moléculas endógenas essenciais e sinais envolvidos na regulação do desenvolvimento e na tolerância das plantas a diversos estresses, incluindo o estresse salino (RYU; CHO, 2015; SU et al., 2020). No entanto, os hormônios mais estudados incluem ácido abscísico, auxina, brassinosteroides, citocinina, etileno, giberelina, ácido jasmônico, ácido salicílico e estrigolactona (ANFANG; SHANI, 2021; SULIMAN et al., 2020). Além disso, a aplicação de reguladores de crescimento vegetal, como o ácido jasmônico, é uma abordagem eficaz para melhorar a tolerância à salinidade das culturas (SHAHZAD et al., 2018).

Os JAs são moléculas de sinalização críticas em vários processos de desenvolvimento e defesa de plantas em resposta à salinidade (DELGADO et al., 2021). A via dos JAs consiste basicamente na biossíntese, sinalização, catabolismo e resposta associadas a esses compostos, com informações obtidas principalmente em *Arabidopsis* e são oxilipinas, cuja biossíntese se inicia nos plastídeos (DELGADO et al., 2021; GOMI, 2020).

2.3. Salinidade como Fator Ambiental

A salinidade, que é a acumulação excessiva de sais na solução do solo ou na água de irrigação, pode limitar o crescimento e desenvolvimento das plantas, especialmente em regiões áridas e semiáridas (ACOSTA-MOTOS et al., 2015, 2017; ANDRADE FIGUEIREDO et al., 2019; CRUZ et al., 2006; DIAS et al., 2011; LEIVA-AMPUERO et al., 2020; OLIVEIRA; OLIVEIRA; SILVA, 2019; PAULUS et al., 2012; SANTOS JÚNIOR et al., 2023; WILLADINO; CAMARA, 2010; YANG; GUO, 2018a; ZÖRB; GEILFUS; DIETZ, 2019b). Nestas regiões, o acúmulo de sais solúveis no solo dificulta a absorção de água pelas raízes, resultando em estresse hídrico e iônico para as plantas (DELGADO et al., 2021; HOFFMANN et al., 2021; ZÖRB; GEILFUS; DIETZ, 2019a). Nesse contexto, a qualidade da água utilizada na irrigação tem sido um dos principais limitantes na produção de tomate (DELGADO et al., 2021; MUNNS; TESTER, 2008; VIOL et al., 2017).

As baixas precipitações pluviométricas, a drenagem insuficiente e a utilização de água de baixa qualidade induzem à formação de solos com alta concentração de sais (PEDROTTI et al., 2015). Quando a concentração atinge 40 mM de NaCl, um solo é considerado salino, gerando uma pressão osmótica de cerca de 0,2 MPa e reduzindo significativamente os rendimentos da maioria das culturas (MEDEIROS et al., 2012; MUNNS; TESTER, 2008).

A salinidade causa problemas osmóticos e iônicos nas plantas (DARKO et al., 2019; GUO et al., 2022; MUNNS; TESTER, 2008; YANG; GUO, 2018b). Porém os sais, sendo osmoticamente ativos, reduzem o potencial hídrico do solo, interferindo na disponibilidade de água para as plantas e afetando negativamente seu estado hídrico (MORALES et al., 2001; MUNNS, 2005; ROMERO-ARANDA; SORIA; CUARTERO, 2001). Fisiologicamente, a salinidade impacta as relações hídricas das plantas, tanto pela redução da disponibilidade de água para absorção pelo sistema radicular, causada pelo efeito osmótico da solução do solo ou nutritiva, quanto pelo efeito iônico. Nesse último caso, o íon Na^+ é absorvido em maior quantidade do que o Ca^{2+} e o K^+ , enquanto o íon Cl^- é mais absorvido do que o NO_3^- (ALVES et al., 2018; ASADA et al., 2000; CAVALCANTE; REBEQUI, 2013; GUO et al., 2022; PARVIN et al., 2019; REHMAN et al., 2021; TAIZ; TAIZ, 2017; WU et al., 2019; ZHAO et al., 2020).

Dentre as várias alterações anatômicas causadas pela salinidade, observa-se a lignificação das paredes celulares (OURIQUE, 2010), o aumento da espessura do mesófilo foliar (LONGSTRETH; NOBEL, 1979; MUNNS, 2002), e das estrias de Caspari, promovendo a redução do transporte de íons de Na^+ pela via apoplástica (FERNANDEZ-GARCIA et al.,

2009), a acumulação de cristais de oxalato de cálcio nas células (HUNSCHE et al., 2010), a diminuição do número de células do xilema e floema e a desorganização no arranjo dessas células (HU; FROMM; SCHMIDHALTER, 2005). Além disso, as membranas celulares são consideradas alvos primários dos estresses ambientais, sendo os locais onde os estímulos ambientais são detectados, desencadeando respostas aclimativas (NIU; XIANG, 2018; OSMONT; SIBOUT; HARDTKE, 2007; RUELLAND et al., 2015).

Outro efeito secundário do estresse salino é o estresse oxidativo, que ocorre quando há um desequilíbrio entre a produção de Espécies Reativas de Oxigênio (EROs) e a defesa antioxidante. Isso resulta em dano oxidativo de macromoléculas e, posteriormente, da estrutura celular (ACOSTA-MOTOS et al., 2015; ASHRAF; HARRIS, 2013; HERNANDEZ et al., 1993; MENEGUZZO; NAVARI-IZZO; IZZO, 1999; MITTOVA et al., 2004).

No entanto, os efeitos da salinidade no crescimento das plantas podem ser específicos, sendo que a tolerância ao sal está correlacionada com a estimulação de enzimas antioxidantes e a maior capacidade de remoção de EROs (MORALES GUEVARA et al., 2012; TARCHOUNE et al., 2010). Porém, na maioria das espécies, com o aumento da salinidade, as folhas podem ser danificadas na epiderme, no mesófilo e nas células paliçádicas (LONGSTRETH; NOBEL, 1979).

O desequilíbrio nutricional causa danos indiretos, como a redução da condutância estomática, a diminuição da taxa fotossintética, a alteração na condutividade hidráulica das raízes e na transpiração, além de causar abscisão foliar, afetando negativamente a taxa de crescimento das espécies vegetais (DIAS; BLANCO, 2010; MUNNS, 2002; ROMERO-ARANDA et al., 1998). Entretanto, os principais sintomas fisiológicos da salinidade nas plantas são a redução da taxa fotossintética, a transpiração e a respiração excessivas. Ocorre também a diminuição da assimilação de CO₂, da condutância estomática e da transpiração, devido ao estresse provocado pelo excesso de íons (HERNÁNDEZ et al., 2001; PARIDA; DAS, 2005; SALMAN GULZAR; KHAN; UNGAR, 2003).

A clorofila é o principal pigmento fotossintético, e sua quantificação reflete na taxa fotossintética (MAO et al., 2007). Mas, o teor de pigmentos pode fornecer informações sobre o desempenho fisiológico e a capacidade fotossintética das folhas, bem como a manifestação de estresse ou doenças (ESPAÑA-BOQUERA; LOBIT; CASTELLANOS-MORALES, 2010).

As modificações anatômicas nas folhas incluem um aumento do parênquima paliçádico e dos espaços intercelulares, além da diminuição do parênquima esponjoso, servindo para facilitar a difusão de CO₂ em situações de abertura estomática reduzida (ACOSTA-MOTOS et al., 2017). Em estudos com genótipos de abóbora, foi relatado que o teor de clorofila

diminuiu significativamente em todos os genótipos submetidos ao estresse salino (100 mM de NaCl por 7 dias) (SEVENGOR et al., 2011). Porém, no tratamento de salinidade do Micro-Tom, em duas semanas, foi observada uma redução de 43% na gs com 160 mM de NaCl, ao passo que em oito (8) semanas foi verificada uma diminuição da gs a partir de 40 mM, atingindo uma redução de 63% nas plantas de tomate (LEIVA-AMPUERO et al., 2020).

Em estudos realizados com plantas de Micro-Tom, constatou-se que elas se adaptaram ao estresse salino reduzindo a área foliar, a condutância estomática e minimizando a perda de água pela transpiração, o que levou a uma redução na taxa fotossintética, especialmente após duas semanas de tratamento com 150 mM de NaCl (BACHA et al., 2017).

A condutância estomática é uma medida da facilidade com que os gases (vapor de água e CO₂) se difundem do interior das folhas para a atmosfera adjacente à mesma, considerando um dado gradiente de concentração desses gases entre a folha e essa atmosfera adjacente (a camada limítrofe) (BONAN, 2019). Por outro lado, a condutância difusiva total de uma folha é a soma das condutâncias da camada limite e estomática (ROTH-NEBELSICK, 2007). Assim, a condutância estomática controla, em certa medida, as taxas de assimilação do CO₂ (fotossíntese) e da perda de vapor de água (transpiração), por meio do controle da abertura de poros microscópicos chamados estômatos, presentes nas partes aéreas das plantas, principalmente na superfície das folhas (BUCKLEY, 2019; FARQUHAR; SHARKEY, 1982; JONES, 1998, 2013; MURRAY et al., 2020).

Os estômatos desempenham um papel crucial no equilíbrio das trocas gasosas entre as partes aéreas da planta e a atmosfera. Eles são fundamentais para a fotossíntese, a transpiração e o transporte de solutos no xilema, além de contribuírem para a dissipação de energia e a estabilidade térmica das plantas (FEITOSA et al., 2016; PACHECO; LAZZARINI; ALVARENGA, 2021; TAIZ; TAIZ, 2017). Porém, as condições ambientais regulam aspectos anatômicos e fisiológicos das plantas, permitindo que elas se ajustem para continuar seu crescimento e desenvolvimento (PREVIL, 2021). Contudo, fatores como temperatura, umidade relativa do ar, intensidade da luz e concentração de CO₂ ao redor das folhas influenciam o número de estômatos presentes nelas (PACHECO; LAZZARINI; ALVARENGA, 2021).

A difusão de gases pelos estômatos segue a lei de Fick, que descreve o fluxo de um gás de uma região de alta concentração para uma de baixa concentração. Os coeficientes de difusão de vapor de água e CO₂ diferem devido às propriedades físicas distintas desses gases, afetando a taxa de difusão através dos estômatos (JONES, 2013; NOBEL, 2009; SLATYER; SHMUELI, 1967). No entanto, a difusão do vapor de água através dos estômatos é 1,6 vezes maior que a do CO₂ e, a perda transpiracional de água da folha é um compromisso caro, mas

inevitável, entre o ganho fotossintético e a produtividade das plantas (FARQUHAR; SHARKEY, 1982; LEUNING, 1995). Do outro lado, uma baixa condutância estomática limita a taxa de assimilação ao restringir a difusão de CO_2 na folha (LAWSON; BLATT, 2014). Dois aspectos importantes decorrentes da transpiração são que a evaporação da água no interior da folha consome calor latente da massa foliar e que essa energia é dissipada para fora da folha quando o vapor de água é perdido na atmosfera, o que leva a efeitos de resfriamento que diminuem a temperatura dos locais de evaporação para cerca de 0,1 a 0,4°C (LAWSON; BLATT, 2014; YIANOULIS; TYREE, 1984).

O mecanismo de transporte de gás nas folhas geralmente ocorre por difusão, exceto em folhas anfiestomáticas, onde existe a possibilidade de transporte gasoso por fluxo de massa (BACA CABRERA et al., 2021; YIANOULIS; TYREE, 1984). Além disso, os estômatos permitem que as plantas regulem a transpiração (FARQUHAR; SHARKEY, 1982; HETHERINGTON; WOODWARD, 2003). E os espaços de ar internos, através dos quais ocorre a difusão gasosa, têm formato irregular e geometria complexa, sendo que um grande número de estômatos é conectado pela interligação de regiões cheias de gás dos espaços subestomáticos (JONES, 2013; YIANOULIS; TYREE, 1984). Portanto, a difusão em folhas inteiras é descrita em termos de algumas resistências de difusão, como a resistência da camada limite, da cutícula, dos estômatos e dos espaços aéreos do mesófilo (SLATYER; SHMUELI, 1967).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material Vegetal e Condições de Cultivo

A pesquisa foi conduzida nas instalações da Universidade Federal de Mato Grosso, Campus de Cuiabá (Cuiabá, Mato Grosso, Brasil; 15°36'39" S, 56°3'54" W). A casa de vegetação (Figura 2) está equipada com um sistema automático de circulação forçada de ar e controle de temperatura, mantido a $25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ durante todo o experimento, que foi conduzido de maio a dezembro de 2024.

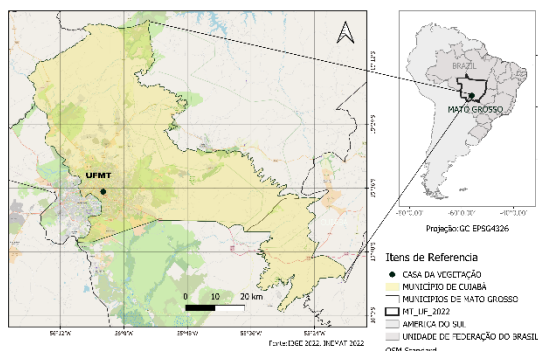


Figura 1. Município de Cuiabá/MT



Figura 2. Casa de Vegetação, local onde foi conduzido o experimento

O tomate (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae) cultivar Micro-Tom foi utilizado como material vegetal da pesquisa. As sementes foram plantadas em um vaso de cultivo com capacidade de 0,5 L, contendo substrato de cultivo. A base do vaso foi selada para evitar a lixiviação ou infiltração da solução salina durante a rega, mantendo-se assim confinado no próprio vaso o efeito da salinidade nos diferentes tratamentos.

Aos 21 dias após a semeadura, metade das plantas foram submetidas à pulverização até o ponto de escorrimento com MeJA na concentração de 100 μM ; considerando que esse fitormônio tem efeito potencial na atenuação do estresse salino nas plantas (DELGADO et al., 2021).

Para induzir diferentes condições de abertura estomática, aos 23 dias após a semeadura aplicou-se diferentes tratamentos de salinidade: 0,0; 15,0; 30,0 e 45,0 mM de NaCl, concentrações essas definidas para o volume de substrato no vaso de cultivo.

3.2. Determinação Instrumental da Condutância Estomática ao Vapor de Água

Todas as determinações foram realizadas no estágio de pré-floração das plantas, aos 50 dias após a semeadura, empregando-se a primeira folha totalmente expandida no sentido do ápice para a base.

As determinações instrumentais da condutância estomática ao vapor de água (g_{si}^w) foram realizadas com o emprego de um sistema portátil de medição de fotossíntese modelo LI-6400XT, ajustado para uma densidade de fluxo fotossinteticamente ativo de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, concentração atmosférica de CO_2 de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, temperatura do ar de 30°C e umidade relativa do ar entre 50 e 60% (BIOSCIENCES, 2012).

3.3. Determinação da Condutância Estomática ao Vapor de Água por Meio de Variáveis Anatômicas

3.3.1. Cálculo da Condutância Estomática a partir dos Diferentes Valores de Coeficiente de Difusão Molecular do Vapor de Água Correntemente utilizados

Imediatamente após a medição instrumental do intercâmbio gasoso, no mesmo ponto em que a câmara de medição foi acoplada à folha, tomou-se a impressão epidérmica das faces abaxial e adaxial, de acordo com o método proposto por BASTOS SEGATTO et al., (2004). Para isso, foram empregadas duas lâminas microscópicas onde se depositou previamente uma gota de cianocrilato (Loctite[®]) em cada uma delas, forçando-as contra o limbo foliar para obter a impressão epidérmica na cola. Essas lâminas foram utilizadas para a determinação microscópica da frequência estomática (F_s) e das dimensões lineares dos diâmetros da maior e menor largura do ostíolo para a estimativa da área de abertura do poro estomático (A_o) considerando-o como uma elipse; e de sua profundidade (L_s), por meio de uma relação alométrica com o maior diâmetro do ostíolo (d_M), em que a profundidade é a sua quarta parte, aproximadamente (MILLA; DE DIEGO-VICO; MARTÍN-ROBLES, 2013). O raio médio do poro estomático (r_s) foi obtido a partir da média geométrica entre os raios maior (r_M) e menor (r_m) da elipse do ostíolo.

A determinação da condutância estomática a partir dos dados anatômicos foi realizada considerando três aproximações: (1) utilizando-se o valor do coeficiente de difusão molecular do vapor de água no ar padronizado para a temperatura de 25°C e 101,3 kPa de pressão (D_w^o), que é igual a $2,49 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$; (2) utilizando-se a aproximação de Cowan e Milthorpe (1968), que consideram que estômatos quase fechados apresentam abertura igual a 5% da máxima possível e para esse caso, o valor correspondente do coeficiente de difusão do vapor de água nos estômatos é igual a 67% de D_w^o ; já os estômatos totalmente abertos têm um valor de 70% da sua abertura máxima possível, com um coeficiente da ordem de 90% de D_w^o , neste caso empregando-se para essa variável o símbolo ($D_w^{C\&M}$) e (3) utilizando a correção do valor de D_w^o para a temperatura e pressão do ambiente (Equação 1) e a aproximação de Cowan e Milthorpe (1968), neste caso empregando-se para essa variável o símbolo (De_w).

O valor de D_w^o foi ajustado para as condições atuais de temperatura da folha e da pressão atmosférica obtidas com o sistema portátil de medição de fotossíntese, de acordo com a Equação 1 (JONES, 2013).

$$D_w = D_w^o \times \left(\frac{T}{T^o} \right)^{1,75} \times \left(\frac{P^o}{P} \right) \quad (\text{Equação 1})$$

Em que: D_w = coeficiente de difusão molecular do vapor de água no ar ajustado para a temperatura da folha e a pressão atmosférica ($\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$), D_w^o = coeficiente de difusão molecular padronizado para a temperatura de 25°C (298,15 K) e pressão atmosférica de 101,3 kPa ($2,49 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$), T = temperatura atual da folha (K), T^o = temperatura padrão, de 25°C (298,15 K), P^o = pressão atmosférica padrão (101,3 kPa), P = pressão atual (kPa).

O valor da área máxima de abertura dos estômatos das faces abaxial (A_{oM}^{ab}) e adaxial (A_{oM}^{ad}) das folhas foram calculados considerando a área de um círculo de raio igual à metade do maior diâmetro do poro estomático, uma aproximação similar à utilizada por (FRANKS; FARQUHAR, 2007; MILLA; DE DIEGO-VICO; MARTÍN-ROBLES, 2013).

A partir das medições anatômicas e das correções para a obtenção do coeficiente efetivo de difusão do vapor de água através dos estômatos, foi realizado o cálculo da condutância estomática ao vapor de água ($g_{s,a}^w$), de acordo com as Equações 2 e 3 (FRANKS; FARQUHAR, 2001).

$$g_{sa1 \text{ ou } 2}^w = \frac{D \times F_s \times A_o}{L_s + E_c} \times \frac{P}{R \times T} \quad (\text{Equação 2})$$

$$E_c = \frac{2\pi \times r_s}{4} \quad (\text{Equação 3})$$

Em que: $g_{sa1 \text{ ou } 2}^w$ = condutância estomática ao vapor de água determinada a partir de dados anatômicos das faces abaxial (g_{sa1}^w) e adaxial (g_{sa2}^w) ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), D = coeficiente de difusão molecular do vapor de água através dos estômatos, de acordo com a aproximação utilizada (D_w^o , $D_w^{C\&M}$ ou De_w), para as faces abaxial e adaxial ($\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$), F_s = densidade estomática das faces abaxial (F_{s1}) e adaxial (F_{s2}) (m^{-2}), A_o = área do poro estomático, ou área do ostíolo das faces abaxial (A_{o1}) e adaxial (A_{o2}) (m^2), L_s = tamanho da trajetória do vapor de água através do poro estomático, ou profundidade do poro das faces abaxial (L_{s1}) e adaxial (L_{s2}) (m), E_c = termo conhecido como “correção final” (calculado usando a Equação 2), P = pressão atmosférica (kPa), R = constante dos gases ($0,008314 \text{ kPa m}^3 \text{ K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$), T = temperatura absoluta (K), r_s = raio do poro estomático, ou raio do ostíolo das faces abaxial (r_{s1}) e adaxial (r_{s2}) (m).

Como a folha do tomateiro tem estômatos nas faces abaxial e adaxial, a condutância estomática calculada para cada uma dessas faces do limbo foliar a partir das Equações 2 e 3, foi utilizada para a determinação da condutância estomática integral da folha g_{sa}^w , por meio da Equação 4.

$$g_{sa}^w = \frac{g_{sa1}^w \times g_{sa2}^w}{g_{sa1}^w + g_{sa2}^w} \quad (\text{Equação 4})$$

Em que: g_{sa}^w = condutância estomática ao vapor de água determinada a partir de dados anatômicos considerando a folha como um todo ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_{sa1}^w = condutância estomática ao vapor de água determinada a partir de dados anatômicos considerando a face abaxial ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_{sa2}^w = condutância estomática ao vapor de água determinada a partir de dados anatômicos considerando a face adaxial ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

3.3.2. Avaliação da Qualidade dos Valores da Condutância Estomática Obtida a partir das Variáveis Anatômicas

Como a condutância estomática é uma função da frequência dos estômatos e da área de abertura do seu poro, primeiramente realizou-se uma análise de regressão linear entre essas medidas anatômicas e a condutância estomática medida instrumentalmente, com o objetivo de avaliar a qualidade dos dados anatômicos. Dado a que o processo difusivo no tomateiro ocorre em ambas as faces abaxial e adaxial e que a condutância estomática medida instrumentalmente já inclui a contribuição de ambas, a regressão entre g_{si}^w e essas variáveis anatômicas (F_s e A_o) não foi feita diretamente com os seus valores originais, mas sim com a fração correspondente do produto pela soma delas, ou seja,

$$\frac{F_{s1} \times F_{s2}}{F_{s1} + F_{s2}} \text{ e } \frac{A_{o1} \times A_{o2}}{A_{o1} + A_{o2}} \quad (\text{Equação 5})$$

Em que: F_{s1} e F_{s2} = densidade estomática das faces abaxial e adaxial (m^{-2}), A_{o1} e A_{o2} = área do poro estomático, ou área do ostíolo das faces abaxial e adaxial (m^2).

A checagem da qualidade dos valores de g_{sa}^w foi realizada por meio de uma análise de regressão linear entre eles e aqueles produzidos a partir das medições instrumentais (g_{si}^w).

Para todos os casos analisados, uma regressão significativa e com elevado coeficiente de determinação é um indicativo de que os dados de g_{sa}^w produzidos são adequados.

3.3.3. Análise Comparativa dos Valores do Coeficiente de Difusão Molecular do Vapor de Água Através dos Estômatos

No caso de que os valores de g_{sa}^w fossem adequados, seria realizada uma análise comparativa dos valores medidos instrumentalmente com os valores estimados por meio das variáveis anatômicas, utilizando-se a ferramenta Solver do Microsoft Excel para minimizar a raiz do erro médio quadrático entre essas variáveis, fazendo-se variar os valores dos coeficientes de difusão molecular do vapor de água através dos estômatos. A partir disso, se comparariam os valores daí obtidos com aqueles empregados na literatura.

Caso contrário, se os dados de g_{sa}^w não fossem adequados, a comparação a ser feita seria outra. A partir dos dados da máxima abertura dos poros estomáticos, calculou-se a

condutância estomática máxima por meio das variáveis anatômicas utilizando os diferentes valores dos coeficientes de difusão molecular do vapor de água. No primeiro caso, g_{sa}^w foi calculada considerando somente o valor de D_w^o . No segundo caso, g_{sa}^w foi calculada empregando-se a restrição de Cowan e Milthorpe (1968), ou seja, empregou-se o valor de $D_w^{C\&M}$. No terceiro caso, além da correção de D_w^o para as condições de temperatura e pressão atuais, empregou-se também a restrição de Cowan & Milthorpe (1968) para o processo difusivo dentro dos poros estomáticos, ou seja, g_{sa}^w foi calculada empregando-se o valor de De_w . Finalmente, realizou-se tanto uma análise de regressão dos valores de g_{sa}^w obtidos para cada combinação entre dois dos três casos analisados, quanto um teste de t para dados pareados entre esses mesmos valores.

3.4. Avaliação das Condições em que a Condutância da Camada Limite Foliar pode ser desconsiderada

Utilizou-se o banco de dados das medições realizadas com o sistema portátil de medição de fotossíntese mencionado no item 3.2.

Nas medições com o LI-6400XT, todas as variáveis de intercâmbio gasoso são tratadas combinando-se os fluxos abaxiais e adaxiais. Existem três opções para calcular g_{bi}^w nas medições do LI-6400XT, de acordo com os parâmetros da Equação 5 (g_0 e g_l) relacionando a camada limite de uma única face da folha (g_{bi1}^w) à área da folha exposta na câmara de medição, dependendo da velocidade da ventoinha nessa câmara (BIOSCIENCES, 2012).

$$g_{bi1}^w = s \cdot g_l + g_0 \quad (\text{Equação 6})$$

Em que: g_{bi1}^w = condutância da camada limite considerando uma única face da folha ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), s = área da folha dentro da câmara de medição (cm^2), g_l = coeficiente angular da regressão, função da área foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{cm}^{-2}$), g_0 = coeficiente linear da regressão, função da área foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

A primeira opção é inserir um valor para g_0 e considerar que g_l é igual a 0. A segunda opção é inserir valores para g_0 e g_l . A terceira opção é usar valores fixos de g_0 e g_l obtidos de medições de papel de filtro saturado, usando um termopar de folha para medir a temperatura do ar e a temperatura da folha computada pela solução iterativa de balanço de energia, realizado

pelo fabricante. Neste caso, foi escolhida essa terceira opção. As medições foram realizadas com uma câmara foliar de 2 cm², considerando-se a razão estomática igual a 1,0 (porque há estômatos nas duas faces da folha) e um ventilador em sua velocidade máxima de 5 V. Para essas condições, o manual do fabricante fornece valores de g_0 igual a 7,355140209198 e g_l igual a -1,355140209198; o que dá $g_{bi,1}^w$ igual a 4,6449 mol m⁻² s⁻¹ (note que a magnitude de g_0 e g_l estão de acordo com o manual, mas nenhuma informação sobre a temperatura e a pressão ambiente em que essa calibração foi realizada está disponível) (BIOSCIENCES, 2012).

Este valor de $g_{bi,1}^w$ é então transformado em g_{bi}^w aplicando uma correção devido à razão estomática, de acordo com a Equação 6, o que dá um valor de 9,2897 mol m⁻² s⁻¹.

$$g_{bi}^w = \frac{g_{bi,1}^w \times (K + 1)^2}{K^2 + 1} \quad (\text{Equação 7})$$

Em que: g_{bi}^w = condutância da camada limite foliar (mol m⁻² s⁻¹), $g_{bi,1}^w$ = condutância da camada limite considerando apenas uma face da folha (mol m⁻² s⁻¹), K = fração de estômatos de um lado em relação ao outro da folha (0 para estômatos presentes em apenas um lado, 1 para estômato presentes igualmente em ambos os lados e 0,5 quando não se sabe ou quando apenas um lado é majoritariamente responsável pelo intercâmbio gasoso).

A abordagem utilizada neste trabalho foi a de calcular o valor de g_{bi}^w , para cada um dos casos avaliados, que tornaria a diferença entre a condutância total da folha obtida instrumentalmente (g_{ti}^w) e a g_{si}^w insignificante; verificando se as condições para que isso ocorresse pudesse acontecer nos ambientes naturais e que fosse experimentalmente factível.

Para decidir qual deveria ser a magnitude do valor da diferença entre g_{ti}^w e g_{si}^w que poderia ser considerada insignificante, buscou-se a resolução do analisador de gás infravermelho (IRGA) para medições da concentração do vapor de água com LI-6400XT, sendo ele igual a 0,04 mmol mol⁻¹ (BIOSCIENCES, 2012). Como o LI-6400XT utiliza dois IRGAs para realizar medições de troca gasosa, considerou-se que uma diferença de $\pm 0,08$ mmol mol⁻¹ entre duas medições das concentrações do vapor de água seria considerada insignificante (igual a zero).

Em seguida, para cada uma das medições realizadas, o primeiro passo foi fazer variar a g_{bi}^w de seu valor original de 9,2897 mol m⁻² s⁻¹ até 50,2897 mol m⁻² s⁻¹, em incrementos de 0,1 mol m⁻² s⁻¹. Para cada um desses novos casos, a taxa transpiratória (E) e a g_{ti}^w foram recalculadas utilizando-se a Equação 7 (BIOSCIENCES, 2012; VON CAEMMERER; FARQUHAR, 1981).

$$E = \frac{1}{\left(\frac{1}{g_{si}^w} + \frac{1}{g_{bi}^w}\right)} \times \frac{(w_f - w_{ar})}{(1 - \bar{w})} \quad (\text{Equação 8})$$

Em que: E = taxa transpiratória ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_{si}^w = condutância estomática ao vapor d'água ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_{bi}^w = condutância da camada limite foliar ao vapor de água ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), w_f = fração molar de vapor de água na folha (mmol mol^{-1}), w_{ar} = fração molar de vapor de água no ar (mmol mol^{-1}), $\bar{w}$ = valor médio das frações molares de vapor de água na folha e no ar (mmol mol^{-1}).

O segundo passo foi recalcular, para cada um dos novos casos obtidos a partir do primeiro passo em que se variou g_{bi}^w , a E levando-se em consideração os limites máximos do erro associado à resolução instrumental na determinação das concentrações do vapor de água ($\pm 0,08 \text{ mmol mol}^{-1}$). Utilizou-se a Equação 7 considerando-se tanto um aumento no déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ($DPV_l = w_f - w_{ar}$), em que w_f foi alterado por $w_f + 0,04$ e w_{ar} foi alterado por $w_{ar} - 0,04$; quanto uma redução em DPV_l , em que w_f foi alterado por $w_f - 0,04$ e w_{ar} foi alterado por $w_{ar} + 0,04$. No primeiro caso, o símbolo utilizado para representar a E em que o DPV_l foi amplificado em $0,08 \text{ mmol mol}^{-1}$ foi $E_{+0,08}$ e no segundo caso, em que o DPV_l foi reduzido em $0,08 \text{ mmol mol}^{-1}$ foi $E_{-0,08}$.

O terceiro passo envolveu o cálculo da E usando g_{si}^w como a única condutância afetando o processo (Eg_{si}^w) para o DPV_l original e, em seguida, a comparação desse valor com os limites máximo e mínimo obtidos no segundo passo. Uma vez que esse limite foi atingido ($E_{-0,08} \leq Eg_{si}^w \leq E_{+0,08}$), a correspondente g_{bi}^w foi considerada suficientemente alta para tornar a diferença entre g_{ti}^w e g_{si}^w insignificante. A ela se denominou de condutância crítica da camada limite foliar ($g_{bi,crít}^w$).

Considerando que o manual do usuário do LI-6400XT não fornece explicitamente dados sobre a velocidade do vento que atinge a folha na câmara de medição e como ela se relaciona com a espessura da camada limite foliar (δ_b) e com a g_{bi}^w , utilizou-se as equações disponíveis para calculá-la, o que é explicado nas próximas duas etapas.

No quarto passo, para o valor de $g_{bi,crít}^w$ obtido no terceiro passo, calculou-se o valor correspondente da g_{bi1}^w a partir do seu isolamento na Equação 7. Em seguida, para cada valor de g_{bi1}^w encontrado, calculou-se o correspondente valor de δ_b isolando-a na Equação 7,

utilizando o valor corrigido do coeficiente de difusão molecular do vapor de água de acordo com a Equação 1.

$$g_{bi1}^w = \frac{D_w}{\delta_{b(m)}} \times \frac{P}{R \times T} \quad (\text{Equação 9})$$

Em que: g_{bi1}^w = condutância da camada limite considerando apenas uma face da folha ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), D_w = coeficiente de difusão molecular do vapor de água no ar ajustado para a temperatura da folha e a pressão atmosférica ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), $\delta_{b(m)}$ = espessura da camada limite foliar (m), P = pressão atmosférica (kPa), R = constante dos gases ($0,008314 \text{ kPa m}^3 \text{ K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$), T = temperatura absoluta (K).

No quinto passo, calculou-se a magnitude da velocidade do vento ambiente tangencial à lâmina foliar (v , isolando-a na Equação 8) necessária para produzir aqueles valores de δ_b encontrados no quarto passo, (JONES, 2013; NIKLAS, K.J.; SPATZ, 2012; NOBEL, 2020). Dependendo da velocidade do vento alcançada, se ela fosse muito alta e fora dos limites de normalidade verificadas nos ambientes naturais, isso seria um indicador de que não seria viável produzir condições experimentais ignorando g_{bi}^w . Neste caso, o comprimento médio da folha na direção do vento (l) considerado foi o do diâmetro da câmara de medição de 2 cm^2 do LI-6400XT (ou seja, $l = 0,015958 \text{ m}$) (LEIGH et al., 2017).

$$\delta_{b(\text{mm})} = 4 \sqrt{\frac{l_{(\text{m})}}{v_{(\text{m s}^{-1})}}} \quad (\text{Equação 10})$$

Em que: $\delta_{b(\text{mm})}$ = espessura da camada limite foliar (mm), $l_{(\text{m})}$ = comprimento médio da folha na direção do vento (m), $v_{(\text{m s}^{-1})}$ = velocidade do vento no ambiente (m s^{-1}).

Os erros cometidos no cálculo de g_{si}^w e de E quando g_{bi}^w não é levada em consideração foram calculados considerando: (a) a diferença percentual entre os valores originais de g_{ti}^w e g_{si}^w e (b) a diferença percentual entre os valores originais g_{si}^w e de E e aqueles calculados para o momento em que $g_{bi,crít}^w$ foi alcançada. Neste segundo caso, empregou-se o mesmo procedimento mencionado anteriormente para avaliar a diferença entre os valores de g_{sa}^w obtidos com diferentes coeficientes de difusão molecular do vapor de água através dos

estômatos. Assim, nessas comparações realizou-se tanto uma análise de regressão quanto um teste t para dados pareados.

4. RESULTADOS

4.1. Considerações sobre o Coeficiente de Difusão Molecular do Vapor de Água Através dos Estômatos no Cálculo da Condutância Estomática

Os tratamentos de salinidade e pulverização com metil jasmonato foram eficazes para possibilitar uma amplitude de valores de g_{si}^w de $0,0206 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ até $0,3851 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no tomate Micro-Tom.

A condutância estomática considerando apenas uma das faces da folha é afetada diretamente pela densidade (ou frequência) estomática e a área média de abertura do poro estomático (Equações 2 e 3). Considerando a condutância estomática da folha como um todo, essa relação seria equivalente à razão entre o produto e a soma dessas variáveis (Equação 4). Assim, a título exploratório, para avaliar quão útil foi o método de avaliação das variáveis anatômicas baseado na impressão das epidermes abaxial e adaxial, buscou-se avaliar a relação entre a condutância estomática medida com o sistema portátil de medição de fotossíntese g_{si}^w e a razão entre o produto e a soma das frequências estomáticas abaxial (F_{s1}) e adaxial (F_{s2}) bem como entre g_{si}^w e a razão entre o produto e a soma das áreas dos ostíolos das faces abaxial (A_{o1}) e adaxial (A_{o2}), apresentando essas relações na Figura 3A e B, respectivamente.

Nota-se que, para ambos os casos analisados, as variáveis anatômicas flutuaram ao redor de alguns valores de forma aleatória ao longo das variações observadas de g_{si}^w , por conta disso, não se verificou uma relação significativa entre elas.

Considerando a relação originalmente observada entre g_{si}^w e a calculada a partir das variáveis anatômicas (g_{sa}^w), nota-se que, a despeito dos valores dos coeficientes de determinação ela foi significativa ($p \leq 0,05$; Figura 1C).

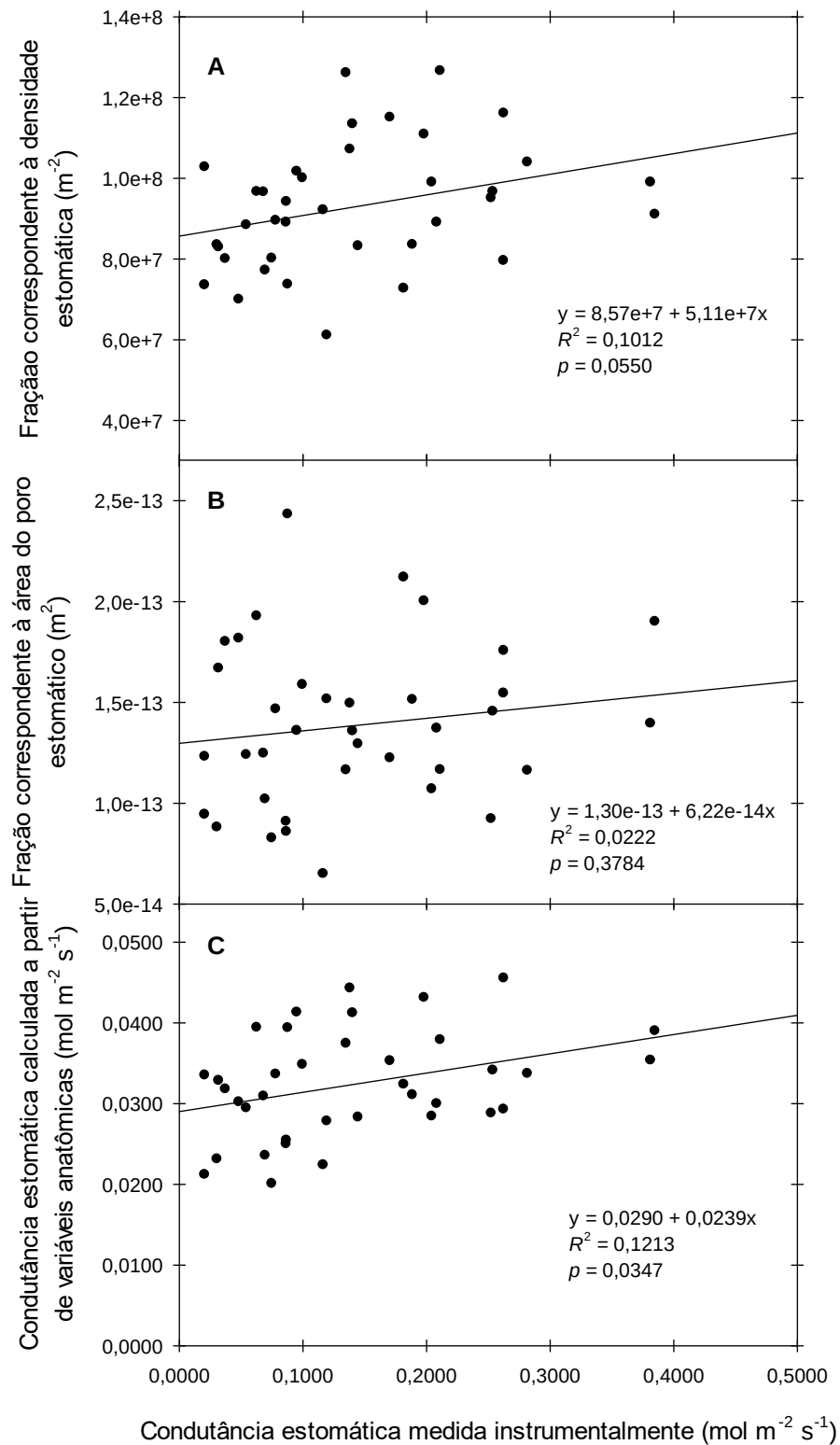


Figura 3. Relações entre a condutância estomática medida instrumentalmente, variáveis anatômicas relacionadas com a frequência estomática (A), variáveis anatômicas relacionadas com a área do ostíolo (B) e a condutância estomática calculada com base em dados anatômicos (C).

A dispersão dos dados relacionados à anatomia em relação à g_{si}^w suscitaria, numa primeira aproximação, a possibilidade de erros associados às medições do maior diâmetro do ostíolo nas faces abaxial (d_{M1}) e adaxial (d_{M2}) ou do menor diâmetro do ostíolo nessas mesmas faces (d_{m1} e d_{m2} , respectivamente) ou da densidade (ou frequência) estomática, tanto da face abaxial (F_{s1}) quanto da adaxial (F_{s2}). Contudo, dada a simplicidade da tomada desses dados, essa alternativa de erro deve ser reconsiderada, em função de uma segunda alternativa muito mais provável. Nesse sentido é preciso considerar a possibilidade de alterações da abertura estomática no momento exato da produção da lâmina. Essa limitação não pode ser descartada, sendo esse um indicativo de que a técnica empregada da impressão da epiderme descrita por BASTOS SEGATTO et al. (2004), para observação ao microscópio, não tenha sido apropriada para o tomate Micro-Tom.

Assim sendo, as determinações dos possíveis valores do coeficiente de difusão molecular efetivo do vapor de água através dos estômatos bem como dos valores relacionados com a anatomia para o cálculo da condutância estomática obtidos por meio do processo de otimização com uso do Solver do Excel ficaram todas comprometidas, impossibilitando de se produzir qualquer resultado satisfatório.

Consequentemente, partiu-se para a segunda opção da avaliação do comprometimento do coeficiente de difusão do vapor de água através dos estômatos no cômputo da g_{sa}^w , realizando-se uma análise comparativa entre os valores calculados dessa condutância empregando-se o valor da abertura estomática máxima e os diferentes valores do coeficiente utilizados amplamente na literatura.

Como se esperava, os valores de g_{sa}^w obtidos com D_w^o , $D_w^{C\&M}$ ou De_w , estão correlacionados entre si (Figura 4), contudo, todos diferem significativamente uns dos outros. Verificou-se, pelo teste t para dados pareados, que os valores de g_{sa}^w obtidos com o uso de D_w^o diferem-se daqueles obtidos a partir do uso de $D_w^{C\&M}$ ($p = 4,30e-23$), sendo estes últimos 10% menores que os primeiros. Os valores de g_{sa}^w obtidos com o uso de D_w^o diferem-se daqueles obtidos a partir do uso de De_w ($p = 5,13e-09$), sendo estes últimos 131% inferiores aos primeiros. Finalmente, os valores de g_{sa}^w obtidos com o uso de $D_w^{C\&M}$ diferem-se daqueles obtidos a partir do uso de De_w ($p = 5,93e-22$), sendo estes últimos 9,7% superiores aos primeiros. Isso significa que o valor que se escolhe do coeficiente de difusão molecular do vapor de água através dos estômatos, dentre os comumente empregados na literatura, não está imune à produção de erros no cálculo das condutâncias, quer sejam elas as estomáticas ou

mesmo as da camada limite. Consequentemente, os valores de intercâmbio gasoso produzidos a partir dessas informações estão igualmente comprometidas com esse erro.

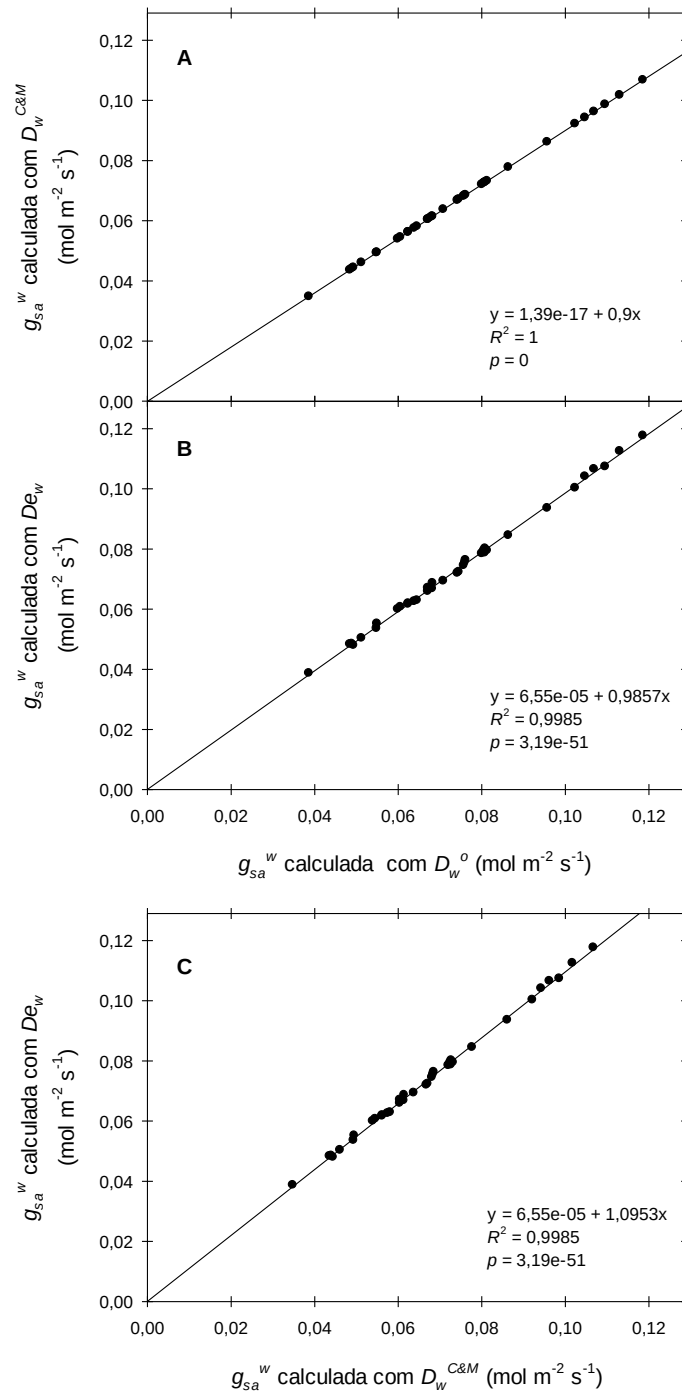


Figura 4. Relação das condutâncias estomáticas calculadas a partir de dados anatômicos entre si, fazendo-se variar o coeficiente de difusão do vapor de água através dos estômatos.

4.2. Considerações sobre as Condições Necessárias que Permitem desconsiderar a Condutância da Camada Limite Foliar no Cálculo da Taxa Transpiratória

Na Figura 5, é possível observar que o valor da condutância da camada limite foliar crítica para o vapor de água [$g_{bi,crít}^w$, aquela necessária para permitir que a diferença entre a condutância estomática (g_{si}^w) e a total (g_{ti}^w) ao vapor de água não difiram significativamente entre si] em alguns casos só pode ser obtida quando a espessura da camada limite [$d_{b(mm)}$] é suficientemente reduzida para permitir isso, porém, para que essa condição seja satisfeita, a velocidade do vento ambiente tangencial à lâmina foliar que ocorre no ambiente [$v_{(m\ s^{-1})}$] deve ser muito alta e, nesse sentido, não ocorre naturalmente na natureza e inapropriada para ser factível experimentalmente.

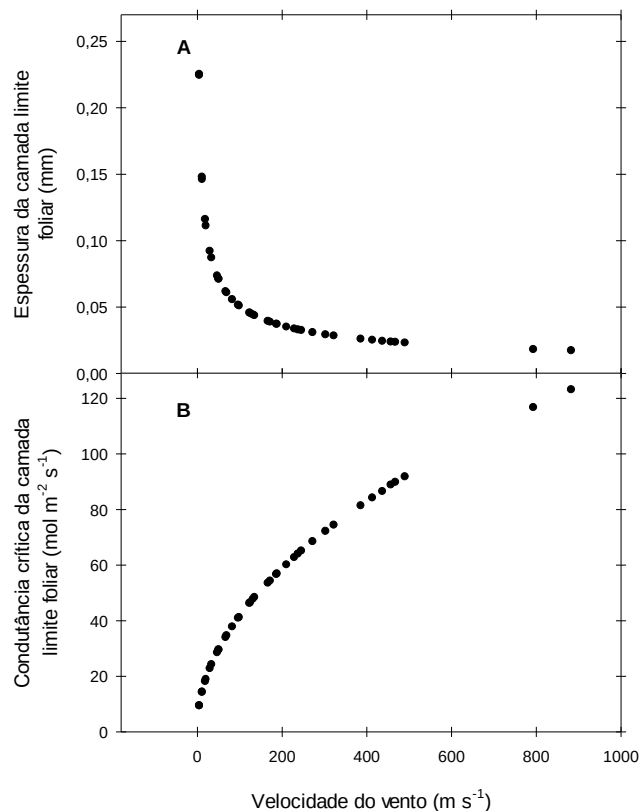


Figura 5. Velocidade do vento tangencial à folha capaz de reduzir a espessura da camada limite foliar (A) e permitir com que a condutância da camada limite foliar (B) seja suficientemente alta para ser negligenciada no cálculo da taxa transpiratória.

A partir dos dados originais, verificou-se que o erro que se comete tomando-se g_{ti}^w como sendo g_{si}^w é significativo ($p = 6,21\text{e-}06$) e de uma subestimativa que variou de 0,22% a 3,98% (Figura 6A).

Já considerando as diferenças entre os valores originais e aqueles obtidos para o momento em que $g_{bi,crít}^w$ foi determinada, verificou-se que: (a) os valores de $g_{bi,crít}^w$ foram superiores ao seu valor original (g_{bi}^w) em uma ordem de magnitude extremamente elevada (Figura 6B), (b) os valores de g_{ti}^w no ponto crítico foram significativamente superiores aos seus valores originais ($p = 1,39\text{e-}05$), com um incremento variável de 0% a 0,35% (Figura 6C), (c) igualmente, para a variável E , a diferença entre os valores originais e aqueles obtidos no momento em que $g_{bi,crít}^w$ foi alcançada também foi significativa ($p = 1,94\text{e-}06$) e com um incremento variável de 0,22% a 4,15% (Figura 6D).

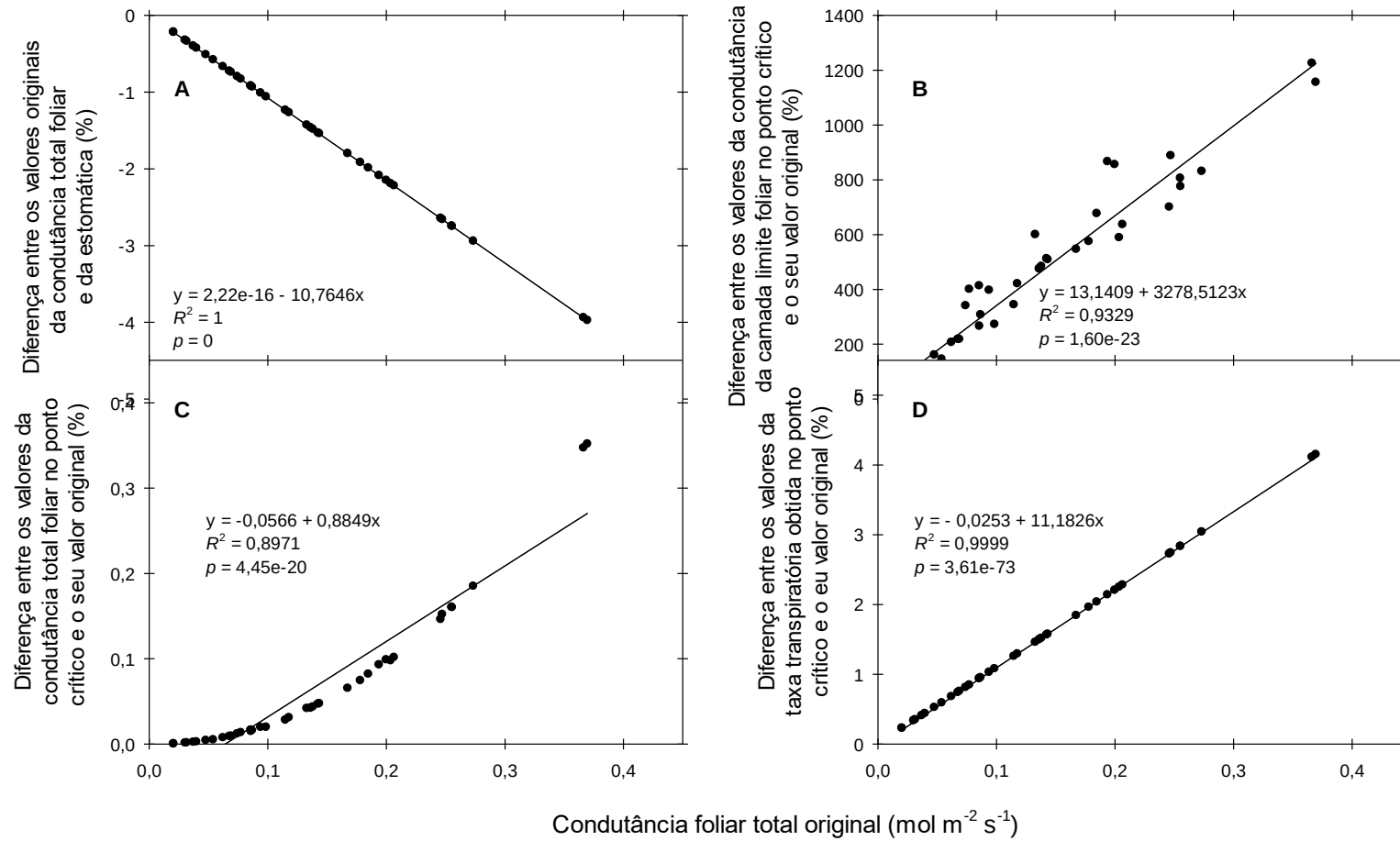


Figura 6. Erros de estimativa das variáveis do intercâmbio gasoso desconsiderando a condutância da camada limite foliar.

5. DISCUSSÃO

A técnica de impressão epidérmica para obtenção da frequência estomática e das dimensões do estômato para estimar a área média do ostíolo não serviu para possibilitar estimar a g_{sa}^w . Muito provavelmente os estômatos mudam sua configuração no momento em que as lâminas com a impressão da epiderme são produzidas *in situ*. Assim, desafortunadamente, não foi possível realizar a avaliação de possíveis diferenças entre os coeficientes de difusão do vapor de água através dos estômatos que seriam obtidos a partir da minimização das diferenças entre os valores de g_{si}^w e g_{sa}^w , com aqueles correntemente empregados na literatura.

Contudo, alguns precedentes devem ser considerados. O primeiro deles é o fato de que os valores D_w^o nem sempre são os mesmos para diferentes pesquisadores e a sua correção somente pela temperatura, como preconizam alguns pesquisadores, ou pela temperatura e pressão, como preconizam outros, igualmente não fornecem valores similares; ainda que próximos e, em várias situações, essas diferenças não sejam consideradas significativas.

Há que se considerar que D_w^o é uma variável obtida para o processo de difusão molecular no ar livre e não nas condições de restrição física e onde há também a contribuição do gradiente de pressão de vapor entre o interior da folha e o ar adjacente que afeta a própria natureza do fluxo, agregando fluxo em massa (ou seja, não há fluxo por difusão molecular somente). Nesse sentido, alguns pesquisadores, como (COWAN; MILTHORPE, 1968), sugerem correções em D_w^o , mas são correções empíricas sem qualquer fundamento físicoquímico; enquanto outros, como (JONES, 2013), consideram que D_w^o é função exclusiva do meio e da natureza química do gás que se difunde e não tem nada a ver com a geometria do meio. Note-se, portanto, que há controvérsias não resolvidas. Por essa razão, esta pesquisa foi conduzida.

Muito do que se sabe sobre o processo de difusão dos gases no ar são o resultado de pesquisas realizadas ao redor do ano de 1970 e de lá para cá nada foi produzido sobre o tema. O resultado desta pesquisa aviventa a necessidade de revisão do valor de D_w^o à luz dos conhecimentos atuais, sobretudo pelo fato de que quando se muda a escala do nível de folha para ao nível de ecossistema e daí para outro maior, em trabalhos de modelagem matemática de fluxos de energia e matéria entre a superfície e a atmosfera, os erros associados ao uso de um valor incorreto do D_w^o se multiplicam (COWAN; MILTHORPE, 1968; FARQUHAR; SHARKEY, 1982; JONES, 2013).

Há, recentemente, pesquisadores que consideram que as moléculas do vapor de água podem formar *clusters* nas condições ambientais e que esses *clusters* reduzem o seu coeficiente de difusão molecular (CRANK, 1979; XANTHEAS, 2000). Talvez seja este o ponto de partida para futuras pesquisas relacionadas com a revisão desse coeficiente.

Demonstrou-se que não é simples eliminar a camada limite somente com o uso de ventiladores pelo simples fato de que a velocidade do vento necessária em alguns casos não pode ser alcançada (Figura 5).

Quando g_{ti}^w é pequena, também se torna pequeno o valor requerido de $g_{bi,crít}^w$ para permitir que E seja determinado apenas por g_{si}^w (ou seja, quando não há diferença significativa entre g_{ti}^w e g_{si}^w). À medida que g_{ti}^w aumenta, para manter essa mesma tendência, o aumento requerido em $g_{bi,crít}^w$ pode ser instrumentalmente inviável. Considerando o experimento, em que foi utilizada a velocidade de 3 m s^{-1} para supostamente eliminar a camada limite, nota-se que muito provavelmente esse valor foi insuficiente para obter o efeito desejado (ANFODILLO; DI BISCEGLIE; URSO, 2002).

Contudo, a despeito do fato de que, na grande maioria dos casos, $g_{bi,crít}^w$ possa nunca ser alcançada, o efeito de g_{bi}^w sobre g_{ti}^w e sobre E são pequenos para uma ampla faixa de valores de g_{bi}^w superiores à g_{si}^w . Exatamente por essa razão, muitos pesquisadores não consideram a camada limite foliar em suas determinações do intercâmbio gasoso.

A razão para isso é simples. O cálculo de g_{ti}^w é feito de acordo com a Equação 10. Observando essa equação, é possível deduzir que o valor de g_{ti}^w será sempre menor do que o menor valor observado dentre g_{si}^w e g_{bi}^w . Assim, o efeito de qualquer incremento que se faça em g_{bi}^w (para se chegar a $g_{bi,crít}^w$) sobre g_{ti}^w ficará condicionado à magnitude de g_{si}^w . Por outro lado, sempre que g_{bi}^w for menor do que g_{si}^w , será g_{bi}^w quem comandará o intercâmbio gasoso.

$$g_{ti}^w = \frac{1}{\left(\frac{1}{g_{si}^w} + \frac{1}{g_{bi}^w}\right)} \quad (\text{Equação 11})$$

Em que: g_{ti}^w = condutância total ao vapor de água ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_{si}^w = condutância estomática ao vapor de água ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_{bi}^w = condutância da camada limite foliar ao vapor de água ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Foi demonstrado também que a velocidade do vento necessária para causar suficiente turbulência mecânica sobre a folha capaz de tornar a condutância da camada limite maior do que a estomática (e consequentemente, a condutância total ser condicionada ao valor da estomática) é muito baixa e isso corrobora o fato de que muitos pesquisadores não se preocupem com o rigor para estimar a condutância da camada limite.

A relação entre folhas e o seu ambiente atmosférico, mais especificamente relacionada às condutâncias envolvidas na troca gasosa, foi encapsulada em um índice proposto por (JARVIS; MCNAUGHTON, 1986) conhecido como coeficiente de desacoplamento (Ω), definido na Equação 12. Os autores demonstraram que as restrições ambientais desempenham um papel crucial, apesar do comportamento fisiológico da planta. Conforme Ω se aproxima de 1, a radiação afeta majoritariamente a troca gasosa, independentemente da condutância estomática (indicando um acoplamento fraco das folhas às condições atmosféricas). Este fator é fundamental na pesquisa ecofisiológica de plantas, pois permite uma interpretação adequada de como as interações planta-atmosfera governam a troca de energia e matéria. A morfologia da folha influencia Ω significativamente. A folhagem das coníferas tende a ser bem acoplada às condições atmosféricas ($0 \leq \Omega \leq 0,1$), enquanto das espécies agrônômicas, apresenta acoplamento fraco ($\Omega \geq 0,8$) e as espécies de árvores de folhas largas ficam na média, com acoplamento intermediário ($0,3 \leq \Omega \leq 0,6$), conforme observado por (MARTIN et al., 1999).

$$\Omega = \frac{\frac{\Delta}{\gamma} + 2}{\frac{\Delta}{\gamma} + 2 + \frac{g_{bi}^w}{g_{si}^w}} \quad (\text{Equação 12})$$

Em que: Ω = fator de desacoplamento (adimensional), Δ = tangente à curva de pressão de saturação em função da temperatura ($\text{Pa } ^\circ\text{C}^{-1}$), γ = constante psicrométrica ($\text{Pa } ^\circ\text{C}^{-1}$), g_{bi}^w = condutância da camada limite foliar ao vapor d'água ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_{si}^w = condutância estomática ao vapor d'água ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

6. CONCLUSÃO

O método de análise anatômica utilizado não foi apropriado para o tomate Micro-Tom, fornecendo dados de área média do ostíolo inadequadas. Isso comprometeu as análises que haviam sido planejadas para avaliar possíveis efeitos do coeficiente de difusão do vapor de água através dos estômatos sobre a condutância estomática calculada a partir dessas variáveis anatômicas.

Por outro lado, demonstrou-se que as condutâncias estomáticas obtidas a partir de variáveis anatômicas e dos diferentes valores do coeficiente de difusão molecular do vapor de água através dos estômatos amplamente empregados na literatura corrente diferem significativamente entre si; o que suscita a necessidade de rever seus valores à luz dos conhecimentos atuais.

A velocidade do vento necessária para permitir que a condutância da camada limite seja suficientemente grande para torná-la similar à total, em muitos casos, impraticável experimentalmente. Contudo, demonstrou-se as razões pelas quais a condutância da camada limite foliar é uma variável que pode ser desconsiderada em muitas situações, que é o fato de que a velocidade do vento necessária para torná-la superior à condutância estomática é muito baixa e o erro de estimativa da taxa transpiratória não a levando em consideração também o é.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACOSTA-MOTOS, J. R. et al. Physiological and biochemical mechanisms of the ornamental *Eugenia myrtifolia* L. plants for coping with NaCl stress and recovery. **Planta**, v. 242, n. 4, p. 829–846, 2015.
- ACOSTA-MOTOS, J. R. et al. Plant responses to salt stress: Adaptive mechanisms. **Agronomy**, v. 7, n. 1, p. 1–38, 2017.
- ALVES, R. DE C. et al. Influence of partial root-zone saline irrigation management on tomato yield and fruit quality from a potted-plant study. **HortScience**, v. 53, n. 9, p. 1326–1331, 2018.
- ANDRADE FIGUEIREDO, F. R. et al. RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE MULUNGU SUBMETIDA A ESTRESSE SALINO E APLICAÇÃO DE ÁCIDO SALICÍLICO. **Revista IRRIGA (Brazilian Journal of Irrigation & Drainage)**, v. 24, n. 3, 2019.
- ANFANG, M.; SHANI, E. Transport mechanisms of plant hormones. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 63, p. 102055, 2021.
- ANFODILLO, T.; DI BISCEGLIE, D. P.; URSO, T. Minimum cuticular conductance and cuticle features of *Picea abies* and *Pinus cembra* needles along an altitudinal gradient in the Dolomites (NE Italian Alps). **Tree Physiology**, v. 22, n. 7, p. 479–487, 2002.
- ASADA, K. et al. The water-water cycle as alternative photon and electron sinks. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 355, n. 1402, p. 1419–1431, 2000.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. **Photosynthetica**, v. 51, p. 163–190, 2013.
- BACA CABRERA, J. C. et al. Stomatal conductance limited the CO₂ response of grassland in the last century. **BMC Biology**, v. 19, n. 1, p. 1–14, 2021.
- BACHA, H. et al. Impact of salt stress on morpho-physiological and biochemical parameters of *Solanum lycopersicum* cv. Microtom leaves. **South African Journal of Botany**, v. 108, p. 364–369, 2017.
- BAE, S.-H. et al. Transcriptome data for tissue-specific genes in four reproductive organs at three developmental stages of micro-tom tomato. **Data in Brief**, v. 34, p. 106715, 2021.
- BIOSCIENCES, L.-C. **Using the LI-6400/LI-6400 XT Portable Photosynthesis System**. Inc., Lincoln, NE, USA: 2012: [s.n.].
- BONAN, G. Stomatal Conductance. In: **Climate Change and Terrestrial Ecosystem Modeling**. [s.l.] Cambridge University Press, 2019. p. 189–212.

- BONO, L. et al. Alterações no padrão de resposta à luz da condutância estomática do milho causadas pelo déficit hídrico 1 Alterations in the pattern of stomatal responses to light in maize caused by water deficit. p. 27–34, 2001.
- BRANDÃO FILHO, J. U. T. et al. **Hortaliças-fruto**. [s.l.] Editora da Universidade Estadual de Maringá-EDUEM, 2018.
- BROWN, H. T.; ESCOMBE, F. VIII. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character**, v. 193, n. 185–193, p. 223–291, 1900.
- BUCKLEY, T. N. How do stomata respond to water status? **New Phytologist**, v. 224, n. 1, p. 21–36, 2019.
- CARVALHO, R. F. et al. Convergence of developmental mutants into a single tomato model system: “Micro-Tom” as an effective toolkit for plant development research. **Plant Methods**, v. 7, n. 1, p. 1–14, 2011.
- CAVALCANTE, L. F.; REBEQUI, A. M. Teores de clorofila e composição mineral foliar do maracujazeiro irrigado com águas salinas e biofertilizante. **Sociedade de Ciências Agrárias de Portugal**, v. 36, n. 1, p. 57–70, 2013.
- CHOI, I. et al. Silencing of the target of rapamycin complex genes stimulates tomato fruit ripening. **Molecules and cells**, v. 45, n. 9, p. 660–672, 2022.
- COWAN, I. R.; MILTHORPE, F. L. Physiological responses in relation to the environment within the plant cover. 1968.
- CRANK, J. **The mathematics of diffusion**. 2. ed. [s.l.] Oxford university press, 1979.
- CREELMAN, R. A.; TIERNEY, M. L.; MULLET, J. E. Jasmonic acid/methyl jasmonate accumulate in wounded soybean hypocotyls and modulate wound gene expression. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 89, n. 11, p. 4938–4941, 1992.
- CRUZ, J. L. et al. Influência da salinidade sobre o crescimento, absorção e distribuição de sódio, cloro e macronutrientes em plântulas de maracujazeiro-amarelo. **Bragantia**, v. 65, n. 2, p. 275–284, 2006.
- DAM, B. VAN et al. A cultura do tomate: produção, processamento e comercialização. **Agrodok**, 2006.
- DARKO, E. et al. Metabolic responses of wheat seedlings to osmotic stress induced by various osmolytes under iso-osmotic conditions. **PLoS ONE**, v. 14, n. 12, p. 1–19, 2019.

- DAVIES, P. J. The Plant Hormones: Their Nature, Occurrence, and Functions. **Department of Plant Biology, Cornell University, Ithaca, New York 14853, USA.**, 2010.
- DELGADO, C. et al. Jasmonates and plant salt stress: Molecular players, physiological effects, and improving tolerance by using genome-associated tools. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 22, n. 6, p. 3082, 2021.
- DEUNER, C. et al. Ácido jasmônico como promotor de resistência em plantas Jasmonic acid as a promoter of resistance in plants. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 38, n. 3, p. 275–281, 2015.
- DIAS, N. DA S. et al. Resposta de cultivares de alface à salinidade da solução nutritiva com rejeito salino em hidroponia TT - Response of lettuce cultivars to nutrient solution salinity with saline rejects in hydropony. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, n. 10, p. 991–995, 2011.
- DIAS, N. DA S.; BLANCO, F. F. **Efeitos dos sais na planta. Manejo da Salinidade na Agricultura: Estudos Básicos e Aplicados**, 2010.
- DOMBROWSKI, J. E. Salt stress activation of wound-related genes in tomato plants. **Plant Physiology**, v. 132, n. 4, p. 2098–2107, 2003.
- DRIESEN, E. et al. Influence of environmental factors light, co₂, temperature, and relative humidity on stomatal opening and development: A review. **Agronomy**, v. 10, n. 12, 2020.
- ECKER, J. R.; DAVIS, R. W. Plant defense genes are regulated by ethylene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 84, n. 15, p. 5202–5206, 1987.
- ESPAÑA-BOQUERA, M. L.; LOBIT, P.; CASTELLANOS-MORALES, V. Leaf Chlorophyll Content Estimation in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. **Revista Fitotecnia Mexicana**, v. 33, n. 2, p. 175, 2010.
- FANOURLAKIS, D. et al. Pore size regulates operating stomatal conductance, while stomatal densities drive the partitioning of conductance between leaf sides. **Annals of Botany**, v. 115, n. 4, p. 555–565, 2015.
- FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual review of plant physiology**, v. 33, n. 1, p. 317–345, 1982.
- FEITOSA, S. D. S. et al. **Fisiologia do Sesamum indicum L. sob estresse hídrico e aplicação de ácido salicílico. Irriga**, 2016.
- FERNANDEZ-GARCIA, N. et al. Role of phi cells and the endodermis under salt stress in Brassica oleracea. **New Phytologist**, v. 181, n. 2, p. 347–360, 2009.
- FLORES, P. et al. Metabolite profile of the tomato dwarf cultivar Micro-Tom and comparative

- response to saline and nutritional stresses with regard to a commercial cultivar. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 96, n. 5, p. 1562–1570, 2016.
- FRANKS, P. J.; FARQUHAR, G. D. The effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange in *Tradescantia virginiana*. **Plant Physiology**, v. 125, n. 2, p. 935–942, 2001.
- FRANKS, P. J.; FARQUHAR, G. D. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. **Plant Physiology**, v. 143, n. 1, p. 78–87, 2007.
- GOMI, K. Jasmonic acid: An essential plant hormone. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 4, 2020.
- GUO, M. et al. Tomato salt tolerance mechanisms and their potential applications for fighting salinity: A review. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 949541, 2022.
- HERNANDEZ, J. A. et al. Salt-induced oxidative stress mediated by activated oxygen species in pea leaf mitochondria [fumarase]. **Physiologia Plantarum (Denmark)**, v. 89, n. 1, 1993.
- HERNÁNDEZ, J. A. et al. Antioxidant systems and O₂·-/H₂O₂ production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins. **Plant physiology**, v. 127, n. 3, p. 817–831, 2001.
- HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, v. 424, n. 6951, p. 901–908, 2003.
- HOFFMANN, J. et al. The effects of salinity on the anatomy and gene expression patterns in leaflets of tomato cv. micro-tom. **Genes**, v. 12, n. 8, p. 1165, 2021.
- HOU, S.; TSUDA, K. Salicylic acid and jasmonic acid crosstalk in plant immunity. **Essays in biochemistry**, v. 66, n. 5, p. 647–656, 2022.
- HU, Y.; FROMM, J.; SCHMIDHALTER, U. Effect of salinity on tissue architecture in expanding wheat leaves. **Planta**, v. 220, n. 6, p. 838–848, 2005.
- HUNSCHE, M. et al. Effects of NaCl on surface properties, chlorophyll fluorescence and light remission, and cellular compounds of *Grewia tenax* (Forssk.) Fiori and *Tamarindus indica* L. leaves. **Plant Growth Regulation**, v. 61, n. 3, p. 253–263, 2010.
- IR, C. Stomatal behavior and environment. **Adv. Bot. Res.**, v. 4, p. 117–228, 1977.
- JARVIS, P. G. The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. **Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods.**, v. 566, 1971.
- JARVIS, P. G.; MCNAUGHTON, K. G. Stomatal Control of Transpiration: Scaling Up from Leaf to Region. **Advances in Ecological Research**, v. 15, n. C, p. 1–49, 1986.
- JONES, H. G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental**

Botany, v. 49, n. SPEC. ISS., p. 387–398, 1998.

JONES, H. G. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. [s.l.] Cambridge university press, 2013.

KIMURA, S.; SINHA, N. Tomato (*Solanum lycopersicum*): a model fruit-bearing crop. **Cold Spring Harbor Protocols**, v. 2008, n. 11, p. pdb-emo105, 2008.

LAWSON, T.; BLATT, M. R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. **Plant Physiology**, v. 164, n. 4, p. 1556–1570, 2014.

LEIGH, A. et al. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 2, p. 237–248, 2017.

LEIVA-AMPUERO, A. et al. Salinity impairs photosynthetic capacity and enhances carotenoid-related gene expression and biosynthesis in tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro-Tom). **PeerJ**, v. 8, 2020.

LEUNING, R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 18, n. 4, p. 339–355, 1995.

LI, L. et al. The Tomato Homolog of Coronatine-Insensitive1 Is Required for the Maternal Control of Seed Maturation, Jasmonate-Signaled Defense Responses, and Glandular Trichome Development. **Plant Cell**, v. 16, n. 1, p. 126–143, 2004.

LJUNG, K. et al. Biosynthesis, conjugation, catabolism and homeostasis of indole-3-acetic acid in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Molecular Biology**, v. 50, n. 2, p. 309–332, 2002.

LONGSTRETH, D. J.; NOBEL, P. S. Salinity Effects on Leaf Anatomy. **Plant Physiology**, v. 63, n. 4, p. 700–703, 1979.

LOPES, L. et al. Journal of Environmental Resposta do tomate cereja à adubação organomineral para incremento na produtividade Response of cherry tomatoes to organomineral fertilization to increase productivity. v. 02, p. 54–61, 2023.

LUSHNIKOV, A. A. et al. A semiphenomenological model for stomatal gas transport. **Journal of Theoretical Biology**, v. 171, n. 3, p. 291–301, 1994.

MAIA, G.; MORAES, A. DE. Fatores de estresse no milho são diversos e exigem monitoramento constante. **Visão Agrícola**, v. jul-dez, n. 13, p. 30–34, 2015.

MAO, L. Z. et al. Comparative photosynthesis characteristics of *Calycanthus chinensis* and *Chimonanthus praecox*. **Photosynthetica**, v. 45, n. 4, p. 601–605, 2007.

MÁRQUEZ, D. A. et al. An Improved System to Measure Leaf Gas Exchange on Adaxial and Abaxial Surfaces. **Bio-protocol**, v. 13, n. 11, p. 1–10, 2023.

MARTÍ, E. et al. Genetic and physiological characterization of tomato cv. Micro-Tom. **Journal**

of **experimental botany**, v. 57, n. 9, p. 2037–2047, 2006.

MARTIN, T. A. et al. Boundary layer conductance, leaf temperature and transpiration of *Abies amabilis* branches. **Tree Physiology**, v. 19, n. 7, p. 435–443, 1999.

MARTINAZZO, E. G. et al. Análise de crescimento e partição de assimilados em plantas de tomateiro cv. Micro-Tom submetidas ao nitrogênio e piraclostrobina. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 36, n. 5, p. 3001–3012, 2015.

MEDEIROS, P. R. F. et al. Tolerance of tomato crop to salinity of soil in protected ambient. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 16, n. 1, p. 51–55, 2012.

MEISSNER, R. et al. A new model system for tomato genetics. **The Plant Journal**, v. 12, n. 6, p. 1465–1472, 1997.

MENEGUZZO, S.; NAVARI-IZZO, F.; IZZO, R. Antioxidative responses of shoots and roots of wheat to increasing NaCl concentrations. **Journal of Plant Physiology**, v. 155, n. 2, p. 274–280, 1999.

MILLA, R.; DE DIEGO-VICO, N.; MARTÍN-ROBLES, N. Shifts in stomatal traits following the domestication of plant species. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 11, p. 3137–3146, 2013.

MITTOVA, V. et al. Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. **Journal of experimental botany**, v. 55, n. 399, p. 1105–1113, 2004.

MORALES GUEVARA, D. et al. EFECTO DEL PREACONDICIONAMIENTO A LA SALINIDAD EN LAS RELACIONES HÍDRICAS, EL INTERCAMBIO GASEOSO Y LA CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA DE LAS RAÍCES EN PLANTAS DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L. cv. Amalia). (Spanish). **Salinity preconditioning effects on water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato plants (*Solanum lycopersicum* L. cv. Amalia). (English)**, v. 33, n. 3, p. 57–62, 2012.

MORALES, M. A. et al. Differences in water relations, leaf ion accumulation and excretion rates between cultivated and wild species of *Limonium* sp. grown in conditions of saline stress. **Flora**, v. 196, n. 5, p. 345–352, 2001.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 2, p. 239–250, 2002.

MUNNS, R. Genes and Salt Tolerance. **New Phytologist**, v. 167, n. 3, p. 645–663, 2005.

MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 59, p. 651–681, 2008.

- MURRAY, M. et al. Consistent relationship between field-measured stomatal conductance and theoretical maximum stomatal conductance in C3 woody angiosperms in four major biomes. **International Journal of Plant Sciences**, v. 181, n. 1, p. 142–154, 2020.
- NIKLAS, K.J.; SPATZ, H.-C. **Plant Physics**. London: The University Chicago Press: 2012: [s.n.].
- NIU, Y.; XIANG, Y. An overview of biomembrane functions in plant responses to high-temperature stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, n. July, p. 1–18, 2018.
- NOBEL, P. S. **Physicochemical and Environmental Plant Physiology, Fourth Edition**. [s.l: s.n.].
- NOBEL, P. S. **Physicochemical and Environmental Plant Physiology**. 5. ed. San Diego: 2020: [s.n.].
- OLIVEIRA, H. M.; OLIVEIRA, J. L. S.; SILVA, E. Estresse salino no crescimento e desenvolvimento inicial de espécies vegetais Estresse salino no crescimento e desenvolvimento inicial de espécies vegetais Saline stress in growth and initial development of vegetable species. n. June, 2019.
- OSMONT, K. S.; SIBOUT, R.; HARDTKE, C. S. Hidden branches: developments in root system architecture. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 58, p. 93–113, 2007.
- OURIQUE, G. S. Alterações anatômicas em plantas de feijão caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) submetidas a condições de seca e salinidade. **REUNIÃO ANUAL DA SBPC**, v. 62, 2010.
- OUYANG, W. et al. Stomatal conductance, mesophyll conductance, and transpiration efficiency in relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 18, p. 5191–5205, 2017.
- PACHECO, F.; LAZZARINI, L. E.; ALVARENGA, I. Metabolismo relacionado com a fisiologia dos estômatos. *Enciclopédia Biosfera*, v. 18. 2021.
- PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and environmental safety**, v. 60, n. 3, p. 324–349, 2005.
- PARLANGE, J.-Y.; WAGGONER, P. E. Stomatal dimensions and resistance to diffusion. **Plant physiology**, v. 46, n. 2, p. 337–342, 1970.
- PARVIN, K. et al. Comparative physiological and biochemical changes in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under salt stress and recovery: Role of antioxidant defense and glyoxalase systems. **Antioxidants**, v. 8, n. 9, 2019.
- PAULUS, D. et al. Growth, water consumption and mineral composition of lettuce in

- hydroponic system with saline water | Crescimento, consumo hídrico e composição mineral de alface cultivada em hidroponia com águas salinas. **Revista Ceres**, v. 59, n. 1, p. 110–117, 2012.
- PEDROTTI, A. et al. Causas e consequências do processo de salinização dos solos. **Revista Eletrônica em Gestão, Educação e Tecnologia Ambiental**, p. 1308–1324, 2015.
- PREVIL, R. **EFICIÊNCIA NO USO DA ÁGUA EM CULTIVARES DE FEIJÃO**. Cuiabá/MT: GROSSO, UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO (FAAZ), FACULDADE DE AGRONOMIA E ZOOTECNIA Tropical, Programa de Pós-Graduação em Agricultura, 2021.
- QUIRK, J. et al. Increased susceptibility to drought-induced mortality in *Sequoia sempervirens* (Cupressaceae) trees under Cenozoic atmospheric carbon dioxide starvation. **American Journal of Botany**, v. 100, n. 3, p. 582–591, 2013.
- REHMAN, H. UR et al. Sequenced application of glutathione as an antioxidant with an organic biostimulant improves physiological and metabolic adaptation to salinity in wheat. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 158, n. December 2020, p. 43–52, 2021.
- ROMERO-ARANDA, R. et al. Physiological and anatomical disturbances induced by chloride salts in sensitive and tolerant citrus: Beneficial and detrimental effects of cations. **Plant, Cell and Environment**, v. 21, n. 12, p. 1243–1253, 1998.
- ROMERO-ARANDA, R.; SORIA, T.; CUARTERO, J. Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. **Plant science**, v. 160, n. 2, p. 265–272, 2001.
- ROTH-NEBELSICK, A. Computer-based studies of diffusion through stomata of different architecture. **Annals of botany**, v. 100, n. 1, p. 23–32, 2007.
- RUELLAND, E. et al. Role of phospholipid signalling in plant environmental responses. **Environmental and Experimental Botany**, v. 114, p. 129–143, 2015.
- RYU, H.; CHO, Y. G. Plant hormones in salt stress tolerance. **Journal of Plant Biology**, v. 58, n. 3, p. 147–155, 2015.
- SALMAN GULZAR, S. G.; KHAN, M. A.; UNGAR, I. A. Salt tolerance of a coastal salt marsh grass. 2003.
- SANTOS JÚNIOR, J. A. et al. Coriander production under nutrient solution prepared with brackish waters and seeding densities | Produção de coentro sob soluções nutritivas preparadas com águas salobras e densidades de semente. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 27, n. 9, p. 645–652, 2023.
- SCOTT, J. W.; HARBAUGH, B. K. Micro-Tom. A miniature dwarf tomato. 1989.
- SEVENGOR, S. et al. The effect of salt stress on growth, chlorophyll content, lipid peroxidation

- and antioxidative enzymes of pumpkin seedling. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 21, p. 4920–4924, 2011.
- SHAHZAD, B. et al. Role of 24-epibrassinolide (EBL) in mediating heavy metal and pesticide induced oxidative stress in plants: A review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 147, n. June 2017, p. 935–944, 2018.
- SHIKATA, M. et al. TOMATOMA update: phenotypic and metabolite information in the micro-tom mutant resource. **Plant and Cell Physiology**, v. 57, n. 1, p. e11–e11, 2016.
- SLATYER, R. O.; SHMUELI, E. Measurements of internal water status and transpiration. **Irrigation of agricultural lands**, v. 11, p. 337–353, 1967.
- SU, Q. et al. Exogenous Brassinolide Alleviates Salt Stress in *Malus hupehensis* Rehd. by Regulating the Transcription of NHX-Type $\text{Na}^+(\text{K}^+)/\text{H}^+$ Antiporters. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, n. February, p. 1–13, 2020.
- SULIMAN, A. A. et al. Effect of humic acid and naphthalene acetic acid on vegetative growth and fruit quality of tomato plants *Lycopersicon esculentum*. **RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries**, v. 15, n. 1, p. 30–39, 2020.
- TAIZ, L.; TAIZ, L. **Flora unveiled: the discovery and denial of sex in plants**. [s.l.] Oxford University Press, 2017.
- TARCHOUNE, I. et al. Antioxidative responses of *Ocimum basilicum* to sodium chloride or sodium sulphate salinization. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n. 9, p. 772–777, 2010.
- VIOL, M. A. et al. Efeito Da Salinidade No Crescimento E Produção Do Tomate Cultivado Em Ambiente Protegido. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, v. 11, n. 8, p. 2120–2131, 2017.
- VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, v. 153, n. 4, p. 376–387, 1981.
- WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Tolerância das plantas à salinidade: aspectos fisiológicos e bioquímicos. **Enciclopédia Biosfera**, v. 6, n. 11, p. 1–23, 2010.
- WU, A. et al. Quantifying impacts of enhancing photosynthesis on crop yield. **Nature Plants**, v. 5, n. 4, p. 380–388, 2019.
- XANTHEAS, S. S. Cooperativity and hydrogen bonding network in water clusters. **Chemical Physics**, v. 258, n. 2–3, p. 225–231, 2000.
- XIONG, D. et al. Leaf anatomy mediates coordination of leaf hydraulic conductance and mesophyll conductance to CO_2 in *Oryza*. **New Phytologist**, v. 213, n. 2, p. 572–583, 2017.

- YANG, D. L. et al. Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, n. 19, 2012.
- YANG, Y.; GUO, Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses. **New Phytologist**, v. 217, n. 2, p. 523–539, 2018a.
- YANG, Y.; GUO, Y. Unraveling salt stress signaling in plants. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 60, n. 9, p. 796–804, 2018b.
- YIANOULIS, P.; TYREE, M. T. A model to investigate the effect of evaporative cooling on the pattern of evaporation in sub-stomatal cavities. **Annals of Botany**, v. 53, n. 2, p. 189–206, 1984.
- ZHAO, C. et al. Mechanisms of Plant Responses and Adaptation to Soil Salinity. **Innovation**, v. 1, n. 1, p. 100017, 2020.
- ZÖRB, C.; GEILFUS, C.; DIETZ, K. Salinity and crop yield. **Plant biology**, v. 21, p. 31–38, 2019a.
- ZÖRB, C.; GEILFUS, C. M.; DIETZ, K. J. Salinity and crop yield. **Plant Biology**, v. 21, p. 31–38, 2019b.