

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

**ICARO LEITE SOUZA**

**EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA E TROCAS GASOSAS: ASSOCIAÇÃO  
COM O PERÍODO VEGETATIVO E PRODUTIVO EM PLANTAS DE  
DUAS CULTIVARES DE MAMOEIRO**

**VITÓRIA, ES  
2019**

**ICARO LEITE SOUZA**

**EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA E TROCAS GASOSAS: ASSOCIAÇÃO  
COM O PERÍODO VEGETATIVO E PRODUTIVO EM PLANTAS DE  
DUAS CULTIVARES DE MAMOEIRO**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Fisiologia Vegetal.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Diolina Moura Silva

**VITÓRIA - ES  
2019**

[PÁGINA DA FICHA CATALOGRÁFICA]

# **EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA E TROCAS GASOSAS: ASSOCIAÇÃO COM O PERÍODO VEGETATIVO E PRODUTIVO EM PLANTAS DE DUAS CULTIVARES DE MAMOEIRO**

**ICARO LEITE SOUZA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal na área de concentração Fisiologia Vegetal.

Aprovada em.... de ..... de 2019.

## **Comissão Examinadora:**

---

**Dr<sup>a</sup>. Diolina Moura Silva** - UFES  
Orientador e Presidente da Comissão

---

**Dr. José Aires Ventura** - UFES  
Examinador Interno

---

**Dr<sup>a</sup>. Mariela Mattos da Silva** - UFES  
Examinador Interno

---

**Dr. Marcos Antonio Baccarin** - UFPel  
Examinador Externo

*Dedico a todos os produtores rurais do estado do  
Espírito Santo.*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço à Universidade Federal do Espírito Santo e o Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV), pela oportunidade e ajuda para a realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

A empresa Caliman Agrícola SA, em especial ao senhor Geraldo Antônio Ferregueti e ao funcionário Ailton Benfica Sincora, por toda ajuda e suporte para a realização desse trabalho.

À Professora Dr.<sup>a</sup> Diolina Moura Silva pela orientação. Fico muito agradecido pelo incentivo, dedicação e oportunidade a mim oferecida.

Aos colegas maravilhosos do Núcleo de Estudos da Fotossíntese pelo apoio e companheirismo, amigos que sempre torcerei pelo seu sucesso.

Aos familiares e amigos, pessoas magníficas que sempre me deram apoio quando eu precisei.

A todos meus professores, desde o ensino básico, graduação e pós-graduação. Meus grandes incentivadores e exemplo de pessoas íntegras e dedicadas com o ser humano.

"Nascemos, e nesse momento é como se tivéssemos firmado um pacto para toda a vida, mas o dia pode chegar em que nos perguntemos: Quem assinou isto por mim"?

José Saramago

## RESUMO

O objetivo deste trabalho foi investigar as respostas diferenciais no desempenho fotossintético das plantas de duas cultivares de mamoeiro (*Carica papaya L.*) durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo, objetivando fornecer subsídios aos programas de melhoramento e ao agronegócio. As cultivares avaliadas foram UENF/Caliman 01 (Calimosa), e Rb-001-4 Aliança (Aliança). As avaliações foram realizadas mensalmente e tiveram início após dez dias do transplântio das mudas. No primeiro período de análises (out/2017 a jan/2018) as plantas estavam em desenvolvimento vegetativo enquanto no segundo período (fev/2018 a mai/2018) a população avaliada possuía mais de 50% das plantas com uma flor aberta, isto é, estavam em desenvolvimento produtivo. Realizou-se avaliações de Índice de clorofila, Fluorescência transiente da clorofila *a* e Trocas gasosas. Os resultados do teste JIP obtidos no primeiro mês após o transplântio, mostraram que a cv. Aliança teve uma redução da eficiência de transporte de elétrons nas etapas finais da cadeia de transporte de elétrons, indicando muito mais um estresse do transplântio (mesmo tendo ocorrido aclimatação das mudas) do que o estresse hídrico e pelo calor. Quando se comparou as médias das avaliações realizadas durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo, foi possível observar comportamentos diferenciais entre as plantas das cultivares. Percebeu-se que na cv. Calimosa, durante o desenvolvimento produtivo, houve uma redução significativa nos parâmetros de eficiência fotoquímica e trocas gasosas. Já na cv. Aliança, não se observou alterações significativas. Através destes resultados, percebe-se que os parâmetros avaliados se mostraram eficientes na identificação de comportamentos diferenciais entre as plantas das cultivares Calimosa e Aliança, durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo.

**Palavras-chave:** mamão, fluorescência transiente da clorofila *a*, trocas gasosas, desempenho fotossintético, estágios de desenvolvimento.



## ABSTRACT

The objective of this work was to investigate the differential responses in the photosynthetic performance of plants of two cultivars of papaya (*Carica papaya* L.) during vegetative and productive development, objectifying to provide subsidies to breeding programs and agribusiness. The evaluated cultivars were UENF / Caliman 01 (Calimosa), and Rb-001-4 Aliança (Aliança). The evaluations were performed monthly and started after ten days of transplanting the seedlings. In the first period of analysis (out / 2017 to jan / 2018) the plants were in vegetative development while in the second period (Feb / 2018 to May / 2018) the evaluated population had more than 50% of the plants with an open flower, that is , were in productive development. Evaluations of chlorophyll index, transient fluorescence of chlorophyll a and gas exchange were carried out. The test JIP results obtained in the first month after transplanting showed that cv. Aliança had a reduction in the efficiency of electron transport in the final stages of the electron transport chain. Indicating much more transplant stress (even if acclimation of seedlings occurred) than water stress and heat. When comparing the means of the evaluations performed during the vegetative and productive development, it was possible to observe differential behaviors among the plants of the cultivars. It was noticed that in cv. Calimosa, during the productive development, there was a significant reduction in the parameters of photochemical efficiency and gas exchanges. In the cv. Aliança, no significant changes were observed. Through these results, it was observed that the evaluated parameters were efficient in the identification of differential behaviors between the plants of the cultivars Calimosa and Aliança, during the vegetative and productive development.

**Keywords:** papaya, chlorophyll a transient fluorescence, gas exchange, photosynthetic performance, stages of development.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Modelo esquemático da cadeia de transporte de elétrons.....	16
Figura 2. Localização geográfica das plantas de mamoeiro analisadas, no município de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Caliman Agrícola S.A. (Fonte: Google Maps) ....	19
Figura 3. Temper Dados agroclimáticos obtidos na Estação Meteorológica de Linhares-ES, INCAPER (Lat:-19,3567, Lon:-40,0686, Altitude: 40 m) durante o período de coleta de dados.....	22
Figura 4. Índice de clorofila em folhas de plantas das cultivares Calimosa e Aliança. A seta marca o início do desenvolvimento produtivo. Barras indicam Médias $\pm$ SD. (n=120).....	23
Figura 5. Curvas da intensidade da fluorescência da clorofila <i>a</i> (OJIP) obtidas em folhas do mamoeiro cv. Calimosa durante o desenvolvimento vegetativo (120 DAP) e produtivo (150, 210 e 240 DAP). DAP = dias após o plantio. Tempo representado em escala golarítmica. (n=120).....	24
Figura 6. Parâmetros da fluorescência da clorofila <i>a</i> , obtidos pelo teste JIP em folhas do mamoeiro cv. Calimosa durante o final do desenvolvimento vegetativo (120 DAP) e o produtivo (150, 210 e 240 DAP). DAP = dias após o plantio. Para o significado das siglas ver Tabela 1. (n=120).....	25
Figura 7. Curvas da intensidade da fluorescência da clorofila <i>a</i> (OJIP) obtidas em folhas do mamoeiro cv. Calimosa durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Tempo representado em escala logarítmica. (n=120).....	26
Figura 8. Média dos parâmetros da fluorescência da clorofila <i>a</i> , obtidos pelo teste JIP em folhas do mamoeiro cv. Calimosa adaptadas ao escuro, durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Para o significado das siglas ver Tabela 1. (n=120).....	27
Figura 9. Taxa de assimilação líquida de CO <sub>2</sub> ( <i>A</i> ), obtida em folhas do mamoeiro 'Calimosa' e 'Aliança' durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Letras diferentes, nas barras, indicam diferença significativa entre 30, 120, 150 e 210 DAP. DAP = Dias após o plantio. ( $p \leq 0,01$ ) (n=12).....	28
Figura 10. Eficiência intrínseca do uso da água e Eficiência de carboxilação obtida em folhas do mamoeiro 'Calimosa' e 'Aliança' durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Letras diferentes, nas barras, indicam diferença significativa entre 30, 120, 150 e 210 DAP. DAP = Dias após o plantio. ( $p \leq 0,01$ ) (n=12).....	28

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	12
<b>2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</b> .....	14
2.1 A CULTURA DO MAMOEIRO ( <i>Carica papaya L.</i> ).....	14
2.2 FOTOSSÍNTESE.....	15
<b>3 OBJETIVO GERAL</b> .....	18
<b>4 OBJETIVO ESPECÍFICO</b> .....	18
<b>5 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	19
5.1 ÁREA DE ESTUDO E MATERIAL VEGETAL.....	19
5.2 ANÁLISE DA FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE DA CLOROFILA a.....	20
5.3 TROCAS GASOSAS.....	20
5.4 ÍNDICE DE CLOROFILA.....	20
5.5 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	21
<b>6 RESULTADOS</b> .....	22
<b>7 DISCUSSÃO</b> .....	29
<b>8 CONCLUSÃO</b> .....	33
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	34

## 1 INTRODUÇÃO

O Brasil é um grande protagonista na produção de frutas no mundo, sendo segundo a FAO (2017), o terceiro maior produtor mundial, atrás apenas da China e da Índia.

Em função das condições climáticas, o Brasil apresenta alto potencial na produção de frutas tropicais. Dentre as frutíferas que vem expandido sua expressão agrícola, destaca-se o mamoeiro (*Carica papaya* L.) que no ano de 2017, teve uma produção nacional de 1,5 milhões de toneladas (FAO, 2017). No que se refere ao Espírito Santo, o estado é o segundo maior produtor e principal exportador, sendo responsável por 29,5% da produção nacional (PAM-IBJE, 2017).

O mamoeiro é conhecido por possuir uma grande variedade de cultivares com características diferenciais dos seus frutos, agradando assim uma maior gama de consumidores (HANRI, 2015). Essas variações das características morfofisiológicas das plantas do mamoeiro se refletem na diversidade dos atributos físico-químicos dos frutos (SILVA, 2009; SILVA et al., 2010).

Nesse sentido, o comportamento do mamoeiro durante as fases do desenvolvimento vegetativo e produtivo difere de outras espécies de plantas, por não se observar uma distinção bem definida entre o período vegetativo e produtivo. O que ocorre, é um investimento preferencial dos seus recursos provenientes da fotossíntese para o crescimento vegetativo até o início do período produtivo, quando a planta inicia a formação de flores e frutos. Durante a fase reprodutiva o mamoeiro investe seus recursos simultaneamente para o crescimento vegetativo e para a reprodução (DANTAS et al., 2013). Apesar dessa sobreposição, alguns trabalhos vêm mostrando a ocorrência de alterações na fisiologia das plantas do mamoeiro na transição entre esses períodos (DUARTE, 2011; GALLON, 2006; SILVA, 2009).

Embora os estudos da fisiologia das plantas de mamoeiro sejam de grande importância, são escassos os trabalhos com esse enfoque entre as cultivares (MOURA, 2012). Especialmente para as cultivares de híbridos recém-produzidos no Brasil, cuja precocidade em relação a seus parentais, no que concerne à emissão do botão floral, antese e maturação do fruto, são

características essenciais para o melhoramento e posterior aumento de produtividade. (MOURA, 2012).

Dessa forma, compreender os efeitos do desenvolvimento vegetativo e produtivo na fisiologia das plantas de mamoeiro, torna-se importantes, para a obtenção de maior qualidade dos frutos dessa cultura (KARLSSON e MÉNDEZ, 2005). Por exemplo, Silva em 2009 demonstrou que a absorção de nutrientes difere qualitativamente e quantitativamente de acordo com as fases de desenvolvimento das plantas de mamoeiro, que por sua vez, influencia fortemente nos seus atributos fisiológicos.

A maioria dos programas de melhoramento genético da cultura, no Brasil, tem se desenvolvido, principalmente, baseado na hibridação intraespecífica entre os grupos heteróticos Solo e Formosa ou dentro de cada um destes grupos. As cultivares do Grupo Solo são linhagens puras, isto é geneticamente uniformes, apresentam frutos de tamanho pequeno, variando de 350g a 550g, sendo comercializados tanto no mercado interno quanto externo; enquanto que as cultivares do Grupo Formosa apresentam frutos grandes com tamanho variando de 800g a 1.300g, geralmente mais comercializados no mercado interno (FERREGUETTI, 2003).

Estudos com o enfoque fisiológico e mais especificamente com as observações do comportamento fotossintético dos híbridos recentes do mamoeiro podem trazer importantes contribuições para as pesquisas do melhoramento genético (FERRAZ et al., 2016; PEÇANHA et al., 2017).

A utilização de métodos para aferir o desempenho fotossintético, como a fluorescência transiente da clorofila *a* e trocas gasosas, métodos simples, rápidos e confiáveis, podendo ser realizados em campo, onde a cultura está submetida as adversidades das condições ambientais e sob os tratos culturais do agricultor, tornam-se importantes ferramentas na escolha dos parentais e na classificação de híbridos mais tolerantes as variações climáticas ou a diferentes patógenos (KALAJI et al., 2014; TSIMILLI e STRASSER, 2008).

Diante do exposto, esse trabalho teve como objetivo investigar as respostas diferenciais no desempenho fotossintético das plantas de duas cultivares do mamoeiro (*Carica papaya L.*) nos primeiros meses após o transplante objetivando fornecer subsídios aos programas de melhoramento e ao agronegócio.

## 2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 A CULTURA DO MAMOEIRO (*Carica papaya* L.)

O mamoeiro (*Carica papaya* L.), pertence à família Caricaceae, que possui seis gêneros e 35 espécies, a espécie corresponde ao membro economicamente mais importante (CARVALHO e RENNER, 2012; VAN DROOGENBROECK et al., 2004). Essa espécie é caracterizada taxonomicamente por ser arborescente, lactescente, semidecídua no inverno, de tronco oco e não lenhoso, de 3 a 6 metros de altura (HANRI, 2015). Possuem folhas simples com pecíolo oco de mais de 1 metro de comprimento, de lâmina palmatilobada com segmentos também lobados, membranácea, glabra, de até 50 centímetros de diâmetro. Suas flores são branco-amareladas e, dependendo da variedade podem ser monoicas (com um único sexo), andrógenas (com dois sexos) ou dioicas (sexo com plantas separadas) (HANRI, 2015).

Os frutos do mamoeiro são consumidos predominantemente *in natura*, sendo amplamente aceito pelos consumidores pelo seu sabor agradável, além apresentarem um alto valor nutritivo e digestivo, ricos em carotenos, vitaminas A e C, sais minerais e fibra (EVANS e BALLEEN, 2012). O Brasil é o segundo maior produtor mundial, tendo produzido 1,5 milhões de toneladas em 2017 (FAO, 2017).

Dentre os estados brasileiros, o Espírito Santo é o segundo maior produtor e principal exportador, responsável por 29,5% da produção nacional (PAM-IBJE, 2017). Além disso, o estado também apresenta o maior rendimento entre os estados brasileiros, ou seja, uma maior produção por área plantada (PAM-IBJE, 2017). Este sucesso se deve às condições de clima e solo para o cultivo do mamoeiro, bem como o apoio do governo do estado e o investimento dos produtores em desenvolvimento tecnológico para aumentar o rendimento e qualidade dessa cultura (MARTINS e COSTAS, 2003). Também são aplicadas rigorosas técnicas de manejo e controle de pragas agrícolas, como exemplo o “rounguing”, que compreende a rápida eliminação de plantas que apresentam sintomas de doenças, para que não ocorra a infestação na plantação (MANICA et al., 2006).

## 2.2 FOTOSSÍNTESE

Nos organismos autotróficos, a fotossíntese é o processo metabólico responsável por aproveitar a energia luminosa, proveniente do sol, para sintetizar compostos carbonados complexos (JOHNSON, 2016).

O principal tecido responsável pela fotossíntese é o mesofilo, que por sua vez possui organelas fotossintéticas, os cloroplastos, as quais contêm pigmentos responsáveis pela absorção de luz, as clorofilas. (JOHNSON, 2016).

A fotossíntese oxigênica envolve a conversão da energia luminosa em energia química, usando dois fotossistemas e enzimas de fixação de carbono para oxidar a água em oxigênio molecular e reduzir o dióxido de carbono em carboidratos (GOVINDJEE et al., 2017). Além disso, a energia luminosa absorvida pelos pigmentos fotossintéticos (clorofilas e carotenoides) pode ter dois outros destinos: ser liberada como calor por conversão interna ou ser emitida como energia luminosa principalmente como fluorescência (STIRBET et al., 2018).

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) em plantas é absorvida pelas clorofilas e pigmentos acessórios dos complexos de clorofila-proteína migrando para os centros de reação do fotossistema II (FS II) e fotossistema I (FS I), onde ocorre a conversão quântica do processo fotossintético (Figura 1) (GOVINDJEE et al., 2017). O fotossistema II é altamente sensível à luz e a redução da fotossíntese sob estresse hídrico provoca um desequilíbrio energético nos centros de reação FS II (GOVINDJEE et al., 2017).

A fluorescência da clorofila de folhas adaptadas à luz ou ao escuro é um indicador direto da atividade fotossintética (BAKER e ROSENQVIST, 2004) e fornece excelente indicação do desempenho e da eficiência fotossintética de uma planta (MAXWELL e JOHNSON, 2000). A medição da fluorescência da clorofila permite estimar o grau e os mecanismos de proteção envolvidos na remoção do excesso de energia de excitação através da emissão de calor/fluorescência do aparelho fotossintético (STIRBET et al., 2018).

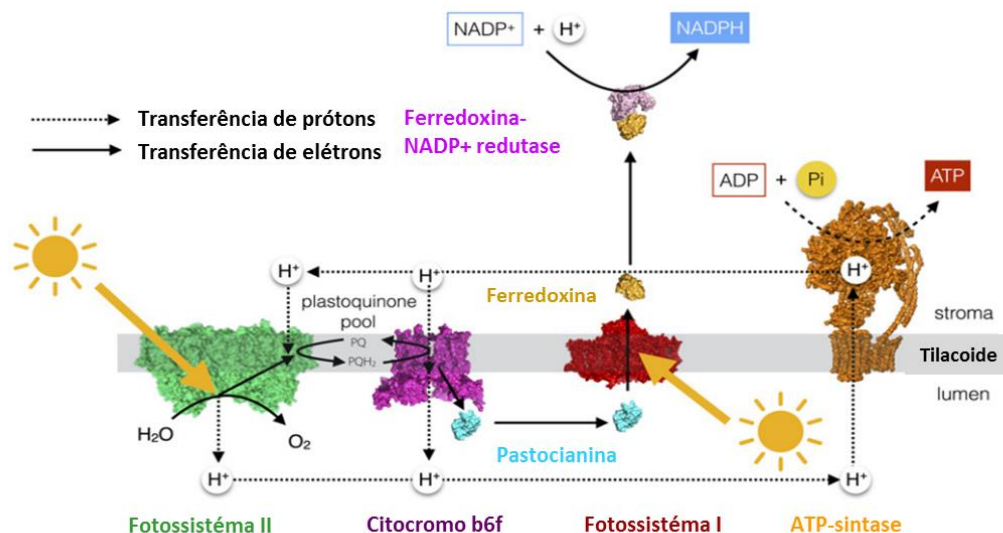


Figura 1: Modelo esquemático da cadeia de transporte de elétrons. (JOHNSON, 2016)

No registro da emissão de fluorescência transiente da clorofila *a* é possível observar uma curva sigmoide característica (STRASSER et al., 2004). Esta curva é caracterizada pelo aumento da fluorescência inicial ( $F_0$ ) até a fluorescência máxima ( $F_M$ ) ocorrendo em um intervalo de tempo de 200 a 400ms (GOLTSEV et al., 2016; PAPAGEORGIOU, 2004; STRASSER et al., 2004). Nessa curva observa-se a formação de pontos de inflexão que estão diretamente relacionadas às etapas da transferência de elétrons na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese (KALAJI et al., 2014; STIRBET et al., 2014; STRASSER et al., 2004). Esses pontos de inflexão foram convencionalmente denominados de curva O-J-I-P (STRASSER e GOVINDGEE, 1991).

A partir da curva de indução da fluorescência transiente da clorofila *a* é possível obter, usando cálculos matemáticos, informações detalhadas sobre o transporte de elétrons na cadeia de transporte de elétrons da etapa fotoquímica da fotossíntese (KALAJI et al., 2014; STRASSER e STRASSER, 1995; STRASSER et al., 2004).

A atividade fotoquímica da fotossíntese pode, em determinadas condições, limitar a fixação de  $CO_2$  uma vez que os dois processos, fotoquímico e bioquímico, são interdependentes. Assim, a atividade fotoquímica pode ser regulada pela demanda energética do ciclo de Calvin-Benson (BANKS, 2017)



enquanto que as reações metabólicas que incorporam o CO<sub>2</sub> no ciclo de Calvin-Benson constituem um ponto crucial na formação de compostos orgânicos, sendo um passo limitante para o desempenho fotossintético (JOHNSON, 2016).

O processo de difusão do CO<sub>2</sub> do ambiente até ser fixado no ciclo de Calvin-Benson envolve em uma série de etapas difusionais, que tem como principal mecanismo de controle a abertura estomática. A abertura estomática está diretamente ligada ao controle da perda de água pela transpiração, logo, a taxa assimilatória líquida de CO<sub>2</sub> e o status hídrico nas plantas estão diretamente relacionados (ENGINEER et al., 2014).

Um equipamento muito eficaz para avaliar as trocas gasosas das plantas é o analisador de gás por infravermelho (IRGA) (MEREU et al., 2011; VOELKER et al., 2016). O princípio de funcionamento deste equipamento consiste em acondicionar a superfície da folha em uma câmara em que as condições de CO<sub>2</sub>, umidade, temperatura e luz podem ser fornecidas e registradas de forma controlada. Pela diferença das concentrações dos gases que são fornecidos para a superfície foliar, do que é utilizado, e do que retorna da câmara, através de cálculos matemáticos, é possível inferir variáveis como a taxa assimilatória líquida de CO<sub>2</sub> ( $A$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), concentração interna de CO<sub>2</sub> ( $C$ ,  $\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), eficiência do uso da água ( $A/E$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) e eficiência intrínseca do uso da água ( $A/g_s$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ).

As respostas fotossintéticas do mamoeiro estão fortemente ligadas às condições ambientais, principalmente pelo controle estomático. Campostrini e Glenn (2007) demonstraram que essa cultura é bem adaptada a altas temperaturas e luminosidades e mantém elevadas taxas fotossintéticas e perdas fotorrespiratórias mínimas em elevadas densidades de fluxo de fótons ( $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e Machado Filho et al. (2006) encontraram uma alta correlação entre condutância estomática e taxa fotossintética, tendo ambos os atributos variado enormemente ao longo do dia.

Assim, análises da atividade fotoquímica e bioquímicas de novas cultivares em um mesmo estágio de desenvolvimento poderão minimizar prejuízos na escolha daquela cultivar com maior plasticidade adaptativa.

## **2 OBJETIVO GERAL**

Investigar possíveis respostas diferenciais no desempenho fotossintético das plantas de duas cultivares de mamoeiro (*Carica papaya* L.) durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo.

## **3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Avaliar o desempenho fotossintético usando a fluorescência transiente da clorofila *a* nas folhas das cultivares UENF/Caliman 01 (Calimosa) e a Rb-001-4 (Aliança), durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo, em condições de campo;

Avaliar o desempenho fotossintético usando as trocas gasosas das folhas das cultivares UENF/Caliman 01 (Calimosa) e a Rb-001-4 (Aliança), durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo, em condições de campo;

Quantificar os teores de clorofila nas folhas das cultivares UENF/Caliman 01 (Calimosa) e a Rb-001-4 (Aliança), durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo, em condições de campo.

## 5 MATERIAL E MÉTODOS

### 5.1 Área experimental e material vegetal

O estudo foi realizado na área de produção comercial da empresa Caliman Agrícola S/A, na Fazenda Santa Terezinha (latitude sul 19°23'28" e longitude oeste 40°04'20", altitude 30m) no município de Linhares, Estado do Espírito Santo (Figura 2). Segundo a classificação climática de Koppen, a Região Norte do Espírito Santo está inserida na classe Aw, a qual é caracterizada pelo clima tropical úmido com inverno seco.

As análises foram realizadas em dois cultivos de mamoeiros, totalizando uma área de 18 hectares. As cultivares avaliadas foram UENF/Caliman 01, popularmente conhecida como Calimosa, obtida a partir do cruzamento entre JS12 (Grupo Formosa) e SS 72/12 (Grupo Solo) e Rb-001-4 Aliança, popularmente conhecida como Aliança, obtida a partir do cruzamento de dois cultivares do grupo Solo. Tomou-se o nome popular da espécie para denominá-las no respectivo trabalho.

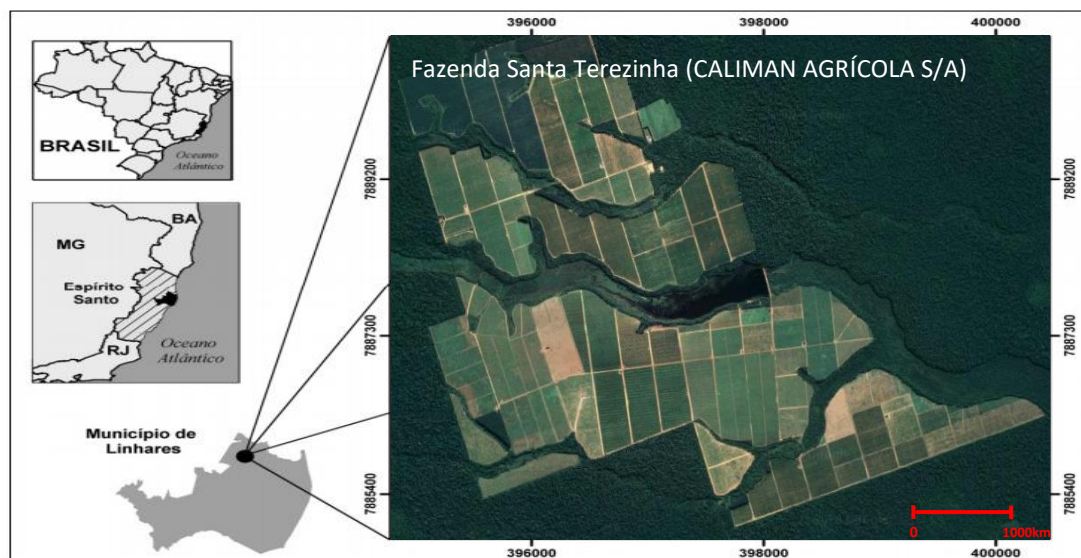


Figura 2. Localização geográfica das plantas de mamoeiro analisadas, no município de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Caliman Agrícola S.A. (Fonte: Google Maps).

As avaliações foram realizadas mensalmente e tiveram início após dez dias do transplante das mudas. No primeiro período de análises (out/2017 a jan/2018) as plantas estavam em desenvolvimento vegetativo enquanto no segundo período (fev/2018 a mai/2018) a população avaliada possuía mais de 50% das plantas com uma flor aberta, isto é, estavam em desenvolvimento produtivo.

## 5.2 Análise da fluorescência transiente da clorofila *a*

Para as análises da fluorescência transiente da clorofila *a* utilizou-se um fluorômetro portátil (Mod. HandyPEA, Hansatech, King's Lynn, Norfolk, UK). As análises foram realizadas em folhas completamente expandidas nas primeiras horas da manhã, para evitar os efeitos inibitórios das altas temperaturas e luminosidades sobre as reações fotossintéticas. As folhas foram aclimatadas ao escuro durante 40 minutos (momento em que todos os centros de reações dos fotossistemas estavam totalmente oxidados). Após a aclimação ao escuro, as folhas foram expostas a um pico de luz vermelha de  $3.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As intensidades de fluorescência foram registradas entre  $20\mu\text{s}$  e  $1\text{s}$ , onde:  $20\mu\text{s}$  é a fluorescência inicial ( $F_0$ ) e  $\pm 300\text{ms}$  a fluorescência máxima ( $F_M$ ). A partir das intensidades de fluorescência foram calculados os parâmetros estabelecidos pelo Teste JIP (STRASSER E STRASSER, 1995) (Tabela 1).

## 5.3 Trocas gasosas

Nas mesmas folhas que se realizaram as análises de fluorescência da clorofila *a*, também se analisaram as trocas gasosas, utilizando-se um analisador de gás infravermelho IRGA (LCpro+ System, ADC, BioScientificLtd.) com uma concentração de  $\text{CO}_2$  de  $390 \mu\text{mol m}^{-2}$ , e RFA (radiação fotossinteticamente ativa) de  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A taxa assimilatória líquida de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ,  $\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foi obtida e a partir dessas variáveis foram calculadas a eficiência do uso da água ( $A/E$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ), eficiência intrínseca do uso da água ( $A/g_s$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) e a eficiência instantânea de carboxilação ( $A/C_i$ ,  $\mu\text{mol CO}_2$ ).

## 5.4 Índice de clorofila

Para as análises do índice de clorofila utilizou-se um clorofilômetro SPAD-502 (Minolta, Osaka, Japão). Os resultados foram expressos em unidade relativa (U.R).

Tabela 1. Resumo das fórmulas e descrições dos parâmetros da fluorescência transiente da clorofila *a*, calculados pelo teste JIP e usados neste trabalho.

Parâmetros	Descrição
$F_0$	Fluorescência inicial (aos 20 $\mu$ s).
$F_M = F_P$	Fluorescência máxima, quando todos os centros de reação do fotossistema II (FSII) estão fechados e $Q_A^-$ reduzida ( $Q_A^-$ )
$V_J = (F_{2ms} - F_0)/(F_M - F_0)$	Fluorescência variável relativa no passo J (2ms)
$V_I = (F_{30ms} - F_0)/(F_M - F_0)$	Fluorescência variável relativa no passo I (30ms)
$M_0 = 4 (F_{300\mu s} - F_0)/(F_M - F_0)$	Declividade inicial (em $ms^{-1}$ ) da fluorescência transiente $V = f(t)$
<b>Relações de fluxo</b>	
$\gamma RC = \phi P_0 \times (M_0/V_J)$	Densidade de centros de reação fotossinteticamente ativos do FSII (redução da $Q_A$ por centro de reação do FSII).
$\phi P_0 = 1 - F_0/F_M$	Rendimento quântico máximo fotoquímico do FSII
$\psi E_0 = 1 - V_J$	Probabilidade (no tempo 0) que um éxciton capturado tem em mover um elétron na cadeia de transporte de elétrons de $Q_A^-$ para $Q_B$
$\delta R_0 = (1 - V_I)/(1 - V_J)$	Eficiência que os elétrons se movem na cadeia de transporte de elétrons dos receptores do intersistema até os receptores finais do FSI
<b>Índices de desempenho</b>	
$PI_{abs} = (\gamma RC / (1 - \gamma RC)) \times (\phi P_0 / (1 - \phi P_0)) \times (\psi E_0 / (1 - \psi E_0))$	Índice de desempenho potencial do FSII
$PI_{total} = PI_{ABS} \times (\delta R_0 / (1 - \delta R_0))$	Índice de desempenho fotoquímico total

### 5.5 Delineamento experimental

O delineamento experimental foi em blocos casualizados, representado por quatro blocos com trinta plantas, totalizando um número amostral de 120 plantas para cada cultivar. Os dados obtidos foram submetidos ao teste de variância ANOVA em nível de 1% ( $P < 0,01$ ) e posteriormente as médias foram submetidas ao teste de médias proposto por Tukey, (1953). O programa utilizado para ANOVA IfoStat beta (2017).

## 6 RESULTADOS

Na Figura 3, observam-se os dados climáticos correspondente as temperaturas máximas e mínimas mensais durante os meses de avaliações do experimento. Nota-se que a temperatura mínima oscilou de 19,7C° a 27,4C°, enquanto a temperatura máxima oscilou de 21,1C° a 29,9C°, temperaturas na faixa considerada ótima para o crescimento e desenvolvimento do mamoeiro (MARIN et al., 2018).

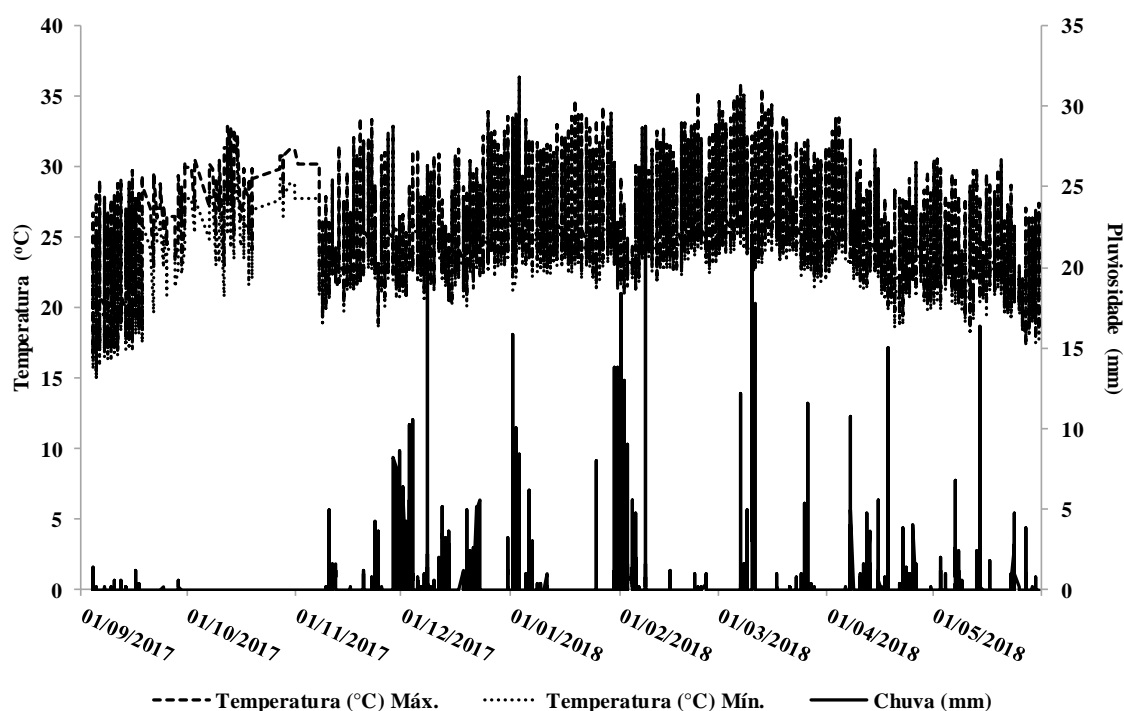


Figura 3. Dados agroclimáticos obtidos na Estação Meteorológica de Linhares-ES, INCAPER (Lat:-19,3567, Lon:-40,0686, Altitude: 40 m) durante o período de coleta de dados.

O índice de clorofila obtido no período avaliado não apresentou diferenças significativas para a cv. Calimosa (Figura 4) porém na cv. Aliança, houve uma redução significativa (11,4%) durante o desenvolvimento produtivo das plantas.

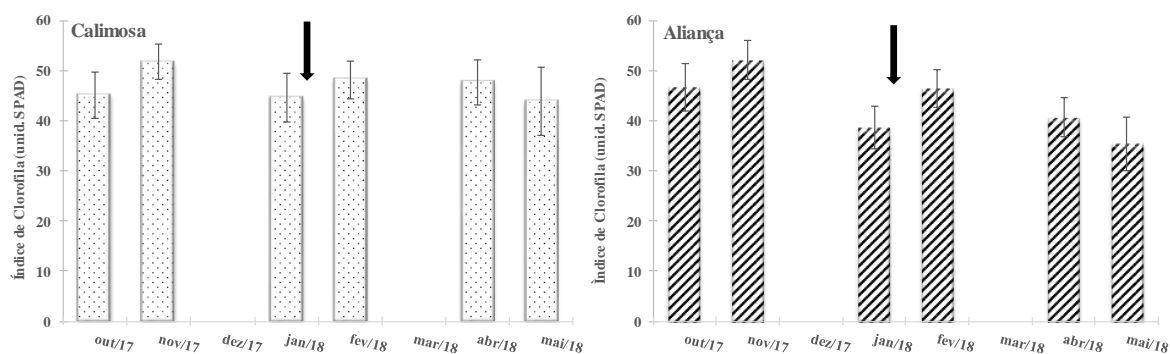


Figura 4. Índice de clorofila em folhas de plantas das cultivares Calimosa e Aliança. A seta marca o início do desenvolvimento produtivo. Barras indicam Médias  $\pm$  SD. (n=120).

Os resultados do teste JIP obtidos no primeiro mês após o transplântio, mostraram que a cv. Aliança teve uma redução da eficiência de transporte de elétrons nas etapas finais da cadeia de transporte de elétrons ( $ET_0/RC$   $RE_0/RC$ ), porém teve uma completa recuperação no mês subsequente e indicam muito mais um estresse do transplântio (mesmo tendo ocorrido aclimatação das mudas) do que o estresse hídrico e pelo calor. Estes resultados apontam pela necessidade de estudos mais pormenorizados das características fisiológicas das novas cultivares que poderiam minimizar as perdas do transplântio comprometendo a produção da lavoura.

Tabela 1 - Valores normalizados de parâmetros do Teste JIP obtidos em folhas das nas cultivares Calimosa e Aliança aos 30 e 60 dias após o plantio (DAP).

		ABS/RC	TR <sub>0</sub> /RC	ET <sub>0</sub> /RC	RE <sub>0</sub> /RC	DI <sub>0</sub> /RC	PI <sub>abs</sub>	PI <sub>Total</sub>
Outubro	Calimosa	1,03a	1,04a	1,04a	1,11a	0,95a	0,95b	1,13a
	Aliança	0,92b	0,90b	0,88c	0,67b	0,98a	1,00a	0,66b
Novembro	Calimosa	1,02a	1,02a	1,01b	1,11a	1,05a	0,90a	1,06a
	Aliança	1,02a	1,02a	1,02b	1,05a	1,00a	1,06a	1,13a

Letras diferentes na coluna indicam diferença significativa pelo teste de médias Friedman em nível de 5% de probabilidade (n=120).

As curvas OJIP obtidas da fluorescência transiente da clorofila *a* em folhas de ambas as cultivares no período analisado se apresentaram como uma curva polifásica típica, indicando que o processo fotoquímico de captura e transporte de energia funcionavam normalmente.

As curvas OJIP durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo das plantas da cv. Calimosa (Figura 5) foram bem semelhantes. Um detalhamento do transporte de elétrons ao longo da cadeia de transporte de elétrons é mostrado nos diferentes parâmetros do Teste JIP, e destacam-se na Figura 6, ao normalizar os dados obtidos aos 120 DAP (as plantas ainda com menos de 50% de flores abertas), 150 DAP (em pleno desenvolvimento produtivo), 210 e 240 DAP.

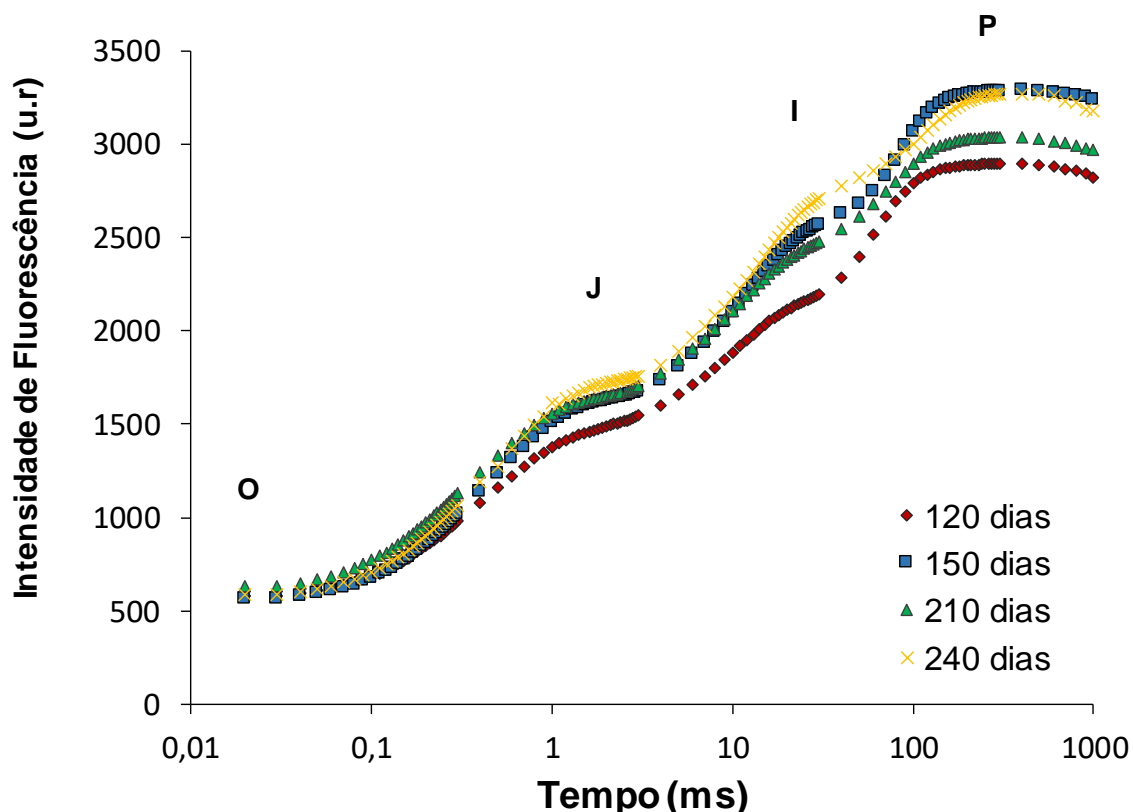


Figura 5. Curvas da intensidade da fluorescência da clorofila a (OJIP) obtidas em folhas do mamoeiro cv. Calimosa durante o desenvolvimento vegetativo (120 DAP) e produtivo (150, 210 e 240 DAP). DAP = dias após o plantio. Tempo representado em escala logarítmica. (n=120).

Os parâmetros do Teste JIP foram normalizados em relação à média igual a unidade ao plotar como um radar (Figura 6) e permitem destacar no início da primeira floração (120 DAP) e quando em floração plena (150 DAP) a eficiência do FSI ( $\delta R_0$ ) atingiu o dobro da média obtida nas quatro avaliações. No início da floração também a eficiência fotoquímica potencial máxima do FSII ( $PI_{abs}$ ) e a eficiência total da cadeia de transporte de elétrons ( $PI_{total}$ ) foi 50% maior do que a média.



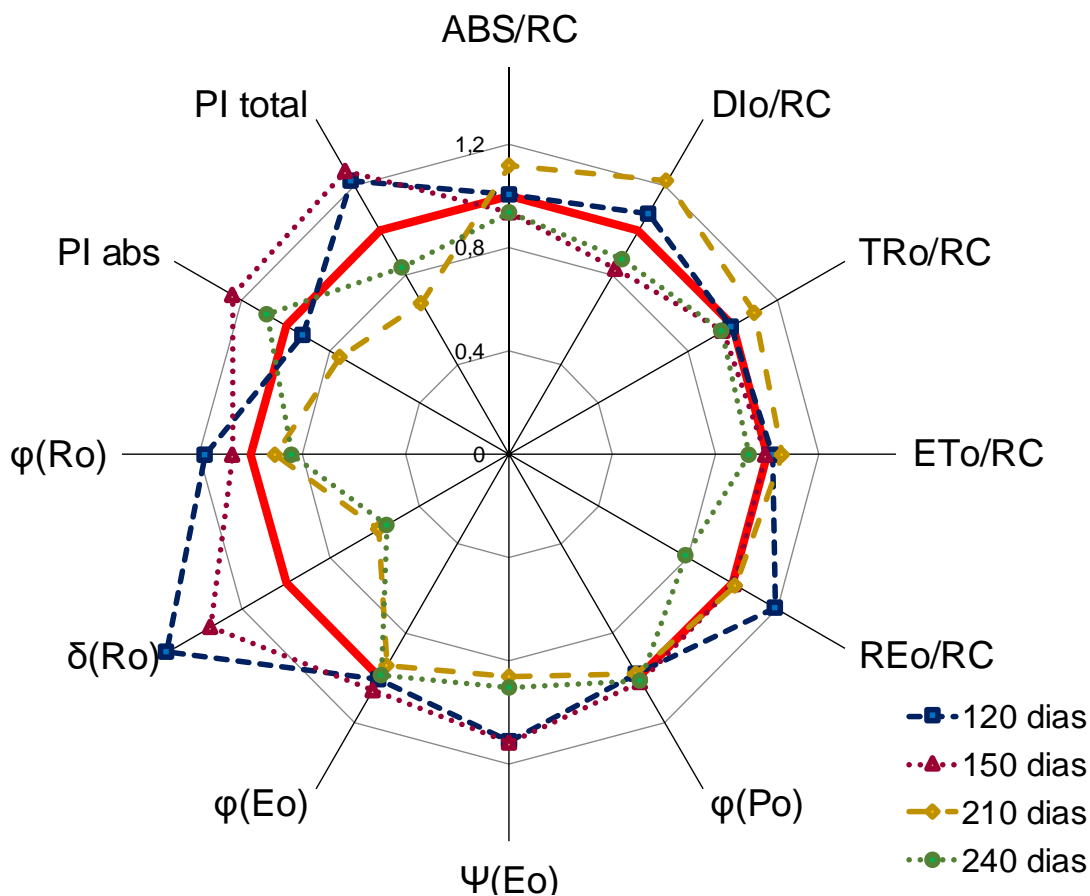


Figura 6. Parâmetros da fluorescência da clorofila *a*, obtidos pelo teste JIP em folhas do mamoeiro cv. Calimosa durante o final do desenvolvimento vegetativo (120 DAP) e o produtivo (150, 210 e 240 DAP). DAP = dias após o plantio. Para o significado das siglas ver Tabela 1. (n=120).

Quando se compara a média das medidas realizadas durante os primeiros meses após o plantio (30, 60 e 120 DAP) com aquelas obtidas após o início da floração (150, 210 e 240 DAP) observou-se na cv. Calimosa maior semelhança das curvas OJIP (Figura 7) e novamente os parâmetros do Teste JIP detalham melhor as alterações ocorridas no transporte dos elétrons e a conservação da energia no processo fotoquímico da fotossíntese do mamoeiro (Figura 8).

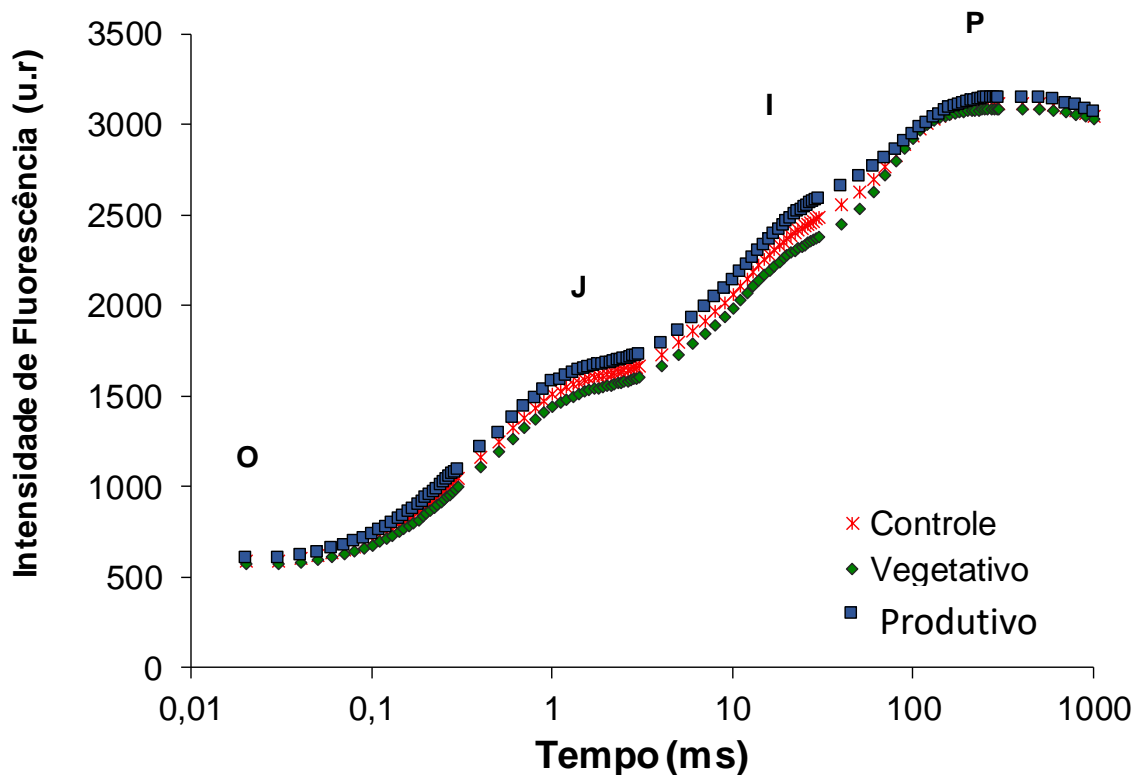


Figura 7. Curvas da intensidade da fluorescência da clorofila *a* (OJIP) obtidas em folhas do mamoeiro cv. Calimosa durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Tempo representado em escala logarítmica. (n=120).

Observou-se que a cv. Calimosa durante o desenvolvimento produtivo houve uma redução significativa de  $PI_{abs}$ ,  $\phi R_0$ ,  $\psi E_0$  e  $\delta R_0$ . Destaca-se que a maior alteração observada foi em  $\delta R_0$ . Este parâmetro teve uma redução no período produtivo de 26,6%. E mesmo com maiores valores em  $ABS/RC$ ,  $TR_0/RC$  e  $DI_0/RC$  o desempenho total da cadeia de transporte de elétrons ( $PI_{total}$ ) foi muito reduzido.

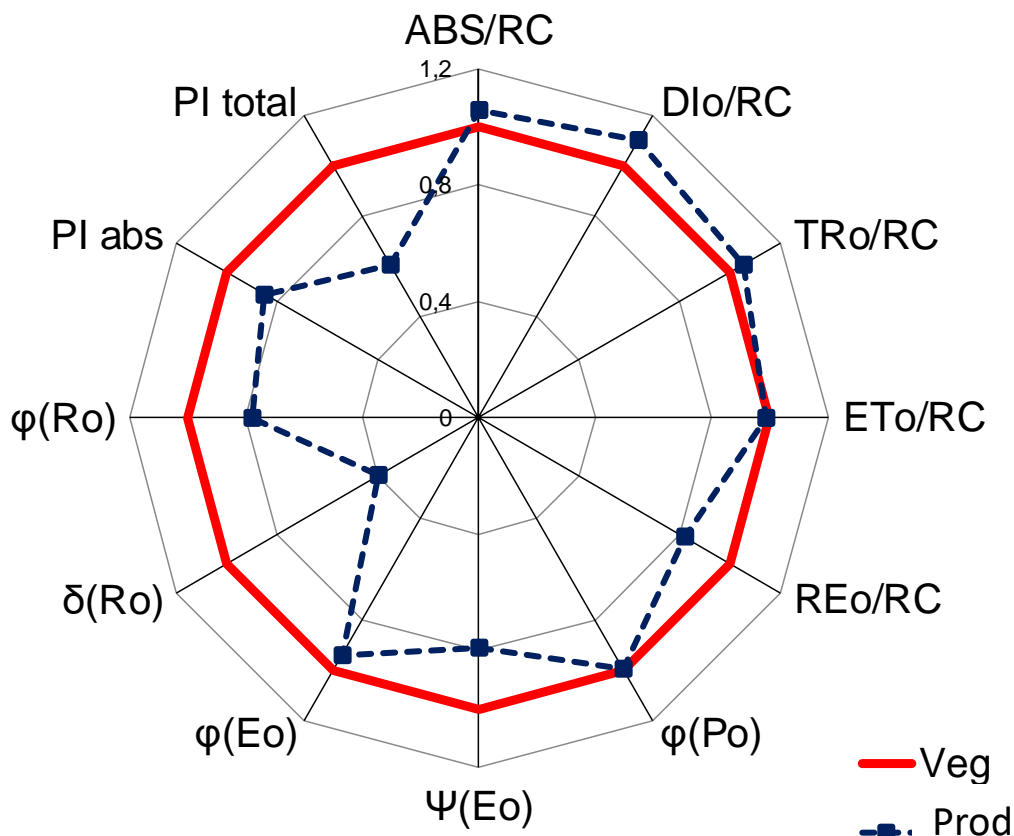


Figura 8. Média dos parâmetros da fluorescência da clorofila *a*, obtidos pelo teste JIP em folhas do mamoeiro cv. Calimosa adaptadas ao escuro, durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Para o significado das siglas ver Tabela 1. (n=120).

Comparando os parâmetros das trocas gasosas, observam-se comportamentos diferentes entre as plantas das cultivares durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Na cv. Calimosa, nota-se que no período produtivo, houve uma redução (cerca 30%) significativa na taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (*A*) (Figura 9) aos 210 DAP, isto é, no período de floração plena.

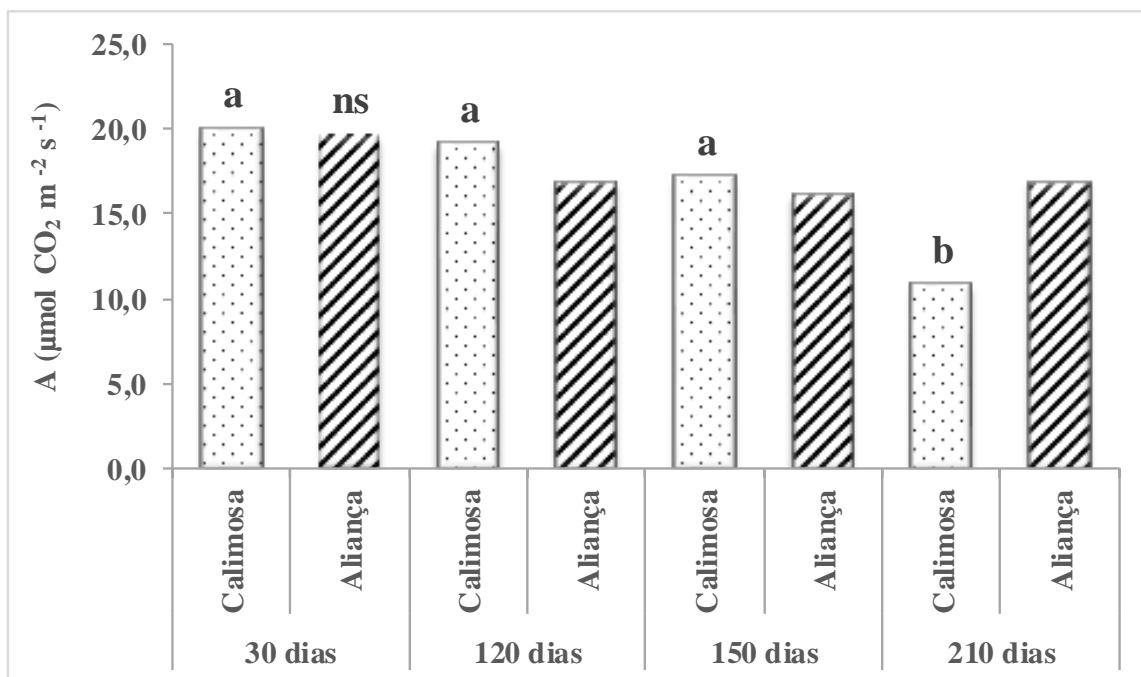


Figura 9. Taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A), obtida em folhas do mamoeiro 'Calimosa' e 'Aliança' durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Letras diferentes, nas barras, indicam diferença significativa entre 30, 120, 150 e 210 DAP. DAP = Dias após o plantio. ( $p \leq 0,01$ ) (n=12).

Resultados muito semelhantes ocorreram na eficiência de carboxilação ( $A/C_i$ ) e na eficiência intrínseca do uso da água ( $A/g_s$ ), onde a redução foi de 35% e 17%, respectivamente (Figura 10) porém a redução foi também observada na cv. Aliança.

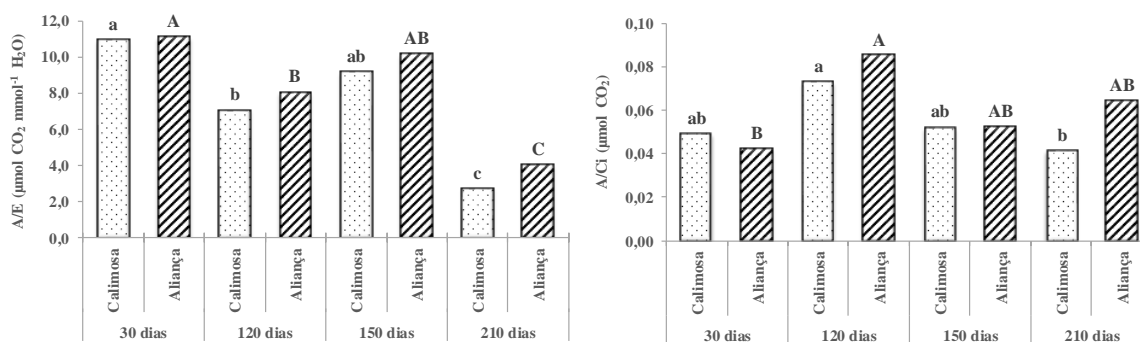


Figura 10. Eficiência intrínseca do uso da água e Eficiência de carboxilação obtida em folhas do mamoeiro 'Calimosa' e 'Aliança' durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo. Letras diferentes, nas barras, indicam diferença significativa entre 30, 120, 150 e 210 DAP. DAP = Dias após o plantio. ( $p \leq 0,01$ ) (n=12).

## 7 DISCUSSÃO

Durante os meses de análises com as duas cultivares do mamoeiro utilizou-se o índice de clorofila estimado com um clorofilômetro. Este é um método muito utilizado na agricultura de precisão, por ser rápido, não destrutivo e adequado para ser aplicado ainda em campo (ORSINI et al., 2009). Vários trabalhos confirmam que este índice está altamente correlacionado com os teores reais de clorofila foliar (GODOY et al., 2007; ORSINI et al., 2009). As plantas da cv. Aliança, no período produtivo, apresentaram menores índices de clorofila. De fato, as plantas do grupo Solo, possuem a coloração visual de suas folhas com um verde claro (MARIN et al., 2018) quando comparadas com as plantas do grupo Formosa.

Estudos relatam a correlação positiva entre o índice de clorofila e o desempenho fotossintético em várias espécies vegetais (NETTO et al., 2002). Entretanto, alguns autores indicam que nem sempre os conteúdos dos pigmentos fotossintéticos refletem o status fotossintético das plantas, e que esta relação varia entre espécie e a ação de fatores bióticos e abióticos que estão atuando (KALAJI et al., 2012).

Segundo Torres-Netto et al. (2002) e Castro et al. (2014), nas plantas do mamoeiro, o comprometimento na eficiência fotoquímica associado ao decréscimo de clorofila no limbo foliar acontece após um determinado valor. Torres-Netto et al. (2002) relatam que o limite mínimo de valor do índice SPAD para iniciar o comprometimento nos valores na eficiência fotoquímica é 40, o que corresponde a uma concentração de clorofilas totais de  $300 \mu\text{mol m}^{-2}$ . Castro et al. (2014) relatam que o limite crítico para as plantas de mamoeiro de genótipos do grupo Solo é de 27, e este valor de índice SPAD corresponde a um teor de clorofilas totais de  $524 \mu\text{mol m}^{-2}$ . No presente trabalho, estas correlações não foram realizadas porém, os valores de índice SPAD nas plantas das cultivares Calimosa e Aliança corresponderam a uma média de 46,8 e 43,5 respectivamente. Assim, pode-se inferir de posse desses valores, acima do limite crítico considerado pelos autores supracitados, que poderia existir uma correlação entre o índice de clorofila e o desempenho fotossintético.

Analisando os resultados da eficiência fotoquímica e trocas gasosas, percebe-se respostas diferentes entre as plantas da cultivares Calimosa e Aliança.

Durante o período produtivo, houve redução  $\delta R_0$  na cultivar Calimosa. Este parâmetro foi o que mais contribuiu para a redução do  $PI_{\text{Total}}$ . Segundo Chen et al.

(2016), o  $PI_{Total}$  mede o desempenho fotoquímico das plantas desde os fótons absorvidos pelo FSII até a redução dos aceptores finais do FSI e tem sido considerado o parâmetro mais sensível do teste JIP porque é o produto de quatro outros parâmetros: a densidade de centros de reação ativos =  $RC/ABS$ ; a eficiência quântica do FSII =  $\phi_0/(1-\phi_0)$ ; a eficiência quântica da conversão de energia de excitação para o transporte de elétrons =  $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ ; e a eficiência quântica da redução dos receptores finais do FSI =  $\delta R_0 / (1 - \delta R_0)$ . E a cv. Aliança não apresentou alteração no  $PI_{Total}$ .

Outros autores já haviam avaliado a eficiência fotoquímica do mamoeiro porém utilizando, em sua maioria a eficiência quântica máxima do FSII ( $F_v/F_m$ ). Por exemplo: Gallon (2006) avaliou a atividade fotoquímica de duas cultivares do Grupo Solo, 'Golden' e 'Gran Golden' e encontrou valores do rendimento quântico máximo potencial do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) significativamente maiores na cv. Gran Golden. Esse resultado demonstra que mesmo as plantas de cultivares de linhagens próximas já apresentam comportamentos distintos, sugerindo os efeitos do longo processo de melhoramento genético que o mamoeiro é submetido (AIKPOKPODION, 2012; SILVA et al., 2007); Silva, (2009) também encontrou resultados semelhantes no mamoeiro cv. Golden. O autor avaliou a atividade fotoquímica no período vegetativo e produtivo, e observou maiores valores do rendimento quântico máximo potencial do FSII ( $F_v/F_m$ ) no período vegetativo; Silva et al. (2011) avaliaram a eficiência fotoquímica do mamoeiro, desde a abertura das flores (antese) e em diferentes estágios de desenvolvimento do fruto e observaram que a eficiência fotoquímica tem um aumento significativo a partir do crescimento dos frutos (60 dias após a abertura das flores) porém decresce na maturação fisiológica dos frutos.

Portanto, seja usando  $F_v/F_m$  ou  $PI_{Total}$ , os resultados encontrados nos trabalhos supracitados, reforçam a ideia da ocorrência de alterações do desempenho fotossintético em folhas de mamoeiros entre o período vegetativo e produtivo. Assim, Duarte (2011) avaliando a atividade fotoquímica da fotossíntese no mamoeiro cv. Golden, no período vegetativo e produtivo, encontrou resultados semelhantes com o encontrado neste trabalho com a cv. Calimosa com redução em  $\delta R_0$  e  $PI_{Total}$  no período produtivo, porém maior taxa de assimilação líquida de  $CO_2$  no período vegetativo.

As plantas da cv. Calimosa também apresentaram maiores reduções de  $A$ ,  $A/E$  e  $A/C$ ; no período produtivo do que a cv. Aliança. Segundo Campostrini e Glenn (2007) as respostas fotossintéticas em plantas de mamoeiro estão intimamente relacionadas ao comportamento estomático, e conseqüentemente, a eficiência do uso da água. Em um estudo realizado por Torres Neto et al. (2009), a  $A/g_s$  foi menor em plantas de mamoeiro cv. Golden em comparação com outros cultivares. Segundo os autores tal resultado deveu-se aos elevados valores de  $g_s$ , uma vez que não houve diferenças significativas nos valores de  $A$ .

Contudo, no presente trabalho, os menores valores de  $E$  (dados não mostrados) nas plantas da cv. Calimosa durante o período produtivo modificaram as relações entre a assimilação do carbono ( $A$ ) e a perda do vapor d'água ( $E$ ) caracterizadas pela redução dos valores de  $A/E$ . Esses resultados mostram que, para uma mesma unidade de assimilação fotossintética do carbono, as plantas da cv. Calimosa perderam mais moléculas de água do que a cv. Aliança.

Geralmente, o que se observa nas espécies vegetais, é uma série de modificações fisiológicas provenientes da transição entre o período vegetativo para o produtivo. Dentre essas alterações, observa-se a remobilização dos fotoassimilados proveniente da fotossíntese, para órgãos produtivos (flores e frutos). O que acontece comumente é um aumento das taxas de fotossíntese em decorrência da demanda por fotoassimilados que o período produtivo acarreta (ÁLVAREZ-CANSINO et al., 2010; KARLSSON e MÉNDES, 2005). Contudo, o mamoeiro não apresenta esse comportamento. Essa cultura é caracterizada por iniciar a fase reprodutiva após oito ou nove meses do plantio e a partir daí o mamoeiro investe seus recursos simultaneamente para o crescimento vegetativo e para a reprodução (DANTAS et al., 2013). De fato, Silva, (2009) avaliando o crescimento do mamoeiro cv. Golden, no período vegetativo e produtivo, observou que as plantas apresentaram um crescimento em escala logarítmica.

Em geral, as plantas de cultivares do grupo Formosa, apresentam maiores taxas de crescimento, em relação as plantas de cultivares do grupo Solo (DANTAS et al., 2013). Como a cv. Calimosa pertence ao grupo Formosa, é possível que esta cultivar tenha uma maior demanda fotossintética no período de crescimento vegetativo. No início da floração, sua taxa de crescimento diminui e, conseqüentemente, a demanda fotossintética também. Outra explicação para a redução do desempenho fotossintético no período produtivo apenas na cv.

Calimosa, pode estar ligada à variabilidade genética existente entre as plantas dessas cultivares (MACHADO-FILHO et al., 2006; LOPES, 2014; TORRES-NETTO et al., 2005).

Nesse sentido, os atributos fisiológicos representam uma promissora ferramenta para comparar e identificar genótipos de mamoeiros. Lima et al. (2007), utilizaram dados da taxa assimilatória de CO<sub>2</sub>, para identificar genótipos de plantas de mamoeiros em estágios iniciais de crescimento.

Avaliar a fluorescência da clorofila *a* juntamente com as trocas gasosas e os índices de clorofila, torna-se uma valiosa ferramenta para ampliar o conhecimento sobre o desempenho fotossintético de espécies com alto valor comercial, tais como o mamoeiro (WONG et al., 2012). Os resultados das trocas gasosas confirmam os obtidos da eficiência fotoquímica e permite concluir que, no período produtivo, o desempenho fotossintético das plantas da cv. Calimosa diminui, enquanto da cv. Aliança não se altera.

Os resultados do presente trabalho também demonstram que o desempenho fotossintético de diferentes cultivares de plantas de mamoeiros, tem respostas diferenciais durante sua transição entre o período vegetativo e produtivo. Portanto, torna-se interessante que os estudos de melhoramento genético em plantas de mamoeiros, acompanhem o desempenho fotossintético dos novos genótipos durante o período de transição entre vegetativo somente e início do produtivo, ou seja, antes e após a primeira floração e suas relações com a produtividade.



## 8 CONCLUSÃO

Os resultados obtidos neste trabalho permitem sugerir que:

- A fluorescência transiente da clorofila *a*, as trocas gasosas e o índice de clorofila são análises eficientes na identificação das respostas diferenciais no desempenho fotossintético de cultivares do mamoeiro;
- As cultivares Calimosa e Aliança apresentam desempenho fotossintético distintos durante o desenvolvimento vegetativo e produtivo.

## REFERÊNCIAS

- AIKPOKPODION, P. O. Assessment of genetic diversity in horticultural and morphological traits among papaya (*Carica papaya L.*) accessions in Nigeria. **Fruits**, v. 63 p. 173-187, 2012.
- ÁLVAREZ-CANSINO, L.; ZUNZUNEGUI, M.; BARRADAS, M. C.; ESQUIVIAS, M. P. Gender-specific costs of reproduction on vegetative growth and physiological performance in the dioecious shrub *Corema album*. **Annals of Botany**, v. 106, p. 989-998, 2010.
- BANKS, J. M. Continuous excitation chlorophyll fluorescence parameters: A review for practitioners. **Tree Physiology**, v. 37, p. 1128–1136, 2017.
- BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p.1607–1621, 2004.
- BARRET, C. H.; HOUGH, J. Sexual dimorphism in flowering plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, p. 67–82, 2013.
- CAMPOSTRINI, E.; GLENN, D. M. Ecophysiology of papaya: a review. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 19, p. 413-424, 2007.
- CARVALHO, F. A.; RENNER, S. S. A dated phylogeny of the papaya family (Caricaceae) reveals the crop's closest relatives and the family's biogeographic history. **Molecular Phylogenetics Evolution**, v. 65, p. 46–53, 2012.
- CASTRO, F. A.; CAMPOSTRINI, E.; TORRES-NETO, A.; GOMES, M. M. A.; FERRAZ, T. M.; GLENN, D. M. Portable chlorophyll meter (PCM-502) values are related to total chlorophyll concentration and photosynthetic capacity in papaya (*Carica papaya L.*). **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, p. 201-210, 2014.
- CHEN, S.; YANG, J.; ZHANG, M.; JÖRG, R.; QIANG, S. Classification and characteristics of heat tolerance in *Ageratina adenophora* populations using fast chlorophyll a fluorescence rise O-J-I-P. **Environmental and Experimental Botany**, v. 122, p. 126–140, 2016.
- DANTAS, J. L. L.; JUNGHANS, D. T.; LIMA, J. F. Mamão: O produtor pergunta a embrapa responde. 2 ed, Brasilia-DF, **EMBRAPA**, 2013.

- DUARTE, M. M. Fotossíntese em folhas e frutos do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden. **Dissertação Mestrado em Biologia Vegetal**, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória-ES, 2011.
- ENGINEER, C. B.; GHASSEMIAN, M.; ANDERSON, J. C.; PECK, S. C.; HU, H.; SCHROEDER, J. I. Carbonic anhydrases, EPF2 and a novel protease mediate CO<sub>2</sub> control of stomatal development. **Nature**, v. 513, p. 246–250, 2014.
- EVANS, E. A.; BALLEEN, F. An overview of global Papaya production, trade, and consumption. **Institute of Food and Agricultural Sciences**, P. 1-6, 2012.
- FAO. **Food and agriculture organization of the United Nations. Statistical Databases**. 2017 disponível em:  
[http://www.fao.org/waicent/portal/statistics\\_en.asp](http://www.fao.org/waicent/portal/statistics_en.asp) Acesso em: 19.jan.2019.
- FERRAZ, T. M.; RODRIGUES, W. P.; TORRES-NETTO, A.; REIS, F. O.; PEÇANHA, A. L.; FIGUEIREDO, F. A. M. M. A.; SOUSA, E. F.; GLENN, D. M.; CAMPOSTRINI, E. Comparison between single-leaf and whole-canopy gas exchange measurements in papaya (*Carica papaya* L.) plants. *Scientia Horticulturae*, v. 209, p. 73–78, 2016.
- FERREGUETTI, G. A. Caliman 01 – O Primeiro Híbrido de Mamão Formosa Brasileiro. In: Martins, D. S. (ed.). *Papaya Brasil: qualidade do mamão para o mercado interno*. Vitória-ES: **Incaper**, p. 211-218, 2003.
- GALLON, C. Z. Estudo do metabolismo fotoquímico nas folhas e perfil da atividade da celulase e  $\beta$ -galactosidase nos frutos de *Carica papaya* L., cultivares Golden e Gran golden. **Dissertação Mestrado em Biologia Vegetal**, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória-ES, 2006.
- GODOY, L. J. G.; SOUTO, L. S.; FERNANDES, D. M.; VILLAS-BÔAS, R. L. Uso do clorofilômetro no manejo da adubação nitrogenada para milho em sucessão a pastagem de *Brachiaria decumbens*. **Ciência Rural**, v. 37, p. 38-44, 2007.
- GOLTSEV, V. N.; KALAJI, H. M.; PAUNOV, M.; BAĞBA, W.; HORACZEK, T.; MOJSKI, J.; ALLAKHVERDIEV, S. I. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 63, p. 869–893, 2016.
- GOVINDJEE, A.; BJÖRN, D. L.-O. Evolution of the Z-scheme of photosynthesis: a perspective. **Photosynthesis Research**, v. 133, p. 5-15, 2017.
- HARRI, L. **Frutas no Brasil**. 1. ed. São Paulo. Instituto Plantarum de Estudos de Flora LTDA, 2015.

IBGE (**Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**). Produção Agrícola Municipal. 2017. Disponível em:

<[http://downloads.ibge.gov.br/downloads\\_estatisticas.htm/](http://downloads.ibge.gov.br/downloads_estatisticas.htm/)>. Acesso em: 19 jan.2019.

JOHNSON, M. P. Photosynthesis. **Essays In Biochemistry**, v. 60, p. 255–273, 2016.

KALAJI, H. M.; GOLTSEV, V.; BOSA, K.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; STRASSER, R. J.; GOVINDJEE, A. Experimental in vivo measurements of light emission in plants: a perspective dedicated to David Walker. **Photosynthesis Research**, v. 114, p. 69-96, 2012.

KALAJI, H. M.; SCHANSKER, G.; LADLE, R. J.; GOLTSEV, V.; BOSA, K.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; BRESTIC, M.; BUSSOTTI, F.; CALATAYUD, A.; DABROWSKI, P.; ELSHEERY, N.; FERRONI, L.; GUIDI, L.; HOGEWONING, S. W.; JAJOO, A.; MISRA, A. N.; NEBAUER, S. G.; PANCALD, S.; PENELLA, C.; DOROTHYBELLE, P.; POLLASTRINI, M.; ZDZISLAWA, B.; ROMANOWSKA, D.; RUTKOWSKA, B.; SERÔNIO, J.; KANCHERLA, S.; SZULC, W.; TAMBUSI, E.; YANNICCARI, M.; ZIVCAV, M. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: Practical issues. **Photosynthesis Research**, p. 121-158, 2014.

KARLSSON, P. S.; MÉNDEZ, M. The resource economy of plant reproduction. **Physiological Ecology**, p. 1-49, 2005.

LIMA, J. F.; PEIXOTO, C. P.; LEDO, C. A. S. Índices fisiológicos e crescimento inicial de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em casa de vegetação. **Ciência e Agrotecnologia**, V. 31, p. 1358-1363, 2007.

LOPES, T. S. Trocas gasosas, termografia por infravermelho e eficiência fotoquímica: associação com o sexo em genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.). **Dissertação Mestrado em Produção vegetal**, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes – RJ, 2014.

MACHADO-FILHO, J. A.; CAMPOSTRINI, E.; YAMANISHI, O. K.; FAGUNDES, G. R. Variação sazonal das trocas gasosas em folhas de mamoeiro cultivado em condições de campo. **Bragantia, Campinas**, v. 65, p. 185-196, 2006.

MANICA, I.; MARTINS, D. S.; VENTURA, J. A. Mamão: **Tecnologia de produção pós-colheita, exportação, mercados**. Porto Alegre: Cinco Continentes, p. 361, 2006.

- MARIN, L. S. D.; ARANTES, S. D.; LEDO, C. A. L. Melhoramento genético de mamão (*Carica papaya L.*) no Brasil, México e nas Ilhas Canárias, Espanha. **VII Simpósio do papaya brasileiro**. Vitória-ES, p. 1-13, 2018.
- MARTINS, D. S.; DA COSTA, A. F. A cultura do mamoeiro tecnologias de produção. 1 ed, Vitória-ES, **EMBRAPA**, 2003.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659–668, 2000.
- MEREU, S.; GEROSA, G.; MARZUOLI, R.; FUSARO, L.; SALVATORI, E.; FINCO, A.; MANES, F. Gas exchange and JIP-test parameters of two Mediterranean maquis species are affected by sea spray and ozone interaction. **Environmental and Experimental Botany**, v. 73, p. 80–88, 2011.
- MOURA, H. C. P. Caracterização da Fenologia Reprodutiva e da Viabilidade Gamética Associada ao Tamanho do Botão Floral em Genótipos Elite de Mamoeiro (*Carica papaya L.*) **Dissertação Mestrado em Produção vegetal**, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes – RJ, 2012.
- NETTO, A. T.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G.; YAMANISHI, O. K. Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and the possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya L.* **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 14, p. 203-210, 2002.
- ORSINI, F.; MEZZETTI, M.; IANQUINTO, G. The use of portable chlorophyll meter for the management of n fertilization in cantaloupe (*Cucumis melo L.*) grown under transparent polyethylene low tunnels. **Acta Horticulturae**, v. 807, p. 333-340, 2009.
- PAPAGEORGIU, G. Chapter 1: **Chlorophyll a Fluorescence: A Bit of Basics and History**, p. 1-16, 2004.
- PEÇANHA, A. R.; DA SILVA, J. R.; RODRIGUES, W. P.; FERRAZ, T. M.; TORRES-NETTO, A.; LIMA, R. S. M.; LOPES, T. S.; RIBEIRO, M. S.; DE DEUS, B. C. S.; COUTO, T. R.; SCHAFFER, B.; CAMPOSTRINE, E. Leaf gas exchange and growth of two papaya (*Carica papaya L.*) genotypes are affected by elevated electrical conductivity of the nutrient solution. **Scientia Horticulturae**, v. 218, p. 230-239. 2017.
- SILVA, D. M.; SANTOS, K. T.; DUARTE, M. M. Eficiência fotoquímica em folhas do mamoeiro (*Carica papaya L.*) cv. Golden durante o estágio produtivo e caracterização da ontogenia dos frutos. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, p. 1066-1073, 2011.

- SILVA, F. F.; MESSIAS, G. P.; JUNIOR, P. C. D.; PEREIRA, T. N. S.; VIANA, A. P.; DAHER, R. F.; RAMOS, H. C. C.; FERREGUETTI, G. O. Evaluation of the sexual expression in a segregating BC1 papaya population. **Crop Breeding and applied Biotechnology**, v.7, p. 16-23, 2007.
- SILVA, M. M. Alterações fisiológicas e nutricionais durante as fases do desenvolvimento vegetativo e produtivo do mamoeiro Golden. **Dissertação Mestrado em Biologia Vegetal**, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória-ES, 2009.
- SILVA, M. M.; BROETTO, S. G.; VALBÃO, S. C.; COSTA, A. F. S.; SILVA, D. M. Características vegetativas e de frutos de mamoeiros obtidos por seleção massal. **Ciências Agrárias**, v. 31, p. 29-38, 2010.
- STIRBET, A.; LAZÁR, D.; KROMDIJK, J.; GOVINDJEE, A. Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? **Photosynthetica**, v. 56, p. 86104, 2018.
- STIRBET, A.; RIZNICHENKO, G. Y.; RUBIN, A. B.; GOVINDJEE, A. Modeling chlorophyll a fluorescence transient: relation to photosynthesis. **Biochemistry. Biokhimiia**, v. 79, p. 291–323, 2014.
- STRASSER, B.; STRASSER, R. J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP-test. **Photosynthesis: From Light to Biosphere**, v. 5, p. 977-980, 1995.
- STRASSER, R. J.; GOVINDJEE, A. The Fo and the O-J-I-P Fluorescence Rise in Higher Plants and Algae. In: Regulation of Chloroplast Biogenesis. **Plenum Press**, p. 423-426, 1991.
- STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; SRIVASTAVA, A. Analysis of the Chlorophyll a Fluorescence Transient. **Journal of Infection and Chemotherapy**, v. 17, p. 125-132, 2004.
- TORRES-NETTO, A. Atributos fisiológicos e relações hídricas em genótipos de mamoeiro (*Carica papaya L.*) na fase juvenil. **Tese Doutorado em Produção vegetal**, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes – RJ, 2005.
- TORRES-NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G.; YAMANISHI, O. K. Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and the possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya L.* **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.14, p. 203-10, 2002.

TSIMILLI-MICHAEL, M.; STRASSER, R. J. In vivo assessment of stress impact on plant's vitality: Applications in detecting and evaluating the beneficial role of mycorrhization on host plants. **Mycorrhiza**, p. 679–703, 2008.

TUKEY, J. W. The problem of multiple comparisons. **Mimeographs Princeton University**, Princeton, N.J., 1953.

VAN DROOGENBROECK, B.; KYNDT, T.; MAERTENS, I.; ROMEIJN-PEETERS, E.; SCHELDEMAN, X.; ROMERO-MOTOCHI, J.; VAN DAMME, P.; GOETGHEBEUR, P.; GHEYSEN, G. Phylogenetic analysis of the highland papayas (*Vasconcellea*) and allied genera (*Caricaceae*) using PCR-RFLP. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 108, p. 1473-1486, 2004.

VOELKER, S. L.; BROOKS, J. R.; MEINZER, F. C.; ANDERSON, R.; BADER, M.K.F.; BATTIPAGLIA, G.; WINGATE, L. A dynamic leaf gas-exchange strategy is conserved in woody plants under changing ambient CO<sub>2</sub>: Evidence from carbon isotope discrimination in paleo and CO<sub>2</sub> enrichment studies. **Global Change Biology**, v. 22, p. 889–902, 2016.

WONG, S. L.; CHEN, C. W.; HUANG, H. W.; WENG, J. H. Using combined measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence to investigate the photosynthetic light responses of plant species adapted to different light regimes. **Photosynthetica**, v. 50, p. 206-214, 2012.