

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

MAISA MELO DUARTE

**FOTOSSÍNTESE EM FOLHAS E FRUTOS DO MAMOEIRO
(*Carica papaya* L.) CV. GOLDEN**

VITÓRIA – ES
2011

MAISA MELO DUARTE

**FOTOSSÍNTESE EM FOLHAS E FRUTOS DO MAMOEIRO
(*Carica papaya* L.) CV. GOLDEN**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof^a Diolina Moura Silva
Co-orientador: Prof^a Renata Venturim
Fontes

VITÓRIA – ES
2011

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

D812f Duarte, Maisa Melo, 1981-
Fotossíntese em folhas e frutos do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden / Maisa Melo Duarte. – 2011.
35 f. : il.

Orientadora: Diolina Moura Silva.
Coorientadora: Renata Venturim Fontes.
Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.

1. Fluorescência. 2. Fotossíntese. 3. Clorofila. 4. Mamão. I. Silva, Diolina Moura. II. Fontes, Renata Venturim. III. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. IV. Título.

CDU: 57

AGRADECIMENTOS

À Deus pela saúde, paciência e força para que tudo pudesse ser feito da melhor forma possível. Somente através Dele é possível explicar a superação diária dos momentos difíceis em nossas vidas.

À professora Diolina Moura Silva pela orientação e ensinamentos diários que me proporcionou.

À professora e amiga Renata Venturim Fontes pelo apoio e grandes dicas que só vieram a acrescentar este trabalho, mas acima de tudo pela amizade.

À amiga Raquel, uma grande dupla que esteve ao meu lado em todos os momentos, nos campos intermináveis, no laboratório e nas discussões acerca das dúvidas que só aumentavam a cada dia. Grande companheira e amiga que me acalmava pacientemente nas horas em que tudo dava errado.

Aos grandes amigos Priscilla, Magda, Jéssica, Joilton, Vinícius, Leonardo, Pedro, Manu e Lalá pela enorme paciência nos momentos de desespero, pela amizade e companheirismo, por fazerem destes dois anos de dedicação, tempos de muita alegria apesar de todas as angústias. Estes serão sempre lembrados.

Aos colegas do NEF: Gleidson pelas medições semanais da fotossíntese, Thaís pelas ajudas no laboratório, Lorenzo e Demétrio pelas ajudas no campo.

Aos professores do programa: Antelmo, Camila, Valéria, Geraldo, Sílvia e Viviana pela enorme ajuda nas mais diversas necessidades: dificuldades em protocolos, empréstimos de materiais, por compartilharem comigo seus conhecimentos e experiências e pelas boas risadas durante os momentos de descontração.

Ao Ricardo, secretário do programa que eu sempre disse ser um pai pra todas nós mestrandas. Sempre disposto a correr atrás de benefícios, escutando as lamentações e sendo um grande amigo.

À Beth, pelas fofocas nos corredores e boas risadas em todos os momentos, me ensinou que não existe tempo ruim, alegria sempre!

À professora do Carmo por todo o apoio durante o curso, seja ele psicológico ou profissional. Obrigada por estar sempre disposta a me ajudar. Agradeço também pelas nossas farras nos churrascos da Botânica que, aliás, englobam todas as pessoas citadas anteriormente.

À minha família pelo apoio, compreensão e amor.

Ao meu pai Enéas, pelo apoio financeiro, horas escutando lamento e amor que sempre me foi dado e dá forças.

À minha mãe Graça, por sempre estar presente mesmo estando longe, pela compreensão da minha ausência e pelo amor incondicional que meu deu forças para chegar até o final desta etapa.

Resumo

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma planta sensível às alterações ambientais o que demanda respostas, nas características fisiológicas e reprodutivas, durante o seu desenvolvimento. Por ser de grande importância econômica para o Estado do Espírito Santo, estudos sobre os efeitos dos estresses ambientais nesta espécie são fundamentais para garantir melhor produção e qualidade dos frutos. Com o objetivo ampliar o conhecimento da ação dos estresses ambientais sobre o desempenho fotossintético do mamoeiro foram realizadas análises da fluorescência transiente da clorofila *a* nas folhas e no epicarpo dos frutos durante o seu desenvolvimento. O crescimento e a atividade fotossintética foram também monitorados nas folhas durante o estágio vegetativo. Ocorreram diferenças marcantes na arquitetura da copa e no número de folhas entre o estágio vegetativo e reprodutivo. Aos 30 dias após o plantio (DAP), período em que houve um aumento na precipitação, verificou-se a maior condutância estomática (g_s) e a maior taxa assimilatória de carbono (A). Também, aos 150 DAP, época de frutificação e de maior demanda por fotoassimilados, observou-se maior A . Um menor desempenho fotoquímico das folhas, revelado pela cinética da fluorescência da clorofila *a*, ocorreu durante os primeiros 90 DAP, porém, neste mesmo período, A e g_s foram altas. No início do desenvolvimento dos frutos (de 0 a 35 dias) o fluxo específico de energia dissipada (DI_0/RC) foi elevado sugerindo uma estratégia adaptativa dos frutos enquanto se encontram perpendiculares ao eixo vertical da planta. O desempenho fotoquímico total (PI_{TOTAL}) foi maior nas folhas do que nos frutos, devido a maior densidade de centros de reação ativos (RC/ABS) e o melhor desempenho das reações de oxi-redução do fotossistema I [$\delta R_0/(1-\delta R_0)$]. Os resultados obtidos sugerem que no epicarpo dos frutos, diferentemente das folhas, o aparelho fotossintético tem a importante função de proteção, uma vez que no início de seu desenvolvimento dissipa o excesso de energia incidente, mantendo, assim, a qualidade do fruto.

Termos para indexação: Fluorescência transiente da clorofila *a*, fotossíntese, mamão, epicarpo de frutos.

Abstract

Papaya (*Carica papaya* L.) plant is susceptible to environmental changes that demand answers, physiological characteristics and reproductive during its development. Because it is of great economic importance to the state of Espirito Santo, studies on the effects of environmental stress in this species are essential to ensure better production and fruit quality. In order to know the effect of environmental stresses on the photochemical performance of papaya were analyzed with the chlorophyll a fluorescence transient in leaves and epicarp of the fruit during its development. The growth and photosynthetic activity were also monitored in leaves during the vegetative stage. The growth of papaya showed remarkable differences in canopy architecture and leaf number between the vegetative and reproductive stages. A higher stomatal conductance (g_s) and carbon assimilation rate (A) increased to 30 days after planting (DAP), during which there was an increase in precipitation. Also, 150 DAP, fruiting period and increased demand for assimilates, we observed a higher rate of A . A smaller leaf photochemical performance was evidenced by the kinetics of chlorophyll fluorescence, at planting and at 30 and 90 DAP, but this same period, A and g_s were high. At the beginning of fruit development (0-35 days), the specific flow of dissipated energy (DI_0/RC) was high, suggesting an adaptive strategy while the fruits are perpendicular to the vertical axis of the plant. The photochemical performance total (PI_{TOTAL}) was higher in leaves than in fruits, due to the higher density of active reaction centers (RC / ABS) and the best performance of the redox reactions of photosystem I [$\delta R_0 / (1-\delta R_0)$]. The results suggest that the epicarp of the fruits, unlike leaves, the photosynthetic apparatus has an important protective function, since the beginning of its development dissipate excess incident energy, thus maintaining the quality of the fruit.

Index terms: Chlorophyll a fluorescence transient, photosynthesis, papaya, fruit epicarp.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Temperatura máxima (TMax), temperatura média (Tmédia), temperatura mínima (TMin) em °C e pluviosidade (mm) da região do estudo, coletados na Estação Meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), localizada no Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural (Incaper), Linhares, ES..... 17
- Figura 2 Altura das plantas do mamoeiro 'Golden' (A), diâmetro do caule (B) e número de folhas (C) em função dos dias após o plantio (DAP) durante o estágio vegetativo (0 - 90 DAP) e estágio reprodutivo (120 - 210 DAP) cultivadas em uma lavoura comercial em Jacupemba, Município de Linhares, ES..... 20
- Figura 3 Número de flores abertas (A) e número de frutos (B) por planta em função dos dias após o plantio (DAP) do mamoeiro 'Golden' cultivado em uma lavoura comercial em Jacupemba, Município de Linhares, ES 21
- Figura 4 Trocas gasosas em folhas do mamoeiro *Caricapapaya* L. cv. Golden nas fases vegetativa (0 - 90 DAP) e reprodutiva (120 - 210 DAP), a partir do plantio. Fotossíntese líquida (A) e condutância estomática (B)..... 22
- Figura 5 Fluorescência transiente da clorofila *a* de folhas do mamoeiro 'Golden' durante o estágio vegetativo (0 - 90 DAP) e estágio reprodutivo (120 - 210 DAP), adaptadas ao escuro e medida com um fluorômetro Handy-PEA. O eixo horizontal apresenta o tempo (ms) em escala logarítmica. E as letras O, J, I e P sinalizam o momento em que cada ponto ocorre na curva.(A) Fluorescência variável relativa entre F_0 e F_M : $V_t = (F_t - F_0)/(F_M - F_0)$. (B) Diferença entre 23

cada curva OJIP e a curva obtida aos 180 DAP tomada como referência igual à unidade ($\Delta V_t = V_{t \text{ referência}} - V_{t \text{ variável}}$)...

- Figura 6 Parâmetros da fluorescência OJIP deduzidos pelo teste JIP em folhas do mamoeiro (*CaricapapayaL.*)cv. Golden, durante os estádios vegetativo (0 - 90 DAP) e reprodutivo (120 - 210 DAP). Estão representados os parâmetros que originam o índice de desempenho total (PI_{TOTAL})..... 24
- Figura 7 (A) Cinética da Fluorescência da Clorofila *a* (curva OJIP) em folhas e frutos de mamoeiro adaptados ao escuro $V_t = (F_t - F_0)/(F_M - F_0)$. (B) Representa a diferença das curvas OJIP entre os 180 DAP nas folhas e os demais dias avaliados em folhas e frutos (180 DAP nas folhas/180 DAP nas folhas=1). O eixo horizontal apresenta o tempo (ms) em escala logarítmica. E as letras O, J, I e P sinalizam o momento em que cada ponto ocorre na curva..... 25
- Figura 8 Parâmetros fotossintéticos derivados da análise do Teste JIP de folhas e frutos do mamoeiro (*CaricapapayaL.*)cv. Golden, durante o estágio reprodutivo (120 - 210 DAP). Fluxos específicos de energia (por RC) considerados como parâmetros funcionais: fluxo de absorção (ABS/RC), o fluxo de captura (TR_0/RC), fluxo de transporte de elétrons (ET_0/RC) e fluxo de dissipação da energia (DI_0/RC) e os que originam o índice de desempenho total (PI_{TOTAL}) [$\delta R_0/(1-\delta R_0)$ e PI_{ABS}]..... 26

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

A	Taxa de assimilação do carbono
ABS/RC	Fluxo de fótons absorvidos por centro de reação
Chla	Clorofila <i>a</i>
DAP	Dias após o plantio
ΔV_t	Diferença cinética entre as curvas OJIP
$\delta R_0/(1-\delta R_0)$	Rendimento das reações de oxi-redução do fotossistema I
DI₀/RC	Fluxo de energia dissipada por centro de reação no tempo zero
ET₀/RC	Fluxo de transporte de elétrons por centro de reação, em t=0
F₀	Fluorescência inicial, fluorescência mínima
F_M	Fluorescência máxima
FSII	Fotossistema II
FSI	Fotossistema I
g_s	Condutância estomática
PI_{ABS}	Índice de desempenho do fotossistema II
PI_{TOTAL}	Índice de desempenho desde a absorção da energia luminosa até a redução do acceptor final do FSI
$\Psi_0/(1-\Psi_0)$	Eficiência quântica da conversão de energia de excitação para transporte de elétrons
RC	Centro de reação
RC/ABS	Densidade de centros de reação ativos do FSII
TR₀/RC	Fluxo de energia capturada por centro de reação, em t=0
V_t	Fluorescência variável relativa

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	OBJETIVOS	14
	2.1 OBJETIVO GERAL	14
	2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
3	MATERIAL E MÉTODOS	16
	3.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO	16
	3.2 CRESCIMENTO DA PLANTA.....	17
	3.3 TROCAS GASOSAS	17
	3.4 CINÉTICA DE EMISSÃO DA FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE (O-J-I-P).....	18
	3.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA	19
4	RESULTADOS	19
	4.1 CRESCIMENTO DA PLANTA.....	19
	4.2 TROCAS GASOSAS.....	21
	4.3 CINÉTICA DE EMISSÃO DA FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE (O-J-I-P) NAS FOLHAS.....	22
	4.4 CINÉTICA DE EMISSÃO DA FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE (O-J-I-P) NAS FOLHAS E NO EPICARPO DOS FRUTOS	24
5	DISCUSSÃO	27
6	CONCLUSÕES	31
7	REFERÊNCIAS	31

1 INTRODUÇÃO

Ampliar o conhecimento sobre os mecanismos fisiológicos em plantas cultivadas é de grande interesse econômico, pois pode tornar mais eficiente o manejo cultural, elevar a produtividade e a qualidade do produto final. As plantas cultivadas estão expostas a flutuações de temperatura, radiação e pluviosidade. Estes fatores do ambiente se refletem nas mudanças que ocorrem posteriormente em seu metabolismo, crescimento, desenvolvimento e rendimento (KALAJI et al., 2011).

Uma vez que o Brasil é o segundo maior produtor mundial de mamão e que o estado do Espírito Santo responde por 50% do total de exportações deste fruto (CATTANEO et al., 2010) pesquisas sobre as respostas das plantas do mamoeiro aos fatores ambientais poderão resultar em ajustes no manejo da cultura e no seu rendimento.

Neste contexto, medidas da atividade fotossintética são muito utilizadas para investigar danos causados no aparato fotossintético, pois fornecem informações gerais sobre o estado fisiológico da planta. Trabalhos que envolvem estresse de temperatura (CHEN & CHENG, 2009; CAMARGO, 2010) e déficit hídrico (GONÇALVES et al., 2009; WRIGHT et al., 2009; GONÇALVES et al., 2010) tem mostrado que as plantas respondem a tais mudanças por meio de alterações no cloroplasto e no aparelho fotossintético, o que afeta as propriedades fotossintéticas e, conseqüentemente, o acúmulo de biomassa.

Usar a técnica da fluorescência transiente da clorofila *a* como ferramenta para avaliar a interação planta-ambiente possibilita a diagnose e detecção prematura de vários estresses com as vantagens das medidas serem rápidas e não invasivas (TÓTH, 2006). Informações sobre as alterações estruturais e funcionais dos fotossistemas I e II (FSI e FSII), dos centros de reação (RC) e dos complexos proteína-pigmentos do centro de reação são fornecidas quando as plantas estão expostas a diferentes fatores exógenos tomando-se por base a cinética da fluorescência da clorofila *a* (GONÇALVES et al., 2010; THOREN et al., 2010).

No mamoeiro, análises da fluorescência transiente da clorofila *a* realizadas em folhas, desde o crescimento inicial até o início do período

reprodutivo, mostraram uma fotoinibição crônica provocada pelas altas temperaturas e baixa pluviosidade (GALLON, 2006). O autor sugere que o dano causado na etapa fotoquímica da fotossíntese pode ter ocorrido nas subunidades do complexo de evolução de O_2 . O processo fotoinibitório foi bem caracterizado pelos baixos valores de F_0 , F_M , e das razões de rendimento quântico máximo do FSII ($F_v/F_M = \phi_{P0}$) e rendimento quântico efetivo de conversão da energia luminosa (F_v/F_0).

As folhas são otimizadas para a fotossíntese tanto em relação à eficiência na captura de luz quanto na difusão de gases interferentes. No entanto, os cloroplastos são também encontrados em órgãos aparentemente concebidos para outras funções. Assim, flores, frutos, pecíolos, caules e até mesmo os raios do xilema, sementes e raízes podem conter alguma clorofila (Chl) (PFANZ et al., 2002; ASCHAN & PFANZ, 2003; DIMA et al., 2006).

Em órgãos volumosos não-foliares tais como frutos e caules, a fotossíntese é entendida como uma forma de re-assimilação de CO_2 , colaborando assim para a utilização do carbono que seria perdido (BAZZAZ et al., 1979; BLANKE & LENZ, 1989; CERNUSAK & MARSHALL, 2000; PFANZ et al., 2002). Outra função plausível está relacionada com o fato de que estes órgãos volumosos são desprovidos de estômatos ou apresentam uma baixa densidade estomática. Por conseguinte, a difusão de gases é impedida e a atmosfera interna torna-se extremamente enriquecida em CO_2 , enquanto a pressão parcial de O_2 é muito baixa (BLANKE & LENZ, 1989; PFANZ et al., 2002; GOFFMAN et al., 2004; BORISJUK & ROLLENTSCHEK, 2009). Assim, a fotossíntese pode adicionalmente diminuir a acidificação, causada por concentrações de CO_2 extremamente elevadas e aliviar os efeitos adversos da hipóxia (PFANZ et al. 2002; BORISJUK & ROLLENTSCHEK, 2009).

A atividade fotossintética em frutos tem sido investigada usando-se também medições da fluorescência da clorofila *a*. Hetherington et al. (1998) compararam o rendimento quântico em folhas e frutos do tomateiro (*Lycopersicon esculentum*) e observaram que o rendimento quântico potencial do FSII (F_v/F_{max}) foi significativamente inferior nos frutos quando comparados com as folhas. Resultados semelhantes foram obtidos por Lemos Filho e Santos (2004) em plantas de jacarandá-do-cerrado (*Dalbergia miscolobium*) avaliando, comparativamente, a condutância ao vapor d'água e a eficiência

fotoquímica, em folíolos e frutos. Os autores constataram que a frequência de estômatos nos folíolos é 20 vezes superior à dos frutos, e este fato foi relacionado aos menores valores de condutância nos últimos, em comparação aos dos folíolos. Aschan et al. (2005) relataram a maior eficiência na captura de energia radiante nas folhas de *Helleborusviridis* do que nos frutos e Borisjuk et al. (2005) encontraram baixos rendimentos do FSII em sementes de soja. Pode-se, portanto, supor que o FSII e as atividades relacionadas com fluxo de elétrons nos cloroplastos das estruturas reprodutivas podem sofrer limitações consideráveis, cuja natureza ainda é incerta.

Os frutos tem mecanismos menos eficazes de utilização e de dissipação da radiação solar quando comparados com as folhas e por isso são considerados mais suscetíveis aos estresses ambientais (CHENG & MA, 2004; GINDABA & WAND, 2005). Assim, este estudo foi elaborado para comparar a eficiência fotossintética nas folhas e no epicarpo dos frutos do mamoeiro e testar a hipótese de que os estresses ambientais poderiam ser também observados na casca dos frutos durante o seu desenvolvimento uma vez que eles apresentam as estruturas necessárias para o processo fotossintético.

2OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Avaliar a eficiência fotossintética, sob condições de campo, nas folhas e no epicarpo de frutos do mamoeiro, cv. Golden, durante o desenvolvimento das plantas.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ✓ Analisar a taxa de crescimento de plantas do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden durante os estádios vegetativo e reprodutivo;
- ✓ Avaliar a eficiência fotoquímica e a assimilação do carbono nas folhas de plantas do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden durante os estádios vegetativo e reprodutivo;

- ✓ Avaliar a eficiência fotoquímica no epicarpo dos frutos de plantas do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden;
- ✓ Estabelecer as relações entre a eficiência fotoquímica nas folhas e no epicarpo dos frutos do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO

Foram utilizadas plantas do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cultivar Golden, cultivadas em uma lavoura comercial (Fazenda Herzog) localizada no distrito de Jacupemba, município de Aracruz, ES (Latitude 19°49' Sul, Longitude 40°16' Oeste) e altitude de 60 metros (IBGE, 2011).

O plantio foi efetuado em fileiras duplas com espaçamento de 3,6 m entre linhas e 2,0 m entre plantas, sendo plantadas três mudas por cova (dimensões de 50 x 30 x 30 cm). O solo foi caracterizado como do tipo arenoso, com matéria orgânica variando de 1,5 à 2,6 dag. kg⁻¹ e com irrigação por micro-aspersão.

Logo após o plantio das mudas (novembro/2010), 40 plantas foram selecionadas aleatoriamente para análise do crescimento, caracterização da eficiência fotoquímica e trocas gasosas. Ao ser observada a antese (março/2011), 160 flores foram marcadas ao acaso. Os dados da emissão da fluorescência transiente da Chl *a* e trocas gasosas foram coletados, semanalmente, nas folhas que possuíam a última flor aberta na sua axila e no epicarpo dos frutos provenientes das flores marcadas. Não foram feitas avaliações das trocas gasosas nos frutos. Todas as medidas foram realizadas entre 07:00 e 09:00 horas da manhã durante o período de novembro/2010 a agosto/2011.

Os dados meteorológicos da região de estudo (Figura 1) foram obtidos na estação meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), localizada no Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural (Incaper) (Latitude 19°41'Sul, Longitude 40°07 Oeste e altitude de 28 metros), no município de Linhares (ES) (HIDROMETEOROLOGIA, 2012).

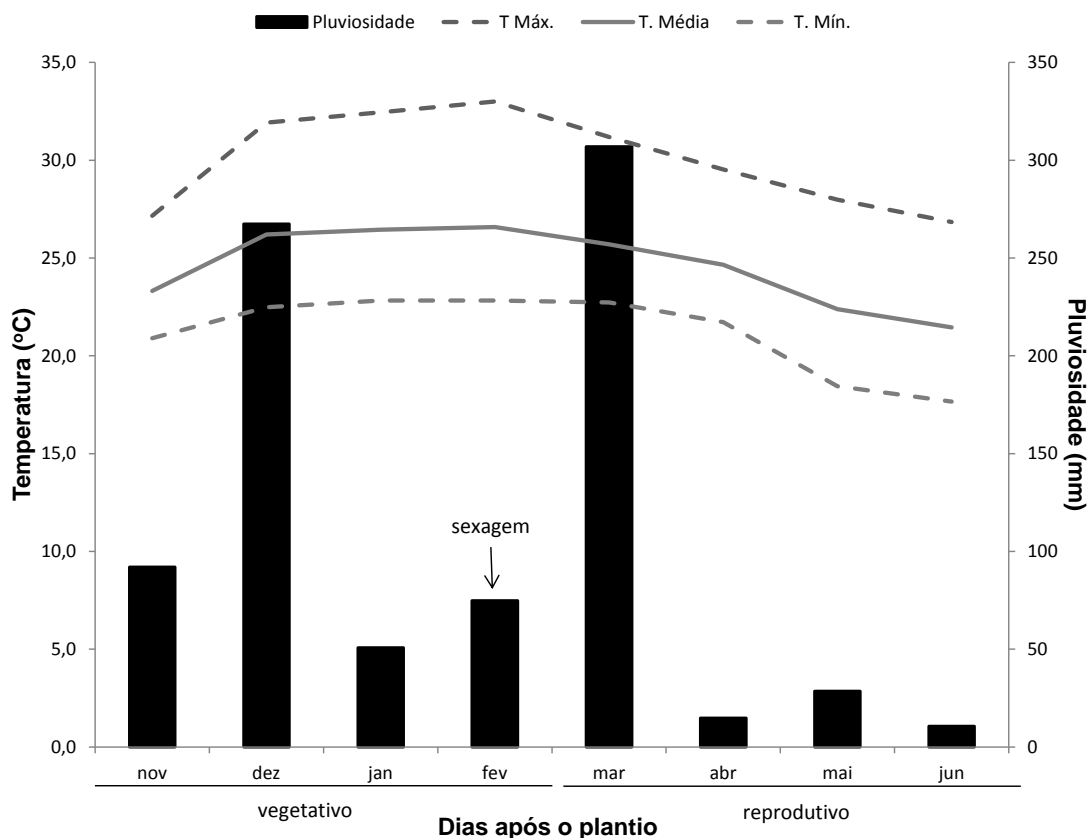


Figura 1 - Temperatura máxima (T. Máx.), temperatura média (T. Méd.), temperatura mínima (T. Mín.) em °C e pluviosidade (mm) da região do estudo, coletados na Estação Meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), localizada no Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural (Incaper), Linhares, ES. Seta indica o mês de sexagem das plantas. Barras horizontais abaixo do eixo x indicam os estádios vegetativo e reprodutivo das plantas analisadas.

3.2 CRESCIMENTO DA PLANTA

As características do crescimento: altura da planta, diâmetro do caule e número de folhas foram avaliadas mensalmente desde o plantio das mudas (em novembro/2010) utilizando-se trena e paquímetro. O número de flores abertas e número de frutos foram contados, semanalmente, desde a sexagem até a primeira colheita comercial aos 210 dias após o plantio (DAP) (agosto/2011).

3.3 TROCAS GASOSAS

A taxa de assimilação líquida de carbono (A) e a condutância estomática

(g_s) foram medidas com um analisador de gás no infravermelho (IRGA, Portable Photosynthesis System[®], Marca ADC, Mod. LCpro+, ADC Bioscientific Ltd., England).

As medidas foram feitas na folha jovem mais expandida, ainda no estágio de mudas e a partir do início do estágio reprodutivo em folhas jovens totalmente expandidas, contendo na base da inserção do pedúnculo a última flor aberta.

As medições foram feitas com um fluxo de fótons fotossintéticos de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Durante as avaliações a concentração de CO_2 na câmara manteve-se em torno de $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$.

3.4 CINÉTICA DE EMISSÃO DA FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE (O-J-I-P)

A avaliação da emissão da fluorescência da Chl *a* foi feita com um fluorômetro portátil (Marca Hansatech, Mod. HandyPEA[®], Hanstech Instruments Ltd., King's Lynn, Norkfolk, UK). As medidas foram realizadas na mesma folha onde foram obtidas as medidas de trocas gasosas e no epicarpo dos frutos ainda aderidos à planta.

Cada amostra foi previamente adaptada ao escuro, por um período suficiente para a oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons (30 minutos). Após a aclimação ao escuro, a área da folha e do epicarpo, foi submetida a um pulso de luz saturante de $3.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 1 s e a intensidade da fluorescência foi registrada conforme descrito por Strasser & Strasser (1995) e Tsimili-Michael & Strasser (2008). A fluorescência inicial (F_0) e a fluorescência máxima (F_M) foram registradas de 10 μs até 1 s. A intensidade de fluorescência aos 50 μs foi considerada como F_0 . Os parâmetros biofísicos que quantificam o fluxo de energia através do FSII foram analisados segundo o Teste JIP (STRASSER & STRASSER, 1995). Os dados da fluorescência transiente foram analisados utilizando-se o software Biolyzer[®] 4HP v. 3.

3.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

O delineamento estatístico empregado foi inteiramente casualizado com 20 repetições para a eficiência fotoquímica, 12 repetições para a atividade fotossintética e 25 repetições para as medidas de crescimento.

A partir do período reprodutivo, a atividade fotossintética foi realizada semanalmente, porém representadas como médias mensais.

Os dados foram analisados utilizando o erro-padrão das médias e, sempre que necessário, ajustados a modelos de regressão, conforme Pimentel-Gomes (2000).

4 RESULTADOS

4.1 CRESCIMENTO DA PLANTA

O crescimento em altura das plantas foi contínuo principalmente na fase vegetativa, ajustando-se ao modelo de regressão linear, com base nos valores do coeficiente de regressão R^2 (Figura 2A). O diâmetro do caule mostrou um crescimento polinomial, apresentando ao final das análises uma média de 277 mm aos 210 DAP (Figura 2B). Houve grande variação no número de folhas ao longo do período de avaliação, atingindo os maiores valores aos 60, 120, 150 e 210 DAP e os menores aos 90 e 180 DAP (Figura 2C).

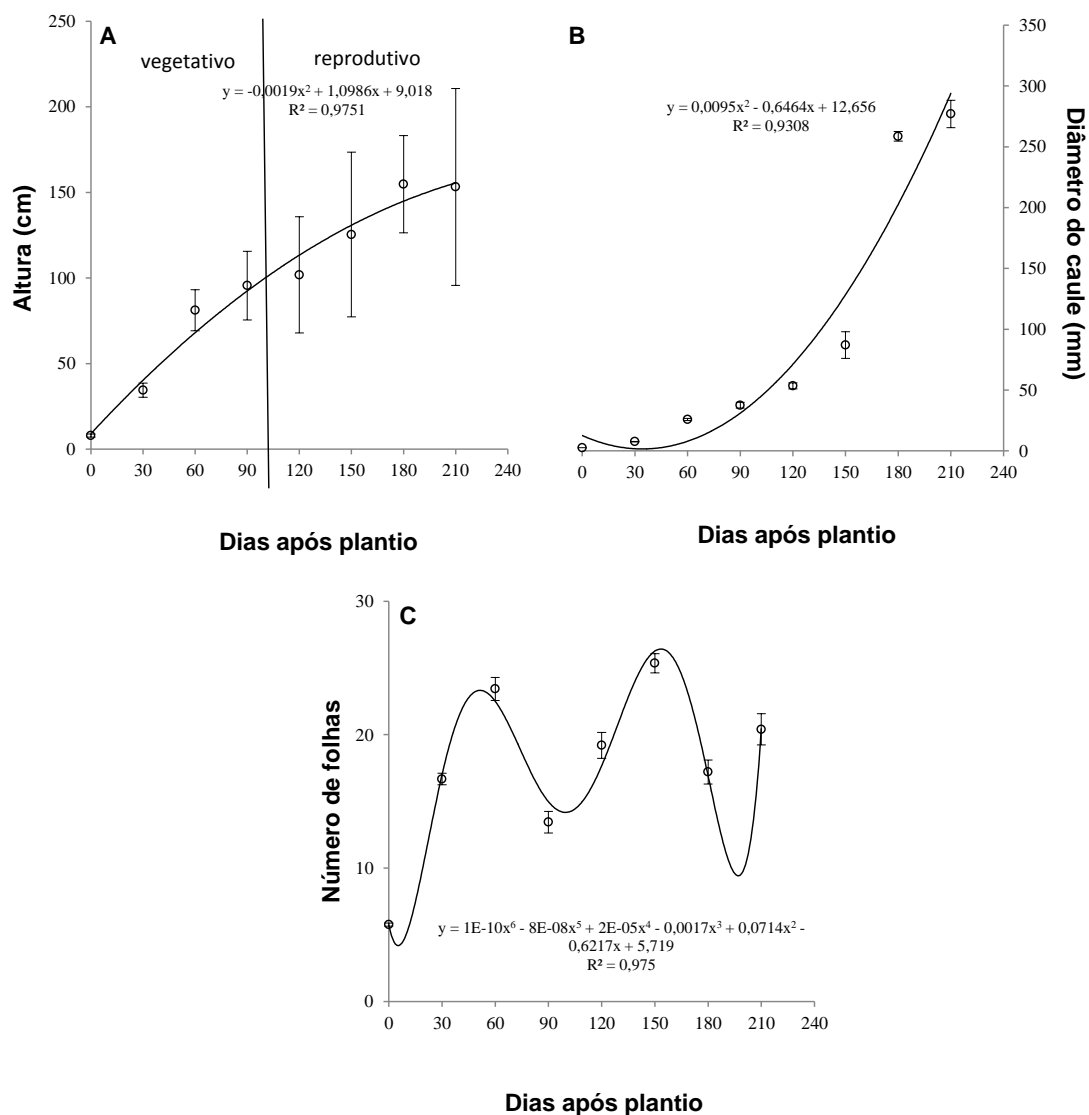


Figura 2 Altura das plantas do mamoeiro 'Golden' (A), diâmetro do caule (B) e número de folhas (C) em função dos dias após o plantio (DAP) durante o estágio vegetativo (0 - 120 DAP) e estágio reprodutivo (120 - 210 DAP) cultivadas em uma lavoura comercial em Jacupemba, Município de Linhares, ES. Barras verticais representam o erro padrão das médias de 25 repetições.

A fase reprodutiva teve início aos 120 DAP (março/2011). O número médio de flores abertas por planta aumentou até aos 180 DAP (maio/2011), permanecendo estável até o final deste estudo (Figura 3A). O número de frutos por planta apresentou um crescimento linear, alcançando valores médios de 36 frutos por planta aos 210 DAP (Figura 3B).

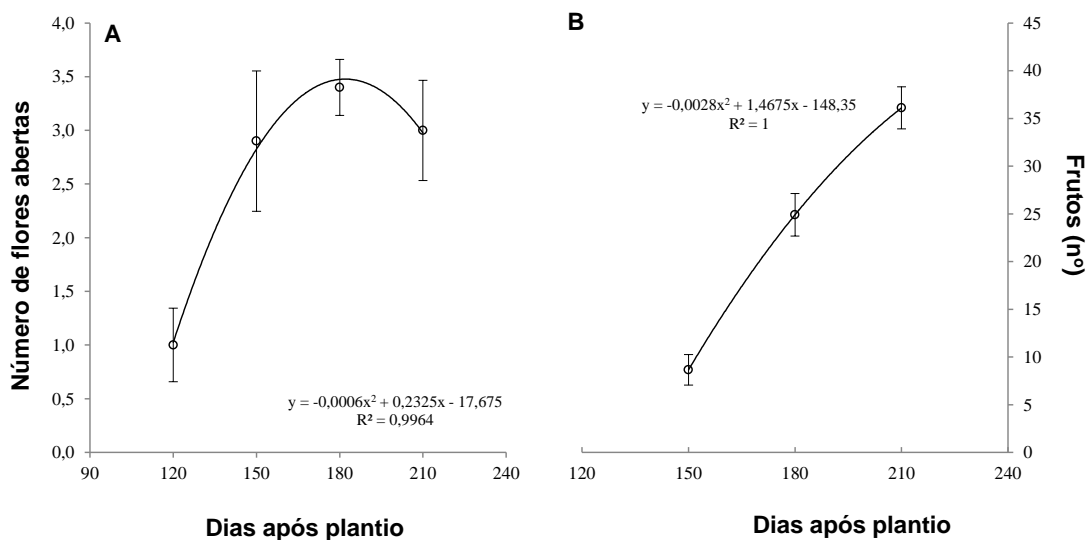


Figura 3 Número de flores abertas (A) e número de frutos (B) por planta em função dos dias após o plantio (DAP) do mamoeiro 'Golden' cultivado em uma lavoura comercial em Jacupemba, Município de Linhares, ES. Barras verticais representam o erro padrão das médias de 25 repetições.

4.2 TROCAS GASOSAS NAS FOLHAS

A maior taxa de assimilação líquida do carbono (A) foi obtida aos 30 DAP (dezembro/2010) em torno de $16,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 4A). Aos 60 DAP (janeiro/2011) observou-se um decréscimo de 23% ($A = 12,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), seguida de pequenas variações ao longo dos meses. Aos 150 DAP (abril/2011), período de desenvolvimento dos frutos, A atingiu $15,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

A maior condutância estomática (g_s) com valor próximo de $0,30 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, foi obtida aos 30 DAP (Figura 4B). A partir dos 60 DAP observou-se redução da g_s que permaneceu constante até a primeira colheita comercial (aos 210 DAP), com valores em torno de $0,26 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

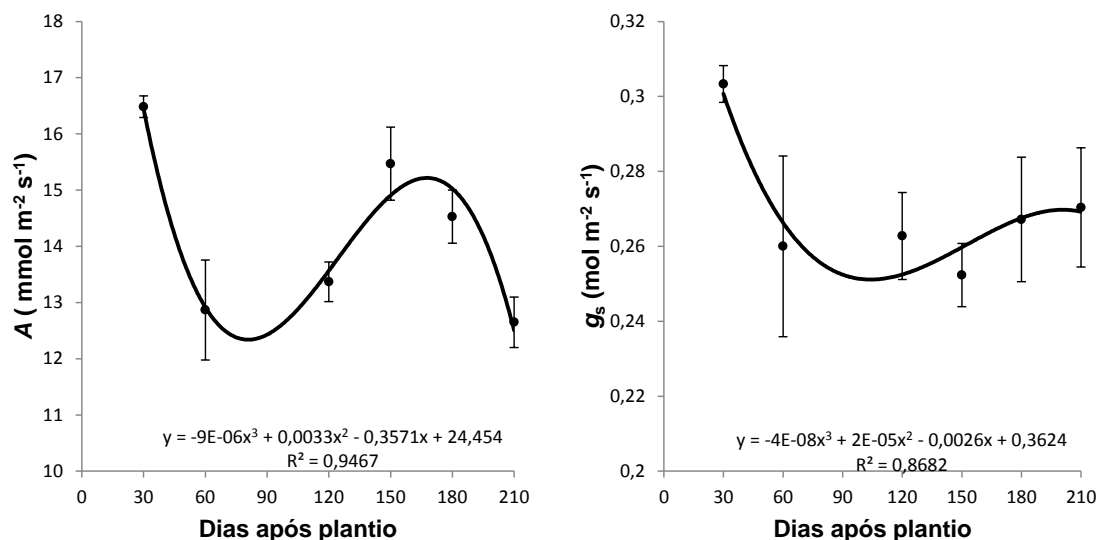


Figura 4 Trocas gasosas em folhas do mamoeiro *Carica papaya* L. cv. Golden nas fases vegetativa (0 - 120 DAP) e reprodutiva (120 - 210 DAP), a partir do plantio. Fotossíntese líquida (A) e condutância estomática (B). Valores são médias \pm erro padrão de doze repetições.

4.3 CINÉTICA DE EMISSÃO DA FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE (O-J-I-P) NAS FOLHAS

Os dados obtidos em cada fase das curvas OJIP foram normalizados entre F_0 e F_M e são apresentados na figura 5A como a fluorescência variável relativa [$V_t = (F_t - F_0)/(F_M - F_0)$] em escala logarítmica (tempo em milissegundos). Observou-se que as curvas obtidas após o transplante (novembro/2011) e aos 30 DAP (dezembro/2011) foram muito semelhantes e apresentam as fases O-J-I-P bem delimitadas (Figura 5A).

Aos 60 DAP (dezembro/2011) notou-se que as fases J e I foram menores e menos pronunciadas e V_t apresentou uma maior área acima da curva, quando comparada aos demais períodos.

Durante o estágio vegetativo (0 - 120 DAP), as curvas da intensidade de fluorescência foram maiores quando comparadas às curvas obtidas durante o estágio reprodutivo (120 - 210 DAP). Somente aos 60 DAP foi possível observar uma menor intensidade da fluorescência (Figura 5A).

Para melhor evidenciar as diferenças entre cada uma das fases da curva OJIP foram calculadas as diferenças cinéticas entre as curvas, $\Delta V_t = (V_{\text{referência}} -$

$V_{\text{variável}}$) e utilizou-se como referência a curva obtida aos 180 DAP (maio/2011), por se apresentar como uma típica curva OJIP (Figura 5B).

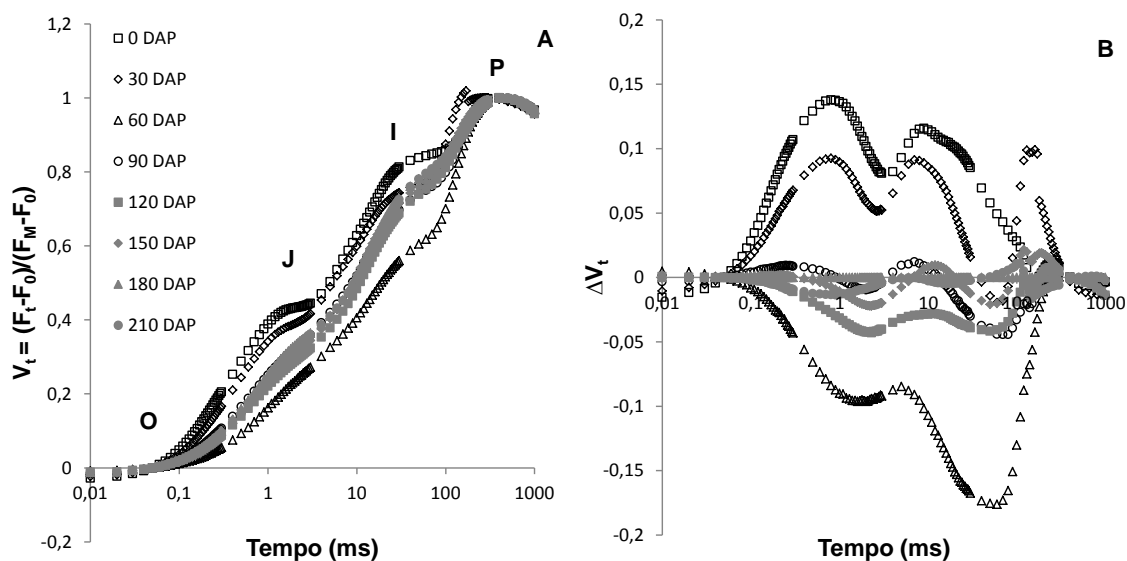


Figura 5 Fluorescência transiente da clorofila *a* de folhas do mamoeiro 'Golden' durante os estádios vegetativo (0 - 120 DAP) e reprodutivo (120 - 210 DAP), adaptadas ao escuro e medida com um fluorômetro Handy-PEA. O eixo horizontal apresenta o tempo (ms) em escala logarítmica. E as letras O, J, I e P sinalizam o momento em que cada ponto ocorre na curva. (A) Fluorescência variável relativa entre F_0 e F_M : $V_t = (F_t - F_0)/(F_M - F_0)$. (B) Diferença entre cada curva OJIP e a curva obtida aos 180 DAP, tomada como referência ($\Delta V_t = V_{t \text{ referência}} - V_{t \text{ variável}}$). (n=20).

A fluorescência transiente OJIP foi também analisada pelo teste JIP (Figura 6) visando deduzir alguns parâmetros estruturais e funcionais. Constatou-se que, aos 60 DAP (janeiro/2011), houve maior eficiência no transporte de elétrons excitados no FSII [$\Psi_0/(1-\Psi_0)$] e maior rendimento das reações de oxirredução do FSI [$\delta R_0/(1-\delta R_0)$]. Assim, observou-se que o índice de desempenho fotoquímico total, PI_{total} , mostrou-se muito acima da média quando comparado aos demais períodos.

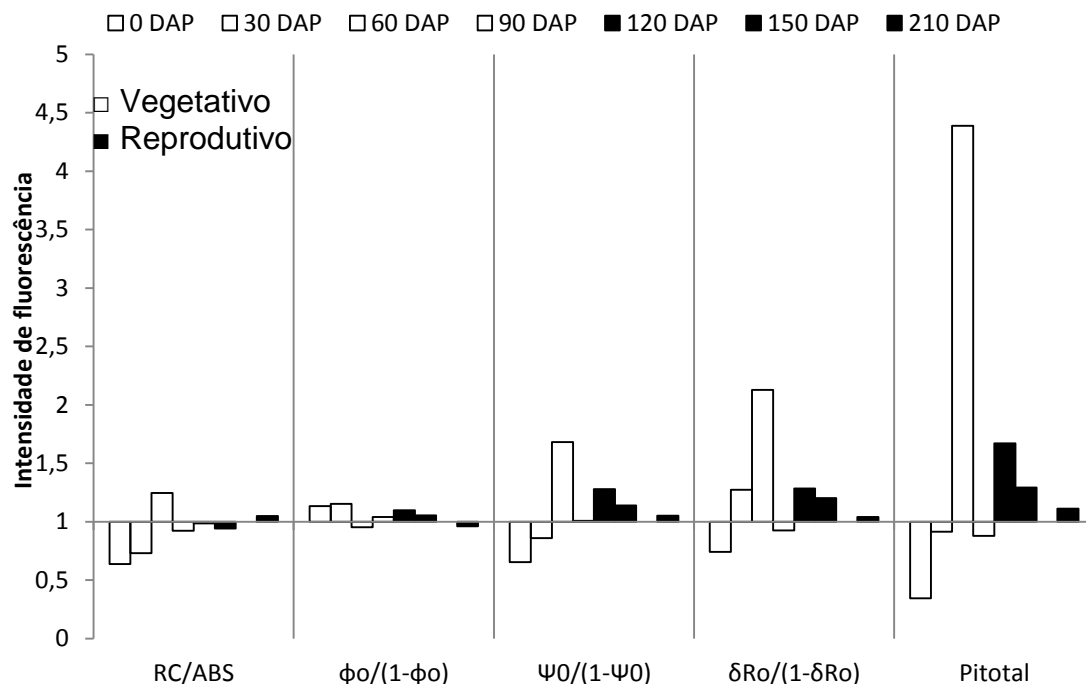


Figura 6 Parâmetros da fluorescência OJIP deduzidos pelo teste JIP em folhas do mamoeiro (*CaricapapayaL.*)cv. Golden, durante os estádios vegetativo (0-120 DAP) e reprodutivo (120-210 DAP). Estão representados os parâmetros que originam o índice de desempenho total (PI_{TOTAL}). Para cada parâmetro as médias foram normalizadas usando como referência a média dos 180 DAP ($n=20$).

4.4 CINÉTICA DE EMISSÃO DA FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE (O-J-I-P) NAS FOLHAS E NO EPICARPO DOS FRUTOS

São apresentados nas figuras 7A e 7B, respectivamente, a fluorescência relativa variável (V_t) e as diferenças entre as curvas (ΔV_t) obtidas nas folhas e no epicarpo dos frutos.

Na figura 7^a, observou-se que todas as curvas mostraram diferenças consideráveis em cada ponto (O-J-I-P). Para as folhas houve um aumento em F_0 = ponto O (0,05 ms) com aumento simultâneo dos pontos J (2 ms), I (30 ms) e P = F_M (aproximadamente, 300 ms) quando comparadas aos frutos.

A Figura 7B mostra a diferença na atividade fotoquímica entre os dias após o plantio, avaliados em folhas e frutos, em relação aos 180 DAP nas folhas (180 DAP nas folhas - 180 DAP nas folhas = 0), o que permite uma visualização mais aprimorada das diferenças entre as curvas. Observou-se as diferenças na etapa O-J, onde aos 120 DAP (março/2011) as folhas

apresentaram uma maior diferença positiva da fluorescência quando comparadas aos frutos enquanto que aos 210 DAP (agosto/2011) as folhas mostraram uma diferença negativa. Entre os pontos J-I e I-P essa diferença é menor. Observa-se também que houve diferenças negativas nas fases J-I e I-P quando comparadas as curvas OJIP dos frutos em relação às das folhas.

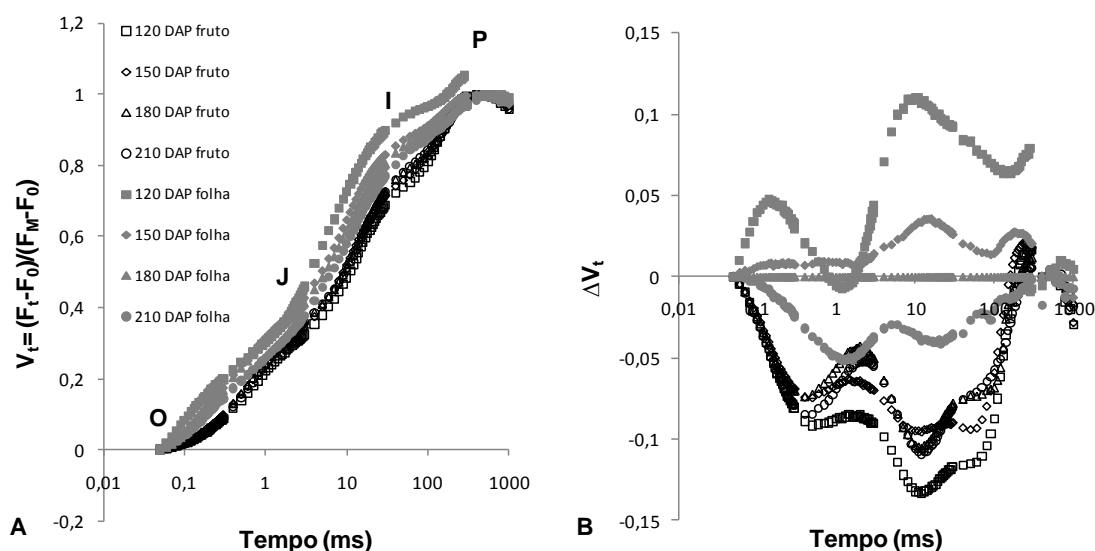


Figura 7 (A) Cinética da Fluorescência da Clorofila a (curva OJIP) em folhas e frutos de mamoeiro adaptados ao escuro $V_t = (F_t - F_0)/(F_M - F_0)$. (B) Representa a diferença das curvas OJIP entre os 180 DAP nas folhas e os demais dias avaliados em folhas e frutos (180 DAP nas folhas-180 DAP nas folhas=0). O eixo horizontal apresenta o tempo (ms) em escala logarítmica. E as letras O, J, I e P sinalizam o momento em que cada ponto ocorre na curva (n=20).

Os parâmetros estruturais e funcionais derivados do Teste JIP de folhas e frutos do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden, durante o estágio reprodutivo (120 - 210 DAP) são apresentados na figura 8. Foram calculados os fluxos específicos de energia por RC ativos, considerados como parâmetros funcionais: fluxo de absorção (ABS/RC), fluxo de captura (TR_0/RC), fluxo de transporte de elétrons excitados (ET_0/RC) e fluxo de dissipação da energia (DI_0/RC). Também foram calculados os parâmetros que representam os fluxos fenomenológicos: rendimento das reações de oxi-redução do FSI $\delta R_0/(1-\delta R_0)$ e o índice de desempenho do FSII (PI_{ABS}) que originam o índice de desempenho total (PI_{TOTAL}).

Observou-se que os frutos apresentaram, no início de sua formação e desenvolvimento, uma alta taxa de absorção (ABS/RC), captura da energia luminosa por centro de reação ativo (TR_0/RC) e transporte dos excitons

(ET_0/RC), porém apresentaram também a maior taxa de dissipação (DI_0/RC) da energia quando comparados às folhas (Figura 8).

Enquanto que nos frutos DI_0/RC atingiu 14,05 aos 120 DAP, nas folhas essa taxa foi de 1,02. O índice de desempenho do FSII (PI_{ABS}) foi maior nas folhas do que nos frutos, assim como um maior desempenho das reações de oxi-redução do FSI [$\delta R_0/(1-\delta R_0)$] e maior índice de desempenho total (PI_{TOTAL}).

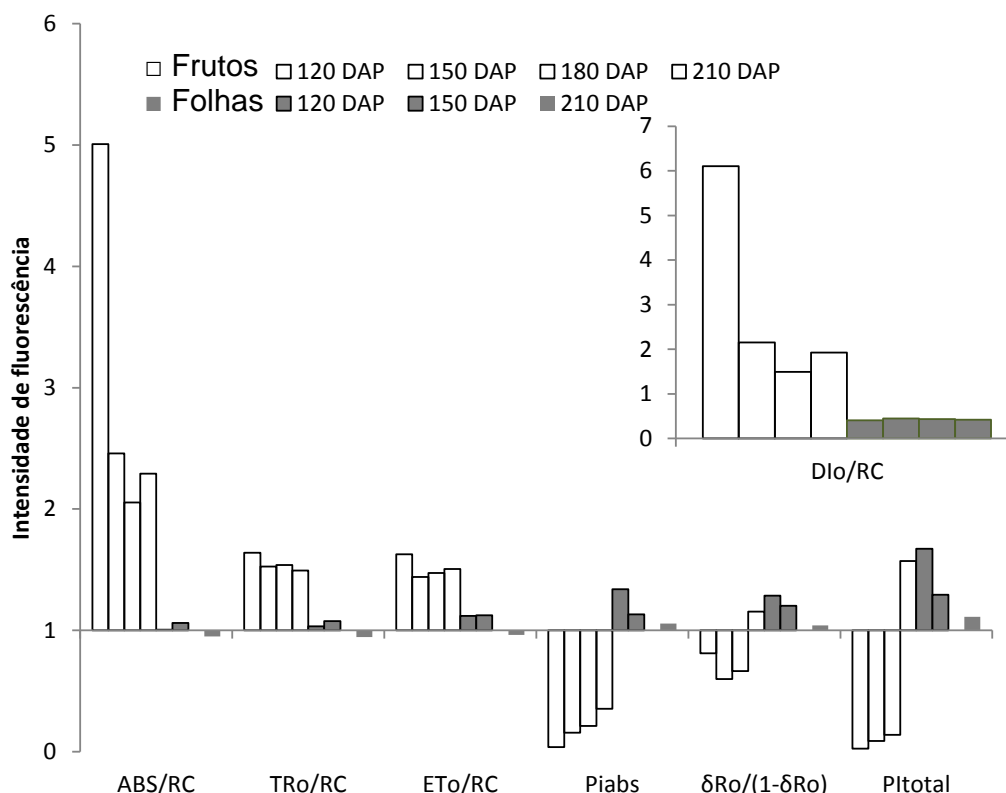


Figura 8 Parâmetros fotossintéticos derivados da análise do Teste JIP de folhas e frutos do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden, durante o estágio reprodutivo (120 - 210 DAP). Fluxos específicos de energia (por RC) considerados como parâmetros funcionais: fluxo de absorção (ABS/RC), o fluxo de captura (TR_0/RC), fluxo de transporte de elétrons (ET_0/RC) e fluxo de dissipação da energia (DI_0/RC) e os que originam o índice de desempenho total (PI_{TOTAL}) [$\delta R_0/(1-\delta R_0)$ e PI_{ABS}]. Para cada parâmetro as médias foram normalizadas usando como referência os 180 DAP nas folhas. (n=20).

5 DISCUSSÃO

A arquitetura morfológica das plantas do mamoeiro é bem característica nos diferentes estádios de desenvolvimento. Durante o estágio vegetativo a dominância apical não é bem caracterizada e geralmente as plantas apresentam copa densa e mais arredondada. Ao alcançar a fase adulta, no início de estágio reprodutivo, há uma redução no número de folhas e estas passam a se concentrar em um grupo mais compactado, constituído de folhas grandes na região apical, adquirindo uma conformação espiralada (SILVA et al., 2007).

No presente estudo este padrão ficou bem caracterizado durante o estágio vegetativo. Aos 180 DAP (maio/2011), as plantas foram infestadas por ácaro branco (*Polyphagotarsonemus latus*) o que provocou a redução do crescimento das folhas mais jovens. Resultados semelhantes foram relatados por Moraes e Flechtmann (2008). Os autores observaram que à medida que o ataque de ácaros tornou-se mais intenso ocorreu uma paralização do crescimento com redução do limbo das folhas jovens, perda do ponteiro, queda do chapéu e finalmente a morte da planta. A redução do crescimento das folhas jovens também foi verificada neste estudo, porém a infestação não chegou a provocar a morte das plantas.

As maiores taxas de assimilação do CO₂ foram observadas durante ou após os períodos de maior precipitação (30 e 120 DAP, dezembro/2010 e março/2011, respectivamente). A temperatura média nos períodos de 30 e 60 DAP foi de 26,5°C e a precipitação média foi 267,4 mm (Figura 1). A redução das chuvas ocasionou uma redução na condutância estomática de 0,30 mol m⁻² s⁻¹ para 0,26 mol m⁻² s⁻¹, acompanhada por uma diminuição expressiva na assimilação do CO₂ de 16,5 mmol m⁻² s⁻¹ para 12,8 mmol m⁻² s⁻¹.

Resultados semelhantes foram obtidos por Reis e Campostrini (2008), trabalhando com o mamoeiro do grupo 'Formosa'. Os autores registraram diferenças significativas nas trocas gasosas, com maior condutância estomática e maiores taxas de assimilação de CO₂ durante o período onde a temperatura média foi mais alta acompanhada de baixa pluviosidade.

A fluorescência variável relativa aos 60 DAP (janeiro/2011) apresentou uma maior área acima da curva, quando comparada aos demais períodos.

Segundo Mehta et al. (2010) a área acima da curva OJIP é proporcional ao estado de oxidação dos aceptores de elétrons no lado redutor do FSII e inversamente proporcional ao estado de redução. Quanto menor é esta área, maior é a transferência de elétrons dos Centros de Reação (RC) para o 'pool' de plastoquinona (PQ). Para Oukarroum et al. (2009) maior área acima da curva OJIP indica também uma possível redução na capacidade da Quinona A de se re-oxidar o que por sua vez provoca a queda na eficiência do transporte dos excitons desde o intersistema até o FSI. Ora, a menor intensidade da fluorescência observada aos 60 DAP confirma o sugerido pelos autores, ou seja, houve um maior aproveitamento da energia absorvida neste período.

Os parâmetros derivados da fluorescência polifásica da clorofila *a* são utilizados como uma ferramenta para determinar o desempenho fotossintético da planta e seu estado fisiológico (YUSUF et al., 2010). O índice de desempenho PI_{total} , mede o desempenho fotoquímico 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 = $\delta R_0 / (1 - \delta R_0)$ (SMIT et al., 2009).

Constatou-se que, aos 60 DAP, $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ e $\delta R_0/(1-\delta R_0)$, foram superiores à média quando comparados aos demais períodos (Figura 3). Como consequência, o PI_{TOTAL} neste período foi maior do que a média. Estes resultados indicam maior eficiência na formação de ATP e NADPH. Como não houve incremento na taxa fotossintética neste mesmo período é possível sugerir que as taxas fotossintéticas tenham sido limitadas fundamentalmente por fatores bioquímicos e não difusionais ou fotoquímicos. Ou então os produtos da etapa fotoquímica, ATP e NADPH, poderiam estar sendo utilizados em outros processos fisiológicos. Considerando que nem todos os elétrons que chegam até o acceptor final do FSI, a ferredoxina, resultam na formação de NADPH, pois estes podem interagir com várias enzimas ferredoxina-dependente seja na assimilação do nitrogênio, enxofre ou na regulação do ciclo de assimilação de CO_2 (FUKUYAMA, 2004). Deve-se considerar também o

fluxo cíclico de elétrons, o qual depende apenas das reações fotoquímicas do FSI (MUNEKAGE; SHIKANAI, 2005). Neste caso os elétrons são reciclados a partir da ferredoxina até a plastoquinona, com produção de ATP, porém, sem acumular NADPH (SHIKANAI, 2007).

No início do crescimento dos frutos (150 DAP, abril/2011) houve um aumento nas taxas de assimilação do carbono ($15,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Em geral, os fotoassimilados são direcionados para os drenos fortes mais próximos, portanto, frutos em desenvolvimento tem prioridade em relação aos drenos vegetativos (MARENCO; LOPES, 2009). Portanto o aumento na taxa de fotossíntese neste período é perfeitamente justificada pela maior necessidade de fotoassimilados nesta etapa de crescimento rápido do fruto.

Quando se comparou as curvas OJIP das folhas com as dos frutos observou-se diferenças entre elas, principalmente na fase O-J. Esta fase é fortemente dependente de luz (LAZÁR, 2006; SCHANSKER et al., 2006) e contem informações sobre o tamanho da antena e a conectividade entre os centros de reação do FSII (STRASSER et al., 2004). As diferenças negativas nas fases J-I e I-P dos frutos evidenciam a sensibilidade dos fotossistemas neste tecido, pois estas fases são consideradas fases termais (SCHANSKER et al., 2011). Chen e Cheng (2009), trabalhando com folhas e casca de frutos de maçãs, verificaram que os FSII do epicarpo são muito mais sensíveis ao aumento de temperatura do que os das folhas. No caso do mamoeiro, *Carica papaya* L. cv. Golden, o aumento em DI_0/RC , principalmente no início do desenvolvimento dos frutos sugere uma estratégia adaptativa dos FSII contidos no epicarpo. Kalaji et al. (2012) propõem que a dissipação de calor, expressa pelo maior valor de fluorescência mínima (F_0) e pela dissipação de calor (DI_0), não é apenas um indicador da capacidade de plantas para lidar com excesso de luz, mas também poderia ser um tipo de necessidade ou o custo para melhorar a absorção de luz e o fluxo de energia no complexo antena do FSII sob baixa irradiância. Este fato já havia sido sugerido por Congming e Vonshak (2002) de que decréscimos na fluorescência inicial (F_0) podem ser atribuídos a uma inibição do fluxo de elétrons ao sítio oxidante do FSII.

O epicarpo dos frutos apresentou maior absorção de energia por centro de reação - ABS/RC. Este parâmetro representa o tamanho da antena e é calculado pelo número total de fótons absorvidos por moléculas de clorofila, de

todos os centros de reação, dividido pelo número total de centros de reação ativos (MEHTA et al., 2010). Maior captura e transporte de energia (TR_0/RC e ET_0/RC , respectivamente) também foram observados nos frutos em relação às folhas, devido a uma menor densidade de centros de reação ativos (RC/ABS) no FSII. Diferentemente dos frutos do mamoeiro 'Golden' deste trabalho, em frutos de maçã à 25°C não foram observadas diferenças significativas em nenhum destes três parâmetros (CHEN; CHENG, 2009).

Assim, pode-se considerar a eficiente função do FSII dos frutos do mamoeiro tanto na dissipação de energia como na captura e absorção de luz durante o período em que os frutos, em pleno desenvolvimento, se encontram perpendiculares aos raios solares, sujeitos a alta incidência de luz solar e alta temperatura causadas pela sua posição no caule da planta-mãe (seu ponto de inserção assume um ângulo reto em relação à incidência dos raios solares).

Contudo, a maior densidade de centros de reação ativos (RC/ABS) e o maior desempenho das reações de oxi-redução do FSI [$\delta R_0/(1-\delta R_0)$] fazem com as folhas apresentem um maior índice de desempenho potencial total da etapa fotoquímica (PI_{TOTAL}) quando comparadas aos frutos. Este parâmetro relaciona a eficiência de absorção, captura e transferência de energia de excitação desde o FSII até a redução dos aceptores finais do FSI, proporcionando uma visão ampla do efeito do ambiente sob a planta (STRASSER et al., 2010).

O objetivo principal deste estudo foi comparar a eficiência fotossintética entre folhas e frutos do mamoeiro *Carica papaya* L., cv. Golden. Constatou-se que o epicarpo dos frutos apresentou maior fluxo de absorção, captura e transporte de energia por centro de reação (ABS/RC , TR_0/RC e ET_0/RC respectivamente). Porém, a característica marcante deste estudo foi a maior taxa de dissipação (DI_0/RC) da energia dos frutos no início do desenvolvimento quando comparados às folhas. A posição dos frutos nos primeiros dias de desenvolvimento proporciona maior exposição à luz solar e consequente aumento de temperatura. Essa diferença também constatada com a maior área acima da curva OJIP, sugere um provável mecanismo de escape dos FSII do epicarpo à alta luminosidade e temperatura.

Portanto, como outros tecidos verdes, o epicarpo dos frutos do mamoeiro foi fotossinteticamente ativo e, portanto, contribui para a manutenção

dos frutos e para o desenvolvimento das sementes. Porém, as folhas são a maior fonte de fotoassimilados podendo ser comprovado pela maior densidade de centros de reação ativos (RC/ABS), maior desempenho das reações de oxirredução do FSI [$\delta R0/(1-\delta R0)$] e apresentando um maior índice de desempenho potencial total da etapa fotoquímica (PITOTAL).

6 CONCLUSÕES

Os resultados sugerem que os frutos apresentam uma estratégia adaptativa a tais fatores ambientais: alta capacidade de dissipação da energia no início de seu desenvolvimento, período no qual estão sujeitos a uma alta incidência de luz solar e altas temperaturas, causadas pela sua posição no caule da planta-mãe.

As folhas apresentam, no estágio reprodutivo, uma maior taxa fotossintética, quando comparada ao estágio vegetativo, devido à maior demanda por fotoassimilados advinda do processo de frutificação; entretanto, as características de crescimento aqui avaliadas não foram comprometidas por este forte dreno, o fruto, durante o estágio reprodutivo.

Os frutos, assim como as folhas apresentam as estruturas necessárias para realização do processo fotossintético, porém o desempenho fotoquímico total (PI_{TOTAL}) é maior nas folhas.

7 REFERÊNCIAS

- ASCHAN, G.; PFANZ, H. Non-foliar photosynthesis – a strategy of additional carbon acquisition. **Flora**, v. 198, p. 81–97, 2003.
- ASCHAN, G.; PFANZ, H.; VODNIK, D.; BATIC, F. Photosynthetic performance of vegetative and reproductive structures of green hellebore (*Helleborusviridis*L. agg.). **Photosynthetica**, v. 43, p. 55–64, 2005.
- BAZZAZ, F. A.; CARLSON, R. W.; HARPER, J. L. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. **Nature**, v. 279, p. 554–555, 1979.
- BLANKE, M. M.; LENZ, F. Fruit photosynthesis. **Plant Cell Environ**, v. 12, p. 31–46, 1989.
- BORISJUK, L.; NGUYEN, T. H.; NEUBERGER, T.; RUTTEN, T.; TSCHIRSCH, H.; CLAUS, B.; FEUSSNER, I.; WEBB, A. G.; JAKOB, P.; WEBER, H.; WOBUS, U.; ROLLETSCHEK, H. Gradients of lipid storage,

- photosynthesis and plastid differentiation in developing soybean seeds. **New Phytology**, v. 167, p. 761–776, 2005.
- BORISJUK, L.; ROLLENTSCHEK, H. The oxygen status of the developing seed. **New Phytology**, v. 182, p. 17–30, 2009.
- CAMARGO, M. B. P. The impact of climatic variability and climate change on *Coffea arabica* L. in Brazil. **Bragantia**, v.69, n.1, p.239-247, 2010.
- CATTANEO, L. F.; COSTA, A. F. S.; SERRANO, L. A. F.; COSTA, A. N.; FANTON, C. J.; BRAVIM, A. J. P. 'Rubi Incaper 511' Primeira variedade do mamão do grupo 'Formosa' para o Espírito Santo. Vitória: DCM/Incaper, 6p. (Documento 187), 2010.
- CERNUSAK, L. A.; MARSHALL, J. D. Photosynthetic refixation in branches of Western White Pine. **Functional Ecology**, v. 14, p. 300–311, 2000.
- CHEN, L. S.; CHENG, L. Photosystem 2 is more tolerant to high temperature in apple (*Malus domestica* Borkh.) leaves than in fruit peel. **Photosynthetic**, v. 47, n. 1, p.112-120, 2009.
- CHENG, L. L.; MA, F. W. Diurnal operatin of the xantophyll cycle and the antioxidant system in apple peel. – **Journal American Society Horticultural Science**, v. 129, p. 313-320, 2004.
- LEMONS FILHO, J. P.; ISAIAS, R. M. S.. Comparative stomatal conductance and chlorophyll a fluorescence in leaves vs. fruits of the cerrado legume tree, *Dalbergia miscolobium*. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 16, n. 2, p. 89–93, 2004.
- DIMA, E.; MANETAS, Y.; PSARAS, G. K. Chlorophyll distribution pattern in inner stem tissues: evidence from epifluorescence microscopy and reflectance measurements in 20 woody species. **Trees-Structure and Function**, v. 20, p. 515–521, 2006.
- FORCE, L.; CRITCHLEY, C.; VAN RENSEN, J. J. S. New fluorescence parameters for monitoring in plants: 1. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test. **Photosynthesis Research**, v. 78, p. 17-33, 2003.
- FUKUYAMA, K. Structure and function of plant-type ferredoxins. **Photosynthesis Research**, v.81, p.289–301, 2004.
- GALON, C. Z. Estudo do metabolismo fotoquímico nas folhas e perfil da atividade da celulase e β -galactosidase nos frutos de Caricá papaya L., cvs. Golden e Gran Golden. 2006. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – UFES, 101p.
- GINDABA, J.; WAND, S. J. E. Comparative effects of evaporative cooling, kaolin particle film, and shade net on sunburn and fruit quality in apples. **Horticultural Science**, v. 40, p. 592-596, 2005.
- GOFFMAN, F. D.; RUCKLE, M.; OHLROGGE, J.; SHACHAR-HILL, Y. Carbon dioxide concentrations are very high in developing oilseeds. **Plant Physiology Biochemistry**, v. 42, p. 703–708, 2004.
- GONÇALVES, E. R.; FERREIRA, V. M.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; BARBOSA, T. P.; DUARTE, W. G. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a em

variedades de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental**, v.14, n.4, p.378–386, 2010.

GONÇALVES, J. F. C.; SILVA, C. E. M.; GUIMARÃES, D. G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, n.1, p.8-14, jan. 2009.

GONÇALVES, J. F. C.; SILVA, C. E.; GUIMARÃES, D. G.; BERNARDES, R. S. Análise dos transientes da fluorescência da clorofila a de plantas jovens de *Carapaguianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. **Acta Amazônica**, v. 40, n. 1, p. 89-98, 2010.

HETHERINGTON, S.; SMILLIE, R. M.; DAVIES, W. J. Photosynthetic activities of vegetative and fruiting tissues of tomato. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 1173–1181, 1998.

HIDROMETEOROLOGIA. Disponível em: http://hidrometeorologia.incaper.es.gov.br/?pagina=linharesauto_bol. Acesso em março de 2012.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). Disponível em: <http://www.ibge.gov.br>. Acesso em outubro de 2011.

KALAJI, H. M.; BOSA, K.; KOŚCIELNIAK, J.; HOSSAIN, Z. Chlorophyll a Fluorescence - A Useful Tool for the Early Detection of Temperature Stress in Spring Barley (*Hordeum vulgare* L.). **OMICS A Journal of Integrative Biology**, v.15, n.12, p.1-10, 2011.

KALAJI, H. M., CARPENTIER, R., ALLAKHVERDIEV, S. I., BOSA, K.. Fluorescence parameters as early indicators of light stress in barley. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2012.03.009

LAZÁR, D. The polyphasic chlorophyll a fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. **Functional Plant Biology**, v.33, p.9–30, 2006.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia Vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. 2.ed. Viçosa: UFV, 2009. 451p.

MEHTA, P.; JAJOO, A.; MATHUR, S.; BHARTI, S. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 16-20, 2010.

MORAES, G. J. de; FLECHTMANN, C. H. W. **Manual de Acarologia: Acarologia Básica e Ácaros de Plantas Cultivadas no Brasil**. Ribeirão Preto: Holos, editora, p. 308, 2008.

MUNEKAGE, Y.; SHINAKAI, T. Cyclic electron transport through photosystem I. **Plant Biotechnology**, v. 22, p.361-69, 2005.

OUKARROUM, A.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R. J. Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chla fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. **Physiologia Plantarum**, v. 137, p. 188-199, 2009.

PFANZ, H.; ASCHAN, G.; LANGEFELD-HEYSER, R.; WITTMAN, C.; LOOSE, M. Ecology and ecophysiology of tree stems – corticular and wood photosynthesis. **Naturwissenschaften**, v. 89, p. 147–162, 2002.

PIMENTEL-GOMES, F. **Curso de Estatística Experimental**, 14^{ed}. Editora F. Pimentel-Gomes, 2000.

REIS, F. O.; CAMPOSTRINI, E. Trocas gasosas e eficiência fotoquímica potencial em mamoeiro do grupo 'Formosa' cultivado em condição de campo. **Bragantia**, v.67, n.4, p. 815 – 822, 2008.

SCHANSKER, G.; TÓTH, S. Z.; STRASSER, R. J. Dark-recovery of the Chl a fluorescence transient (OJIP) after light adaptation: the qT-component of non-photochemical quenching is related to an activated photosystem I acceptor side. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.1757, p.787–797, 2006.

SCHANSKER, G.; TÓTH, S. Z.; KOVÁCS, A. R.; HOLZWARTH, A. R.; GARAB, G. Evidence for a fluorescence yield change driven by a light-induced conformational change within photosystem II during the fast chlorophyll a fluorescence rise. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1807, p. 1032–1043, 2011.

SHIKANAI, T. Cyclic Electron Transport Around Photosystem I: Genetic Approaches. **AnnualReviewofPlantBiology**, v.58, p.199-217, 2007.

SILVA, M. M.; BROETTO, S. G.; VALBÃO, S. C.; REPINALDO FILHO, F. P. M.; FONTES, R. V.; SILVA, D. M. **Influências e controvérsias da fluorescência da clorofila a em mamoeiro (*Caricapapaya* L.)**. IN: Papaya Brasil: Manejo, qualidade e mercado do mamão. Martins, D. S. (ed.). p. 568-571, 2007.

SMIT, M. F.; VAN HEERDEN, P. D. R.; PIENAAR, J. J.; WEISSFLOG, L.; STRASSER, R. J.; KRÜGER, G. H. J. Effect of trifluoroacetate, a persistent degradation product of fluorinated hydrocarbons, on *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 47, p. 623-634, 2009.

STRASSER, B. J.; STRASSER, R. J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP-test. In: Mathis P (ed) Photosynthesis: from Light to Biosphere. **Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands**, p. 977– 980, 1995.

STRASSER, R. J.; SRIVASTA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. Analysis of the fluorescence transient. In: PAPAGEORGIOU, G.; GOVINDJEE (Eds.). Chlorophyll fluorescence: A Signature of Photosynthesis, **Advances in Photosynthesis and Respiration Series**, v. 19, p. 321–362, 2004.

STRASSER, R. J.; STIRBET, A. D. Estimation of the energetic connectivity of PS II centres in plants using the fluorescence rise O-J-I-P. Fitting of experimental data to three different PS II models. **Mathematics and Computers in Simulation**, n. 56, p. 451-461, 2001.

STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; QIANG, S.; GOLTSEV, V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlearthodopensis*. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, p. 1313–1326, 2010.

THOREN, D.; THOREN, P.; SCHMIDHALTER, U. Influence of ambient light and temperature on laser-induced chlorophyll fluorescence measurements. **European Journal Agronomy**, n. 32, p.169–176, 2010.

TÓTH, S. Z. **Analysis and application of the fast chl-a fluorescence (OJIP) transient complemented with simultaneous 820nm transmission measurements**. Doctoral thesis, N_ 3741, University of Geneva, Switzerland, 2006.

TSIMILI-MICHAEL, M., STRASSER, R. J. *In vivo* assessment of stress impact on plants' vitality: Applications in detecting and evaluating the beneficial role of mycorrhization on host plants. In: VARMA, A. (ed.). **Mycorrhiza: State of the art, genetics and molecular biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics**. 3th edition. Springer, p. 679-703, 2008.

WRIGHT, H.; DELONGA, J.; LADAB, R.; PRANGEA, R. The relationship between water status and chlorophyll a fluorescence in grapes (*Vitis spp.*). **Postharvest Biology and Technology**, n. 51, p. 193-199, 2009.

YUSUF, M. A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI R.; STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N. B. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, p. 1428-1438, 2010.