

**CARACTERIZAÇÃO DE CULTIVARES DE VIDEIRA EM CLIMA
TROPICAL: UMA ABORDAGEM FOTOSSINTÉTICA**

JULIANA COSTA GUIMARÃES

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO - UENF**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
AGOSTO - 2008**

**CARACTERIZAÇÃO DE CULTIVARES DE VIDEIRA EM CLIMA
TROPICAL: UMA ABORDAGEM FOTOSSINTÉTICA**

JULIANA COSTA GUIMARÃES

Tese apresentada ao Centro de Ciências e
Tecnologias Agropecuárias da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,
como parte das exigências para obtenção do
título de Mestre em Genética e
Melhoramento de Plantas.

Orientador: Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

AGOSTO - 2008

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do CCTA / UENF 076/2008

Guimarães, Juliana Costa

Caracterização de cultivares de videira em clima tropical : uma abordagem fotossintética / Juliana Costa Guimarães. – 2008.
54 f. : il.

Orientador: Ricardo Enrique Bressan-Smith
Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) –
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de
Ciências e Tecnologias Agropecuárias. Campos dos Goytacazes, RJ,
2008.

Bibliografia: f. 47 – 54.

1. *Vitis* 2. Fotossíntese 3. Fluorescência 4. Fotoproteção 5.
Dissipação de energia I. Universidade Estadual do Norte Fluminense
Darcy Ribeiro. Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. II.
Título.

CDD – 634.83

CARACTERIZAÇÃO DE CULTIVARES DE VIDEIRA EM CLIMA TROPICAL: UMA ABORDAGEM FOTOSSINTÉTICA

JULIANA COSTA GUIMARÃES

Tese apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Genética e Melhoramento de Plantas.

Aprovada em 05 de Agosto de 2008

Comissão Examinadora:

Prof. Alexandre Pio Viana (D.Sc. Melhoramento de Videiras) - UENF

Prof. Celso Valdevino Pommer (D.Sc. Viticultura) - UENF

Prof. Henrique Pessoa dos Santos (D.Sc. Fisiologia de Vegetal) - Embrapa Uva e Vinho

Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith (D.Sc. – Fisiologia Vegetal) – UENF
(Orientador)

AGRADECIMENTO

A Deus.

Aos meus pais, Eduardo e Vitória, e ao meu irmão, Eduardo, pelo apoio irrestrito e principalmente pelo incentivo.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) pela oportunidade.

Ao professor Ricardo Bressan-Smith, pela confiança, apoio, oportunidade, orientação e amizade.

Aos professores Eliemar Campostrini (Mazinho), Alexandre Pio Vianna, Celso Valdevino Pommer e Henrique Pessoa dos Santos, pelos ensinamentos e atenção.

À propriedade rural Tabuinha, pela concessão do vinhedo para a realização deste trabalho.

Aos amigos Débora, Marcela, Dammiani, Cíntia, Leandro, Gleidson, Mirella, Silvia, Renata e Gabriel, pelo convívio e amizade.

A todos os amigos que participaram direta ou indiretamente desta conquista, pelo companheirismo, incentivo e amizade.

SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS, ABREVIATURAS E NOMENCLATURAS	v
RESUMO	vi
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO	1
2. HIPÓTESE	3
3. OBJETIVO	4
3.1. Objetivo geral	4
3.2. Objetivos específicos	4
4. REVISÃO DE LITERATURA	5
4.1. A cultura da videira	5
4.2. Fotossíntese e fotoinibição em videira	7
4.3. Sistemas fotoprotetores	10
4.4. Variabilidade genética	12
5. MATERIAL E MÉTODOS	14
5.1. Material vegetal e localização	14
5.1.1. As cultivares estudadas	15
5.1.1.1. Niagara Rosada	15
5.1.1.2. Romana (A 1105)	15
5.1.2. Porta-enxerto IAC 572 'Jales'	16

5.2. Trocas gasosas em folhas de videiras	17
5.3. Avaliação da eficiência fotoquímica da fotossíntese	17
5.4. Análise estatística dos resultados	18
6. RESULTADOS	20
6.1. Identificação da folha fotossinteticamente madura	20
6.2. Avaliação da eficiência fotoquímica e taxa fotossintética, ao longo do dia	27
7. DISCUSSÃO	39
7.1. Identificação da folha fotossinteticamente madura	39
7.2. Avaliação da eficiência fotoquímica e taxa fotossintética, ao longo do dia	41
8. CONCLUSÕES	46
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

LISTA DE SÍMBOLOS, ABREVIATURAS E NOMENCLATURAS

$\cdot\text{O}_2$: superóxido

$^1\text{O}_2$: oxigênio singleto reativo

$\cdot\text{OH}$: radical hidroxila

^3Chl : moléculas de clorofila excitadas triplets

A_N : taxa fotossintética

C_i : concentração interna de CO_2

ERO's: espécies reativas de oxigênio

ETR: taxa de transporte de elétrons

FFF: fluxo de fótons fotossintéticos

F_M : fluorescência máxima

F_O : fluorescência inicial

F_V : fluorescência variável

F_V/F_M : rendimento quântico máximo

g_s : condutância estomática

H_2O_2 : peróxido de hidrogênio

LHC: complexo coletor de luz

NPQ: "quenching" não-fotoquímico

PS II: fotossistema II

qN: "quenching" não-fotoquímico

qP: "quenching" fotoquímico

Rubisco: ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase

RESUMO

GUIMARÃES, Juliana Costa; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; agosto de 2008. Caracterização de cultivares de videira em clima tropical: uma abordagem fotossintética; Orientador: Ricardo Enrique Bressan-Smith.

A idade das folhas influencia diversos processos no metabolismo das plantas. É na folha que ocorre a transformação da energia luminosa em energia química, essencial às plantas, mas que pode ser prejudicial ao aparelho fotossintético quando há exposição a níveis de luz excedentes que superem a saturação fotossintética. Assim, excesso de energia luminosa, em plantas, pode levar à fotoinibição, uma condição que promove sobreexcitação e dano ao centro de reação fotossintético. Para evitar tal circunstância, as plantas utilizam mecanismos fotoprotetores que dissipam o excesso da energia de excitação como energia térmica. Com base nestas informações, este trabalho teve como objetivo caracterizar fotossinteticamente as diferentes idades das folhas de videira nas condições climáticas da região Norte Fluminense e avaliar a atividade do PSII e o sistema fotoprotetor em duas cultivares de videira (Niagara Rosada e Romana), sob condições fotoinibitórias. O analisador de gás no infravermelho (IRGA) e o fluorímetro de luz modulada modelo MINI-PAM (Walz, Germany) foram utilizados para determinar as trocas gasosas e a fluorescência da clorofila *a* respectivamente, ao longo do dia. As diferentes idades das folhas (posição 5, 6, 7, 8 e 9, do ápice para a base do ramo) das cultivares de videiras avaliadas não mostraram diferenças no perfil fotossintético realizado a cada duas horas; sendo

assim, a primeira folha totalmente expandida (posição 7) foi tomada como a folha fotossinteticamente madura. Uma baixa eficiência fotossintética foi observada às 15h e curvas em resposta à luz foram determinadas. Foi verificado que a taxa fotossintética, a condutância estomática, o rendimento quântico máximo e a fluorescência máxima foram maiores em ambas as cultivares no período da manhã, havendo redução destes às 12h, caracterizando a depressão da fotossíntese ao meio-dia, com valores mais elevados para Niagara Rosada quando comparados aos da Romana. Entretanto, a concentração interna de CO₂ e a fluorescência inicial foram menores no mesmo período do dia em ambas as variedades. Nas curvas em resposta à luz, os altos valores dos “quenchings” indicaram maior eficiência da Niagara em utilizar e dissipar o excesso da energia absorvida. Isto sugere que Niagara Rosada possui um sistema fotoprotetor mais eficiente que Romana.

ABSTRACT

GUIMARÃES, Juliana Costa, M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; August, 2008. Characterization of grapevine cultivars in a tropical weather: a photosynthetic approach. Adviser: Ricardo Enrique Bressan-Smith.

The leaf age influences many processes of plant metabolism. It is in the leaf that light is converted into chemical energy, which is essential to plants, but potentially harmful to photosynthetic apparatus when excessive light levels of exposition overcomes the photosynthetic saturation. Thus, the excess of light energy in plants can result in photoinhibition, a situation that promotes over-excitation and damage to the photosynthetic reaction center. To avoid this circumstance, plants utilize photoprotector mechanisms to dissipate the excess of excitation energy as thermal energy. Based on this information, the objective of this work were to characterize different grapevine leaves' ages, in terms of photosynthesis, exposed to the weather conditions from North of Rio de Janeiro state and to evaluate both PSII activity and photoprotector system of two grapevine cultivars, Niagara Rosada and Romana, under photoinhibitory conditions. Infrared gas analyzer (IRGA) and pulse-modulated fluorometer, (mini-PAM model - Walz, Germany) were used to determine the gas exchanges and the chlorophyll *a* fluorescence, respectively, along the day. Since the different leaf ages (positions 5, 6, 7, 8 and 9, from the top to the bottom of the branch) of grapevine cultivars did not show differences among their photosynthetic profiles analyzed at each two hours, the first entirely expanded leaf (position 7) was

assumed as the photosynthetically matured leaf. A low photosynthetic efficiency was observed at 3 p.m. and light response curves were determined. In both cultivars, it was observed that the photosynthetic rate, the stomatal conductance, the maximum quantum efficiency and the maximum fluorescence values were higher during the morning and decreased at 12 p.m., which characterizes the photosynthesis depression by noon. The Niagara Rosada values were higher than the Romana ones. On the other hand, the CO₂ internal concentration and the initial fluorescence were lower in the same period of the day, in both varieties. In light response curves, the high quenching values indicated that Niagara was more efficient than Romana to use and dissipate the energy excess absorbed, suggesting that Niagara Rosada has a more efficient photoprotector system than Romana.

1. INTRODUÇÃO

A região Norte Fluminense vem se apresentando favorável à cultura da videira devido às condições climáticas, que atendem aos requisitos para o seu cultivo, como alta luminosidade e alta temperatura. Entretanto, estudos relacionados à fisiologia desta planta, notadamente quanto a seu crescimento e metabolismo nas condições climáticas supracitadas na região, são inexistentes.

O crescimento das plantas depende da conversão da energia luminosa em energia química. Entretanto, a exposição a níveis de luz que excedam a saturação fotossintética pode danificar o sistema fotossintético, resultando em inativação do centro de reação do fotossistema II. Tal evento fisiológico, denominado fotoinibição (Gilmore e Govindjee, 1999), reduz a capacidade fotossintética da planta, podendo levar à clorose de folhas e até mesmo à morte da planta.

A fotoinibição inevitavelmente resulta em estresse oxidativo, porque sua ocorrência está atrelada à produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). As concentrações elevadas das EROs são altamente prejudiciais à integridade e à função das membranas celulares, causando a peroxidação de proteínas e lipídios e, conseqüentemente, aumento da fluidez das membranas celulares (Wise e Naylor, 1987a,b) e danos ao aparelho fotossintético.

Para se protegerem e evitarem os danos causados pela fotoinibição, as plantas possuem mecanismos de fotoproteção que possibilitam seu desenvolvimento e, com isso, sua adaptação em diversos locais. Em videira, a

proteção do aparelho fotossintético pode ser explicada, principalmente, pela atividade do ciclo das xantofilas (Medrano et al., 2002; Hendrickson et al., 2004), pela inativação do centro de reação do PSII (Bertamini e Nedunchezian, 2003) e pela ação das enzimas antioxidantes (Chen e Cheng, 2003). Tais mecanismos levam à dissipação da energia de excitação no cloroplasto e expressam-se por uma variável denominada “quenching” não-fotoquímico (qN e NQP; Maxwell e Johnson, 2000). Se os mecanismos supracitados não forem suficientes para anular a fotoinibição, os efeitos serão observados, em primeira instância, na proteína D1. Essa proteína é componente do PSII e é alvo de proteases, sendo, portanto, degradada sob condições fotoinibitórias. Somente a “síntese de novo” da D1 restabelece o funcionamento do PSII (Aro et al., 1993).

A saturação do aparelho fotossintético não é restrita aos locais onde a incidência de radiação fotossinteticamente ativa é alta. Em plantas sujeitas a estresses abióticos, como extremos de temperatura, salinidade e deficiência hídrica, a capacidade de absorção dos centros de reação da fotossíntese é facilmente superada por níveis moderados de radiação fotossinteticamente ativa. O determinante na superação dos efeitos fotoinibitórios nessas condições é de caráter genético. Evidências mostram que variedades de feijoeiros respondem diferentemente às condições ambientais extremas (Carver e Nevo, 1990; Lynch et al., 1992; Joshi, 1997), provavelmente devido a distintas capacidades de proteção do aparelho fotossintético.

Em videira, respostas fotoprotetoras são estudadas quase exclusivamente com apenas uma variedade, o que eleva a importância de estudos comparativos entre variedades.

Devido às conseqüências ocasionadas pelo excesso de energia luminosa, os mecanismos fotoprotetores apresentam papel crucial no desenvolvimento das plantas, sendo o seu bom funcionamento fundamental para que a planta possa expressar seu potencial máximo de crescimento e produtividade.

2. HIPÓTESE

O excesso de radiação luminosa, observado em folhas de videira na região Norte Fluminense leva à fotoinibição, que, por sua vez, resulta na redução da atividade fotossintética da planta e inativação parcial do centro de reação do fotossistema II.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo geral

Observar a ocorrência de fotoinibição em folhas de cultivares de videira sob alta radiação e verificar o dano ocasionado sobre a atividade do fotossistema II por meio das variáveis da fluorescência da clorofila *a*, e assim avaliar o sistema de dissipação de energia.

3.2. Objetivos específicos

Caracterizar fotossinteticamente as folhas de videira Niagara Rosada e Romana (A1105) nas condições climáticas do Norte do Estado do Rio de Janeiro.

Observar a ocorrência de fotoinibição em folhas de videira sob alta radiação luminosa e verificar o dano ocasionado sobre a atividade do fotossistema II utilizando como indicadores as variáveis da fluorescência da clorofila *a*.

4. REVISÃO DE LITERATURA

4.1. A cultura da videira

A videira é uma das mais importantes espécies frutíferas cultivadas no mundo. É planta sarmentosa da família *Vitaceae*, considerada planta nobre com excelente produção e cultivada em quase todo o mundo. A cultura é considerada de clima temperado, embora apresente adaptabilidade a variadas condições climáticas. Todavia, apresenta uma série de exigências climáticas para expressar seu máximo potencial em rendimento e qualidade dos frutos (Sentelhas, 1998). De maneira geral, as exigências da cultura são atendidas com as seguintes características climáticas: temperatura na faixa de 15-30 °C, 1 200 a 1 400 horas de insolação durante o ciclo (Sentelhas, 1998), e 400 a 1 000 mm de precipitação, dependendo do clima e da duração do ciclo (Giovannini, 1999).

O provável centro de origem da videira foi a Groenlândia, onde há 300 mil anos, na Era Cenozóica, surgiu a primeira espécie (Giovannini, 1999). Dados históricos sugerem que a introdução da videira no Brasil ocorreu em 1 532 por Martim Afonso de Souza, que registrou o transporte das videiras portuguesas para a então Capitania de São Vicente, hoje Estado de São Paulo. A partir deste ponto e por introduções posteriores, a viticultura expandiu-se para outras regiões do país (Protas et al., 2002).

A viticultura como atividade comercial relevante no Brasil teve início em 1875, com a colonização italiana no Estado do Rio Grande do Sul. No início, a

produção de uva e vinho era destinada ao consumo regional, e, posteriormente, foi expandindo-se gradativamente até atingir o mercado nacional, obtendo o grande impulso de produção na década de 70 com o cultivo da uva Itália (Silveira e Simões, 2004). Desde então, a viticultura tem tido grande incremento na produção, principalmente em regiões onde as condições climáticas são favoráveis.

A viticultura no Brasil ocupa área de 75.385 hectares, com produção anual de 1.257.064 toneladas, das quais 757.685 são de uva para mesa (IBGE, 2008). No ano de 2005, a uva ocupou o 2º lugar entre as frutas brasileiras mais exportadas, apresentando crescimento (102%) em relação ao ano de 2004. Esse crescimento tem sido relacionado, principalmente, à expansão da área de cultivo de uvas apirênicas (Mello, 2007).

Rio Grande do Sul, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Pernambuco, Bahia e Minas Gerais são os maiores produtores de uvas do Brasil. O Estado do Rio Grande do Sul, com 44.298 hectares plantados, destaca-se como o grande produtor, produzindo, em 2006, 623.874 toneladas, sendo a maioria para a fabricação de vinho. A produção de uva para o consumo *in natura* em São Paulo apresenta uma produção de 195.357 toneladas, ocupando uma área de 10.414 hectares. A região do Vale do São Francisco, que compreende os Estados de Pernambuco e Bahia, tem uma produção de 272.892 toneladas e apresenta uma área plantada de 9.049 hectares.

Os últimos anos se caracterizaram por grandes investimentos na viticultura, notadamente em regiões não tradicionais do país, dada a característica da cultura, em gerar de empregos e renda, especialmente para as pequenas propriedades (Mello, 2005). Conforme documento publicado pelo Ministério da Agricultura e do Abastecimento (Brasil, 1997), a videira cultivada no Nordeste aparece como aquela que proporciona a maior geração de empregos entre as diversas culturas perenes e anuais, atingindo mais de cinco empregos/ha/ano.

De acordo com estimativas de Mello (2007), em 2005, 55,81% da uva produzida no Brasil foram destinados ao consumo *in natura* e 44,19%, à elaboração de vinhos, sucos, destilados e outros derivados.

O cultivo de uvas para o consumo *in natura* adquiriu relevância econômica no plano internacional quando o avanço nas tecnologias aplicadas à produção tornou possível obter e ofertar um produto de melhor qualidade nos diversos

mercados consumidores, favorecendo o incremento constante do consumo (Llorent, 1992). Além do mais, a maior qualidade do produto muitas vezes foi resultado da implementação de novas cultivares mais adaptadas às regiões de cultivo, logo, com maior produtividade. O desenvolvimento de tecnologias para a produção de uvas sem sementes para regiões tropicais, nos últimos anos, vem aumentando as exportações brasileiras (Mello, 2007). Portanto, a busca de novas cultivares com características agronômicas que atendam às demandas da cadeia produtiva da viticultura brasileira é um desafio constante, assim como a busca de novas regiões propícias para a implantação de vinhedos.

O Norte do Estado do Rio de Janeiro vem se apresentando como potencial para o cultivo da videira, por abundância de água para irrigação, altas temperaturas e alta radiação solar. Além disso, está próxima aos grandes centros consumidores, como Rio de Janeiro e Vitória. Estudos realizados no Norte do Estado do Rio de Janeiro mostraram que a videira nesta região possui ciclo fenológico e necessidade térmica próximos dos encontrados no Noroeste de São Paulo (Murakami et al., 2002). Finalmente, pode-se afirmar que a qualidade das uvas de mesa produzidas na região está de acordo com os níveis necessários para comercialização (Guimarães et al., 2006).

4.2. Fotossíntese e fotoinibição em videira

A videira em clima tropical apresenta comportamento diferente daquele verificado nas regiões temperadas e subtropicais (Albuquerque e Albuquerque, 1982), necessitando de técnicas de manejo adequadas a esse clima. É necessário considerar as diferenças dos estágios fenológicos da planta, que podem levar a dois ciclos de produção por ano, adotando procedimentos para induzir a brotação de gemas axilares.

O crescimento das plantas depende da conversão da energia luminosa em energia química, cuja intensidade é proporcional à interceptação da luz pelo dossel da cultura. Assim, a energia solar é utilizada durante a fotossíntese para oxidar a água, liberando oxigênio e reduzindo o gás carbônico para produção de compostos carbonados, principalmente açúcares (energia química), para o crescimento e desenvolvimento das plantas (Havaux e Niyogi, 1999).

As folhas das plantas funcionam como fonte dos fotoassimilados, os quais serão distribuídos para toda a planta. Na ontogenia foliar, verificam-se três fases: a primeira é o período de formação da folha e está relacionada com o aumento da área foliar; a segunda é o período de maturidade fotossintética, em que ocorre a máxima expansão foliar e fotossintética; a terceira é o período caracterizado pela senescência foliar, com declínio gradual da capacidade fotossintética (Catský e Sesták, 1997).

Em videiras, a fotossíntese máxima é alcançada quando as folhas atingem o tamanho máximo, o que ocorre, de forma generalizada, 30 a 40 dias após o seu desdobramento do ápice. Geralmente, a fotossíntese permanece máxima por duas a três semanas, diminuindo até que a folha se torne senescente (Kliwer, 1990; Bertamini e Nedunchezian, 2003; Murakami, 2002). Nas cultivares Tempranillo e Manto Negro crescidas no campo, a taxa fotossintética do topo do dossel mantém-se máxima ($9-14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durante a maior parte do dia (Escalona et al., 2003). De acordo com esses autores, outros estudos revelam que a taxa fotossintética em videiras pode variar de 8 a $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ dependendo da cultivar e da época em estudo (Schults et al., 1996; Petrie et al., 2000; Patakas e Noitsakis, 2001) e do estresse submetido (Zufferey et al., 2000; Pacheco et al., 2004).

A idade das folhas influencia diversos processos no metabolismo das plantas, principalmente a fotossíntese, sendo necessário caracterizá-los para se obter um perfil fisiológico condizente com as condições climáticas vigentes. Estudos dessa natureza tornam possível identificar os graus de desenvolvimento, a maturidade fisiológica e a capacidade fotossintética da planta.

Segundo Kliwer (1990), as folhas têm uma capacidade finita para a assimilação do CO_2 , a qual é determinada pelo conteúdo genético e controlada pela difusão de gases na folha, em combinação com a atividade enzimática, que limitam a taxa fotossintética.

A energia luminosa é essencial às plantas, mas pode ser prejudicial ao aparelho fotossintético quando há exposição a níveis de luz que excedam a saturação fotossintética. Como consequência, ocorre o fenômeno de fotoinibição, que reduz a capacidade fotossintética quando as folhas são expostas à alta radiação luminosa por várias horas (Gilmore e Govindjee, 1999). Sabe-se que a fotoinibição é um fenômeno comum em todos os organismos que realizam

fotossíntese a pleno sol, sendo o fotossistema II (PSII) o alvo principal, conduzindo a sua inativação e dano.

A energia luminosa absorvida pelas folhas leva à excitação das moléculas de clorofila. Nesta condição, a energia absorvida pode passar por quatro processos:

1. Conversão da energia fotoquímica, a qual requer a transferência de energia para o centro de reação do PSII e subsequente transporte de elétrons seguido por interação com o PSI, pelo processo fotoquímico;
2. A clorofila excitada pode reemitir um fóton e, assim, retornar ao seu estado base, um processo conhecido como fluorescência.
3. Conversão direta da energia em calor.
4. Transferência de energia da molécula excitada de clorofila para outra.

A atividade do PSII pode ser estimada pela fluorescência da clorofila *a*, a partir de suas variáveis: a fluorescência inicial (F_0), a fluorescência máxima (F_M), o rendimento quântico (F_v/F_M), os “quenchings” fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (qN e NPQ) e a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR). É um método não destrutivo e muito sensível para estimar o funcionamento do fotossistema II (PSII), possibilitando o monitoramento da utilização da radiação solar pela planta (Krauser e Weiss, 1991). Esta medida pode mostrar a que ponto o PSII está utilizando a energia luminosa absorvida pela clorofila e a extensão em que ela está sendo danificada pelo excesso de luz, devido à idade foliar ou adversidades do ambiente.

A fluorescência da clorofila *a* possibilita o entendimento da fotossíntese e dos mecanismos que podem alterar a eficiência na utilização da energia quântica (Costa, 2001). A emissão de fluorescência fornece informações dos processos fotoquímicos do PSII, pois, quando os centros de reação estão abertos, isto é, capazes de capturar eficientemente os elétrons e realizar a etapa fotoquímica, os rendimentos de “quenching” via processos não-fotoquímicos serão baixos. Se, por outro lado, os centros de reação estão fechados, isto é, incapazes de realizar a fotoquímica, os rendimentos dos “quenching” via processos não-fotoquímicos (qN e NPQ) serão altos e o “quenching” fotoquímico (qP) será muito baixo. Portanto, o rendimento de fluorescência é proporcional ao rendimento da fase fotoquímica.

A dissipação térmica da luz absorvida, estimada pelo “quenching” não-fotoquímico mediado pelas xantofilas, é o mecanismo fotoprotetor dominante na

videira em baixa temperatura. Na saturação de luz, a fração total da luz absorvida dissipada através de ΔpH e processos mediados pelas xantofilas chegaram até 75% da radiação absorvida total na videira (Hendrickson et al., 2004).

Conforme Bertamini e Nedunchezian (2004), a fotoinibição em videira parece ocorrer normalmente ao meio-dia, quando as folhas estão expostas a quantidades máximas de luz, em que há redução correspondente da fixação de carbono. Isto está de acordo com estudos de Chaves et al. (1987), Correia et al. (1990) e During (1991).

Esta inibição pelo excesso de radiação é reversível nos primeiros estádios. Porém, em estádios posteriores, há danos para o sistema, de tal forma que o centro de reação PSII precisa ser desmontado e consertado. O excesso de excitação, além de causar danos ao PSII, gera espécies reativas de O_2 que são altamente prejudiciais à integridade e à função das membranas celulares.

Com o aumento do tempo de exposição de folhas de videira à alta radiação ($1900 \mu mol m^{-2} s^{-1}$), a atividade do PSII decresce tanto em folhas maduras como em folhas jovens, indicando a ocorrência de fotoinibição. Isto se deve à formação de centros inativos no PSII e à atividade do ciclo das xantofilas, respectivamente, responsáveis pela proteção do sistema fotossintético (Bertamini e Nedunchezian, 2003).

Em adição, muitas condições de estresse biótico e abiótico, limitam a habilidade da planta em utilizar a energia luminosa para a fotossíntese, de modo que o excesso de excitação dos fotossistemas possa ocorrer em intensidades moderadas de luz, como observado no estresse hídrico em videiras, que ocasiona diminuição na taxa de assimilação de CO_2 e na fluorescência da clorofila *a*, submetendo as folhas à fotoinibição (Bjorkman e Powles, 1984; Flexas et al., 1999).

4.3. Sistemas fotoprotetores

Em alta radiação, ocorre a acumulação da energia da excitação no complexo coletor de luz (LHC) dos fotossistemas, que favorece a produção de moléculas de clorofila excitadas triplets (3Chl) que podem interagir com o O_2 para gerarem o oxigênio singlete reativo (1O_2). A redução da cadeia transportadora de elétrons da fotossíntese favorece também a redução direta do O_2 pelo fotossistema I (PSI) e

subseqüente produção de espécie reativa de oxigênio, tal como o superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e o radical hidroxila ($\cdot\text{OH}$) (Demmig-Adams e Adams, 1992).

Em resumo, a fotoinibição é uma forma de estresse oxidativo, porque está relacionada à produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). As concentrações elevadas das EROs são altamente prejudiciais à integridade e à função das membranas celulares, uma vez que podem reagir com ácidos graxos insaturados das membranas causando a peroxidação dos lipídios e, conseqüentemente, aumento da fluidez das membranas celulares. As EROs podem, ainda, ocasionar a inativação de enzimas e degradação de proteínas (Wise e Naylor, 1987) e, com isto, danificar o aparelho fotossintético.

Para se protegerem e evitarem o dano causado pela fotoinibição, as plantas possuem mecanismos de fotoproteção que tornam possíveis sua adaptação e desenvolvimento em locais de alta disponibilidade de luz. De acordo com Jiang et al. (2005), os mecanismos fotoprotetores, tanto de folhas jovens quanto maduras de soja, dependem do ciclo das xantofilas e das enzimas antioxidantes para se desenvolverem em condições de alta radiação. Estudos realizados por Chen e Cheng (2003) demonstraram que tanto o ciclo das xantofilas quanto as enzimas antioxidantes estão envolvidos na proteção de danos fotooxidativos em videiras. Estes mecanismos fotoprotetores são realçados em resposta à deficiência do Fe, que causa excesso de absorção de luz (Smith e Cheng, 2005), e, sob concentrações elevadas de boro, as enzimas antioxidantes são os principais protetores das videiras contra o estresse oxidativo (Gunes et al., 2006).

Um importante mecanismo fotoprotetor é a dissipação do excesso de energia de excitação como calor antes que este atinja o PSII, que depende do ciclo das xantofilas (Müller et al., 2001). Sob alta radiação, a violaxantina é convertida rapidamente, por meio do intermediário anteraxantina, a zeaxantina; e esta reação é reversível sob baixos níveis de luz. Desta forma, este sistema dissipa o excesso de energia que se forma com a clorofila triplet como calor, que pode ser estimado pelo “quenching” não-fotoquímico (NPQ), minimizando a formação de oxigênio singleto no complexo coletor de luz do PSII (Demmig-Adams e Adams, 1996; Müller et al., 2001). Sem a proteção exercida pelas xantofilas, a destruição rápida e completa dos fotossistemas ocorreria. O NPQ tem um papel central neste contexto e é um componente dependente do

gradiente de pH, rapidamente induzível, constituído através da membrana tilacoidal durante o transporte de elétrons fotossintéticos (Szabó et al., 2005). Segundo Medrano et al. (2002), sob alta radiação, mais de 50% da absorção de energia total na videira é dissipada por energia térmica pelo NPQ, mediado pelo ciclo das xantofilas. E, quando submetida a estresse hídrico (Medrano et al., 2002) e baixa temperatura (5-15 °C) (Hendrickson et al., 2004), essa dissipação por energia térmica aumenta para 90% e 75% respectivamente.

O local principal de dano ao PSII é a proteína D1 que faz parte do seu centro de reação. Essa proteína é facilmente danificada pelo excesso de energia luminosa absorvida e deve ser removida da membrana. O seu “turnover” vai promover o restabelecimento do PSII (Aro et al., 1993).

Com isso, os sistemas fotoprotetores regulam o fluxo de energia nos fotossistemas, para evitar o excesso de excitação dos centros de reações e a limitação da fotossíntese. Medrano et al. (2002) sugerem que, mesmo nas folhas de videira severamente estressadas, a incidência da fotoinibição é muito baixa, indicando que a dissipação segura da energia absorvida é muito eficaz nesta espécie.

4.4. Variabilidade genética

Estresses ambientais desempenham papel importante na determinação de como solo e clima limitam a distribuição das espécies vegetais. Deste modo, a compreensão de processos fisiológicos que fundamentam os mecanismos de adaptação e de aclimação de plantas a estresses ambientais é de enorme importância para a agricultura e o meio ambiente. A adaptação e aclimação ao ambiente resultam em eventos integrados ocorridos em todos os níveis da organização, da anatomia e morfologia, ao nível celular, molecular e bioquímico (Tallón e Quiles, 2007). Plantas adaptadas a ambientes com alta radiação luminosa não apresentam o dano fotoinibitório porque o processo-chave da dissipação empregado em seu ambiente natural é mediado por sistemas bioquímicos e estruturais que suportam as altas radiações (Long et al., 1994). A sensibilidade à fotoinibição depende de muitos fatores como temperatura, luz, nutrientes e a variabilidade genética, para a aclimação do aparelho fotossintético (Kyle et al., 1987; Baker e Bowyer, 1994; Park et al., 1997; Marshall

et al., 2000). O uso da energia solar na fotossíntese vai depender da habilidade da planta em dissipar com segurança o excesso de energia (Demmig-Adams e Adams, 1996).

A saturação do aparelho fotossintético não é restrita a locais onde a incidência de radiação fotossinteticamente ativa é alta. Em plantas sujeitas a estresses abióticos, como extremos de temperatura, salinidade e deficiência hídrica, a capacidade de absorção dos centros de reação da fotossíntese é facilmente superada por níveis moderados de radiação fotossinteticamente ativa. O determinante na superação dos efeitos fotoinibitórios nessas condições é de caráter genético. Evidências mostram que variedades de feijoeiros respondem diferentemente às condições ambientais extremas (Carver e Nevo, 1990; Lynch et al., 1992; Joshi, 1997), provavelmente devido a distintas capacidades de proteção do aparelho fotossintético. Na videira, perdas diferenciais da atividade fotossintética e do rendimento quântico máximo foram observadas quando em condições elevadas de luz (Bertamini e Nedunchezian, 2003). E ainda, estudos comparativos revelaram que espécies diferentes têm tendências distintas de se tornarem fotoinibidas (Ögren e Rosenqvist, 1992).

Em videira, respostas fotoprotetoras são estudadas quase exclusivamente com apenas uma variedade, o que eleva a importância de estudos comparativos entre variedades.

A possibilidade de sucesso em um programa de melhoramento pode ser aumentada quando se conhecem as respostas fisiológicas das plantas à variação dos fatores ambientais (Gupta e O'Toole, 1986), pois os indivíduos de uma população de plantas normalmente distinguem-se em diversos caracteres, cuja variabilidade pode ser determinada por efeitos genéticos e ambientais (Bered et al., 2000).

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1. Material vegetal e localização

Os experimentos foram realizados no vinhedo da propriedade rural Tabuinha, situada no 3º distrito do município de São Fidélis, RJ. A área experimental se encontra na latitude de 21º30'58"S e longitude de 41º42'49,6"W.



Os ensaios foram realizados com as variedades Niagara Rosada e Romana (A1105), plantadas no em junho de 2006, por meio de mudas produzidas por enxertia de mesa sobre o porta-enxerto IAC-572. As plantas foram conduzidas

no sistema latada, espaçadas a 2,5 m entre linhas e 2 m entre plantas; e a irrigação foi realizada por meio de dois gotejadores por planta, espaçados a 0,50 m do caule. A irrigação foi realizada sempre que necessária, mas foi obrigatoriamente feita no dia anterior às mensurações fotossintéticas.

Foi realizada uma poda curta de formação, em junho de 2007, mantendo-se esporões com duas gemas. Essa poda tornou possível a colheita de uma pequena safra no início de outubro.

5.1.1. As cultivares estudadas

5.1.1.1. Niagara Rosada

Essa cultivar é resultado de uma mutação somática natural da 'Niagara Branca' (*Vitis labrusca* x *Vitis vinifera*), que surgiu no município de Louveira, SP, em 1933 (Sousa, 1996).

Uva rústica, de fácil cultivo, tolerante às doenças e pragas, muito produtiva e apreciada pelos consumidores brasileiros. Os cachos apresentam baixa resistência ao transporte e armazenamento, sendo compactos e variando de pequenos a médios. As bagas possuem coloração rosada, com polpa que se desprende facilmente da casca. Atualmente, é a cultivar mais plantada no Estado de São Paulo.

5.1.1.2. Romana (A 1105)

A videira 'Romana' (A 1105) é um clone híbrido obtido no programa de melhoramento da Universidade do Estado de Arkansas, nos Estados Unidos, mas não é cultivada nesta região devido à suscetibilidade à podridão-negra ("black-rot"). Teve origem no cruzamento Dunstan 200 x Lakemont (Sousa e Martins, 2002) e foi trazida para o Brasil em 1984, sendo registrada no Banco Ativo de Germoplasma de Uva da Embrapa Uva e Vinho, em Bento Gonçalves. Vem sendo cultivada por viticultores paulistas, ainda que em escala reduzida.

A planta é vigorosa e produtiva. Os cachos são de tamanho médio a grande (300 - 600 g), compactos e cônicos. As bagas são branco-esverdeadas, médias a grandes, tendo textura crocante e sem sementes (Pommer et al., 2003).

5.1.2. Porta-enxerto IAC 572 'Jales'

Obtido do cruzamento entre *V. caribaea* e *V. riparia* x *V. rupestris* 101-14 por Santos Neto, lançado em 1970. Vigoroso, apresenta bom desempenho tanto em solos argilosos como em arenosos. Suas folhas são resistentes às principais doenças. Seus ramos lignificam tardiamente e dificilmente perdem as folhas. As estacas apresentam ótimo enraizamento e pegamento. Vem sendo usado em todas as regiões do Estado de São Paulo e no Vale do Rio São Francisco, tendo sido, juntamente com o IAC 313, praticamente os dois únicos porta-enxertos usados nessa região para a viticultura de mesa. O seu enorme vigor tem sido o responsável por sua substituição em vinhedos de diversas regiões, uma vez que os viticultores não estão dispostos a testar práticas para controlá-lo (Pommer et al., 2003).

O experimento foi dividido em duas etapas:

1^o Identificação da folha fotossinteticamente madura:

Foram realizadas no dia 20/08/07 as análises de curvas da eficiência fotoquímica da fotossíntese e das trocas gasosas, a cada duas horas, a partir de 9h da manhã, em cinco folhas de idades diferentes em um ramo completamente exposto ao sol, sendo as posições das folhas 5, 6, 7, 8 e 9, do ápice para base do ramo.

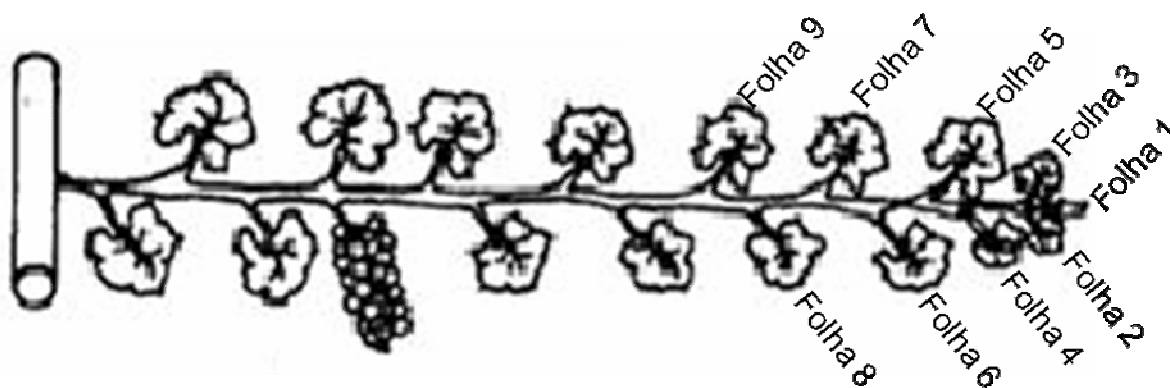


Figura 1: Esquema do ramo da videira com a posição das folhas analisadas, sendo: 5, 6, 7, 8 e 9, do ápice para base do ramo. Adaptado de Kliewer (1990).

Deve-se ressaltar que as avaliações realizadas durante este experimento, em Niagara Rosada e Romana, diferem em uma hora, devido ao tempo gasto com as leituras de trocas gasosas.

2^o Avaliação da eficiência fotoquímica e taxa fotossintética:

A partir da determinação da posição da folha no experimento anterior, foi realizada nova curva da eficiência fotoquímica da fotossíntese e das trocas gasosas ao longo do dia, no dia 25/08/07, por meio das medições das trocas gasosas e da fluorescência da clorofila *a*, sendo as medições realizadas a cada hora do dia, sempre na mesma folha, começando às 7h e terminando às 17h com o pôr-do-sol.

Depois da realização da curva da eficiência fotoquímica da fotossíntese e das trocas gasosas ao longo do dia, foi determinado, a partir dos resultados, um horário em que as plantas apresentavam uma menor eficiência fotoquímica e fotossintética e, então, foram realizadas as curvas de resposta à luz.

5.2. Trocas gasosas em folhas de videiras

As medições de trocas gasosas foram realizadas com um analisador de gás no infravermelho (IRGA), modelo LI-6200 (LICOR, USA), com área da câmara de 6 cm², volume de 250 mL e concentração de CO₂ do ar de 350 μmol m⁻² s⁻¹. Foram avaliadas as seguintes características: taxa fotossintética líquida (A_N), condutância estomática (g_s), concentração de CO₂ intracelular (C_i) e fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFF).

5.3. Avaliação da eficiência fotoquímica da fotossíntese

As características da fluorescência da clorofila *a* foram obtidas por meio de um fluorímetro de luz modulada, modelo MINI-PAM (Walz, Germany). As medições foram efetuadas após 30min de adaptação ao escuro utilizando-se pinças apropriadas (DLC-8) ao sensor do MINI-PAM (Walz, Germany). A fluorescência inicial foi obtida com luz modulada de baixa intensidade (< 0,1 μmol m⁻² s⁻¹), para não induzir efeito na fluorescência variável. A fluorescência máxima foi determinada com um pulso de luz saturante (6 000 μmol m⁻² s⁻¹) de 0,3s,

reproduzida na frequência de 600 Hz, ocasionando o fechamento de todos os centros de reação do PSII. Essa luz foi passada por um filtro ($\lambda < 600$ nm), tendo um fotodetector protegido por um outro filtro ($\lambda > 700$), para que o calor fosse refletido. A fluorescência variável (F_V) foi determinada pela diferença entre F_0 e F_M . Com os valores de F_V e F_M foi obtida a eficiência fotoquímica máxima (F_V/F_M).

Foi realizada ainda a curva de resposta à luz, a qual foi obtida com oito períodos consecutivos de iluminação de intensidade crescente que não excederam, no seu total, a dois minutos, evitando o excessivo aquecimento interno do MINI-PAM, o que poderia interferir nos resultados. Um pulso de luz saturante de 0,3s precedeu a curva de resposta à luz com a determinação de um primeiro rendimento na ausência de luz actínica, denominado rendimento quântico máximo (F_V/F_M). Após o primeiro pulso de luz saturante, a luz actínica foi ativada, aumentando, automaticamente, durante a realização da curva de resposta à luz, com as seguintes variações: 0, 114, 209, 324, 458, 698, 960, 1470 e 2152 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Cada período de iluminação durava 9,71s, ao final do qual era determinado o rendimento quântico efetivo do PS II [$\Delta F/F_M' = F_M' - (F/F_M')$]. Esse procedimento resultou num total de nove medições, sendo a primeira o rendimento quântico máximo (F_V/F_M); e as demais, obtidas na presença de luz, rendimentos quânticos efetivos do PSII [$\Delta F/F_M' = F_M' - (F/F_M')$]. Foram obtidos ainda a fluorescência inicial (F_0), a fluorescência máxima (F_M), o “quenching” fotoquímico: $qP = (F_M' - F)/(F_M' - F_0)$ e os “quenchings” não-fotoquímicos: $(qN) = (F_M - F_M')/(F_M - F_0)$, NPQ e a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR), que é calculada por meio do fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) e do rendimento quântico do PSII ($ETR = F_V/F_M \times FFF \times 0,5 \times 0,84$). A ETR é uma estimativa da taxa de transporte de elétrons não-cíclica da fotossíntese.

5.4. Análise estatística dos resultados

O delineamento experimental adotado foi o de blocos casualizados, com cinco repetições, sendo cada planta uma repetição, em arranjo fatorial, composto para cada experimento pelos fatores variedade, idade da folha e horário de amostragem.

Para o 1º experimento foram considerados os fatores variedade (2), idade da folha (5) e horários de amostragem (4). Para o 2º experimento foram

considerados os fatores variedade (2) e horários de amostragem (11) e, para as curvas em resposta à luz foram considerados os fatores variedade (2) e fluxo de fótons fotossintéticos (9).

Os graus de liberdade para os fatores isolados e suas interações foram desdobrados via comparações pelo erro padrão da média, fixando-se o fator variedade em relação aos demais fatores.

6. RESULTADOS

6.1. Identificação da folha fotossinteticamente madura

O estágio de desenvolvimento de uma planta, especialmente a idade das folhas, influencia diversos processos metabólicos. É sabido que as diferentes folhas de um ramo demonstram perfis distintos de fotossíntese. Diante disso, os experimentos foram iniciados com a determinação da folha fotossinteticamente madura, por meio das curvas da eficiência fotoquímica e taxa fotossintética das diferentes idades das folhas de Niagara Rosada e Romana. As análises foram realizadas em cinco idades das folhas do ramo (posições das folhas 5, 6, 7, 8 e 9, do ápice para base do ramo) (figura 1) para identificar a maturidade fotossintética das folhas. As folhas de 1 a 4 não foram utilizadas, pois ainda não apresentavam tamanho compatível com as medições de fotossíntese realizadas pelo IRGA (Modelo LI-6200, LICOR, NE, USA).

Na análise de variância, para a variável taxa fotossintética, houve efeito significativo para o fator variedade e para a interação variedade e idade da folha, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável condutância estomática, houve efeito significativo para os fatores variedade, idade da folha e horário; e houve significância para as interações variedade e idade da folha, variedade e horário, idade e horário, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável concentração interna de CO₂, houve efeito significativo para o fator horário e para a interação variedade e idade da folha, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a

variável rendimento quântico máximo, houve efeito significativo para os fatores variedade, idade da folha e horário; e houve significância para a interação variedade e idade da folha, a 5% de probabilidade pelo teste F.

Tabela 1: Resumo da análise de variância para as variáveis taxa fotossintética (A_N), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i) e rendimento quântico máximo (F_V/F_M)

Fontes de variação	Gl	Quadrados Médios			
		A_N	g_s	C_i	F_V/F_M
Repetição	4	2,257	0,007	845,937	0,001
Variedade (V)	1	526,695	0,641	1205,896	0,005
Idade (I)	4	9,225	0,005	694,111	0,010
Horário (H)	3	378,835	0,310	3783,313	0,014
VxI	4	26,792	0,013	1885,949	0,003
VxH	3	11,181	0,036	1012,832	0,001
IxH	12	4,145	0,004	182,889	0,001
VxIxH	12	4,755	0,003	289,352	0,001
Resíduo	156	4,658	0,002	512,791	0,001
CV %		34,727	23,568	8,277	3,426
Média		6,215	0,184	273,586	0,755

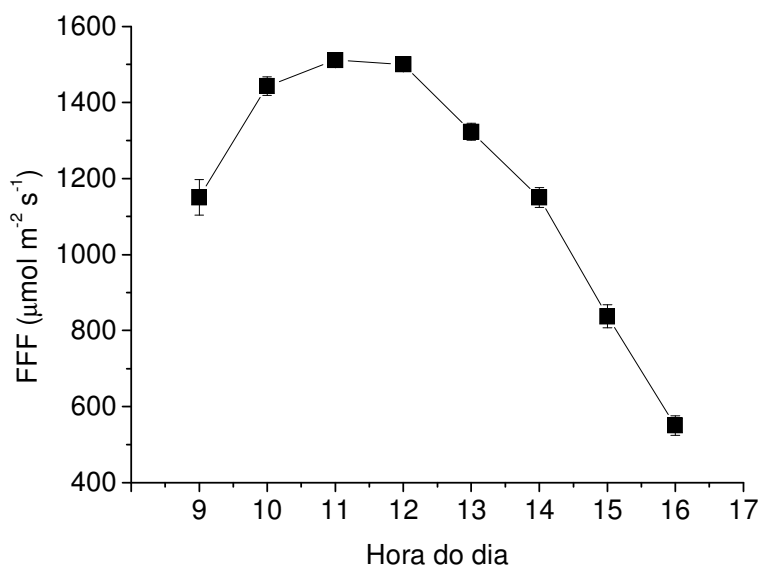
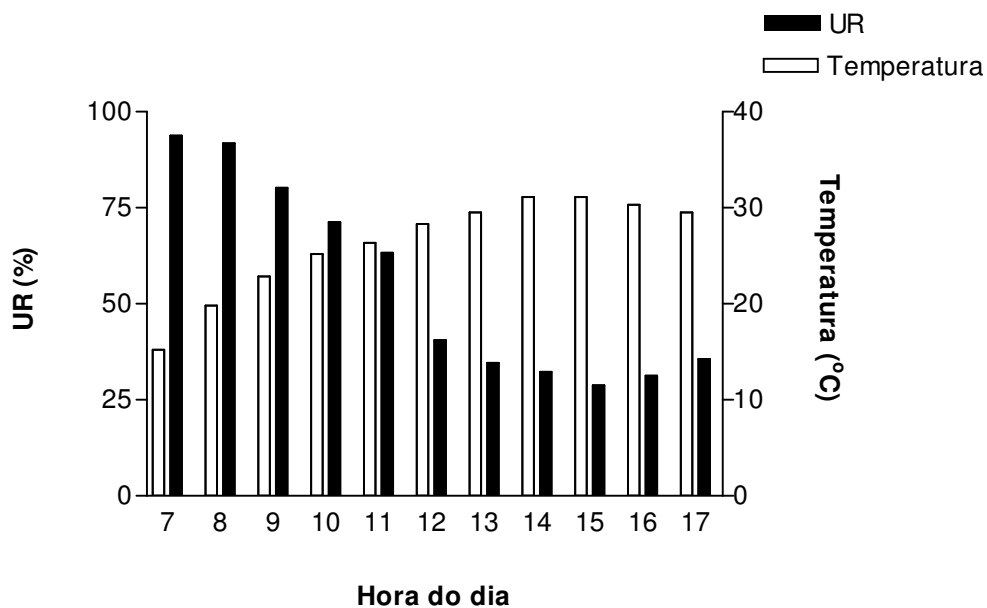


Figura 2: Temperatura e umidade relativa do ar e incidência de fluxo de fótons fotossintéticos (FFF), nas variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia.

Durante as mensurações de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*, as videiras usadas nos experimentos foram mantidas em solo plenamente irrigado. Os valores de umidade relativa do ar, temperatura e fluxo de fótons fotossintéticos referem-se a um dia típico de inverno na região Norte Fluminense. Percebe-se grande variação na UR do ar (Fig. 2), que alcança redução de 70% no período da tarde. A amplitude térmica foi de 21 °C durante o dia, independentemente da variedade estudada e das folhas ensaiadas. As maiores

temperaturas registradas à tarde superaram os 30 °C. A radiação luminosa atingiu cerca de 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ao meio-dia, mas teve queda de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ até as 16h.

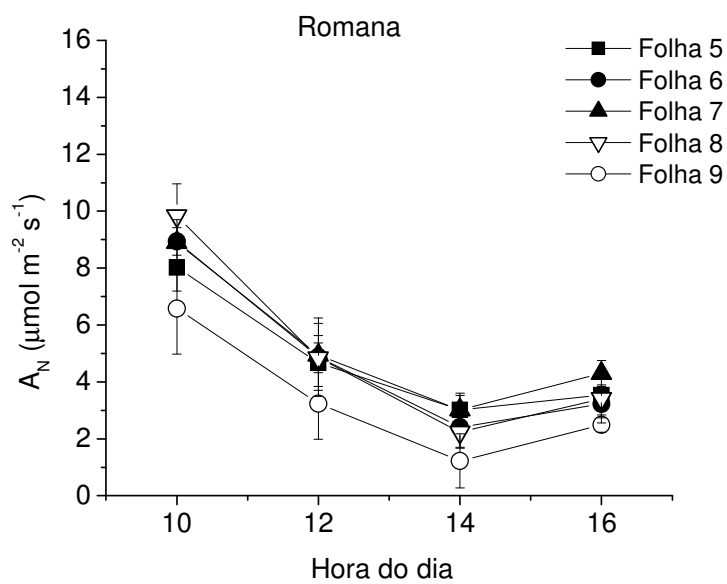
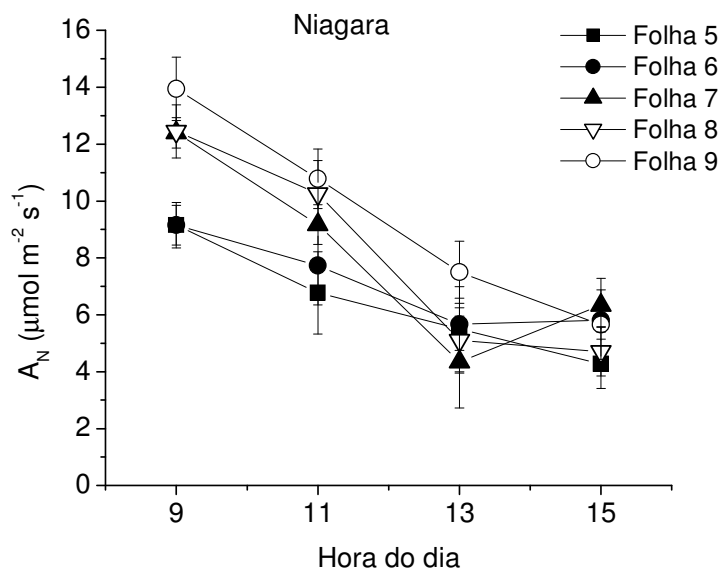


Figura 3, Cont.

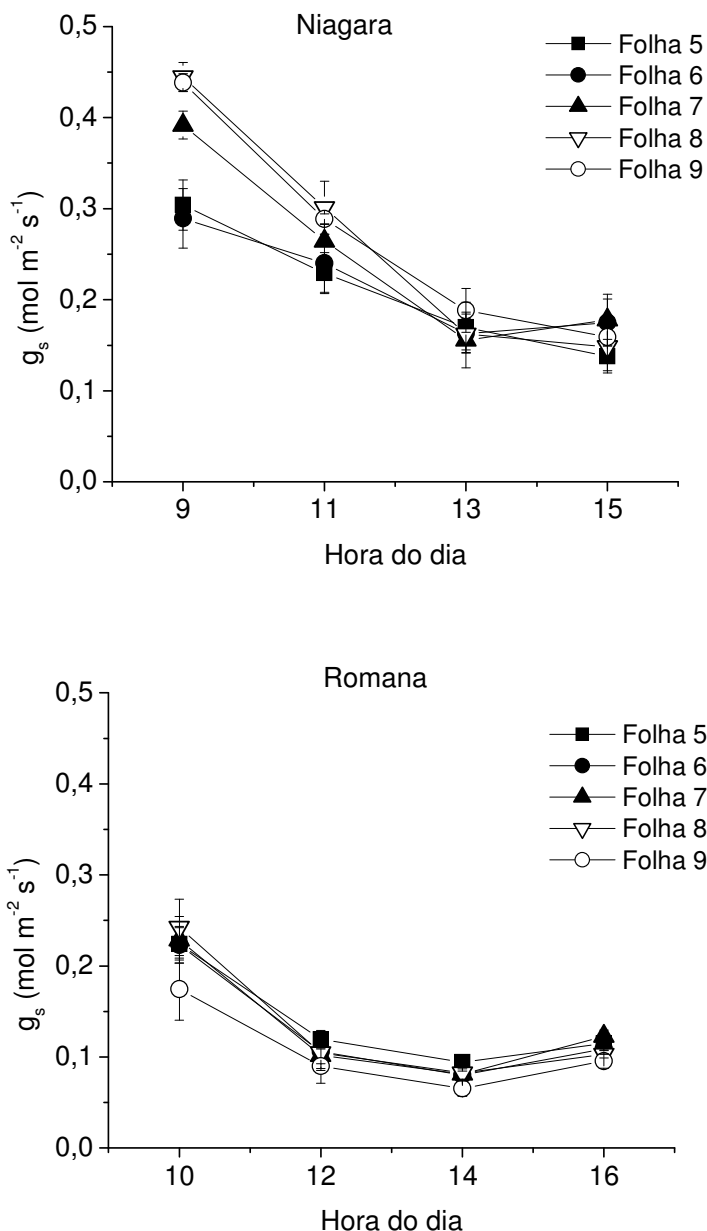


Figura 3: Taxa fotossintética (A_N) e condutância estomática (g_s) em diferentes folhas das variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia. Quanto menor o número da folha, mais próxima encontra-se do ápice caulinar.

Como mostrada na Figura 3, a assimilação do carbono foi reduzida significativamente com o passar do dia, concomitantemente com a redução da condutância estomática. Ambas as variáveis de trocas gasosas obtidas pelo IRGA não foram relacionadas com a curva de luz (FFF), obtida com o mesmo equipamento (Fig. 2).

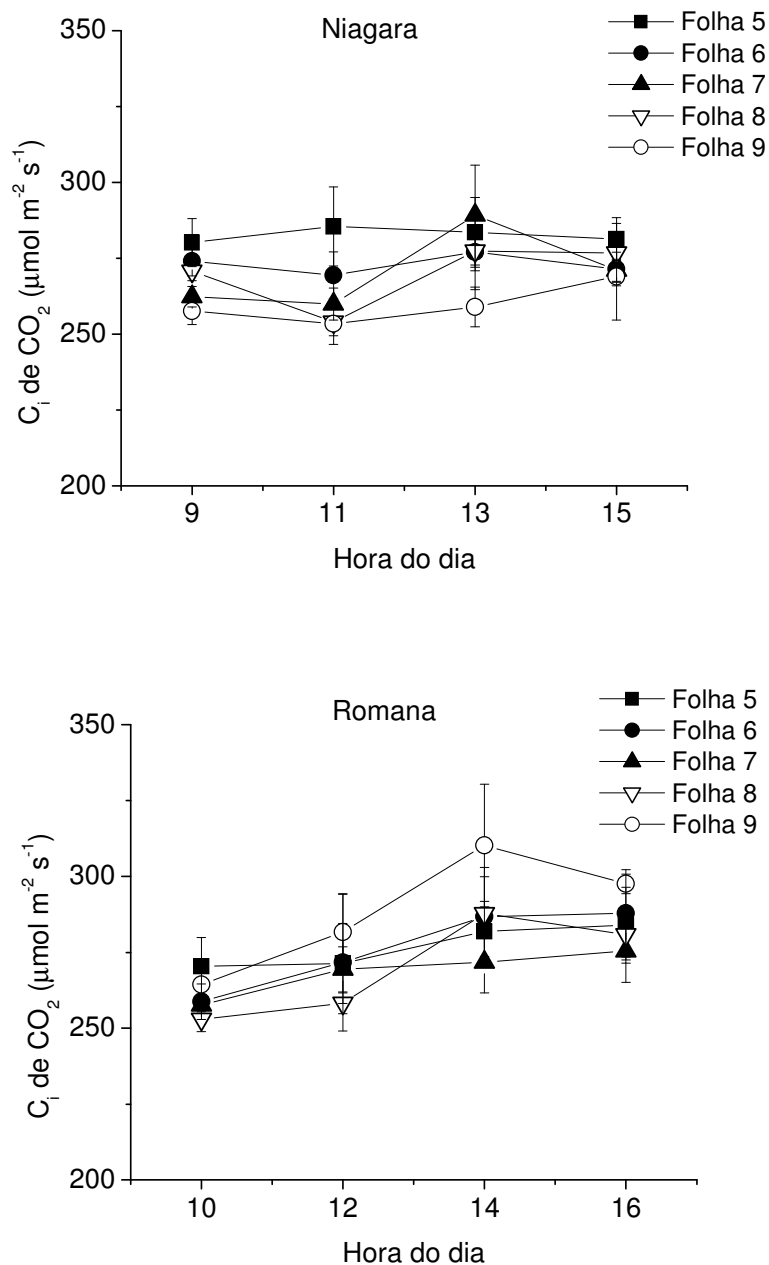


Figura 4: Concentração interna de CO₂ (C_i) em diferentes folhas das variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia. Quanto menor o número da folha, mais próxima encontra-se do ápice caulinar.

Os valores da concentração interna de CO₂ foram estáveis ao longo do dia para as diferentes idades das folhas das duas variedades, que obtiveram valores entre 250 e 290 μmol m⁻² s⁻¹ (Fig. 4).

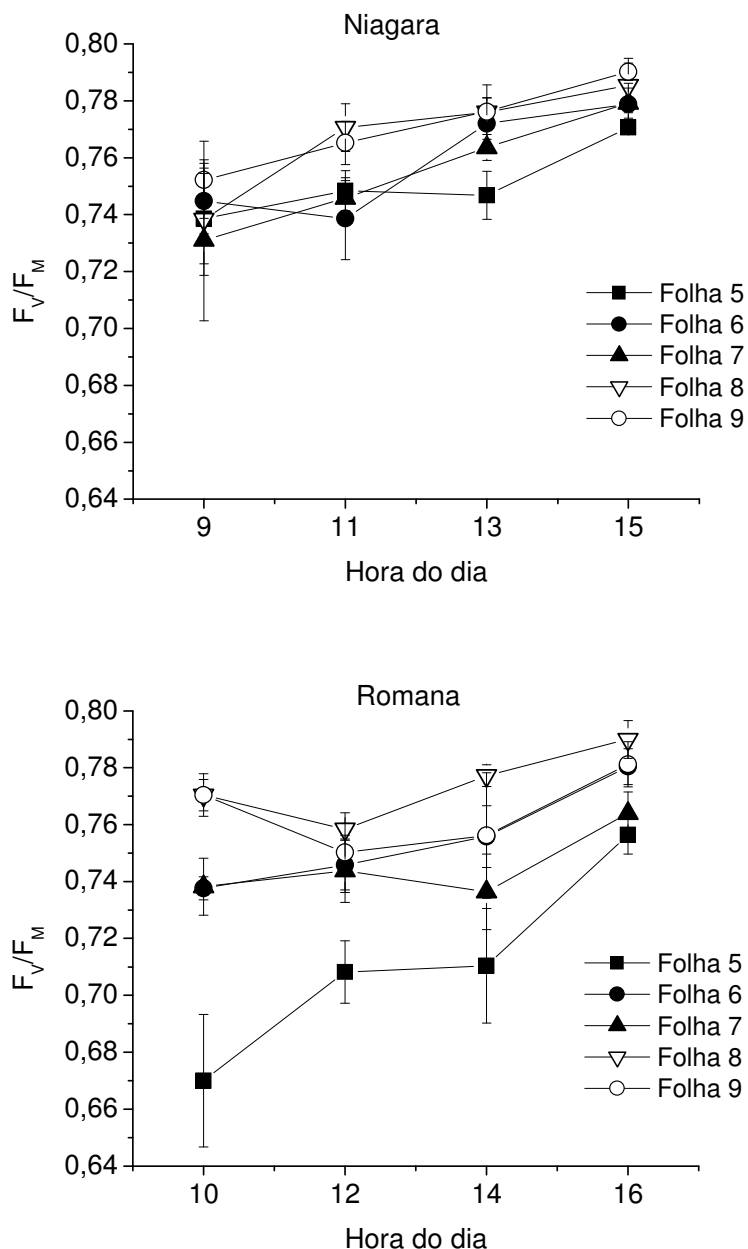


Figura 5: Valores de rendimento quântico máximo (F_V/F_M) em diferentes folhas das variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia. Quanto menor o número da folha, mais próxima encontra-se do ápice caulinar.

Independentemente das variedades, os valores de rendimento quântico máximo foram crescentes ao longo das horas, sendo que as folhas da Niagara Rosada foram mais semelhantes entre si e tiveram valores mais elevados quando comparados aos da Romana (Fig. 5). O F_V/F_M ou rendimento quântico máximo do PSII, em folhas saudáveis, não submetidas a estresses, pode variar de 0,75 a 0,85 (Bolhàr-Nordenkampf et al., 1989). Isto indica que, nas folhas mais jovens de

Romana, há algum tipo de redução na eficiência de conversão da energia luminosa em fotoquímica.

6.2. Avaliação da eficiência fotoquímica e taxa fotossintética ao longo do dia

Após a realização do experimento anterior e da verificação do comportamento das diferentes idades das folhas, optou-se pela folha 7 para à realização das análises de curvas de rendimento quântico e taxa fotossintética ao longo do dia, para caracterização das duas cultivares nas condições vigentes, na região Norte do estado do Rio de Janeiro.

Na análise de variância, para a variável taxa fotossintética, houve efeito significativo para os fatores variedade e horário como também para a interação variedade e horário, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável condutância estomática, houve efeito significativo para os fatores variedade e horário, e para a interação variedade e horário, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável concentração interna de CO₂, houve efeito significativo para o fator horário, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável rendimento quântico máximo, houve efeito significativo para os fatores variedade e horário, e houve significância para a interação variedade e horário, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável fluorescência inicial, houve efeito significativo para os fatores variedade e horário, e houve significância para a interação variedade e horário, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável fluorescência máxima, houve efeito significativo para os fatores variedade e horário, a 5% de probabilidade pelo teste F.

Tabela 2: Resumo da análise de variância para as variáveis taxa fotossintética (A_N), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO₂ (C_i), rendimento quântico máximo (F_V/F_M), fluorescência inicial (F_O) e fluorescência máxima (F_M)

Fontes de variação	Gl	Quadrados Médios					
		A_N	g_s	C_i	F_V/F_M	F_O	F_M
Repetição	4	4,555	0,013	31,166	0,004	744,741	111890,486
Variedade (V)	1	15,566	0,492	0,176	0,012	38840,809	66666,036
Horário (H)	10	95,181	0,587	4494,554	0,004	1351,896	38971,682
VxH	10	13,195	0,237	1368,615	0,002	1807,049	13715,976
Resíduo	84	3,688	0,011	802,719	0,001	453,765	9934,091
CV %		38,146	39,645	9,052	3,497	6,987	7,889
Média		5,035	0,265	313,002	0,756	304,882	1263,327

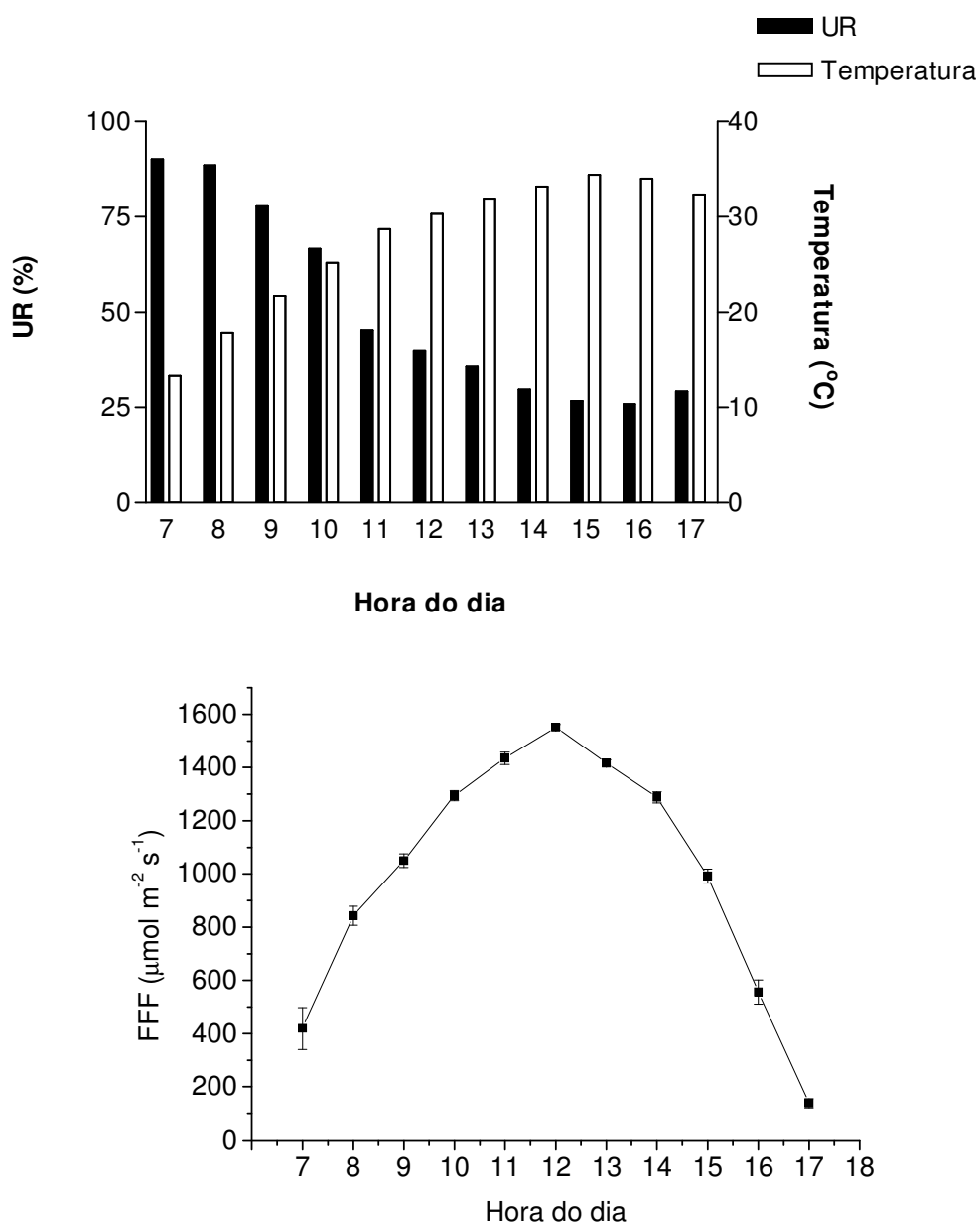


Figura 6: Temperatura do ar, umidade relativa e fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) incidentes nas variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia.

As condições ambientais de temperatura do ar e umidade relativa e FFF obtidas durante a execução das medidas de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* (Fig. 6) foram semelhantes ao primeiro dia de experimento (Fig. 2). A variação na UR do ar alcança redução de 70% no período da tarde, e a amplitude térmica foi de 15 °C durante o dia. O FFF alcançou variação de mais de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ao longo do dia, atingindo pico de aproximadamente 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ao meio-dia.

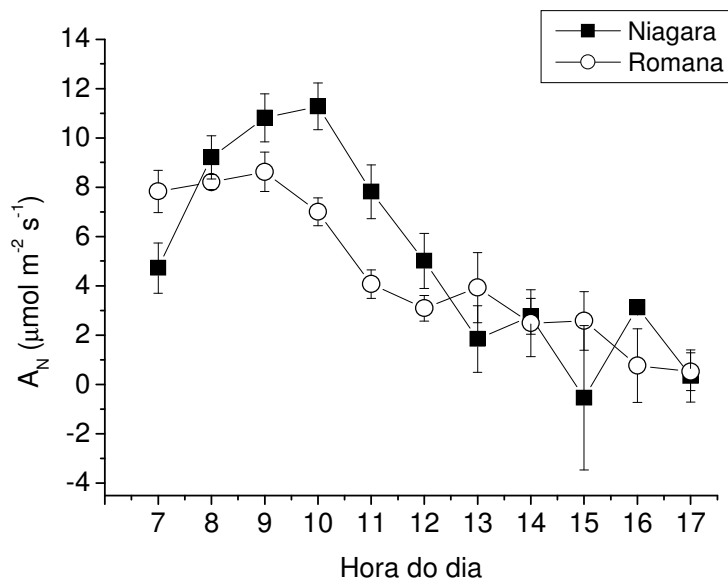


Figura 7: Taxa fotossintética (A_N) nas variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia.

Independentemente da variedade, a assimilação do carbono foi mais elevada durante a manhã (Fig. 7) e foi proporcional à condutância estomática (Fig. 8). A assimilação do carbono foi cerca de 65% mais elevada para Niagara Rosada durante o período da manhã em relação à da Romana. O ponto máximo de A_N para Romana ocorreu às 9h e, para a Niagara, às 10h, com valores em torno de 8 e 11 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente.

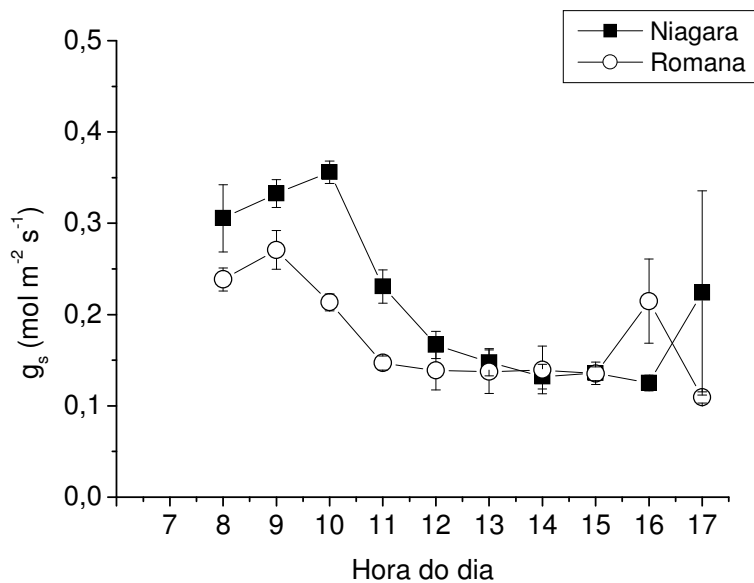


Figura 8: Condutância estomática (g_s) nas variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia.

Os maiores valores de condutância estomática foram verificados durante o período da manhã (8 às 11h), e estiveram mais elevados para a Niagara Rosada (Fig. 8). A estimativa da abertura estomática (g_s) teve picos nos valores de 0,38 e 0,28 para Niagara Rosada e Romana respectivamente, e seguiu até o fim do dia com comportamento similar à A_N (Fig. 7). O fechamento dos estômatos é provavelmente um dos principais mecanismos que limitam a fotossíntese.

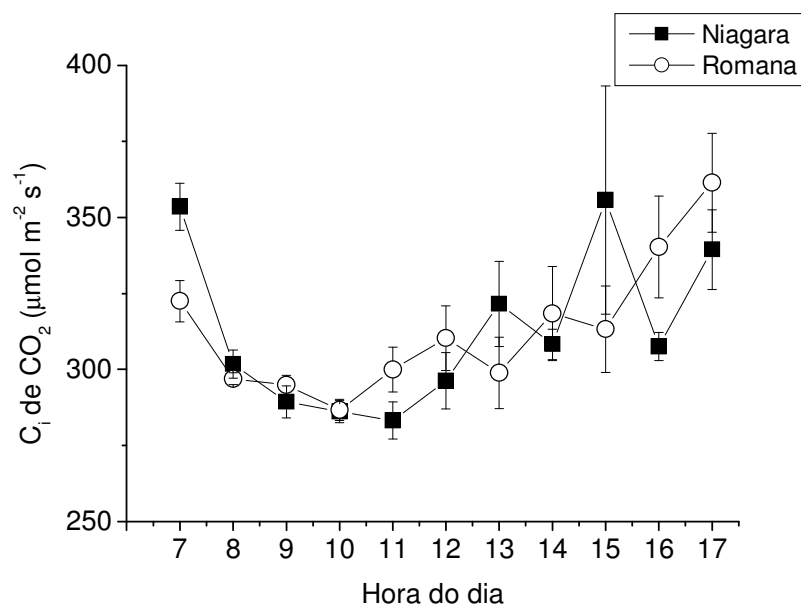


Figura 9: Concentração interna de CO₂ (C_i) nas variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia.

A concentração interna de CO₂ foi menor entre 8 e 11 horas (Fig. 9) e não houve diferença entre as variedades.

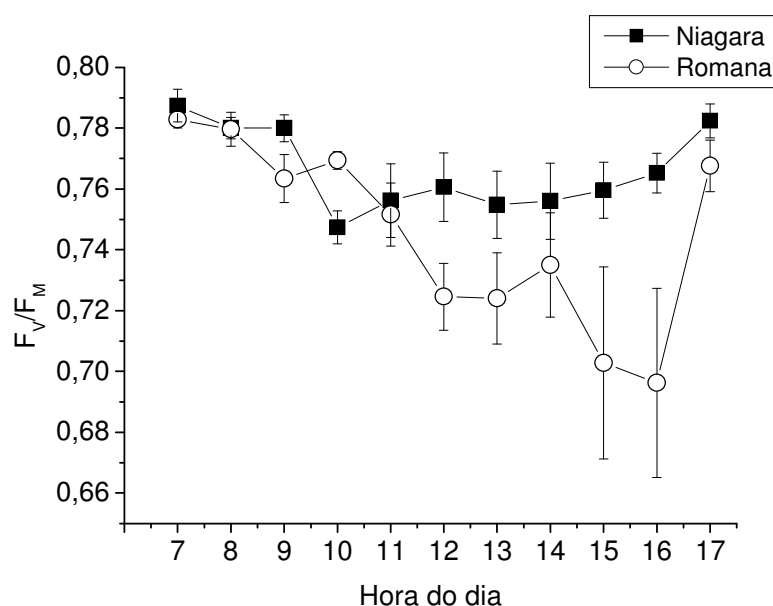


Figura 10: Rendimento quântico máximo (F_v/F_m) nas variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia.

O rendimento quântico máximo do PSII ao longo do dia foi mais estável para Niagara Rosada (Fig. 10). A diminuição desta variável para Romana ocorreu

a partir das 11h, horários de maiores temperaturas e FFF. Essa redução foi contornada ao final do dia com a diminuição da temperatura e do FFF. Esta queda está de acordo com a depressão da fotossíntese e de g_s para Romana.

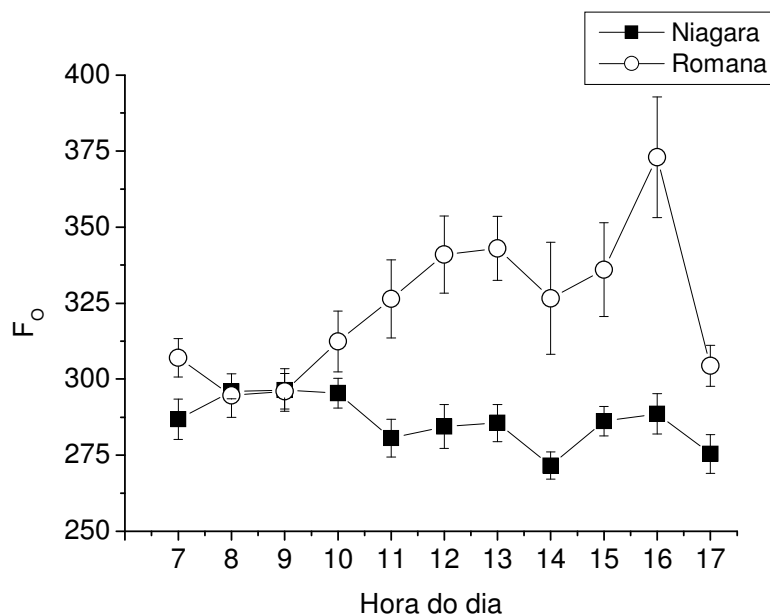


Figura 11: Fluorescência inicial (F_0) nas variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia.

Os valores da fluorescência inicial foram crescentes ao longo do dia para Romana, em que se observaram valores de 100 unidades a mais em relação à Niagara Rosada (Fig. 11), que se manteve estável.

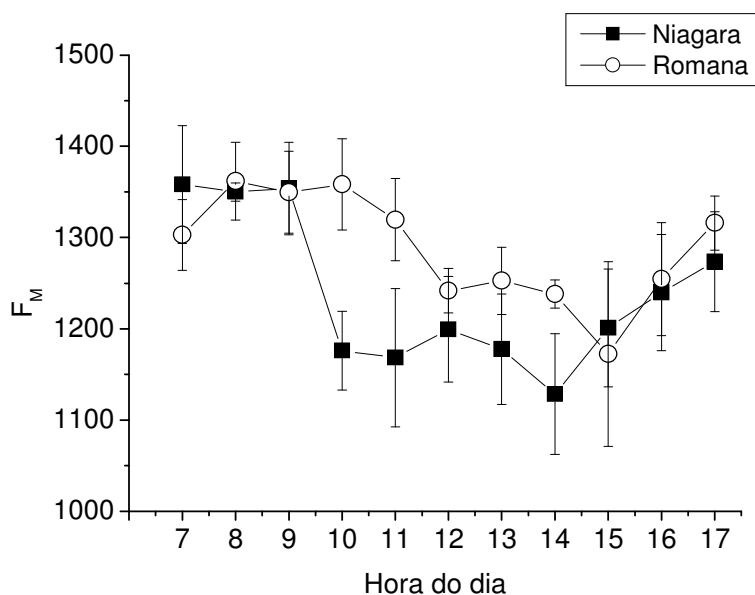


Figura 12: Fluorescência máxima (F_M) nas variedades Niagara Rosada e Romana, ao longo do dia.

Os valores da fluorescência máxima mantiveram uma mesma tendência ao longo do dia em ambas as variedades (Fig. 12). A queda de F_M no fim da manhã foi concomitante com a redução da taxa fotossintética e a condutância estomática. Porém, essa variável iniciou uma recuperação de sua eficiência no fim da tarde.

Após a realização das curvas de rendimento quântico e taxa fotossintética ao longo do dia, observou-se que, no horário de 15h, as plantas apresentavam um menor rendimento quântico e menor taxa fotossintética, indicando algum dano ou fotoinibição neste período. Assim, determinou-se esse horário para realização das curvas em resposta à luz.

Na análise de variância, para a variável rendimento quântico máximo, houve efeito significativo para o fator FFF e houve significância para a interação variedade e FFF, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável fluorescência inicial, houve efeito significativo para os fatores variedade e FFF, e houve significância para a interação variedade e FFF, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável fluorescência máxima, houve efeito significativo para os fatores variedade e FFF, e houve significância para a interação variedade e FFF, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável “quenching” fotoquímico, houve efeito significativo para os fatores variedade e FFF, a 5% de probabilidade pelo teste F. Nas variáveis “quenching” não-fotoquímico, para o qN houve efeito

significativo para os fatores variedade e FFF, e para a interação variedade e FFF; para o NPQ, houve efeito significativo para os fatores variedade e FFF, a 5% de probabilidade pelo teste F. Para a variável taxa de transporte de elétrons, houve efeito significativo para o fator FFF, a 5% de probabilidade pelo teste F.

Tabela 3: Resumo da análise de variância para as variáveis rendimento quântico máximo (F_V/F_M), fluorescência inicial (F_O) e fluorescência máxima (F_M), “quenchings” fotoquímico (qP), “quenchings” não fotoquímico (qN e NPQ) e taxa de transporte de elétrons (ETR)

Fontes de variação	GI	Quadrados Médios						
		F_V/F_M	F_O	F_M	qP	qN	NPQ	ETR
Repetição	4	0,003	180778,76	272976,57	0,006	0,047	0,646	210,67
Variedade (V)	1	0,003	3921681,88	9214080,10	0,376	0,271	1,399	370,881
FFF	8	0,571	217476,55	1752388,95	0,606	1,049	6,694	3021,947
VxFFF	8	0,002	53933,25	133180,82	0,007	0,007	0,049	28,294
Resíduo	68	0,001	21224,04	24275,48	0,006	0,004	0,058	95,279
CV %		10,759	24,27	15,96	17,145	12,193	23,211	24,8
Média		0,302	600,34	976,26	0,473	0,518	1,041	39,359

A curva em resposta à luz foi realizada com o aparelho MINIPAM, com oito intensidades crescentes de iluminação, por meio de um primeiro pulso de luz saturante, seguido dos demais pulsos crescentes com luz actínica. Isso tornou possível a obtenção de variáveis importantes para as duas variedades estudadas, como: F_O e $F_{O'}$, F_M e $F_{M'}$, F_V/F_M e $F_{V'}/F_{M'}$, qP, qN, NPQ e ETR.

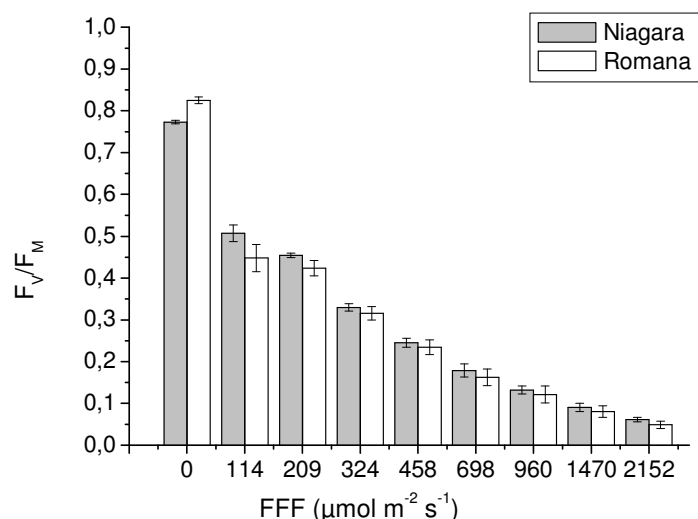


Figura 13: Rendimento quântico máximo (F_v/F_m) e efetivo (F_v'/F_m'), durante a curva em resposta à luz realizada com crescente fluxo de fótons fotossintéticos (FFF).

O rendimento quântico máximo do PSII foi mais elevado para Romana, mas os valores de ambas variedades ficaram acima de 0,75 (Fig. 13). Entretanto, os valores de rendimento quântico efetivo (F_v'/F_m') do PSII foram muito próximos para as duas variedades, com uma mesma tendência de queda com o aumento do FFF, pois os receptores de elétrons estavam todos ocupados.

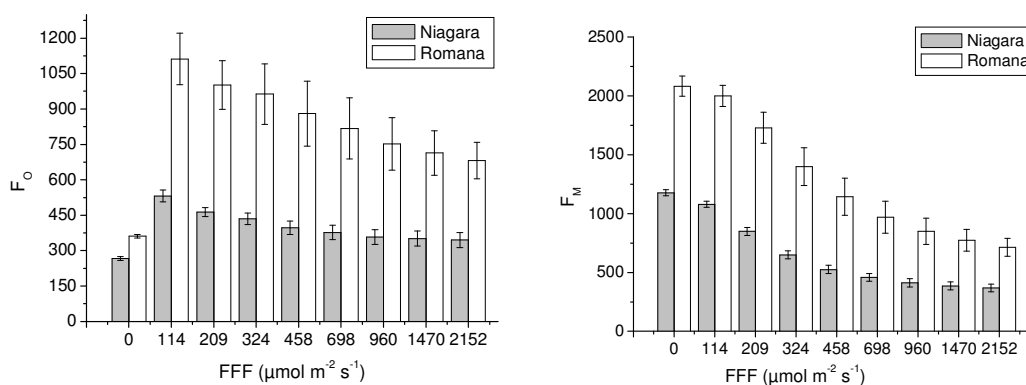


Figura 14: Valores de fluorescência inicial (F_o e F_o') e fluorescência máxima (F_m e F_m'), durante a curva em resposta à luz realizada com crescente fluxo de fótons fotossintéticos (FFF).

A fluorescência inicial e a fluorescência máxima decresceram com o aumento do FFF, sendo que os valores foram duas vezes mais elevados para

Romana, comparada a Niagara Rosada (Fig. 14). Os valores de F_0' e F_M' em Niagara Rosada decresceram mais discretamente do que os de Romana, e estabilizaram a partir de $458 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

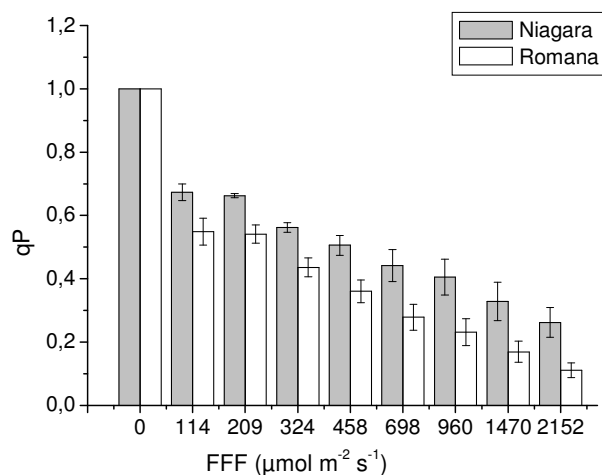


Figura 15: Valores do “quenching” fotoquímico (qP), durante a curva em resposta à luz realizada com crescente fluxo de fótons fotossintéticos (FFF).

A utilização da energia foi mais eficiente para a Niagara Rosada, devido aos valores do “quenching” fotoquímico superiores aos de Romana, durante a curva em resposta à luz (Fig. 15), com valores médios de 0,67 para Niagara e 0,54 para Romana, no primeiro pulso de luz.

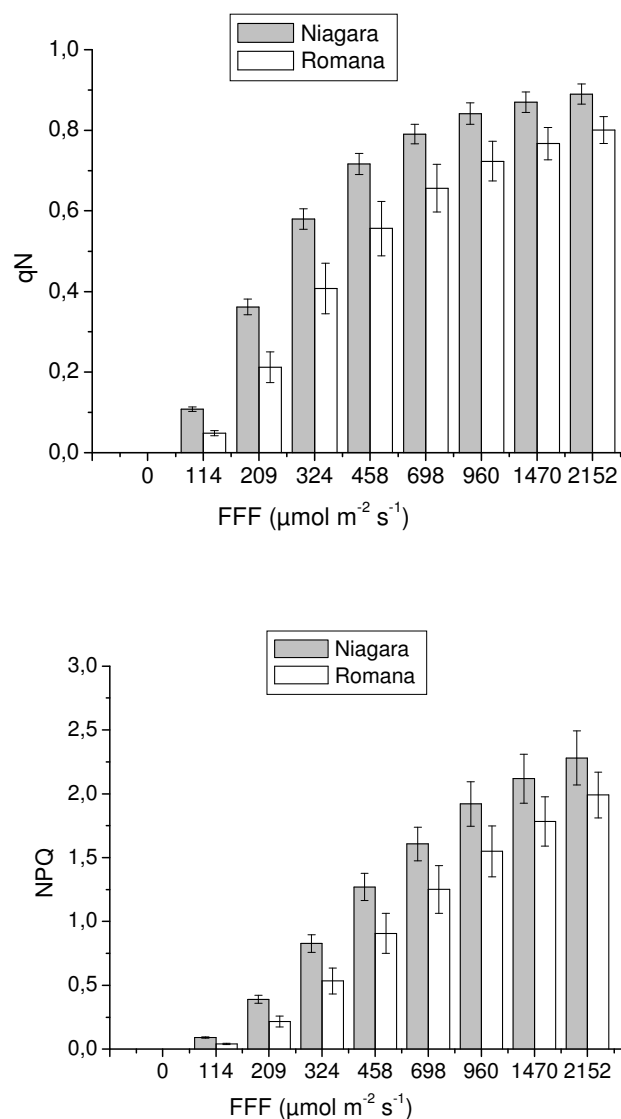


Figura 16: Valores dos “quenchings” não-fotoquímico (qN e NPQ), durante a curva em resposta à luz realizada com crescente fluxo de fótons fotossintéticos (FFF).

A dissipação do excesso de energia mensurado pelo “quenching” não-fotoquímico foi crescente durante todo o FFF, sendo mais elevada para a variedade Niagara Rosada em relação à Romana (Fig. 16).

A Niagara Rosada dissipou melhor a energia pela variável qN. No entanto, os valores de NPQ nos pulsos de luz mais elevados foram muito próximos para as duas variedades, mas nos pulsos mais baixos, a Niagara Rosada obteve os maiores.

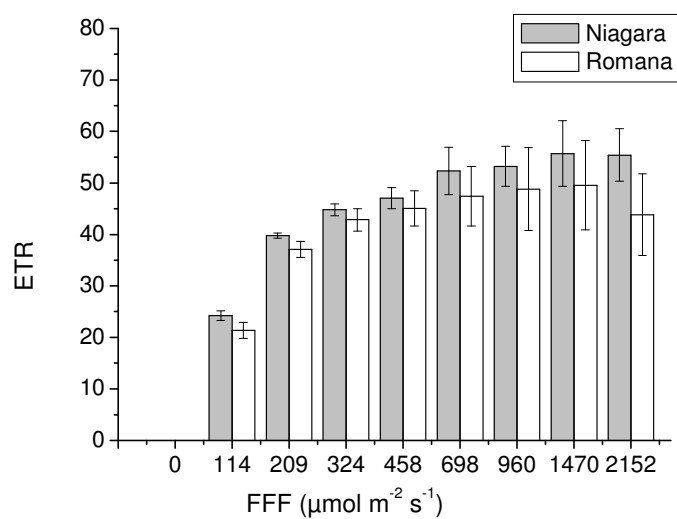


Figura 17: Taxa de transporte de elétrons (ETR), durante a curva em resposta à luz realizada com crescente fluxo de fótons fotossintéticos (FFF).

Os valores da taxa de transporte de elétrons mantiveram-se estáveis a partir de $209 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e não foram observadas diferenças entre as duas variedades (Fig. 17).

7. DISCUSSÃO

7.1. Identificação da folha fotossinteticamente madura

O estágio de desenvolvimento de uma planta, especialmente a idade das folhas, influencia sobremaneira diversos processos metabólicos. É sabido que as diferentes folhas de um ramo demonstram perfis distintos de fotossíntese, normalmente obedecendo a um padrão em que as folhas medianas mostram as maiores taxas fotossintéticas Bertamini e Nedunchezian (2002). Em contrapartida, folhas jovens não dispõem de um sistema fotossintético completo, devido ao crescimento celular ainda efetivo e folhas velhas já terem iniciado o processo de senescência, com degradação de parte do seu sistema metabólico. A identificação do perfil fotossintético em videira tem sido alvo de alguns estudos, normalmente em condições de clima temperado, como os de Schults et al. (1996), Bertamini e Nedunchezian (2003) e Bertamini e Nedunchezian (2004). Em regiões tropicais, estas avaliações são praticamente ausentes. Contando com isso, duas cultivares de videira, a Niagara Rosada e a Romana, foram testadas sob condições de saturação lumínica e, praticamente, não mostraram diferenças no perfil fotossintético. Diante disto, os experimentos foram iniciados com a determinação da folha fotossinteticamente madura, por meio das curvas da eficiência fotoquímica e taxa fotossintética das diferentes idades das folhas de Niagara Rosada e Romana.

O incompleto aparelho fotossintético das folhas mais jovens (5 e 6) de Niagara Rosada ocasionou a menor taxa fotossintética das folhas nos primeiros horários, principalmente pela menor utilização da luz incidente para a fixação de CO_2 , como descrito por Zufferey et al. (2000). Além do mais, folhas jovens possuem quantidades substancialmente menores de clorofilas por unidade de área em relação às folhas adultas (Bertamini e Nedunchezian, 2003 e 2004). O fato da luz absorvida pelas folhas jovens ser menor do que a de folhas maduras pode influenciar também nas diferentes taxas fotossintéticas observadas para as folhas de idades diferentes.

A taxa fotossintética mais elevada para Niagara Rosada foi similar aos altos valores de condutância estomática, o que leva a uma maior entrada de CO_2 nas células do mesofilo, mesmo que a concentração interna de CO_2 não tenha sofrido mudanças ao longo das horas. A concentração interna de CO_2 estável ao longo das análises pode ser atribuída à elevação de g_s e ao aumento de A_N , que ocasionaram maior entrada do CO_2 e utilização na assimilação do carbono. O posterior decréscimo proporcional da condutância estomática e assimilação do carbono resultaram na permanência deste gás a concentrações estáveis no mesofilo da folha, pois a assimilação do carbono foi limitada pela queda no FFF e aumento da temperatura. Além do mais, decréscimos significantes em C_i podem acarretar queda em A_N causada pela redução na concentração de CO_2 para atividade da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase-oxigenase (rubisco), entretanto, menores valores de C_i estimulam a abertura dos estômatos, possibilitando maior influxo de CO_2 para a cavidade subestomática (Raschke, 1979), o que tende a um equilíbrio entre consumo e entrada de CO_2 , mantendo C_i aproximadamente constante.

A exposição de folhas jovens e maduras às altas radiações induz diferentes alterações da atividade fotossintética, fato que está correlacionado ao rendimento quântico máximo (F_V/F_M). Reduções na eficiência potencial do PSII nas folhas de Romana em altas irradiações são, possivelmente, causadas por perda da proteína D1 do centro de reação do PSII, para folhas maduras, e uma proteína de 33 kDa do complexo de oxidação da molécula de água, para as folhas jovens, como previamente descrito por Bertamini e Nedunchezian (2003, 2004).

7.2. Avaliação da eficiência fotoquímica e taxa fotossintética ao longo do dia

As cultivares de videiras Niagara Rosada e Romana, testadas sob condições de saturação lumínica praticamente não mostraram diferenças no perfil fotossintético. Sendo assim, a primeira folha totalmente expandida, a folha da posição 7, de acordo com alguns autores (Constable e Rawson, 1980; Roper e Kennedy, 1986; Kliewer, 1990; Pimentel e Rossiello, 1995; Bertamini e Nedunchezian, 2003), seria a folha que possui taxa fotossintética máxima, sendo, então, a folha fotossinteticamente madura. Por isso, ela foi tomada para realização das curvas da eficiência fotoquímica e taxa fotossintética em ambas as variedades, ao longo de um dia, para observação do seu comportamento fisiológico.

Durante o período da manhã, as temperaturas são mais amenas, a umidade relativa é mais elevada e os FFF são mais reduzidos, comparados aos horários a partir de 12h, nessas condições, a fotossíntese foi mais elevada para as duas variedades. As altas temperaturas e a baixa umidade do ar ocorridas no período do meio-dia (Fig. 6) foram cruciais para o decréscimo na condutância estomática e intensificaram os efeitos das altas radiações luminosas, que ocasionaram a queda na fotossíntese e, ainda, podendo ter ocasionado danos ao PSII, caracterizando a ocorrência de fotoinibição, como sugerido por Nishiyama et al. (2006). A depressão da taxa fotossintética e da condutância estomática ao meio dia foi verificada em videiras, em condições naturais e bem irrigadas, por Correia et al. (1990). A estabilidade dos valores de A_N e g_s observada até o fim do dia ocorreu porque as plantas precisam de várias horas para recuperar suficientemente o PSII da depressão do meio dia.

A relação inversa de C_i com a g_s sugere que a queda da C_i , apesar da maior taxa de abertura estomática no início da manhã, pode estar relacionada à utilização do CO_2 na assimilação do carbono em relação ao influxo de CO_2 através do poro estomático, como descrito por Machado et al. (2005). A elevação de C_i à tarde sugere menor utilização deste gás pela Rubisco.

Todavia, outros fatores podem limitar bioquímica e fotoquimicamente o processo de assimilação de carbono em plantas. As alterações no metabolismo fotossintético provocam mudanças nas características dos sinais de fluorescência, os quais podem ser quantificados nas folhas. A fluorescência da clorofila *a* estima

a atividade do PSII, principalmente com a relação F_V/F_M , a qual decresceu à tarde para Romana, indicando inibição da atividade fotoquímica, o que leva à fotoinibição, pela perda da atividade do PSII em folhas sob altas radiações (Demmig-Adams e Adams, 1992; Iacono et al., 1995; Morales et al., 2000; Bertamini e Nedunchezian, 2004). Esta queda está de acordo com a depressão da fotossíntese e de g_s para Romana. O rendimento quântico máximo do PSII de Niagara Rosada, ao longo do dia, foi mais estável e manteve os valores acima de 0,75 durante todo o dia, indicando que o seu sistema de dissipação foi mais eficiente do que o da Romana, que sofreu maior decréscimo na fotossíntese e na variável F_V/F_M . Isso sugere que a queda na fotossíntese da Niagara Rosada deveu-se ao fechamento estomático e não ao decréscimo na eficiência do PSII.

O decréscimo de F_V/F_M observado para Romana está de acordo com o aumento de F_0 , que reflete a destruição do centro de reação do PSII ou o impedimento na transferência de energia para o centro de reação do PSII, pela dissociação do LHCII do centro de reação do PSII (Bolhàr-Noderkampf et al., 1989; Bertamini e Nedunchezian, 2003; Baker e Rosenqvist, 2004; Guidi et al., 2006), sinalizando o início dos danos para o PSII. Este aumento é dependente das condições estruturais que afetam a probabilidade da transferência de energia entre os pigmentos da antena coletora de luz e o centro de reação do PSII (Krause e Weis, 1984).

O decréscimo no rendimento quântico máximo da Romana está ainda de acordo com o decréscimo na F_M , estando relacionado à perda da atividade do PSII causado pelas mudanças conformacionais nas proteínas D1 e D2 (De Las Rivas e Barber, 1997), alterando as propriedades dos aceptores de elétrons do PSII (Andréasson et al., 1995, Rova et al., 1998). Outros fatores associados ao decréscimo da F_M podem ser a migração dos centros de reação do PSII destruídos para as regiões não-empilhadas do tilacóide, tornando-os menos fluorescentes, e uma aceleração na transferência de energia para o PSI não-fluorescente (Yamane et al., 1997). Outrossim, o decréscimo de F_M pode estar ligado a danos no complexo de liberação de oxigênio, no passo de oxidação da molécula de água (Nash et al., 1985; Enami et al., 1994). Esta variável iniciou uma recuperação de sua eficiência no fim da tarde, o que demonstra uma pronta recuperação funcional do aparelho fotossintético em ambas as cultivares.

Na parte da tarde, observou-se a ocorrência de menores valores de assimilação fotossintética e rendimento quântico para as variedades analisadas, e, por isso, foi escolhido o horário de 15h para realização de análises mais detalhadas para a observação do papel dos “quenchings”.

As curvas das características da fluorescência da clorofila *a* realizadas em resposta ao fluxo de fótons fotossintéticos, nas variedades estudadas, segundo Costa (2001), fornecem informações relevantes do padrão de resposta da fotossíntese e do desempenho do PSII. Ela pode, não somente acessar a capacidade fotossintética presente, mas a atividade potencial sob uma larga escala de ambientes de intensidade de luz (Ralph e Gademann, 2005).

Com o aumento da intensidade de luz, o declínio no rendimento quântico efetivo (F_V'/F_M') nas variedades indicou redução do potencial de eficiência do PSII, quando os receptores de elétrons estavam todos reduzidos. O principal fator determinante desta eficiência é a habilidade com que os elétrons são removidos da quinona receptora do PSII, que é diretamente relacionado com a taxa de consumo dos produtos do transporte fotossintético de elétrons (ATP e NADPH), e a principal causa do declínio é o decréscimo da F_M' e aumento na F_0' .

Na variedade Romana, o aumento do F_0' , como já foi dito, pode ser um indicativo do impedimento na transferência de energia para o centro de reação do PSII, pela dissociação do LHC II do centro de reação do PSII (Bolhàr-Noderkampf et al., 1989; Bertamini e Nedunchezian, 2003; Guidi et al., 2006). A F_0 compreende a emissão de fluorescência quando todo o centro de reação está aberto, no estado oxidado, e o qP é igual a 1. Com luz actínica suficientemente forte, o F_M é atingido e, se Q_A tornar-se completamente reduzida, o qP é igual a zero.

Após a aplicação de um pulso de luz saturante ($6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), o valor de F_M não mais retorna ao valor máximo, mesmo com a aplicação de novos pulsos, provocando, então, a redução seqüencial do qP e um aumento no qN e NPQ, como podemos observar nas Fig. 15 e 16. Os “quenchings” fotoquímico (qP) e os não-fotoquímicos (qN e NQP) descrevem a influência relativa na via de dissipação de energia. Com o aumento da radiação, mais elétrons se acumulam no lado aceptor do PSII e há um aumento relativo nos “quenchings” não-fotoquímicos (Ralph e Gademann, 2005).

A variável qP indica a porcentagem de energia dirigida para a fotossíntese, demonstrando a habilidade do PSII na utilização da energia luminosa para a redução do $NADP^+$ (Genty et al., 1989). No início da curva de luz, no primeiro pulso de luz saturante, quinona A (Q_A) está completamente oxidada e qP atinge o seu valor máximo, para as duas variedades. A diminuição do qP , ao longo do aumento do FFF para as duas variedades, parece indicar uma redução da capacidade de reoxidar a Q_A , fazendo com que menos energia chegue para a fotossíntese e, assim, resultando em um aumento do qN (Havaux, 1993). Os menores valores de qP observados para Romana podem estar associados ao alto valor da fluorescência inicial, ou seja, a maior parte da energia já foi dissipada no LHCII, antes mesmo de atingir o centro de reação do PSII (Costa, 2001).

O aumento de qN pode indicar um baixo consumo de ATP e baixa disponibilidade de NADPH para o ciclo de Calvin, resultando em um aumento na energização da membrana tilacoidal (Krause e Weis, 1984; Bolhàr-Nordenkampf et al., 1989), podendo levar à saturação dos carreadores de elétrons. Os baixos valores de qN na Romana podem ser associados aos altos valores de F_0 e F_M que, possivelmente, impediram a criação de um gradiente de prótons, necessários para a dissipação não-fotoquímica da energia de excitação.

A variável NQP é um bom indicador do fluxo de energia como calor. Seu aumento pode ocorrer como resultado do processo de proteção do dano foto-induzido na folha (Maxwell e Johnson, 2000). Alguns pesquisadores demonstraram que NPQ está intimamente associado com a determinação da dissipação do calor através do ciclo das xantofilas (Flexas et al., 1999; Chen e Cheng, 2003; Jiang et al., 2005), protegendo as folhas dos danos decorrentes do excesso de excitação das clorofilas. De fato, os maiores valores dos “quenchigs” indicaram uma maior eficiência da variedade Niagara Rosada em utilizar e dissipar a energia que foi capturada pela molécula de clorofila *a*, mostrando assim um sistema fotoprotetor mais eficiente, resultando em uma maior taxa fotossintética e maior F_V/F_M nos experimentos anteriores (Fig. 10 e 12).

A ETR aumenta com o incremento da luz até o ponto em que o aumento na luz não corresponde mais a acréscimos em ETR, como observamos na Fig. 17, devido à saturação dos carreadores de elétrons, ocasionada pelos altos valores de F_0 e F_M na Romana e pelo alto qN em Niagara Rosada. Mohammed et al. (1995) sugerem que a inclinação desta curva representa um rendimento quântico

ótimo e, em altos FFF, representa a limitação do fluxo de elétrons fotossintéticos passando através do PSII. A tendência da curva de ETR sugere que as taxas fotossintéticas tenham se reduzido concomitantemente com o transporte de elétrons para as duas variedades.

8. CONCLUSÕES

As análises das diferentes idades das folhas não apresentaram diferenças, sendo a primeira folha expandida a mais indicada à realização de análises fotossintéticas.

Durante o decorrer do dia, no horário de 15h, ocorreram baixos valores de taxa fotossintética e rendimento quântico para as variedades analisadas, indicando a possibilidade de ocorrência de danos iniciais ao PSII nas folhas das cultivares, no entanto, não se observou comprometimento das plantas ao final do dia.

A variedade Niagara Rosada mostrou-se mais eficiente na utilização e na dissipação da radiação luminosa comparada à variedade Romana, o que sugere maior adaptação às condições climáticas da região, podendo manter taxas fotossintéticas mais elevadas, com maior relação F_V/F_M .

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque, T.C.S., Albuquerque, J.S.A. (1982) *Comportamento de dez cultivares de videira na região do sub-médio São Francisco*. Petrolina, EMBRAPA – CPATSA, 20p. (Documento 12).
- Andréasson, L-E., Vass, I., Styring, S. (1995) Ca²⁺ depletion modifies the electron transfer on the both donor and acceptor sides in photosystem II from spinach. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1230:155-164.
- Aro, E-M., Virgin, I., Andersson, B., (1993) Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim. biophys. Acta*, 1143:113-134.
- Baker, N.R., Bowyer, J.R. (1994) Photoinhibition of photosynthesis. *Bios Scientific Publishers, Oxford, UK*, 471p.
- Baker, N.R., Rosenqvist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 1-15.
- Bered, F., Carvalho, F.I.F., Barbosa Neto, J.F. (2000) Variabilidade genética em trigo. *Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento*, 14:22-25.
- Bertamini, M., Nedunchezian, N., (2002) Leaf age effects on chlorophyll, rubisco, photosynthetic electron transport activities and thylakoid membrane protein in field grown grapevine leaves. *Journal of Plant Physiology*, 159:799-803.
- Bertamini, M., Nedunchezian, N. (2003) Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Science*, 164:635-644.

- Bertamini, M., Nedunchezian, N. (2004) Photoinhibition and recovery of photosystem 2 in grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves grown under field conditions. *Photosynthetica*, 41 (4):611-617.
- Bjorkman, O., Powles, S.B. (1984) Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta*, 161:490-504.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Long, S.P., Baker, N.R., Öquist, G., Shureiber, U., Lechner, E.G. (1989) Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional ecology*, 3:497-514.
- Brasil (1997) Ministério da Agricultura e de Abastecimento. Secretaria Executiva. *Programa de apoio e desenvolvimento da fruticultura irrigada do Nordeste*. Brasília: Embrapa – SPI, 148p.
- Carver, B.R., Nevo, E. (1990) Genetic diversity of photosynthetic characters in native populations of *Triticum dicoccoides*. *Photos. Res.* 25:119-128.
- Catský, J., Sesták, Z. (1997) Photosynthesis during leaf development. In: Pessaraki, M. (ed.) *Handbook of photosynthesis*. New York: Marcel Dekker, p. 633-660.
- Chaves, M.M., Harley, P.C., Tenhunen, J.D., Lange, O.L. (1987) Gas exchange studies in two Portuguese grapevine cultivars. *Physiol. Plant*, 70:639-647.
- Chen, L-S., Cheng, L. (2003) Both xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and the antioxidant system are up-regulated in grape (*Vitis labrusca* L. cv. Concord) leaves in response to N limitation. *Journal of Experimental Botany*, 54 (390):2165-2175.
- Constable, G.A., Rawson, H.M. (1980) Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton. *Australian Journal Plant Physiology*, 7:89-100.
- Correia, M.J., Chaves, M.M., Pereira, J.S. (1990) Afternoon depression in photosynthesis in grapevine leaves – evidence for a high light stress effect. *Journal of Experimental Botany*, 41:417-426.
- Costa, E.S. (2001) *Avaliação de genótipos de feijão (Phaseolus vulgaris L. e Vigna unguiculata L. Walp) submetidos à temperatura supra-ótima: uma abordagem fotoquímica*. Tese (Mestrado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes-RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, 60p.

- De Las Rivas, J., Barber, J. (1997) Structure and thermal stability of photosystem II reaction centers studied by infrared spectroscopy. *Biochemistry*, 36:8897-8903.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Reviews Plant Physiology Plant Molecular Biology*, 43:599–626.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1 (1):21-26.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W., Winter, K., Meyer, A., Schreiber, U., Pereira, J.S., Kruger, A., Czygan, F-C., Lange, O.L. (1989) Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O₂ evolution, photosynthetic capacity, and carotenoid composition during the midday depression of net CO₂ uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. *Planta*, 177:377-387.
- During, H. (1991) Determination of the photosynthetic capacity of grapevine leaves. *Vitis*, 30:49-56.
- Enami, I., Kitamura, M., Tomo, T., Isokawa, Y., Ohta, H., Katch, S. (1994) Is the primary cause of thermal inactivation of oxygen evolution in spinach PS II membranes release of the extrinsic 33 kDa protein or of Mn? *Biochim. Biophys. Acta*, 1186:52-58.
- Escalona, J.M., Flexas, J., Bota, J., Medrano, H. (2003) Distribution of leaf photosynthesis and transpiration within grapevine canopies under different conditions. *Vitis*, 42 (2):57-64.
- Flexas, J., Escalona, J.M., Medrano, H. (1999) Water stress induces different levels of photosynthesis electron transport rate regulation in grapevines. *Plant, Cell and Environment*, 22:39-48.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta*, 990:87-92.
- Gilmore, A.M., Govindjee (1999) How higher plants respond to excess light: Energy dissipation in photosystem II. In: Singhal, G.S., Renger, G., Sopory, S.K., Irrgang, K.-D., Govindjee (eds.) *Concepts in Photobiology*. p. 513-548.
- Giovannini, E. (1999) *Produção de uvas para vinho, suco e mesa*. Porto Alegre: Renascença, 364p.

- Guidi, L., Degl'Innocenti, E., Fambrini, M., Pugliesi, C., Soldatini, G.F. (2006) Gas exchange analysis and chlorophyll a fluorescence in cotyledons of the xan1 sunflower mutant with defects in light energy utilization. *Environmental and Experimental Botany*, 56:182–189.
- Guimarães, J.C., Moreno, D., Hespanhol-Viana, L., Ribeiro, L.S., Bressan-Smith, R. (2006) Qualidade de uva de mesa produzidas no norte do Estado do Rio de Janeiro. *Anais do XIX Congresso Brasileiro de Fruticultura*, Cabo Frio, v. 1. p. 1.
- Gunes, A., Soylemezoglu, G., Inal, A., Bagci, E.G., Coban, S., Sahin, O. (2006) Antioxidant and stomatal responses of grapevine (*Vitis vinifera* L.) to boron toxicity. *Scientia Horticulturae*, 110: 279–284.
- Gupta, P.C., O' Toole, J.C. (1986) *Upland rice, a global perspective*. International Rice Research Institute, Philippines, 360p.
- Havaux, M. (1993) Rapid photosynthetic adaptation to heat stress triggered in potato leaves by moderately elevated temperatures. *Plant, Cell and Environment*, 16:461–467.
- Havaux, M., Niyogi, K.K. (1999) The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 96:8762–8767.
- Hendrickson, L., Förster, B., Furbank, R.T., Chow, W.S. (2004) Processes contributing to photoprotection of grapevine leaves illuminated at low temperature. *Physiologia Plantarum*, 121 (2):272-281.
- Iacono, F., Bertamini, M., Scienza, A., Coombe, A.M. (1995) Differential effects of canopy manipulation and shading of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. Leaf gas exchange, photosynthetic electron transport rate and sugar accumulation in berries. *Vitis*, 34:201-206.
- IBGE (2008) SIDRA - Sistema IBGE de Recuperação Automática - Banco de dados agregados;
<http://www.sidra.ibge.gov.br/bda/tabela/listabl.asp?z=t&o=2&i=P&e=l&c=1613> em 21/07/2008.
- Jiang, C-D., Li, P-M., Gao, H-Y., Zou, Q., Jiang, G-M., Li, L-H. (2005) Enhanced photoprotection at the early stages of leaf expansion in field-grown soybean plants. *Plant Science*, 168:911–919.

- Joshi, A.K. (1997) Genetic factors affecting photosynthesis. *In*: Pessaraki, M. (ed.) *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker, Inc., p. 751-767.
- Kliwer, W.M. (1990) *Fisiologia da videira: como produz açúcar uma videira?* Tradução de Celso V. Pommer e Ilene R. S. Passos. Campinas, Instituto Agrônomo, Documentos IAC – 20, 20p.
- Krause, G.H., Weis, E. (1984) Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynthesis Research*, 5:139-157.
- Krause, G.H., Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Biology*, 42:313-349.
- Kyle, D.J., Osmond, C.B., Arntzen, C.J. (1987) *Photoinhibition*. New York: Elsevier Science Publishing Co. v. 9.
- Llorent, A. (1992) Nuevas variedades de uva de mesa: su comportamiento y manejo cultural. *Anales Jornadas Latinoamericanas de Viticultura y Enología*. “Uvas y vinos del V Centenario”, Uruguay, v. 1, p. 1-9.
- Long, S.P., Humphries, S., Falkowski, P.G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *An Rev. Plant Phys. Plant Mol. Bio.* 45:633–662.
- Lynch, J., Gonzáles, A., Tohme, J.M., Garcia, J.A. (1992) Variation in characters related to leaf photosynthesis in wild bean populations. *Crop Science*, 32:633-640.
- Machado, E.C., Schmidt, P.T., Medina, C.L., Ribeiro, R.V. (2005) Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, 40 (12):1161-1170.
- Marshall, H.L., Geider, R.J., Flynn, K.J., (2000) A mechanistic model of photoinhibition. *N Phytol.* 145:347–359.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence -- a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51:659-668.
- Medrano, H., Bota, J., Abadía, A., Sampol, B., Escalona, J.M., Flexas, J. (2002) Effects of drought on light-energy dissipation mechanisms in high-light-acclimated, field-grown grapevine. *Functional Plant Biology*, 29 (10):1197–1207.
- Mello, L.M.R. (2005) Produção e comercialização de uvas e vinhos: Panorama 2004. EMBRAPA, Artigo técnico; <http://www.cnpuv.embrapa.br/> em junho de 2007.

- Mello, L.M.R. (2007) Vitivinicultura Brasileira: Panorama 2006. EMBRAPA, Artigo técnico; <http://www.cnpuv.embrapa.br/> em março de 2008.
- Mohammed, G.H., Binder, W.D., Gilles, L. (1995) Chlorophyll fluorescence: A review of its practical forestry applications and instrumentation. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 10:383-410.
- Morales, F., Belkhdja, R., Abadía, A., Abadía, J. (2000) Photosystem II efficiency and mechanisms of energy dissipation in iron-deficient, field grown pear trees (*Pyrus communis* L.). *Photosynthesis Research*, 63:9-21.
- Müller, P., Li, X.P., Niyogi, K.K. (2001) Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125:1558–1566.
- Murakami, K.R.N. (2002) *Caracterização fenológica da videira cv. Itália (Vitis vinifera L.) sob diferentes épocas de poda na região Norte do Estado do Rio de Janeiro*. Tese (Mestrado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, 56p.
- Murakami, K.R.N., Carvalho, A.J.C., Cereja, B.S., Barros, J.C.S.M., Marinho, C.S. (2002) Caracterização fenológica da videira cv. Itália (*Vitis vinifera* L.) sob diferentes épocas de poda na região Norte do Estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de fruticultura*, 24 (3):615-617.
- Nash, D., Miyao, M., Murata, N. (1985) Heat inactivation of oxygen evolution in Photosystem II particles and its acceleration by chloride depletion and exogenous manganese. *Biochim. Biophys. Acta*, 807:127-133.
- Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S.I., Murata, N. (2006) A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta*, 1757:742–749.
- Ögren, E., Rosenqvist, E. (1992) On the significance of photoinhibition of photosynthesis in the field and its generality among species. *Photosynthesis Research*, 33 (1):63-71.
- Pacheco, C., Cortazar, V.G., Cordova, C., Morales, U., Pinto, M. (2004) Photosynthetic characterization of different leaf layers of field-grown grapevines cv. Thompson Seedless; http://www.publish.csiro.au/?act=view_file&file_id=SA0403653.pdf em janeiro de 2007.

- Park, Y.I., Chow, W.S., Anderson, J.M. (1997) Antenna size dependency of photoinactivation of Photosystem II in light-acclimated pea leaves. *Plant Physiol.* 115:151–157.
- Patakas, A., Noitsakis, B. (2001) Leaf age effects on solute accumulation in water-stressed grapevines. *J. Plant Physiol.* 158:63–69.
- Petrie, P.R., Trought, M.C.T., Howell, G.S. (2000) Influence of leaf aging, leaf area and crop load on photosynthesis, stomatal conductance and senescence of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Pinot noir). *Vitis*, 39 (1):31-36.
- Pimentel, C., Rossiello, R.O.P. (1995) Entendimento sobre relações hídricas. In: Simpósio Internacional sobre estresse ambiental: o milho em perspectiva. *Anais Embrapa/cnpms*, Belo Horizonte, v. 1, p. 131-146.
- Pommer, C.V., Terra, M.M., Pires, E.J.P. (2003) Cultivares, melhoramento e fisiologia. In: Pommer, C.V. (ed.) *Uva: tecnologia de produção, pós-colheita, mercado*. Porto Alegre: Cinco Continentes, p. 109-294.
- Protas, J.F.S., Camargo, U.A., Mello, L.M.R. (2002) *A vitivinicultura brasileira: realidade e perspectivas*. EMBRAPA Uva e Vinho, Artigo Técnico.
- Ralph, P.J., Gademann, R. (2005) Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 82:222-237.
- Raschke, K. (1979) Movements using turgor mechanisms: movements of stomata. In: Haupt, W., Feinleib, M.E. (ed.) *Encyclopedia of plant physiology*. Berlin: Springer-Verlag. v. 7, p. 383-441.
- Roper, T.R., Kennedy, R.A. (1986) Photosynthetic characteristics during leaf development in big sweet cherry. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111:938-941.
- Rova, M., Mamedov, F., Magnuson, A., Freriksson, P-O., Styring, S. (1998) Coupled activation of the donor and acceptor side of photosystem II during photoactivation of the oxygen evolving cluster. *Biochemistry*, 37:11039-11045.
- Schults, H.R., Kiefer, W., Gruppe, W. (1996) Photosynthetic duration, carboxylation efficiency and stomatal limitation of sun and shade leaves of different ages in field-grown grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Vitis*, 35 (4):169-176.
- Sentelhas, C.P. (1998) *Aspectos climáticos para a viticultura tropical*. Informe Agropecuário/Viticultura Tropical, Belo Horizonte, v. 19, n. 194, p. 9-14.
- Silveira, R.E.S., Simões, M.P. (2004) *Desafios da vitivinicultura brasileira*. Boletim técnico. BNDES, Setorial, Rio de Janeiro, n. 19, p. 67-90.

- Smith, B.R., Cheng, L. (2005) Photoprotective mechanisms of 'Concord' grape leaves in relation to iron supply. *Journal Amer. Soc. Hort. Sci.* 130:295-477.
- Sousa, J.S.I. (1996) *Uvas para o Brasil*. 2 ed. Piracicaba: FEALQ, 791p.
- Sousa, J.S.I., Martins, F.P. (2002) *Viticultura brasileira: principais variedades e suas características*. Piracicaba: FEALQ, 368p.
- Szabó, I., Bergantino, E., Giacometti, G.M. (2005) Light and oxygenic photosynthesis: energy dissipation as a protection mechanism against photo-oxidation. *European Molecular Biology Organization - EMBO reports*. 6 (7): 629-634.
- Tallón, C., Quiles, M.J. (2007) Acclimation to heat and high light intensity during the development of oat leaves increases the NADH DH complex and PTOX levels in chloroplasts. *Plant Science*, 173:438–445.
- Tenhunen, J.D., Lange, O.L., Gebel, J., Beyschlag, W., Weber, J.A. (1984) Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO₂ compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO₂ exchange of leaves of *Quercus suber*. *Planta*, 162:193-203.
- Wise, R.R., Naylor, A.W. (1987a) Chilling-enhanced photooxidation. The peroxidative destruction of lipids during chilling injury to photosynthesis and ultrastructure. *Plant Physiol.* 83:272-277.
- Wise, R.R., Naylor, A.W. (1987b) Chilling-enhanced photooxidation. Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants. *Plant Physiol.* 83:278-282.
- Yamane, Y., Kashino, Y., Koile, H., Satoh, K. (1997) Increase in the fluorescence F₀ level reversible inhibition of Photosystem II reaction center by high-temperature treatments in higher plants. *Photosynthesis Research*, 52:57-64.
- Zufferey, V., Murisier, F., Schultz, H.R. (2000) A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature. *Vitis*, 39 (1):19-26.