

TROCAS GASOSAS, TERMOGRAFIA POR INFRAVERMELHO E
EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA: ASSOCIAÇÃO COM O SEXO EM
GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.)

TATIANA DA SILVA LOPES

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
MARÇO - 2014

TROCAS GASOSAS, TERMOGRAFIA POR INFRAVERMELHO E
EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA: ASSOCIAÇÃO COM O SEXO EM
GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.)

TATIANA DA SILVA LOPES

“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 Doutor em Genética e Melhoramento
de Plantas”

Orientador: Prof. Eliemar Campostrini

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ
MARÇO – 2014

TROCAS GASOSAS, TERMOGRAFIA POR INFRAVERMELHO E
EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA: ASSOCIAÇÃO COM O SEXO EM
GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.)

TATIANA DA SILVA LOPES

“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 Doutor em Genética e Melhoramento
de Plantas”

Aprovada em 14 de março de 2014.

Comissão Examinadora:

Prof. Fabricio de Oliveira Reis (D.Sc., Produção Vegetal) - UEMA

Prof^a. Telma Nair Santana Pereira (Ph.D., Melhoramento de Plantas) - UENF

Prof. Geraldo de Amaral Gravina (D.Sc., Fitotecnia) - UENF

Prof. Eliemar Campostrini (D.Sc., Produção Vegetal) – UENF
(Orientador)

A Deus, pela força concedida.

Ao meu marido, Vinicius, pelo amor e pela dedicação.

Aos meus pais, Venilton e Ana Lúcia, pelo amor e por, sempre, acreditarem em mim.

Aos meus irmãos, Geovana e Vinícius, pelo apoio e pela compreensão.

Ao meu sobrinho, Davi, pela alegria que nos traz.

Dedico e ofereço

AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho só foi possível devido à cooperação e à solidariedade de um grande número de pessoas, assim como ao apoio de algumas instituições.

De modo especial, agradeço:

A Deus, pela sabedoria, pela tranquilidade e pela força, nunca permitindo que eu fraquejasse.

À minha família, que tanto amo, alicerce da minha vida, em especial a meus pais, a meus irmãos e a meu sobrinho, pois sem eles nada disso seria possível.

Ao meu marido, que esteve ao meu lado desde a monografia na graduação, passamos pela dissertação de mestrado e, agora, finalmente, pela tese de doutorado. São 10 anos de muito amor, paciência, apoio incondicional, companheirismo e do desejo de que ele esteja ao meu lado pelo resto da minha vida.

Ao meu orientador, professor Eliemar Campostrini, pela acolhida no setor de Fisiologia Vegetal, pela orientação de forma generosa, sempre incentivando seus alunos e pela confiança.

À professora Telma Nair Santana Pereira, por sempre me receber tão bem e de forma agradável, pelas sugestões e pela gentileza de ter aceitado o convite para fazer parte desta banca.

Ao professor Geraldo Gravina, pela paciência e pelo acompanhamento durante toda a análise estatística deste trabalho.

Ao professor Fabricio de Oliveira Reis, por ter aceitado participar da banca e pelas valiosas sugestões.

Aos amigos, Alena, Leandro, Juliana, Fábio, pela grande ajuda durante esses 4 anos de muito trabalho e, principalmente, pelo companheirismo e pela amizade, e aos demais colegas que fizeram parte desta conquista.

Ao Fundo de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro pelo apoio financeiro.

À empresa Caliman Agrícola SA, em especial, ao senhor Geraldo Antônio Ferregueti, por toda a ajuda e suporte na montagem dos experimentos.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, pela oportunidade da realização do curso.

LISTA DE SÍMBOLOS

$\delta^{13}\text{C}$: Composição isotópica do carbono
A: Taxa fotossintética líquida
ABA: Ácido Abscísico
ABS/CS₀: Número total de fótons absorvidos pelo sistema antena por seção transversal da amostra
AF: Área foliar
ATP: Adenosina trifosfato
C: Carbono
CNC: Comprimento da nervura central
CO₂: Dióxido de carbono
DC: Diâmetro do caule
DAS: Dias Após a Semeadura
DI₀/RC: Dissipação efetiva dos centros de reação ativos
DPV_{folha-ar}: Déficit de Pressão de Vapor entre a folha e o ar
E: Transpiração
EIUA: Eficiência Intrínseca no Uso da Água
Embrapa: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
ET₀/CS₀: Descreve o máximo transporte de elétrons por seção transversal da Amostra.
FFF: Fluxo de fótons fotossintéticos
Fm: Fluorescência máxima
Fo: Fluorescência inicial
Fv/Fm: Rendimento quântico máximo do fotossistema II
g_s: Condutância estomática
H: Altura
LHCII: Sistema Coletor de Luz do fotossistema II (do inglês, “*light*”)
MPC: Medidor Portátil de Clorofila
N: Nitrogênio
NF: Número de Folhas
NPQ: Quenching não-fotoquímico (do inglês, “*non-photochemical quenching*”)
O₂: Oxigênio
pa: Concentração de CO₂ do ar

pCi: Pressão Parcial de CO₂ no mesófilo foliar
pi: Taxa de CO₂ Intercelular
PSI: Fotossistema I
PSII: Fotossistema II
Qa: Quinona A
RC/CS₀: Concentração de centros de reação ativos
Rubisco: Ribulose-1,5-Bisfosfato Carboxilase-Oxigenase
RuBP: Ribulose 1,5 Bisfosfato
TR/ABS: Eficiência fotoquímica máxima do PSII (sinônimo da relação Fv/Fm)
TR₀/CS₀: Descreve a máxima taxa de captura de fótons por seção transversal da amostra
TRA: Teor Relativo de água
UR: Umidade Relativa

SUMÁRIO

RESUMO	ix
ABSTRACT	xi
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	5
3. REVISÃO DE LITERATURA	6
3.1. Características da espécie.....	6
3.1.1 Importância econômica, mercado e produção comercial.....	6
3.1.2. Aspectos botânicos e nutricionais	8
3.1.3. Biologia floral e aspectos genéticos.....	10
3.2. Estudos ecofisiológicos.....	16
3.2.1. Fotossíntese, transpiração e condutância estomática	16
3.2.2. Estimativa do teor de clorofila.....	21
3.2.3. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	22
3.2.4. Termografia	25
3.2.5. Discriminação isotópica do carbono	29
3.2.6. Ecofisiologia e o sexo em plantas.....	31
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	36
4.1. Localização e condições de campo	36
4.2. Material vegetal.....	37
4.3. Condições de cultivo	38

4.3.1. Avaliação das mudas.....	38
4.3.2. Avaliação da sexagem em condições de campo.....	39
4.3.3. Variáveis climatológicas	40
4.4. Características avaliadas.....	42
4.4.1. Termografia	42
4.4.2. Características fotossintéticas	43
4.4.3. Características de crescimento	46
4.4.4. Determinação da discriminação isotópica do carbono.....	47
4.5. Delineamento e análise estatística	49
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	51
5.1. Avaliações de crescimento	51
5.2. Capacidade fotossintética.....	59
5.3. Temperatura foliar.....	71
5.4. Eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca no uso da água (EIUA).....	78
5.5. Fluorescência da clorofila	84
5.6. Determinação isotópica do carbono.....	94
6. CONCLUSÃO	97
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	99

RESUMO

LOPES, Tatiana a Silva; D.Sc., Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Março de 2014; Trocas gasosas, termografia por infravermelho e eficiência fotoquímica: associação com o sexo em genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.); Orientador: Eliemar Campostrini; Conselheiros: Telma Nair Santana Pereira e Geraldo de Amaral Gravina.

Atualmente, em plantios comerciais de *Carica papaya*, não é possível determinar o sexo em plântulas de maneira simples, rápida e precisa. Assim, os produtores/empresas necessitam plantar, nas covas, três a cinco mudas. Somente após quatro a seis meses, essas plantas deverão produzir flores, o que torna necessário, nessa época, a determinação do sexo para que se tenha, no campo, apenas plantas hermafroditas (H). O problema é que a manutenção de três a cinco plantas por cova, até os seis meses, demanda elevados gastos com irrigação e nutrientes minerais. Até o momento, é possível afirmar que não existe um método prático e rápido para diferenciar o sexo em plântulas de mamoeiro. O objetivo do presente estudo foi associar a temperatura foliar, as trocas gasosas, a eficiência fotoquímica, o crescimento, a discriminação isotópica do carbono, bem como a eficiência no uso da água com o sexo de plantas de dois genótipos de mamoeiro (Golden e UENF/Caliman 01 (UC)), em duas épocas (experimento 1 e 2) e em mudas na fase de aclimatização e em plantas adultas cultivadas em campo. Durante as avaliações das mudas e das plantas adultas nos experimentos, a temperatura do ar, a umidade relativa, a precipitação pluviométrica e fluxo de fótons fotossintéticos do ambiente em torno das plantas

foram monitorados por meio de miniestações climatológicas acopladas a um sistema automático de coleta de dados. Em ambos os experimentos, a primeira avaliação foi feita nas mudas em aclimação logo ao sair do viveiro [35 dias após a semeadura (DAS)], e, nessa época, as imagens termográficas (obtidas entre 11h30min e 14h30min) foram obtidas por meio da termografia por infravermelho. Além disso, nos mesmos horários, a taxa fotossintética líquida, a condutância estomática (g_s), a transpiração (E), a temperatura foliar e a relação C_i/C_a foram mensuradas com um Sistema Portátil de Medição de Trocas Gasosas por Infravermelho (IRGA), e, logo após e na mesma folha, foi obtida a fluorescência da clorofila, com o auxílio do fluorímetro Pocket-PEA. Em uma segunda avaliação, aproximadamente 120 dias após o transplante das mudas em campo, todas as variáveis citadas foram avaliadas novamente. Como resultado, nos dois genótipos estudados (Golden e UC), em mudas e em plantas adultas, foi verificado que, sob condição não-limitante de água no solo, não foi possível obter uma relação direta entre o sexo das plantas (H e F) e as características estudadas. Contudo, sob influência de limitação hídrica do solo em condição de campo, a discriminação isotópica do carbono permitiu diferenciar as plantas femininas das plantas hermafroditas e se mostrou uma técnica promissora para ser usada em mamoeiro. Uma sugestão pertinente ao presente trabalho aponta que avaliações relacionadas às trocas gasosas, à eficiência fotoquímica e ao crescimento, como as que foram realizadas sem limitação hídrica, com exceção da discriminação isotópica do carbono, devem ser repetidas sob a condição de limitação de água no solo. Com isso, é possível que as diferenças entre os sexos das plantas F e H e entre genótipos possam ser, precocemente, detectadas, contribuindo com informações adicionais para o processo de identificação de uma técnica viável para distinguir as plantas F e H.

ABSTRACT

LOPES, Tatiana da Silva; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; March, 2014; Gas exchange, infrared thermography and photochemical efficiency: association with sex in genotypes of papaya (*Carica papaya* L.). Advisor: Eliemar Campostrini; Committee members: Telma Nair Santana Pereira and Geraldo de Amaral Gravina.

Currently in commercial plantations of *Carica papaya* is not possible to determine the sex of seedlings in a simple, fast and precise way. Thus, producers/businesses need plant three to five seedlings per hill. Only after four to six months, these plants will produce flowers, and the determination of sex will be necessary at this time, in order to have only hermaphrodite plants (H) in the field. The problem is that maintaining three to five plants per hill until six months demand high expenses on irrigation and mineral nutrients. So far, we can say that there is no rapid method to differentiate sex in papaya seedlings. The aim of this study was to associate the leaf temperature, gas exchange, photochemical efficiency, growth, carbon isotope discrimination and the water use efficiency to the sex of plants of two papaya genotypes (Golden and UENF/Caliman 01 (UC)), in different times (experiment 1 and 2), and in seedlings during the acclimatization and mature plants in field conditions. During the evaluations the air temperature, relative humidity, rainfall and photosynthetic photon flux of the environment around the plants were monitored through climatological mini-stations coupled to an automatic data collection. In both experiments, the first assessment was done in

seedlings right out of the nursery [35 days after sowing (DAS)], and at this time, thermographic images (obtained between 11:30am to 2:30pm) were obtained by an infrared thermography. Moreover, at the same time, the net photosynthetic rate, stomatal conductance (g_s), transpiration (E), leaf temperature and the ratio C_i/C_a were measured by a Portable Measurement System for Infrared Gas Exchange (IRGA) and soon after on the same leaf the chlorophyll fluorescence, was measured by a Pocket PEA fluorometer. In a second evaluation, approximately 120 days after transplanting the seedlings in the field (mature plants), all mentioned variables were assessed again. As a result, the two genotypes (Golden and UC) in seedlings and mature plants, it was found that under non - limiting soil water condition, it has not been possible to obtain a direct relationship between the sex of plants (H and F) and traits. However, under the influence of soil water limitation under field condition, the carbon isotope discrimination allowed the differentiation of female plants of hermaphrodite plants, and proved to be a promising technique for use on papaya plants. A pertinent suggestion to the present work points out that to gas exchange, the photochemical efficiency and growth, such as those carried out without water limitation, with the exception of carbon isotope discrimination, should be repeated under the condition of limited soil water. Thus, it is possible that the differences among the sex of plants and among the genotypes can be detected early, contributing to identify a viable technique to distinguish between F and H plants.

1. INTRODUÇÃO

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma espécie frutífera comercial típica da região tropical e subtropical, cujo crescimento e cujo desenvolvimento são mais propícios entre as latitudes 21° Norte e 21° Sul. As plantas dessa espécie podem apresentar maior crescimento e desenvolvimento em locais com temperaturas que variam em torno dos 22°C a 26° C (Alvez, 2003; EMBRAPA, 2003).

Segundo Badillo (1971), é provável que o centro de origem do mamoeiro seja o Noroeste da América do Sul, vertente oriental dos Andes, mais precisamente na Bacia Amazônica, onde a diversidade genética dessa espécie é maior. Por outro lado, Crane (2005) afirma que o mamoeiro seja, provavelmente, originário da América Central (Sul do México e Nicarágua), e Chan (2009) relata que ele seja oriundo da porção tropical da América, local onde o mamoeiro tenha se hibridizado a partir de duas espécies do México.

Atualmente, o Brasil detém o título de segundo maior produtor mundial de frutos do mamoeiro e ocupa posição importante entre os principais exportadores de mamão do mundo, principalmente pela produtividade obtida com o genótipo Sunrise Golden, do grupo Solo. Nesse caso, o Espírito Santo é o Estado brasileiro com maior volume de exportação e o segundo maior produtor de frutas de mamão do país (FAOSTAT, 2012).

Conforme Ming *et al.* (2007), a espécie *Carica papaya* L. apresenta plantas de sexo hermafrodita, feminino e masculino. O tipo de inflorescência produzido depende, exclusivamente, do sexo das plantas. As variedades são compostas por

plantas com flores unissexuais, ou seja, plantas, exclusivamente, masculinas ou femininas, e plantas com flores bissexuais e plantas hermafroditas.

Em termos dos problemas envolvidos nas etapas do processo de produção do mamoeiro, o desconhecimento do sexo das plantas jovens de mamoeiro faz com que, em geral, os produtores sejam obrigados a plantar em, apenas, uma cova de cinco a três mudas, o que onera a logística e os custos envolvidos na produção que se tornam mais elevados. Em decorrência disso, somente após cerca de quatro a seis meses, quando o período de florescimento ocorre, o processo de desbaste para permanecer, apenas, uma muda por cova é realizado. O desbaste se refere na eliminação das plantas femininas, sendo, apenas, uma planta hermafrodita mantida no processo de desenvolvimento no campo.

O fato é que as plantas hermafroditas são as de interesse comercial, já que os frutos provenientes apresentam um maior valor no mercado, devido a uma menor cavidade interna, e, conseqüentemente, maior relação polpa/volume total do fruto. Assim, a necessidade do estabelecimento de três mudas por cova até o quarto ou quinto mês após o transplante, bem como a remoção de plantas femininas durante a sexagem, são atividades que ocasionam elevação dos custos para o produtor e consumidor final (Ruggiero *et al.*, 2003). Nesse sentido, são de fundamental importância as alternativas que busquem soluções para determinação sexual precoce em plantas de mamoeiro.

No caso das diferenças entre sexos, por meio de estudos ecofisiológicos em plantas de mamoeiro, foi possível encontrar discrepância entre a taxa fotossintética líquida em plantas de padrão sexual distinto. Chutteang *et al.* (2007) mostraram que as plantas femininas apresentaram maiores taxas fotossintéticas e uma elevada condutância estomática, bem como maior eficiência fotoquímica. Assim, uma hipótese seria a de que, em condições de maior demanda evaporativa do ar, as plantas femininas possam apresentar maior taxa transpiratória e menor temperatura foliar quando comparada com as plantas hermafroditas. Contudo, o trabalho feito por Chutteang *et al.* (2007) foi pontual e necessita de um maior número de experimentos para comprovar as respostas obtidas pelos autores.

Sob os aspectos ecofisiológicos envolvidos no crescimento e no desenvolvimento de espécies vegetais superiores, como é o caso do mamoeiro, os estômatos agem nas trocas gasosas entre a folha e o ar, e a epiderme

desempenha, assim, uma importante função de regulação do fluxo de gases foliares (Powles *et al.* 2006). Os estômatos podem ocorrer em ambas as faces da folha (adaxial e abaxial), ou em uma única face. O mamoeiro apresenta estômatos na face abaxial da folha (Campostrini, 1997).

Uma variável que poderia estar envolvida na expressão sexual em mamoeiro é a da taxa transpiratória da folha, a qual pode ser mensurada por meio de equipamentos eletrônicos. A técnica mais utilizada emprega equipamentos denominados porômetros, assim como os analisadores de gases infravermelhos (AGIV). Tais equipamentos se baseiam num processo de detecção do incremento da umidade relativa dentro de uma câmara causada pela transpiração da folha. No interior da câmara, uma folha, ou parte desse órgão vegetal, fica confinada. Dessa forma, quanto maior o incremento da umidade relativa no interior da câmara, maior será a transpiração foliar.

Somado à utilização de porômetros e aos AGIV, o uso da técnica da termometria por infravermelho pode ser empregada para investigar a possível associação entre a temperatura foliar e a expressão sexual de espécies vegetais. A técnica se baseia no princípio de que, quando um corpo recebe radiação, este pode absorver e refletir determinados comprimentos de onda do espectro da radiação eletromagnética. Assim, o corpo poderá ser aquecido e emitir comprimentos de ondas térmicas na região do infravermelho. A emissão por unidade de área e por unidade de tempo é proporcional à temperatura do corpo. Em consonância, a vantagem da termografia se baseia no fato de ela não ser destrutiva, empregar equipamentos de menor porte, ser de baixo custo, e, ainda, poder ser associada a imagens digitais. Em adição, os valores da temperatura da folha podem ser obtidos com boa precisão, sem destruir as amostras, e com menor gasto de tempo para uma determinada planta em análise.

Com base em toda a problemática envolvida na impossibilidade da determinação precoce do sexo de plantas de mamoeiro, e necessidade urgente de incluir esta determinação precoce do sexo de mudas ao processo produtivo, a presente pesquisa visou ao estudo das trocas gasosas, à eficiência fotoquímica, bem como à temperatura foliar em dois genótipos de mamoeiro. O experimento foi realizado com o intuito de fornecer informações avançadas sobre as possíveis respostas diferenciais entre genótipos, relacionadas às características supracitadas e associadas à expressão sexual. Somado a isso, este estudo

investigou sobre a variabilidade no crescimento, nas características ecofisiológicas e na termometria entre sexos do mamoeiro e entre os genótipos avaliados, numa busca da identificação de metodologias mais viáveis que possam otimizar o processo produtivo de frutos de *Carica papaya* L..

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

- Investigar possíveis respostas diferenciais no crescimento e ecofisiologia de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em associação à expressão sexual entre genótipos.

2.2 Objetivos Específicos

- Estudar a variabilidade do crescimento de dois genótipos elite de mamoeiro em duas épocas do ano;
- Analisar as trocas gasosas, a eficiência fotoquímica e a temperatura foliar;
- Analisar a eficiência no uso da água e a composição isotópica do carbono em plantas de diferentes sexos e diferentes genótipos.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1. Características da espécie

3.1.1 Importância econômica, mercado e produção comercial

Ao longo do mundo, o mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma frutífera intensamente cultivada para diversos fins. Os frutos dessa espécie podem ser consumidos maduros e verdes e ser industrializados ou utilizados para a extração da papaína. No Brasil e em diversos países de clima tropical, prevalecem condições favoráveis para a produção comercial da cultura do mamoeiro (Manica, 1982), o que pode ser evidenciado pela colocação do Brasil na lista dos países com maior produtividade de frutos de mamão.

A papaína é uma importante enzima proteolítica, obtida a partir do látex produzido no fruto verde do mamoeiro, e é utilizada na indústria têxtil para o amaciamento de lã (Villegas, 1997; Konno *et al.*, 2004). Essa enzima é usada, ainda, na indústria de cosméticos e produtos farmacêuticos, no amaciamento de carnes e na indústria cervejeira (El Moussaoui *et al.*, 2001; Evans e Ballen, 2012). Além da papaína, extraem-se, também, as capaínas das folhas, frutos e sementes, que constituem alcaloides utilizados como ativador cardíaco (Oliveira *et al.*, 1994).

No que concerne ao mercado de frutas tropicais, a produtividade do mamoeiro teve crescimento constante ao longo das últimas duas décadas. Na

produção mundial de frutas tropicais, exceto para o caso da cultura da banana, que atingiu 73,02 milhões de toneladas produzidas em 2010, o mamão alcança o terceiro lugar em produtividade, com 11,22 milhões de toneladas, ou 15,36% do total da produção de frutas tropicais. Nesse caso, a produtividade é menor que a da manga com 38,6 milhões de toneladas (52,86%) e a do abacaxi que alcança 19,41 milhões de toneladas (26,58%). A produção global de mamão também teve um crescimento paulatino ao longo dos últimos anos, principalmente como resultado do aumento da produção na Índia (FAOSTAT, 2012).

O continente asiático se destaca na produção de mamão, contabilizando 52,55% da produção mundial entre os anos de 2008 e 2010, seguido pela América do Sul (23,09%), África (13,16%), América Central (9,56%), Caribe (1,38%), América do Norte (0,14%) e Oceania (0,13%). A Índia é o país que mais produz mamão, com uma representatividade de 38,61% da produção mundial durante 2008-2010, seguido pelo Brasil (17,5%) e pela Indonésia (6,89%). Outros países que se destacam na produção são a Nigéria (6,79%), o México (6,18%), a Etiópia (2,34%), a República Democrática do Congo (2,12%), a Colômbia (2,08%), a Tailândia (1,95%) e a Guatemala (1,85%) (FAOSTAT, 2012).

Em 2011, o último levantamento oficial do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) revela pequena redução da produtividade do mamoeiro no Brasil, embora o país, ainda, apresente a maior área plantada. Do total de 1,85 milhão de toneladas produzidas no País, o Estado da Bahia responde por 928 mil toneladas, o Espírito Santo por 560 mil toneladas e o Ceará produziu 112 mil toneladas. Nesse cenário, também se destacaram o Rio Grande do Norte com 69 mil toneladas e Minas Gerais com 45 mil toneladas produzidas (Anuário Brasileiro da Fruticultura, 2013).

Apesar dos aspectos favoráveis à produção, entre 2006 e 2010, a produção de mamão para o mercado interno diminuiu 1,40%, ou 26.340 toneladas, o que reflete um declínio de 2.293 hectares (ha) em área colhida. O declínio da área colhida foi, em termos, compensada por um aumento da produtividade. O mercado nacional de mamão é importante no Brasil, onde menos de 2% da produção é vendida nos mercados internacionais numa receita de US\$ 35 milhões anuais (IBRAF, 2012). Em 2012, 26 mil toneladas de mamão foram exportadas do país, o menor volume desde 2001, o que se deu devido à redução de área em 2012, que manteve a oferta restrita.

O Brasil é considerado o segundo maior produtor de mamão, e o Estado do Espírito Santo o de maior exportador e segundo maior produtor, atrás, apenas, do Estado da Bahia (IBGE, 2012). Concomitante ao desenvolvimento tecnológico, o agronegócio do mamão cresce no Brasil, porém existem, ainda, muitos obstáculos para que a cultura possa ser expandida efetivamente. Um exemplo disso é a alta vulnerabilidade aos estresses bióticos e abióticos, as doenças e a presença de poucas cultivares disponíveis para plantio e que atendam às exigências dos mercados interno e externo (Silva *et al.*, 2008).

O Estado do Espírito Santo possui condições de clima e solo favoráveis para a produção dos frutos do mamoeiro, além do pioneirismo no desenvolvimento de diversas atividades da cultura, como realização de estudos científicos e investimentos tecnológicos dedicados ao aperfeiçoamento da cadeia produtiva. O município de Linhares foi considerado o quarto maior produtor no Brasil, com 75 mil toneladas de frutas produzidas em 2012 (IBGE, 2012).

As cultivares de mamão, no Brasil, podem ser enquadradas em dois grupos, o Solo e o Formosa, o que confirma a base genética estreita (Silva *et al.*, 2008). No Brasil, os campos de produção de mamão são constituídos, basicamente, por linhagens endogâmicas, com matrizes hermafroditas e cultivares híbridas, cuja utilização destas últimas parece ser uma tendência mundial (Oliveira *et al.*, 2010).

No caso dos problemas relacionados à produção do mamoeiro, subentende-se a importância de obtenção urgente de uma metodologia fácil e barata a ser utilizada na determinação precoce do sexo em mamoeiro, bem como a obtenção de novas cultivares com padrões comerciais desejáveis. Assim, torna-se importante a necessidade de realizar trabalhos de melhoramento genético do mamoeiro. Nos trópicos, os frutos de mamão podem ser colhidos após oito a nove meses do período de semeadura, por meio das variedades melhoradas, e as taxas de produção podem atingir cerca de 100 t ha⁻¹ ano⁻¹ (Chan, 2009).

3.1.2. Aspectos botânicos e nutricionais

A espécie *Carica papaya* L. pertence à família *Caricaceae*, que possui 35 espécies distribuídas em seis gêneros (*Vasconcellea*, *Jaracatia*, *Jarilla*, *Horovitzia*, *Cylicomorpha* e *Carica*), sendo que o gênero *Carica* é representado, apenas, pela

espécie *C. papaya* (Badillo, 2000, Carvalho e Renner 2014). Das 35 espécies, uma é monóica (*Vasconcellea monoica*), duas são trióicas (*Carica papaya* e *Vasconcellea cundimarsensis*), e as 32 espécies restantes são dióicas (Aryal e Ming, 2014). Houve, então, uma caracterização molecular, o que permitiu uma reclassificação dentro da família *Caricaceae*, sendo que, anteriormente, o grupo *Vasconcella* *St. Hil.* era considerado como uma seção dentro do gênero *Carica*, porém *Vasconcella* foi considerada um gênero próprio devido à grande distância genética identificada entre acessos de *C. papaya* e o grupo *Vasconcella* (Morshidi, 1998; Badillo, 2000, Van Droogenbroeck *et al.*, 2002).

Carica papaya L. é uma espécie conhecida no Brasil como mamoeiro, é uma planta de crescimento rápido, que pode atingir cerca de três a oito metros de altura. O caule é do tipo herbáceo semilenhoso, suculento, ereto, e, no ápice do caule, observa-se um grupo denso de folhas alternadas. O sistema radicular é pivotante, com ramificações radiais (Costa e Pacova, 2003).

As plantas de mamoeiro podem sobreviver entre cinco a dez anos, embora, em plantios comerciais, o replantio ocorra, geralmente, a cada dois ou três anos, pois o porte pode dificultar a etapa de colheita. O mamão desenvolve-se, adequadamente, em locais com temperatura média anual em torno de 25°C, com variação entre 21° e 33°C, e com precipitação pluviométrica de 1.500 mm anuais e umidade relativa do ar entre 60 a 85% (Oliveira *et al.*, 1994).

Os frutos são aromáticos, ricos em vitamina A e C e amplamente utilizados em dietas alimentares, em razão do excelente valor nutritivo e digestivo (Chan, 2009). Evans e Ballen (2012) apontam, ainda, que o mamão é considerado um dos frutos de maior importância na alimentação, porque consiste em fontes de nutrientes antioxidantes (carotenos, vitaminas C e flavonóides), de vitaminas do complexo B (ácido fólico e ácido pantoténico) e em fontes de sais minerais (potássio e magnésio) e de fibras.

A composição média dos frutos de mamão pode variar de acordo com os teores de nutrientes do solo, conforme a época do ano, a cultivar e o grau de maturação do fruto. Em média, o pH do fruto varia de 5 a 5,7; os sólidos solúveis totais de 7 a 13,5%; os açúcares totais de 5,6 a 12%; os açúcares redutores de 5,4 a 11%; a pectina de 0,5 a 1,5%; a vitamina C de 40 a 90 mg por 100 g de polpa, e a vitamina A de 0,12 a 11 mg por 100 g de polpa (EMBRAPA, 2003).

Por meio de uma lista de importância nutricional entre 38 tipos de frutos considerados comuns na alimentação humana e com base na porcentagem de ingestão diária recomendada nos Estados Unidos, segundo Ming *et al.* (2008), o mamão ocupa a primeira posição devido à presença de ambos os componentes nutricionais. Esses componentes incluem as vitaminas A e C, o potássio, o ferro, o cálcio, o ácido fólico, a niacina, a tiamina, a riboflavina e as fibras.

3.1.3. Biologia floral e aspectos genéticos

A propagação do mamoeiro ocorre, predominantemente, por via sexuada, embora esta possa acontecer, também, por meio da estaquia, da enxertia e pelo emprego da biotecnologia (micropropagação) (Ruggiero *et al.*, 2003). Em plantas modelo, o processo de florescimento é regulado por uma complexa rede de vias de sinalização, sendo modulado pelas condições ambientais (Araki, 2001). No mamoeiro, o sistema reprodutivo das plantas hermafroditas é, preferencialmente, autógeno com cleistogamia (Damasceno Junior, 2009).

As flores do mamoeiro são agrupadas em inflorescências simples, que surgem, pela primeira vez, nas axilas das folhas logo abaixo do ponto de crescimento (Storey, 1941), e o período juvenil, que antecede o início da floração, depende da cultivar (Sansom, 2003). Caso as condições do ambiente sejam favoráveis, o mamoeiro mantém o processo de desenvolvimento de inflorescências nas axilas das folhas de modo constante (Aryal e Ming, 2014).

Em geral, as plantas femininas têm uma inflorescência curta, com flores femininas ou pistiladas e são, totalmente, desprovidas de estames. As inflorescências femininas possuem pedúnculo curto inserido nas axilas das folhas, contendo poucas flores. O órgão feminino é composto por um grande ovário arredondado, com o estigma na porção superior em forma de leque (Costa e Pacova, 2003; Jiménez *et al.*, 2014).

As inflorescências das plantas masculinas são identificadas pelo maior comprimento do pedúnculo, muitas flores cimosas com dez estames cada, com ovário rudimentar e estéril. As plantas hermafroditas têm uma inflorescência relativamente curta com predominância de flores hermafroditas. Essas flores são conhecidas como elongata, apresentam pedúnculo curto e são menores que as femininas. Elas possuem um ovário ovóide e oblongo com numerosos óvulos e

cinco estigmas, além do órgão masculino, o androceu, o qual é representado por dez estames. As pétalas são fundidas da parte inferior da flor para o ponto onde os estames são inseridos, formando o tubo da corola (Costa e Pacova, 2003 e Jiménez *et al.*, 2014). As plantas hermafroditas e femininas podem suportar um número variável de flores, entre 2 a 15, já plantas masculinas produzem longas inflorescências que contêm dezenas ou mesmo centenas de flores.

Um dos grandes problemas enfrentados em plantios comerciais é o fenômeno da reversão sexual. Em determinados plantios, podem ser encontradas, apenas, plantas hermafroditas, porém a influência de fatores abióticos pode alterar a funcionalidade da flor, como, por exemplo, durante o verão, devido às altas temperaturas, quando pode ocorrer mudança de sexo das flores hermafroditas para flores masculinas (Chan, 2009). Hedhly *et al.* (2008) afirmam que a fase de reprodução sexual das plantas pode ser particularmente vulnerável aos efeitos do aquecimento global. Nesse sentido, segundo Haedhly e colaboradores, o efeito direto das mudanças de temperatura no processo de reprodução tem sido documentado, e os dados recentes mostram que outros processos fisiológicos estão sendo afetados pelo aumento das temperaturas. Uma vez que as previsões de mudanças climáticas globais alertam para cenários futuros com elevação na temperatura e escassez de água, essas mudanças deverão afetar o processo reprodutivo do mamoeiro.

Por outro lado, as baixas temperaturas causam redução no número de estames, e este fenômeno é conhecido como carpeloidia; assim, a influência de fatores abióticos, geralmente, ocasiona grandes perdas na produtividade de frutos. Já as flores femininas são mais estáveis e não apresentam o processo de reversão sexual (Storey, 1958; Chan, 2009). Segundo Ming *et al.* (2008), em cultivares hermafroditas do grupo Solo, as temperaturas abaixo de 17°C podem causar até 100% de flores carpelóides. Em temperaturas superiores a 35°C, existe uma tendência das porções femininas das flores hermafroditas exibirem complicações no desenvolvimento e serem não funcionais, tornando flores hermafroditas em masculinas (Chan, 2009).

Segundo Marin *et al.* (1995), a restrição hídrica causa redução no crescimento das plantas de mamoeiro e favorece a produção de flores masculinas e estéreis, ou pode, ainda, ocasionar a queda de flores no mamoeiro, conforme Manica (1982). As plantas de mamoeiro, de acordo com Aiyelaagbe (1986), em

condições de desenvolvimento com baixa umidade do solo, podem apresentar baixa estatura em tamanho. Sob o estresse hídrico, a produtividade, em geral, é afetada, e, no caso da produção de flores, esta pode, também, ter redução significativa. Tal redução é mais acentuada entre onze a treze semanas após o transplântio.

Em outras espécies, como a monoica *Elaeis guineensis*, mas que pode ser classificada como, temporariamente, dióica, a reversão sexual já foi observada. Nessa espécie, o sexo é influenciado por fatores genéticos e ambientais, e o estresse hídrico pode incrementar a produção de inflorescências masculinas (Adam *et al.*, 2011).

Segundo Storey (1941), o genoma básico do gênero *Carica* é $n = 9$ cromossomos, ou seja, $2n = 2x = 18$. Ele teve todo o seu genoma sequenciado, composto por 372 Mbp/1C (Arumaganathan e Earle, 1991). A espécie *C. papaya* possui plantas masculinas, femininas e hermafroditas, sendo, então, considerada uma espécie trióica (Ming *et al.*, 2007).

O sexo do mamoeiro é determinado por um único gene com três alelos. As plantas femininas apresentam genótipo homozigoto recessivo (mm), e as plantas masculinas e hermafroditas são heterozigotas. Contudo, um dos alelos dominantes é responsável pela masculinidade (M_1m), e o outro pelo hermafroditismo (M_2m). As combinações M_1M_1 , M_1M_2 e M_2M_2 são incompatíveis por serem letais no zigoto (Storey, 1938; Hofmeyer, 1938).

Alguns pesquisadores consideram que o mamoeiro apresenta o tipo de cromossomo XY, embora o cromossomo heteromórfico não tenha sido encontrado. O mamão contém um cromossomo Y primitivo, com uma região macho-específica que representa, apenas, 10% do cromossomo e que está sendo submetida a grandes recombinações. Essa descoberta fornece evidências diretas de que a origem dos cromossomos sexuais provém dos autossomos (Liu, *et al.*, 2004; Vyskot e Hobza, 2004; Ming *et al.*, 2007). No caso da região que controla o sexo do mamoeiro, embora sete genes dessa região tenham sido detectados conforme Yu *et al.* (2008), a ausência de expressão diferenciada e um efeito de dosagem que seja capaz de distinguir os tipos sexuais demonstraram o não envolvimento real de tais genes na determinação do sexo.

A sexualidade em plantas é regulada por mecanismos genéticos, epigenéticos e fisiológicos. O mais especializado mecanismo de determinação do

sexo são os cromossomos sexuais, pois os cromossomos sexuais podem garantir a segregação estável de fenótipos sexuais e impedir que haja recombinação de genes (Aryal e Ming, 2014).

Segundo Ming *et al.* (2008), os produtores e empresas produtoras, por meio de sementes de plantas hermafroditas, necessitam plantar nas covas cerca de três a cinco plântulas. Somente após quatro a seis meses, essas plântulas deverão produzir flores, e, nessa época, torna-se necessária a determinação do sexo. Na mesma época, é efetuado o procedimento do *roguing* (retirada das plantas femininas), para obter o máximo de produtividade. Entretanto, este processo de plantio de três a cinco plantas por cova, bem como a necessidade de um período de espera de quatro a seis meses para se efetuar o *roguing*, é pouco viável em termos de tempo, espaço e recursos disponíveis. Além disso, quando se espera quatro a seis meses para realizar a sexagem e eliminar as plantas femininas, têm-se gastos mais elevados com água para irrigação e com a aplicação de nutrientes minerais.

Em adição, o processo supracitado acarreta uma intensa competição entre plantas por luz, água e nutrientes minerais, o que pode aumentar os custos e, ainda, comprometer o crescimento inicial das plantas de mamoeiro. Quando o plantio é feito a partir de sementes provenientes de frutos de plantas femininas, cruzadas com plantas masculinas, os produtores/empresas necessitam efetuar o plantio de quatro mudas por cova, como forma de garantir cerca de 6 a 10% de plantas masculinas. Tais fatos demonstram a problemática envolvida com a inexistência de métodos viáveis de determinação precoce do sexo de plantas jovens de mamoeiro.

Sob o aspecto comercial, as plantas hermafroditas são preferíveis por produzirem frutos de maior valor, devido ao formato alongado, variações de piriforme a cilíndrica e pequena cavidade interna (Dantas & Castro Neto, 2000). Atualmente, com plantios realizados a partir de mudas descendentes de autofecundação de plantas hermafroditas (proporção de 2:1 entre plantas hermafroditas e femininas), plantam-se três mudas por cova. Nesse procedimento, as plantas femininas são retiradas após a determinação do sexo. Contudo, em regiões subtropicais, existe uma predominância para que ocorra o cultivo de plantas femininas, pois, nessas regiões de temperaturas mais baixas,

em flores das plantas hermafroditas, a antera se funde com os carpelos, num fenômeno que acarreta a produção de frutos deformados (Ming *et al*, 2008).

A determinação precoce do sexo do mamoeiro foi alvo de tentativa em algumas pesquisas científicas. Nesse caso, alguns autores, por meio de características morfológicas, tentaram efetuar a determinação do sexo em plântulas de mamoeiro. No trabalho de Magdalita e Mercado (2003), características morfológicas foram associadas à cor da parte externa das sementes, bem como à morfologia da raiz. Nesses estudos iniciais, foi descrito que as plantas femininas apresentaram uma coloração mais clara da parte externa das sementes, e o sistema radicular era mais ramificado, e que as plantas masculinas apresentaram uma coloração escura na parte externa das sementes e um sistema radicular menos ramificado. Entretanto, essas informações não têm sido comprovadas com um maior rigor científico. Jindal e Singh (1976) propõem o uso do teste colorimétrico relacionado ao conteúdo total de fenol. Esse teste distingue 86% das plantas femininas e 77% das plantas masculinas. Entretanto, essa metodologia não foi eficiente para distinção de plantas hermafroditas.

Outros autores têm tentado diferenciar os sexos do mamoeiro com uso de métodos diversos. Como exemplo, Paller (1988), em cromatografia de papel, verificou que o ácido transcinâmico é expresso em folhas de plântulas hermafroditas, porém essa técnica não possibilitou diferenciar as plantas femininas das masculinas. Em estudos com isoenzimas, foi possível, por meio de uma banda padrão de peroxidase catiônica, a diferenciação das plântulas masculinas das plântulas femininas. Contudo, não foi possível separar as plantas femininas das hermafroditas, conforme relatado por Sriprasertsak *et al.* (1988). Em estudo realizado por Arango *et al.* (2008), com uso dos sistemas peroxidase (Po), esterase (EST) e leucine-amino-peptidase (LAP), não foi possível diferenciar plantas femininas das hermafroditas, tanto no caso do híbrido Tainung 1 como na variedade *Improved Sunrise Solo 72/12*.

O uso de marcadores moleculares para determinação do sexo do mamoeiro tem sido mais evidente, porém os altos custos envolvidos, ainda, inviabilizam o emprego mais difundido dessa metodologia em larga escala. Magdalita e Mercado (2003) verificaram que a técnica de PCR para a determinação do sexo em mamoeiro é eficiente, porém de custo mais elevado. Com essa técnica, a determinação do sexo pode ser feita em qualquer estágio de

crescimento e desenvolvimento das plantas, embora, atualmente, a técnica seja útil, apenas, para fins experimentais.

Urasaki *et al.* (2002) identificaram um fragmento de 450 pb, intitulado PSDM (*Papaya Sex Determination Marker*), existente, apenas, no genoma de plantas do sexo masculino e hermafrodita, mas não no genoma das plantas femininas. Esse resultado sugere, fortemente, que o PSDM está localizado na região do cromossomo que é específico para o sexo masculino e o hermafrodita. Marcadores moleculares estreitamente ligados a *Sex1*, que é o gene que determina o sexo da planta em mamoeiro, também foram desenvolvidos por Sondur *et al.* (1996). A técnica de sexagem, com uso dos marcadores SCAR T12 e SCAR T1 como um controle positivo, foi utilizada para prever, corretamente, as plantas hermafroditas em uma população de plântulas com uma precisão de 99,2% conforme Deputy *et al.* (2002).

Chaves-Bedoya e Nuñez (2007), por meio de um estudo com plantas jovens de cultivares colombianos de papaya, verificaram que o marcador SCAR SDSP pode determinar o sexo em plantas jovens de forma precisa com a metodologia de PCR. Contudo, foi possível, apenas, amplificar fragmentos a partir dos genomas de plantas masculinas e hermafroditas.

Em trabalho realizado para validar marcadores moleculares ligados ao sexo do mamoeiro e na seleção indireta de genótipos comerciais de dois híbridos do grupo Formosa e de duas variedades do grupo Solo, Oliveira *et al.* (2007) observaram que os marcadores do tipo SCAR não possibilitaram a identificação correta do sexo dos genótipos. Isso ocorreu devido à presença de falso-positivos e falso-negativos nas análises. Já o marcador RAPD BC210 permitiu a identificação de todas as plantas hermafroditas e femininas, o que revela um potencial para ser usado na seleção assistida em alguns dos genótipos mais cultivados no Brasil (Lemos *et al.*, 2002).

Sunder *et al.* (1996) demonstraram a utilidade dos marcadores de DNA polimórfico amplificado, arbitrariamente, (RAPD) para o desenvolvimento de um mapa de ligação genético e *Carica papaya*. Marcadores de DNA foram desenvolvidos para detectar o sexo do mamoeiro, sem ter a necessidade de identificação do botão floral, como é o caso do trabalho de Hsu *et al.* (2012), baseado em uma metodologia isotérmica de amplificação de ácidos nucleicos, a *Loop mediated isothermal DNA amplification* (LAMP).

Apesar dos avanços metodológicos e científicos envolvidos na determinação precoce do sexo de mamoeiro, os estudos relacionados à genética e à epigenética do mamão, ainda, são carentes. O trabalho de Aryal *et al.* (2012), como exemplo, evidencia que o genoma do mamão foi sequenciado, mas que seus microRNAs e outros RNAs reguladores, ainda, precisam ser analisados.

3.2. Estudos ecofisiológicos

3.2.1. Fotossíntese, transpiração e condutância estomática

A fotossíntese é um processo complexo pelo qual plantas e algumas bactérias produzem compostos orgânicos a partir de matéria-prima inorgânica na presença de luz solar. O sol é a fonte primária de toda a energia metabólica das plantas, e a fotossíntese é fundamental para o crescimento e manutenção das formas de vida existentes (Hall e Rao, 1980; Marengo e Lopes, 2007).

A atividade fotossintética possibilita a conversão da energia solar em cada superfície foliar sadia em carboidratos. Essa energia é absorvida por pigmentos e é convertida em potencial eletroquímico associado ao transporte de elétrons, ao transporte de prótons, às reações redox e à transferência de fosfato (Mohr e Schopfer, 1994). Por meio do melhoramento genético, é possível otimizar a arquitetura foliar, o tamanho das folhas e os coeficientes de partição de assimilados, e também propiciar aumentos nas taxas fotossintéticas, de maneira a contribuir para o incremento direto da produção (Nelson, 1988).

Segundo Kozlowski *et al.* (1991), os valores de fotossíntese variam, amplamente, entre as espécies e entre os locais onde as plantas crescem e se desenvolvem. Em um mesmo indivíduo, durante o curso do dia e durante as estações do ano, uma variação nas taxas fotossintéticas ocorre entre as folhas de sol e as folhas de sombra. Essas variações são resultantes da interação entre a idade da folha, a formação do dossel, a condutância estomática e os fatores ambientais, como intensidade de luz, temperatura e disponibilidade de água.

Em concomitância, influenciada por um ou mais fatores ambientais, a fotossíntese apresenta respostas diferenciadas. Portanto, os resultados obtidos por meio de um estudo em condições de campo, quando comparado aos estudos realizados em laboratório, devem representar, mais realisticamente, a influência

dos fatores ambientais, no que diz respeito às trocas gasosas realizadas por uma espécie vegetal (Chaves *et al.*, 2002; Larcher, 2006).

Conforme relatado por Campostrini e Glenn (2007), o processo fotossintético do mamoeiro pode ter forte influência dos fatores abióticos como luz, vento, características químicas e físicas do solo, além da quantidade de água disponível no solo e no ar, da temperatura e, também, dos fatores bióticos como presença de fungos micorrízicos. Assim, atributos abióticos podem exercer influências significativas na capacidade fotossintética de plantas de mamoeiro femininas, masculinas e hermafroditas, as quais, possivelmente, podem apresentar respostas diferenciadas.

Em paralelo, devido ao fato de o mamoeiro ser uma planta de produção contínua quando na fase adulta, os fotoassimilados são alocados, simultaneamente, para o crescimento reprodutivo e vegetativo. Desse modo, qualquer fator ambiental que cause mudanças no processo fotossintético, como exemplo, o excesso de energia luminosa, pode afetar, significativamente, a produtividade da espécie (Baker e Rosenqvist, 2004). Assim, é possível que exista uma resposta diferencial entre os diferentes padrões sexuais do mamoeiro (plantas femininas, hermafroditas e masculinas) em relação à ação dos fatores do ambiente sobre o processo fotossintético.

O processo pelo qual as plantas eliminam a água para a atmosfera na forma de vapor é designado transpiração. Geralmente, esse processo acontece nas folhas, mas pode ocorrer, também, nas lenticelas de plantas lenhosas. Em folhas, a evaporação ocorre a partir das paredes celulares em direção aos espaços intercelulares que contêm ar. A partir dos espaços intercelulares, ocorre a difusão da molécula de água para a atmosfera por meio dos estômatos. Os estômatos são essenciais na regulação da taxa transpiratória, juntamente com a camada de ar adjacente à folha (Pereira *et al.*, 2002).

Quando ocorre incidência direta da radiação solar, a transpiração é fundamental, pois impede que as folhas fiquem submetidas ao superaquecimento (Pereira *et al.*, 1997). Devido ao fato de a energia do sol ser necessária para a realização da fotossíntese, no processo evolutivo, a folha evoluiu como um órgão que maximiza a superfície (maior relação área/volume), o que proporciona, ao mesmo tempo, uma maior superfície de transpiração (Raven *et al.*, 2001).

O mamoeiro pode adaptar-se a diferentes condições de luz abaixo do ponto de saturação luminosa. Apesar disso, a espécie responde a condições sombreadas com uma redução da altura da planta, da área foliar, da densidade estomática, do peso foliar específico, da espessura da folha e com o aumento da concentração de clorofila. Desse modo, o mamão apresenta considerável plasticidade morfogenética à sombra, sendo classificado como uma espécie com uma certa tolerância ao sombreamento (Buisson e Lee, 1993).

Segundo Valancogne *et al.* (2000), a quantificação da transpiração de espécies frutíferas no campo depende de uma série de fatores, como disponibilidade hídrica e condições de demanda atmosférica. Além disso, a transpiração é dependente de fatores ligados à própria planta, como arquitetura de copa e área foliar e, ainda, de fatores que afetam a capacidade de interceptação da radiação solar e de interação com o vento.

Em períodos em que há água disponível no solo, nos dias quentes de radiação solar intensa, a quantidade de água transpirada nas folhas pode ser superior à quantidade absorvida pelas raízes, a qual é transportada pelo xilema, o que pode provocar um estresse hídrico temporário. Somado a isso, com um estresse hídrico moderado, os estômatos tendem a se fechar e reduzir a entrada de CO₂ na folha. Em consequência, a assimilação fotossintética do carbono também se reduz, conforme relatado por Marengo e Lopes (2007). No caso da Região Norte Fluminense, segundo Almeida *et al.* (2003), é possível obter maior produção de frutos de mamoeiro com uso de uma lâmina de irrigação com total de água igual a 2.937 mm.

Os estômatos são estruturas que permitem a comunicação entre a parte interna da planta e a atmosfera, sendo que, para o mamoeiro, a densidade de estômatos na face abaxial da folha está em torno de 400 estômatos mm⁻² (El-Sharkawy *et al.*, 1985). Nos estômatos, passam o vapor d'água, o gás carbônico e o oxigênio. Através deles, toda a água usada nos processos metabólicos necessários ao crescimento e desenvolvimento dos vegetais é evaporada (Pereira *et al.*, 1997). Por meio da alteração na abertura estomática, ocorre um controle na entrada e saída de CO₂ e da água na folha, num processo denominado de transpiração, em que acontece um resfriamento foliar; assim, quanto maior a transpiração, maior será a refrigeração da folha. Adicionalmente, existe uma grande variação no número de estômatos por área entre as espécies, o que

influencia na regulação das trocas gasosas e na aclimação e adaptação às mudanças globais e locais do clima (Angelocci, 2002; Hetherington e Woodward, 2003).

Em uma superfície foliar, ao mesmo tempo, nem todos os estômatos estão com o mesmo grau de abertura. Deve-se observar que as células responsáveis pelo fechamento movimentam-se constantemente, e que o poro estomático oscila a abertura e o fechamento (Larcher, 2006). Os principais fatores ambientais que ocasionam variações na condutância estomática são a umidade, tanto do solo quanto do ar, bem como a radiação solar, conforme relatado por Landsberg (1986).

O sistema que regula a abertura estomática funciona como uma válvula de segurança para transpiração. O hormônio denominado ácido abscísico (ABA) é muito importante nessa regulação, pois transmite sinais para as células-guarda, que, rapidamente, fecham o poro estomático (Mohr e Schopfer, 1994). Em condições de baixa disponibilidade de água, as reduções da condutância estomática constituem uma das primeiras estratégias para diminuir a taxa de transpiração e manter a turgescência das folhas. Sob uma lenta perda de vapor de água pela folha, pode ocorrer o processo de fechamento estomático, o que reduz a absorção de gás carbônico (CO₂) e a fotossíntese (Liberato *et al.*, 2006).

Por meio de um estudo realizado por Machado Filho *et al.* (2006), em mamoeiro cultivado no Cerrado Baiano, foi observado que, em relação aos meses de novembro e dezembro, o déficit de pressão de vapor do ar, nos meses de julho e setembro (época seca), causa fechamento estomático em dois genótipos de mamoeiro (Tainung e Sunrise Solo). Isso contribui para a diminuição nos valores da assimilação fotossintética do carbono. Esses resultados corroboram a informação de que os fatores do ambiente, no caso específico, o déficit de pressão de vapor, controlam, fortemente, a abertura estomática e, indiretamente, a assimilação fotossintética do carbono.

Segundo Chutteang *et al.* (2007), em mamoeiro, por um longo período da ontogenia foliar, as plantas femininas apresentaram maior capacidade fotossintética, e foi observada uma elevação na taxa de transporte de elétrons, no conteúdo de clorofilas, na abertura estomática e na assimilação fotossintética do carbono dessas plantas femininas, quando comparadas com as plantas

hermafroditas. Entretanto, mais trabalhos necessitam ser feitos para confirmar os resultados obtidos pelos autores.

Os estômatos têm uma importante função de regular a temperatura da folha. Em relação à temperatura do ar e, conseqüentemente, em relação às condições de transpiração, a temperatura da folha pode ser diminuída em, até, 8°C quando a transpiração é otimizada (Wilkinson, 2004). É importante salientar que, sob a condição de altas temperaturas foliares, as quais estão associadas à transpiração reduzida nas folhas, pode haver danos ao funcionamento do fotossistema I e II causados pelo efeito da temperatura supraótima.

A abertura e o fechamento estomático têm uma função importante na determinação da eficiência do uso da água (EUA) (Nobel, 1991), o que traduz o balanço entre o carbono assimilado e a água consumida. Para plantas com metabolismo C₃, cerca de 500 moléculas de água são perdidas para cada molécula de CO₂ fixada pela fotossíntese. Assim, as plantas com uma razão de transpiração de 500 moléculas têm uma eficiência no uso da água de 1/500 ou 0,002. A EUA expressa, quantitativamente, a resposta momentânea das trocas gasosas na folha (Taiz e Zeiger, 2009; Larcher, 2006).

Um eficiente fechamento estomático permite que as plantas não diminuam, demasiadamente, o potencial hídrico sob a condição de estresse hídrico. Esse mecanismo é observado em genótipos mais adaptados à limitação de água no solo. Torna-se importante salientar que as características dos estômatos, tais como o tamanho, a morfologia e a distribuição, sejam fatores que apresentem diferenças consideráveis entre as espécies. Sob as condições de estresse hídrico, o processo de controle da abertura estomática é mais relevante para o funcionamento vegetal do que o tamanho e o número de estômatos, conforme Chaves (1991).

Os resultados do estudo realizado por Peçanha *et al.* (2010), com três genótipos de mamoeiro enxertados, apontam que a transpiração e a condutância estomática não foram afetadas pelo porta-enxerto. No experimento, a análise dos resultados demonstrou que o enxerto não prejudicou a absorção de água em todos os genótipos de mamão avaliados, e que a nova conexão formada entre os vasos xilemáticos, após a enxertia, parece manter estável o fluxo de água no sistema raiz-tronco-atmosfera.

3.2.2. Estimativa do teor de clorofila

As clorofilas são moléculas complexas especialmente ajustadas para as funções de absorção de luz, transferência de energia e transferência de elétrons durante a fotossíntese. Assim, esses pigmentos são essenciais na conversão da radiação luminosa em energia química, na forma de ATP e NADPH (Jesus e Marengo, 2008; Nobel, 2009).

O nitrogênio (N) é o elemento mineral que as plantas demandam em maiores quantidades. Ele serve como constituinte de muitos componentes da célula vegetal, como os aminoácidos, as proteínas, os ácidos nucleicos, além de fazer parte da constituição da molécula de clorofila. Logo, a deficiência de N, rapidamente, inibe o crescimento vegetal (Taiz e Zeiger, 2009).

Em várias espécies vegetais, tem sido demonstrado que o teor de clorofila pode indicar a concentração de N na folha e ser utilizado para detecção das variações no suprimento de N. Assim, a concentração de clorofila possui interferências das variações desse nutriente. Nesse caso, Soratto *et al.* (2004) identificaram que o método da avaliação indireta do teor de clorofila é viável para indicar o estado nutricional de N do feijoeiro nos sistemas de manejo estudados.

O medidor portátil de clorofila SPAD-502 (Minolta, Japão) é um equipamento capaz de fornecer leituras relacionadas com os teores de clorofila presentes nas folhas. Com o auxílio do SPAD, é possível mensurar de forma rápida, prática e com baixo custo, sendo uma técnica não destrutiva, cabível de execução em condições de campo. Nesse caso, em algumas culturas, o emprego do medidor portátil de clorofila constitui uma alternativa para avaliar a deficiência de N e, possivelmente, indicar, até mesmo, a quantidade de nutrientes a serem aplicados (Argenta *et al.*, 2001).

O medidor portátil de clorofila (MPC) possui diodos que emitem fótons em 650 nm (vermelho) e a 940 nm (infravermelho). Os fótons em 650 nm situam-se próximos aos dois comprimentos primários de ondas associados à atividade da clorofila (645 e 663 nm). O comprimento de onda de 940 nm serve como referência interna para compensar diferenças na espessura, ou no conteúdo de água da folha, ou as que sejam devido a outros fatores (Minolta, 1989). Os fótons, que passam através da amostra da folha, atingem um receptor (fotodiodo) que converte a luz transmitida em sinais elétricos analógicos, e esses sinais são

amplificados e convertidos em sinais digitais (Minolta, 1989). Eles são usados por um microprocessador para calcular os valores SPAD (*soil plant analysis development*), visualizados por meio de um visor numérico digital. Os valores obtidos são proporcionais ao teor de clorofila presente em cada folha (Argenta *et al.*, 2001).

No caso do mamoeiro, quando comparado com outros genótipos do grupo 'Solo', o genótipo 'Golden' se caracteriza por apresentar uma menor concentração de clorofila, segundo Torres Netto (2005), e uma menor produtividade. Segundo Castro *et al.* (2011), para o genótipo 'Golden', valores do índice SPAD iguais a 45 demonstram elevada concentração de clorofila e ótimos teores de N-org nos tecidos foliares.

3.2.3. Fluorescência da clorofila *a*

A medida da fluorescência da clorofila *a* pode estar relacionada com a capacidade fotossintética das plantas. A fluorescência é definida como qualquer luz na região do vermelho e infravermelho, produzida nos tecidos vegetais fotossintetizantes, após excitação das moléculas de clorofila com luz natural ou artificial na faixa visível do espectro eletromagnético. A fluorescência é emitida, primariamente, pela clorofila *a*, presente no Fotossistema II (PSII), e se constitui em um modo de dissipação do excesso de energia (Mohammed *et al.* 2003; Taiz e Zeiger, 2009).

Em sua maioria, a fluorescência da clorofila *a* é emitida pelo PSII e pelo Sistema Coletor de Luz do PSII (LHCII). Assim, alterações na emissão da fluorescência, conforme relatado por Strasser *et al.* (2000), podem revelar comprometimentos no processo fotossintético. Desse modo, o estudo da fluorescência da clorofila possibilita a obtenção de importantes informações sobre a relação entre estrutura e atividade do PS II, do centro de reação (RC) e dos complexos coletores de luz (Smit *et al.*, 2009).

Paralelamente, uma condição de estresse severo, quando combinado com altos níveis de irradiância solar, pode causar diminuição na eficiência da fotossíntese. O rendimento quântico máximo do PSII, estimado pela razão F_v/F_m , indica a probabilidade de um elétron causar a redução da quinona A (Qa), quando absorvido pelos pigmentos fotossintéticos do PSII (Baker, 1991; Krause e

Weis, 1991). Assim, alterações no metabolismo fotossintético podem ser induzidas por fatores bióticos e abióticos, os quais podem modificar as características cinéticas de emissão da fluorescência nas plantas (Baker e Rosenqvist, 2004).

A fluorescência da clorofila *a* tem sido amplamente usada para monitorar a capacidade fotossintética de plantas de modo não destrutivo. As relações entre as variáveis de fluorescência da clorofila e o desempenho fotossintético são analisadas no contexto de aplicações das medições da fluorescência, para identificação de plantas com melhor desempenho fotossintético (Baker e Rosenqvist, 2004; Stirbet e Govindjee, 2011). Desse modo, a fluorescência, especialmente quando combinada com outras medidas não invasivas, tais como a espectroscopia de absorção, a análise das trocas gasosas e a termometria por infravermelho, pode ser uma poderosa ferramenta para estudar o desempenho fotossintético (Baker, 2008). Nesse sentido, caso exista uma diferença na assimilação fotossintética do carbono, bem como diferenças na eficiência fotoquímica do PSII em plantas de mamoeiro com padrões sexuais diferentes, a avaliação da emissão da fluorescência da clorofila pode ser uma importante ferramenta na diferenciação sexual de mamoeiro.

Em um experimento realizado por Reis (2003) com mamoeiros do grupo Formosa, que foram cultivados em campo na Região Norte Fluminense, não foi verificado o efeito fotoinibitório no processo fotossintético por meio de medições da fluorescência emitida. Segundo esse autor, a não detecção do dano fotoinibitório nas folhas dessas plantas pode estar relacionada ao movimento paraheliotrópico das folhas, nos horários com temperaturas mais elevadas do dia (das 11h às 14h). Esse movimento, em adição ao processo de controle da fotoinibição, apresenta a capacidade de evitar a elevação da temperatura foliar.

Correia e Diaz Barradas (2000) observaram que, sob a ausência de estresse hídrico e em condições de laboratório, as plantas femininas e masculinas de *Pistacia lentiscus* L. não apresentam diferenças significativas para as variáveis relacionadas à fluorescência e à fotossíntese, bem como para a curva de resposta à luz e ao CO₂. Por outro lado, em condições de estresse, ocorreu redução nas taxas de assimilação de CO₂ e de condutância estomática nas plantas de sexo feminino.

Os estudos relacionados aos estresses bióticos vêm sendo realizados, também, por meio do uso da emissão da fluorescência da clorofila, como uma ferramenta útil e não-invasiva, para avaliar as perdas na eficiência fotossintética, ou mesmo a gravidade dos sintomas em tecidos infectados. Como exemplo, Nanda e Biswal (2008) verificaram que o vírus do mosaico provoca sintomas graves nas folhas de mamoeiro. As alterações induzidas pelo vírus no fotossistema II (PS II) afetaram a estrutura e as funções fotoquímicas.

Os dados de fluorescência podem ser mais bem interpretados com o teste desenvolvido por Strasser e Strasser (1995), designado de JIP-Test, o qual se baseia na teoria do fluxo de energia em biomembranas e se utiliza de índices para obtenção de variáveis que explicam o fluxo de energia através do PSII. Informações sobre a relação entre estrutura e atividade dos Fotossistemas I e II, entre os centros de reação (RC), e para os complexos proteína/pigmentos do centro de reação, podem ser obtidas pela avaliação da fluorescência da clorofila *a* (Thoren *et al.*, 2010). Assim, o JIP-teste consiste numa poderosa ferramenta sistemática para avaliar a cinética da fluorescência (Stirbet e Govindjee, 2011). Force *et al.* (2003) demonstraram a vantagem da utilização dos parâmetros de fluorescência do JIP-test, obtidos para avaliar o PSII, ao invés de usar, apenas, um único parâmetro tal como o da relação F_v/F_m .

Segundo Mohammed *et al.* (2003), a fluorescência da clorofila pode ser usada para avaliação de plantas sob influência de diversos tipos de estresse, como, por exemplo, estresses de natureza hídrica, por poluição atmosférica, frio, calor, deficiência de nutrientes, doenças, dentre outros. Com base nos estudos de Chutteang *et al.* (2007) e devido ao fato de a fluorescência da clorofila poder ser utilizada para avaliar a capacidade fotossintética de plantas, é possível levantar a hipótese de que as plantas femininas possam apresentar alterações na emissão da fluorescência. Como a medição da fluorescência da clorofila é uma técnica relativamente precisa, rápida e não destrutiva e que permite uma associação de imagens a um sistema de fenotipagem automático e eletrônico, é possível tentar utilizá-la na determinação do sexo de indivíduos de *Carica papaya* L..

Khanizadeh e DeEll (2003) ressaltam o potencial das medições de fluorescência da clorofila em programas de melhoramento genético de frutos. A inferência das alterações na fluorescência da clorofila em frutos de mamão (*Carica papaya* L. cv. Golden), em diferentes estágios de maturação, é uma

técnica útil, complementar e não destrutiva, que pode ser combinada com outras técnicas de medição de qualidade de frutos. Nesse caso, ambos os parâmetros de fluorescência da clorofila avaliados diminuem com o avanço do amadurecimento das frutas, conforme detectado por Bron *et al.* (2004).

Lin *et al.* (2009), em estudo desenvolvido com folhas de *Camellia sinensis* L., verificaram que a deficiência de fósforo (P) diminui a capacidade fotossintética de transporte de elétrons e prejudica toda a cadeia de transporte do PSII e PSI. Essas reduções acarretam a diminuição do conteúdo de ATP, um fator limitante à regeneração da RuBP, e, portanto, limitante, também, à taxa de assimilação de CO₂.

Em geral, muitos estudos têm utilizado a razão Fv/Fm como indicador de estresse em plantas. Porém, nem sempre, esse parâmetro, baseado em Fo (fluorescência inicial) e em Fm (fluorescência máxima), é suficiente para identificar diferenças entre tratamentos experimentais, segundo Stirbet e Govindjee (2011). Além disso, a razão Fv/Fm é independente do percurso através do qual a intensidade da fluorescência atinge um valor máximo (Thach *et al.*, 2007). Com isso, um novo parâmetro tem sido utilizado para calcular o índice de desempenho, ou performance index (PI), pelo qual é possível quantificar as principais etapas fotoquímicas no fotossistema II (Thach *et al.*, 2007). Esse índice apresenta maior sensibilidade para detectar estresses, pois depende, principalmente, da densidade de centros de reação e da eficiência no transporte de elétrons (Strasser *et al.*, 2000; Stirbet e Govindjee, 2011).

Os estudos realizados com diferentes genótipos de soja, por Strauss *et al.* (2006), demonstraram a eficiência da performance index (PI) para selecionar genótipos tolerantes ao frio noturno. Já Thach *et al.* (2007) verificaram que o PI pode ser utilizado para monitorar a vitalidade e o vigor de populações de plantas que ocorram, também, em seu habitat natural, por ser sensível a mudanças ambientais, principalmente relacionadas à alta luminosidade e ao estresse hídrico. Assim, o PI tem tido uso difundido para quantificar os efeitos do ambiente sobre a fotossíntese (De Ronde *et al.*, 2004; Hermans *et al.*, 2003; Strauss *et al.* 2006).

3.2.4. Termografia

Os objetos localizados na superfície terrestre emitem radiação infravermelha. A intensidade da radiação emitida depende de dois fatores, da temperatura do objeto e da capacidade desse objeto em emitir radiação, a qual é conhecida por emissividade (Mendonça, 2005). Ao longo do século XIX, com o avanço tecnológico, aparelhos mais sofisticados surgiram para detecção da temperatura dos objetos. Os termômetros a infravermelho de curto alcance, que empregam termopilhas e cristais termoelétricos, foram desenvolvidos como sensores a infravermelho. A evolução desse aparelho ocorreu com o sentido de facilitar a utilização, tornando-o uma ferramenta de mais fácil emprego, com maior número de características, opções e informações obtidas (Afonso, 2010).

A termografia é uma das técnicas de inspeção que se enquadra nas técnicas de manutenção preditiva, que podem ser definidas como uma atividade de monitoramento capaz de fornecer dados suficientes para uma análise de tendências. A termografia é mais conhecida por ser utilizada em humanos e na medicina animal. Atualmente, essa técnica tem aplicações em inúmeros setores como na indústria automobilística, na indústria aeronáutica, na indústria química, e na engenharia civil (Raghavan, 2000).

A termografia é uma técnica que, também, permite a visualização da temperatura da superfície foliar de plantas, por meio da detecção da radiação infravermelha emitida (infravermelho longo 8-14 μm). A temperatura foliar pode variar, principalmente, por ação dos fatores ambientais, como a incidência de radiação solar, e pela transpiração. O processo de análise de dados em termografia pode ser realizado por meio de aplicativo computacional, que transforma os dados de radiação emitida em imagens térmicas, em que os níveis de temperatura são indicados pelo gradiente de falsa-cor (Nobel, 1991; Raghavan, 2000). A temperatura foliar pode estar submetida à interferência de fatores ambientais e à taxa transpiratória. As modificações do estado hídrico de uma planta podem causar mudanças na transpiração foliar, em função da ativa regulação da condutância estomática. Os resultados dos estudos desenvolvidos por Jones (1990) apontam o potencial da utilização da termografia por infravermelho, até mesmo como ferramenta de estimativa da condutância estomática.

Em programas de melhoramento genético convencional, que visam à seleção de plantas com base na eficiência do uso da água, a termografia pode

aumentar a velocidade e a eficácia no acompanhamento das taxas de transpiração. Além disso, a termografia tem a vantagem de poder ser automatizada. Portanto, segundo Raghavan (2000), do ponto de vista biotecnológico, ela pode ser usada como um método eficiente para selecionar populações de plantas transgênicas ou mutantes, que apresentam alterações na condutância estomática e transpiração.

Como a temperatura da folha é uma característica fisiológica que pode ser usada para monitoramento do estado hídrico da planta (Jimenez-Bello *et al.*, 2011), a técnica da termografia tem sido muito usada em estudos relacionados à resposta estomática de plantas sob estresse hídrico (Jones, 1999 e 2004; Leinonen e Jones, 2004; Grant *et al.*, 2007). Segundo o mesmo autor, a grande maioria das aplicações da termometria por infravermelha depende da sensibilidade da temperatura foliar e da taxa de evaporação; portanto, da abertura estomática. A combinação das medidas de trocas gasosas, de fluorescência da clorofila e de termografia corresponde a uma abordagem robusta para "calibrar" os dados termográficos, antes de iniciar um projeto de triagem em grande escala. Uma configuração que permite simultâneas medições termográficas de trocas gasosas e da área foliar foi desenvolvido por Chaerle (2007) para comprovar a linearidade da relação inversa entre temperatura da folha e transpiração.

As modificações na condição hídrica de uma planta, causada por condições adversas, acarreta mudanças na transpiração, como resultado da regulação ativa da abertura estomática. Conforme Nilsson (1995), as mudanças associadas ao modelo padrão de resfriamento da folha podem ser monitoradas de forma instantânea por meio de imagens termográficas. Esse fato torna a termografia uma importante ferramenta no monitoramento das trocas gasosas relacionadas ao vapor de água em espécies vegetais. Guilioni *et al.*, (2008) também estudaram as relações entre a resistência estomática e a temperatura foliar por meio da termografia por infravermelho.

A termografia por infravermelho é um método não-destrutivo. Em relação aos métodos normalmente utilizados na detecção de estresses, uma vantagem da termometria é a capacidade de detecção precoce de estresses relacionados ao ataque de patógenos em plantas (Bajons, 2005). Belin *et al.* (2013), em estudo visando ao controle do fungo *Venturia inaequalis* (Cooke) G. Winter, causador da 'sarna da macieira', utilizaram as técnicas da termografia por infravermelho e da

fluorescência da clorofila por imagem. Ambos os procedimentos se mostraram úteis na detecção precoce da doença, além de serem não destrutivos. Outros estudos foram desenvolvidos com o uso da termografia para detectar alterações fisiológicas causadas por patógenos, como é o caso dos trabalhos realizados por Chaerle *et al.* (2004) e Oerke *et al.* (2011).

A sensibilidade das folhas à temperatura causa mudanças na condutância estomática, e, portanto, a utilidade de imagens térmicas para o estudo da condutância estomática depende tanto da absorção da radiação, quanto da condutância da camada de ar limítrofe e da umidade atmosférica. A maior sensibilidade à temperatura das folhas de sol comparadas com folhas de sombra sugere que talvez seja melhor usar as folhas de sol para estimativas da condutância estomática para dados térmicos. Essa diferença surge, porque há pouco efeito sobre o balanço energético em folhas sombreadas, mas um grande efeito sobre as folhas expostas ao sol (Jones *et al.*, 2002).

Em trabalho que relaciona o uso de imagem térmica para determinação da condutância de vapor de água na folha (g_L) na espécie florestal *Fagus sylvatica* L., ficou demonstrado que as relações entre os índices de temperatura e g_L são satisfatórias e podem ser estabelecidas em árvores de grande porte. Nesse caso, os estratos do dossel expostos a níveis relativamente baixos de irradiância, apresentam valores relativamente baixos da g_L (Reinert *et al.*, 2012).

As reduções na absorção de água provocam fechamento estomático, o que reduz a transpiração e aumenta a temperatura da folha. A temperatura da folha ou copa tem sido utilizada para fazer uma estimativa empírica sobre o estresse hídrico da planta. Blonquist Jr. *et al.* (2009) utilizaram os princípios da termografia a infravermelho para detectar a condutância estomática do dossel (g_C) de forma automática.

Grant *et al.* (2012) utilizaram a imagem térmica e a composição isotópica do carbono para selecionar e verificar variações entre 10 cultivares de morango, sob condições ótimas de disponibilidade hídrica e sob estresse hídrico. A combinação das variáveis supracitadas ofereceram análises com potencial para a seleção simultânea, tanto de cultivares que apresentaram alta condutância estomática, quanto alta eficiência no uso da água (variáveis estimadas a partir da temperatura).

O'Shaughnessy *et al.* (2011) avaliaram o estresse hídrico em plantios de soja e algodão. Os autores evidenciaram como a atual tecnologia da termometria a infravermelho pode fornecer informações ao agricultor sobre o crescimento/desenvolvimento de cultivos agrícolas. Atualmente, é possível automatizar o sistema de irrigação pela análise de mapas espaciais que representam o status hídrico das culturas. Além disso, com dados espaciais sobre temperatura, é possível oferecer orientação adicional para selecionar a fase ótima de colheita.

Em estudo com uso de imagens termográficas, observou-se que os mamoeiros Sunrise Golden e UENF-Caliman apresentaram amplitude da temperatura foliar em torno de 2,5°C nas folhas das plantas que receberam soluções nutritivas de condutividades elétricas 1,6 dS m⁻¹ e 3,4 dS m⁻¹. A solução nutritiva com maior condutividade elétrica influenciou, negativamente, a transpiração das folhas dos mamoeiros. Tal solução causou fechamento estomático devido ao estresse osmótico. Conseqüentemente, as plantas cultivadas na solução de maior condutividade elétrica apresentaram temperaturas elevadas devido à não refrigeração da folha (Peçanha, 2010). Neste presente trabalho, essa técnica foi utilizada com o objetivo de determinar se as plantas femininas irão apresentar menor temperatura foliar em comparação com as plantas hermafroditas, uma vez que, em trabalhos anteriores (Chuttang *et al.* 2007), estas últimas apresentaram menores condutâncias estomáticas.

A termometria por infravermelho pode ser uma ferramenta útil para seleção de linhagens fisiologicamente superiores em programas de melhoramento genético, com o objetivo de aumentar a produção ou reduzir o impacto de estresses ambientais (Lopes e Reynolds, 2010).

3.2.5. Discriminação isotópica do carbono

O CO₂ atmosférico contém dois isótopos estáveis de átomos de carbono, os quais são o ¹²C e o ¹³C, sendo que o ¹³C é mais pesado e existe numa proporção menor em relação ao ¹²C. Por esse motivo, as folhas discriminam contra os isótopos de carbono mais pesados durante a fotossíntese, e o ¹²CO₂ difunde-se mais rápido para o sítio de carboxilação; assim sendo, esses isótopos

estáveis em uma folha contêm informações importantes sobre o processo de fotossíntese (Taiz e Zeiger, 2009).

A técnica se baseia na discriminação do ^{13}C em relação ao ^{12}C . No sítio de carboxilação da Rubisco, o ^{13}C apresenta uma baixa reatividade intrínseca, quando comparado com o ^{12}C (Brugnoli e Farquhar, 2000; Bacon, 2004). Por outro lado, nos estômatos, ocorre a discriminação em menor intensidade do ^{13}C do que a Rubisco; então, ao longo da fase de crescimento, a composição isotópica do carbono reflete o efeito do status hídrico da planta no processo fotossintético (de Souza *et al.*, 2005). Embora o $\delta^{13}\text{C}$ da planta inteira seja controlado pela assimilação e difusão do CO_2 nas folhas, a partição interna e o metabolismo primário dos assimilados podem produzir diferentes $\delta^{13}\text{C}$ entre os diferentes órgãos da planta (Ghashghaie *et al.*, 2001).

Em folhas expostas à perda de água, os estômatos tendem a se fechar e reduzem os valores da concentração interna de CO_2 (C_i). Como consequência, as plantas C_3 submetidas a condições de estresse hídrico tendem a ter o valor da razão entre isótopos de carbono menos negativo do que as plantas C_3 em condições hídricas adequadas (Taiz e Zeiger, 2009). As plantas C_4 possuem uma quantidade maior de ^{13}C , uma vez que as plantas C_3 apresentam maior abertura estomática do que as plantas C_4 . Quanto maior a abertura estomática, menor a eficiência no uso da água e mais fácil o ^{13}C sair do mesófilo foliar e ir para o ambiente externo sem ser assimilado. Essa é a justificativa para que o sinal isotópico seja mais negativo nas plantas C_3 do que nas plantas C_4 .

A composição isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ dos tecidos das plantas vem sendo proposta como “marcador” para estudar a eficiência no uso da água de vários genótipos de plantas C_3 (Souza *et al.*, 2005). A razão entre isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) apresenta valores típicos para plantas C_3 e C_4 , e, segundo Farquhar *et al.* (1989), as plantas C_3 têm um valor de $\delta^{13}\text{C}$ de, aproximadamente, 28‰. Assim, em resposta a diferentes condições ambientais, o ^{13}C pode ser usado para avaliar a eficiência intrínseca do uso da água em muitas espécies de plantas (Le Roux *et al.*, 1996; Osório *et al.*, 1998; Robinson *et al.*, 2000; Gaudillière *et al.*, 2002; Araus *et al.*, 2003).

Retuerto *et al.* (2000), em estudo que visou avaliar os efeitos do isótopo de carbono em uma espécie dióica (*Ilex aquifolium*), verificaram que as plantas femininas apresentaram maior eficiência do uso da água e maior taxa de

crescimento. As razões mais baixas de fotossíntese/transpiração são correlacionadas com maior discriminação contra ^{13}C .

A relação entre isótopos estáveis difere entre grupos de organismos, o que permite a identificação de fontes. Como exemplo, as plantas vasculares que utilizam a via metabólica C_4 são ricas em ^{13}C e apresentam um $\delta^{13}\text{C}$ que pode variar entre -10‰ a -14‰. Por outro lado, as plantas vasculares que utilizam a via metabólica C_3 apresentam um $\delta^{13}\text{C}$ variante ente -23‰ a -30‰ (Hedges, 1990).

Mais recentemente, Grant *et al.* (2012) realizaram estudo, envolvendo imagens térmicas e a composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) numa comparação entre dez cultivares de morango. Sob condições ótimas de disponibilidade hídrica e sob estresse hídrico, foi demonstrado que a $\delta^{13}\text{C}$ de todos os cultivares é mais elevada quando há limitação de água em comparação aos tratamentos com plantas bem irrigadas. Esses resultados demonstram que a composição isotópica do carbono deve constituir uma alternativa metodológica viável para a seleção de cultivares tolerantes à limitação hídrica do solo.

3.2.6. Ecofisiologia e o sexo em plantas

Segundo Campostrini e Glenn (2007), o mamoeiro é classificado como uma planta com metabolismo do tipo C_3 . O metabolismo do carbono é fortemente associado às trocas gasosas. A difusão ou fluxo de massa corresponde aos processos envolvidos nas trocas gasosas entre a atmosfera e as células do mesofilo. Nessas células, ocorrem trocas gasosas relacionadas ao CO_2 e ao O_2 , entre o interior da planta e a atmosfera que a envolve (Larcher, 2006).

As taxas fotossintéticas máximas, a emissão da fluorescência da clorofila e a resposta estomática ao déficit de pressão de vapor são características fisiológicas importantes que estão associadas a algum grau de controle genético. A rápida expansão nos conhecimentos relacionados à biologia molecular, em que se busca uma associação entre a expressão do gene com as respostas fisiológicas, poderá fornecer informações importantes sobre o melhoramento da espécie *Carica papaya* L., de modo que seja possível obter genótipos produtivos e adaptados às variações dos fatores ambientais (Campostrini e Glenn, 2007).

Ao longo do crescimento da planta, os fatores genéticos podem ser alterados pelos fatores ambientais. Quando as trocas gasosas são mensuradas

sob condição de mesma intensidade luminosa, pode ser observado um declínio das taxas durante a tarde quando comparado com as taxas obtidas no período diurno (Chaves *et al.*, 2003). Os estudos relacionados à idade e à posição da folha do mamoeiro, quanto à intensidade de energia luminosa, mostram que folhas com idade entre 26 e 36 dias apresentam maior concentração de clorofila total, taxa fotossintética, transpiração, condutância estomática e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (Wang *et al.*, 2014).

Reis *et al.* (2006) e Ferraz *et al.* (2011) encontraram que o fluxo de seiva xilemática apresenta uma correlação positiva e com a taxa de fotossíntese líquida, o que indica que as estratégias de manejo que propiciem a elevação no movimento de água das raízes para a parte aérea da planta de mamoeiro podem ocasionar ganho de carbono na espécie *Carica papaya* L.

Em paralelo, o estudo de Chutteang *et al.* (2007) aponta que plantas femininas de mamoeiro (F) possuem crescimento mais vigoroso do que as hermafroditas (H). As características fisiológicas corroboraram essa observação, o que poderia ser empregado para identificar o sexo das plantas na fase inicial. A eficiência de carboxilação em folhas F foi maior que nas folhas H, junto com maior taxa de transferência de elétrons e condutância estomática nestas plantas F. A taxa de fotossíntese líquida máxima de folhas F foi de $27,9 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, superior a 22,5 nas folhas H. Devido ao fato de as folhas das plantas femininas de mamoeiro terem uma maior condutância estomática e maiores taxas de transpiração, o sistema de resfriamento das folhas, nessas plantas, pode ser mais eficiente.

Torres Netto (2009) caracterizou, fisiologicamente, dois híbridos (UENF/Calimam 01 e Tainung 01) e três genótipos comerciais de mamoeiro (Golden, Sunrise Solo 7212 e JS12). A análise dos resultados demonstrou que o genótipo Golden, quando comparado aos demais genótipos, apresentou o menor crescimento de caules e raízes e uma reduzida altura e diâmetro, além de menor massa foliar específica, menor eficiência no transporte de elétrons por unidade de área amostrada e a mais baixa capacidade de síntese de clorofilas totais. Por outro lado, ao meio-dia, o genótipo Golden apresentou maior condutância estomática, o que foi relacionado com o menor déficit de pressão de vapor folhar. A maior condutância estomática proporcionou a maior taxa de transpiração e menor eficiência intrínseca do uso da água. Em paralelo, o híbrido UENF/Calimam

apresentou a capacidade fotossintética e as características morfológicas semelhantes aos genótipos comerciais superiores.

Em outros experimentos com mamoeiros cultivados em campo, foi observado que o padrão diurno das trocas gasosas foi dependente das condições climáticas, já que, sob dias com a ausência de nuvens, o déficit de pressão de vapor do ar afetou, significativamente, as taxas fotossintéticas, por meio da redução da condutância estomática. Em dias nublados, entretanto, esse fator não ocorreu (Marler e Mickelbart, 1998; Reis e Campostrini, 2008).

Cruz *et al.* (2009), em estudo realizado na Universidade das Filipinas, compararam três linhagens transgênicas de mamoeiro (geneticamente modificado para resistência ao vírus da mancha anelar). Os resultados apontaram que as taxas transpiratórias e a condutância estomática são semelhantes entre as linhagens transgênicas e com o tratamento controle não transgênico adotado.

Em mamoeiro, os estudos ecofisiológicos são de grande importância, pois os fatores ambientais afetam, profundamente, o crescimento e desenvolvimento das plantas por meio de comprometimentos na capacidade fotossintética das plantas. Um exemplo desses efeitos do ambiente é a menor produtividade de frutos obtida com a cultivar 'Sunrise Solo', nas condições subtropicais do Sul da África, quando comparado à produtividade desta cultivar obtida no mesmo período na região tropical do Havaí (Sippel *et al.*, 1989). Allan *et al.* (1987) avaliaram os efeitos do ambiente no desenvolvimento de plantas femininas e masculinas de mamoeiro e identificaram que, em ambientes mais quentes, as plantas, de ambos os sexos, apresentaram crescimento mais acentuado. Assim, uma compreensão avançada da interação planta ambiente relacionada aos processos fisiológicos é relevante, também, para orientar medidas que possam incrementar a produtividade e a sustentabilidade econômica nas fases da produção do mamoeiro. Conforme a melhoria da gestão com base científica, os produtores dessa cultura poderão aumentar a produtividade e a qualidade dos frutos de mamão (Campostrini *et al.*, 2010).

Em paralelo, muitos estudos têm sido realizados com o intuito de caracterizar diversas espécies dioicas, com emprego de ferramentas da ecofisiologia para diferenciar indivíduos quanto ao sexo. Como exemplo, podem ser citados trabalhos realizados com as espécies *Ilex aquifolium* (Obeso e Retuerto, 2002), *Sabina vulgaris* (He *et al.*, 2003), *Salix glauca* (Dudley e Galen,

2007), *Ilex paraguariensis* (Rakocevic *et al.*, 2009), *Corema album* (Zunzunegui *et al.*, 2006 e Cansino *et al.*, 2010).

Em estudo realizado para caracterizar, fisiologicamente, plantas femininas e masculinas da espécie dioica *Silene latifolia*, Gehring e Monson (1994) mostraram que as plantas femininas tinham menos nitrogênio nas folhas. Apesar disso, elas apresentaram maior eficiência fotossintética e do uso da água em relação às plantas masculinas, já que as plantas femininas precisam alocar fotoassimilados para o desenvolvimento dos frutos (Gehring; Monson, 1994).

Em estudo preliminar da espécie dióica *Ilex paraguariensis* A. St.-Hill. (erva-mate), Rakocevic *et al.* (2009) observaram que as plantas femininas, no final do processo reprodutivo, apresentaram maior taxa transpiratória em relação à planta masculina.

Outro estudo com mudas da espécie *Sabina vulgaris* Antoine da Região Semiárida da China, realizado por He *et al.* (2003), aponta que houve diferença significativa nas taxas fotossintéticas, transpiração e eficiência do uso da água entre plantas femininas e masculinas, sendo que plantas masculinas foram mais eficientes no uso da água.

Correia e Diaz Barradas (2000) observaram que, sob ausência de estresse hídrico, em condições de laboratório, não houve diferenças significativas entre as plantas femininas e masculinas de *Pistacia lentiscus* L. para as variáveis de inferência da fluorescência, da fotossíntese e para a curva de resposta à luz e ao CO₂. Por outro lado, em condições de estresse, ocorreu redução nas taxas de assimilação de CO₂ e condutância estomática nas plantas de sexo feminino.

Alguns trabalhos têm relatado diferenças fisiológicas entre sexos de plantas, principalmente sob os aspectos fundamentais da fotossíntese e da eficiência da conversão de energia fotossintética. Como exemplo, na espécie dióica *Ilex aquifolium*, Retuerto *et al.* (2000) estudaram os efeitos do isótopo de carbono e verificaram maior eficiência do uso da água e maior taxa de crescimento nas plantas femininas.

A espécie dioica *Siparuna grandiflora*, arbusto característico da Região Neotropical, foi estudada com o intuito de obter diferenças entre plantas masculinas e femininas. Os resultados demonstram que as diferenças entre os sexos em folhas individuais não necessariamente mostram os padrões em planta inteira, pois as plantas masculinas apresentaram maior capacidade fotossintética

em folhas individuais, porém as plantas femininas alcançaram um maior ganho de carbono em planta inteira (Nicotra *et al.*, 2003).

Em estudo realizado com a espécie dióica *Juniperus thurifera*, verificou-se que as plantas masculinas apresentaram menores taxas de trocas gasosas e crescimento radial, mas apresentaram maior eficiência no uso da água (EUA), como inferido a partir dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ menos negativos do que nas plantas femininas. Porém, quando submetidas à fertirrigação, as plantas femininas apresentaram uma estratégia em longo prazo, aumentando o armazenamento de nitrogênio (N) para compensar o período reprodutivo, enquanto as plantas masculinas parecem ser mais reativas à maior disponibilidade de nutrientes, aumentando as taxas de troca gasosa (Montesinos *et al.*, 2012).

Zhao *et al.* (2012) verificaram que a elevação na concentração de CO_2 de 350 para 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, na espécie dióica *Populus cathayana*, proporcionou, na mesma fase da folha, um aumento no crescimento e na capacidade fotossintética em folhas jovens de ambos os sexos, masculino e feminino, e induziu as plantas masculinas a ter uma maior produção em massa foliar, taxa de clorofila a/b, nível de proteína solúvel, eficiência no uso de nitrogênio, e nível de açúcar solúvel, em comparação com as femininas.

As interações entre fungos micorrízicos e plantas selvagens masculinas e femininas de *Carica papaya* L. mostraram que as plantas de ambos os sexos não apresentaram diferença no tamanho ou taxa de crescimento, mas as plantas masculinas floresceram mais cedo do que plantas femininas (Vega-Frutis e Guevara, 2009).

Em trabalho envolvendo a tolerância à seca e as trocas gasosas entre os sexos masculino e feminino da espécie *Salix glauca*, demonstrou-se que as plantas do sexo masculino são, fisiologicamente, mais plásticas no que diz respeito ao uso da água, pois as plantas femininas apresentaram maior estresse hídrico, devido aos valores mais negativos de potencial hídrico antemanhã, do que as plantas masculinas em condição de estresse. Os baixos valores de potencial hídrico antemanhã refletem que as plantas femininas podem, em parte, não manter um bom controle estomático sob seca, ao contrário das masculinas, que mantêm o potencial sob seca por redução da condutância. Paradoxalmente, a divergência, sob boas condições hídricas, entre os sexos, não foi detectável (Dudley e Galen, 2007).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Localização e condições de campo

Os experimentos foram realizados na área de produção comercial da empresa Caliman Agrícola S/A e no *campus* da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. O sítio de produção comercial (Fazenda Santa Terezinha) selecionado para o crescimento das mudas e para o transplântio em campo está localizado entre as coordenadas geográficas 19° 07' 55" de latitude Sul e 39° 48' 26" de longitude Oeste no município de Linhares, Estado do Espírito Santo, e possui uma altitude média de trinta metros acima do nível do mar (Figura 1).

Segundo a classificação climática de Koeppen (1948), a Região Norte do Espírito Santo está inserida na classe Aw, a qual é caracterizada pelo clima tropical úmido com inverno seco.

Os experimentos foram realizados em duas épocas do ano. O experimento 1 foi realizado entre abril e agosto de 2011, num período que engloba as estações mais frias e secas do ano (outono-inverno). O experimento 2 foi realizado entre outubro de 2011 e fevereiro de 2012, num período com influência das estações mais quentes e úmidas do ano (primavera-verão).

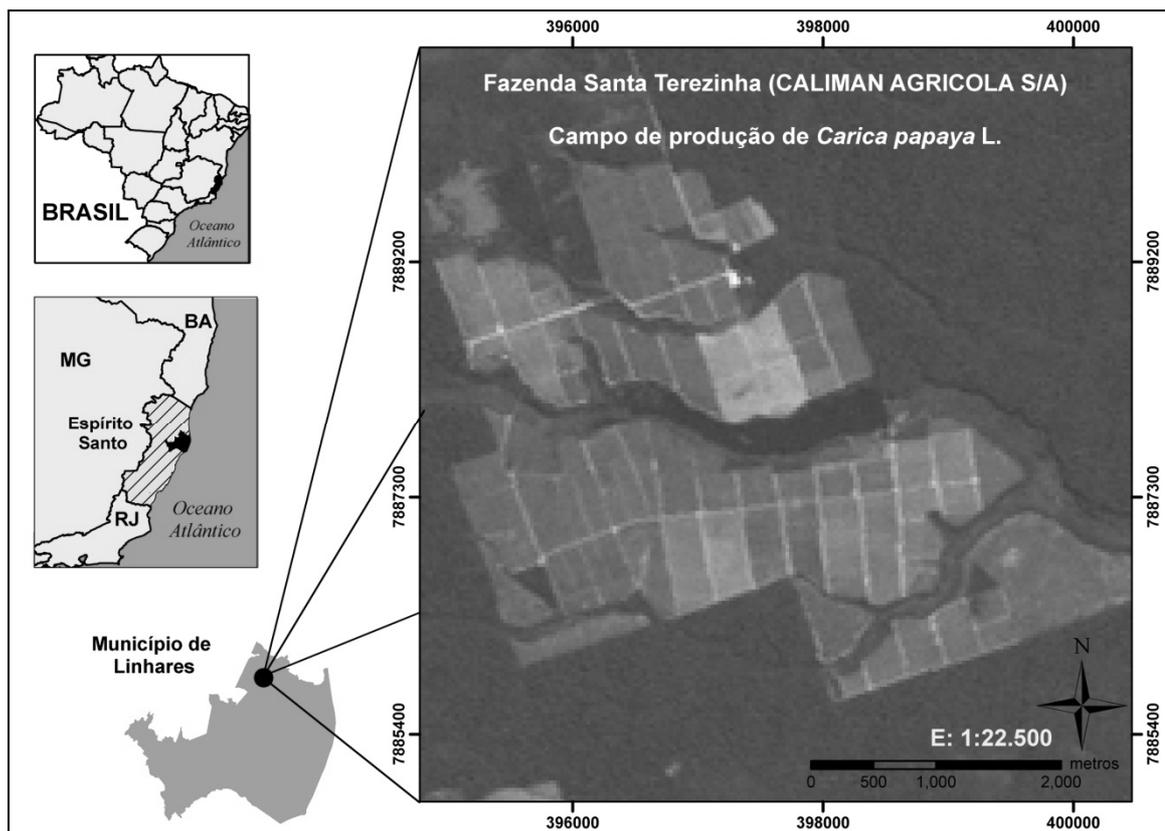


Figura 1: Localização geográfica da área experimental, município de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Caliman Agrícola SA.

4.2. Material vegetal

Em ambos os experimentos, o material vegetal empregado foram plantas de dois genótipos da espécie *Carica papaya* L., os quais apresentam as características abaixo relacionadas.

1-‘Golden’ Cultivar, selecionado pela CALIMAN AGRÍCOLA S/A no município de Linhares – ES. ‘Golden’ é proveniente de seleção massal realizada nos campos de produção de ‘Sunrise Solo’. Esse genótipo apresenta frutos e plantas de coloração verde-clara, os frutos são piriformes, com polpa vermelho-alaranjado e peso médio em torno de 0,45kg. A produtividade é inferior às demais cultivares do grupo ‘Solo’, em torno de 80 ton ha⁻¹. A casca é lisa e contém certa tolerância à mancha fisiológica do mamoeiro, o que torna uma cultivar aceitável no mercado externo.

2-‘UENF-CALIMAN 01’ (UC) Híbrido desenvolvido pela Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e pela empresa CALIMAN AGRÍCOLA S/A, situada no município de Linhares – ES. Esse híbrido foi

desenvolvido para as Regiões Norte e Noroeste Fluminense, além da porção Norte do litoral do Espírito Santo. Esse genótipo é resultante do cruzamento de 'Sunrise Solo 72/12' com o 'JS12', ou seja, um genitor do grupo Solo e um genitor do grupo Formosa. As características fenotípicas são equivalentes às plantas do grupo Formosa, com frutos alongados nas plantas hermafroditas e peso médio de 1,25 kg de polpa firme e vermelha, além do alto teor de sólidos solúveis, sabor e aroma bastante agradáveis. A altura de inserção do primeiro fruto é de 75 cm, e, aos nove meses após o transplante, alcança um porte de 4,20 m. A produção média é de 112 kg planta ano⁻¹ e o rendimento de 174 ton ha⁻¹ ano⁻¹.

4.3. Condições de cultivo

4.3.1. Avaliação das mudas

Em ambos os experimentos (1 e 2) no viveiro da empresa, noventa mudas de mamoeiro da espécie *Carica papaya* L. de cada um dos genótipos *Golden* e *UENF-Caliman 01* (180 mudas) foram selecionadas, estando em perfeito estado fitossanitário e fisiológico. Passados 25 dias de crescimento/desenvolvimento, as mudas foram retiradas do viveiro e realocadas para aclimação a céu aberto. Em seguida, após completar trinta dias (cinco dias em fase de aclimação), as mudas foram, então, transportadas para o *campus* da Universidade Estadual do Norte Fluminense. No local, as mesmas permaneceram por mais três dias em processo de aclimação a céu aberto, onde um monitoramento meteorológico foi realizado em todo o momento de estada das mudas no *campus* da universidade.

Aproximadamente 35 dias após a semeadura (DAS), procedeu-se com avaliações nas mudas de ambos os genótipos, por meio da análise da termografia, das trocas gasosas e da eficiência fotoquímica, cujos procedimentos serão mais bem detalhados em seções seguintes. As medições das características fotossintéticas e a obtenção das imagens termográficas foram efetuadas nos horários de maior incidência de radiação solar e de maior temperatura do ar, entre 11h30min e 14h30min. As medidas foram feitas durante dois dias consecutivos, nos quais as condições climáticas permaneceram semelhantes. Assim, noventa mudas foram avaliadas a cada dia de análise, sendo trinta de cada genótipo alternadamente.

Em ambas as fases de viveiro e de aclimatação, uma irrigação por microaspersão foi aplicada nas plantas, tendo como base o sistema convencional executado na empresa. Anteriormente e durante as avaliações das características fotossintéticas e das imagens termográficas, o molhamento foliar não foi realizado, tendo em vista que a presença de água nas folhas poderia interferir na taxa transpiratória. Durante as avaliações, as mudas foram devidamente etiquetadas para o acompanhamento posterior do crescimento e da sexagem em condições de campo.

4.3.2. Avaliação da sexagem em condições de campo

Em cada experimento (1 e 2), após os dois dias de realização das medições, as 180 mudas analisadas e devidamente identificadas foram transportadas e transplantadas para uma área de plantio comercial da empresa Caliman Agrícola S/A. Nesse momento, uma muda, em cada cova, foi plantada, e o espaçamento utilizado foi de 3,60 metros entre linhas e 1,50 m entre plantas. Após o processo de transplântio, a lavoura foi irrigada com o sistema do tipo gotejamento, com uma média diária de aplicação de 4,5 litros por planta. A adubação foi realizada por meio de fertirrigação, também com base no sistema convencional de tratos culturais realizados na empresa.

No experimento 1, a determinação do sexo das plantas transplantadas ocorreu em agosto de 2011, e, no experimento 2, esta foi realizada em fevereiro de 2012. O processo de determinação da sexagem foi feito aos quatro meses após o transplântio por meio de identificação visual pelo formato dos botões florais (Figura 2).

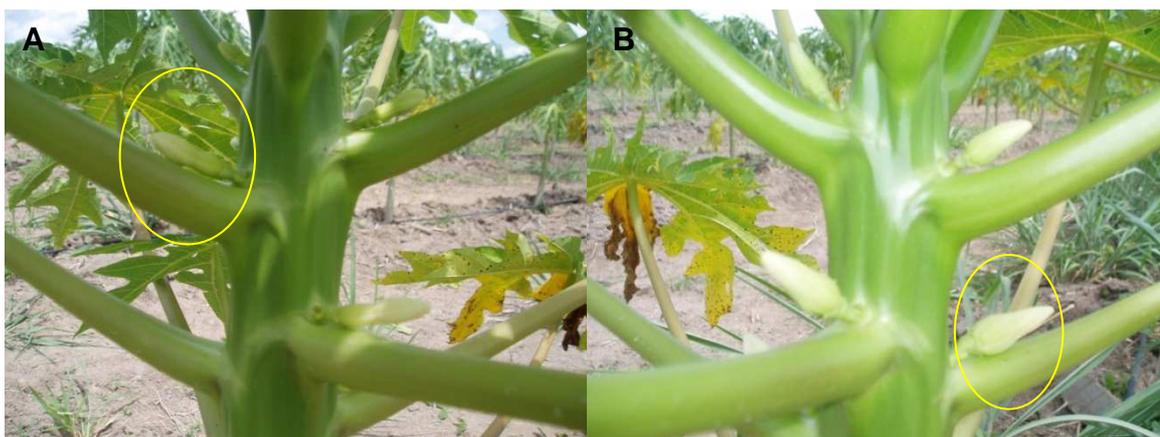


Figura 2: Detalhe dos botões florais de plantas hermafroditas (A) e femininas (B).

Em seguida ao processo de identificação do sexo, medições relacionadas às trocas gasosas, à emissão da fluorescência da clorofila e a termografia por infravermelho foram, então, realizadas. Essas avaliações ocorreram durante dois dias consecutivos nos horários de maior incidência de radiação solar, entre 11h30min e 14h30min. As condições climáticas, nos dois dias de avaliações, foram semelhantes. Para determinar as variáveis de crescimento (altura, diâmetro e área foliar), as medidas foram feitas no período diurno, nos mesmos dias em que foram executadas as análises das características fotossintéticas e da termografia.

Quadro 1: Representação do número de plantas hermafroditas e femininas de cada genótipo e em cada experimento.

Genótipos	Experimento 1		Experimento 2	
	Hermafrodita	Feminina	Hermafrodita	Feminina
Golden	57	25	48	21
UC	39	48	36	47

4.3.3. Variáveis climatológicas

Durante as avaliações das características fotossintéticas e da termografia das plantas em fase de muda, uma miniestação meteorológica modelo 450, Spectrum Technologies, Inc., Illinois, USA, foi instalada próximo às mudas. As variáveis de temperatura (T°), a umidade relativa do ar (UR%) e o fluxo de fótons

fotossintéticos (*FFF*) foram monitorados, pontualmente, a cada meia hora entre 11h30min e 14h30 min.

O déficit de pressão de vapor do ar (*DPV*) foi calculado a partir da pressão de saturação de vapor d'água (e_s) e pela pressão parcial de vapor (e_a), sendo que o *DPV* foi obtido pela diferença entre e_s e e_a , conforme equação proposta por Landsberg (1986).

$$DPV = e_s - e_a \quad (\text{equação 1})$$

Em que: e_s e e_a são calculados pelas equações:

$$e_s = 0,61078 * \exp((17,269 * T^{\circ}) + (T^{\circ} + 237,3)) \quad (\text{equação 2})$$

$$e_a = (UR\% * e_s) \div 100 \quad (\text{equação 3})$$

Em que:

DPV: Déficit de Pressão de Vapor do ar;

exp: Exponencial;

T° : Temperatura média em graus Celsius;

UR%: Umidade Relativa média.

Os experimentos com as plantas em fase de muda foram realizados nos dias 4 e 5 de abril (experimento 1) e nos dias 20 e 21 de outubro (experimento 2), quando as avaliações das características fotossintéticas e das características relacionadas às imagens termográficas foram feitas. Nas plantas em fase adulta, as medições das variáveis citadas foram realizadas nos dias 19 e 20 de agosto (experimento 1) e 28 e 29 de fevereiro (experimento 2). As variáveis obtidas com o monitoramento meteorológico realizado podem ser observadas na Figura 3. Os pontos no gráfico representam o valor obtido com as variáveis meteorológicas a cada meia hora de registro, e as setas indicam o início e o final de cada período de avaliação por experimento.

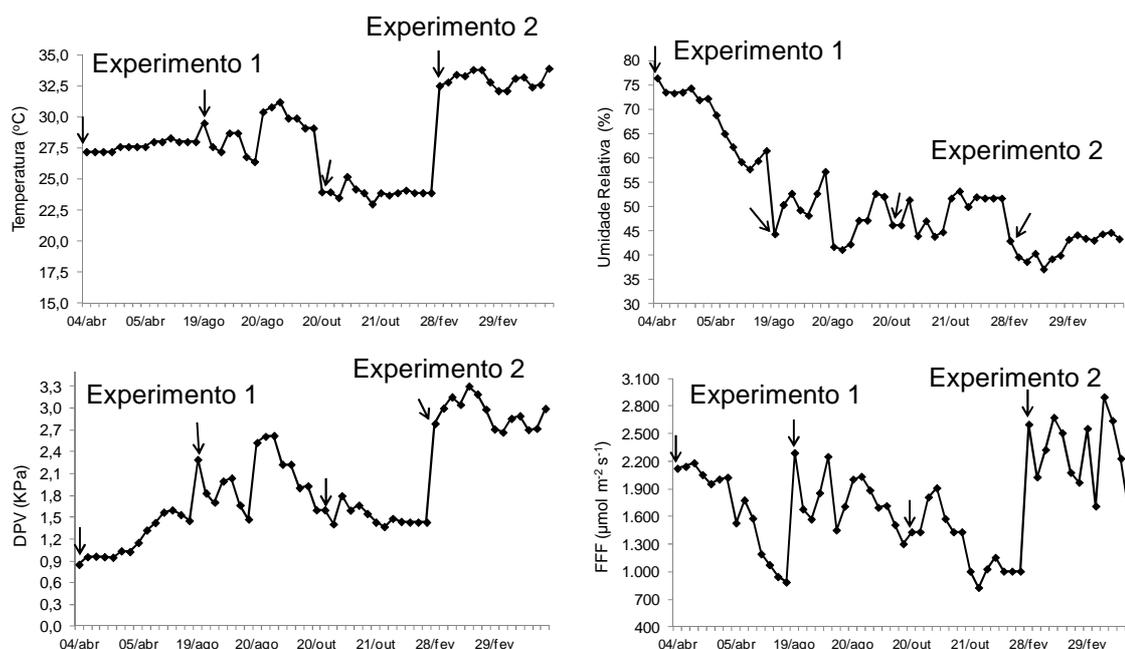


Figura 3. Temperatura (T°), umidade relativa ($UR\%$), déficit de pressão de vapor (DPV) e fluxo de fótons fotossintéticos (PPF), no ambiente de cultivo de ambos os genótipos de mamoeiro. As setas indicam o início e o final de cada época. Experimento 1 [abril (avaliação das mudas)/agosto (avaliação das plantas no campo)] e experimento 2 [outubro (avaliação das mudas)/fevereiro (avaliação das plantas no campo)].

4.4. Características avaliadas

4.4.1. Termografia

A obtenção das imagens termográficas foi feita nas mudas, 35 dias após a semeadura e, em plantas adultas, na fase de sexagem, aproximadamente 120 dias após o transplante. Essas avaliações foram feitas nas mudas nos horários entre 11h30min e 14h30min. Para o procedimento da análise termográfica em cada muda, a segunda ou a terceira folha foi selecionada, contando a partir do ápice. As medidas foram feitas pela aproximação do equipamento a uma distância de, aproximadamente, 20 cm de cada folha amostrada. Na avaliação da termografia das plantas adultas em condições de campo, o limbo do lóbulo foliar da terceira ou quarta folha foi amostrado, contando a partir do ápice referente à nervura central (direcionada para o Sol).

As imagens termográficas foram obtidas por meio de um termógrafo modelo FLIR i50® (FLIR Systems AB, Sweden) e analisadas pelo software FLIR Tools/Tools+®. O termógrafo utilizado combina uma câmera digital com um

detector infravermelho de 2.3 Megapixels de resolução, em que as escalas de temperaturas são indicadas por gradientes de falsa cor. Por meio da funcionalidade designada de fusão, uma combinação da imagem térmica com a imagem visual pode ser criada. Assim, é possível sobrepor uma área de imagem infravermelha sobre uma imagem visual, o que auxilia na compreensão e na localização das áreas de interesse. Uma característica adicional do equipamento empregado é o indicador do tipo mira a laser, que associa, com exatidão, o ponto quente em uma imagem infravermelha com o objeto físico real. O equipamento tem faixa de temperatura entre -20 a 350 °C e precisão de ± 2 °C de temperatura.

A resolução infravermelha é de 140 x 140 pixels, com correções para emissividade do objeto e a temperatura de fundo. O padrão da emissividade foi fixado no valor 0,92. Para obtenção desse valor fixado, a temperatura das mesmas folhas das mudas de ambos os genótipos de mamoeiro foram mensuradas por meio do porômetro modelo LI-1600®, LI-COR, Lincoln, NE, USA, e pelo equipamento termógrafo. Os valores obtidos foram, então, comparados, e, a partir do valor fixado inicialmente, a emissividade foi sendo alterada até que o termógrafo registrasse um valor equivalente ou próximo ao da temperatura foliar, que foi registrada por meio do porômetro. A emissividade para folhas de plantas pode variar de 0,92 a 0,99, conforme Jones (2004). A temperatura de fundo se refere à temperatura do ar, a qual foi obtida por meio da estação meteorológica que realizava o monitoramento das condições experimentais.

4.4.2. Características fotossintéticas

Avaliação das trocas gasosas

Em seguida à realização da medição da temperatura com emprego do termógrafo no mesmo período de análise, as trocas gasosas foram avaliadas. Nesse caso, a taxa fotossintética líquida (A), a condutância estomática (g_s), a transpiração (E), o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ($DPV_{\text{folha-ar}}$), a temperatura foliar e a relação da concentração interna de CO₂ no mesofilo foliar pela concentração externa de CO₂ do ar (C_i/C_a) foram obtidos por meio do analisador de gás a infravermelho (IRGA).

A partir dos valores obtidos por meio do IRGA, a eficiência do uso da água (*EUA*) foi estimada pela inclinação da reta ajustada entre os valores da taxa fotossintética líquida (*A*) e os valores da transpiração (*E*). Em paralelo, a eficiência intrínseca do uso da água (*EIUA*) foi estimada pela inclinação da reta ajustada entre os valores de *A* e da condutância estomática (*g_s*).

Na avaliação das variáveis supracitadas, utilizou-se o Sistema Portátil de Medição das Trocas Gasosas (IRGA), modelo LI-6400®, LI-COR, Lincoln, NE, USA. Na fase de avaliação das mudas, uma luz artificial (sistema acoplado ao IRGA (*Infrared gas analyser*), com *leds* azuis e vermelhos) com intensidade de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foi utilizada. Uma folha por planta foi avaliada (2ª ou 3ª folha). Logo após a tomada das medidas, as mudas foram identificadas com auxílio de etiquetas e transportadas para realização do plantio comercial no campo, na empresa Caliman Agrícola SA.

No momento da avaliação das trocas gasosas das plantas adultas em condições de campo (época da sexagem), uma luz artificial com intensidade de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foi utilizada. Nessa época, uma folha por planta (3ª ou 4ª folha) foi utilizada. Durante as avaliações, a concentração inicial do CO₂ na câmara foi mantida em torno de $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$, e a área da folha analisada.

Durante as avaliações com emprego do IRGA, uma área foliar de 6 cm^2 foi utilizada, e, no experimento 1 (medição das mudas), a concentração inicial do CO₂, da temperatura do ar e do déficit de pressão de vapor (*DPV*) na câmara foi de $351 \pm 19,8 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $34,14 \pm 1,6^\circ\text{C}$ e $3,42 \pm 0,45 \text{ KPa}$, respectivamente. No experimento 2, referente às avaliações das mudas, os valores das variáveis foram $362 \pm 1,6 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂, $36,8 \pm 0,9^\circ\text{C}$ e $4,53 \pm 0,53 \text{ KPa}$. No experimento 1, referente à medição das plantas adultas, os valores das variáveis foram $382 \pm 2,7 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂, $27,8 \pm 1,4^\circ\text{C}$ e $2,3 \pm 0,4 \text{ KPa}$. Na avaliação das plantas adultas no experimento 2, o valor da concentração de CO₂ dentro da câmara foi de $366 \pm 12,32 \mu\text{mol mol}^{-1}$, a temperatura foi equivalente a $32,6 \pm 1,2^\circ\text{C}$ e o DPV de $2,5 \pm 0,48 \text{ KPa}$.

Avaliação da emissão da fluorescência

A medição da emissão da fluorescência foi realizada em seguida à determinação das trocas gasosas e nas mesmas folhas nas quais as medições com o termógrafo e com o IRGA foram realizadas. A emissão da fluorescência da clorofila foi avaliada com o auxílio do fluorímetro Pocket-PEA (*Plant Efficiency Analyser* - Hansatech, Norfolk, UK). Para tanto, pinças fornecidas pelo fabricante, para a adaptação do tecido foliar ao escuro, foram utilizadas por 30 minutos, para que os centros de reação adquirissem a condição de abertos (Q_a oxidada).

A partir das análises em questão, a fluorescência inicial (F_0), a fluorescência máxima (F_m) e a fluorescência variável (F_v) também foram determinadas. De posse dos valores de F_v e F_m , foi possível obter a relação F_v/F_m (rendimento quântico máximo do fotossistema II) (Strasser *et al.* 2000). A indução da fluorescência decorreu após a adaptação da parte da folha no escuro, por meio de um único pulso forte de luz de $1s^{-1}$ ($3500 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$), que foi aplicado com o auxílio de três diodos emissores de luz (650 nm).

A vitalidade da planta pode ser caracterizada por meio do índice fotossintético ou *performance index* (PI). Essa variável foi obtida com emprego do fluorímetro Pocket-PEA (Hansatech, Norfolk, UK), que integra três outras variáveis independentes, sendo: a densidade dos centros de reação ativos (RC) por unidade de moléculas de clorofilas no sistema antena do PSII (RC/ABS); a eficiência do elétron que reduziu Quinona A (Q_a) e entrou na cadeia transportadora de elétrons (ET/(TR-ET)); a relação entre a capacidade de redução de Q_a pelo fóton absorvido e a energia dissipada na forma de calor (F_v/F_0) (Equação 4). A variável PI reflete a atividade dos fotossistemas I e II e fornece uma informação quantitativa sobre o estado atual da atividade fotoquímica da folha e sobre condições de estresse (Strasser *et al.* 2000).

$$PI = 1 - (F_0 + F_m) \div (M_0 + V_j) \times (F_m - F_0) \div F_0 \times (1 - V_j) \div V_j \quad (\text{equação 4})$$

Em que: F_0 é a fluorescência a 50 μs , F_j é a fluorescência no tempo j (2 ms), F_m representa a fluorescência máxima, V_j é a variável da fluorescência relativa a 2 ms calculada como $V_j = (F_j - F_0) \div (F_m - F_0)$, M_0 representa a inclinação inicial da curva referente à cinética da fluorescência, que pode ser derivada da equação:

$$M_0 = 4 \times (F_{300\mu s} -) \div (F_m - F_0) \quad (\text{equação 5})$$

Teor de clorofila

A intensidade de coloração verde das folhas dos genótipos estudados (IVF) (estimativa da concentração de clorofilas) foi avaliada por meio do Medidor Portátil de Clorofila, modelo SPAD-502® “*Soil Plant Analyser Development*” (Minolta, Japão). A medição da IVF foi feita nas mesmas folhas das plantas em que as trocas gasosas, a emissão da fluorescência e a temperatura foliar foram determinadas. Em cada folha, cinco determinações do IVF foram feitas, e destas obtida a média.

4.4.3. Características de crescimento

Na avaliação das mudas de ambos os genótipos, aos 35 dias após a sementeira, apenas a altura de planta (AP) e o diâmetro do caule (DC) foram determinados. Após o transplante, foram realizadas mais três medições, sendo que, nestas, além das variáveis AP e DC, a área foliar total da planta (AFT) também foi mensurada. No experimento 1, a avaliação das características de crescimento ocorreu nos meses de abril (mudas), maio, julho e agosto (plantas adultas em fase de sexagem) e, no experimento 2, nos meses de outubro (mudas), novembro, dezembro e fevereiro (plantas adultas em fase de sexagem). Assim, as medições de crescimento e as avaliações fisiológicas iniciaram-se nas mudas com 35 dias após sementeira e se encerraram nas plantas em condições de campo.

Altura da planta de mamoeiro (AP)

Nas mudas e nas plantas adultas em condições de campo, a altura foi determinada a partir do coleto até a folha recém-lançada no ápice da planta. Para a realização desse procedimento, no caso das mudas, uma régua milimetrada foi utilizada, e, nas plantas adultas, uma trena foi empregada para a mensuração.

Diâmetro do caule (**DC**)

Nas mudas, por meio de um paquímetro digital Starret® modelo 2001, o diâmetro do caule foi mensurado a um centímetro acima do coleto e, nas plantas em condições de campo e com o auxílio de uma trena, o diâmetro foi determinado a cinco centímetros do solo.

Área foliar total da muda (**AFT**)

Nas plantas adultas, a área foliar total das plantas dos dois genótipos estudados foi estimada por meio do método não-destrutivo, de acordo com a equação proposta por Posse *et al.* (2009):

$$AFT = [-89,6623 + (5,0328 \times NF) + (4,9998 \times NF \times CNC2) - (7,5120 \times CNC2)]^{1,2607} \times 10^{-4}$$

(equação 6)

Em que: **AFT**= área foliar total da planta de mamoeiro; **NF**= número de folhas da planta; **CNC2**= média do comprimento da nervura central de duas folhas completamente expandidas (maduras) (terceira/quarta folha contada a partir do ápice). O comprimento da nervura central foi obtido por meio de régua milimetrada, e o número de folhas por contagem.

4.4.4. Determinação da discriminação isotópica do carbono

A determinação da discriminação isotópica do carbono foi feita em dois experimentos e sob condições de campo. No primeiro, com plantio feito em outubro de 2011, a coleta de dados foi feita no experimento 2 (28 e 29 de fevereiro 2012). Nessa época (120 dias após do transplante), foram coletadas a 3ª ou 4ª folha de 40 plantas adultas do genótipo Golden e 40 do genótipo UENF/Caliman 01, sendo que, dessas 40 folhas, 20 foram de plantas femininas e 20 de plantas hermafroditas para cada genótipo. As folhas foram colocadas na estufa a 60°C de temperatura, pelo período de 72h, para a determinação do

carbono de composição isotópica. Para isso, as folhas secas foram moídas e sub-amostras de 5mg foram analisadas.

No mesmo local onde o experimento supracitado foi realizado, outro experimento, com plantio realizado em outubro de 2012 e coleta das folhas em fevereiro de 2013, também foi realizado. Porém, neste experimento de 2012/2013, a irrigação foi retirada, sendo que as plantas, no campo, obtiveram água, apenas, por meio da precipitação pluviométrica (Figura 4). Nesse experimento, foram selecionadas e transplantadas 100 mudas do genótipo Golden e 100 do genótipo UENF-Caliman01 em outubro de 2012. Após 4 meses, em fevereiro de 2013, quando todas as plantas já haviam emitido botão floral, foi determinado o sexo e coletada a 3ª ou 4ª folha de 40 plantas adultas do genótipo Golden e 40 do genótipo UENF-Caliman01. Para cada genótipo, das 40 folhas coletadas, 20 foram de plantas femininas e 20 de plantas hermafroditas.

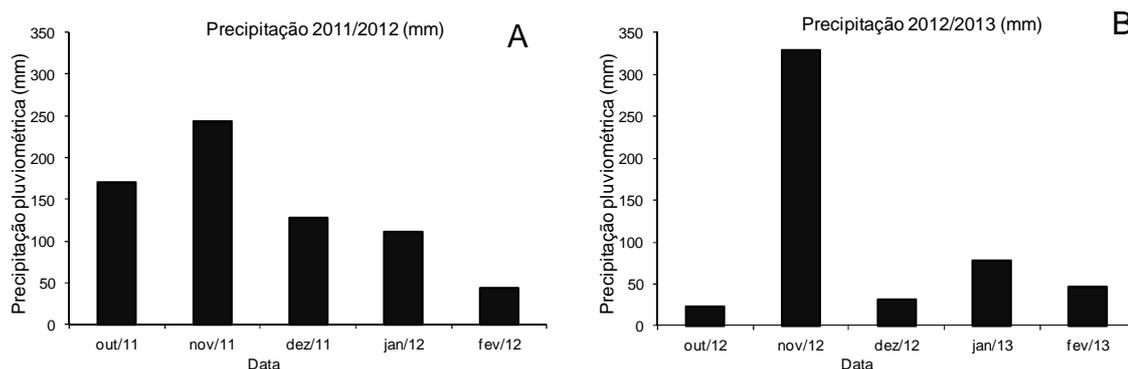


Figura 4: Precipitação pluviométrica dos meses referentes ao experimento com irrigação, outubro de 2011 a fevereiro de 2012 (A) e dos meses referentes ao experimento sem irrigação, outubro de 2012 a fevereiro de 2013 (B).

Em ambos os experimentos supracitados, as análises da composição elementar e isotópica das amostras foram realizadas no Laboratório de Ciências Ambientais do Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF). Para essas análises, as amostras foram pesadas (0,5 mg) em cápsula de estanho. As razões isotópicas foram determinadas em espectrômetro de massa isotópica do tipo Thermo Delta V Advantage, que foi acoplado ao analisador elementar Flash 2000, onde é feita a combustão. Os compostos orgânicos, oxidados na presença de oxigênio ultrapuro e de catalisador, são transformados em CO₂, N₂ e H₂O. Esses gases são separados em linha por cromatografia antes da análise isotópica, que também se processa

em linha. Os resultados são obtidos, inicialmente, relativos a padrões de trabalho, para, depois, serem expressos em relação ao carbonato da formação *Pee Dee (Belemnite)* para $\delta^{13}\text{C}$ e em relação ao N_2 atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$. A precisão da análise é de 0,1‰ (Meyers, 1994; Cloern *et al.*, 2002). Os resultados da composição isotópica do carbono foram expressos em termos de $\delta^{13}\text{C}$ (‰).

4.5. Delineamento e análise estatística

No experimento, o método de amostragem estratificada foi utilizado, separando os estratos pelo sexo do mamoeiro, pela idade (mudas e adultas) e pela época do ano. Dentro de cada estrato, foi empregado o método de amostragem simples ao acaso para determinação do número ótimo de amostras, com nível de significância de 5% e os desvios de 10% em torno da média amostral.

O intervalo de confiança para a média, através da teoria normal, foi obtido pela equação 7, no caso da amostragem de uma população infinita, ou tirada, com reposição de uma população finita. No dimensionamento da amostra, a estimativa do tamanho ideal da amostra foi obtida pela equação 8.

$$IC_{95\%} = \bar{Y} \pm \frac{t_{\alpha/2}}{s/\sqrt{n}} \quad (\text{equação 7})$$

$$n = (t^2 \times s^2) \div d^2 \quad (\text{equação 8})$$

Em que:

$IC_{95\%}$ = Intervalo de confiança com 95% de probabilidade;

\bar{Y} = estimativa da média amostral;

n = tamanho ideal da amostra;

$t = t_{\frac{\alpha}{2}} = (n - 1 \text{ g.l.})$, quantil da distribuição de *Student* para teste de significância (bilateral a 5% de probabilidade);

s = estimativa do desvio-padrão da amostra;

d = semi-amplitude do intervalo de confiança (em decimal) para a média;

Para as comparações entre os tratamentos, foi determinada a média dos três estratos, e a comparação destes se fez pelos respectivos intervalos de confiança da média, pois, nestes, espera-se estar contida a verdadeira média da população com 95% de probabilidade. Assim, não havendo sobreposições dos ICs, haverá diferença entre os tratamentos. Os dados foram analisados com o auxílio do aplicativo computacional SAEG versão 9.1 (Ribeiro Júnior, 2007).

As variáveis área foliar *versus* altura, área foliar *versus* diâmetro, EUA e EIUA foram analisadas por meio da dispersão dos pontos com o auxílio do *Microsoft Excel 2007*, que, também, foi o *software* utilizado na confecção dos gráficos e tabelas.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Avaliações de crescimento

Os valores do crescimento em altura relacionados às mudas e às plantas adultas no campo, dos genótipos de *Carica papaya* L. estudados [Golden (G) e UENF-Caliman01 (UC)], cultivados nas duas épocas de cultivo, são mostrados na Figura 5.

O experimento 1, realizado na época mais fria, compreende os meses entre abril (mudas) a agosto de 2011 (plantas adultas em campo), e o experimento 2, realizado na época mais quente, refere-se aos meses de outubro de 2011 (mudas) até fevereiro de 2012 (plantas adultas em campo).

Na fase de muda, nos experimentos 1 e 2 e para cada genótipo estudado, nenhuma diferença significativa entre as plantas femininas e hermafroditas foi encontrada (figura 5A e 5C). No experimento 1, as mudas apresentaram maior altura do que no experimento 2. Contudo, no experimento 1, as plantas adultas (figura 5B) hermafroditas do genótipo Golden apresentaram maiores valores em altura quando comparadas às plantas femininas. As informações encontradas neste presente trabalho não estão em acordo com Chutteang *et al* (2007), que relataram que as plantas femininas (F) de mamoeiro apresentaram crescimento mais vigoroso do que as hermafroditas (H).

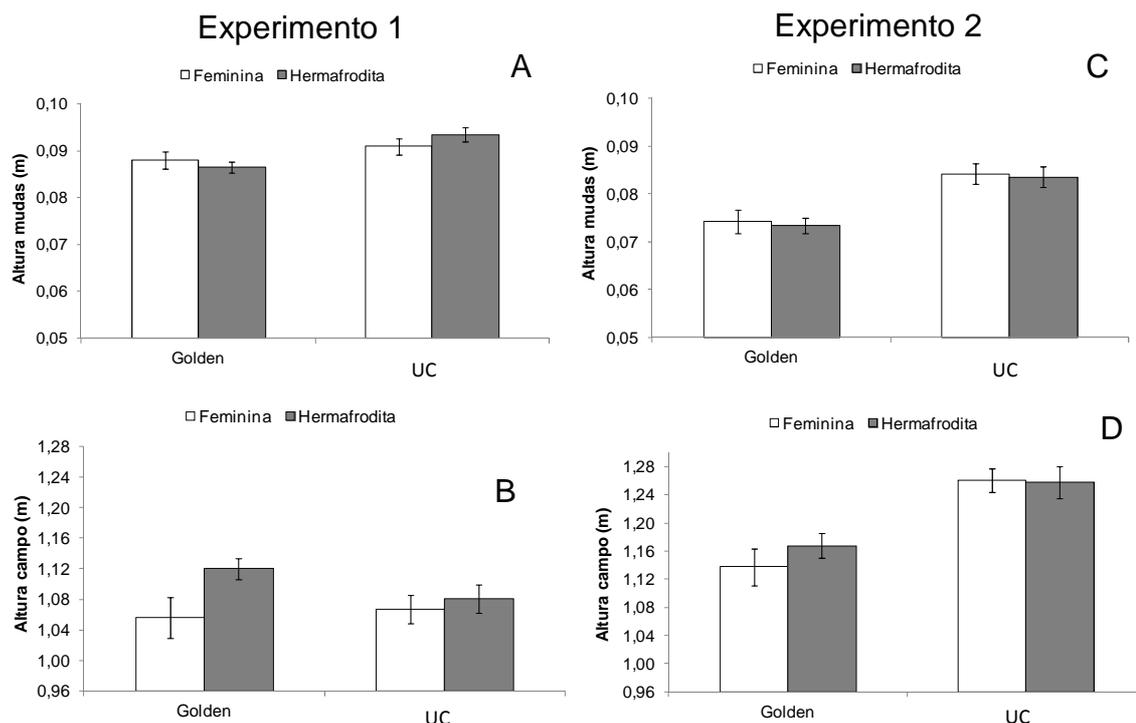


Figura 5: Altura das mudas (A, C) e de plantas adultas em campo (B, D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

A comparação entre experimentos permite, ainda, identificar que, no experimento 2, com meses mais quentes e úmidos do ano, as plantas adultas de ambos os genótipos apresentaram valor médio superior desta variável altura (1,26 m – média dos 2 genótipos) (Figura 5D) em relação ao valor obtido no experimento 1 (1,07 m – média dos 2 genótipos) (Figura 5B). De fato, Allan *et al.* (1987), com base nos resultados de uma avaliação em plantas femininas e masculinas de mamoeiro, observaram que as plantas que cresceram em ambientes com temperaturas do ar maiores apresentaram o crescimento mais acentuado. Entretanto, esse resultado encontrado por Allan *et al.* (1987) não foi observado nas mudas. As plantas jovens podem estar sujeitas à maior ação dos fatores do ambiente, pois essas estão crescendo em um volume de substrato reduzido. Nessa condição de mudas, o recipiente de cultivo, bem como a planta podem estar submetidos a elevadas flutuações diárias nos valores da temperatura do sistema radicular e da parte aérea, bem como na disponibilidade hídrica do solo (reduzida capacidade de armazenamento de água no substrato). Assim, nessa condição de mudas, o metabolismo fotossintético dos genótipos pode ser mais comprometido do que na condição de campo, em que, nesta última

condução, o sistema radicular apresenta um maior crescimento e permanece menos propício ao comprometimento.

No experimento 2, tanto as mudas como as plantas adultas do genótipo UC apresentaram valores superiores de altura em relação às do genótipo Golden. Esse fato evidencia uma melhor resposta desse genótipo em condição de temperatura, DPV e FFF elevados (Figura 3). Contudo, nenhuma diferença nessa variável foi observada entre as plantas F e H (figura 5C e 5D). Vega-Frutis e Guevara (2009), em uma análise das interações existentes entre fungos micorrízicos e as plantas silvestres masculinas e femininas de mamoeiro, relataram que não houve diferenças na altura e na taxa de crescimento entre as plantas masculinas e femininas.

Com relação ao diâmetro do caule, no experimento 1 e 2 (Figura 6), observou-se que ambos os genótipos não apresentaram diferença significativa, quando uma comparação entre as plantas femininas e hermafroditas é feita. No experimento 2 (figura 6C e D), o qual se refere à época mais quente, o genótipo UC, tanto para as plantas femininas quanto para as hermafroditas, apresentou maior valor dessa variável (Figura 6C).

Os resultados de uma avaliação de crescimento de mamoeiro realizada por Niklas e Marler (2007), em plantas adultas de duas cultivares (Sunrise e Tainung 2), mostraram a não existência de diferenças significativas nas variáveis altura das plantas (AP) e diâmetro do caule (DC) entre os sexos das cultivares. Apesar dos resultados apresentados pelos autores, o caule das cultivares hermafroditas apresentaram, em média, maior altura e diâmetro do que o das plantas femininas.

Em condição de campo e no final das avaliações realizadas no experimento 1 e 2, a estimativa da área foliar, por meio do método não-destrutivo, foi obtida. Desse modo, na avaliação das plantas adultas em campo, observa-se que as estimativas da área foliar (AF) total, por meio da equação proposta por Posse *et al.* (2009), não apresentaram diferenças significativas entre os sexos dos genótipos estudados conforme a Figura 7.

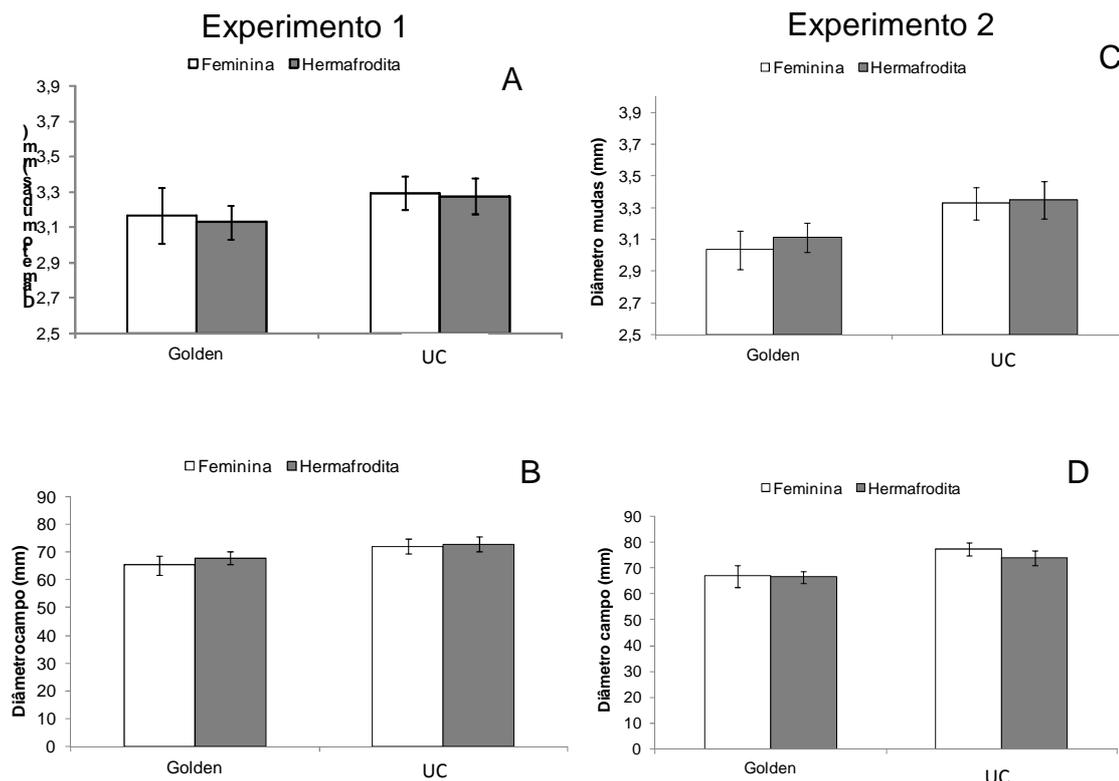


Figura 6: Diâmetro do caule das mudas (A, C) e de plantas adultas (B, D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

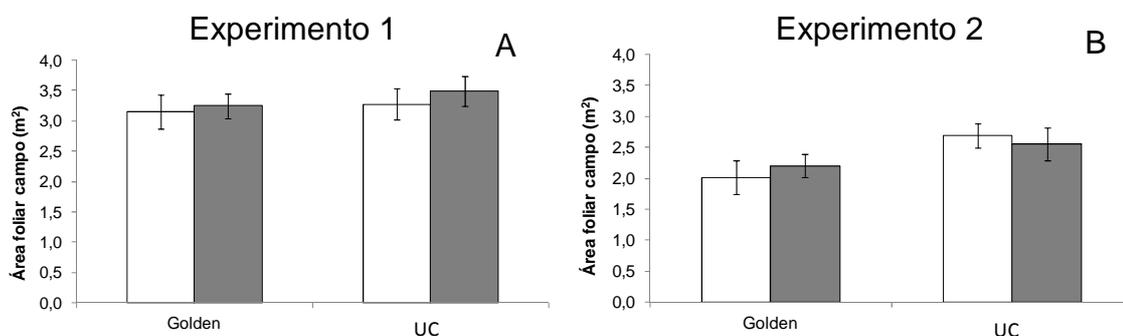


Figura 7: Estimativa da área foliar de plantas adultas pertencentes a dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

No campo e no experimento 2, foi verificado que as plantas do genótipo UC apresentaram maiores valores de área foliar, com uma média geral entre as plantas F e H de 2,5 m² (Figura 7). Torres Netto *et al.* (2009) mostraram que assim como a área foliar, o diâmetro do caule desse híbrido apresenta uma maior taxa de crescimento, o que evidencia o vigor do híbrido UENF-Caliman 01. Esse

fato demonstra a importância dos trabalhos de melhoramento genético, da hibridação na liberação da variabilidade genética (Borém e Miranda, 2009). No trabalho conduzido por Torres Netto *et al* (2009), diferenças estatísticas entre a área foliar entre os diferentes genótipos de mamoeiro estudados não foram verificadas. Entretanto, segundo Campostrini (1997), em condições de campo, os genótipos do grupo Formosa (Known You e Tainung 02) apresentaram maior área foliar (6,52 e 5,25 m², respectivamente), quando comparados aos genótipos do grupo Solo (Sunrise Solo TJ e Sunrise Solo 72/12), cuja área foliar total da planta foi de 4,55 e 4,46 m², respectivamente. Esses resultados, novamente, mostram o vigor híbrido relacionado ao crescimento.

Em um experimento realizado em casa de vegetação, na Universidade Estadual do Norte Fluminense, observou-se maior área foliar para o híbrido UENF-Caliman 01, assim como maior massa foliar específica e altura das plantas. Esse fato confirma as diferenças existentes entre os mamoeiros dos grupos Solo e Formosa, relacionadas à partição de fotoassimilados (Peçanha, 2010).

No caso do presente estudo, é importante observar que, no experimento 1, período com menor fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) (1432 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e de temperaturas mais amenas, as plantas adultas de ambos os genótipos investiram mais em área foliar (Figura 7A) do que em altura (Figura 5B). Diferentemente, no experimento 2, que corresponde às estações de primavera e verão, com FFF médio de 2224 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, as plantas adultas, em geral, investiram mais em altura (Figura 5D) do que em área foliar (Figura 7B).

A variação da área foliar entre os experimentos, ilustrada na Figura 7, pode estar relacionada à quantidade de luz disponível. No experimento 1, essa quantidade foi menor (1432 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) quando comparada ao experimento 2 (2224 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). De fato, sob condição de menores valores de FFF, a maioria das plantas apresenta elevação na área foliar, como forma de otimizar a captação na energia luminosa. Ainda, segundo Chan (2009), a temperatura ótima para o desenvolvimento do mamoeiro varia entre 21°C e 33 °C, intervalo de temperatura que se relaciona, em grande intensidade, com os valores encontrados no experimento 2, o que deve ter favorecido o crescimento em altura.

Sabe-se que, além de modificações nas características de crescimento, as variações climáticas podem causar reversão sexual, como relatado por Storey (1958), Hedhly *et at.* (2008), Ming *et al.* (2008) e Chan (2009). Em trabalho

desenvolvido por Ramos *et al.* (2011) com plantas hermafroditas de genótipos de *Carica papaya*, avaliadas nas quatro estações do ano, verificou-se que, no inverno e na primavera, a expressão das características: proporção de flores normais, deformadas, estéreis e totais, além da proporção de frutos totais, carpelóides, pentândricos e comerciais, foi determinada mais pela genética do que pelos fatores ambientais, ou seja, a fase de reprodução sexual das plantas, no inverno e na primavera, foi menos vulnerável aos efeitos do clima. Assim, a seleção em estágios iniciais de crescimento da planta é mais bem sucedida, o que indica que a idade fisiológica pode, também, ser um fator envolvido na expressão das características.

O fato é que, em mamoeiro, os estudos ecofisiológicos são de grande importância, pois os fatores ambientais afetam, profundamente, as plantas, o que pode causar desordens fisiológicas. Uma compreensão avançada da interação planta com o ambiente, e relacionada aos processos fisiológicos, é extremamente importante para a sustentabilidade econômica da produção, tanto no viveiro quanto no campo. Com a melhoria da gestão e com base científica, os produtores poderão aumentar a produtividade e a qualidade dos frutos de mamão (Campostrini *et al.*, 2010).

Uma avaliação de crescimento mais avançada, além das medidas obtidas nas mudas (altura e diâmetro) e nas plantas adultas (altura, diâmetro e área foliar), foram feitas em mais duas situações, nos meses de maio e julho 2011 (experimento 1), e meses de novembro e dezembro de 2011 (experimento 2). Como a área foliar não foi mensurada nas mudas, os gráficos representados pela Figura 8 correspondem às medições que ocorreram nos meses de maio, junho e agosto de 2011 (plantas adultas, sexagem) no experimento 1, e nos meses de novembro e dezembro de 2011 e fevereiro de 2012 (plantas adultas, sexagem) no experimento 2.

Nos dois genótipos estudados, quando se relacionaram as características de crescimento pela altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC) e área foliar (AF), uma resposta do tipo quadrática foi observada e, em sua maioria, com alta explicabilidade, ou seja, R^2 próximo de 0,95 (Figura 8). Nesse sentido, por meio da relação entre área foliar (AF) e altura das plantas (AP) no genótipo Golden, observa-se um melhor ajuste do modelo quadrático entre as plantas femininas e hermafroditas, em ambos os experimentos (figura 8A e C). Nesse genótipo, a

área foliar inicia uma elevação mais acentuada a partir e 0,8 metros de altura. Por outro lado, a distribuição de AF e AP, no genótipo UC, demonstra um padrão de maior dispersão dos dados com baixa explicação, por meio do modelo quadrático, o que foi observado em maior intensidade no experimento 1 (figura 8B).

Adicionalmente, para o genótipo UC, uma resposta diferencial entre o padrão de distribuição das variáveis AF e AP entre as plantas femininas e hermafroditas não foi detectada. Com relação à AF *versus* DC, observa-se, ainda, que, no experimento 1, o genótipo UC também apresentou uma maior dispersão dos dados, tendo um ajuste de baixa explicação pelo modelo quadrático; além disso, o coeficiente de 2º grau da equação foi negativo (figura 8F). Com exceção do genótipo UC no experimento 1, esses resultados podem mostrar que, principalmente para o genótipo Golden, uma estimativa da área foliar poderá ser feita por meio do diâmetro do tronco e da altura da planta. Esse resultado é de grande importância, pois a busca de metodologias não destrutivas, fáceis e rápidas para estimar a área foliar total da planta é de grande necessidade.

Os resultados da caracterização fisiológica de dois híbridos (UENF/Calimam 01 e Tainung 01) e três genótipos comerciais de mamoeiro (Golden, Sunrise Solo 72/12 e JS12), mostrados por Torres Netto *et al.* (2009), apontam para uma diferença não significativa na variável foliar aos 85 dias após a semeadura. No trabalho de Torres Netto e colaboradores, o genótipo Golden, em comparação com os demais genótipos, apresentou a menor massa seca da parte aérea e da raiz, altura e diâmetro reduzidos, e menor massa foliar específica.

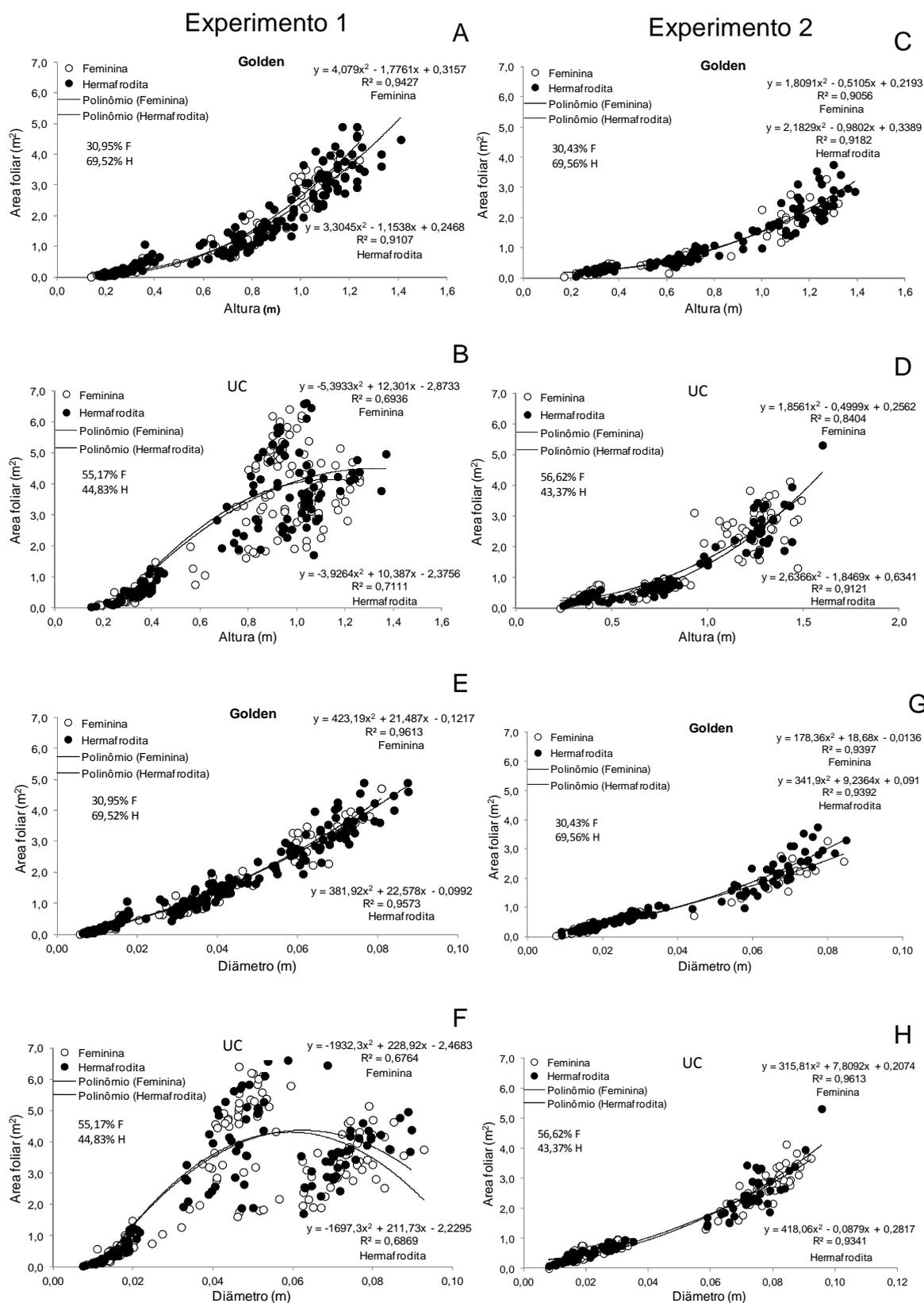


Figura 8: Relação entre área foliar e altura (A, B, C, D), área foliar e diâmetro (E, F, G e H), de plantas femininas e hermafroditas dos genótipos *Golden* e *UENF/Calimam 01* (UC) em duas épocas do ano.

Entretanto, segundo Lima *et al.* (2007), os índices fisiológicos, como a taxa de crescimento absoluto, a taxa de crescimento relativo, a taxa assimilatória líquida e a razão de área foliar, constituem ferramentas eficientes para identificar e comparar materiais genéticos durante o crescimento inicial de plantas de mamoeiro da cultivar Golden e do híbrido Tainung N^o1, em casa de vegetação.

Retuerto *et al.* (2000) demonstraram, com base num estudo sobre os efeitos do isótopo de carbono no crescimento de uma espécie dióica (*Ilex aquifolium*), que as plantas femininas apresentaram maior taxa de crescimento, o que não foi observado no presente estudo com mamoeiro.

5.2. Capacidade fotossintética

O genótipo Golden é um mutante do grupo Solo e se caracteriza por apresentar a coloração verde-amarelada das folhas (Torres Netto *et al.*, 2009). Esse relato é equivalente ao padrão que foi observado no presente estudo, uma vez que, tanto para mudas como para plantas adultas em condição de campo, o genótipo Golden, quando comparado ao genótipo UENF/Calimam 01 (UC), apresentou os menores valores do índice de verde da folha (IVF) (Figura 9). No experimento 1 (figura 9A), o genótipo Golden apresentou valores do IVF das mudas de 36,6 e 37,3 para plantas femininas e hermafroditas respectivamente. Em paralelo, as mudas do genótipo UC apresentaram IVF de 42,6 e 43,1, para plantas femininas e hermafroditas respectivamente. As mudas apresentaram um valor mais elevado dessa variável no verão (experimento 2) e as plantas adultas apresentaram um valor maior no experimento 1 (inverno).

Segundo Castro *et al.* (2011), em plantas de mamão do grupo Solo, os valores do Medidor portátil de clorofila (MPC) inferiores a 30 podem indicar diminuição no número de centros de reação ativos, o que pode ocasionar prejuízos na estrutura e atividade do PSII nas folhas de mamoeiro. No presente estudo, valores inferiores a 30 não foram encontrados, o que demonstra que, durante as avaliações, as plantas não apresentavam comprometimentos no PSII. Contudo, os resultados ilustrados na Figura 9 podem sugerir uma diminuição na longevidade foliar do genótipo Golden, em comparação ao genótipo UC, uma vez que reduções precoces nos valores de clorofila podem revelar a ocorrência de

uma antecipação do processo de senescência nas espécies em geral, conforme Thomas e Howarth (2000).

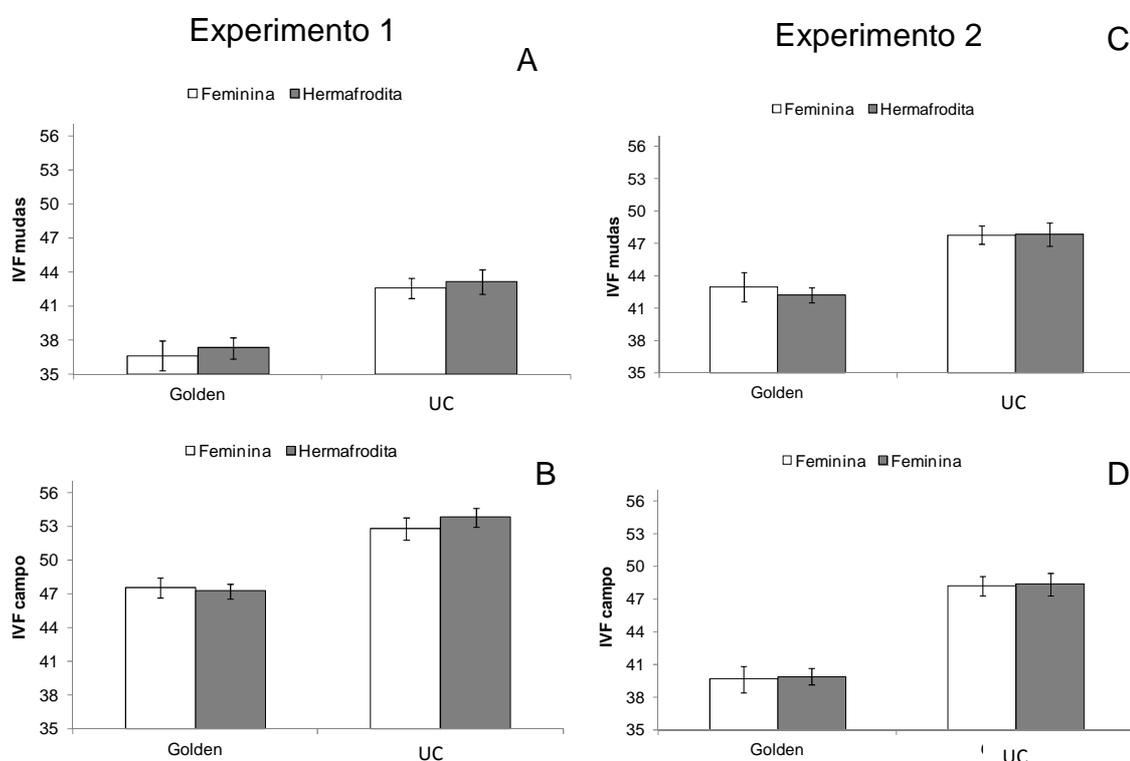


Figura 9: Índice de verde da folha (IVF) nas mudas (A, C) e de plantas adultas (B, D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

Torres Netto *et al.* (2009) relataram que o híbrido do grupo Formosa apresenta maior intensidade de cor verde quando comparado ao genótipo Golden. Outros estudos de Torres Netto *et al.* (2002) e de Castro (2005) revelaram que existe uma elevada correlação positiva entre os valores do IVF e os teores de clorofilas totais.

Por meio de um trabalho realizado com o mamoeiro da variedade Sunrise solo, o efeito da nutrição nitrogenada sobre a produção e partição de matéria seca foi avaliado, e observou-se que, sob deficiência de nitrogênio, houve redução no crescimento e alteração na partição de matéria seca (Cruz *et al.*, 2004). Segundo Jesus e Marengo (2008), as clorofilas estão relacionadas com a eficiência fotossintética das plantas e, conseqüentemente, com o crescimento e adaptabilidade da planta aos diferentes ambientes. Assim, o genótipo UC pode apresentar maior eficiência no uso do nitrogênio, bem como uma maior eficiência

em alocar as moléculas de clorofilas no fotossistema II, uma vez que esse genótipo apresentou valores mais elevados de índice de verde da folha. Obeso e Retuerto (2002) identificaram que as plantas masculinas da espécie dióicas *Ilex aquifolium* apresentaram maior teor de nitrogênio na planta durante a floração, e as plantas femininas durante a frutificação. Neste trabalho, foi mostrado que o período reprodutivo pode influenciar nos teores de nitrogênio e, conseqüentemente, de IVF.

Em cultura de arroz, Kumagai *et al.* (2009) mostraram uma correlação das leituras do MPC com algumas características fotossintéticas e sugeriram que as leituras do MPC podem indicar, indiretamente, a capacidade fotossintética das folhas. No caso da espécie *Amaranthus vlitus*, segundo Kapotis *et al.* (2003), houve uma correlação linear entre as leituras do MPC e algumas características relacionadas às trocas gasosas das folhas, tais como a fotossíntese, a transpiração e a condutância estomática.

No caso do presente estudo, uma vez que o genótipo UC apresentou maior crescimento em altura e diâmetro, bem como um incremento mais pronunciado da área foliar principalmente no verão (experimento 2), é possível que haja uma forte associação entre o teor de clorofilas e o crescimento. Contudo, futuros trabalhos necessitam ser feitos para comprovar essa provável associação.

Com relação às avaliações das trocas gasosas, estas ocorreram entre os horários das 11h30min às 14h30min. O horário foi escolhido devido ao fato de que, nesse período, em dias com ausência de nuvens, têm-se maior incidência de radiação solar e maior demanda transpiratória. Na avaliação das mudas no experimento 1, valores reduzidos de taxa fotossíntese líquida (A), transpiração (E) e condutância estomática (g_s) foram observados (Figuras 10A, 11A e 12A). Contudo, para os dois genótipos e, principalmente, para os valores da variável A no experimento 1, houve uma recuperação, em relação às mudas, dos valores dessa variável nas folhas das plantas cultivadas sob condição de campo.

A Figura 10 mostra que não houve diferenças significativas nos valores de A entre as plantas femininas e hermafroditas, nos dois genótipos e nas épocas estudadas. Apesar de os valores de A observados nas mudas cultivadas no experimento 1 serem inferiores aos valores encontrados no experimento 2, o crescimento em altura das mudas, no experimento 1, foi maior que no experimento 2 (Figuras 5), o que pode mostrar que as medidas instantâneas das

trocas gasosas nem sempre mostram uma forte associação com o crescimento final.

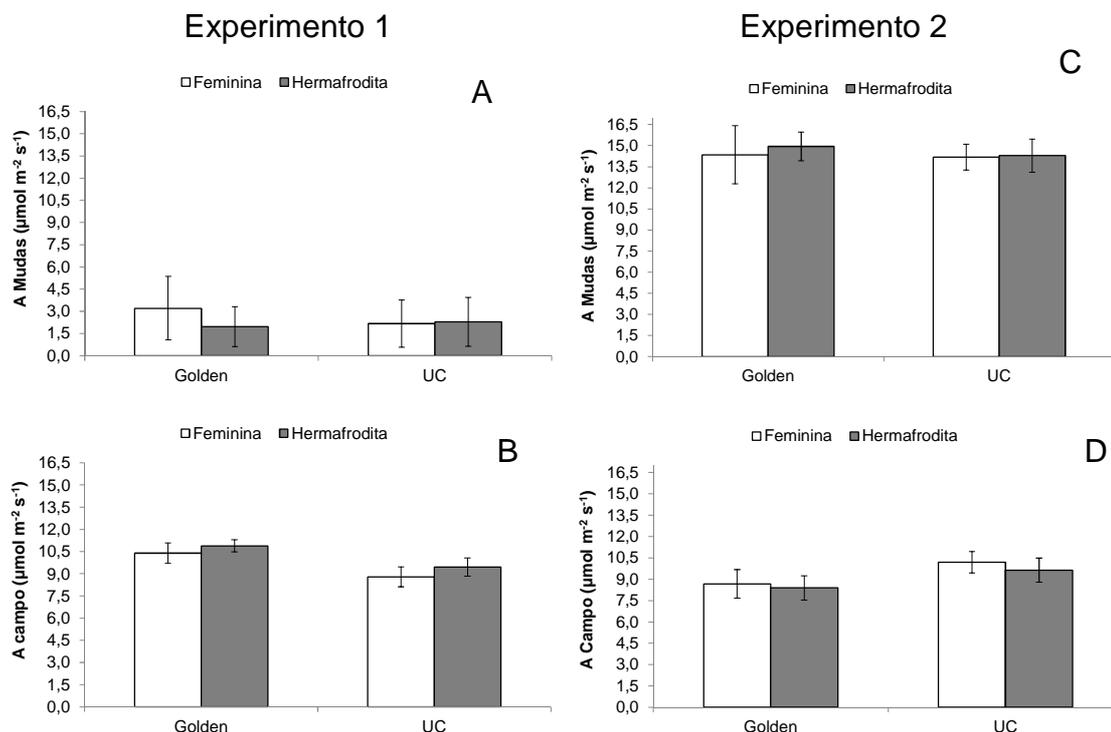


Figura 10: Taxa fotossintética líquida (A) das mudas (A, C) e de plantas adultas (B, D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

Em plantas adultas no campo, tanto no experimento 1, quanto no experimento 2, os valores encontrados da taxa fotossintética líquida foram semelhantes. Esse fato mostra que, para essa variável, as plantas cultivadas sob condição de campo apresentaram maior capacidade de se ajustar às condições do ambiente, quando comparadas às mudas, uma vez que a taxa fotossintética das mudas no experimento 1 foi bem inferior que as taxas fotossintéticas das mudas cultivadas no experimento 2.

Em relação ao genótipo Golden, foi possível observar os menores valores do índice de verde da folha (IVF) em relação ao genótipo UC. Embora, no campo, o genótipo Golden tenha apresentado um valor inferior no índice de verde na folha, ambos os genótipos apresentaram valores semelhantes na taxa fotossintética líquida (Figura 10B e 10D). Assim como relatado por Torres Netto *et al.* (2002), embora tenha havido, neste presente trabalho e no trabalho publicado por Torres Netto *et al.* (2002), uma relação positiva entre o teor de clorofilas nas folhas e o crescimento do mamoeiro, não foi possível verificar uma relação

positiva entre IVF e taxa fotossintética. Ou seja, nem sempre valores mais baixos de IVF correspondem a valores reduzidos na taxa fotossintética líquida. Esse fato pode mostrar que o mamoeiro pode apresentar uma produção de moléculas de clorofilas consideradas “de luxo”.

O estudo de Chutteang *et al.* (2007) mostrou que as plantas femininas de mamoeiro (F) apresentaram o crescimento mais vigoroso do que as plantas hermafroditas (H). As características fotossintéticas associadas à assimilação fotossintética do carbono e à eficiência fotoquímica corroboraram com os resultados de crescimento. Segundo os autores, as trocas gasosas em associação com eficiência fotoquímica poderiam ser empregadas na identificação do sexo do mamoeiro na fase inicial de desenvolvimento. De fato, os autores mostraram que a eficiência de carboxilação em folhas foi maior nas plantas femininas em comparação com as plantas hermafroditas. Ainda, as plantas femininas apresentaram maior taxa de transferência de elétrons e maior condutância estomática. Segundo Chutteang *et al.* (2007), a taxa de fotossíntese líquida máxima das plantas F foi de $27,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, superior aos $22,5$ encontrados em H. Contudo, este presente trabalho não encontrou diferenças nos valores de A e g_s entre as plantas F e H (Figuras 10 e 11).

Uma avaliação das trocas gasosas e eficiência fotoquímica potencial em mamoeiro do grupo ‘formosa’ em campo demonstrou uma menor assimilação fotossintética de CO_2 em outubro, causada pela redução de g_s , decorrente da maior densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (dias com ausência de nuvens) que é, geralmente, verificada nesse mês (Reis e Campostrini, 2008). Neste presente estudo, não foram identificadas diferenças significativas entre as avaliações de outubro e fevereiro, já que ambos os meses apresentaram alta densidade de fluxo de fótons fotossintéticos.

Embora para o mamoeiro não tenham sido observadas diferenças na taxa fotossintética líquida entre as plantas femininas e hermafroditas (Figura 10), em mudas de uma espécie dioica da região semiárida da China, *Sabina vulgaris*, foram verificadas diferenças significativas na taxa fotossintética, na transpiração e na eficiência do uso da água entre plantas femininas e masculinas (He *et al.*, 2003). Este trabalho mostrou que as plantas femininas obtiveram valores mais elevados das variáveis citadas em relação às plantas masculinas, o que mostra

que o desenvolvimento reprodutivo causa alterações no metabolismo associado às trocas gasosas das plantas (He *et al.*, 2003).

Álvarez-Cansino *et al.* (2010), em estudo objetivando identificar diferenças entre os sexos das plantas da espécie dioica *Corema álbum* ao longo das estações e da sequência fenológica, observaram respostas diferenciais entre os sexos. A taxa de assimilação líquida (A) não foi influenciada pelo estado reprodutivo; no entanto, as plantas femininas tenderam a apresentar valores mais elevados de A ao meio-dia. Os autores observaram, ainda, que as plantas masculinas apresentaram valores mais baixos de potencial hídrico foliar durante a floração, e as plantas femininas apresentaram reduzidos valores dessa variável durante a frutificação. Nessa condição, o sexo que apresentou maior esforço reprodutivo apresentou maior estresse fisiológico. Além disso, as baixas temperaturas no inverno promoveram uma resposta fotoinibitória, mais evidente em indivíduos do sexo masculino, em resposta ao maior investimento durante a floração. Esses resultados mostraram que diferenças fisiológicas existem em função do período de crescimento/desenvolvimento da planta. Nesse caso, torna-se importante realizar trabalhos futuros para avaliar se o mamoeiro, em períodos diferentes de desenvolvimento e em associação com limitação hídrica, pode apresentar diferenças nas características fotossintéticas entre plantas femininas e hermafroditas.

Juvany *et al.* (2014) identificaram que, na espécie dióica *Pistacia lentiscus*, uma árvore bem adaptada às condições climáticas do Mediterrâneo, e durante o inverno, os indivíduos de sexo feminino apresentaram maior peroxidação lipídica nas folhas, do que as plantas masculinas e essa maior sensibilidade foi devido ao maior esforço reprodutivo das plantas femininas. Essa peroxidação lipídica é resultado do estresse oxidativo em folhas das plantas do sexo feminino. Quanto menor a capacidade fotoprotetora ao meio-dia, maior será a peroxidação lipídica.

De uma maneira geral, a transpiração das folhas das plantas não sofreu muita alteração entre as épocas estudadas, bem como quando se comparam as mudas e as plantas adultas do mamoeiro (Figura 11). Ainda, não houve diferença significativa nos valores dessa variável entre as plantas femininas e hermafroditas, o que mostra que, para uma mesma unidade de área foliar, os dois tipos de plantas (H e F) apresentaram a mesma taxa de perda de água.

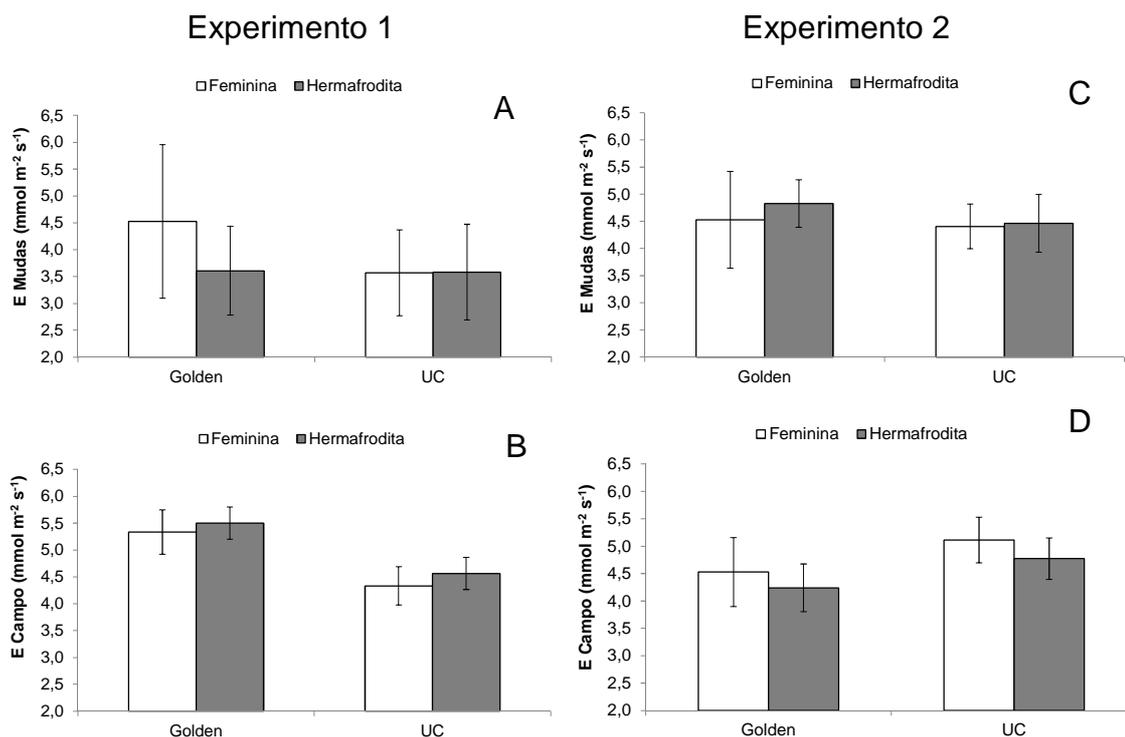


Figura 11: Transpiração (E) de mudas (A, C) e de plantas adultas (B, D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

Ao se efetuar uma análise geral, verifica-se que a transpiração das plantas de mamoeiro (mudas e plantas adultas), nos dois experimentos e entre os dois genótipos estudados, ficou, em média, em $4,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Uma exceção é observada para o genótipo Golden, quando este foi cultivado no campo, e as mudas do UC, ambos cultivados no experimento 1. Nessa época, o valor da transpiração ficou, em média, $5,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para o Golden e $3,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para o UC. Segundo Valancogne *et al.* (2000), a quantificação da transpiração de fruteiras no campo depende de uma série de fatores, como disponibilidade hídrica e condições de demanda atmosférica.

Outros fatores de dependência estão ligados à própria planta, como arquitetura de copa e área foliar, e os que afetam a capacidade de interceptação da radiação solar e a interação com o vento. Neste presente trabalho com mamoeiro, embora tenha havido alterações dos fatores ambientais entre as épocas estudadas, os dois genótipos estudados se ajustaram de modo a manter a taxa transpiratória em valores próximos a $4,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Esses ajustes foram associados à condutância estomática (Figura 12). Como a transpiração é o

produto entre a condutância estomática e o $DPV_{\text{folhar-ar}}$ [$E=gs(DPV_{\text{folha-ar}})$], para um valor considerado constante de E, os valores de gs e $DPV_{\text{folha-ar}}$ terão que variar em proporções inversas, porém em magnitudes semelhantes.

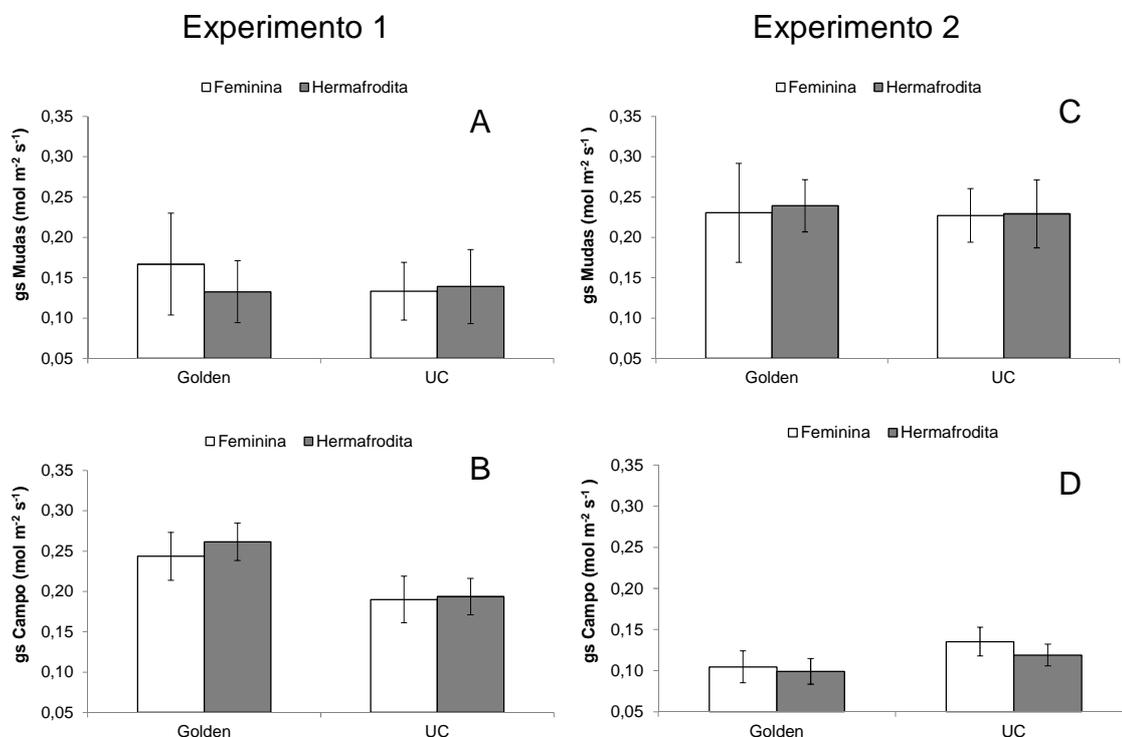


Figura 12: Condutância estomática (g_s) de mudas (A, C) e plantas adultas (B, D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

Em um estudo realizado com a espécie dióica *Ilex paraguariensis* A. St.-Hill. (erva-mate), Rakocevic *et al.* (2009) observaram que, no final do processo reprodutivo, as plantas femininas apresentaram maior taxa transpiratória em relação às plantas do sexo masculino. Contudo, neste presente trabalho com mamoeiro, mesmo não avaliando plantas masculinas, mas sim as hermafroditas, as quais possuem, em uma mesma flor, tanto a estrutura sexual masculina quanto a feminina, não se observaram diferenças na taxa transpiratória entre as plantas femininas e hermafroditas (Figura 11).

As avaliações das trocas gasosas foram feitas no horário de maior incidência de radiação e maior temperatura do ar, ou seja, existe, nesse horário, uma maior demanda hídrica para as plantas. Ao se observar a figura 12, verifica-se que não houve diferença significativa em gs entre as plantas F e H de ambos os genótipos estudados. Contudo, quando se comparam entre as épocas estudadas,

e sob condição de campo (figura 12B e D), as plantas cultivadas no experimento 2 apresentaram uma menor condutância estomática. Nesse caso, os elevados valores do DPV do ar, bem como do $DPV_{\text{folha-ar}}$ neste experimento (Figura 3 e 13) podem explicar essa redução em g_s nesta época estudada. Já para as mudas, os maiores valores de g_s foram neste experimento 2 (figura 12C). Nesse caso, os reduzidos valores do $DPV_{\text{folha-ar}}$ neste experimento (Figura 13) podem explicar os maiores valores de g_s nas folhas dos dois genótipos estudados. De fato, a sensibilidade da condutância estomática em mamoeiro (grupo Formosa), cultivado no campo e ao déficit de pressão de vapor do ar (DPVar), foi demonstrada por Reis e Campostrini (2008). Na figura 13, observa-se que não houve diferenças nessa variável entre as plantas femininas e hermafroditas. Em mamoeiro, os valores elevados de $DPV_{\text{folha-ar}}$ causam reduções em g_s e, conseqüentemente, em A (El-Sharkawy *et al.*, 1985; Reis, 2003).

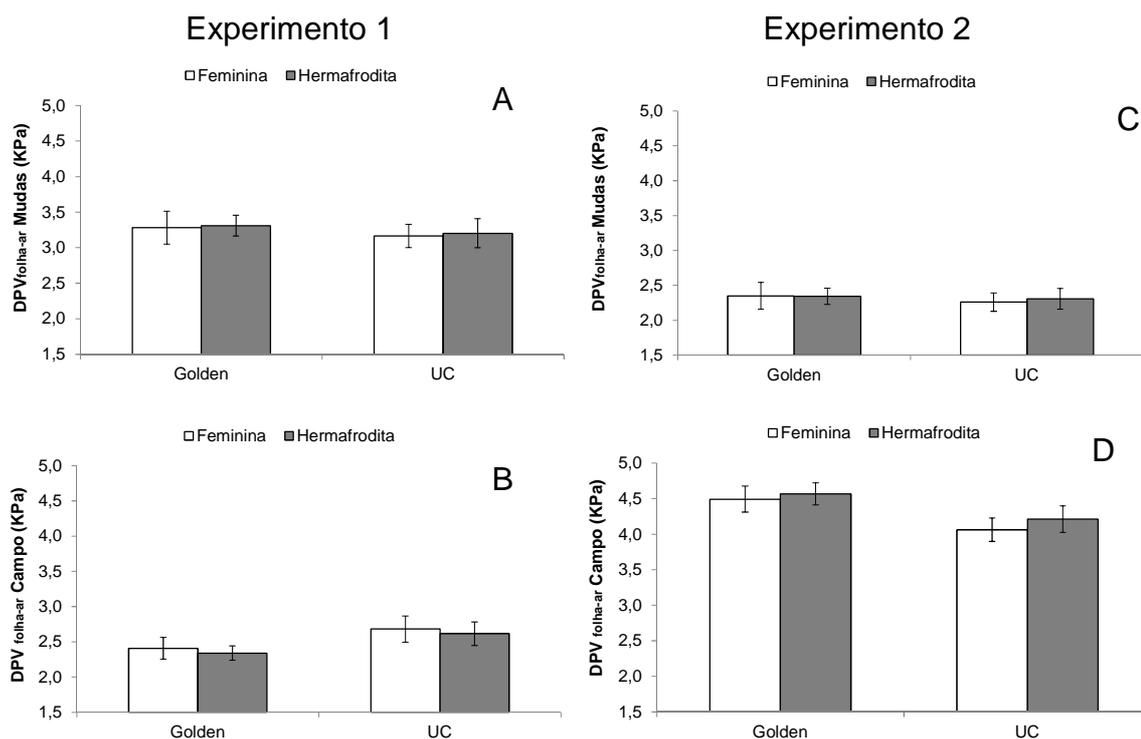


Figura 13: Déficit de pressão de vapor da folha ($DPV_{\text{folha-ar}}$) de mudas e de plantas adultas em campo de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

Os valores de condutância estomática, verificados neste presente trabalho (valores máximos de $0,25 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), são considerados baixos, uma vez que os valores máximos dessa variável em mamoeiro é de $0,8 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Campostrini *et*

al, 2010), e são observados sob condição de boa disponibilidade hídrica do solo (capacidade de campo) e do ar e reduzido $DPV_{\text{folha-ar}}$ (em torno 1kPa). Os valores reduzidos de gs encontrados neste presente trabalho são justificados pelo horário em que foram feitas as avaliações das trocas gasosas por meio do IRGA. Ou seja, as avaliações foram feitas no horário de maior temperatura do ar e maior DPV_{ar} .

No mamoeiro e no verão (elevados valores de FFF, DPV_{ar} e da temperatura do ar), observa-se a depressão da fotossíntese ao meio dia, causada em maior intensidade pelo fechamento estomático (Marler e Discekici 1997; Marler e Mickelbart 1998, Reis 2007). Esse processo pode reduzir a assimilação líquida de carbono, com grandes possibilidades de afetar, negativamente, a produtividade (Campostrini e Glenn 2007). Esse fato pode justificar os valores mais baixos da condutância estomática obtida neste presente trabalho.

Ainda, outras informações relatam a resposta dos estômatos do mamoeiro à ação da demanda hídrica do ar avaliada por meio do DPV_{ar} . Em mamoeiros cultivados em campo, foi observado que o padrão diurno das trocas gasosas foi dependente das condições climáticas. Entretanto, sob condição de céu com ausência de nuvens, o déficit de pressão de vapor do ar comprometeu, significativamente, as taxas fotossintéticas, por meio da redução da condutância estomática. Em dias nublados, esse fato não aconteceu (Marler e Mickelbart, 1998; Reis e Campostrini, 2008).

Em estudo realizado por Machado Filho *et al.* (2006), em mamoeiro cultivado no cerrado baiano, foi observado que, nos meses de julho e setembro (época seca), em relação aos meses de novembro e dezembro, o elevado déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}) na época seca causou fechamento estomático em dois genótipos de mamoeiro (Tainung e Sunrise Solo). Isso contribuiu para a diminuição nos valores da assimilação fotossintética do carbono. Esses resultados relatados fortalecem a informação de que os fatores do ambiente controlam, fortemente, o processo de abertura estomática no mamoeiro. Em adição, um estudo a respeito da resposta de *Jatropha curcas* L., em uma região semiárida, mostrou que o déficit de pressão de vapor do ar foi mais elevado durante a estação seca. Nessa espécie, houve uma correlação negativa entre o DPV_{ar} e a abertura dos estômatos das folhas, o que contribuiu para uma redução nos valores da taxa fotossintética líquida (Santos *et al.*, 2013).

A busca de respostas diferenciais entre as plantas de mamoeiro de diferentes padrões sexuais, relacionada ao comportamento dos estômatos e à ação dos fatores do ambiente, como é o caso do déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar, pode ser de extrema importância na tentativa de distinguir os sexos entre as plantas de mamoeiro. Contudo, nas condições do presente estudo (não limitação de água no substrato de cultivo), nota-se que não foi possível detectar diferenças nas trocas gasosas sob variação da demanda hídrica do ar.

Na espécie *Salix glauca*, um estudo que relaciona a tolerância à seca e às medidas das trocas gasosas em plantas masculinas e femininas foi realizado. O trabalho demonstrou que as plantas do sexo masculino são, fisiologicamente, mais plásticas (o metabolismo se ajusta melhor às condições do ambiente), no que diz respeito ao uso da água (Dudley e Galen, 2007). Nesse trabalho, as plantas femininas apresentaram maior sensibilidade ao estresse hídrico, devido aos valores mais negativos de potencial hídrico antemanhã, do que as plantas masculinas. Dudley e Galen (2007) mostraram que os valores reduzidos de potencial hídrico antemanhã apontam que as plantas femininas podem, em parte, não manter um bom controle estomático sob seca. Ao contrário, as plantas masculinas mantêm o potencial hídrico foliar sob condição de seca, por meio da redução da condutância, que evitou a perda de água pela folha. Paradoxalmente, a divergência entre os sexos das plantas sob condições hídricas adequadas não foi detectável (Dudley e Galen, 2007). No presente estudo com mamoeiro, em que as plantas não estavam com limitação hídrica no substrato de cultivo, diferenças nas trocas gasosas não foram observadas conforme as figuras 10 a 13. Entretanto, é provável que novos estudos com limitação de água no solo possam ser úteis para testar se o estresse hídrico no sistema radicular seja um fator preponderante que permita que as plantas F e H expressem a capacidade diferencial nas respostas relacionadas às trocas gasosas.

A relação C_i/C_a se refere à relação entre a concentração de CO_2 no mesofilo foliar e a concentração de CO_2 no ar externo a folha. Os valores mais elevados dessa relação representam maior concentração interna de CO_2 . Assim, no experimento 1, e durante a avaliação das mudas (Figura 14A), ocorreu maior acúmulo de CO_2 no interior do mesofilo, e esse aumento não correspondeu a uma maior taxa fotossintética (Figura 10).

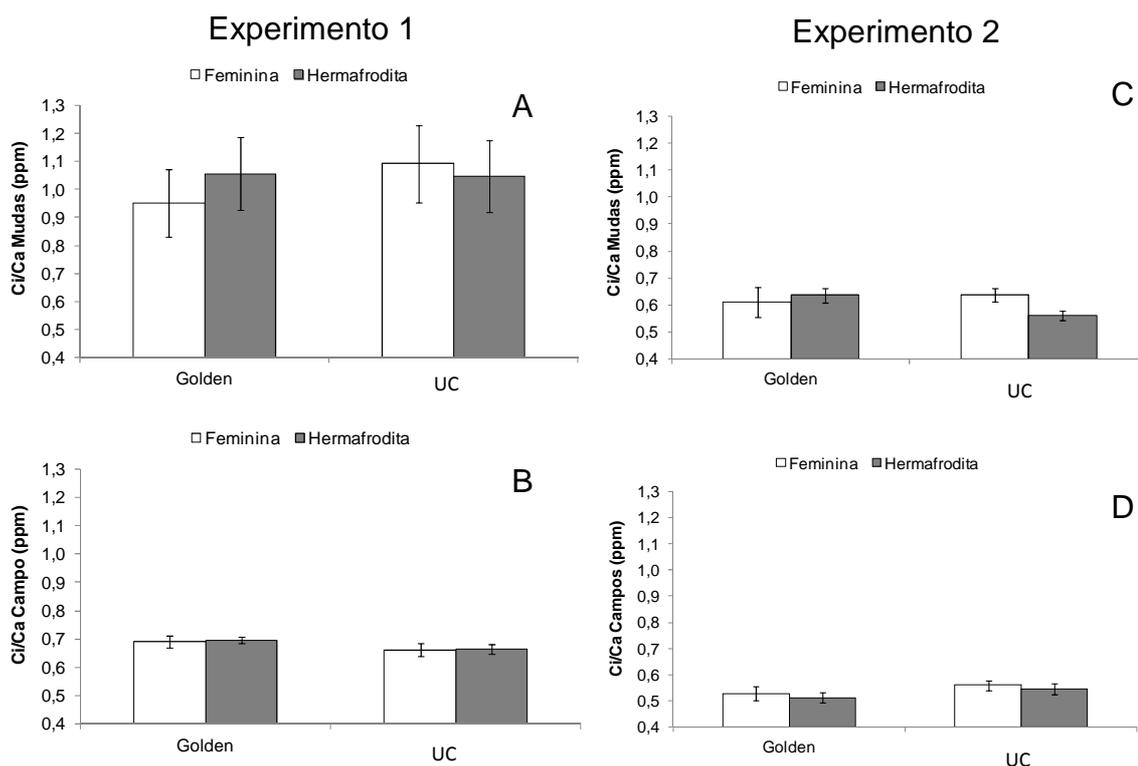


Figura 14: Concentração interna de CO_2 pela concentração externa de CO_2 (Ci/Ca), de mudas (A, C) e plantas adultas (B, D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

O resultado supracitado demonstra que houve um efeito negativo não estomático sobre a fotossíntese para reduzir a assimilação fotossintética do carbono. Contudo, no experimento 2, em mudas e plantas adultas, e no experimento 1, em plantas adultas, a taxa fotossintética não foi comprometida pelos efeitos não-estomáticos, uma vez que a relação Ci/Ca se manteve com valores menores. Ainda, esta figura 14 mostra que, exceto para as mudas do genótipo UC cultivado no experimento 2 (figura 14C), não houve diferença significativa nos valores desta variável Ci/Ca entre as plantas F e H em ambos os genótipos, o que mostra que, mesmo com a excessão supracitada, não foi possível diferenciar as plantas F e H, utilizando-se esta variável Ci/Ca .

Segundo Morison *et al.* (2008), a uma dada concentração do CO_2 do ambiente (Ca), a razão A/g_s é linearmente proporcional à pressão parcial de CO_2 intercelular (Ci), o que reflete o equilíbrio entre a taxa de assimilação e a abertura estomática. Portanto, um maior valor de Ci pode indicar menor eficiência do uso da água (EUA). Nas horas mais quentes do dia, o fechamento estomático pode ser uma desvantagem para uma planta bem hidratada, uma vez que a

assimilação fotossintética do carbono pode ser comprometida por meio da diminuição na pressão parcial de CO₂ (pCi) no mesófilo e nos sítios de carboxilação da Rubisco (Maroco *et al.*, 1997). Nesse horário, essa ação do ambiente sobre os estômatos (aumento no DPV_{folha-ar}, elevada demanda hídrica do ar) pode estar relacionada à resistência ou escape à deficiência hídrica, imposta devido às condições ambientais (Maroco *et al.*, 1997; Franks and Farquhar, 1999).

A idade das folhas e a intensidade de luz interceptada afetam os parâmetros de trocas gasosas dentro do dossel de mamoeiros em desenvolvimento. Nesse caso, Wang *et al.* (2014) verificaram que, em folhas maduras, a taxa de *Ci* manteve-se em níveis semelhantes, e a senescência não afetou a *Ci*.

5.3. Temperatura foliar

Quando ocorre a incidência direta da radiação solar, a transpiração é de grande importância, pois impede que as folhas fiquem submetidas ao superaquecimento (Pereira *et al.*, 1997). Desse modo, é possível fazer inferências sobre a transpiração foliar e sobre a condutância estomática medindo a temperatura da folha. Sabe-se que, nos horários mais quentes do dia, as plantas podem fechar os estômatos, na tentativa de minimizar a perda de água por transpiração. Em consequência disso, a temperatura da folha tende a aumentar, e devido a este fato, essas variáveis foram mensuradas nos horários entre 11h30min e 14h30min, para tentar obter a maior variação na temperatura foliar, em função de possíveis diferenças na transpiração entre plantas H e F. Além disso, foram selecionadas folhas totalmente voltadas para o sol, pois, segundo Jones *et al.* (2002), há pouco efeito sobre o balanço energético em folhas sombreadas, mas um grande efeito sobre as folhas expostas ao sol.

Em relação à variável temperatura foliar, esta foi obtida por meio do sistema portátil de medição das trocas gasosas (IRGA), sendo que a temperatura foi obtida por um sensor termopar acoplado ao IRGA. Os valores observados foram associados com os dados de DPV_{folha-ar} (Figura 13), em que foi possível observar, apenas, diferenças entre os experimentos (Figura 15). Na avaliação das plantas adultas, os valores mais elevados foram encontrados no experimento 2

(verão), valor médio entre os genótipos de 36,6°C, já que essa avaliação ocorreu nos dias 28 e 29 de fevereiro de 2012, quando foram observados maiores valores de temperatura do ar, assim como os valores elevados de FFF e de DPV_{ar} (Figura 3).

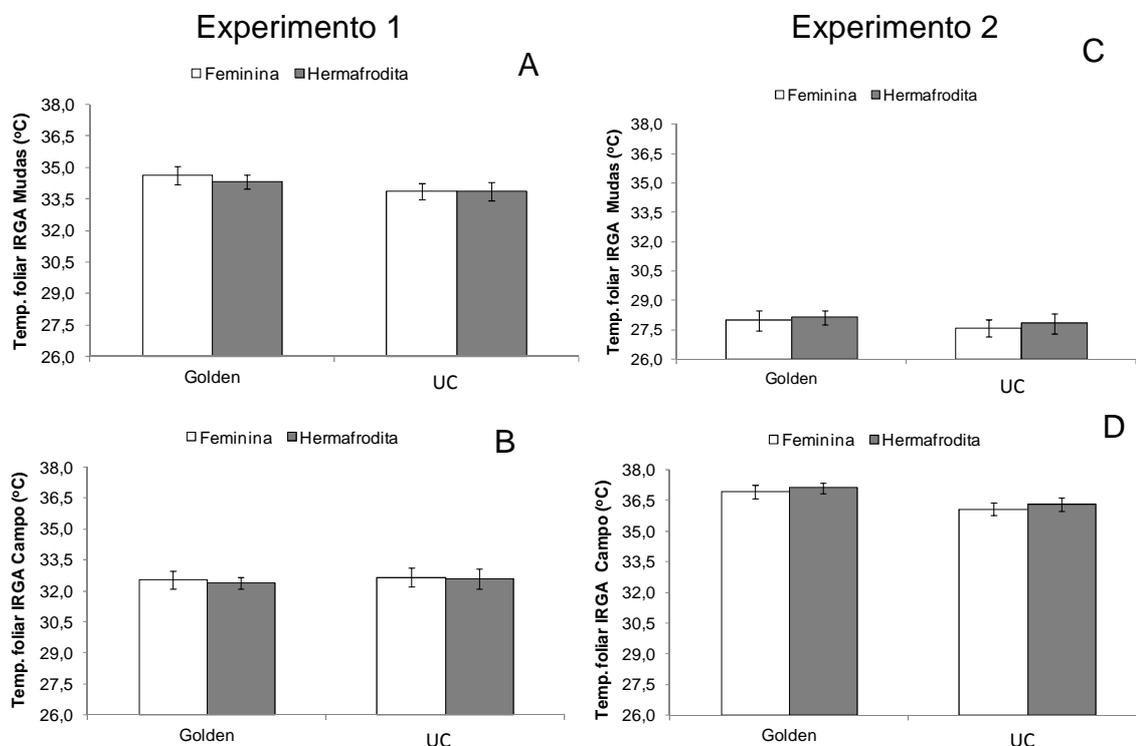


Figura 15: Temperatura foliar obtida pelo sistema portátil de medição das trocas gasosas (Temp. foliar IRGA) de mudas (A, C) e plantas adultas (B, D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

Também no experimento 2, porém na avaliação da mudas, observaram-se os menores valores de temperatura foliar, tendo um valor médio de 27,8 °C, uma diferença de quase 10 °C entre as avaliações. Essa diferença não está dentro da faixa de temperatura considerada por Taiz e Zeiger (2009), que afirmam que a temperatura da folha pode subir de 4 a 5 °C sob luz solar plena, próximo ao horário do meio-dia. Ao se efetuar uma análise desta figura 15 (temperatura foliar) com as figuras 11 e 12 (transpiração e condutância estomática), observa-se que as relações são inversas, ou seja, as maiores aberturas estomáticas e transpiração estão associadas às menores temperaturas das folhas. Chaerle (2007) também identificou essa linearidade da relação inversa entre temperatura da folha e transpiração.

Álvarez-Cansino *et al.* (2010) observaram, para a espécie dióica *Corema álbum*, que as menores temperaturas do ar durante o inverno promoveram a fotoinibição, e este dano do PSII, causado pela ação do FFF, foi mais evidente em indivíduos do sexo masculino. Os autores relataram que a justificativa para a sensibilidade das plantas masculinas (M) é de que estas plantas M investem mais em órgãos reprodutivos durante o florescimento, o que os tornam mais sensíveis.

Em ambos os genótipos, apesar de ser observada uma variação na temperatura foliar entre os experimentos, bem como entre as mudas e as plantas adultas, não foram observadas diferenças significativas na temperatura foliar medida pelo IRGA entre as plantas F e H.

Com relação à avaliação da temperatura foliar feita pelo termógrafo, para as plantas adultas no campo, durante o experimento 1 (Figura 16B), o genótipo Golden, quando comparado com o UC, apresentou menor valor dessa variável. Contudo, no experimento 2 (verão), esse genótipo apresentou um valor maior do que o genótipo UC. Ao se efetuar uma relação entre as figuras 16, 11 e 12, pode-se observar que existe uma relação inversa entre as variáveis, o que mostra que maiores condutâncias estomáticas e transpiração promoveram menor temperatura das folhas.

No experimento 2, ocorreu uma grande diferença entre as avaliações realizadas nas mudas e nas plantas adultas em campo. As mudas apresentaram temperaturas médias foliares entre os genótipos de 26,8 °C e as plantas adultas apresentaram o valor médio de 34,5 °C. Essas diferenças estão relacionadas às variáveis ambientais, já que os valores de temperatura do ar encontrados foram de 23,5 °C e 32,8 °C, e o de DPV_{ar} 1,5 KPa e 2,9 KPa, para mudas e plantas adultas, respectivamente. Como as variáveis ambientais nos dias de avaliação interferem na abertura e fechamento dos estômatos, conseqüentemente essas interferem no aquecimento foliar.

Uma vez que a temperatura foliar medida pelo IRGA mostrou uma semelhança com a temperatura da folha avaliada por meio do termógrafo, novamente, em ambos os genótipos e nas condições estudadas neste presente trabalho, não foi possível observar diferenças na temperatura foliar entre as plantas F e H, o que pode mostrar que o padrão de refrigeração das folhas,

devido às trocas gasosas relacionadas ao vapor de água, mostrou-se semelhante quando se comparam as plantas F e H.

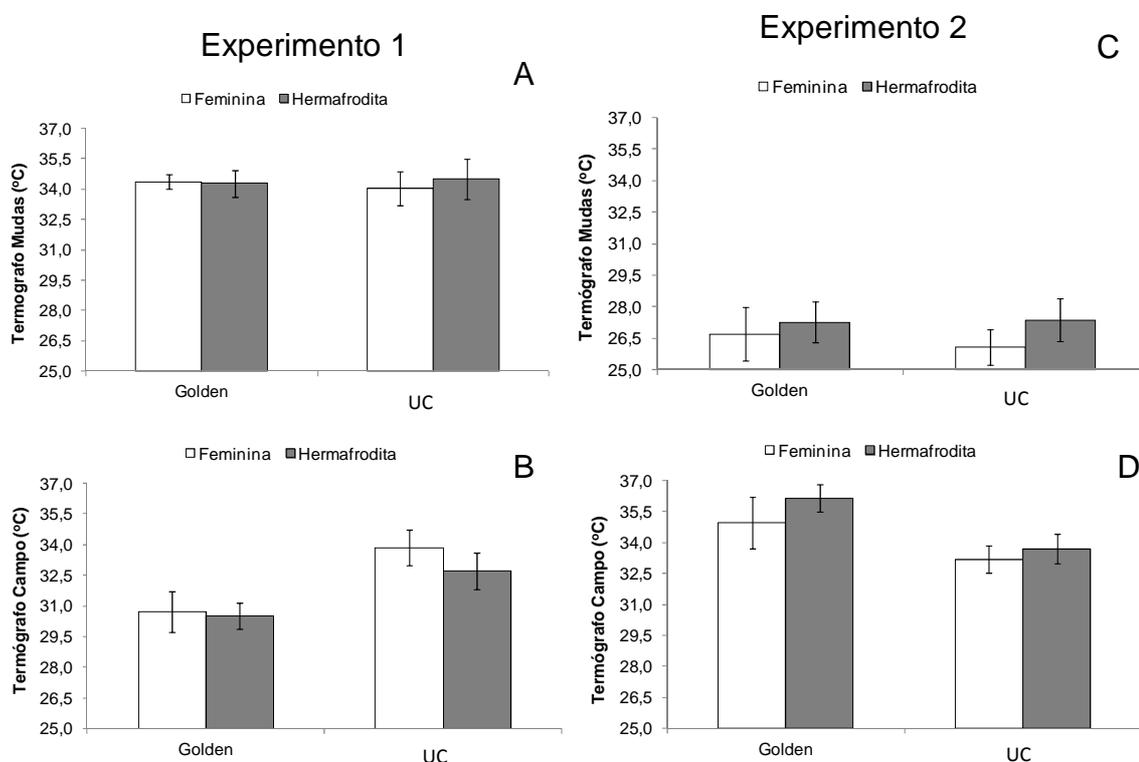


Figura 16: Temperatura foliar obtida por meio do termógrafo de mudas e plantas adultas em campos de dois genótipos de *Carica papaya* L., em duas épocas do ano.

Embora Raghavan (2000) ressalte que, nos programas de melhoramento genético convencional que visam à seleção de plantas com base na eficiência do uso da água, a termografia pode melhorar a velocidade e a eficácia no acompanhamento das taxas de transpiração, e, somado a isso, a termografia tem a vantagem de poder ser automatizada, neste presente experimento com mamoeiro, essa ferramenta não foi eficaz na separação de plantas F e H.

Grant *et al.* (2007) exploraram a variável imagem térmica para a detecção de respostas ao estresse em videira sob diferentes regimes de irrigação. Eles demonstraram que a imagem térmica é uma ferramenta útil para distinguir entre videiras submetidas ao estresse hídrico e bem irrigadas.

No estudo realizado por Chutteang *et al* (2007), a eficiência de carboxilação em folhas F de mamoeiro foi maior do que nas folhas H, bem como foi maior a taxa de transferência de elétrons e a condutância estomática. Baseado nas informações relatadas por Chutteang *et al* (2007), e tendo as folhas das plantas femininas de mamoeiro uma maior condutância estomática, espera-se

que as folhas destas plantas F possam ter maiores taxas de transpiração, o que propiciaria a estas plantas terem um sistema de resfriamento das folhas mais eficiente. Contudo, com base nos resultados das figuras 11, 12 e 13, bem como nas figuras 15 e 16, as informações relatadas por Chutteang *et al* (2007) não foram corroboradas com os resultados apresentados neste presente trabalho. Torna-se importante relatar que, caso as plantas de mamoeiro tivessem sido submetidas a um estresse hídrico moderado, possivelmente se poderia ter respostas diferentes. Esse fato mostra, mais uma vez, a necessidade de que futuros trabalhos sejam realizados, com o objetivo de estudar as variáveis analisadas neste presente trabalho, mas sob condição de limitação hídrica moderada solo. Nessa condição, as diferenças relacionadas às trocas gasosas, bem como a temperatura foliar entre as plantas F e H podem surgir

Por meio de um estudo com uso de imagens termográficas, demonstrou-se que mamoeiros Sunrise Golden e UENF/Caliman 01 apresentaram amplitude da temperatura foliar em torno de 2,5°C nas folhas das plantas que receberam soluções nutritivas de condutividades elétricas 1,6 dS m⁻¹ e 3,4 dS m⁻¹. A solução nutritiva com maior condutividade elétrica influenciou, negativamente, a transpiração das folhas dos mamoeiros. Tal solução nutritiva causou fechamento estomático devido ao estresse osmótico. Conseqüentemente, as plantas cultivadas na solução com maior condutividade elétrica apresentaram temperaturas elevadas devido à não refrigeração da folha (Peçanha, 2010).

A combinação das medidas de trocas gasosas, fluorescência da clorofila e das medidas termográficas constitui uma abordagem robusta para "calibrar" dados termográficos. Tal configuração permite simultâneas medições termográficas de trocas gasosas e da área foliar, o que foi desenvolvido para comprovar a linearidade da relação inversa entre temperatura da folha e transpiração (Chaerle, 2007).

Em ambos os genótipos, as imagens termográficas (figura 17) mostram que não houve diferenças entre as temperaturas medidas por meio do termógrafo e as plantas F e H. Portanto, não foi possível utilizar essa ferramenta como metodologia para separar o padrão sexual do mamoeiro. Uma vez que as imagens termográficas podem ser utilizadas em sistemas automáticos tipo plataforma de fenotipagem de plantas, o uso dessa técnica seria de extrema importância na busca de um sistema fácil e rápido de separação de plantas F e H,

caso essas plantas tivessem temperaturas foliares diferentes, em função de possíveis diferenças na condutância estomática e transpiração, entre plantas F e H.

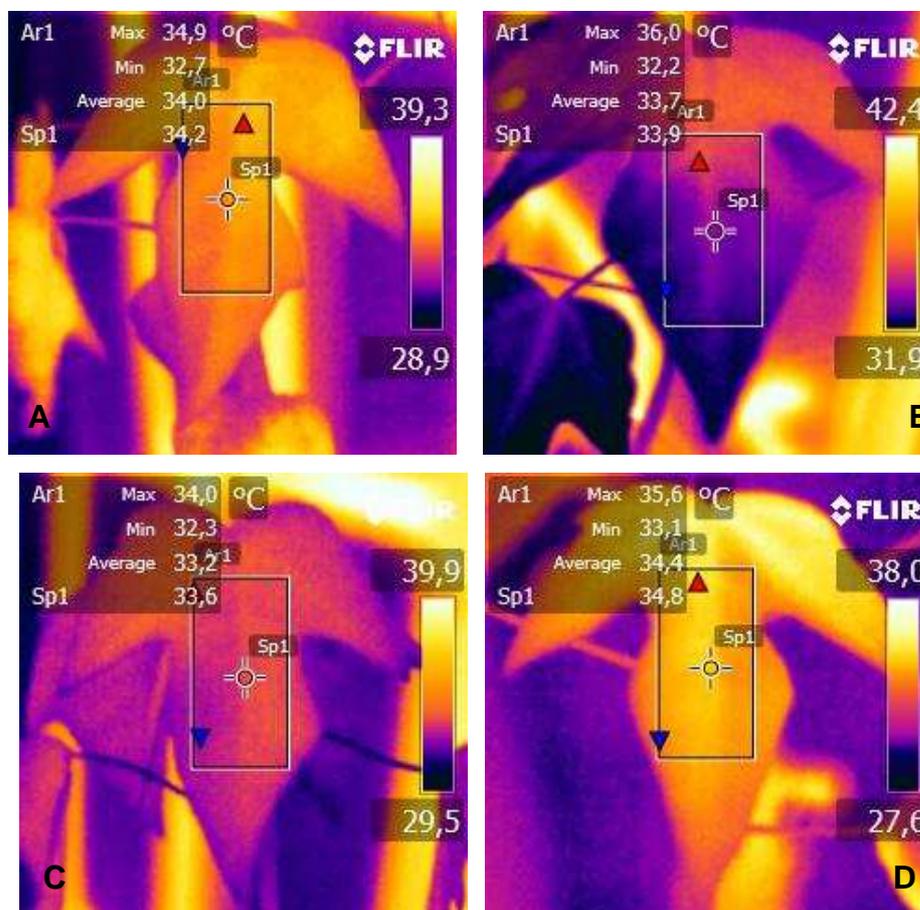


Figura 17: Imagens termográficas obtidas por meio do termógrafo, de mudas e plantas adultas em campos de dois genótipos de *Carica papaya* L., em duas épocas do ano. As imagens foram selecionadas de acordo com valor médio encontrado para cada avaliação, sendo que as figuras 17A e 17B representam as plantas femininas e hermafroditas do genótipo Golden respectivamente, 17C e 17D representam as plantas femininas e hermafroditas do genótipo UC respectivamente, na avaliação das mudas no experimento 1. As figuras 17E e 17F representam as plantas femininas e hermafroditas do genótipo Golden respectivamente, 17G e 17H representam as plantas femininas e hermafroditas do genótipo UC respectivamente, na avaliação das plantas adultas no experimento 1. As imagens 17I e 17J representam as plantas femininas e hermafroditas do genótipo Golden respectivamente, e as imagens 17K e 17L representam as plantas femininas e hermafroditas do genótipo UC respectivamente, medições realizadas nas folhas das mudas no experimento 2. As figuras 17M e 17N representam as plantas femininas e hermafroditas do genótipo Golden respectivamente, e 17O e 17P representam as plantas femininas e hermafroditas do genótipo UC respectivamente, nas avaliações das folhas das plantas adultas no experimento 2.

Figura 17, Cont.

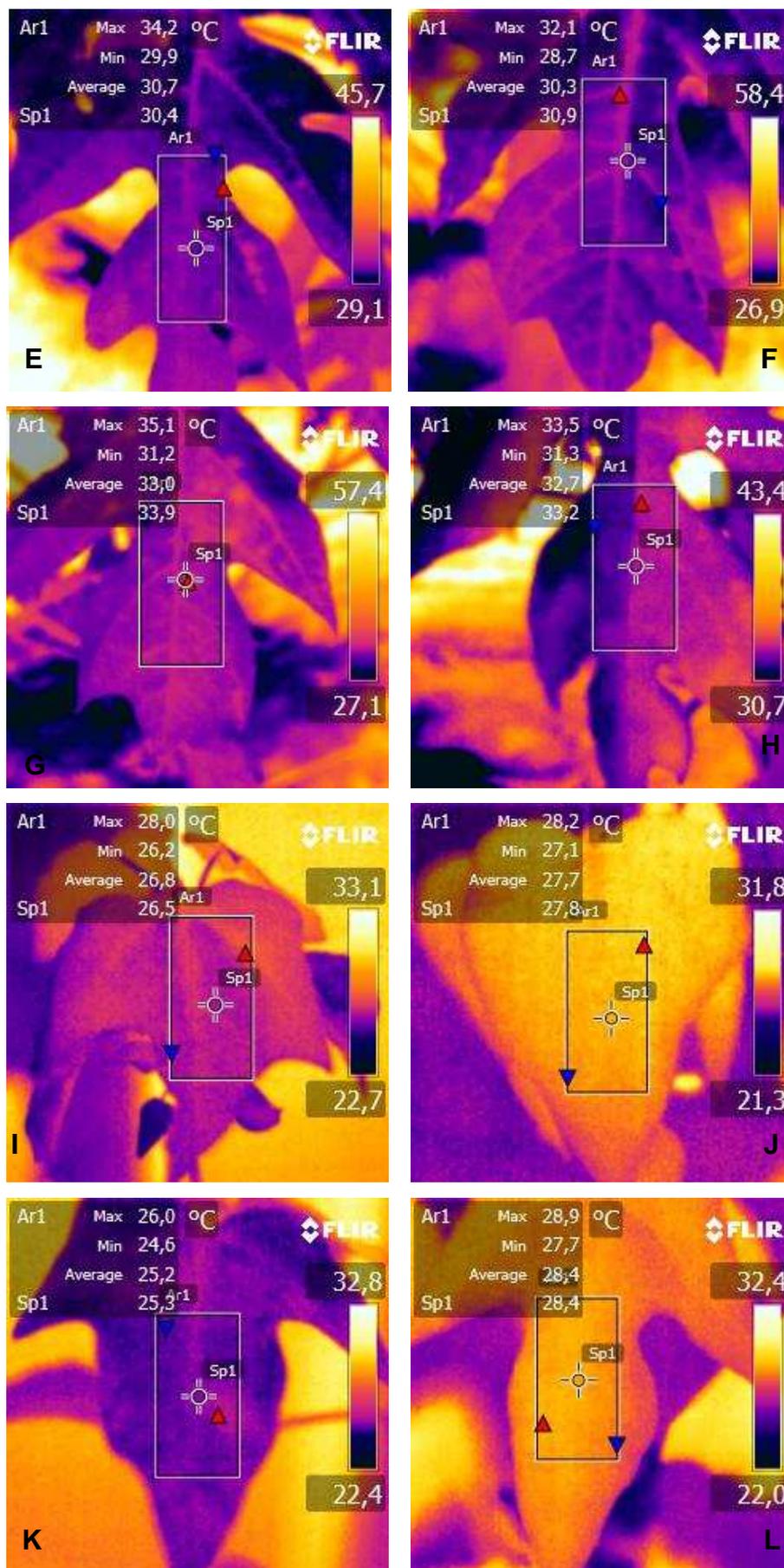
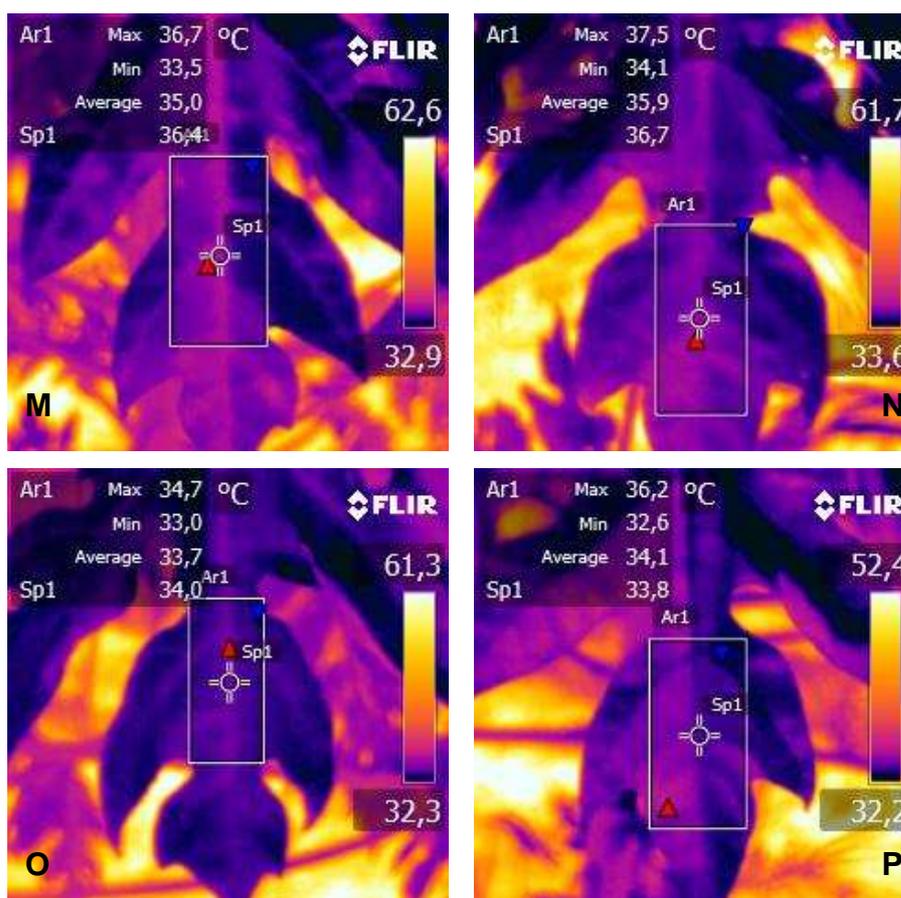


Figura 17, Cont.



5.4. Eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca no uso da água (EIUA)

A EUA expressa, quantitativamente, a resposta momentânea das trocas gasosas na folha (Larcher, 2006). Na dispersão dos pontos, quando se relaciona a taxa fotossintética líquida (A) *versus* transpiração (E), a inclinação da curva representa a EUA (Figura 18). Quando essa relação é feita entre A *versus* g_s , a inclinação da curva é a EIUA (Figura 19). Na figura 18, observa-se que, para o genótipo Golden, os valores da EUA foram mais elevados no experimento 2 (verão) ($2 \mu\text{mol mmol}^{-1}$) (H) e $1,82 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (F) Mudas e $1,48 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (H) e $1,85 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (F) Campo), quando comparados com o experimento 1 (inverno) ($0,63 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (H) e $0,82 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (F) mudas e $1,38 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (H) e $1,17 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (F)). Contudo, essa resposta não foi observada para o genótipo UC. As elevadas temperaturas associadas à maior demanda hídrica do

ar e à maior intensidade luminosa (Figura 3) foram responsáveis pelos maiores valores desta variável EUA para o genótipo Golden, no experimento 2. Entretanto, para o genótipo UC cultivado em condição de campo, a resposta foi contrária à do Golden, mas a resposta desse genótipo, na condição de muda, foi semelhante ao Golden (Figura 18).

Em estudo desenvolvido com uma população ginodioica da espécie *Bidens sandvicensis*, os autores evidenciaram que, na estação mais seca, as plantas femininas, em comparação com as plantas hermafroditas, apresentaram reduzida EUA e baixa atividade fotossintéticas (Schulzz, 2009). Essa resposta diferencial entre o genótipo Golden e o UC, neste presente trabalho, mostra a variabilidade do material genético em relação aos fatores ambientais.

Alguns trabalhos têm relatado diferenças fisiológicas entre sexos de plantas, principalmente sob os aspectos fundamentais da fotossíntese e da eficiência da conversão de energia fotossintética. Como exemplo, na espécie dioica *Ilex aquifolium*, Retuerto *et al.* (2000) verificaram que as plantas femininas foram mais eficientes no uso da água (EUA) e obtiveram maior taxa de crescimento comparadas com as plantas masculinas.

Em estudo realizado para caracterizar, fisiologicamente, as plantas femininas e masculinas da espécie dioica *Silene latifolia*, Gehring e Monson (1994) mostraram que as plantas femininas apresentaram maior eficiência do uso da água e maior eficiência fotossintética em relação às plantas masculinas, já que as plantas femininas precisam alocar fotoassimilados para o desenvolvimento dos frutos. Porém, em estudo com mudas da espécie *Sabina vulgaris* Antoine da região semiárida da China, realizado por He *et al.* (2003), mostrou-se que houve diferença significativa na eficiência do uso da água, taxa fotossintética e transpiração entre plantas femininas e masculinas, sendo que plantas masculinas foram mais eficientes no uso da água. Esse fato mostra as diferenças entre as espécies, não existindo, assim, um padrão entre plantas masculinas e femininas, o que pode mostrar que as condições ambientais podem causar alterações nas respostas fisiológicas entre os sexos.

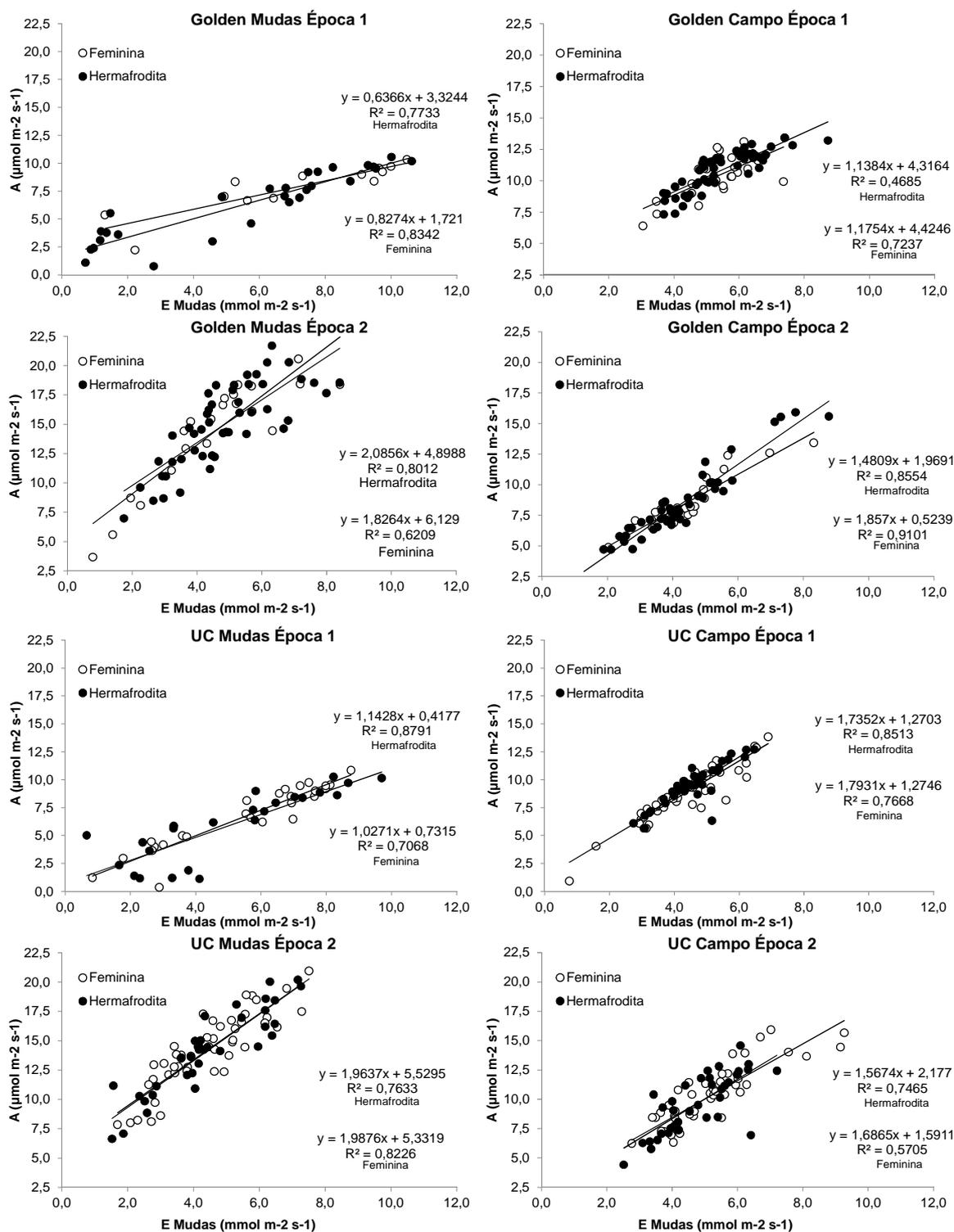


Figura 18: Dispersão da taxa fotossintética líquida (A) versus transpiração (E) (Eficiência do uso da água - EUA), de mudas e plantas adultas de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano.

Em estudo realizado com a espécie dióica *Juniperus thurifera*, verificou-se que as plantas masculinas apresentaram menores taxas de trocas gasosas e crescimento radial, mas apresentaram maior eficiência no uso da água (EUA).

Porém, quando submetidas à fertirrigação, as plantas femininas apresentaram uma estratégia em longo prazo e um aumento no armazenamento de nitrogênio (N) para compensar o período reprodutivo, enquanto as plantas masculinas parecem ser mais reativas à maior disponibilidade de nutrientes, aumentando as taxas de troca gasosa (Montesinos *et al.*, 2012). Desse modo, em trabalhos futuros, é interessante avaliar as plantas de mamoeiro também em fase de maior frutificação, na tentativa de se obterem diferenças entre os sexos, devido ao esforço reprodutivo.

Em trabalho envolvendo a tolerância à seca e as trocas gasosas entre os sexos masculino e feminino da espécie *Salix glauca*, este demonstrou que as plantas do sexo masculino são, fisiologicamente, mais plásticas no que diz respeito ao uso da água, pois as plantas femininas apresentaram maior estresse hídrico, devido aos valores mais negativos de potencial hídrico antemanhã, do que as plantas masculinas em condição de estresse. Paradoxalmente, a divergência sob boas condições hídricas, entre os sexos, não foi detectável (Dudley e Galen, 2007). Esse fato evidencia a necessidade de mais trabalho com a espécie *Carica papaya* sob estresse hídrico, na tentativa de encontrar diferenças significativas entre os sexos.

Quando se comparam as plantas F e H, em ambos os genótipos, e nas duas épocas estudadas, verifica-se que não houve diferenças no valor da variável EUA nos dois tipos de plantas (H e F), o que mostra que essa variável não permite separar as plantas de padrões sexuais diferentes por meio da eficiência no uso da água.

No experimento 1, e em plantas adultas do genótipo Golden, as altas taxas transpiratórias e altos valores de g_s não representaram altas taxas fotossintéticas. Essa menor eficiência do uso da água, devido aos altos valores de g_s , também foi encontrada por Franks e Farquhar (1999) e, posteriormente, por Larcher (2006) em plantas herbáceas. Esse resultado mostra que o genótipo Golden pode apresentar uma maior perda de água para uma mesma unidade de CO_2 assimilado.

A EUA é influenciada pelas condições climáticas e apresenta maiores valores nas primeiras horas do dia, com um declínio à medida que a temperatura da folha aumenta e a umidade do ar diminui (Larcher, 2006). Desse modo, como as avaliações ocorreram nos horários mais quentes do dia, os valores

encontrados para EUA podem ser considerados baixos. Ao se relacionar a EUA com os dados de termografia, é possível observar que os maiores valores de temperatura foliar (Figura 16A e D) corresponderam aos menores valores de EUA.

A eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) (Figura 19) é, normalmente, maior em condições de estresse moderado do que em condições favoráveis. Isso é refletido em um menor uso de água e maior EUA, o que explica o fato de que, em geral, as avaliações realizadas no experimento 2, no mês de fevereiro, apresentaram maior relação. Nesse caso, os maiores valores de R^2 encontrados ocorreram no experimento 2 para plantas adultas do genótipo Golden ($R^2 = 0,89$ e $0,92$ para plantas femininas e hermafroditas respectivamente). É provável que esse resultado esteja relacionado aos menores valores de g_s , pois foi possível observar uma maior concentração dos pontos da curva em menores condutâncias estomáticas. Ao analisar a EIUA, em ambos os genótipos, tanto em mudas como em plantas adultas, o valor da EIUA no experimento 2 (verão) foi maior do que no experimento 1 (inverno). Novamente, as variáveis como temperatura, déficit de pressão de vapor do ar, FFF e umidade relativa nessa época (Figura 3) foram responsáveis pelas respostas verificadas nos dois genótipos e nos dois tipos de plantas (mudas e plantas adultas).

Quando se analisam os dois genótipos, tanto as mudas, como as plantas adultas, no experimento 1, observa-se que o genótipo UC teve maior valor da EIUA que o Golden (Figura 19). Contudo, no experimento 2, essa resposta não foi a mesma.

No experimento 2, a EIUA de plantas adultas apresentou o maior valor, uma vez que as plantas desse tratamento apresentaram uma menor condutância estomática. Segundo Morison *et al.* (2008), a EIUA pode ser útil para eliminar alguns dos efeitos do ambiente, como o DPV do ar, o que permite uma melhor comparação entre os genótipos e entre os tipos de plantas (F e H). Porém, não foi observada diferença considerável entre plantas femininas e hermafroditas.

No experimento 2, caracterizado pelos maiores valores da EIUA, pode-se observar que qualquer incremento na condutância estomática, as taxas fotossintéticas incrementam em maior intensidade quando comparado ao experimento 1. Um raciocínio inverso pode ser feito, ou seja, neste experimento 2, quando os estômatos dos genótipos, tanto de mudas como das plantas adultas,

reduzem a abertura (menor g_s), ocorre uma redução acentuada na taxa fotossintética líquida. Os elevados valores da EIUA mostram maior resposta de A em pequenas variações em g_s .

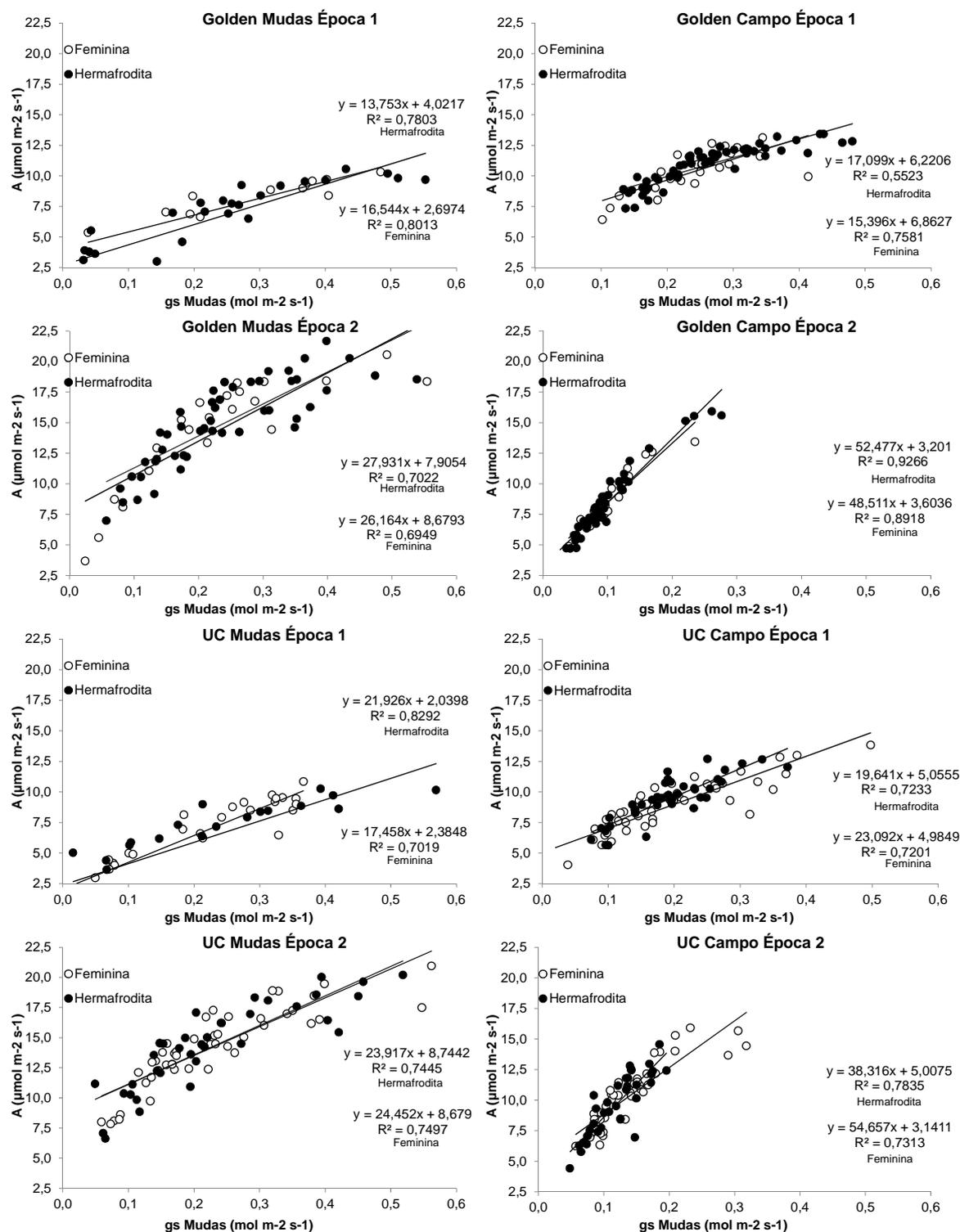


Figura 19: Dispersão da taxa fotossintética líquida (A) versus condutância estomática (g_s) (Eficiência intrínseca do uso da água - EIUA) de mudas e plantas adultas em campo de dois genótipos de *Carica papaya* L., em duas épocas do ano.

Em estudo realizado por Torres Neto (2005), a eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) foi menor para o genótipo Golden. Tal resultado foi devido aos elevados valores de g_s , uma vez que não houve diferenças significativas nos valores de A . Apesar desses resultados relatados pelos autores, no presente estudo, não foi encontrado nenhum padrão diferencial entre os genótipos, mas, apenas, entre os experimentos de análise.

Em uma caracterização funcional e genética das trocas gasosas e da eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), realizada por Miguel *et al.* (2012), em uma família de irmãos completos de *Pinus pinaster* Ait. em resposta à seca, verificou-se que a condutância estomática e a área foliar específica foram os traços com mais alto grau de herdabilidade. Uma correlação genética significativa com EIUA foi demonstrada, sugerindo que a seleção das plantas com baixos valores de área foliar específica deve melhorar a EIUA nessa espécie, e reduzir as perdas de água através do controle estomático (Miguel *et al.*, 2012).

5.5. Fluorescência da clorofila

Em sua maior porção, a fluorescência da clorofila *a* é emitida pelo PSII e pelo sistema coletor de luz do PSII (LHCII). Assim, alterações na emissão da fluorescência podem mostrar a ausência ou presença de comprometimentos no processo fotossintético, conforme relatado Strasser *et al.* (2000). O rendimento quântico máximo do PSII, por sua vez, estimado pela razão F_v/F_m , indica a probabilidade de que um elétron, quando absorvido pelos pigmentos fotossintéticos do PSII, possa causar a redução da quinona A (Qa) (Baker, 1991; Krause e Weis, 1991). Quanto maior esta capacidade de reduzir a quinona A maior vai ser a eficiência do PSII. Para a maioria das espécies de plantas, em folhas saudáveis, os valores entre 0,75 e 0,83 são considerados adequados, sendo que valores inferiores a 0,75 indicam algum dano do PSII (Maxwell e Johnson, 2000, Bolhàr-Nordenkampt *et al.*, 1989).

Uma vez que a fluorescência da clorofila pode avaliar a capacidade fotossintética de plantas e com base nas informações de Chutteang *et al.* (2007), os quais mostraram que as plantas femininas apresentaram um maior valor na eficiência do PSII, avaliada pela maior taxa de transporte de elétrons, possivelmente se esperaria que plantas femininas deste presente experimento

apresentassem alterações na emissão da fluorescência, de modo a expressar maior eficiência do PSII. Contudo, esse fato não foi observado.

Como a medição da fluorescência da clorofila é uma técnica precisa, rápida e não destrutiva e, ainda, pode ser associada a imagens, as quais podem ser usadas em sistemas de fenotipagem eletrônica, ela poderia ser utilizada em grande escala na determinação do sexo em mamoeiro. Contudo, no presente estudo e em ambas as avaliações, os valores de Fv/Fm se situaram entre 0,75 e 0,85, o que mostra que não houve dano ao PSII. Porém, é possível verificar que o genótipo Golden, principalmente nas avaliações de plantas adultas sob condição de campo (Figura 20B e D), em relação ao genótipo UC, apresentou valores inferiores, mas nenhuma diferença significativa foi observada entre as plantas F e H.

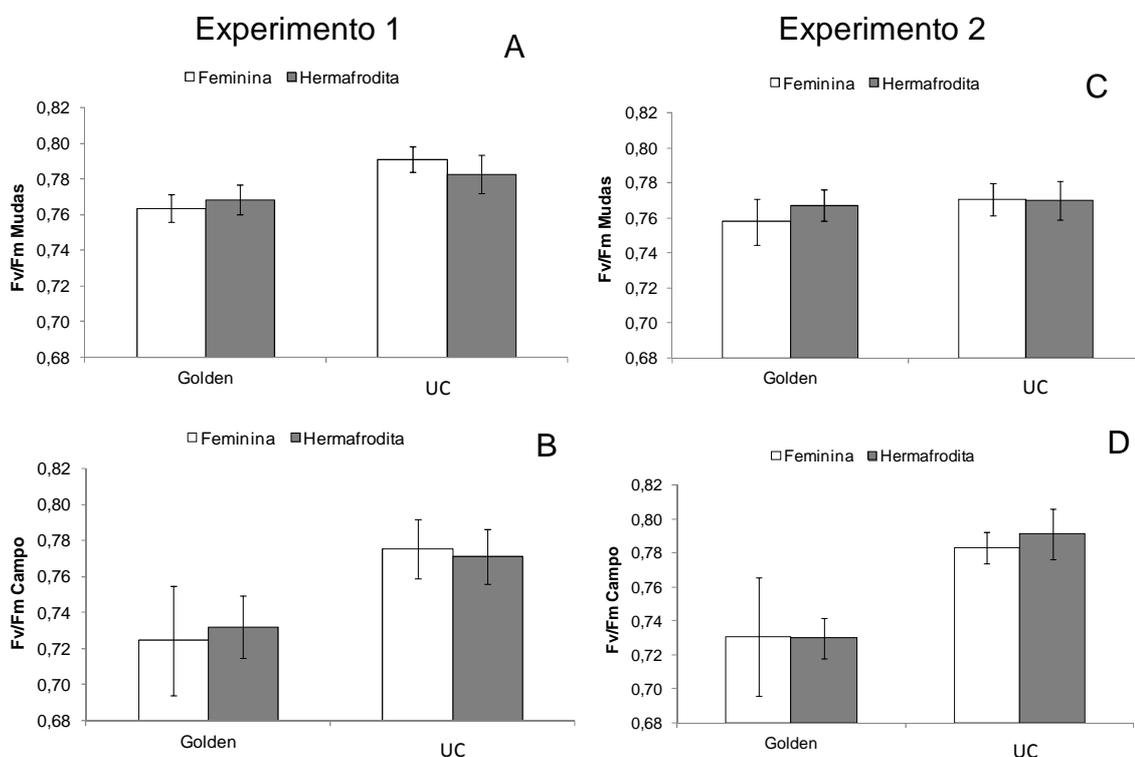


Figura 20: Rendimento quântico (Fv/Fm) de mudas e plantas adultas em campo de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano.

No trabalho de Reis (2003), com mamoeiros do grupo Formosa, cultivados sob condição de campo na Região Norte Fluminense, observou-se, por meio de medições da fluorescência emitida, a não prevalência do efeito fotoinibitório do processo fotossintético. De acordo com o autor, a não detecção do dano fotoinibitório nas folhas dessas plantas poderia relacionar-se ao movimento

paraheliotrópico das folhas nos horários mais quentes do dia (das 11h às 14h). Esse movimento, acrescido ao controle da fotoinibição, apresenta a capacidade de evitar o aumento da temperatura foliar. Neste presente trabalho, o genótipo UC, também do grupo Formosa, sob condição de campo, apresentou valores mais elevados da relação F_v/F_m , quando comparado ao genótipo Golden, o que mostra que, de fato, as folhas desse grupo possuem mecanismos mais eficientes para manter o maior rendimento quântico do PSII nos horários mais quentes do dia. Possivelmente, este genótipo UC pode ter apresentado esta capacidade de manter o limbo foliar paralelo à radiação solar, como foi relatado por Reis (2003).

Correia e Diaz Barradas (2000) observaram que, em ausência de estresse hídrico (condições de laboratório), não houve diferenças significativas entre as plantas femininas e masculinas de *Pistacia lentiscus* L. para as variáveis da fluorescência, fotossíntese, e curva de resposta à luz e CO_2 . Entretanto, sob condições de estresse, ocorreu redução nas taxas de assimilação de CO_2 e condutância estomática nas plantas femininas. Esses resultados podem mostrar a superioridade de plantas masculinas em relação às plantas femininas, quando ambas estão sob condição de limitação de recursos. Com base nas informações relatadas, espera-se que, sob condição de estresse, estas plantas hermafroditas possam ter melhor desempenho fotossintético que as plantas femininas. Contudo, neste presente trabalho, praticamente todo o experimento, com exceção das análises feitas no campo em uma determinada data, como foi relatado no item Material e Métodos, foi realizado sem limitação hídrica do solo. Possivelmente, esse fato pode não ter propiciado condições para as plantas hermafroditas expressarem a eficiência na capacidade fotossintética e, assim, ter-se uma resposta diferencial em relação às plantas femininas. Talvez as plantas hermafroditas de mamoeiro apenas expressem a superioridade em relação às plantas femininas em condição de limitação de recursos no solo (principalmente água). Certamente futuros trabalhos deverão ser realizados para comprovar tal especulação.

No estudo desenvolvido por Kalaji *et al.* (2011), com duas cultivares de cevada, a partir de dados de fluorescência da clorofila, foi evidenciado que o estresse salino causa diminuição tanto das taxas de fotossíntese quanto da atividade do fotossistema II (PSII). Segundo Ögren e Öquist (1985), o declínio da relação F_v/F_m é um indicador do dano fotoinibitório, principalmente quando há

influência de estresses ambientais. Uma maior eficiência fotoquímica das plantas nesse período permite maior demanda pelo carbono fixado para a síntese de compostos para o metabolismo celular.

O índice fotossintético da planta (PI) é um parâmetro mais completo de avaliação do funcionamento fotoquímico da planta (Thach *et al.*, 2007). Assim como observado na variável relacionada à eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm), a variável PI apresentou nenhuma relação com o padrão sexual das plantas (H e F) (Figura 21). Ambas as plantas F e H apresentaram valores semelhantes de PI.

A leitura mais alta de PI (5,9) foi encontrada para as plantas adultas femininas do genótipo Golden no experimento 2 e não correspondeu a altas taxas fotossintéticas, tanto que a maior taxa fotossintética ($15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 18) correspondeu a um PI de 2,3 (Figura 21). Nesse caso, observa-se um padrão em que, na fase de mudas, os valores de PI são menores em relação às plantas adultas. Porém, Van Heerden *et al.* (2007) analisaram dois arbustos característicos do deserto e verificaram boa correlação entre uma diminuição na capacidade de assimilação de CO_2 , e uma diminuição no índice de desempenho (PI_{ABS}).

Os valores de PI também não se relacionaram com os valores de Fv/Fm, já que, para Fv/Fm, o genótipo Golden apresentou valores inferiores em relação ao genótipo UC, e, para o índice fotossintético, o genótipo Golden apresentou valores superiores. De acordo com Silva *et al.* (2011), em estudo relacionado à cinética da emissão da fluorescência da clorofila *a* em folhas de mamoeiro cv. Golden, uma melhor atividade fotoquímica nas folhas, durante os períodos de formação e crescimento dos frutos, foi observada por meio de um maior valor de PI_{total} , nesta fase de desenvolvimento, uma vez que, na fase reprodutiva, é observada uma maior demanda por fotoassimilados devido à presença de flores e frutos. Neste presente trabalho, nos dois experimentos estudados e nos dois genótipos Golden e UC, as avaliações nas folhas das plantas adultas, os valores de PI foram maiores, sendo que, na fase adulta, obteve-se o valor de 5,3 (média geral das avaliações) e, na fase de muda, o equivalente a 2,2 (Figura 21).

Avaliações da fluorescência da clorofila *a* em *Triticum aestivum* L., sob déficit hídrico, demonstraram que a eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm) praticamente não foi afetada pela desidratação, mas, sob estresse hídrico severo,

o valor dessa variável foi reduzido. Em contrapartida, uma diminuição contínua do parâmetro índice fotossintético (PI) foi observada a partir do início da desidratação (Živčák *et al.* 2008). Esses autores relataram que a variável PI foi mais sensível do que a variável Fv/Fm em avaliar o efeito da limitação hídrica do solo sobre a eficiência fotoquímica. Neste presente experimento com mamoeiro, sem limitação hídrica do solo, esta sensibilidade de PI em relação a Fv/Fm não foi observada.

Ripley *et al.* (2004), em plantas de sorgo com diferentes disponibilidades de fósforo, observaram que o índice de desempenho (PI_{ABS}) foi a primeira variável a mostrar diferenças na resposta das plantas aos tratamentos. As plantas com aumento do PI_{ABS} tiveram maior atividade no transporte de elétrons e menos energia foi dissipada na forma de calor, e as plantas apresentaram maior número de centros de reações com atividade adequada. As alterações observadas na fluorescência foram correlacionadas às alterações nas trocas gasosas e biomassa.

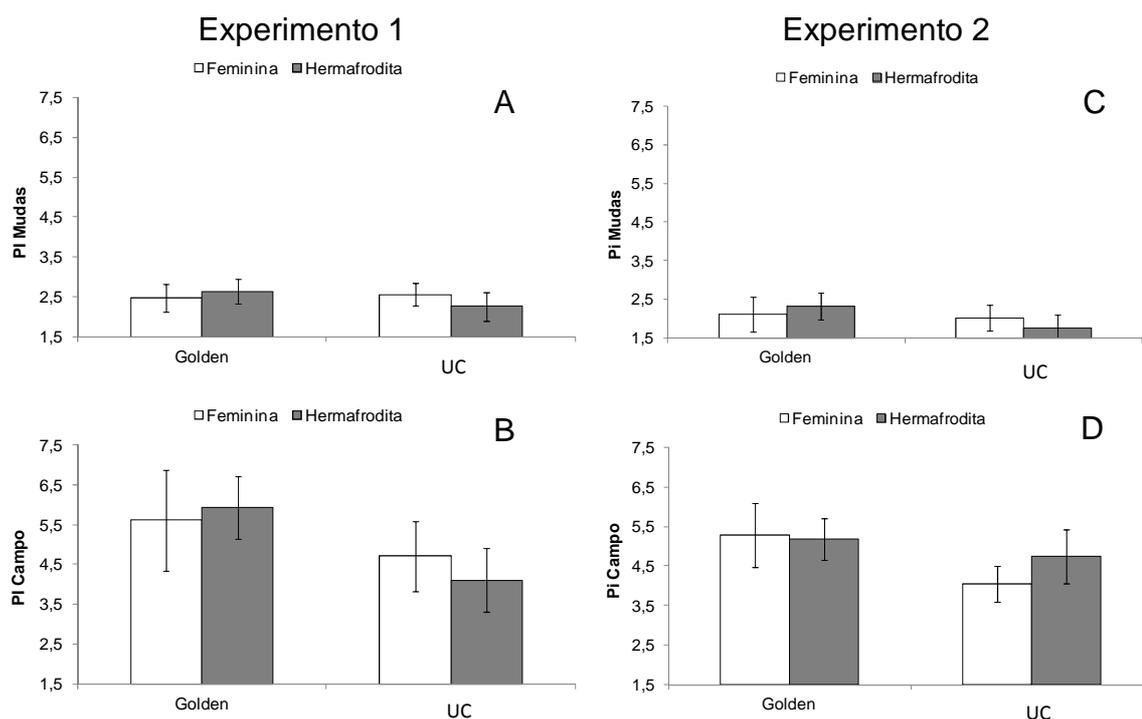


Figura 21: Índice fotossintético “*photosynthetic index*” (Pi) de mudas e plantas adultas de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano.

Os estudos realizados com diferentes genótipos de soja, por Strauss *et al.* (2006), demonstram a eficiência da performance index (PI) para selecionar genótipos tolerantes ao frio noturno. Já Thach *et al.* (2007) verificaram que o PI pode ser utilizado para monitorar a vitalidade e o vigor de populações de plantas

que ocorram em habitat natural, uma vez que essa variável é mais sensível a mudanças ambientais, principalmente relacionadas a elevados FFF e ao estresse hídrico. Assim, o PI tem sido muito utilizado para quantificar os efeitos do ambiente sobre a maquinaria fotoquímica (Hermans *et al.*, 2003; De Ronde *et al.*, 2004; Strauss *et al.* 2006).

Fundamentado na teoria do fluxo de energia em biomembranas (Strasser *et al.*, 2000), Strasser *and* Strasser (1995) introduziram a análise quantitativa da cinética da fluorescência. Esse fluxo de energia pode ser instituído como fluxo de energia absorvido pelo sistema antena do PSII (ABS), fluxo de energia usado para reduzir Qa (TR), fluxo de energia usado para o transporte de elétrons (ET) e fluxo de dissipação de energia na forma de calor, fluorescência ou transferida a outros sistemas (DI) (Strasser *et al.*, 2000).

A análise denominada *OJIP-Test* se refere à indução da fluorescência transiente definida pelos nomes dos passos intermediários (O é para 'origem' e 'P' é para o pico, enquanto que J e I são passos intermediários) (Kalaji *et al.*, 2011), e pode ser usado para explicar cada passo do fluxo de energia através do PSII até o centro de reação (RC) (DI_0/RC), assim como o fluxo de energia por área transversal da amostra (CS) (ABS/CS_0 e ET_0/CS_0). Este *OJIP-Test* é utilizado como um indicador da vitalidade do material vegetal analisado (Strasser *et al.*, 2000). Force *et al.* (2003) afirmam que, embora esse teste seja uma simplificação da teoria do fluxo de energia, ele leva em consideração a complexidade da estrutura do complexo antena (organização dos pigmentos, migração de excitação e conectividade).

As variáveis F_v/F_m e F_v/F_0 (Figura 22) apresentaram respostas semelhantes, sendo que, em todas as avaliações, o genótipo Golden apresentou valores inferiores em relação ao genótipo UC. Kalaji *et al.* (2011) verificaram que as variáveis F_v/F_m e F_v/F_0 também apresentaram respostas semelhantes em plantas de cevada, sob estresse salino.

Segundo Pereira *et al.* (2000), a eficiência do complexo de liberação de oxigênio por meio da hidrólise da água pode ser avaliada pelos valores de F_v/F_0 . Os maiores valores de F_v/F_0 mostram melhor atividade do complexo de evolução do oxigênio (CEO), e é o componente mais sensível. A redução do valor de (F_v/F_0) mostrou, ainda, danos no transporte de elétrons, em que se avaliaram porta-enxertos de citros sob estresse de alumínio. Os mesmos autores verificaram que

uma das prováveis razões para a redução da fotossíntese líquida foi o dano estrutural nos tilacóides, que afetou o transporte fotossintético de elétrons, tal como indicado pela redução da relação entre a fluorescência variável e a fluorescência inicial (F_v/F_0). Contudo, como mostrado nos gráficos relacionados à F_v/F_m e PI, esta variável F_v/F_0 não foi capaz de mostrar diferenças no metabolismo fotoquímico entre plantas F e H.

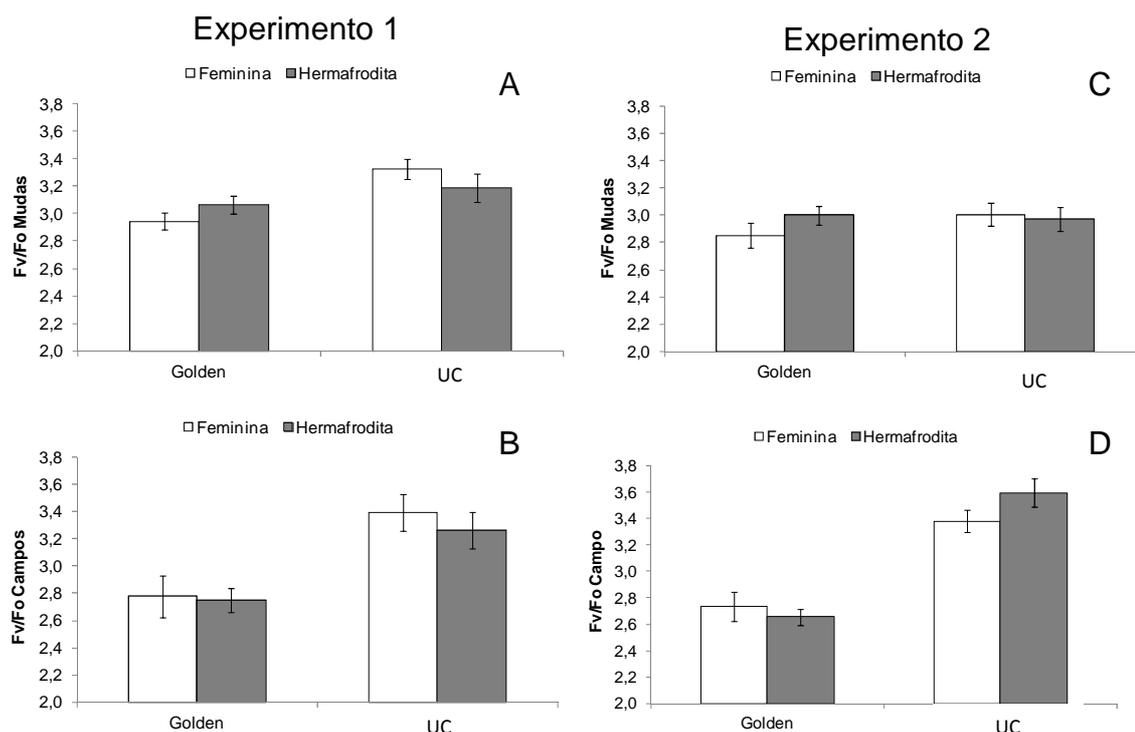


Figura 22: Eficiência do complexo de liberação de O₂ para o PSII (F_v/F_0) de plantas de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano, com avaliações realizadas nas mudas e nas plantas adultas, sob condição de campo. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

O número de fótons absorvidos por área de folha e o transporte de elétrons, após Qa ter sido reduzida em relação à área da folha amostrada (ABS/CS_0 e ET_0/CS_0), apresentaram diferenças entre os genótipos, em todas as avaliações realizadas (Figura 23), exceto entre as plantas hermafroditas, nas mudas no experimento 2. Esse fato pode mostrar que o genótipo Golden, por ter apresentado uma menor quantidade de clorofilas totais, por meio das avaliações feitas com o medidor portátil de clorofila (MPC)(IVF) (Figura 9), apresentou comprometimentos nessas variáveis. Tal redução nos valores de IVF, neste genótipo, causou alterações na absorção do FFF, por unidade de seção

transversal da amostra, mostrado pelos menores valores de ABS/CS. Porém, não foi identificada nenhuma diferença significativa entre os sexos das plantas (F e H), apesar de que, nas avaliações das plantas adultas no campo (experimento 1) e na avaliação de muda (experimento 2) do genótipo UC, foi observado que as plantas femininas apresentaram valores mais elevados destas variáveis ABS/CS₀ e ET₀/CS₀ do que em plantas hermafroditas. Torres Netto (2005), em uma caracterização de alguns genótipos de mamoeiro, em condição não limitante de água no solo, não observou diferenças nos valores de ABS/CS₀ entre o genótipo Golden e o UC. Contudo, para a variável ET/CS, Torres Netto (2005) mostrou que, sob condições não-limitantes de água no solo, o genótipo Golden teve valor reduzido de ET/CS, quando comparado ao UC. Esses resultados corroboram os resultados apresentados neste presente trabalho (Figura 23). Nesta figura, observa-se que, de fato, o genótipo Golden apresentou valores reduzidos desta variável ET/CS, quando comparado com o genótipo UC. Contudo, essa variável não se mostrou consistente para separar plantas F e H.

De acordo com Strasser *et al.* (1999), a atividade fotossintética pode ser expressa por transporte de elétrons por seção transversal da folha (ET₀/CS). Essa relação está coerente com os valores da taxa fotossintética líquida deste trabalho, pois, no experimento 2, na valiação das mudas, foram obtidos tanto os maiores valores de A (14,28 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) quanto de ET₀/CS (3190).

A variável ET₀/CS₀ e a leitura feita no MPC (IVF) podem indicar eficiência na estrutura e atividade do FSII (Castro *et al.*, 2011), e essas variáveis representam a taxa máxima de elétrons após a redução da Qa, medida por unidade de seção transversal da amostra, e teor de clorofilas, respectivamente (Force *et al.*, 2003). Neste presente experimento, para os dois genótipos, nenhuma dessas variáveis pode ser usada como variáveis a serem utilizadas para separar plantas F das H.

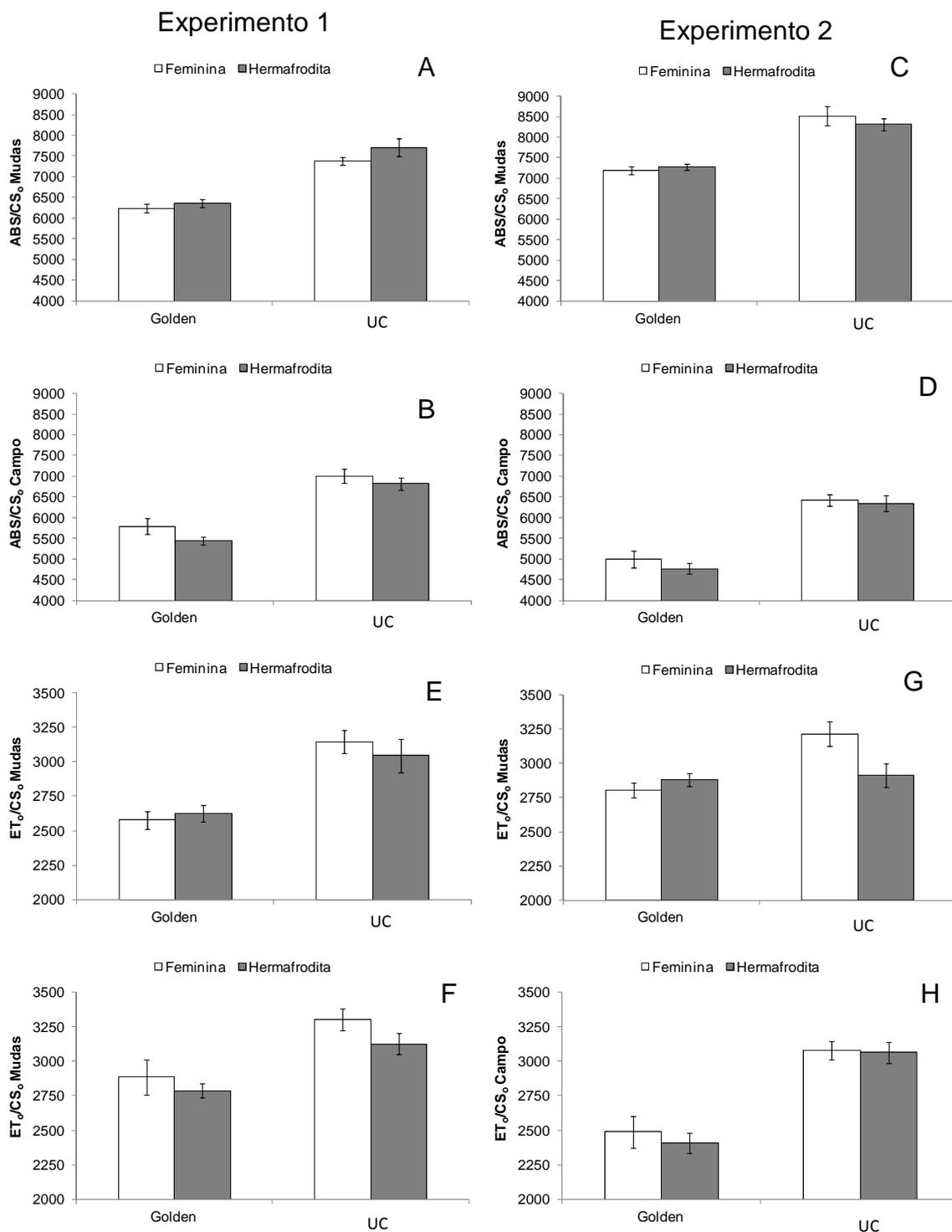


Figura 23: Número de fótons absorvidos por área de folha e o transporte de elétrons após Qa ter sido reduzida (ABS/CS_0 e ET_0/CS_0), de plantas de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano, com avaliações realizadas nas mudas e nas plantas adultas, sob condição de campo. Não havendo sobreposições das barras do intervalo de confiança, haverá diferença entre os tratamentos.

A variável DI_0/RC está relacionada à capacidade do material vegetal amostrado dissipar energia na forma de calor, fluorescência e transferência de energia para outros sistemas e ela é influenciada pela razão de centros de reação (CRs) ativos/inativos (Force *et al.*, 2003) (Figura 24). Apesar de o genótipo Golden apresentar um menor número de fótons absorvidos por área de folha (ABS/CS_0), em termos de dissipação de energia, essa diferença não foi encontrada, o que demonstra que o genótipo Golden, mesmo absorvendo menos fótons, a energia utilizada no transporte de elétrons foi semelhante.

Castro *et al.* (2011) mostraram que a emissão de energia dissipada com base nos centros de reação ativos (DI_0/RC), quando foi relacionada com os valores do MPC (IVF), relacionou-se, negativamente, com os valores do MPC (IVF). Ou seja, folhas com menor teor de clorofilas apresentaram maiores valores de DI_0/RC . Neste presente trabalho, não foram observadas diferenças significativas entre plantas F e H (Figura 24).

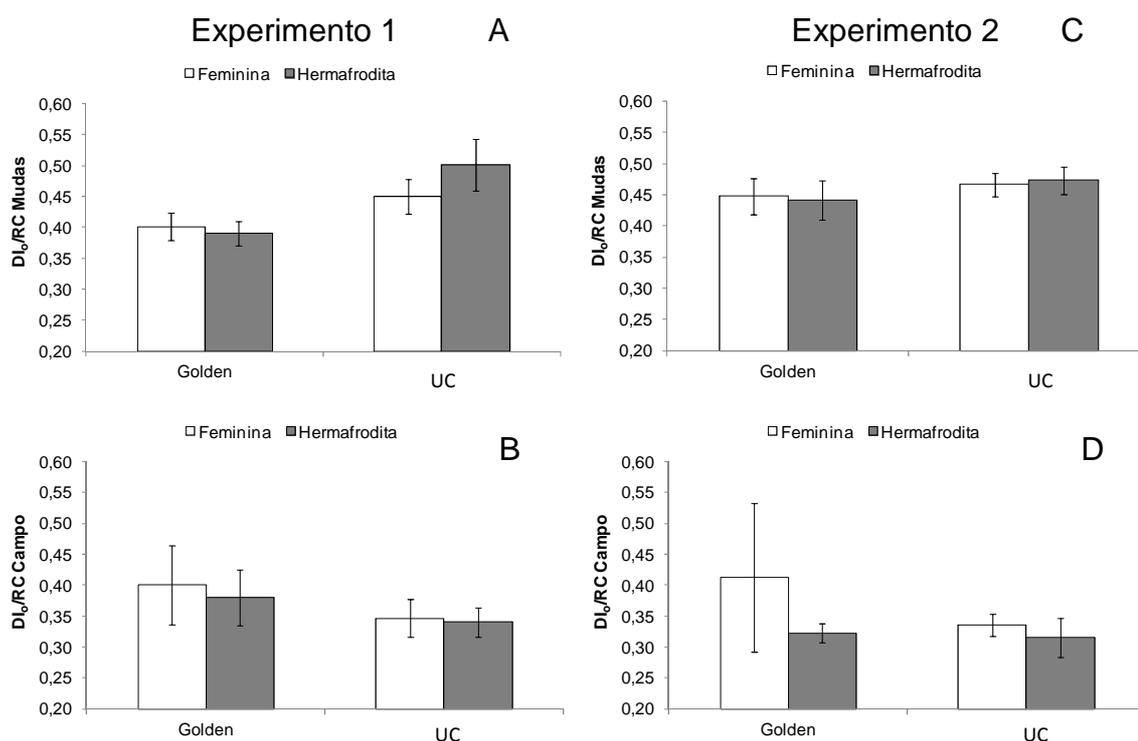


Figura 24: Dissipação do fluxo de energia por centro de reação PSII (DI_0/RC) de plantas de dois genótipos de *Carica papaya* L. em duas épocas do ano, com avaliações realizadas nas mudas e nas plantas adultas, sob condição de campo.

Na avaliação das plantas adultas (Figura 24B e D), o genótipo Golden mostra uma maior energia dissipada, o que pode ocasionar uma menor energia

utilizada por este genótipo no transporte de elétrons (atividade fotossintética (ET_0/CS_0) e na redução de Qa (TR/CS_0).

5.6. Determinação isotópica do carbono

Os valores para determinação da composição isotópica do carbono foram obtidos a partir das folhas adultas ao final do experimento 2 (fevereiro de 2012) (Figura 25A)(condições adequadas de água no solo, com irrigação) e a partir de folhas adultas de um terceiro experimento realizado em fevereiro de 2013 (Figura 25B)(sob condições limitantes de água no solo, sem irrigação). No experimento 2, nos dois genótipos estudados, não foi observada nenhuma diferença nos valores da discriminação isotópica do carbono entre plantas F e H. Contudo, no experimento 3, sem irrigação, houve diferença tanto entre os sexos quanto entre os genótipos.

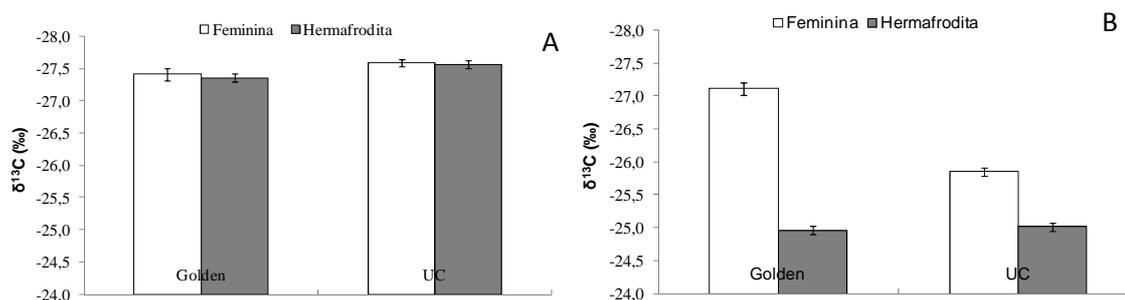


Figura 25: Composição isotópica do carbono, de plantas de dois genótipos de *Carica papaya* L, com avaliações realizadas em plantas adultas, sob condição de campo, sendo que a figura 25A representa o tratamento irrigado e a figura 25B representa o tratamento não irrigado. Não havendo sobreposições das barras do erro padrão, haverá diferença entre os tratamentos.

No experimento em que se utilizou a irrigação, em ambos os genótipos e entre as plantas F e H, o sinal isotópico ficou em torno de $-27,5\text{‰}$. No experimento sem irrigação, as plantas femininas do genótipo Golden apresentaram o valor mais negativo desta variável $\delta^{13}\text{C}$ (-27‰); em seguida, foram as plantas femininas do UC (-26‰). As plantas hermafroditas de ambos os genótipos apresentaram valores em torno de -25‰ .

O sinal isotópico mais distante de zero (valor mais negativo) significa que a planta assimilou menor quantidade de C^{13} , pois uma quantidade significativa

desse carbono foi perdida, e as folhas das plantas estavam com os estômatos mais abertos até a coleta das folhas para análise do $\delta^{13}\text{C}$. Com os estômatos mais abertos, a planta apresenta menor eficiência no uso da água (EUA), uma vez que ela perde mais água por unidade de carbono absorvida. Observa-se, na figura 25B, que as plantas H apresentaram um sinal isotópico maior (valor menos negativo). Esse resultado mostra que, em ambos os genótipos, sob condição de estresse hídrico, as plantas hermafroditas foram mais eficientes no uso da água do que as plantas femininas e que, no genótipo Golden, as diferenças entre as plantas F e H foram ainda maiores. No genótipo Golden, as plantas femininas apresentaram os valores mais negativos, o que pode mostrar que essas plantas F desse genótipo não possuem um bom controle estomático e, por sua vez, perdem mais água por unidade de carbono assimilado.

Esse resultado evidencia que, sob condição de limitação de água no solo, ocorre uma menor discriminação do C^{13} , representado por $\Delta^{13}\text{C}$. Consequentemente, nas condições de estresse hídrico, tem-se um valor maior de $\Delta^{13}\text{C}$. Segundo Bacon (2004), elevados valores de $\Delta^{13}\text{C}$ (menores valores de $\delta^{13}\text{C}$) estão relacionados aos elevados valores da relação C_i/C_a . Esse mesmo autor relata que o valor baixo de C_i/C_a , como é observado em plantas do metabolismo C_4 , mostra uma elevada eficiência no uso da água (EUA). Em plantas C_3 , em condições adequadas de desenvolvimento, o valor dessa relação C_i/C_a , segundo Farquhar *et al.* (1989), está em torno de 0,7. Assim, devido à condutância estomática há uma relação inversa entre a discriminação isotópica do carbono e a eficiência no uso da água. No caso do mamoeiro, o fechamento estomático está entre os principais efeitos causados pelo déficit hídrico (Reis *et al.*, 2004; Marler *et al.*, 1994).

Retuerto *et al.* (2000) estudaram efeitos do isótopo de carbono em uma espécie dióica (*Ilex aquifolium*) e verificaram que as plantas femininas apresentaram maior eficiência do uso da água e maior taxa de crescimento, o que não foi evidenciado neste presente trabalho com mamoeiro. Sob condições não limitantes de água, não se observaram diferenças entre os genótipos relacionadas à EUA (Figura 18). Esse resultado mostrou que, nestas condições não limitantes de água, ambos os genótipos apresentaram a mesma resposta relacionada a esta importante característica fisiológica.

Segundo Hedges (1990), as plantas vasculares que utilizam a via metabólica C_3 apresentam um $\delta^{13}C$ variante entre -23‰ a -30‰. Neste trabalho, as plantas irrigadas apresentaram valores médios de -27,4‰, e, para as não irrigadas, obtiveram-se os valores de -26‰ e -25,4‰, valores estes relacionados à média entre plantas femininas e hermafroditas, respectivamente,

Em estudo realizado com a espécie dióica *Juniperus thurifera*, verificou-se que as plantas masculinas apresentaram menores taxas de trocas gasosas e crescimento radial, mas apresentaram uma maior eficiência no uso da água (EUA), como inferido a partir dos valores de $\delta^{13}C$ menos negativos do que nas femininas (Montesinos *et al.*, 2012).

As condições mais secas, geralmente, resultam em menor discriminação (valores $\delta^{13}C$ menos negativos). Em plantas C_3 , onde há uma relação forte entre C_i e $\delta^{13}C$, a técnica tem levado diretamente para a seleção de variedades melhoradas com base na eficiência no uso da água de culturas, principalmente no trigo (Condon *et al.*, 2004). No presente estudo com mamoeiro, a técnica da discriminação isotópica do carbono se mostrou promissora para ser utilizada em mamoeiro com o objetivo de separar os tipos de plantas F e H, sob condição de limitação hídrica do solo. Contudo, um maior número de experimentos deverão ser realizados para comprovar tal fato.

Urasaki *et al.* (2002) identificaram um fragmento de 450 pb, intitulado PSDM (*Papaya Sex Determination Marker*), existente, apenas, no genoma de plantas do sexo masculino e hermafrodita, mas não no genoma das plantas femininas. Isso sugere que o PSDM está localizado na região do cromossomo que é específico para o sexo masculino e hermafrodita, e que o mecanismo de compensação apresentado pelas plantas hermafroditas, neste presente trabalho, sob déficit hídrico pode ter ocorrido em função desta grande proximidade das plantas hermafroditas das plantas masculinas, em comparação com as plantas femininas. De fato, alguns trabalhos têm mostrado que, sob condição de estresse ambiental, as plantas masculinas apresentam um maior desempenho, quando comparadas com as plantas femininas.

6. CONCLUSÃO

A busca por respostas diferenciais dos sexos entre genótipos de espécies dioicas ou trioicas, relacionada às trocas gasosas e à ação dos fatores do ambiente, pode ser de grande importância para a identificação precoce do sexo das plantas em programas de melhoramento genético da espécie *Carica papaya*. No presente trabalho, em dois genótipos avaliados, as características de crescimento, a coloração verde das folhas, a capacidade fotossintética, a temperatura foliar, a emissão da fluorescência da clorofila e a discriminação isotópica do carbono foram variáveis empregadas na tentativa da obtenção de possíveis inferências sobre o sexo do mamoeiro. Tal trabalho objetivou buscar alguma característica associada à capacidade fotossintética, às trocas gasosas e ao crescimento com o sexo das plantas de mamoeiro, notadamente as plantas femininas e hermafroditas.

Como resultado, nos dois genótipos estudados (Golden e UC), em mudas e em plantas adultas, foi verificado que, sob condição não limitante de água no solo, não foi possível obter uma relação direta entre o sexo das plantas (H e F) e as características estudadas neste presente trabalho. Contudo, sob condição de limitação hídrica do solo em condição de campo, a discriminação isotópica do carbono foi uma técnica que permitiu separar as plantas femininas (F) das plantas hermafroditas (H), o que mostra a potencialidade de uso dessa técnica. Sendo assim, as mesmas avaliações que foram feitas neste presente trabalho, sem limitação hídrica no solo, deverão ser realizadas sob condição limitante de água

no solo, para que se possa verificar se as diferenças entre o sexo das plantas F e H podem ser expressas, e, assim, tentar utilizar tais técnicas para identificar, precocemente, as plantas F e H.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adam, H., Collin, M., Richaud, F., Beule, T., Cros, D., Omore, A., Nodichao, L., Nouy, B., Tregear, J.W. (2011) Environmental regulation of sex determination in oil palm: current knowledge and insights from other species. *Annals of Botany*, 108:1529-1537.
- Afonso, J. (2010) Termografia: Teoria, Procedimentos e Vantagens. Itag-Instalações técnicas especiais, Ltda.
- Aiyelaagbe, I.O.O., Fawusi, M.O.A., Babalola, O. (1986) Growth, development and yield of papaw (*Carica papaya* L.) 'Homestead selection' in response to soil moisture stress. *Plant and Soil*, 93:427-435.
- Allan, P., Mc Chlery, J., Biggs, D. (1987) Environmental effects on clonal female and male *Carica papaya* L. plants. *Scientia Horticulturae*, 32:221-232
- Almeida, F.T., Marinho, C.S., Souza, E.F., Grippa, S. (2003). Expressão sexual do mamoeiro sob diferentes lâminas de irrigação na região Norte Fluminense. *Rev. Bras. Frutic.* 25(3):383-385.
- Álvarez-Cansin, L., Zunzunegui, M., Barradas, M.C.D., Esquivias, M. P. (2010) Physiological performance and xylem water isotopic composition underlie

- gender-specific responses in the dioecious shrub *Corema álbum*. *Physiologia Plantarum*, 140:32–45.
- Alves, F.L. (2003) A cultura do mamão *Carica papaya* L. no mundo, no Brasil e no Estado do Espírito Santo. In: Martins, D.S., Costa, A. F. S. (eds.) *A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção*. Vitória: Incaper, p. 11-34.
- Angelocci, L. R. (2002) *Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: introdução ao tratamento biofísico*. Piracicaba: Edição do autor, 243p.
- Anuário Brasileiro da Fruticultura (2013), Editora Gazeta.
- Araki, T. (2001) Transition from vegetative to reproductive phase. *Current opinion in Plant Biology*, 4:63-68.
- Arango, L.V., Rezende, C.R. de, Carvalho, S.P. de. (2008) Identificação antecipada do sexo do mamoeiro pelos caracteres físicos das sementes e padrões isoenzimáticos das mudas. *Revista Corpoica – Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 9(1):22-29.
- Araus, J.L., Villegas, D., Aparicio, N., García del Moral, L.F., El Hani, S., Rharrabti, Y., Ferrio, J.P., Royo, C. (2003) Environmental factors determining carbon isotope discrimination and yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Crop Science*, 43:170–180.
- Argenta, G., Silva, P.R.F., Bortolini, C.G. (2001) Teor de clorofila na folha como indicador do nível de N em cereais. *Ciência Rural*, 31(3): 715-722.
- Arumuganathan K, Earle, E.D. (1991) Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Mol Biol Report*, 9(3):208–218.
- Aryal, R., Ming, R. (2014) Sex determination in flowering plants: Papaya as a model system. *Plant Science*, 217-218:56–62.

- Aryal, R., Yang, X., Yu, Q., Sunkar, R., Li, L., Ming, R. (2012) Asymmetric purine-pyrimidine distribution in cellular small RNA population of papaya. *BMC Genomics*, 13:682.
- Bacon, M. A. (2004) Water use efficiency in plant biology. In: Bacon, M.A. (Ed) *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell Publishing, p.1 -26.
- Badillo, V. M. (1971) Monografía de la familia Caricaceae. Maracay, Venezuela: Editorial Nuestra América C. A., p.221.
- Badillo, V. M. (2000) *Carica* L. vs *Vasconcella* St. Hil. (Caricaceae): con la rehabilitación de este último. *Ernstia*, 10:74-79.
- Bajons, P., Klinger, G., Schlosser, V. (2005) Determination of stomatal conductance by means of infrared thermography. *Infrared Physics & Technology*, 46:429-439.
- Baker N.R. (2008) Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review Plant Biology*, 59:89-113.
- Baker, N.R. (1991) A possible role for Photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol. Plant.* 81:563-570.
- Baker, N.R., Rosenqvist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: in examination of future possibilities. *Journal Experiment Botany*, 55 (403):1607-1621.
- Baker, N.R., East, T.M., Long, S.P. *Journal Experimental Botany*. 139:189. 1983.
- Bauerle, W.L., Weston, D.J., Bowdena, J.D., Dudley, J.B. and Toler, J.E. (2004). Leaf absorptance of photosynthetically active radiation in relation to chlorophyll meter estimates among woody plant species. *Scientia Horticulturae*, 101:169–178.

- Belin, É., Rousseau, D., Boureau, T., Caffier, V. (2013) Thermography versus chlorophyll fluorescence imaging for detection and quantification of apple scab. *Computers and Electronics in Agriculture*, 90:159–163.
- Blonquist Jr., Norman, J.M., Bugbee, B. (2009) Automated measurement of canopy stomatal conductance based on infrared temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149:1931–1945.
- Bolhàr-Nordenkampt, H.R., Long, S.P., Baker, N.R., Öquist G., Schreibers U., Lechner, E.G. (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology* 3: 497-514.
- Borem, A., Miranda, G.V. (2009) Melhoramento de plantas. 5 ed. Viçosa-MG, Ed. UFV.p. 181-188.
- Bron, I.U., Ribeiro, R.V., Azzolini, M., Jacomino, A.P., Machado, E.C. (2004) Chlorophyll fluorescence as a tool to evaluate the ripening of “Golden”papaya fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 33:163-173.
- Brugnoli E, Farquhar GD. Photosynthetic fractionation of carbon isotopes. In: Leegood R.C., Sharkey T.C., von Caemmerer S, editors. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000. pp. 399–434.
- Brugnoli, E., Farquhar, G.D. (2000). Photosynthetic fractionation of carbon isotopes. In: Leegood, R. C., Sharkey, T.D., von Caemmerer, S. (eds.) *Advances in photosynthesis: physiology and metabolism*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 399–434.
- Buisson, D. e Lee, D.W. (1993) The developmental responses of papaya leaves to simulated canopy shade. *American Journal of Botany*, 80(8):947-952.

- Campostrini, E. (1997). *Comportamento de quatro genótipos de mamoeiro (Carica papaya L.) sob restrição mecânica ao crescimento radicular*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 166 p.
- Campostrini, E., Glenn, D.M. (2007) Ecophysiology of papaya: a review. *Braz. J. Plant Physiol.* 19(4):413-424.
- Campostrini, E., Pommer, C.V., Yamanishi, O.K. (2010) Environmental factors causing physiological disorders in papaya plants. *Acta Hort.* 851:453-458.
- Cansino, L.A., Zunzunegui, M., Barradas, M.C.D., Esquivias, M.P. (2010) Physiological performance and xylem water isotopic composition underlie gender-specific responses in the dioecious shrub *Corema album*. *Physiologia Plantarum*, 140:32–45.
- Carr, M.K.V. (2013) The water relations and irrigation requirements of papaya (*Carica papaya* L.): a review. *Expl Agric.: Cambridge University Press*, 1 – 14.
- Carvalho, F.A, Renner, S.A. (2014) The phylogeny of the Caricaceae. In: Ming R, Moore PH (eds) Genetics and genomics of papaya. Springer Science+Business Media, New York. p. 81 – 88.
- Castro, F.A. (2005) *Relações do valor do medidor portátil de clorofila (SPAD-502) com o processo fotossintético e com o teor de nitrogênio orgânico em dois genótipos de Carica papaya L.* Tese (Mestrado em Produção Vegetal) – Campos – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense. 53p.
- Castro, F.A., Campostrini, E., Torres Netto, A., Viana, L. H. (2011) Relationship between photochemical efficiency (JIP-Test Parameters) and portable chlorophyll meter readings in papaya plants. *Braz. J. Plant Physiol.* 23(4):295-304.

- Chaerle, L., Hagenbeek, D., Bruyne, E.D., Valcke, R., Straeten, D.V. (2004) Thermal and chlorophyll-fluorescence imaging distinguish plant–pathogen interactions at an early stage. *Plant and Cell Physiology*, 45 887–896.
- Chaerle, L., Leinonen, I., Jones, H. G., Straeten, D.V.D. (2007) Monitoring and screening plant populations with combined thermal and chlorophyll fluorescence imaging. *Journal of Experimental Botany*, 58 (4):773–784.
- Chan, Y. K, (2009) Breeding Papaya (*Carica papaya* L.). *In: Breeding Plantation Tree Crops: Tropical Species*. Jain, S. M., Priyadarshan, P.M.. (Ed.) Springer Science, p. 121-159.
- Chaves, M.M. (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42(234):1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J., Pereira, J.S. (2003) Understanding plant responses to drought –from genes to the whole plant. *Functional plant Biology*, 30:239-264.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P., Osório, M.L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. (2002) How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth, Annals of botany*, 89:907-916.
- Chaves-Bedoya, G., Nuñez V. (2007) A SCAR marker for the sex types determination in Colombian genotypes of *Carica papaya*. *Euphytica*. 153:215–220.
- Chutteang, C., Yingjajaval S., Wasee, S. (2007) Leaf Photosynthetic Potential of Female and Hermaphrodite Papaya (*Carica papaya* cv. Khaeg Nuan). *Acta Hort.* 740:197-202.
- Cloern, J.E., Canuel, E.A., Harris, D. (2002) Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system. *Limnol Oceanogr.* 47:713–729.

- Condon, A.G., Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Farquhar, G.D. (2004) Breeding for high water-use efficiency. *J. Exp. Bot.* 55:2447–2460.
- Correia O., Diaz-Barradas M.C. (2000) Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L. *Plant Ecology*, 149:131-142.
- Costa, A. de F.S., Pacova, B.E.V. (2003) Caracterização de cultivares, estratégias e perspectivas do melhoramento genético do mamoeiro. *In: Martins, D.S., Costa, A. F. S. (eds.) A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção.* Vitória: Incaper, p. 59-102.
- Crane, J.H. (2005) *Papaya growing in the Florida Home Landscape.* University of Florida. IFAS Extension. 8p.
- Cruz, J.L., Coelho, E.F., Pelacani, C.R., Coelho Filho, M.A., Dias, A.T., Santos, M.T. dos. (2004) Crescimento e partição de matéria seca e de carbono no mamoeiro em resposta à nutrição nitrogenada. *Bragantia*, 63(3):351-361.
- Cruz, P.C. Sta., Mylalulex, A. Magnaye, A. Magdalita, P.M., Hautea, D.M., Hautea, R.A. (2009). Transpiration rate and stomatal parameters of transgenic papaya conferred with ringspot virus resistance. *Asia Life Sciences* 18(1):111–120.
- Damasceno Junior, P.C., Pereira, T.N.S., Pereira, M.G., Silva, F.F. da, Souza, M. de M., Nicoli, R.G. (2009) Preferential reproduction mode of hermaphrodite papaya plant (*Carica papaya* L, Caricaceae). *Rev. Bras. Frutic.* 31(1):182-189.
- Dantas, J.L.L., Castro Neto, M.T. (2000) Aspectos botânicos e fisiológicos. *In: Trindade, A.V. (Org.). Mamão, produção: aspectos técnicos.* Brasília: Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia. p.11-14.
- De Ronde J.A., Cress W.A., Krüger G.H.J., Strasser R.J., Van Staden J. (2004) Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an

Arabidopsis P5CR gene, during heat and drought stress. *J. Plant Physiol.* 161:1211–1224.

de Souza, C.R., Maroco, J.P., dos Santos, T.P., Rodrigues, M.L., Lopes, C.M., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (2005) Impact of deficit irrigation on water use efficiency and carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) of field-grown grapevines under Mediterranean climate. *Journal of Experimental Botany*, 56(418):2163-2172.

Deputy, J.C., Ming, R., Ma, H., Liu, Z. (2002) Molecular markers for sex determination in papaya (*Carica papaya* L.). *Theor Appl Genet.* 106:107-111.

Dudley, L.S., Galen, C. (2007) Stage-dependent patterns of drought tolerance and gas exchange vary between sexes in the alpine willow, *Salix glauca*. *Oecologia*, 153:1-9.

El-Sharkawy, M.A., Cock, M.J.H., Hernandez, A.D.P. (1985) Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynthesis Research*, 7:137-149.

El Moussaoui, A., Nijs, M., Paul, C., Wintjens, R., Vincentelli, J., Azarkan, M., Looze, Y. (2001) Revisiting the enzymes stored in the laticifers of *Carica papaya* in the context of their possible participation in the plant defense mechanism. *Cell Mol. Life Sci.* 58:556-570.

EMBRAPA, (2003) 500 perguntas e 500 respostas: mamão, 1 ed. 151p.

Evans, E.A. e Ballen, F.H. (2012) An Overview of Global Papaya Production, Trade, and Consumption. *Institute of Food and Agricultural Sciences*, University of Florida, Gainesville.

FAOSTAT. 2012 *Crop Production*. <http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#anco>

- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T. (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40:503-537.
- Ferraz, T.M., Campostrini, E., Torres Netto, A., Reis, F.O. and de Sousa, E.F. (2011) Whole-canopy photosynthesis and transpiration in field-grown papaya plants. *Acta Horticulturae*, 903:1169–1174.
- Force L, Critchley C, Van Rensen JJS (2003) New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants 1- The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test. *Photosynthesis Research* 78:17-33.
- Franks, P.J., Farquhar, G.D. (1999). A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating in C3 plants. *Plant Cell and Environment*, 22:1337-1349.
- Gaudillére, J.P., Van Leeuwen, C., Ollat, N. (2002). Carbon isotope composition of sugars in grapevines, an integrated indicator of vineyard water status. *Journal of Experimental Botany*, 53:757–763.
- Gehring, J. L. e Monson, R. K. (1994) Sexual differences in gas exchange and response to environmental stress in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 81(2):166-174.
- Ghashghaie, J., Duranceau, M., Badeck, F.W., Cornic, G., Adeline, M.T., Deleens, E. (2001). $\delta^{13}\text{C}$ of CO_2 respired in the dark in relation to $\delta^{13}\text{C}$ of leaf metabolites: comparison between *Nicotiana sylvestris* and *Helianthus annuus* under drought. *Plant, Cell and Environment*, 24:505–515.
- Grant, O.M., Davies, M.J., James, C.M., Johnson, A.W., Leinonen, I., Simpson, D. W. (2012) Thermal imaging and carbon isotope composition indicate variation amongst strawberry (*Fragaria x ananassa*) cultivars in stomatal conductance and water use Efficiency. *Environmental and Experimental Botany*, 76: 7– 15.

- Grant, O.M., Tronina, Ł., Jones, H.G., Chaves, M.M. (2007) Exploring thermal imaging variables for the detection of stress responses in grapevine under different irrigation regimes. *Journal of Experimental Botany*, 58(4) 815–825.
- Guilioni, L., Jones, H. G., Leinonen, I., Lhomme, J. P. (2008) On the relationships between stomatal resistance and leaf temperatures in thermography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148:1908–1912.
- Hall, D.O., Rao, K.K. (1980) *Fotossíntese*. São Paulo: EPU, 143p.
- He, W.M., Zhang, W.S., Dong, M. (2003) Gas exchange, leaf structure, and hydraulic features in relation to sex, shoot form, and leaf form in an evergreen shrub *Sabina vulgaris* in the semi-arid Mu Us Sandland in China. *Photosynthetica*, 41, (1):105-109.
- Hedges, J.I. Compositional indicators of organic acid sources and reactions in natural environments. In: *Organic Acids in Aquatic Ecosystems*. E. M. Perdue, E. T. Gjessing (Eds.). Dahlem Konferenzen, pp. 43-63, 1990.
- Hedhly, A., Hormaza, J. I., Herrero, M. (2008) Global warming and sexual plant reproduction. *Trends in Plant Science*. 14(1): 30-36.
- Hermans C., Smeyers M., Rodriguez R.M., Eyletters M., Strasser R., Dehaye J.P. (2003) Quality assessment of urban's trees: a comparative study of physiological characterisation, airborne imaging and on site fluorescence monitoring by the OJIP test. *J. Plant Physiol.* 160:81–90.
- Hetherington, A.M., Woodward, F.I. (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424(6951):901-908.
- Hofmeyr, J.D.J. (1938) Genetical studies of *Carica papaya* L. *S. Afr. Dept Agric. Sci. Bull.* 187:64.

- Hsu, T.H., Gwo, J.C., Lin, K.H. (2012) Rapid sex identification of papaya (*Carica papaya*) using multiplex loop-mediated isothermal amplification (mLAMP). *Planta*, 236(4):1239-1246.
- IBRAF (Brazilian Fruit Institute). 2012. *Brazilian Fruit In-formation for Consumers: Papaya*. http://www.brazilianfruit.org/ingles/information_for_Consumer/consumer_papaya.asp?produto=7.
- IBRAF, Instituto Brasileiro de Frutas: <http://www.ibraf.org.br>, em 21/07/2010.
- Jesus, S.V., Marengo R.J. (2008) O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. *Acta amazônica*, 38:815-818.
- Jiménez, V.M., Newcomer, E.M. e Gutiérrez-Soto, M.V. (2014) Biology of the Papaya Plant. In: R. Ming and P.H. Moore (eds.), *Genetics and Genomics of Papaya*, Plant Genetics 17 and Genomics: *Crops and Models*, 10:19-29.
- Jimenez-Bell, M.A., Ballester, C., Castel, J.R., Intrigliolo, D.S. (2011) Development and validation of an automatic thermal imaging process for assessing plant water status. *Agricultural Water Management*, 98:1497–1504.
- Jindal, K.K., Singh, R.N. (1976) Sex determination in vegetative seedlings of *Carica papaya* by phenolic tests. *Scientia Horticulturae*, 4: 33-39.
- Jones, H.G. (1999) Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance as a possible aid to irrigation scheduling.
- Jones, H.G. (2004) Application of thermal imaging and infrared sensing in plant physiology and ecophysiology. *Adv. Bot. Res.* 41:107-163.
- Jones, H.G., Stoll, M., Santos, T., Sousa, C. de M., Chaves, M., Grant, O.M. (2002) Use of infrared thermography for monitoring stomatal closure in the

- field: application to grapevine. *Journal of Experimental Botany*, 53(378):2249-2260.
- Jones, H.G. (1992) *Plant and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. 2 ed.: Cambridge University Press, 19-46.
- Juvany, M., Müller, M., Pintó-Marijuan, M., Munné-Bosch, S. (2014) Sex-related differences in lipid peroxidation and photoprotection in *Pistacia lentiscus*. *Journal of Experimental Botany*, 65(4): 1039-1049.
- Kalaji, H.M., Govindjeeb, Bosa, K., Kosćielniak, J., Zuk-Gołaszewska, K. (2011) Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*, 73:64–72.
- Kapotis G, Zervoudakis G, Salahas G. (2003) Comparison of chlorophyll meter readings with leaf chlorophyll concentration in *Amaranthus vlitus*: correlation with physiological processes. *Russian J. Plant Physiol.* 50:395-397.
- Khanizadeh, S. e DeEll, J.R. (2003) The potencial of chlorophyll fluorescence in fruit breeding. In: DeEll, J.R., Toivinen, P.M.A. Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology. Ed. By DeEll, J. R., Toivinen, P. M. A. p. 243-256.
- Konno, K., Hirayama, C., Nakamura, M., Tateishi, K., Tamura, Y., Hattori, M., Kohno, K. (2004) Papain protects papaya trees from herbivorous insects: role of cysteine proteases in látex. *The Plant Journal*, 37:370-378.
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G. (1991) *The physiological ecology of woody plants*. London: Academic Press, 465p.
- Krause, G.H., Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annual Review Plant Physiology. *Plant Molecular Biology*, 42:313-349.

- Kumagai, E., Araki, T., Kubota, F. (2009) Correlation of chlorophyll meter readings with gas exchange and chlorophyll fluorescence in flag leaves of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Plant Production Science*, 12: 50-53.
- Landsberg, J.J. (1986) *Physiological ecology of forest production*. London: Academic Press 198p.
- Larcher, W. (2006) *Ecofisiologia vegetal*. 3 ed. São Carlos: Rima, 550p.
- Le Roux, D., Stock, W.D., Bond, W.J., Maphanga, D. (1996). Dry mass allocation, water use efficiency and $\delta^{13}C$ in clones of *Eucalyptus grandis*, *E. grandis camaldulensis* and *E. grandis nitens* grown under two irrigation regimes. *Tree Physiology*, 16:497–502.
- Leinonen, I., Jones, H.G. (2004) Combining thermal and visible imagery for estimating canopy temperature and identifying plant stress. *Journal of Experimental Botany*, 55(401):1423-1431.
- Lemos, E.G.M., Silva, C.L.S.P., Zaidan, H.A. (2002) Identification of sex in *Carica papaya* L. using RAPD markers. *Euphytica*, 127:179-184.
- Liberato, M.A.R., Gonçalves J.F. de C., Chevreuil L.R., Nina Junior, A. da R., Fernandes, A.V., Santos Junior, U.M. (2006) Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. *Braz. J. Plant Physiol.* 18(2):315-323.
- Lima, J.F. de, Peixoto, C.P., Ledo, C.A. da S. (2007) Índices fisiológicos e crescimento inicial de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em casa de vegetação. *Ciênc. Agrotec.* 31(5):1358-1363.
- Lin, Z.H., Chen, L.S., Chen, R.B., Zhang, F.Z., Jiang, H.X., Tang, N. (2009) CO₂ assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate arboxylase/oxygenase, carbohydrates

and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply. *BMC Plant Biol.* 9(43):1-12.

Liu, Z., Moore, P.H., Ma, H., Ackerman, C.M., Ragiba, M., Yu, Q., Pearl, H.M., Kim, M.S., Charlton, J.W., Stiles, J.I., Zee, F.T., Paterson, A.H., Ming, R. (2004) A primitive Y chromosome in papaya marks incipient sex chromosome evolution. *Nature*, 427(22):348-352.

Lopes, M.S., Reynolds, M.P. (2010) Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology*, 37:147-156.

Machado Filho, J.A., Campostrini, E., Yamanishi, O.K., Fagundes, G.R. (2006) Efeito da umidade do ar nas trocas gasosas em folhas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) cultivado em condições de campo. *Bragantia*, 65:185-196.

Magdalita, P.M., Mercado, C.P. (2003) *Determining the sex of papaya for improved production*. Disponível em <<http://www.agnet.org/library/eb/534/>>.

Manica, I. (1982) *Fruticultura tropical: 3. Mamão*. São Paulo: Agronômica Ceres, 276p.

Marenco, R.A., Lopes, N.F. (2007) *Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. Viçosa: UFV, 247p.

Marin, S.L.D., Gomes, J.A., Salgado, J.S., Martins, D.S., Fullin, E.A. Recomendações para a cultura do mamoeiro dos grupos 'Solo' e "Formosa" no Estado do Espírito Santo. 4.ed. Vitória: EMCAPA, 1995. 57p. (Circular Técnica, 3).

Marler, T.E., Discekici, H.M. (1997) Root development of 'Red Lady' papaya plants grown on a hillside. *Plant Soil*, 195 (1):37-42.

- Marler, T.E., Mickelbart, M.V. (1998) Drought, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of field grown papaya. *Journal of the American Society of the Horticultural Science*, 123(4):714-718.
- Maroco, J.P., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1997) Stomatal responses to leaf-to-air vapour pressure deficit in sahelian species. *Aust. J of Plant Physiol.* 24: 381-387.
- Maxwell, K., Johson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345): 659-668.
- Mendonça, L.V. (2005) Termografia por Infravermelhos Inspeção de Betão. *Revista Engenharia & Vida*, 16:53-57
- Meyers, P.A. (1994) Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chem. Geol.* 144:289–302.
- Miguel, M. de., Sánchez-Gómez, D., Cervera, M. T., Aranda, I. Functional and genetic characterization of gas exchange and intrinsic water use efficiency in a full-sib family of *Pinus pinaster* Ait. In response to drought. *Tree Physiol.* 32(1):94-103, 2012.
- Ming, R., Hou, S., Feng, Y., Yu, Q., Dionne-Laporte, A., Saw, J.H., et al. (2008) The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*, 452:991-997.
- Ming, R., Yu, Q., Moore, P.H. Sex determination in papaya. (2007) *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 18:401-408.
- Minolta Camera Co., Ltda. Manual for chlorophyll meter SPAD 502. Osaka, Minolta, Radiometric Instruments divisions. 1989. 22p.
- Mohammed, G.H., Tejada, P.Z., Miller, J.R. (2003) Applications of chlorophyll fluorescence in forestry and ecophysiology. In: DeEll, J. R., Toivinen, P. M.

A. ractical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology. Ed. By DeEll, J. R., Toivinen, P. M. A. p. 31-78.

Mohr, H., Schopfer, P. (1994) *Plant physiology*. Berlin: Springer, 296p.

Montesinos, D., Villar-Salvador, P., García-Fayos, P., Verdú, M. (2012) Genders in *Juniperus thurifera* have different functional responses to variations in nutrient availability. *New Phytologist*, 193:705–712.

Morison, J.I.L., Baker, N.R., Mullineaux, P.M., Davies, W.J. (2008) Improving water use in crop production. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 363:639–658.

Morshidi, M. (1998) Genetic control of isozymes in *Carica papaya* L. *Theor Appl Aenet*. 103:89-94.

Nanda, R.M., Biswal, B. (2008) Biotic stress induced demolition of thylakoid structure and loss in photoelectron transport of chloroplasts in papaya leaves *Plant Physiology and Biochemistry*, 46:461- 468.

Nauš, J., Prokopová, J., Řebíček, J., Špundová, N. (2010) SPAD chlorophyll meter reading can be pronouncedly affected by chloroplast movement. *Photosynth. Res.* 105: p. 265-271.

Nelson, C.J. (1988) Genetic associations between photosynthetic characteristics, yield: Review of the evidence. *Plant Physiology and Biochemistry*, 26(4):543-554.

Nicotra, A.B., Chazdon, R.L., Montgomery, R.A. (2003) Sexes show contrasting patterns of leaf and crown carbon gain in a dioecious rainforest shrub. *American Journal of Botany*, 90(3):347–355.

Niklas, K.J. e Marler, T.E. (2007) *Carica papaya* (Caricaceae): A case study into the effects of domestication on plant vegetative growth and reproduction. *American Journal of Botany*, 94(6):999–1002.

- Nilsson, H.E. (1995) Remote sensing and image analysis in plant pathology. *Canadian Journal of Plant Pathology* 17:154-166.
- Nobel, P.S. (2009) *Physicochemical and environmental plant physiology*. San Diego: Academic Press, 4 ed., 232 p.
- Nobel, P.S. (1991). *Physicochemical and environmental plant physiology*. San Diego: Academic Press, 635 p.
- O'Shaughnessy, S.A., Evett, S.R., Colaizzi, P.D., Howell, T.A. (2011) Using radiation thermography and thermometry to evaluate crop water stress in soybean and cotton. *Agricultural Water Management*, 98:1523– 1535.
- Obeso, J.R., Retuerto, R. (2002) Dimorfismo sexual en el acebo, *Ilex aquifolium*: ¿coste de La reproducción, selección sexual o diferenciación fisiológica? *Revista Chilena de Historia Natural*, 75:67-77.
- Oerke, E.C., Fröhling, P., Steiner, U., 2011. Thermographic assessment of scab disease on apple leaves. *Precision Agriculture*, 12:699–715.
- Ögren, E.; Oquist, G. Effects of drought on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition susceptibility in intact willow leaves. *Planta* 166(3):380-388, 1985.
- Oliveira, A.M.G., Farias, A.R.N., Santos Filho, H.P., Oliveira, J.R.P., Dantas, J.L. L., Santos, L.B., Oliveira, M.A., Souza Júnior, M.T., Silva, M.J., Almeida, O.A., Nickell, O., Medina, V.M., Cordeiro, Z.J.M. (1994) *Mamão para exportação: aspectos técnicos da produção*. Brasília, DF: EMBRAPASPI, 52 p.
- Oliveira, E.J., Dantas, J.L.L., Castellen, M. da S., Lima, D.S., Barbosa, H. de S., Motta, T.B.N. (2007) Marcadores moleculares na predição do sexo em plantas de mamoeiro. *Pesq. Agropec. Bras.* 42(12):1747-1754.

- Oliveira, E.J., Silva, A.S., Carvalho, A.M., Santos, L.F., Costa, J.L., Amorim, V.B.O., Dantas, J.L.L. (2010) Polymorphic microsatellite marker set for *Carica papaya* L. and its use in molecular-assisted selection. *Euphytica*, 173:279-287.
- Osório, J., Osório, M.L., Chaves, M.M., Pereira, J.S. (1998). Effects of water deficits on ^{13}C discrimination and transpiration efficiency of *Eucalyptus globulus* clones. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25: 645–653.
- Paller, E. (1988) *Difference in phenol content of the male, female and hermaphrodite trees of rambutan (Nephelium lappaceum L.), pili (Canarium ovatum Engl.) and papaya (Carica papaya L.) through paper chromatographic analysis*. University of the Philippines at Los Banos, Philippines. Unpublished B. Sc. Thesis.
- Peçanha, A.L., (2010) *Metabolismo fotossintético, crescimento e estado nutricional do mamoeiro (Carica papaya L.) em resposta à condutividade elétrica da solução de cultivo*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, 131p.
- Pecanha, A.L., Campostrini, E., Torres Netto, A., Yamanishi, O.K., Lima, L.A. de, Naves, R.V. (2010) Gas-Exchange and Photochemical Efficiency in Seedling and Grafted Papaya Tree Grown under Field Condition. *Acta Hort.* 851:271-278.
- Pereira, A.R., Angelocci, L.R., Sentelhas, P.C. (2002) *Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas*. Guaíba: Agropecuária, 367p.
- Pereira, A.R., Villa, N.A., Sedyama, G.C. (1997) *Evapo(transpi)ração*. Piracicaba: FEALQ, 272p.

- Pereira, W.E., Siqueira, D.L. de, Martinez, C.A., Puiatti, M. (2000) Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress. *J. Plant Physiol.* 157: 513-520.
- Posse, R.P., de Sousa, E.F., Bernardo, S, Pereira, M.G., Gottardo, R.D. (2009). Total Leaf Area of Apaya Trees Estimated by a Nondestructive Method. *Sci.Agric.* 66(4):462-466.
- Powles, J.E., Buckley, T.N., Nicotra, A.B., Farquhar, G.D. (2006) Dynamics of stomatal water relations following leaf excision. *Plant, Cell and Environment*, 29 (5):981-992.
- Raghavan, V. (2000) Imaging techniques and the early detection of plant stress. *Trends in plant science* - Springer-Verlag New York, 5(11):495-501.
- Rakocevic, M., Medrado, M.J.S., Martim, S.F., Assad, E.D. (2009) Sexual dimorphism and seasonal changes of leaf gas exchange in the dioecious tree *Ilex paraguariensis* grown in two contrasted cultivation types. *Ann Appl Biol*, 154:291–301
- Ramos, H.C.C., Pereira, M.G., Silva, F.F. da, Viana, A.P., Ferregueti, G.A. (2011) Seasonal and genetic influences on sex expression in a backcrossed segregating papaya population. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 11:97-105.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. (2001) *Biologia vegetal*. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 832p.
- Reinert, S., Bögelein, R., e Thomas. F.M. (2012) Use of thermal imaging to determine leaf conductance along a canopy gradient in European beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology*, 32:294–302.
- Reis, F.O., Campostrini, E., Chiquieri, T.B., Castro, F.A., Torres Neto, A., Santos, A.M., Azevedo, L.C., Gomes, M.M.A., Souza, M.A. (2004) Estresse hídrico

em plantas de mamoeiro Golden: efeitos estomáticos e não-estomáticos. Anais do XXI Congresso Brasileiro de Fruticultura – Florianópolis / SC.

Reis, F.O. (2007). *Microaspersão sobrecopa em mamoeiro 'Golden': um estudo relacionado às trocas gasosas, à eficiência fotoquímica e ao fluxo de seiva xilemática*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal). Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes, RJ, 93p.

Reis, F.O., Campostrini, E. (2008) Trocas gasosas e eficiência fotoquímica potencial em mamoeiro do grupo 'formosa' cultivado em condição de campo. *Bragantia*, 67(4):815-822.

Reis, F.O., Campostrini, E., Sousa, E.F., Silva, M.G. (2006) Sap flow in papaya plants: Laboratory calibrations and relationships with gas exchanges under field conditions. *Scientia Horticulturae*, 110: 254-259.

Reis, F.O. (2003) *Trocas gasosas, eficiência fotoquímica e fluxo de seiva xilemática em mamoeiro do grupo 'Formosa' cultivado em condição de campo na região norte fluminense*. Tese (Mestrado em Produção Vegetal). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Campos dos Goytacazes, 59p.

Retuerto, R., Fernandez-Lema, B., Rodriguez-Roiloa, S., Obeso, J.R. (2000) Gender, light and water effects in carbon isotope discrimination, and growth rates in the dioecious tree *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology*, 14: 529–537.

Ribeiro, JR., J.I. Análises estatísticas no SAEG (Sistema para análises estatísticas). Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2007. 301p.

Ripley, B.S., Redfern, S.P., Dames, J. (2004) Quantification of the photosynthetic performance of phosphorus-deficient *Sorghum* by means of chlorophyll-a fluorescence kinetics. *South African Journal of Science*, 100: 615-618.

- Robinson, D., Handley, L.L., Scrimgeour, C.M., Gordon, D.C., Forster, B.P., Ellis, R.P. (2000) Using stable isotope natural abundances (d15N and d13C) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch.) genotypes. *Journal of Experimental Botany*, 51:41–50.
- Ruggiero, C., Gottardi, M.V.C., Santos, S.C., Meneguci, R.F.S. (2003) Situação da cultura do mamoeiro no Brasil. *In: Martins, D.S., Costa, A. F. S. (eds.) A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção*. Vitória: Incaper, p. 37-57.
- Samson, J. A. (2003), *Tropical Fruits*, 2nd edn. Oxford, UK: Blackwell Science.
- Santos, C.M., Verissimo, V., Wanderley Filho, H.C., Ferreira, V.M., Cavalcante, P.G., Rolim, E.V., Endres, L. (2013) Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Industrial Crops and Products*, 41:203–213.
- Schaffer, B., Andersen, P.C. (1994) Handbook of environmental physiology of fruit crops - Sub-tropical and tropical crops. 2v.
- Schulzz, S.T. (2009) Leaf gas exchange, water status, apatial dispersion, and gender in gynodioecious *Bidens sandvicensis* (Asteraceae). *Int. J. Plant Sci.* 170(2):200-209.
- Silva, D.M., Santos, K.T. Dos, DUARTE, M.M. (2011) Eficiência fotoquímica em folhas do mamoeiro (*Carica papaya* L.) cv. Golden durante o estágio reprodutivo e caracterização da ontogenia dos frutos. *Rev. Bras. Frutic.* 33(4):1066-1073.
- Silva, F.F., Pereira M.G., Ramos, H.C.C., Dasmaceno Junior, P.C., Pereira, N.S., Viana A.P., Daher, R.F., Ferrequetti, G.A. (2008) Estimation of genetic parameters related to morphoagronomic and fruit quality traits of papaya. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 8:65-73.

- Sippel, A.D., Claassens, N.J.F., Holtzhausen, L.C. (1989) Floral differentiation and development in *Carica papaya* cultivar 'Sunrise Solo'. *Scientia Horticulturae*, 40:23-33.
- Smit, M.F., Van Heerden, P.D.R., Pienaar, J.J., Weissflog, L., Strasser, R.J., Krüger, G.H.J. (2009) Effect of trifluoroacetate, a persistent degradation product of fluorinated hydrocarbons, on *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47:623-634.
- Sondur, S.N., Manshardt, R.M., Stiles, J.I. (1996) A genetic linkage map of papaya based on randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theor. Appl. Genet.* 93:547-553.
- Soratto, R.P., Carvalho, M.A.C., Arf, O. (2004) Teor de clorofila e produtividade do feijoeiro em razão da adubação nitrogenada. *Pesq. Agropec. Bras.* 39(9):895-901.
- Sriprasertsak, P., Burikam, S, Attathom, S, Piriyaawong, S. (1988) Determination of cultivar and sex of papaya tissues derived from tissue culture. *Kasetsart Journal, Natural Science Supplement*, 22:24-29.
- Stirbet A., Govindjee (2011) On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104:236–257.
- Storey, W.B. (1938) Segregation of sex types in Solo papaya and their application to the selection of seed. *Am. Soc. Horticult. Sci. Proc.* 35:83-85.
- Storey, W.B. (1941) The botany and sex relations of the papaya. *Hawaii Agricultural Experimental Station Bulletin*, 87:5-22.
- Storey, W.B. (1958). Modification of sex expression in papaya. *Hort. Adv.* 2:49-60.

- Strasser B.J., Strasser, R.J. (1995) Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP- Test. In: Mathis P (ed.), *Photosynthesis: from light to biosphere*, p.977 – 980. The Netherlands: Kluwer academic publishers.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M. (1999) Screening the vitality and photosynthetic activity of plants by fluorescence transient. In: Behl RK, Punia MS, Lather BPS (eds), *Crop improvement for food security*, pp. 79-126. SSARM, Hisar.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli- Michael, M. (2000). The fluorescence transient as a tool to characterise and screen Photosynthetic Samples. *In: Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*. Yunus, M., Pathre, U. Mohanty, P. Eds. Taylor & Francis, London, Chapter. 25:445-483.
- Strauss, A.J., Krüger, G.H.J., Strasser, R.J., Van Heerden, P.D.R. (2006) Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. *Environmental and Experimental Botany*, 56:147–157.
- Streck, N.A. (2003) Stomatal response to water vapor pressure deficit: an unsolved issue - a review. *Revista Brasileira de Agrociência*, 9(4):317-322.
- Taiz, L., Zeiger, E. *Fisiologia vegetal*. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 819p
- Thach, L.B., Shapcott, A., Schmidt, S., Critchley, C. (2007) The OJIP fast fluorescence rise characterizes *Graptophyllum* species and their stress responses. *Photosynth Res*. 94:423–436.
- Thomas, H., Howarth, C.J. (2000) Five ways to stay green. *Journal of Experimental Botany*, 51:329-337.

- Thoren, D., Thoren, P., Schmidhalter, U. (2010) Influence of ambient light and temperature on laser-induced chlorophyll fluorescence measurements. *European Journal of Agronomy*, 32:169–176.
- Torres Netto, A., Campostrini, E., Oliveira, J.G. de, Yamanishi, O. K. (2002). Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and the possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya*. *Braz. J. Plant Physiol.* 14(3): 203 -210.
- Torres Netto, A. (2005). Atributos fisiológicos e relações hídricas em genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) na fase juvenil. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense UENF, 116p.
- Torres Netto, A., Campostrini, E., Azevedo, L.C., Souza, M.A., Ramalho, J.C., Chaves, M.M. (2009) Morphological analysis and photosynthetic performance of improved papaya genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.* 21(3):209-222.
- Urasaki, N., Tokumoto, M., Tarora, K., Ban, Y., Kayano, T., Tanaka, H., Oku, H., Chinen, I., Terauchi, R. (2002) A male abd hermaphrodite specific RAPD marker for papaya (*Carica papaya* L.). *Theor. Appl. Genet.* 104:281-285.
- Valancogne, C., Dayau, S, Pieri, P., Ferreira, M.I., Silvestre, J., Angelocci, L.R. (2000) Influence of orchard and vineyard characteristics on maximal plant transpiration. *Acta Horticultural*, 537:61-68.
- Van Droogenbroeck, B., Breyne, P., Goetghebeur, P., Romeijn-Peetrs, E., Kyndt, T., Gheysen, G. (2002) AFLP analysis of genetic relationships among papaya and its wild relatives (Caricaceae) from Ecuador. *Theor. Appl. Genet.* 105:289-297.

- Van Heerden, P.D.R., Swanepoel, J.W., Krüger, G.H.J. (2007) Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C3- mode CO₂ assimilation. *Environmental and Experimental Botany*, 61:124–136.
- Vega-Frutos, R.; Guevara, R. (2009) Different arbuscular mycorrhizal interactions in male and female plants of wild *Carica papaya* L. *Plant Soil*. 322:165–176.
- Villegas, V.N. (1997) *Carica papaya* L. In Verheij, E.W.M, CORONEL, R.E. (eds.). *Edible fruits and nuts*. Vol. 2, Wageningen University, The Netherlands.
- Vyskot, B., Hobza, R. (2004) Gender in plants: sex chromosomes are emerging from the fog. *Trends in Genetics*, 20(9):432-438.
- Wang, R.H., Chang, J.C., Li, K.T., Lin, T.S., Chang, L.S. (2014) Leaf age and light intensity affect gas exchange parameters and photosynthesis within the developing canopy of field net-house-grown papaya trees. *Scientia Horticulturae*, 165:365–373.
- Wilkinson, S. (2004) Water use efficiency and Chemical signaling. In: Bacon, M.A. (Ed) *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell Publishing, p.75-112.
- Yu, Q., Hou, S., Feltus, F.A., Jones, M.R., Murray, J.E., Veatch, O., Lemke, C., Saw, J.H., Moore, R.C., Thimmapuram, J., Liu, L., Moore, P.H., Alam, M., Jiang, J, Paterson, A.H., Ming, R. (2008) Low X/Y divergence in four pairs of papaya sex-linked genes. *The Plant Journal* 53:124-132.
- Zhao, H., Li, Y., Zhang, X., Korpelainen, H., Li, C. (2012) Sex-related and stage-dependent source-to-sink transition in *Populus cathayana* grown at elevated CO₂ and elevated temperature. *Tree Physiology*, 32:1325–1338.
- Živčák, M., Brestič, M., Olšovská, K., Slamka P. (2008) Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* L. *Plant Soil Environ*. 54(4):133–139.

Zunzunegui, M., Barradas, M.C.D., Clavijo, A., Cansino, L.A., Lhout, F.A., Novo, F.G. (2006) Ecophysiology, growth timing and reproductive effort of three sexual forms of *Corema album* (Empetraceae). *Plant Ecology*, 183:35-46.