

ATRIBUTOS FISIOLÓGICOS E RELAÇÕES HÍDRICAS EM  
GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.) NA FASE JUVENIL

**ALENA TORRES NETTO**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE

DARCY RIBEIRO - UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

DEZEMBRO DE 2005



ATRIBUTOS FISIOLÓGICOS E RELAÇÕES HÍDRICAS EM  
GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.) NA FASE JUVENIL

**ALENA TORRES NETTO**

“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 Produção Vegetal”

Orientador: Prof. Eliemar Campostrini

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

DEZEMBRO DE 2005

ATRIBUTOS FISIOLÓGICOS E RELAÇÕES HÍDRICAS EM  
GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.) NA FASE JUVENIL

ALENA TORRES NETTO

“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 Produção Vegetal”

Aprovada em de Dezembro de 2005

Comissão Examinadora:

---

Prof. Ricardo Enrique Bressan-Smith (D.S. – Produção Vegetal) – UENF

---

Pesquisadora Dra Mara Menezes de Assis Gomes (D.S.) – FAETEC

---

Pesquisador Dr Frederico Ozanan Machado Durães (D.S) - EMBRAPA

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

A Deus  
A meus Pais Carlos Heleno e Hildete  
Ao meu irmão Igor  
A minha filha Lídia Christ  
Pela compreensão, pelo incentivo

Dedico e ofereço

## AGRADECIMENTOS

A DEUS.

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

À FAPERJ pela concessão da bolsa.

À CAPES pela Bolsa de doutorado sanduíche, possibilitando a oportunidade de através da minha estadia em Portugal, conviver com pessoas de diferentes lugares do mundo, trocando experiências. Além de claro conhecer um lindo lugar como é Portugal.

À FINEP e a Caliman-Agrícola, pelo apoio financeiro ao projeto.

Ao ITQB que me recebeu de braços abertos me permitindo usufruir da infraestrutura para realização do experimento em Portugal.

Aos muitos amigos deixados em Portugal que seguraram a minha barra tanto no laboratório como fora dele.

Aos Professores Maria Manuela Chaves e José Cochicho Ramalho pela grande força durante a minha estadia em Portugal e pelas valiosas correções na tese.

Aos professores Ricardo Bressan-Smith e Frederico Durães pelas sugestões de correção da Tese que foram essenciais para a qualidade do trabalho final.

À Prof. Mara Menezes de Assis Gomes, que desde que nos conhecemos me deu muito incentivo, confiança e orientação não só profissionalmente, mas também pessoalmente.

Ao Professor Eliemar Campostrini (Mazinho) pela confiança, apoio, oportunidade, orientação e, principalmente, pela amizade.

Aos amigos do laboratório que sempre aqüentaram meus altos e baixos durante esses 4 anos de doutorado (alguns mais de 4 anos).

A amiga Tatiana sempre presente nesses 4 anos, principalmente no último ano, onde me deu força pra chegar até o término dessa tese.

A Giulinha que como minha filha emprestada me deu muito carinho e cuidados, dando um conforto todo especial.

Aos amigos Xaxá, Zinha, Tatiana Felice, Natália, Fernanda, Sabrina e Raul pela amizade dedicada.

E a todos que não foram mencionados aqui, mas que ajudaram, de alguma forma, a fazer esse período corrido e atribulado mais agradável.

Aos meus pais, irmão, tios e primos por entenderem a minha ausência constante e principalmente pelo incentivo.

À minha filha Lídia Christ que é o meu incentivo maior.

## SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xiv
RESUMO.....	xx
ABSTRACT.....	xxiii
1. CAPÍTULOS.....	01
1.1. VARIAÇÕES FOTOSSINTÉTICAS ENTRE GENÓTIPOS ELITE DE MAMOEIRO ( <i>Carica papaya</i> L.): UM ESTUDO AVANÇADO E RELACIONADO ÀS TROCAS GASOSAS E À ESTRUTURA E FUNÇÃO DO PSII.....	01
1.1.1. INTRODUÇÃO .....	01
1.1.2. REVISÃO DE LITERATURA.....	04
1.1.3. MATERIAL E MÉTODOS .....	08
Material vegetal .....	08



Caracterização dos genótipos.....	08
Condições de cultivo .....	10
Análises biométricas .....	12
Análises Fisiológicas.....	13
Delineamento experimental e Análise Estatística .....	14
1.1.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	16
1.1.6. RESUMO E CONCLUSÕES.....	34
1.1.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	37
1.2. RESPOSTA DO METABOLISMO FOTOSSINTÉTICO AO ESTRESSE HÍDRICO EM DOIS GENÓTIPOS DE MAMOEIRO ( <i>Carica papaya</i> L.).....	42
1.2.1. INTRODUÇÃO.....	42
1.2.2. REVISÃO DE LITERATURA.....	45
1.2.2.1. Efeitos estomáticos.....	47
1.2.2.1. Efeitos não- estomáticos.....	49
1.2.3. MATERIAL E MÉTODOS.....	62
Material vegetal e Condições de Cultivo .....	62
Análises realizadas .....	63
Delineamento experimental.. .....	67
1.2.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	68
1.2.5. RESUMO E CONCLUSÕES.....	93
1.2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	96
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	105

## LISTA DE SÍMBOLOS

$\approx$ : Aproximadamente

$\delta^{13}\text{C}$ : Composição isotópica do carbono

$\Psi_s$ : Potencial Osmótico Foliar

$\Psi_w$ : Potencial Hídrico Foliar

$^1\text{chl}^*$ : Molécula de Clorofila Excitada

$^1\text{O}_2^*$ :  $\text{O}_2$  singlet

$^3\text{Chl}^*$ : Clorofila triplet.

3-PGA: 3-Fosfoglicerato

A: Taxa Fotossintética Líquida Instantânea

ABA: Ácido Abscísico

ABS/CS<sub>0</sub>: Número total de fótons absorvidos pelo sistema antena por seção transversal da amostra

$A_{\text{diária}}$ : Ganho Diário de Carbono

ADP: Adenosina difosfato

AF: Área foliar  
A<sub>pot</sub>: Taxa Fotossintética máxima  
ATP: Adenosina trifosfato  
ATPase: Adenosina trifosfatase  
C: Carbono  
CF: Fator de acoplamento  
CNC: Comprimento da nervura central  
CNPMF: Centro Nacional de Pesquisa da Mandioca e Fruticultura  
CO<sub>2</sub>: dióxido de carbono  
D: Diâmetro do caule  
DAS: Dias Após a Semeadura  
DASI: Dias Após Suspensão da Irrigação  
DEPS: Estado de de-epoxidação  
DI<sub>0</sub>/RC: Dissipação efetiva dos centros de reação ativos  
DPV<sub>folha-ar</sub>: Déficit de Pressão de Vapor entre a folha e o ar  
E: Transpiração  
EBDA: Empresa Baiana de Desenvolvimento Agrícola  
EIUA: Eficiência Intrínseca no Uso da Água  
Embrapa: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
EMCAPA: Empresa Capixaba de Pesquisa Agropecuária  
ET<sub>0</sub>/CS<sub>0</sub>: Descreve o máximo transporte de elétrons por seção transversal da amostra  
FFF: Fluxo de fótons fotossintéticos  
F<sub>m</sub>: Fluorescência máxima  
F<sub>0</sub>: Fluorescência inicial  
F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>: Rendimento quântico máximo do fotossistema II  
g<sub>s</sub>: Condutância estomática  
GS-GOGAT: Glutamina sintetase: Glutamina 2-oxoglutarato aminotransferase  
H: Altura  
HSP: Proteínas do Choque Térmico (do inglês, "heat shock proteins")  
ITQB: Instituto de Tecnologia Química e Biológica

LEA: proteínas abundantes da embriogênese tardia (do inglês, "late embryogenesis abundant proteins")

LHCII: Sistema Coletor de Luz do fotossistema II (do inglês, "light ")

MFE: Massa Foliar Específica

MPC: Medidor Portátil de Clorofila

MSPA: Massa seca da parte aérea

MSR: Massa seca de raízes

N: Nitrogênio

NADP<sup>+</sup>: Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato

NADPH: Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato desidrogenase

NF: Número de Folhas

NPQ: quenching não-fotoquímico (do inglês, "non-photochemical quenching")

NR: Nitrato Redutase

O<sub>2</sub>: Oxigênio

OFC: Oxigenação Fotorrespiratória do Carbono

pa: Concentração de CO<sub>2</sub> do ar

pC<sub>i</sub>: Pressão Parcial de CO<sub>2</sub> no mesófilo foliar

PEA: Plant Efficiency Analyser

Pi: Fosfato Inorgânico

pi: Taxa de CO<sub>2</sub> Intercelular

PRK: Fosforibulocinase

PSI: Fotossistema I

PSII: Fotossistema II

Q<sub>a</sub>: Quinona A

qE: quenching não-fotoquímico associado à formação do gradiente transtilacoidal

qN: quenching não-fotoquímico (do inglês, "non-photochemical quenching")

qP: quenching fotoquímico (do inglês, "photochemical quenching")

RAF: Razão de Área Foliar

RC/CS<sub>0</sub>: Concentração de centros de reação ativos

RMC: Razão de Massa do Caule

RMF: Razão de Massa Foliar

Rubisco: Ribulose-1,5-Bisfosfato Carboxilase-Oxigenase

RuBP: Ribulose 1,5 Bisfosfato

SPS: Sacarose Fosfato Sintase

TCA: Ciclo do Ácido Cítrico

TR/ABS: Eficiência fotoquímica máxima do PSII (sinônimo da relação  $F_v/F_m$ )

$TR_0/CS_0$ : Descreve a máxima taxa de captura de fótons por seção transversal da amostra

TRA: Teor Relativo de água

UR: Umidade Relativa

VDE: Violaxantina desepoxidase

$\psi_{solo}$ : Potencial Hídrico do Solo

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

Figura 1 – Fluxo de Fótons Fotossintéticos, Umidade relativa, Temperatura e DPV do ambiente aonde as plantas foram cultivadas.

Figura 2 – Comprimento da nervura central de folhas (CNC) de plantas de *Carica papaya* L. ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%). As setas indicam o período em que foram feitas as análises de trocas gasosas e da fluorescência.

Figura 3 - Altura (H) e Diâmetro (D) de plantas de *Carica papaya* L. ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%). As setas indicam o período em que foram feitas as análises de trocas gasosas e da fluorescência.

Figura 4 – Número de folhas (NF) de plantas de *Carica papaya* L. ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%). As setas indicam o período em que foram feitas as análises de trocas gasosas e da fluorescência.

Figura 5 – Valores da leitura do MPC de plantas de *Carica papaya* L. ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%). As setas indicam o período em que foram feitas as análises de trocas gasosas e da fluorescência.

Figura 6 – Massa foliar específica (MFE) de plantas de *Carica papaya* L.. Cada símbolo representa a média de 8 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 7 – Área foliar (AF) de plantas de *Carica papaya* L.. Cada símbolo representa a média de 8 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 8 – Massa seca da parte aérea (MSPA), Massa seca de raízes (MSR), Razão de área foliar (RAF), Razão de massa foliar (RMF), Razão de massa de caule (RMC) e Relação Massa seca da parte aérea / raízes (MSPA / MSR) em plantas de *Carica papaya* L. com 92 DAS. Cada símbolo representa a média de 8 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 9 – Taxa fotossintética (A) e Condutância estomática ( $g_s$ ) de plantas de *Carica papaya* L.. Cada coluna representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 10 - DPV e FFF de plantas de *Carica papaya* L.. Cada coluna representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 11 - Transpiração (E) em plantas de plantas de *Carica papaya* L.. Cada coluna representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 12 – Eficiência no uso da água (EUA) de plantas de *Carica papaya* L.. Cada coluna representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 13 – Ganho diário de C em plantas de plantas de *Carica papaya* L.. Cada símbolo representa a média de 8 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Figura 14 – ABS/CS<sub>0</sub>, DI/RC, ET/CS<sub>0</sub>, RC/CS<sub>0</sub>, TR/ABS e TR/CS<sub>0</sub> em plantas de plantas de *Carica papaya* L.. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%), em cada horário.

## **CAPITULO 2**

Figura 1 – Potencial hídrico foliar às 6:00 h e 14:00 h em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 2 – Teor relativo de água (TRA) às 6:00 h e 14:00 h em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.



Figura 3 – Umidade do solo em vasos com plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 4 – Relação entre o teor relativo de água (TRA) e a umidade do solo em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 5 – Relação entre o potencial hídrico foliar ( $\Psi_{\text{folha}}$ ) e a umidade do solo em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 6 – Condutância estomática ( $g_s$ ), fluxo de ftons fotossintéticos (FFF) e temperatura da folha em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As médias e os erros padrão foram feitas com 4 repetições de 4 plantas. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004).

Figura 7 – Potencial osmótico ( $\psi_s$ ) às 6:00 h e 14:00 h em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 8 – Teores de pigmentos fotossintéticos de plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 9 – Rendimento quântico máximo do PSII (Fv/Fm) às 10:00 hs em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 10 – Quenching fotoquímico (qP) e quenching não fotoquímico (qN e NPQ) às 10:00 e 14:00 hs em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 11 – Concentração de anteraxantina, neoxantina, violaxantina, zeaxantina, luteína e estado de de-epoxidação (DEPS) em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 12 – Concentração de açúcares solúveis (glicose - A, frutose - B e sacarose - C) e insolúveis (amido – D) em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 13 – Porcentagem de Carbono e Nitrogênio em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas no final do experimento. As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 14 – Massa Foliar específica (MFE) de plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 15 – Massa seca da parte aérea (MSPA), Massa seca de raízes (MSR), Relação massa seca da parte aérea / raízes (MSPA / MSR), Razão de massa foliar (RMF) e Razão de massa do caule (RMC) em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas no final do experimento. As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 16 – Composição isotópica de carbono em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas no final do experimento. As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Figura 17 – Concentração de proteína total em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

## RESUMO

TORRES NETTO, ALENA; Ds.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Dezembro 2005; Caracterização fisiológica e relações hídricas em genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.); Eliemar Campostrini, Ricardo Enrique Bressan-Smith, Mara Menezes de Assis Gomes, Frederico Ozanan Machado Durães.

O Brasil é o maior produtor mundial de mamão, porém, exporta apenas de 1,5 a 2,0% da produção. Sendo os Estados da Bahia e do Espírito Santo responsáveis por 80% da produção nacional. Apesar da importância econômica da cultura e, do potencial de crescimento como cultura de exportação, existe uma carência de informações referentes à escolha de cultivares e/ou híbridos com características agrônômicas e comerciais desejáveis. A introdução do cultivo do mamoeiro na região Norte e Noroeste Fluminense é uma grande alternativa de diversificação agrícola, devido a sua proximidade aos grandes centros consumidores e as condições edafoclimáticas semelhantes às encontradas nas principais regiões produtoras do país. Entretanto, torna-se necessário escolher variedades com melhor adaptação nessa região. A UENF desenvolve um programa de melhoramento genético de mamoeiro desde 1996, com o objetivo de desenvolver genótipos superiores, capazes de contribuir expressivamente com o agronegócio do mamão. Os resultados obtidos já permitiram o registro de nove híbridos junto ao Ministério da Agricultura. Entretanto, pouco se conhece sobre o processo fotossintético e como os fatores do ambiente como água, temperatura e luz afetam estes novos genótipos. O objetivo deste trabalho foi estudar os componentes fotossintéticos e possíveis mecanismos de tolerância à seca, em genótipos de mamoeiro. Tal estudo poderá fornecer informações avançadas sobre alguns processos fisiológicos para os futuros programas de melhoramento genético e para o zoneamento agrícola da espécie. Para tanto, o trabalho foi dividido em duas etapas, ambas realizadas em condições de casa de vegetação. A primeira parte foi realizada na UENF e efetuou-se a caracterização fotossintética de cinco genótipos (Golden, Sunrise Solo 7212, Tainung, Híbrido UENF/Caliman 01 e JS12). No período estudado, apesar de

apresentar a maior razão de área foliar, em relação aos demais genótipos, o genótipo Golden apresentou o menor crescimento da parte aérea e das raízes, a menor altura, o menor diâmetro do caule, a menor massa foliar específica, a menor eficiência no transporte de elétrons por unidade de seção transversal da amostra e se mostrou com menor capacidade de sintetizar clorofilas totais em relação aos demais genótipos. Entretanto, no horário de 12:00 h, este genótipo apresentou uma maior condutância estomática, causada por um reduzido déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar, o que proporcionou maior transpiração e maior eficiência intrínseca no uso da água. Não houve variabilidade nas taxas fotossintéticas nos materiais estudados, o que pode sugerir que as diferenças de produtividade entre os genótipos estariam mais relacionadas à partição de fotoassimilados entre os diferentes órgãos da planta. Na segunda parte, realizada no ITQB (Oeiras/Portugal), foi feito um estudo sobre os efeitos do estresse hídrico sobre o metabolismo de dois genótipos de mamoeiro (Golden e Híbrido UENF/Caliman 01). Em ambos os genótipos, o estresse hídrico causou reduções no potencial hídrico da folha, no teor relativo de água e na condutância estomática, caracterizando um comportamento anisohídrico. Além de ter reduzido o teor de clorofilas totais, com maior decréscimo para o híbrido UENF/Caliman 01, mostrando que além dos efeitos estomáticos, o estresse hídrico imposto causou efeitos não-estomáticos no processo fotossintético. Com relação ao processo fotoquímico, o genótipo Golden se mostrou mais sensível à imposição do estresse. Tal justificativa pode estar relacionada ao aumento em  $q_N$  e NPQ e a redução em  $q_P$  e  $F_v/F_m$  e nas respostas obtidas no ciclo das xantofilas (aumento na concentração da zeaxantina). O estresse hídrico causou reduções na concentração de açúcares solúveis e insolúveis, causou elevações nas concentrações de nitrogênio e proteínas e na eficiência intrínseca no uso da água, em ambos os genótipos. O genótipo híbrido, apresentou maior comprometimento quanto às medidas biométricas MSPA, MSR e RMF. Os genótipos de mamoeiro estudados foram comprometidos pela ação do déficit hídrico, com ações específicas deste estresse sobre o metabolismo das plantas, o que, neste trabalho, não permitiu discriminar tolerância/sensibilidade entre os genótipos.

## ABSTRACT

TORRES NETTO, ALENA; Ds.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Dezembro 2005; Physiological characterization and water relations in papaya genotypes (*Carica papaya* L.); Eliemar Campostrini, Ricardo Enrique Bressan-Smith, Mara Menezes de Assis Gomes, Frederico Ozanan Machado Durães.

Brazil is the biggest world papaya's producer, however, only 1,5 to 2,0% is exported. The States of Bahia and Espírito Santo states are responsible for 80% of the yield. Instead of the economic relevance of the papaya and, the exportation potential, there are small information about cultivars and/or hybrids with agronomic and commercial characteristics. The papaya can be an agricultural alternative to north and northeast of Rio de Janeiro, because it is close to the centres of consume and the very similar environment conditions with the most productive regions of the country. Nevertheless, it is necessary to look for cultivars more adjusted to the region conditions. The UENF develop a genetic improvement of papaya since 1996 to develop some papaya genotypes well adapted, whose contribute to the commercial balance. Some results already lead the registration of nine hybrids together with Agricultural Ministry. However, we do not have large knowlegment about the photosynthetical process and how this papaya genotypes behave in relation to water, light, temperature. The aim of this work was to make a physiological characterization of *Carica papaya* L. genotypes and try to understand some drought tolerance mechanisms, if there is exists, and give some information about the physiology of the papaya to help the genetic improvement of this specie. For this we divided the work in two parts, which the plants where grown under greenhouse conditions. The first one, we had done in UENF, with five genotypes (Golden, Sunrise Solo 7212, Tainung, Híbrido UENF/Caliman 01 e JS12) to do a physiological characterization. During the experiment, in spite of the biggest foliar area ratio, in relation with the others genotypes, the Golden one presented the lowest shoot and root growth, the lowest height, shrunk diameter, specific leaf mass, less efficiency in electrons transport per sample area and show the lowest ability to

synthesized total chlorophylls. At 12:00hs, this genotype showed higher stomatal conductance, because of leaf-air vapor pressure deficit, that lead higher transpiration rate and highest intrinsic water use efficiency. We did not find differences between photosynthetic rates among the genotypes studied, which suggest that differences in productivity are more related with assimilates partitioning among plant organs. In the second part, realized in ITQB (Oeiras/Portugal), we had studied the effect of drought in some responses of two genotypes (Golden and Hybrid UENF/ Caliman 01). In both genotypes, drought reduced leaf water potential, relative water content and stomatal conductance, showing an anisohydric behaviour. In addition, the total chlorophyll content decreased more than the UENF/Caliman 01 Hybrid, showing that the drought imposed affected the photosynthetic process in relation to stomatal and non-stomatal effects. The Golden genotype was more sensitive to drought based in photochemical process. This happened because of the increase in  $q_N$  and NPQ and decrease in  $q_P$  and  $F_v/F_m$  and the responses of the xanthophyll cycle (increase the zeaxantine content). The drought decreased the soluble and insoluble sugars content, increased the nitrogen and proteins content and the intrinsic water use efficiency in both genotypes. The Hybrid genotype, showed the biggest effect in growth measurements shoot dry matter (SDM), root dry matter (RDM) and leaf area ratio (LAR). The studied papaya genotypes showed deleterious effects in drought conditions, with specific effects in plant metabolism; those effects did not permit distinguishing any tolerance/sensibility between them.



## 1. CAPÍTULOS

### 1.1. VARIAÇÕES FOTOSSINTÉTICAS ENTRE GENÓTIPOS ELITE DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.): UM ESTUDO RELACIONADO ÀS TROCAS GASOSAS E À ESTRUTURA E FUNÇÃO DO PSII

#### 1.1.1. INTRODUÇÃO

No Brasil a propagação do mamoeiro (*Carica papaya* L.) é efetuada, preferencialmente, de forma seminífera (Trindade e Oliveira, 1999; Costa et al., 2003). Este método de propagação pode restringir o crescimento e o desenvolvimento da cultura, pois permite uma elevada variabilidade genética (Fachinello et al., 1995).

Tal variabilidade é obtida, pois o mamoeiro é uma planta dióica e o plantio desta espécie pode dar origem a plantas masculinas, femininas e hermafroditas, elevando assim os custos de produção durante a implementação do pomar (Sookmark e Tai, 1975). Essa variabilidade faz com que seja necessário o desbaste,

ou sexagem do mamoeiro, no início do florescimento (3 a 4 meses após o plantio), quando se torna possível a identificação do sexo das plantas, por meio da observação das flores, uma vez que o tipo de flor determinará o formato do fruto. Durante o desbaste deixam-se preferencialmente as plantas hermafroditas, devido ao fato de o formato do fruto a ser originado atender às exigências do mercado consumidor, tanto o nacional quanto o internacional (Costa et al., 2003). Além disso, o preço elevado e a dificuldade de obtenção de sementes constituem fatores limitantes à expansão da cultura (Bruckner, 2002).

Segundo Marin (2001), o preço elevado das sementes híbridas dos mamoeiros do grupo 'Formosa', geralmente importadas de Kaohsiung-Taiwan, tem levado os produtores a utilizar plantios sucessivos com as gerações F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> e F<sub>4</sub> dos híbridos, causando inúmeros problemas, sobretudo relacionados à perda de vigor. Além disso, a ausência de informações sobre adubação e irrigação, a falta de avaliação e desenvolvimento de cultivares/híbridos para diferentes ecossistemas e a baixa eficiência na produção de sementes e mudas são apontados como alguns dos fatores que impedem o rápido crescimento da cultura no país (Anuário Brasileiro da Fruticultura, 2002).

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro vem desenvolvendo um programa de melhoramento genético do mamoeiro, desde 1996, com o objetivo de desenvolver genótipos superiores, capazes de contribuir expressivamente com o agronegócio do mamão, a fim de atender às exigências do mercado nacional e internacional. Os resultados obtidos permitiram, em 2002, o registro de nove híbridos de mamão junto ao Ministério da Agricultura (Pereira, 2003). Entretanto, pouco se conhece sobre o processo fotossintético e como os fatores do ambiente como a água, temperatura, luz e os nutrientes minerais afetam o metabolismo fotossintético destes novos genótipos (Marler et al., 1994). Este conhecimento é indispensável para que se possam traçar estratégias de manejo que permitam otimizar os efeitos desses fatores, com grandes expectativas de aumento na produtividade (Schaffer e Andersen, 1994; Reis et al., 2003; Singels, et al., 2005).

Em plantas ainda são restritos os estudos de caracterização genotípica associados aos componentes fisiológicos (Grierson e Covey, 1988; Nicotra et al., 1997). O estudo de herdabilidade em mamoeiro, visando ao controle das vias

metabólicas e bioquímicas, constitui uma estratégia para a análise da base fisiológica da produção e, desta maneira, ter expectativas no ganho de produtividade desta espécie (Marin, 2001).

O melhoramento genético pode otimizar a arquitetura foliar, o tamanho das folhas e os coeficientes de partição de assimilados, podendo propiciar aumentos nas taxas fotossintéticas e contribuir para o aumento na produção (Nelson, 1988). Esse aumento da produção pode estar associado a um aumento de biomassa, ligado a uma maior taxa de assimilação de carbono pela planta (Horton, 2000), devido a um maior índice de área foliar e/ou a um aumento da taxa fotossintética por unidade de área foliar (Horton, 2000).

Segundo Pettigrew e Turley (1998), a fotossíntese é o principal componente da produção agrônômica e poucos avanços se têm obtido no conhecimento das bases genéticas da relação entre esse dois processos em novos germoplasmas de interesse agrônômico. Em algodão, têm sido detectadas diferenças genéticas relacionadas às taxas fotossintéticas líquidas instantâneas (A), sendo que os genótipos com maiores produções agrônômicas apresentaram valores elevados de A (Cornish et al., 1991; Pettigrew e Meredith, 1994). Segundo Pettigrew e Turley (1998), o incremento em A não foi intencional, mas uma consequência benéfica secundária nos programas de melhoramento do algodão. Em trigo, Shimshi e Ephrat (1975) mostraram uma correlação positiva entre a produção de grãos, a taxa fotossintética e a condutância estomática. Uma das estratégias para utilizar a taxa fotossintética líquida como uma característica a ser utilizada em programas de melhoramento genético vegetal é o conhecimento da variabilidade desta característica entre os genótipos de mamoeiro.

Em mamoeiro, estudos relacionados ao processo fotossintético objetivando caracterizar genótipos elite da espécie são escassos. Não se têm relatos na literatura sobre os estudos genéticos e fisiológicos nesta espécie, que são de extrema importância no melhoramento genético e no zoneamento agrícola do *Carica papaya* L.

### 1.1.2. REVISÃO DE LITERATURA

A variação de produção entre genótipos pode estar associada às características morfológicas da planta (arquitetura), padrão de crescimento (taxas e partição de assimilados), eficiência fotossintética e atividade reprodutiva. Segundo Nelson (1988), as diferenças genéticas na produtividade em uma dada espécie são fortemente determinadas por meio da partição de fotoassimilados. A razão da importância dos estudos se deve ao fato de a produção de fotoassimilados ser um dos principais fatores que determinam o rendimento agrícola (Lawlor, 1995), mas pouco se sabe a respeito da base molecular que controla a resposta da fotossíntese a temperaturas extremas, estresse hídrico e luminoso e, principalmente, a partição e alocação de assimilados (Lawlor, 1995; Rentsch e Frommer, 1996).

Os estudos relacionados ao controle genético de caracteres agronômicos ligados ao rendimento, principalmente os relacionados aos processos metabólicos como a fotossíntese são escassos, existindo por isso uma grande necessidade de se estudar a ação dos genes envolvidos no processo fotossintético. A dificuldade de se melhorar geneticamente o rendimento da fotossíntese com o objetivo de aumentar a produtividade, deve-se à grande complexidade do processo fotossintético que se

coordena com várias vias metabólicas com vários pontos de regulação (Pettigrew e Turley, 1998).

Os relatos na literatura sugerem a existência de variabilidade genética inter e intraespecífica na taxa fotossintética de espécies como soja (Wiebold et al., 1981), milho (Heichel e Musgrave, 1969), ervilha (Mahon e Hobbs, 1981), morango (Hancock et al., 1989), grão-de-bico (Anilkumar et al., 1993), trigo (Watanabe et al., 1997), feijão (Gonzáles et al., 1995) e algodão (Pettigrew e Turley, 1998), mas a utilização desta variabilidade ainda não é conclusiva (Joshi, 1997). Uma das razões é o desconhecimento sobre a herança dos fatores que determinam a fotossíntese, já que esta é influenciada pela ação de muitos genes (Joshi, 1997; Pettigrew e Turley, 1998).

Segundo Nelson (1988), além das variações na taxa fotossintética, em alguns casos, fatores como: índice de área foliar, a orientação e a idade da folha podem ter grande influência sobre a produção. O melhoramento genético pode contribuir por meio da otimização da arquitetura foliar, do tamanho das folhas e dos coeficientes de partição de assimilados, podendo propiciar aumento nas taxas fotossintéticas e por planta e contribuir para o aumento na produção (Nelson, 1988). Segundo Zelitch (1982), correlações entre taxa fotossintética instantânea e produção são negativas, quando as determinações da taxa fotossintética líquida são feitas em apenas uma folha ou parte da planta, pois essas determinações pontuais da taxa fotossintética líquida revelam eficiência ou comprometimento instantâneos do processo. Em todo o ciclo da cultura, a produtividade final é o resultado de um processo integrado entre a planta e o ambiente. Elmore (1980) concluiu que não existe uma correlação direta da taxa fotossintética com a produção, mas Zelitch (1982) mostrou que esses processos estão relacionados positivamente quando as determinações da taxa fotossintética líquida são efetuadas na planta inteira.

A estrutura do maquinário fotossintético das plantas é muito complexa e, constantemente, está submetida a estresses ambientais. Essas influências podem mascarar o potencial máximo do genótipo (Austin, 1989). Alguns pesquisadores que trabalham com melhoramento de plantas afirmam que as avaliações conduzidas em ambiente com o mínimo de estresse permitem a máxima manifestação da variabilidade genética e, conseqüentemente, a obtenção de maiores estimativas de

herdabilidade. Esse grupo afirma que os melhores genótipos em condições ideais também seriam superiores em condições de estresse (Borém, 2001).

As diferenças genotípicas encontradas em folhas de algodão foram atribuídas à espessura ou densidade foliar, ambas avaliadas pela massa foliar específica (MFE) e às concentrações de clorofila e proteínas (Pettigrew e Turley, 1998). Nesta espécie, a elevada massa foliar específica foi positivamente relacionada à taxa fotossintética líquida (Pettigrew e Turley, 1998). Em diferentes variedades de soja, Dornhoff e Shibles (1970) sugerem que a massa foliar específica pode ser aceitável como índice de seleção para melhoria das taxas fotossintéticas, uma vez que a taxa fotossintética líquida correlacionou-se positivamente com essa característica morfológica.

Ao longo do crescimento da planta, os fatores genéticos podem ser alterados pelas variações climáticas ou ambientais (Chaves et al., 2003). Este fato pode ser observado pelo declínio da taxa de trocas gasosas durante a tarde (comparada com as taxas matutinas quando as medidas são efetuadas sob mesma intensidade luminosa). Essas baixas taxas fotossintéticas à tarde, vêm sendo atribuídas a diversos fatores que funcionam isolados ou concomitantemente, principalmente à inibição do tipo *feedback*, devido ao aumento dos níveis de açúcares na folha (Peet and Kramer, 1980), ao estresse por alta temperatura (Perry et al., 1983), ao estresse hídrico transiente (Sharkey, 1984) e ao fechamento estomático devido ao aumento do déficit de pressão de vapor do ar (DPV) (Pettigrew et al., 1990). Em relação a outros genótipos que perdem eficiência na assimilação de CO<sub>2</sub> à tarde, os genótipos que são capazes de manter a fotossíntese durante este período do dia podem fornecer mais fotoassimilados para o crescimento e desenvolvimento. Para isso, torna-se necessário identificar os componentes genéticos que limitam a taxa fotossintética.

Os estudos de caracterização genotípica associados aos componentes fisiológicos ainda são restritos (Grierson e Covey, 1988). O estudo de herdabilidade visando ao controle das vias metabólicas e bioquímicas constitui uma estratégia para a análise da base fisiológica que resulta na variação macroscópica (fenotípica) da característica estudada. Segundo Pettigrew e Turley (1998), antes de iniciar um programa de melhoramento de uma espécie vegetal com objetivo de aumentar a

taxa fotossintética e, simultaneamente, elevação da produtividade, necessariamente terá que se identificar possíveis variações genéticas nos componentes relacionados ao processo fotossintético.

Storey (1953) cita que um dos métodos de melhoramento mais usados na cultura do mamoeiro é o estudo da capacidade combinatória para a produção de híbridos, que consiste em reunir tantos genótipos quanto possíveis num mesmo local e selecionar, dentre eles, aqueles que apresentam características mais desejáveis para serem usadas em cruzamentos.

Desta maneira, esse trabalho teve como objetivo estudar componentes do processo fotossintético e as medidas biométricas em cinco genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.), a fim de fornecer informações avançadas sobre possíveis respostas diferenciais destes componentes à ação dos fatores do ambiente.

### 1.1.3. MATERIAL E MÉTODOS

#### *Material vegetal*

Foram utilizadas plantas de 5 genótipos da espécie *Carica papaya* L., Sunrise Solo 72/12, Formosa, Golden, Tainung 2 e híbrido UENF-Caliman, os quais estão abaixo caracterizados.

#### *Caracterização dos genótipos*

##### *1- 'Improved Sunrise Solo Line 72/12'*

Este genótipo é procedente do Havaí, EUA e, por meio de seleção massal, foi introduzido em 1986, nas fazendas Experimentais de Linhares e Viana, pela antiga Empresa Capixaba de Pesquisa Agropecuária (EMCAPA). Em média, esta cultivar produz 37,3 kg planta<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>, podendo apresentar um rendimento de 55,9 ton ha<sup>-1</sup>ano<sup>-1</sup>. Os frutos pesam em média, 467g, com formato variando de piriforme a arredondado. A casca é áspera e susceptível à mancha fisiológica. A polpa é vermelho-alaranjada com maior consistência que a do 'Sunrise Solo', além de espessa e de boa qualidade. Este genótipo apresenta altura de inserção do primeiro fruto de  $\cong$  71 cm e aos 24 meses após transplântio  $\cong$  4,18m.



### 2- 'Golden'

Este genótipo foi selecionado pela CALIMAN AGRÍCOLA S/A no município de Linhares – ES. Apresenta frutos e plantas de coloração verde-clara. A produtividade é inferior às demais cultivares do grupo 'Solo', em torno de 80 ton ha<sup>-1</sup>. A casca é lisa e com certa tolerância à mancha fisiológica do mamoeiro, o que o torna a cultivar de maior aceitação no mercado externo.

### 3- 'JS12'

Este genótipo foi selecionado pela EBDA (Empresa Baiana de Desenvolvimento Agrícola) para a região do Recôncavo Baiano. Em 1998 foi introduzido no banco de germoplasma da UENF, por meio de sementes provenientes da Embrapa CNPMF (Centro Nacional de Pesquisa da Mandioca e Fruticultura), Cruz das Almas, BA. Apresenta altura de inserção do primeiro fruto de  $\cong$  68 cm, e aos 9 meses após o transplântio tem um porte de  $\cong$  3,60m. A produção média é de  $\cong$  85,1 kg planta<sup>-1</sup>ano<sup>-1</sup> e o rendimento médio é de 127,6 ton ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>. Os frutos podem apresentar um peso médio de 1,422 kg e o formato pode variar de alongado a periforme na planta hermafrodita e oblongo na feminina. A casca é lisa e muito susceptível à mancha fisiológica. A polpa é de coloração vermelho-alaranjada, espessa, consistente e de boa qualidade.

### 4- 'TAINUNG T2'

É um híbrido F1, procedente da Estação Experimental de Fengshan, Formosa, provavelmente resultante do cruzamento de 'Sunrise Solo' com uma seleção da Tailândia. O fruto é de formato alongado a oblongo-ovalado, pesando em média de 1 a 1,1 kg. Apresenta coloração da casca verde-escura, polpa de cor vermelho-alaranjada, bom sabor e pouco consistente. A produção média é de 50 a 60 ton ha<sup>-1</sup>ano<sup>-1</sup>.

##### 5- 'UENF-CALIMAN 01'

É um híbrido desenvolvido pela UENF e CALIMAN AGRÍCOLA S/A, no município de Linhares – ES, para as regiões norte e noroeste fluminense e norte litorâneo do Estado do Espírito Santo. É resultante do cruzamento de 'Sunrise Solo 72/12' com o 'JS12'. Apresenta altura de inserção do primeiro fruto de  $\cong 75$  cm, e aos 9 meses após o transplante um porte de  $\cong 4,20$ m. A produção média é de  $\cong 112$  kg planta<sup>-1</sup>ano<sup>-1</sup> e o rendimento de 174 ton ha<sup>-1</sup>ano<sup>-1</sup>. Os frutos têm formato alongado, pesando em média 1,18 kg. Este órgão apresenta casca lisa e brilhante e polpa de coloração vermelho-alaranjada, espessa, consistente e de boa qualidade.

##### *Condições de cultivo*

As plantas foram cultivadas em vasos brancos de polietileno de 6 L contendo solo 1:2:1 (solo: areia: esterco) como substrato.

O experimento foi realizado entre os meses de setembro e dezembro de 2003, sendo conduzido sob estrutura telada, com 50% de interceptação de fluxo de fótons fotossintéticos (FFF), no Campus da Universidade Estadual do Norte Fluminense, em Campos dos Goytacazes (41°15' O, 21°27' S).

As plantas foram semeadas no dia 9 de setembro e 14 dias após a semadura (DAS) as plantas começaram a germinar, iniciando-se as medições biométricas. O experimento teve duração de 90 dias.

Durante a condução do experimento foram medidas a umidade relativa e a temperatura por meio de um termohigrômetro modelo 450 (Spectrum Technologies, Inc., Illinois, USA). O Fluxo de Fótons Fotossintéticos foram monitorados com o auxílio de Quantum Data Logger (Spectrum Technologies, Inc., Illinois, USA). Todos os sensores foram acoplados a um coletor de dados e as informações foram armazenadas a cada uma hora (Figura 1).

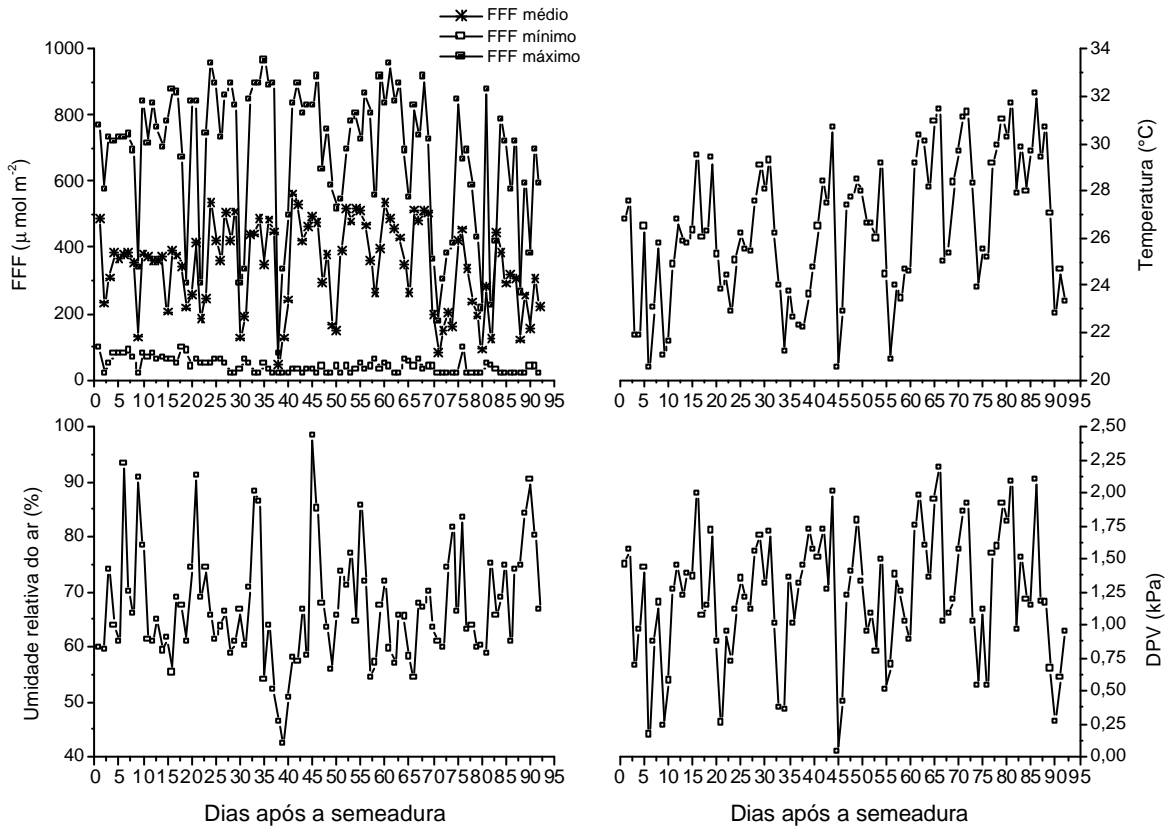


Figura 1 – Fluxo de Fótons Fotossintéticos, Umidade relativa, Temperatura e DPV do ambiente aonde as plantas foram cultivadas.

Semanalmente, a partir do transplântio, foram determinadas as seguintes características biométricas e fisiológicas.

Análises Biométricas:

*Comprimento da nervura central da folha*

O comprimento da nervura central da folha foi determinado medindo-se o incremento do tamanho da nervura central por meio de uma régua milimetrada.

*Altura da planta*

A altura da planta foi determinada a partir da região do coleto até a gema apical por meio de uma régua milimetrada.

*Diâmetro do caule*

O diâmetro do caule foi determinado próximo a região do coleto por meio de um paquímetro (Eletromir Digital Caliper).

*Número de folhas*

O número de folhas foi determinado pela contagem destes órgãos.

*Área foliar*

A Área foliar foi obtida, no final do experimento (92 DAS), utilizando o medidor de área foliar de bancada modelo LI-3100 (LI-COR, Lincoln, NE, USA). Para tanto, as folhas foram destacadas da planta.

*Massa foliar específica (MFE)*

Em cada genótipo, a MFE (obtida no final do experimento) foi determinada pela relação entre a massa seca de um disco foliar (retirado de uma folha de cada genótipo, de locais com reduzidas quantidades de nervuras) e a respectiva área foliar deste disco. Cada disco foliar tinha 10 cm<sup>2</sup> e foi retirado da 4<sup>a</sup> ou 5<sup>a</sup> folha contada a partir do ápice.

*Determinação da Massa Seca da Parte Aérea (MSPA), das Raízes (MSR) e suas relações*

No final do experimento (92 DAS), as plantas foram divididas em parte aérea (folhas e caule) e raízes. Estas partes foram colocadas em estufa à 80 °C por 48 h. Com os dados da massa seca estimaram-se a relação parte aérea:raiz (massa seca da parte aérea / massa seca das raízes), razão de massa foliar (RMF= massa seca das folhas / massa seca total), razão de massa do caule (RMC= massa seca do caule/ massa seca total), razão de área foliar (RAF= área foliar / massa seca total) (Cruz et al., 2004).

*Análises Fisiológicas*

Entre os 35 - 49 DAS foram feitas as seguintes análises:

*Trocas gasosas, déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar e ganho de carbono diário*

A taxa fotossintética líquida (A), a condutância estomática (gs), transpiração (E) e o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ( $DPV_{\text{folha-ar}}$ ) foram determinadas às 8:00 e às 12:00 hs, na 4ª ou 5ª folha contadas a partir do ápice. Para tanto foi utilizado o Sistema Portátil de Medição das Trocas Gasosas, modelo LI-6200, LI-COR, Lincoln, NE, USA.

O ganho diário de carbono ( $A_{\text{diária}}$ ) foi determinado calculando-se a área sob a curva diária de fotossíntese medida às 8:00, 12:00, 14:00 e 16:00hs.

*Teor de clorofila*

O teor de clorofila foi estimado por meio do medidor portátil de clorofila modelo SPAD-502, Minolta, Japão na 4ª ou 5ª folha contadas a partir do ápice.

*Fluorescência da clorofila a*

A medição da fluorescência foi determinada logo após e no mesmo local da folha onde foi feita a medição de A. Esta característica foi determinada por meio de um fluorímetro não-modulado PEA (Plant Efficiency Analyser- Hansatech Ltd., King's

Lynn, Norfolk, UK). Após adaptação ao escuro por 30 minutos com auxílio de pinças, foram determinadas a Fluorescência inicial ( $F_0$ ), a Fluorescência máxima ( $F_m$ ) e o Rendimento quântico máximo ( $F_v/F_m$ ). Segundo metodologia estabelecida por Strasser e Strasser (1995), por meio do fluorímetro PEA, foi possível obter 5 níveis de fluorescência [ $F_1(t=50\mu s)$ ,  $F_2(t=100\mu s)$ ,  $F_3(t=300\mu s)$ ,  $F_4(t=2ms)$ ,  $F_5(t=30ms)$ ]. A partir destes valores, utilizando o Programa Biolyzer (Strasser, R.J. - University of Geneva, Laboratory of Bioenergetics, Suíça) foram obtidos alguns indicadores do desempenho do processo fotoquímico da fotossíntese (*JIP-test*) como:  $ABS/CS_0$  (número total de fótons absorvidos pelo pigmento/antena por seção transversal da amostra),  $ET_0/CS_0$  (máximo transporte de elétrons por seção transversal da amostra),  $RC/CS_0$  (concentração de centros de reação ativos),  $TR_0/CS_0$  (máxima taxa de captura de fótons por seção transversal da amostra),  $TR/ABS$  (eficiência fotoquímica máxima do PSII) e  $DI_0/RC$  (dissipação efetiva dos centros de reação ativos).

#### *Eficiência intrínseca no uso da água*

Foi determinada, no final do experimento, por meio de curvas traçadas entre a taxa fotossintética líquida ( $A$ ) e a condutância estomática ( $g_s$ ).

#### Delineamento Experimental e Análise Estatística

Para as medidas biométricas e para  $A$ ,  $g_s$ , DPV,  $E$ , EIUA, ganho diário de carbono e teor de clorofila, o delineamento foi em 6 blocos ao acaso, sendo cada bloco constituído de três repetições. As medições foram feitas em um bloco por dia, totalizando 3 plantas por genótipo por dia. No total foram analisadas 18 plantas por genótipo, perfazendo um total de 90 plantas.

Para a fluorescência da clorofila, o delineamento foi em 5 blocos ao acaso com 9 repetições. As medições foram feitas em um bloco por dia, utilizando-se de 3 folhas por planta e 3 plantas por genótipo, totalizando 45 medidas por genótipo por dia. No total foram analisadas 15 plantas por genótipo, perfazendo um total de 75 plantas.

Já para MFE, massa seca e suas relações, o delineamento foi o inteiramente casualizado com 8 repetições. Utilizou-se 8 plantas de cada genótipo, totalizando 40 plantas.

Os resultados foram submetidos a análise de variância seguida do teste de Tukey a 5% de probabilidade com o auxílio do Programa estatístico SAEG.

#### 1.1.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise do crescimento possibilita descrever as características morfo-fisiológicas da planta em diferentes intervalos de tempo acompanhando a dinâmica da produção fotossintética, avaliada por meio do acúmulo de biomassa (Magalhães, 1979). Esta análise pode também ser usada para investigação do efeito de fenômenos ecológicos sobre o crescimento, adaptabilidade de espécies em diferentes ecossistemas, efeitos de competição e diferenças genótípicas da capacidade produtiva (Magalhães, 1979; Villar et al., 2005). Portanto, a avaliação de medidas biométricas em relação ao tempo, pode ser uma excelente ferramenta para se investigar a capacidade produtiva de genótipos elite de interesse agrônômico.

As Figuras 2 a 4 mostram a elevação do comprimento da nervura central, da altura da planta, do diâmetro do caule e do número de folhas em função do número de dias após a semeadura de cinco genótipos de mamoeiro cultivados em casa-de-vegetação. Não se observaram diferenças no comprimento da nervura central (CNC) entre os genótipos (Figura 1) até o dia 8/11 (56 DAS). Por outro lado, verificou-se que, no período de maior incremento nos valores desta variável (35 a 56 DAS), em



todos os genótipos estudados, houve uma maior taxa de crescimento na altura e no diâmetro do tronco (Figura 3).

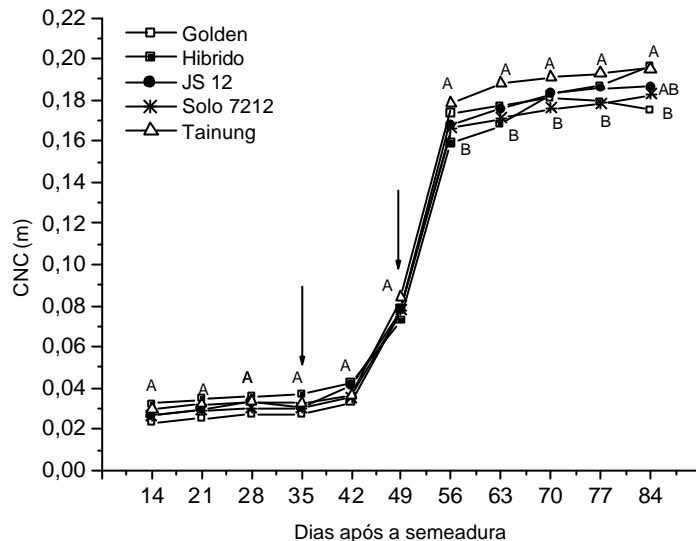


Figura 2 - Comprimento da nervura central de folhas (CNC) de plantas de *Carica papaya* L. ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%). As setas indicam o período em que foram feitas as análises de trocas gasosas.

Na figura 3A, relacionada à altura de planta (H), observou-se que o genótipo Golden apresentou valores inferiores aos demais genótipos entre os dias 17/10 (35 DAS) a 30/10 (49 DAS). O genótipo Tainung, em relação aos demais, apresentou os maiores valores desta variável no período de 17/10 (35 DAS) a 06/12 (84 DAS).

Com relação ao diâmetro do tronco (D) (Figura 3B), o genótipo Golden apresentou valores inferiores aos demais genótipos no período de 24/10 (42 DAS), até praticamente o final do experimento. Os demais genótipos não apresentaram diferenças estatísticas nesta característica no período estudado.

Até o final do experimento, os genótipos em estudo apresentaram o mesmo número de folhas por planta (Figura 4). Somente na data final de coleta de dados (6/12), observou-se que o genótipo Golden apresentou um maior número de folhas, em relação aos demais genótipos.

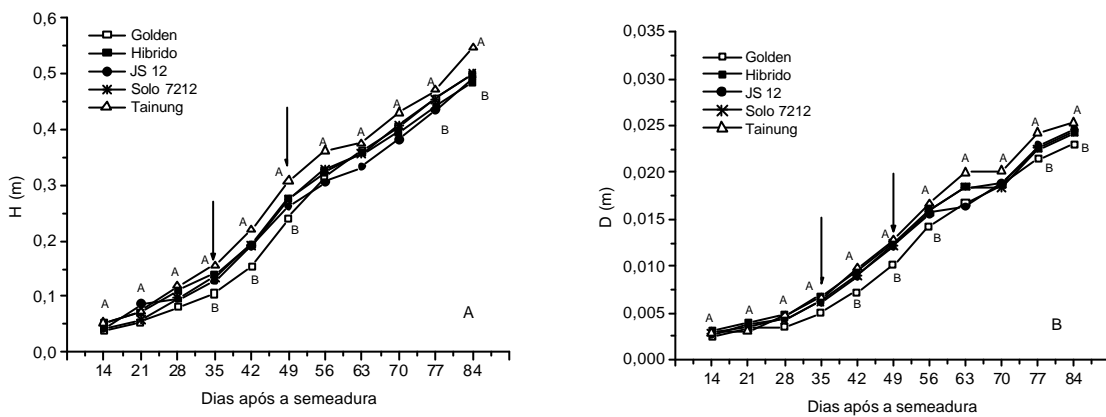


Figura 3 - Altura (H) e Diâmetro (D) de plantas de *Carica papaya* L. ao longo do tempo.

Cada símbolo representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%). As setas indicam o período em que foram feitas as análises de trocas gasosas e fluorescência.

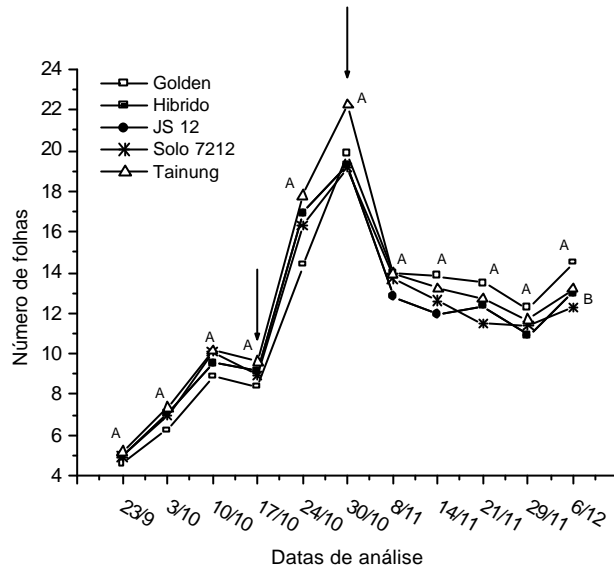


Figura 4 – Número de folhas (NF) de plantas de *Carica papaya* L. ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%). As setas indicam o período em que foram feitas as análises de trocas gasosas e fluorescência.

O genótipo Golden é um mutante do genótipo Solo e se caracteriza por apresentar a coloração verde-amarelada das folhas. Essa informação pôde ser confirmada nesse trabalho, uma vez que este genótipo apresentou os menores valores do medidor portátil de clorofila (MPC) (SPAD-502) em relação aos demais genótipos estudados (Figura 5). Em mamoeiro, Torres Netto et al. (2002) e Castro (2005) mostraram que existe uma elevada correlação positiva entre os valores do MPC e os teores de clorofilas totais. Nas condições deste presente trabalho, o genótipo Golden apresentou valores do MPC de 36 e enquanto os genótipos JS12 e Solo 7212 apresentaram valores entre 52 e 48, respectivamente. Com base nos trabalhos de Torres Netto et al. (2002) e Castro (2005), os valores do MPC obtidos neste experimento mostram que o genótipo Golden foi o que apresentou uma menor quantidade de clorofilas totais (Figura 5), fato que se acentuou a partir do dia 14/11

(64DAS). Nesta data, para o genótipo Golden, houve um decréscimo nos valores do MPC, enquanto que nos demais genótipos, esse valor aumentou. Este resultado pode sugerir uma diminuição na longevidade foliar do genótipo Golden, uma vez que, em relação ao tempo, reduções precoces nos valores de clorofila podem mostrar antecipação do processo de senescência (Thomas e Howarth, 2000). Tal observação poderá ser utilizada em trabalhos futuros para auxiliar na justificativa dos decréscimos de produtividade deste genótipo observados em condição de campo em relação aos demais genótipos.

Uma observação importante a ser relatada, é que o incremento nos valores de MPC aconteceram na mesma fase de crescimento das características altura de planta, diâmetro do caule, comprimento da nervura central da folha e no número de folhas (Figuras 2 a 4). Este fato pode associar as elevações na concentração de clorofilas com os incrementos nos valores da altura de plantas e do diâmetro do tronco nos genótipos estudados.

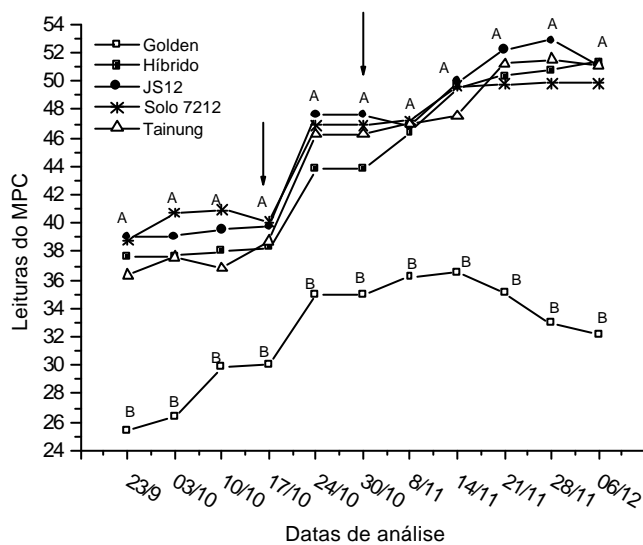


Figura 5 – Valores da leitura do MPC de plantas de *Carica papaya* L. ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%). As setas indicam o período em que foram feitas as análises de trocas gasosas e fluorescência.

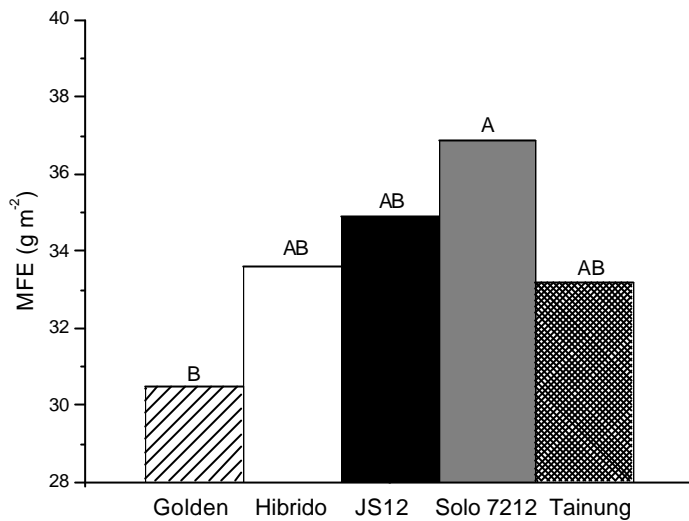


Figura 6 – Massa foliar específica (MFE) de plantas de *Carica papaya* L.. Cada símbolo representa a média de 8 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

A MFE representa a quantidade de massa seca por unidade de área da folha, estimando a proporção relativa da superfície assimilatória e os tecidos de sustentação e condutores da folha – espessura (Evans, 1972; Cruz et al., 2004). Além disso, a MFE vem sendo correlacionada com a taxa fotossintética (Pearce et al., 1969), taxa de crescimento relativo (Poorter & Van der Werf, 1998), produção (Pearce et al., 1969 e Singh *et al.*, 1985) e estrutura foliar (Cambridge & Lambers, 1998). Essa característica vem igualmente sendo usada como marcador em programas de melhoramento genético em algumas espécies (Yin et al., 1999; Bai e Kelly, 1999).

Neste trabalho, em relação aos demais genótipos, o genótipo Golden apresentou menor espessura foliar (30,5 g m<sup>-2</sup>) (Figura 6) e o genótipo Solo 7212 apresentou o maior valor (37 g m<sup>-2</sup>). Barnes et al. (1969) relataram que plantas com alta MFE geralmente são mais verdes do que as plantas com baixa MFE. Possivelmente, por meio dos resultados obtidos e relacionados aos valores do MPC (Figura 5), a coloração verde-amarelada do genótipo Golden pode estar relacionada

a uma interação entre a diminuição na concentração de clorofilas totais e a redução na MFE (Figura 5).

No final do experimento, a área foliar (AF) total de cada genótipo não apresentou diferenças significativas entre os genótipos estudados (Figura 7). Segundo Campostrini (1997), em condição de campo os genótipos do grupo Formosa (Known You e Tainung 02) apresentaram maior área foliar (6,52 e 5,25 m<sup>2</sup>, respectivamente) em relação aos genótipos do grupo Solo (Sunrise Solo TJ e Sunrise Solo 7212), com área foliar total da planta de 4,55 e 4,46 m<sup>2</sup>, respectivamente. Na Figura 7, em acordo com Campostrini (1997), embora não significativo, observa-se um maior valor da AF nos genótipos do grupo Formosa (JS12 e Tainung) e uma menor área do genótipo Golden.

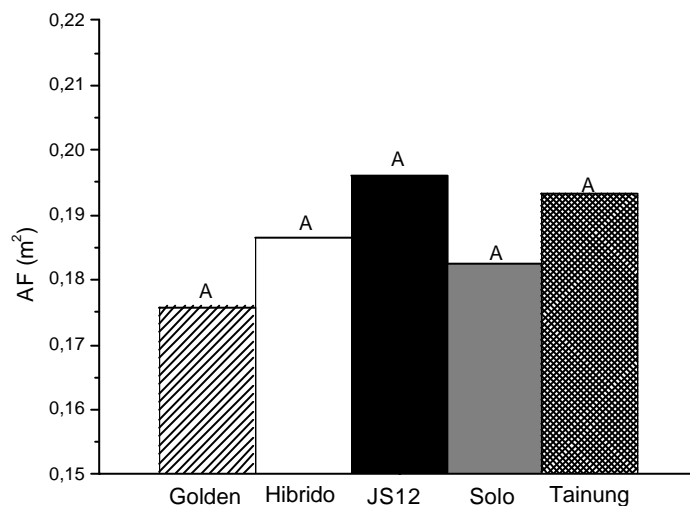


Figura 7 – Área foliar (AF) de plantas de *Carica papaya* L.. Cada símbolo representa a média de 8 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Em relação aos demais genótipos, o genótipo Golden apresentou menor produção de biomassa seca, tanto da parte aérea (MSPA) quanto das raízes (MSR),

e foi o genótipo que apresentou maior relação parte aérea/raízes (MSPA/MSR) (Figura 8), o que mostra um menor investimento em massa seca das raízes deste genótipo. Tal resultado pode sugerir que o Golden possa apresentar uma menor capacidade de exploração de água e nutrientes minerais, ou seja, possivelmente o genótipo Golden possa explorar um menor volume de solo. Em condição de campo, esta característica pode ser decisiva na obtenção da produtividade final.

A razão de área foliar (RAF) é uma característica morfológica e, comparativamente, pode representar a área foliar disponível para o processo fotossintético (Cruz et al., 2004). Já a razão de massa foliar (RMF), avalia a capacidade das plantas em direcionar o assimilado produzido para a formação de novos órgãos assimiladores (folhas). O genótipo Golden apresentou maiores RAF e RMF, sendo que a RMF desse genótipo não diferiu estatisticamente dos genótipos JS12 e Solo7212. Além disso, o genótipo Golden apresentou uma menor razão de massa de caule (RMC), como pode ser observado na figura 8. Esses maiores valores de RAF e RMF podem estar relacionados ao maior NF encontrados neste genótipo no final do experimento (Figura 4). Apesar do reduzido valor da MFE encontrada neste genótipo (Figura 7), o valor elevado da RMF e RAF poderá estar relacionado a menor produção de massa seca total (Figura 8). Uma observação a ser feita é que essas características como RAF e RMF mostra a dimensão e não o funcionamento do órgão assimilador. Embora o genótipo Golden tenha maior valor nestas características, este genótipo apresentou menores valores do MPC durante a fase de determinação de RAF e RMF (Figura 5). Como relatado por Torres Netto et al. (2002) e Castro (2005), tais valores próximo a 32 mostram comprometimentos na assimilação fotossintética do carbono e no funcionamento do PSII.

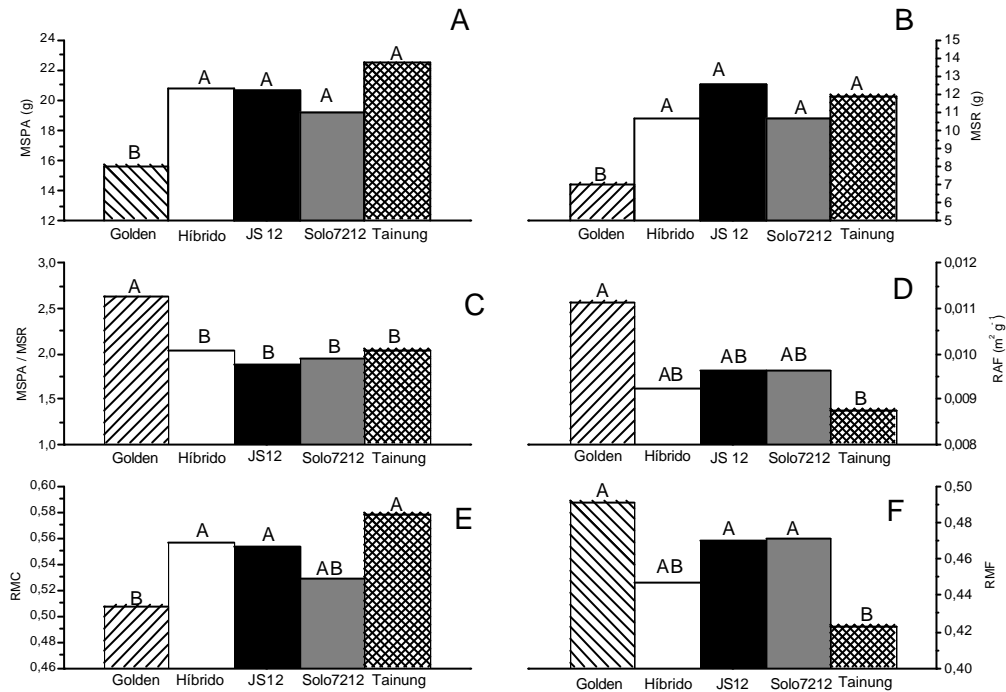


Figura 8 – Massa seca da parte aérea (MSPA), Massa seca de raízes (MSR), Razão de área foliar (RAF), Razão de massa foliar (RMF), Razão de massa de caule (RMC) e Relação Massa seca da parte aérea / raízes (MSPA / MSR) em plantas de *Carica papaya* L. com 92 DAS. Cada símbolo representa a média de 8 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).



Em todos os genótipos, com exceção do genótipo Golden, a taxa fotossintética (A) no horário de 8:00 hs foi maior do que no período da tarde (12:00 hs) (Figura 9). Entretanto, todos os genótipos apresentaram um maior valor em  $g_s$  neste último horário (8:00 hs), quando comparado com o horário de 12:00 hs.

Às 8:00 hs da manhã as taxas fotossintéticas de todos os genótipos estudados foram estatisticamente semelhantes (Figura 9). Neste horário, o genótipo Sunrise Solo apresentou os menores valores de condutância estomática ( $g_s$ ) ( $0,200 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e o genótipo Golden apresentou o maior valor desta variável ( $0,350 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Às 12:00 hs, para todos os genótipos, não houve diferença estatística nos valores de A (Figura 9B). Entretanto, neste horário de maior estresse, o genótipo Golden apresentou o valor de  $g_s$  duas vezes maior ( $0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que os demais ( $0,125 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Este fato mostrou que, no horário de 12:00 hs, os estômatos dos demais genótipos foram mais sensíveis aos fatores do ambiente, o que poderá estar relacionado a um maior valor do déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ( $DPV_{\text{folha-ar}}$ ) (Figura 10). Possivelmente, apesar de os valores máximos do FFF terem sido em torno de  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , a coloração verde-amarelada da folha do genótipo Golden pode ter contribuído para aumentar a reflectância deste órgão (Bauerle et al., 2004) e, conseqüentemente, a temperatura da folha deste genótipo não tenha se elevado muito, o que poderia ter contribuído para evitar o aumento dos valores do  $DPV_{\text{folha-ar}}$ . Em mamoeiro, valores elevados de  $DPV_{\text{folha-ar}}$  causam reduções em  $g_s$  e conseqüentemente em A (El-Sharkawy et al., 1985; Reis, 2003). Entretanto, neste presente trabalho, embora a taxa fotossintética líquida do genótipo Golden no horário de 12:00 hs, tenha sido maior que os demais genótipos, a diferença estatística para esta característica não foi significativa.

A depressão da fotossíntese ao meio dia, como visto para os genótipos de mamoeiro (Figura 9), com exceção do Golden, é um comportamento comum nas plantas, incluindo videira (Correia et al., 1995), *Lupinus albus* (Correia e Pereira, 1994), milho (Tardieu et al., 1992) e girassol (Tardieu et al., 1996). Já o comportamento encontrado para o genótipo Golden, não apresentando a depressão ao meio dia, também foi relatado para outras espécies como kiwi (Gucci et al., 1996), maçã (Jones, 1992) e trevo (Vadell et al., 1995).

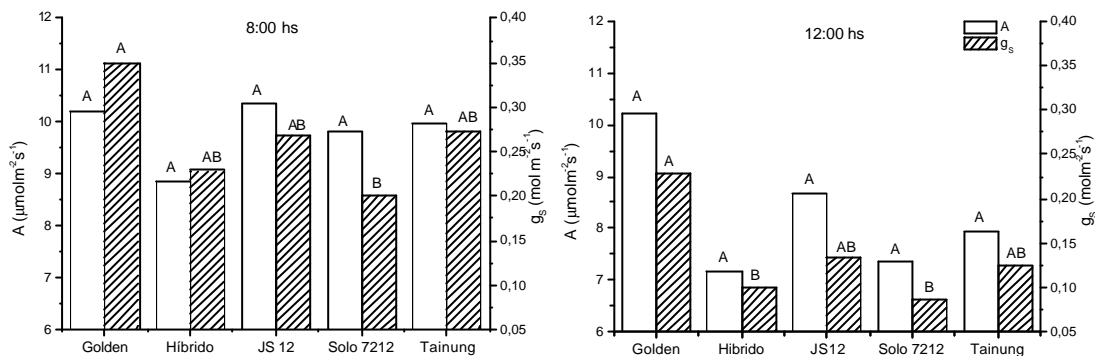


Figura 9 – Taxa fotossintética (A) e Condutância estomática ( $g_s$ ) de plantas de *Carica papaya* L.. Cada coluna representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Às 8:00 hs, não houve diferenças significativas entre os genótipos estudados relacionadas à transpiração (Figura 11A). Contudo, no horário de 12:00 hs, foi observada elevada taxa transpiratória para o genótipo Golden ( $7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Figura 11B). Esses altos valores de E do genótipo Golden no horário de 12:00 hs, estão relacionados aos valores elevados em  $g_s$ , resultado este que está de acordo com Reis (2003). A transpiração foliar está relacionada à redução da temperatura da folha (Nobel, 1991), com efeitos sobre a redução no  $DPV_{\text{folha-ar}}$  (Figuras 10A e 10B) (Postl et al., 1993). Nos dois horários, as respostas de E foram bem semelhantes às respostas de  $g_s$ , evidenciando uma forte relação entre as duas variáveis (Figuras 9AB e 11AB).

Nas horas mais quentes do dia, como exemplo ao meio 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 redução na pressão parcial de  $\text{CO}_2$  ( $pC_i$ ) no mesófilo, nos sítios de carboxilação da Rubisco (Maroco et al., 1997). Neste horário, essa ação do ambiente sobre os estômatos (aumento no  $DPV_{\text{folha-ar}}$ , 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).

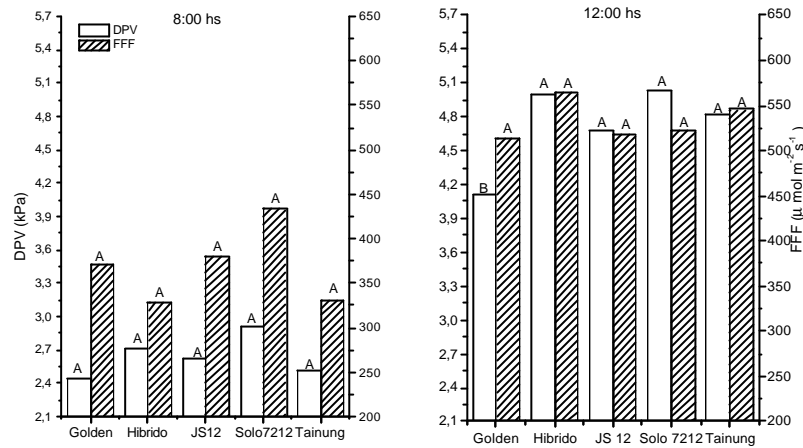


Figura 10 - DPV e FFF de plantas de *Carica papaya* L.. Cada coluna representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Schulze (1994) sugere que plantas com pouca sensibilidade dos estômatos ao DPV tenham uma alta condutividade hidráulica nas folhas o que poderia então compensar as perdas por evaporação no mesófilo foliar e prevenir a ocorrência de déficit hídrico localizado. Maroco et al. (1997) observaram que paredes celulares mais finas e maiores densidades vasculares podem levar a uma maior condutividade hidráulica das folhas. As paredes celulares mais espessas apresentam menor quantidade de conexões de plasmodesmos (transporte simplástico) e também maior quantidade de suberina, podendo reduzir a eficiência do transporte de água na folha e na raiz (Maroco et al., 1997).

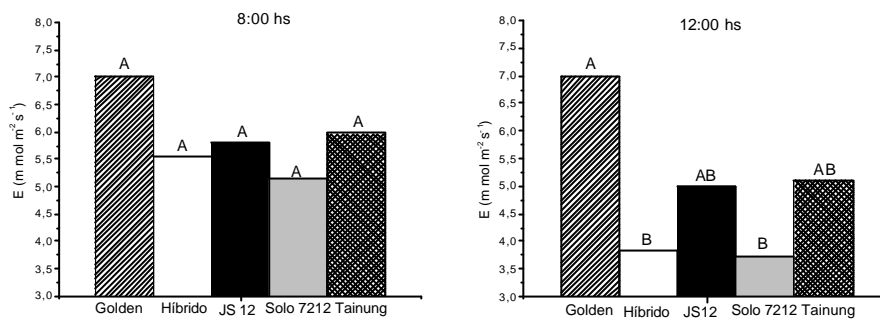


Figura 11 - Transpiração (E) em plantas de plantas de *Carica papaya*. Cada coluna representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Em ambos os horários, a eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) foi menor para o genótipo Golden (Figura 12). Tal resultado foi devido aos elevados valores de  $g_s$ , uma vez que não houve diferenças significativas nos valores de A (Figura 9). Essa menor eficiência do uso da água, devido aos altos valores de  $g_s$  também foi encontrada por Franks and Farquhar (1999) e Larcher (2000) em plantas herbáceas. Este resultado mostra que o genótipo Golden pode apresentar um maior consumo de água para uma mesma unidade de  $CO_2$  assimilado.

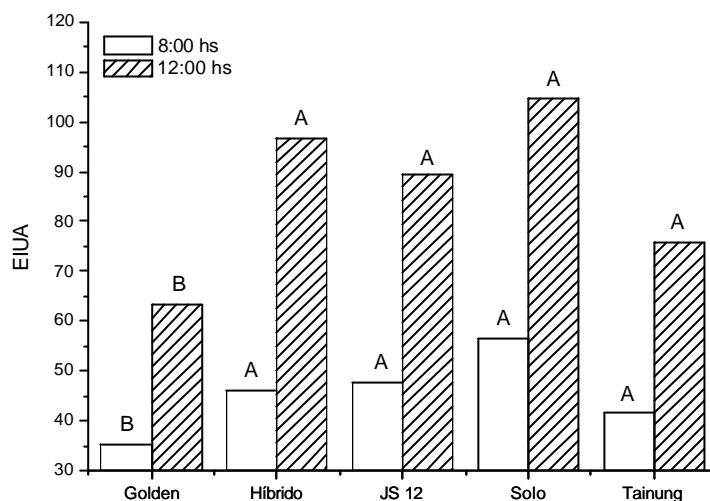


Figura 12 – Eficiência intrínseca no uso da água (EUA) de plantas de *Carica papaya* L.. Cada coluna representa a média de 18 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

A busca de comportamentos diferenciais entre genótipos, relacionada às respostas dos estômatos à ação dos fatores do ambiente, como o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar, pode ser de extrema importância no zoneamento agrícola e em programas de melhoramento genético da espécie. A característica coloração da folha do genótipo Golden pode ser importante em programas de melhoramento em regiões de elevadas temperaturas do ar, uma vez que A não foi afetada. Esta característica pode ser utilizada em cruzamentos, objetivando inseri-la em genótipos que apresentam menor redução da temperatura da folha, maior condutância estomática e maior taxa fotossintética líquida nos horários mais quentes do dia. Tal estratégia foi de grande importância em programas de melhoramento de trigo e algodão (Lu et al., 1998), podendo assim ser considerada em programas de melhoramento do mamoeiro, de forma a reduzir a depressão da fotossíntese ao meio dia.

O ganho de carbono diário foi maior nos genótipos Golden e Tainung (Figura 13). No caso do genótipo Golden, esse maior ganho de carbono pode ser explicado

pelos maiores valores de  $g_s$ , no horário mais quente do dia (12:00 hs). O genótipo Tainung apresentou maior valor de A às 10:00 hs, o que contribuiu para os maiores valores de ganho de carbono em relação ao genótipo JS12 (dados não-mostrados). Esta característica pode ser interessante como ferramenta a ser utilizada em programas de melhoramento do mamoeiro.

Esse controle estomático pode ser relevante quando se relaciona com a quantidade de carbono incorporado em um ciclo inteiro da cultura. Torna-se importante relatar que um maior ganho diário de carbono não necessariamente mostra que o genótipo Golden seja o mais produtivo em relação aos demais genótipos em peso e número de frutos, como ele realmente não é (Caliman Agrícola SA, comunicação pessoal). A produtividade final de uma planta é um processo complexo e, segundo Nelson (1988), a ausência de uma relação positiva entre taxa fotossintética instantânea da folha e a produtividade permitiu aos pesquisadores concluir que as diferenças genéticas na produtividade de uma determinada espécie estão determinadas por meio da partição de fotoassimilados entre os órgãos drenos.

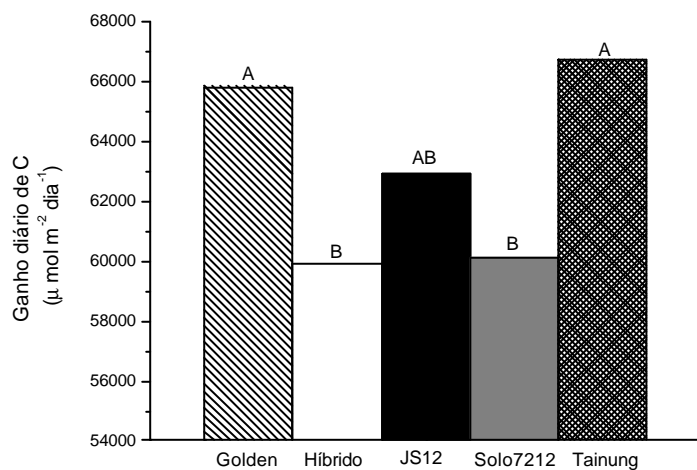


Figura 13 – Ganho diário de C em plantas de plantas de *Carica papaya* L.. Cada símbolo representa a média de 8 repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%).

Em sua maioria, a fluorescência da clorofila a é emitida pelo fotossistema II (PSII) e pelo Sistema Coletor de Luz do PSII (LHCII). Então, alterações na fluorescência podem mostrar a ausência ou presença de comprometimentos no processo fotossintético (Strasser et al., 2000).

A análise quantitativa da cinética da fluorescência foi introduzida por Strasser and Strasser (1995), baseado na teoria do fluxo de energia em biomembranas (Strasser et al., 2000). Esse fluxo de energia pode ser estabelecido como fluxo de energia absorvido pelo sistema antena do PSII (ABS), fluxo de energia usado para reduzir  $Q_a$  (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 essa análise foi dado o nome de *JIP-Test* e pode ser usado para explicar cada passo do fluxo de energia através do PSII até o centro de reação (RC) (ABS/RC, TR<sub>0</sub>/RC e DI<sub>0</sub>/RC), assim como o fluxo de energia por área transversal da amostra (CS) (ABS/CS<sub>0</sub>, TR<sub>0</sub>/CS<sub>0</sub>, ET<sub>0</sub>/CS<sub>0</sub> E DI<sub>0</sub>/CS<sub>0</sub>). Os indicadores propostos por Strasser e Strasser (1995) são inter-relacionados por probabilidades que definem a redução de  $Q_a$  pela energia absorvida (TR<sub>0</sub>/ABS) e o transporte de elétrons em relação à energia capaz de reduzir  $Q_a$  (ET<sub>0</sub>/TR<sub>0</sub>) (Force et al., 2003) e são apresentados na Figura 14.

Este *JIP-Test* é utilizado como um indicador da vitalidade do material vegetal analisado (Strasser et al., 2000). 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) (Force et al., 2003).

O número de fótons absorvidos por área de folha (ABS/CS<sub>0</sub>) não apresentou nenhuma diferença entre os genótipos em nenhum dos horários estudados (Figura 14). Este fato pode mostrar que, em relação aos demais genótipos, embora o genótipo Golden tenha apresentado uma menor quantidade de clorofilas totais por meio das avaliações feitas com o MPC (Figura 5), tal redução não causou alterações na absorção do FFF por unidade de seção transversal da amostra. O valor desta variável foi maior às 12:00 hs, pois neste horário ocorreu o maior valor do FFF (Figura 10B). A mesma situação aconteceu para a variável DI/RC, que está

relacionada à capacidade do material vegetal amostrado dissipar energia na forma de calor, fluorescência e transferência de energia para outros sistemas (Force et al., 2003) (Figura 14B). A maior energia dissipada pelo genótipo Golden às 12:00 hs mostra que uma menor energia foi utilizada por este genótipo no transporte de elétrons (atividade fotossintética ( $ET_0/CS_0$ ) e na redução de  $Q_a$  ( $TR/CS_0$ ) (Figura 14).

O rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $TR/ABS$ , sinônimo de  $F_v/F_m$ ) mostra que, apesar de o genótipo Golden apresentar menor valor desta variável, em relação aos demais, o valor desta variável ficou acima de 0,75. Segundo Bolhàr-Nordenkampt et al. (1989), os valores da relação  $F_v/F_m$  entre 0,75 a 0,85, ou seja, de 100 fótons que chega no PSII, 75 a 85 deles são usados para reduzir  $Q_a$ , mostram ótima eficiência do PSII.

Às 8:00 hs o genótipo Golden apresentou maior concentração de centro de reação ativo ( $RC/CS_0$ ) (Figura 14). Entretanto, às 12:00 hs não houve diferença nos valores desta variável, evidenciando nas condições de cultivo, os genótipos mantiveram os centros de reação ativos e funcionais.



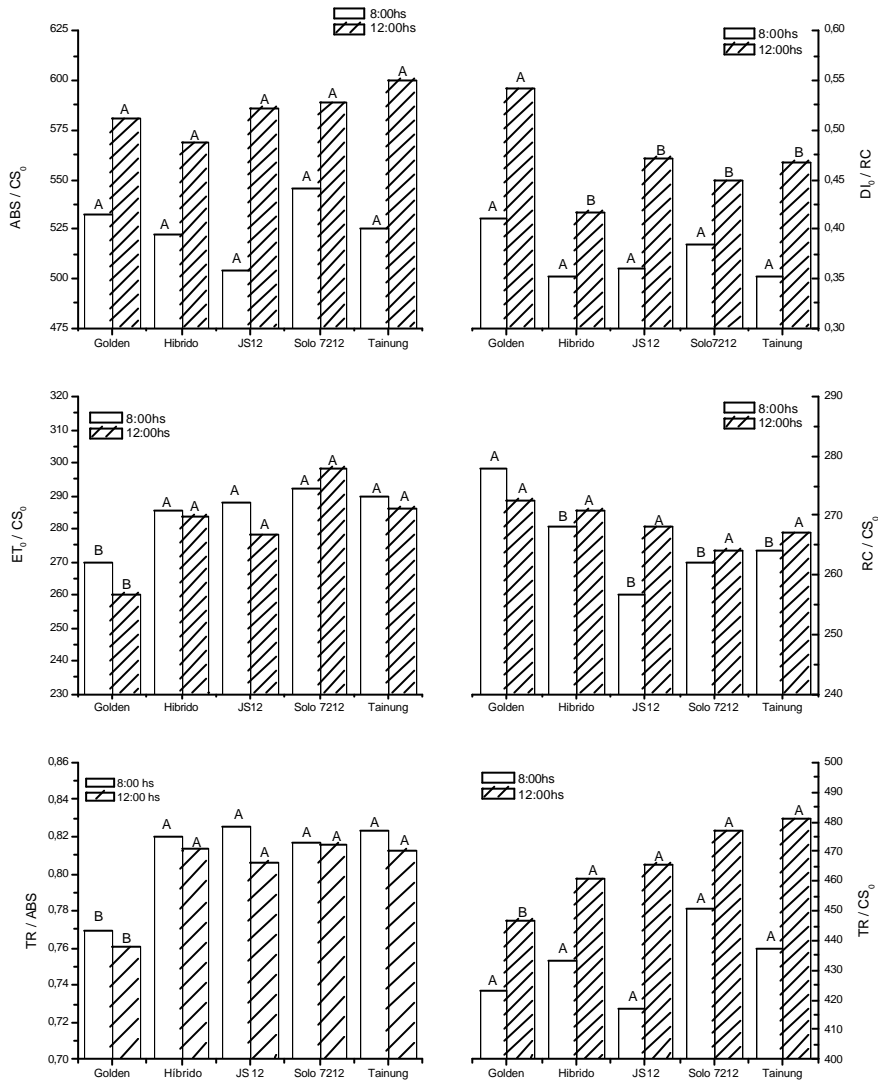


Figura 14 – ABS/CS<sub>0</sub>, DI/RC, ET/CS<sub>0</sub>, RC/CS<sub>0</sub>, TR/ABS e TR/CS<sub>0</sub> em plantas de *Carica papaya* L.. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Tukey 5%), em cada horário.

#### 1.1.5. RESUMO E CONCLUSÕES

Apesar de a importância econômica da cultura do mamoeiro e, especialmente, do potencial de crescimento como cultura de exportação, existe uma carência de informações referentes à escolha de cultivares e/ou híbridos com características agrônomicas e comerciais desejáveis. Estas últimas características estão relacionadas à demanda de comercialização nos mercados interno e externo (Cattaneo, 2001; Marin, 2001). A introdução do cultivo do mamoeiro na região Norte e Noroeste Fluminense é uma grande alternativa de diversificação agrícola, entretanto, torna-se necessário escolher variedades com melhor adaptação e, em adição, é importante compreender o desempenho do processo fotossintético em genótipos com potenciais de cultivo nesta região fluminense. Os estudos de caracterização genotípica associados a componentes fisiológicos ainda são restritos (Grierson e Covey, 1988), devido à complexidade das respostas das plantas frequentemente submetidas a estresses ambientais. Essas influências podem mascarar o potencial máximo do genótipo (Austin, 1989). Ao longo do crescimento da planta os fatores genéticos podem ser alterados pelas variações ambientais. Este

fato pode ser observado pelo declínio da taxa de trocas gasosas durante a tarde (comparada com as taxas matutinas quando as medidas são efetuadas sob mesma intensidade luminosa). Essas baixas taxas vêm sendo atribuídas à fotoinibição (Powles, 1984), à inibição do tipo “*feedback*” por meio da elevação dos teores de carboidratos na folha (Peet e Kramer, 1980), do estresse por alta temperatura (Perry et al., 1983), do estresse hídrico transiente (Sharkey, 1984) e do fechamento estomático devido ao aumento do déficit de pressão de vapor (DPV) (Pettigrew et al., 1990). Os genótipos que são capazes de manter a fotossíntese durante este período podem fornecer mais fotoassimilados para o crescimento e desenvolvimento. Portanto, tentar compreender como os fatores do ambiente controlam o processo fotossintético em diferentes genótipos de mamoeiro, pode ser importante para encontrar possíveis diferenças genótípicas e, desta maneira, utilizá-las em melhoramento genético da espécie.

Com base nessa necessidade, o trabalho teve como objetivo estudar as trocas gasosas e a dissipação de energia no fotossistema II (PSII) em cinco genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.), a fim de fornecer informações avançadas sobre possíveis respostas diferenciais entre genótipos para zoneamento agrícola e futuros programas de melhoramento genético desta espécie. Para tanto, foi realizado um experimento sob estrutura telada, com 50% de interceptação de fluxo de fótons fotossintéticos (FFF), no Campus da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, em Campos dos Goytacazes (41°15' O, 21°27' S). Durante o experimento, a umidade relativa média foi de  $84 \pm 13,17\%$  e a temperatura média foi de  $25 \pm 3,17$  °C. O Fluxo de Fótons Fotossintéticos médios nos horários de 8:00 às 17:00 hs foi de  $119 \pm 117,18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As plantas cresceram em vasos brancos de polietileno de 6 L contendo solo 1:2:1 (solo: areia: esterco) como substrato, onde a umidade foi mantida na capacidade de campo.

No período estudado (84 dias após a semeadura, DAS), apesar de apresentar o maior tamanho da fonte avaliada por meio da maior razão de área foliar (RAF), em relação aos demais genótipos, o genótipo Golden apresentou o menor crescimento da parte aérea e do sistema radicular, a menor altura, o menor diâmetro do tronco, a menor massa foliar específica, a menor eficiência no transporte de elétrons por unidade de seção transversal da amostra e se mostrou com menor

capacidade de sintetizar clorofilas totais. Entretanto, no período de 35 a 48 DAS e no horário de 12:00 hs, este genótipo apresentou uma maior condutância estomática, causada por meio de um reduzido déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar, o que proporcionou uma maior transpiração e maior eficiência intrínseca no uso da água. Embora o genótipo Golden tenha apresentado comprometimentos nas características citadas acima, tal eficiência nas trocas gasosas, relacionadas ao vapor de água, poderá ser uma característica importante a ser inserida em programas de melhoramento e em zoneamento agrícola da espécie. Esta eficiência nas trocas de vapor de água é obtida por meio da otimização na refrigeração foliar, e esta refrigeração provoca melhorias na capacidade de suportar estresse por altas temperaturas do ar e por elevados fluxos de fótons fotossintéticos (FFF). Estas altas temperaturas e FFF são características das principais regiões produtoras de mamoeiro no Brasil.

Embora o genótipo Golden tenha apresentado melhor capacidade nas trocas gasosas instantâneas ao meio dia, em relação aos demais, a redução nos valores do medidor portátil de clorofila em escala decrescente pode sugerir que este genótipo apresente menor longevidade foliar.

Não houve variabilidade nas taxas fotossintéticas nos materiais estudados, o que pode sugerir que as diferenças de produtividade entre os genótipos observados em cultivos comerciais estariam mais relacionadas à partição de fotoassimilados entre os diferentes órgãos da planta.

Exceto o Golden, todos os demais genótipos apresentaram depressão da fotossíntese ao meio dia, o que mostra que, nos genótipos estudados, a assimilação fotossintética do carbono parece não estar relacionada às características de crescimento e produção, uma vez que o Golden é o que apresenta menor produtividade quando plantado em escala comercial.

#### 1.1.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anilkumar, T.V., Salimath, P.M., Parameshwarappa, R., Chetti, MB., Patil, S.S., Alagawadi, A.R., Patil, S.J. (1993). Genetic diversity on the basis of photosynthetic and yield related traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Indian Journal of genetic* 53: 279-286.
- Anuário Brasileiro da Fruticultura. Brasília. (2002). *Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*, 176p.
- Austin, R.B. (1989). Genetic variation in photosynthesis. *Journal of Agricultural Science* 112: 287-294.
- Bai, Y., Kelly, J.F. (1999). A study of photosynthetic activities of eight Asparagus genotypes under field conditions. *Journal American Society of Horticultural Science* 124 (1): 61-66.
- Barnes, D.K., Pearce, R.B., Carlson, G.E., Hart, R.H., Hanson, C.H. (1969). Specific leaf weight differences in alfalfa associated with variety and plant age. *Crop Science* 9: 421-423.
- Bauerle, W.L., Weston, D.J., Bowdena, J.D., Dudley, J.B. and Toler, J.E. (2004). Leaf absorbance of photosynthetically active radiation in relation to chlorophyll meter estimates among woody plant species. *Scientia Horticulturae* 101 169–178
- [Bjorkman, O., Demmig, B. \(1987\). Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. \*Planta\* 170: 489-504.](#)
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Long, S.P., Baker, N.R., Öquist, G., Schreiber, 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.
- [Borém, A. \(2001\). \*Melhoramento de Plantas\*. Viçosa: UFV, 547p.](#)
- Bruckner, C. H., (2002). *Melhoramento de Fruteiras Tropicais*. Viçosa: UFV. 422p.

- 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, 166p.
- 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 genótipos de Carica papaya L.* Tese (Mestrado em Produção Vegetal) – Campos – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 47p.
- Cattaneo, L.F. (2001). *Avaliação da divergência genética e análise de gerações em mamoeiros (Carica papaya)*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 95p.
- 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.
- Correia MJ, Pereira JS, Chaves MM, Rodrigues ML, Pacheco, CA. (1995). ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* L. plants. *Plant Cell, and Environment* 18, 511–21.
- Correia, M.J., Pereira, J.S. (1994). Abscisic acid in apoplastic sap can account for the restriction in leaf conductance of white lupins during moderate soil drying and after rewatering. *Plant and Cell Environment* 17: 845-852.
- Costa, A. de F. S. da., Costa, A. N. da., Santos, F. A. M. dos., Barreto, F. C., Zuffo, V. J. (2003). Plantio, formação e manejo da cultura. *In: A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção*. Costa, A. de F. S. da., Martins, D. dos Santos (Ed.). Vitória: Incaper part 6, p.127-159.
- Cruz, J.L., Coelho, E.F., Pelacani, C.R., Coelho filho, M.A., Dias, A.T., dos Santos, M.T. (2004). Crescimento e partição de matéria seca e de carbono no mamoeiro em resposta à nutrição nitrogenada. *Bragantia* 63.(3):.351-361.
- Dornhoff, G.M., Shibles, R.M. (1970). Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. *Crop Science* 10: 42-45.
- EI – 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.
- Elmore, C.D. (1980). The paradox of no correlation between leaf photosynthetic rates and crop yields, p. 155-167. *In: Predicting photosynthesis for ecosystem models*. J.D. Hesketh and J.W. Jones (eds).. vol.2. CRC Press. Boca Raton, Fla.
- Evans, G.C. (1972). *The quantitative analysis of Plant Growth*. Oxford: Blackwell Scientific publications.
- Fachinello, J.C., Hoffmann, A., Nachtigal, J. C., Kersten, E., Fontes, G. de R. L. (1995). *Propagação de plantas frutíferas de clima temperado*. 2.ed. Pelotas: UFPel,. 179p.
- Falconer, D.S. (1981) *Introdução à genética quantitativa*. Trad. Silva, M.A. e Silva, J.C., Viçosa, MG: UFV, Imprensa Universitária., 279p.
- Force, L., Critchley, C., van Rensen, J.J.S. (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 C<sub>3</sub> plants. *Plant Cell and Environment* 22: 1337-1349.
- González, A., Lynch, J., Tohme, J.M., Beebe, S.E., Macchiavelli, R.E. (1995). Characters related to leaf photosynthesis in wild populations and landraces in common bean. *Crop Science* 35: 1468-1476.
- Grierson, D., Covey, S.N. (1988). *Plant Molecular Biology: tertiary level biology*. Chapman & Hall, New York, 233p.

- Gucci R, Massai R, Xiloyannis C, Flore J. (1996). The effect of drought and vapour pressure deficit on gas exchange of young kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) vines. *Annals of Botany* 77: 605–13.
- Hancock, J.F., Flore, J.A., Galletta, G.J. (1989). Gas exchange properties of strawberry species and their hybrids. *Scientia Horticulturae* 40: 139-144.
- Heichel, G.H., Musgrave, R.B. (1969). Varietal differences in net photosynthesis of *Zea mays* L. *Crop Science* 9: 483-486.
- Horton, P. (2000). Prospects for Crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture. *Journal of Experimental Botany* 51: 475–485
- Jones HG. (1992). *Plants and microclimate, a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press. 428p.
- Joshi, A.K. (1997). Genetic factors affecting photosynthesis. In: *Handbook of photosynthesis*. Pessaraki, M. (ed.). Marcel Dekker, Inc., p. 751-767.
- Larcher, W. (2000). *Ecofisiologia Vegetal*. Ed. RiMa Artes e Textos. p.531.
- Lawlor, D.W. (1995) Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany* 46: 1449-1461.
- Lu Z., Radin, J.W., Turcotte, E.I., Perey, R., Zeiger, E. (1994). High yields in advanced lines of Pima cotton are associated with higher stomatal conductance, reduced leaf area and lower leaf temperature. *Physiologia Plantarum* 92: 266–272.
- Magalhães, A.C.N. (1979). *Análise quantitativa do crescimento*. FERRI, M.G. (Coord.). *Fisiologia Vegetal*. São Paulo: EPU, v.1, 362p.
- Mahon, J.D., Hobbs, L.A. (1981). Selection of peas for photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange rate under field conditions. *Crop Science* 21: 616-621.
- Marin, S.L.D. (2001). *Melhoramento genético do mamoeiro (Carica papaya L.): Habilidade combinatória de genótipos dos grupos 'Solo' e 'Formosa'*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense.
- Marler, T., George, A.P., Nisser, R.J., Andersen, P.C. (1994). Miscellaneous tropical fruits. In: *Handbook of environmental physiology of fruit crops*. CRC Press, Boca Raton, pp.199-224.
- Maroco, J.P., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1997). Stomatal responses to leaf-to-air vapour pressure deficit in sahelian species. *Australian Journal of Plant Physiology* 24: 381-387.
- Mohammed, G.D., Binder, W.D., Gillies, L. (1995). Chlorophyll fluorescence: A review of its Practical forestry applications, instrumentation. *Scand. J. For. Res.* 10: 383-410.
- 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., Schlichting, C.D. (1997). Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical Piper (*Piperaceae*) species. *American Journal of Botany* 84 (11): 1542-1552.
- Pearce, R.B., Carlson, G.E., Barnes, D.K., Hart, R.H., Hanson, C.H. (1969). Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa. *Crop Science* 9: 423–426.
- Pereira, M.G. (2003). Melhoramento Genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.): Desenvolvimento e recomendação de híbridos. *Revista Seahotes* 1: 61-65.
- Perry, S.W., Krieg, D.R., Hutmacher, R.B. (1983). Photosynthetic rate control in cotton. I. Photorespiration. *Plant Physiology* 73: 662-665.
- Pettigrew, W.T., Meredith Jr., W.R. (1994). Leaf gas exchange parameters vary among cotton genotypes. *Crop Science* 34: 700-705.
- Pettigrew, W.T. e Turley, R.B. (1998). Variation in photosynthetic components among photosynthetically diverse cotton genotypes. *Photosynthesis Research* 56: 15-25.
- Pettigrew, W.T., Hesketh, J.D., Peters, D.B. e Wooley, J.T. (1990). A vapor pressure deficit effect on crop canopy photosynthesis. *Photosynthesis Research* 24: 27-34.

- Poorter H, Van der Werf A (1998). Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. *In: Inherent variation in plant growth, Physiological mechanisms and Ecological Consequences*. Lambers H, Poorter H, van Vuuren M (eds). Backhuys, Leiden, pp 309–336
- Ramalho, M.A.P., Santos, J.B. dos, Zimmermann, M..J. de O. (1993). *Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro*. Goiânia: UFG, 271p.
- Reis, F.O. (2003). *Trocas gasosas, eficiência fotoquímica e fluxo de seiva xilemática em mamoeiro do grupo 'Formosa' cultivado em condições de campo na região norte fluminense*. Tese (Mestrado em Produção Vegetal) – Campos – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 59p.
- Rentsch, D.R., Frommer, W.B. (1996). Molecular approaches towards na understanding of loading and unloading of assimilates in higher plants. *Journal of experimental Botany* 47: 1199-1204.
- Schaffer, B., Andersen, P.C. (1994). *Handbook of environmental physiology of fruit crops*. CRC Press, Boca Raton, 310p.
- Schulze, E.-D. (1994). The regulation of plant transpiration: interactions of feedforward, feedback and futile cycles. *In: 'Flux control in biological systems: From enzymes to populations and Ecosystems'*. (Ed. E.-D. Schulze). Academic Press. pp.203-235.
- Singels, A., Donaldson, R.A., Smit, M.A. (2005). Improving biomass production and partitioning in sugarcane: theory and practice. *Field Crops Research* 92: 291–303.
- Sookmark, S., Tai, E.A. (1975). Vegetative propagation of papaya by budding. *Acta Horticulturae*. Trinidad e Tobago, n. 49, p.85-90.
- Storey, W.B. (1953). Genetics of the papaya. *Journal Hereditary* 44:70-78.
- Strasser, B.J., Strasser, R. J. (1995). Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP- Test. *In: Photosynthesis: from light to biosphere*. Mathis, P (ed). The Netherlands: Kluwer academic publishers, vol. V, p.977 – 980.
- 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: pp. 445-483.
- Tardieu F, Lafarge T, Simonneau Th. (1996). Stomata I control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of observed correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell and Environment* 19: 75–84.
- Tardieu F, Zhang J, Davies WJ. (1992). What information is conveyed by an ABA signal from maize roots in drying field soil? *Plant, Cell and Environment* 15, 185–91
- Tardieu, F., Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49: 419-432.
- 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*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 14(3): 203-210.
- Trindade, A. V., Oliveira, J. R. P. (1999). Propagação e plantio. *In: O cultivo do mamão*. Sanches, N. F., Dantas, J.L.L. (Coords.). Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura.. p.17-26 (Circular técnico, 34).
- Vadell, J., Cabot, C., Medrano, H. (1995). Diurnal time-course of leaf gas exchange rates and related characters in drought- acclimated and irrigated *Trifolium subterraneum*. *Australian Journal of Plant Physiology* 22, 461–9.
- Vietor, D.M., Musgrave, R.B. (1979). Photosynthetic selection of *Zea mays* L. II. The relationship between CO<sub>2</sub> exchange and dry matter accumulation of two híbrids. *Crop Science* 19: 70-75.



- Villar, R., Maranon, T., Quero, J.L., Panadero, P., Arenas, F., Lambers, H. (2005) Variation in relative growth rate of 20 *Aegilops* species (*Poaceae*) in the field: The importance of net assimilation rate or specific leaf area depends on the time scale. *Plant and Soil* 272: 11–27.
- Watanabe, N., Kobayashi, S., Furuta, Y. (1997). Effect of genome and ploidy on photosynthesis of wheat. *Euphytica* 73: 191-198.
- Wiebold, W.J., Shibbles, R., Green, D.E. (1981). Selection of apparent photosynthesis and related leaf traits in early generations of soybeans. *Crop Science* 21: 969-973.
- Yin, X., Kropff, M.J., Stam, P. (1999). The role of ecophysiological models in QTL analysis: the example of specific leaf area in barley. *Heredity* 82:415–421.
- Zelitch, I. (1982). The close relationship between net photosynthesis and crop yield. *BioScience* 32: 796-802.

## 1.2. RESPOSTA DO METABOLISMO FOTOSSINTÉTICO AO ESTRESSE HÍDRICO EM DOIS GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.)

### 1.2.1. INTRODUÇÃO

O déficit hídrico constitui umas das maiores limitações à produtividade vegetal e, desta maneira, ao rendimento das culturas de interesse agrônomo. A compreensão dos mecanismos de tolerância das plantas à falta de água é fundamental para uma seleção criteriosa de genótipos tolerantes a esta limitação ambiental, de forma a promover em regiões que apresentam estresse hídrico a exploração economicamente viável e a obtenção de produtos alimentares com características de qualidade e segurança para o consumidor (Evans, 1998).

Devido ao cenário de mudança climática global, o qual pode causar um aumento da escassez de água; a irrigação e o uso racional desta, ou ainda, o uso de genótipos tolerantes ao déficit hídrico vêm sendo indicados como importantes objetos de pesquisa no mundo (Chaves e Oliveira, 2004).

As respostas das plantas ao déficit hídrico são complexas e envolvem mudanças adaptativas e/ou efeitos deletérios (Chaves et al., 2002). No campo, essas respostas podem ser maiores ou menores de acordo com a superposição de outros

estresses como temperatura, luz, entre outros. As estratégias das plantas para superar o estresse hídrico, normalmente envolvem uma ação complexa relacionada à sensibilidade e à tolerância a outros estresses, o que pode variar entre os genótipos (Chaves et al., 2002). As respostas à deficiência hídrica envolvem uma complexa interação de processos bioquímicos como síntese e acúmulo de solutos osmoticamente ativos (Delauney e Verma, 1993), composição protéica (quantidades e proporções das enzimas) (Riccardi et al., 1998; Deleu et al., 1999) e alterações nas células, órgãos e na estrutura da planta como um todo (Kramer e Boyer, 1995).

O estresse hídrico pode ocorrer como consequência de uma diminuição sazonal da disponibilidade de água no solo, ou ainda pelas variações de demanda transpiratória ao longo do dia. A intensidade e a duração desses estresses determinam os efeitos produzidos pela seca (Chaves e Oliveira, 2004). Quando o estresse é imposto lentamente, as plantas podem desencadear mecanismos para escapar à desidratação, o que pode levar até à redução do ciclo de vida. No caso de desidratação rápida, o estresse oxidativo desenvolvido como efeito secundário é muito danoso ao processo fotossintético (Ort, 2001). A capacidade de dissipação de energia (Flexas et al., 2002) e a proteção metabólica (induzida ou constitutiva) contra as espécies reativas de oxigênio são frequentemente a chave do sucesso das plantas contra o estresse (Foyer e Noctor, 2003).

A diminuição da turgescência e o fechamento estomático são considerados os efeitos iniciais do déficit hídrico. A taxa fotossintética é comprometida principalmente pela redução da condutância estomática. Nesta condição, a absorção total de carbono é ainda reduzida devido a concomitante ou prévia redução no crescimento (Chaves e Oliveira, 2004). A redução do crescimento vem sugerindo um mecanismo de adaptação de plantas que sobrevivem ao estresse hídrico. Este fato pode ser justificado por meio de uma melhor distribuição de assimilados e energia. Os fotoassimilados que seriam utilizados para o crescimento da parte aérea, serão desviados para a síntese de moléculas protetoras utilizadas em mecanismos de superação do estresse imposto (Zhu, 2002) e/ou na manutenção do crescimento radicular, que permite aumentar a absorção de água (Chaves et al., 2003).

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro vem desenvolvendo um programa de melhoramento genético do mamoeiro, desde 1996,

com o objetivo de desenvolver genótipos superiores, capazes de contribuir expressivamente com o agronegócio do mamão, a fim de atender às exigências do mercado nacional e internacional (Pereira, 2003). Os resultados obtidos já permitiram em 2002, o registro de nove híbridos de mamão junto ao Ministério da agricultura (Pereira, 2003). Porém, pouco se conhece sobre o processo fotossintético e como os fatores do ambiente como água, temperatura e luz afetam a fotossíntese destes novos genótipos.

O objetivo deste trabalho foi o de estudar os efeitos da limitação de água do substrato sobre o estado hídrico, processos de utilização e dissipação de energia, estado nutricional de nitrogênio (N) e medidas biométricas em folhas de dois genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.).

### 1.2.2. REVISÃO DE LITERATURA

A função da água em processos de crescimento, desenvolvimento e metabolismo das plantas, têm recebido considerável atenção nos últimos anos, devido à escassez de chuvas e ao aumento de temperatura do planeta. A deficiência hídrica é talvez a limitação mais comum para o crescimento das plantas, constituindo a maior pressão seletiva na evolução das plantas. Assim, a capacidade para superar situações de déficit hídrico é determinante na distribuição natural de plantas e na produtividade dos cultivos (Larcher, 2000).

A primeira e mais sensível resposta ao déficit hídrico é a diminuição da turgescência e, associada a esse evento, a diminuição do processo de crescimento, com significativa limitação do metabolismo das proteínas e dos aminoácidos. Nas plantas, um reduzido potencial hídrico do solo pode resultar em grandes mudanças, como a inibição do crescimento de ramos e por vezes de raízes, a diminuição da condutância estomática, limitação da fotossíntese, estímulo à produção de solutos, mudanças nas concentrações e nas atividades de vários fitormônios e mudanças na expressão gênica e nos padrões de desenvolvimento (Taiz e Zeiger, 2002).

A morte de raízes finas é uma resposta direta a exposição a solos com baixo potencial hídrico, podendo ser importante na adaptação das plantas ao déficit hídrico (Eissenstat, 1997). Espeleta e Eissenstat (1998) encontraram baixas taxas de mortalidade de raízes finas em plântulas de citrus, indicando uma certa tolerância a desidratação do solo. Essa tolerância varia de espécie para espécie. Plantas de milho (Taylor e Keppeler, 1973) e de trigo (Meyer et al., 1990) apresentaram certa tolerância à seca, enquanto plantas de algodão (Keppeler et al., 1973) e de soja (Huck et al., 1987) apresentaram-se sensíveis à seca.

A adaptação fotossintética à seca tem sido visualizada como a expressão de características genóticas que permitem a sobrevivência às pressões do meio ambiente encontrada durante o decurso da evolução vegetal. Observa-se com frequência que plantas mais tolerantes ao estresse são menos produtivas, pois os mecanismos de sobrevivência são frequentemente contrários aos da produtividade. No campo, o estresse hídrico, o estresse luminoso e o estresse por temperatura estão altamente relacionados, sendo importante estudar as relações entre eles (Larcher, 2000).

Em relação à absorção e à utilização da luz visível, o aparato fotossintético da planta desenvolveu adaptações que permitem a otimização da maquinaria fotossintética. Entretanto, sob deficiência hídrica, se a radiação for excessiva, introduz uma quantidade de energia fotoquímica na folha maior que a capacidade de utilização dessa energia para a fotossíntese, sobrecarregando os processos fotossintéticos e, finalmente, resultando não só em uma baixa utilização quântica, mas também, em um baixo rendimento fotoassimilatório (fotoinibição). Sob forte radiação, compostos danosos ao metabolismo contendo oxigênio são acumulados, podendo destruir os pigmentos nos cloroplastos e membranas lipídicas (Taiz e Zeiger, 2002).

Segundo Havaux et al. (1988) as elevadas temperaturas estão sempre em associação ao estresse hídrico, uma vez que sobre limitação de água na planta, os estômatos se fecham diminuindo a transpiração e, conseqüentemente, aumentando a temperatura foliar. As temperaturas altas causam alterações reversíveis no estado físico-químico das biomembranas e na conformação das moléculas de proteína. As membranas dos tilacóides são particularmente sensíveis ao calor e, portanto, os

distúrbios na fotossíntese são as primeiras indicações do estado de estresse devido ao calor. Primeiro, o fotossistema II é inibido e, posteriormente, ocorre a perda do equilíbrio do metabolismo do carbono. Como resultado do dano nos cloroplastos, a taxa fotossintética é reduzida e, eventualmente, essa situação pode resultar na morte da célula (Demming-Adams et al., 1996).

É sabido que o estresse hídrico afeta a fotossíntese da planta devido aos efeitos estomáticos e não-estomáticos. O efeito estomático seria o evento primário, o que levaria a uma menor disponibilidade de CO<sub>2</sub> nos espaços intercelulares, reduzindo a assimilação de CO<sub>2</sub> nos cloroplastos (Faria et al., 1996; He e Lee, 2001). Já os efeitos não-estomáticos estão relacionados às perturbações nos processos fotoquímicos (redução no transporte de elétrons, reduzindo a formação de ATP e NADPH) e nos processos bioquímicos (redução na eficiência carboxilativa e/ou na quantidade e atividade da Rubisco e de outras enzimas do metabolismo fotossintético) (Wise et al., 1991; Kanechi et al., 1996; Lu e Zhang, 1999).

Em mamoeiro, foram feitos alguns estudos sobre a ação do déficit hídrico nas trocas gasosas e nas relações hídricas (Clemente e Marler, 1996; Marler e Mickelbart, 1998; Chiquieri et al., 2004; Reis et al., 2004; Gomes et al., 2004). Nesses trabalhos foram observadas uma rápida queda da condutância estomática (g<sub>s</sub>) quando as plantas de mamoeiro foram submetidas ao déficit hídrico. Além disso, Marler et al. (1994) e Gomes et al. (2004) observaram ainda que o mamoeiro não apresentou redução no teor relativo de água, indicando uma manutenção do status hídrico da folha nessas condições.

#### 1.2.2.1. Efeitos estomáticos

O estresse hídrico causa o fechamento estomático o que reduz a perda de água pela planta (Chaves, 1991; Lawlor, 1995). Como consequência, a difusão do CO<sub>2</sub> no interior da folha é restringida (Farquhar and Sharkey, 1982). No sítio de carboxilação da Rubisco, a diminuição da concentração interna deste gás resulta na limitação da fotossíntese (Cornic et al., 2000).

Os estômatos têm uma importante função de atuar no controle térmico da folha. Em condições de transpiração e em relação à temperatura do ar, a

temperatura da folha pode ser diminuída em até 8°C (Wilkinson, 2004). A abertura e o fechamento estomático têm uma função importante na determinação da eficiência do uso da água (EUA) (Nobel, 1991), que traduz o balanço entre o carbono assimilado e a água consumida. Um eficiente fechamento estomático permite que as plantas não diminuam demasiado o potencial hídrico sob estresse hídrico (Schaffer e Andersen, 1994). Este mecanismo é observado em genótipos mais adaptados à limitação de água no solo (Chaves, 1991). Vale salientar que as características dos estômatos, tais como a morfologia, o tamanho e a distribuição apresentam grandes diferenças entre as espécies. Sob condições de estresse hídrico, o controle da abertura estomática é mais importante do que o tamanho e o número de estômatos (Chaves, 1991).

Faria et al. (1998), trabalhando com 4 espécies de árvores submetidas ao estresse hídrico observaram que em condição de limitação da disponibilidade de CO<sub>2</sub>, imposta pelo fechamento estomático, a redução na eficiência do PSII pode ser considerada um ajuste regulatório do processo fotossintético. Alguns autores sugerem que a resistência à seca esteja associada ao fechamento estomático que ocorre à medida que o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar aumenta, reduzindo assim o efeito da alta demanda evaporativa do ar na eficiência do uso da água (Maroco et al., 1997, 2000, 2002; Osório et al., 1998).

O aumento do teor de ABA nas plantas, principalmente nas raízes, está relacionado ao teor de água no solo. Assim, quando as plantas estão submetidas a um período de deficiência hídrica no solo, ocorre um aumento na biossíntese de ABA nas raízes (Zhang e Davies, 1990). Em algumas plantas, este fitormônio é transportado para a parte aérea, via xilema, promovendo o fechamento estomático, antes mesmo que ocorra qualquer efeito sobre o potencial hídrico da folha (Davies e Zhang, 1991). Uma relação entre a condutância estomática e o potencial hídrico do solo e/ou concentração de ABA no xilema, sem afetar a turgescência da folha, foi observada em várias espécies (Davies e Zhang, 1991; Davies et al., 1994; Correia et al., 1995). Este fato sugere que nestas espécies, o primeiro estímulo ao fechamento dos estômatos não é de natureza hidráulica. Davies et al. (1990) relataram que nem sempre as condições hídricas da planta desempenham uma função central na



regulação das respostas à seca, ou seja, o termo deficiência hídrica não está limitado a situações em que somente as relações hídricas são modificadas.

A partir dos vasos terminais do xilema até a epiderme, o transporte via apoplasto do ABA é influenciado, dentre outros fatores, pelo pH, pela biossíntese e pelo metabolismo deste fitomônio. O ABA é distribuído aos compartimentos celulares das folhas através da difusão pela membrana por meio de gradientes de pH. O ABA atravessa as membranas na forma protonada (ABAH) e nos compartimentos alcalinos (citossol ou estroma do cloroplasto), ele dissocia-se no ânion ABA<sup>-</sup>. Na regulação do movimento estomático, o primeiro sítio de ação do ABA é a membrana externa da célula-guarda. Em condições de estresse hídrico, o pH do apoplasto e a capacidade de troca do ânion (ABA<sup>-</sup>) são aumentados, favorecendo o rápido acúmulo de ABA na célula guarda (Hartung et al., 1990).

A exposição das plantas a estresses ambientais (deficiência hídrica, salinidade e temperaturas extremas) pode reduzir a capacidade de assimilação de CO<sub>2</sub> e induzir o acúmulo de ABA (Popova et al., 1996). Como o estômato controla a difusão de CO<sub>2</sub> e de vapor de água, as respostas dos estômatos à deficiência hídrica são fundamentais no controle da eficiência de assimilação de CO<sub>2</sub> e da economia de água (Gomes et al., 1997).

#### 1.2.2.2. Efeitos não-estomáticos

Além do fechamento dos estômatos, um outro efeito do estresse hídrico é a inibição direta dos processos bioquímicos e fotoquímicos pela alteração das condições iônicas e/ou osmóticas. Estas alterações afetam, por exemplo, a atividade da Rubisco (Lawlor, 1995) e da ATP sintase (Tezara et al., 1999). A deficiência de CO<sub>2</sub>, ATP ou RuBP, assim como a inibição da Rubisco, pode comprometer o Ciclo de Calvin e o acúmulo do primeiro aceptor dos elétrons fotossintéticos, o NADPH (Haupt-Herting e Fock, 2000).

Se concomitantemente ocorrerem condições de alta irradiância, haverá uma sobrecarga energética nos componentes antena e de transporte de elétrons, que assim não conseguem canalizar a energia para processos bioquímicos, o que poderá provocar danos no aparato fotossintético (Haupt-Herting e Fock, 2000). Desta

maneira, o excesso de energia necessita ser dissipado em vias alternativas, para evitar o estresse oxidativo. Uma possibilidade é a emissão dessa energia na forma de calor (Krause e Weiss, 1991) que está relacionada à diminuição da atividade do PSII (Horton et al., 1996; Faria et al., 1998) e ao uso de aceptores alternativos de elétrons, além do CO<sub>2</sub> como o oxigênio reduzido diretamente na reação de Mehler ou indiretamente na fotorrespiração, onde o O<sub>2</sub> é usado na reação oxigenase da Rubisco e pela glicolato oxidase (Park et al., 1996).

À medida que a deficiência hídrica aumenta, Tezara et al. (1999) relataram que a síntese de ATP e o Ciclo de Calvin foram inibidas concomitantemente. Ainda, a taxa fotossintética também é dependente da síntese de RuBP, que tem sua quantidade diminuída em situações de deficiência hídrica devido, principalmente, ao baixo suprimento de ATP e/ou NADPH do Ciclo de Calvin, ou devido a menor taxa de *turnover* causada pela baixa atividade da Rubisco (Lawlor, 2002).

A síntese de RuBP depende do suprimento de substratos para as reações catalisadas pela fosforibulocinase (PRK), a Ribose 5-fosfato do Ciclo de Calvin e ATP. O NADPH é consumido na reação de redução da 1,3 bisfosfato derivado do 3-fosfoglicerato (3PGA). Se o NADPH for limitante, em teor relativo de água (TRA) baixo, então levará a uma redução no 3PGA e na ribose 5-fosfato. O suprimento inadequado de ATP leva a redução na capacidade do Ciclo de Calvin de regenerar a RuBP pela PRK, e então o 3PGA poderia aumentar e a RuBP diminuir (Lawlor, 2002).

A ATP sintase é composta por 2 fatores de acoplamento (CF), o CF<sub>0</sub> ligado ao CF<sub>1</sub>. O CF<sub>0</sub> fica embebido na membrana dos tilacóides, enquanto o CF<sub>1</sub>, se projeta para dentro do estroma dos cloroplastos (Tezara et al., 1999). Ainda, segundo esses autores, o ATP é sintetizado por uma rotação física desses componentes que alteram a conformação dos sítios ativos das enzimas, dirigidos pelo complexo, como consequência da  $\Delta$ pH entre o lúmen dos tilacóides e o estroma. Tezara et al. (1999) relataram que a síntese de ATP é uma das maiores limitações da fotossíntese em TRA baixos, devido à inibição da fotofosforilação pelo fator de acoplamento (CF) no cloroplasto. Isso acontece principalmente, por uma diminuição na quantidade do fator CF<sub>1</sub>. Lawlor (2002) relata ainda que esta fotofosforilação é inibida pelo aumento na concentração de íons Mg<sup>2+</sup>. Este íon

parece ter sua concentração aumentada no estroma a medida que a planta perde água. Ao que tudo indica a porção CF<sub>1</sub> da ATPase é mais sensível ao Mg<sup>2+</sup>, afetando portanto a formação do ATP.

A taxa de síntese de ATP nas reações luminosas depende, da geração de um gradiente de pH trans-tilacoidal, da disponibilidade de ADP e Pi, e da atividade do CF. A síntese da RuBP depende de ATP e NADPH e da atividade do Ciclo de Calvin, mais especificamente da atividade da PRK e da concentração dos substratos ATP e ribose 5-fosfato. Então, essa diminuição do ATP nas folhas sob baixo TRA e a correlação entre quantidade de ATP e taxa fotossintética (Tezara et al., 1999), mostram que essa quantidade de ATP é menor do que a requerida para regeneração da RuBP levando a redução da taxa fotossintética.

#### Ciclo das Xantofilas

No ciclo das xantofilas, quando a luz é excessiva, os pigmentos zeaxantina e anteraxantina são formados a partir da violaxantina devido ao decréscimo do pH intratilacoidal, o que aumenta a atividade da enzima violaxantina desepoxidase (VDE), que catalisa a reação. Estes carotenóides estão relacionados a processos de fotoproteção, por meio da contribuição na dissipação do excesso de energia na forma de calor no sistema antena (Demming-Adams e Adams, 1996; Gilmore, 1997).

O ciclo das xantofilas funciona com base em duas enzimas localizadas em lados opostos da membrana tilacoidal, a VDE e a zeaxantina epoxidase. A VDE está localizada no lúmen do tilacóide, e é ativada na presença do ascorbato e de íons H<sup>+</sup>, estes provenientes da ação da bomba de prótons (Yamamoto et al., 1972). A zeaxantina epoxidase está localizada na membrana tilacoidal e no lado do estroma, e catalisa a regeneração da violaxantina. A epoxidação acontece no escuro ou com pouca luz e o pH ótimo está em torno de 7,5 (Siefertmann e Yamamoto, 1975).

A função da zeaxantina como protetora do aparelho fotossintético, contra os efeitos adversos do excesso de luz, foi proposta por Demmig et al. (1987). Além disso, as evidências demonstram que ambas, a anteraxantina e a zeaxantina, contribuem para o controle da dissipação do excesso de energia na forma de calor (Gilmore e Yamamoto, 1992, 1993; Gilmore et al., 1995, 1996).

O ciclo das xantofilas é um processo flexível que não responde somente às condições de luz, mas a uma combinação de outros fatores do ambiente, incluindo temperatura, déficit hídrico e disponibilidade de nutrientes (Demming-Adams et al., 1996). Kyparissis e Manetas (2000) concluíram em seus estudos que o *pool* de componentes do ciclo das xantofilas e suas interconversões diárias, são ajustados de acordo com as necessidades diurnas e/ou sazonais para dissipar o excesso da energia de excitação.

Uma consequência da limitação da fotossíntese imposta pelo estresse hídrico intenso é a série de variações físicas e químicas que resultam na ruptura da integridade de membrana, por exemplo, devido à produção de formas reativas de oxigênio, ROS (oxigênio *singlet*, radical superóxido, peróxido de hidrogênio, radical hidroxila) e de clorofila (clorofila *singlet* e *triplet*). Estes compostos altamente reativos diminuem a atividade de enzimas, causam peroxidação de lipídios e desesterificação e afetam praticamente todos os componentes fotossintéticos.

A absorção da energia luminosa no processo fotossintético é efetuada pelos complexos proteína-pigmento coletores de luz (LHCs) e estes complexos estão associados aos centros de reação. A absorção da luz resulta na excitação da molécula de clorofila a ( $^1\text{chl}^*$ ), que pode retornar ao seu estado basal via três rotas competitivas. A energia de excitação pode ser re-emitida como fluorescência, ser transferida para os centros de reação e usada no processo fotossintético (qP) e pode ser dissipada na forma de calor (NPQ e qN). Se a molécula de clorofila não dissipar a energia nas três formas citadas acima, ela pode ficar em um nível energético intermediário, o chamado estado *triplet* ( $^3\text{chl}^*$ ). Esse estado *triplet* pode transferir energia para uma molécula de  $\text{O}_2$  em estado basal, gerando um  $\text{O}_2$  *singlet* ( $^1\text{O}_2^*$ ). Esta espécie de oxigênio é extremamente reativa. A questão principal é se o envolvimento das xantofilas na dissipação dessa energia excedente é direto ou indireto. As xantofilas podem agir indiretamente como reguladores alostéricos dos LHCs que causam uma mudança do sistema coletor para dissipadores de energia (qE). Neste caso, a mudança conformacional pode de algum modo facilitar a de-excitação da  $^1\text{chl}^*$ . Nesta condição, ocorre uma conversão interna da própria clorofila para o seu estado basal, levando à perda de energia na forma de calor. Essa mudança conformacional foi observada por meio de variações de absorvância. Uma

variação de absorvância ocorre a 505 nm e é devido à conversão da molécula de violaxantina para a molécula de zeaxantina. A segunda mudança, a 535 nm, depende tanto da zeaxantina quanto do abaixamento do pH, e está relacionada à mudança conformacional na membrana tilacoidal (Demming-Adams et al., 1996).

A quantidade de zeaxantina nas membranas tilacoidais, *in vivo*, não é determinada somente pela ação do ciclo das xantofilas, mas também pela síntese direta de zeaxantina a partir do  $\beta$  caroteno. Este fato ocorre quando as plantas passam de uma baixa para uma alta intensidade luminosa. Além disso, durante uma prolongada iluminação com luz intensa, a zeaxantina é sintetizada *de novo* e isso sugere que um excedente de pigmentos do ciclo das xantofilas pode estar presente na matriz lipídica.

Loggini et al. (1999) trabalharam com duas cultivares de trigo objetivando definir os mecanismos responsáveis por diferenciar a tolerância a seca entre os dois (Adamello mais susceptível e Ofanto mais tolerante). Os autores observaram que a cultivar Adamello, após o período de seca, apresentou uma redução na clorofila *a*, relação clorofila *a/b* e carotenóides. Além disso, nesta cultivar mais susceptível, os autores observaram uma redução na eficiência fotoquímica do PSII, um aumento na relação DEPS ((zeaxantina + anteroxantina)/(violaxantina+ anteroxantina + zeaxantina)) e um aumento na dissipação da energia, estimado pelo quenching não-fotoquímico. O decréscimo da clorofila poderá ser interpretado não como dano, mas como parte da estratégia da planta de reduzir a captura de energia luminosa, que já se encontrará em excesso. Apesar de reduzir a eficiência fotossintética e o acúmulo de biomassa, esses mecanismos de defesa preveniram as plantas de danos irreversíveis durante o período de seca.

O envolvimento do ciclo das xantofilas (conversão da violaxantina em zeaxantina) com a dissipação térmica do excesso de energia, também foi observado em árvores submetidas à deficiência hídrica (Faria et al., 1996; Faria et al., 1998). Esse aumento de zeaxantina está frequentemente relacionado ao aumento do quenching não-fotoquímico (NPQ) (Garcia-Plazaola et al., 1997).

Além disso, um dos fatores que afetam o processo fotossintético é a atividade da ribulose bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) que pode atingir até 50% do conteúdo total de proteína da folha (Salisbury e Ross, 1992). Esta enzima, em relação ao açúcar ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP), tem dupla função catalítica na fotossíntese, podendo atuar como carboxilase (catalisando a incorporação do CO<sub>2</sub> na fotossíntese) ou como oxigenase (catalisa a incorporação do O<sub>2</sub> no processo de fotorrespiração). Essa competição do CO<sub>2</sub> e O<sub>2</sub> pelo mesmo sítio ativo da enzima (Hartman e Harpel, 1994), pode levar à 'oxigenação fotorrespiratória do carbono' (OFC), fotorrespiração. Esse processo pode diminuir em até 50% a eficiência fotossintética em plantas C<sub>3</sub> (Taiz e Zeiger, 1998).

Durante o processo de limitação de água no tecido vegetal, pode ocorrer a acidificação do estroma (Chaves, 1991). Esta diminuição do pH do estroma não só causa uma redução na atividade, como também na concentração da Rubisco (Kanechi et al., 1996). Se ocorrerem reduções drásticas na concentração da Rubisco, poderá haver limitações na fotossíntese (He e Lee, 2001; Pankovicc et al., 1999; Flexas et al., 2004). A quantidade de Rubisco nas folhas é controlada pela taxa de síntese e de degradação (Parry et al., 2002). Em plantas de arroz (Vu et al., 1999) e *Arabidopsis thaliana* (Williams et al., 1994) submetidas a deficiência hídrica, foram observados rápidos decréscimos de transcritos da subunidade menor da Rubisco, o que pode indicar uma menor síntese.

A atividade da Rubisco pode ser regulada pela capacidade da folha em regenerar RuBP, sendo modulada *in vivo* tanto pelo CO<sub>2</sub>, quanto pelo Mg<sup>2+</sup>, ou pela ligação de inibidores ao sítio catalítico (Parry et al., 2002).

Maroco et al. (2002), trabalhando com videiras no campo, observaram que, em relação às plantas bem hidratadas, as plantas submetidas à deficiência hídrica intensa apresentaram reduções significativas, em torno de 32%, na atividade de carboxilativa da rubisco, o que foi caracterizado como uma adaptação do maquinário fotossintético à desidratação.

## Fluorescência da clorofila *a*

A medição da fluorescência da clorofila *a* é uma técnica rápida, precisa e não-destrutiva para detectar o desequilíbrio energético e metabólico da fotossíntese (Araus et al., 1998). A eficiência quântica máxima do PSII ( $F_v/F_m$ ) pode variar numa faixa de 0,75 a 0,85 em plantas não submetidas a estresses (Bolhar-Nordenkampf et al., 1989). Essa relação é altamente correlacionada com o rendimento quântico do processo fotossintético. A diminuição da relação  $F_v/F_m$  é um bom indicador de efeito fotoinibitório, quando as plantas estão submetidas a diversos tipos de estresse (Araus e Hogan, 1994; Angelopoulos et al., 1996; Yang et al., 1996; Faria et al., 1998). Contudo, a redução no valor de  $F_v/F_m$  pode representar tanto uma regulação fotoprotetora reversível como uma inativação irreversível do fotossistema II (PSII) (Long et al., 1994; Araus e Hogan, 1994).

Essa técnica pode avaliar precocemente os efeitos de diferentes estresses, antes que os sintomas relacionados se tornem perceptíveis por outros métodos. Os limites críticos de temperatura para inativação reversível e irreversível da fotossíntese, os quais se relacionam às injúrias letais, que somente mais tarde se tornam aparentes, podem ser avaliados *in vivo* pela fluorescência da clorofila *a*. Se um número de enzimas termolábeis for inativada, o metabolismo dos ácidos nucléicos e das proteínas é desorganizado, a fina estrutura das biomembranas degrada-se, os transportes seletivos das membranas e a respiração mitocondrial cessam e finalmente, a célula morre (Larcher, 2000).

Quando ocorre uma redução da fotossíntese em plantas submetidas à deficiência hídrica, e não se atribui essa redução aos fatores estomáticos, uma possível causa é a redução da atividade fotoquímica. Em algumas espécies o estresse hídrico moderado não provoca alterações na fluorescência inicial ( $F_o$ ) e máxima ( $F_m$ ) (Stuhlfauth et al., 1988), indicando que a distribuição de energia entre os complexos coletores de luz e os fotossistemas permanece intactas e a capacidade de absorção luminosa das moléculas de clorofila, incluindo as do centro de reação, se mantém. Devido à uniformidade nos valores de  $F_o$ , Stuhlfauth et al.

(1988) concluíram que o estresse hídrico não alterou a transferência de energia do complexo coletor de luz do PSII para os centros de reação deste centro (Bilger e Schreiber, 1986).

Em plantas submetidas à deficiência hídrica, foram observadas reduções no quenching fotoquímico (qP) e aumento no quenching não-fotoquímico (qN e NPQ) (Stuhlfauth et al. 1988; Faria et al., 1996; Garcia-Plazaola et al.; 1997, Loggini et al., 1999). Marler e Mickelbart (1998), trabalhando com mamoeiros cultivados, não observaram efeitos do estresse hídrico sobre os valores da relação  $F_v/F_m$ . A diminuição de qP parece indicar uma redução da capacidade de reoxidar a quinona A ( $Q_a$ ), levando a um aumento do qN. Uma das principais causas do qN é a acidificação da face interna das membranas tilacoidais devido ao  $\Delta pH$  induzido pela luz (Krause e Weiss, 1984). Com o aumento da  $\Delta pH$ , entre estroma e os tilacóides, a reoxidação das plastoquinonas pelo fotossistema I (PSI) é diminuída em uma relação quase logarítmica (Haraux et al., 1983). Assim mesmo, um pequeno aumento de qN pela seca, devido à  $\Delta pH$ , poderia aumentar a concentração de  $Q_a$  reduzida (Genty et al., 1987). As possíveis causas da redução do fluxo de elétrons do PSII observadas em algodão sob estresse hídrico podem estar relacionadas à redução do transporte de elétrons pelas plastoquinonas no PSI (Genty et al., 1987).

#### Composição Isotópica do carbono

Em plantas  $C_3$ , existe uma variabilidade intraespecífica na eficiência do uso da água que vem sendo correlacionada com a discriminação do  $^{13}C$ , durante a assimilação de  $CO_2$  (Virgona e Farquhar, 1996; de Souza et al., 2005).

Conseqüentemente, a composição isotópica do  $\delta^{13}C$  dos tecidos das plantas vem sendo proposto como 'marcador' para estudar a eficiência no uso da água de vários genótipos de plantas  $C_3$  (de Souza et al., 2005). Em contraste com as técnicas de trocas gasosas que medem a taxa fotossintética em um dado momento, a composição isotópica do carbono ( $\delta^{13}C$ ) integra a taxa de  $CO_2$  intercelular ( $p_i$ ) com a concentração de  $CO_2$  do ar ( $p_a$ ) em longo prazo (Osório et al., 1998).

O princípio da 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, comparada com o  $^{12}\text{C}$  (Brugnoli and Farquhar, 2000; Bacon, 2004). Por outro lado, os estromas discriminam menos o  $^{13}\text{C}$  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).

Em resposta a diferentes condições ambientais, o  $^{13}\text{C}$  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; Araus et al., 2003; Gaudillère et al., 2002). Embora o  $\delta^{13}\text{C}$  da planta inteira seja controlado pela assimilação e difusão do  $\text{CO}_2$  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; Brugnoli and Farquhar, 2000).

#### Metabolismo de carboidratos

Segundo Cornic (2000), a principal limitação da fotossíntese durante o estresse moderado é a inibição do metabolismo dos açúcares e do amido. Os açúcares, em adição à sua função de armazenamento, são considerados de grande importância no controle metabólico celular. Em *Lupinus*, variações na sacarose das folhas precedem o acúmulo no caule, não só dos açúcares como também de nitrogênio e enxofre. Nesta espécie, o caule é o órgão que confere a tolerância ao déficit hídrico (Pinheiro et al., 2001). Essa sacarose parece fazer parte de uma integração do crescimento da planta e de um mecanismo de aquisição e alocação de carbono entre diferentes órgãos das plantas (Foyer et al., 2003). O acúmulo de nitrogênio é representado principalmente pela asparagina e prolina, sendo o excesso de asparagina considerado um marcador da degradação de proteínas ao longo do estresse (Pinheiro et al., 2001). Já a prolina é rapidamente metabolizada durante a recuperação do estresse, possivelmente como substrato no ciclo do ácido cítrico (TCA). A atividade do TCA na mitocôndria produz ácidos orgânicos, derivados de carbono oriundos da sacarose e de carboidratos armazenados, os quais são consumidos rapidamente em situações de estresse (Lawlor, 2002).

Os carboidratos encontrados nas folhas são alterados em quantidade e qualidade durante o estresse hídrico (Chaves e Oliveira, 2004) e podem agir como

sinal em resposta ao estresse (Koch, 1996; Jang and Sheen, 1997; Chaves et al., 2003). A função de sinalizadores dos açúcares podem ser adaptativas (osmoregulação) (Lawlor e Cornic, 2002), mas ainda não está totalmente esclarecida (Chaves e Oliveira, 2004).

Em geral, o déficit hídrico pode levar a um aumento (sob estresse moderado), a um decréscimo ou à sua estabilização (sob estresse severo) da concentração de açúcares solúveis nas folhas, mesmo com baixa assimilação de carbono, já que os processos de crescimento e exportação são inibidos (Chaves e Oliveira, 2004). Segundo Pinheiro et al. (2001), trabalhando com *Lupinus albus* sob estresse severo, os açúcares solúveis decresceram. Em feijão, Pelleschi et al. (1997) observaram um aumento nas concentrações de amido, glicose e frutose, mas não houve alteração na concentração de sacarose. Já em milho, esses mesmos autores observaram um aumento na sacarose, frutose e glicose, sugerindo um acúmulo de carboidratos, devido à inibição do crescimento. Zrenner e Stitt (1991) sugerem que as variações nas proporções dos carboidratos sejam devido ao aumento da concentração de Pi, causada pela diminuição do volume celular e talvez pelas variações nas enzimas remobilizadoras de amido, que produzem mono e dissacarídeos acumulados em alguns estudos de estresse hídrico.

Segundo Lawlor e Cornic (2002) quando a síntese de sacarose é limitada, a translocação pode diminuir a concentração desta molécula nas folhas. Entretanto, sob algumas condições de estresse, o consumo de carboidratos pode ser limitado pela capacidade do dreno mais do que pela translocação, e os carboidratos seriam acumulados nas folhas (Quick et al., 1989). Sob essas condições, a respiração consumiria essa sacarose. Quick et al. (1989), Pereira e Chaves (1993) e Cornic e Massacci (1996) relatam ainda que a taxa de partição dos fotoassimilados recém produzida favorece a conversão do amido a sacarose, que, somado a hidrólise do amido e a redução da exportação da sacarose (Quick et al., 1989; Pereira e Chaves, 1993), leva a um acúmulo de açúcares solúveis, em detrimento da concentração de amido nas folhas submetidas a deficiência hídrica. Cornic e Massacci (1996) sugerem que esse seja um mecanismo de ajustamento osmótico das plantas. Essa hidrólise do amido contribui para a manutenção do *pool* de metabólitos dos

intermediários do ciclo PCR que permite que a fotorrespiração aconteça ao invés da exportação desse carbono do cloroplasto (Cornic e Massacci, 1996).

À medida que a taxa fotossintética (A) diminui com a redução do TRA, a quantidade de assimilados disponíveis para exportar como triose fosfato do cloroplasto para o citosol diminui e a síntese de sacarose também. A taxa de síntese de sacarose depende também da atividade da sacarose fosfato sintetase (SPS), que é reduzida em situação de deficiência hídrica (Cornic e Massacci, 1996; Lawlor e Cornic, 2002 e Lawlor, 2002). A baixa atividade da SPS pode reduzir o fluxo de triose fosfato do cloroplasto; o acúmulo de intermediários fosforilados indica isso, mas não há nenhuma evidência de incapacidade de transporte. Esse decréscimo do fluxo de triosefosfato e a perda da atividade da SPS parecem ser a causa da redução da síntese de açúcares (Lawlor e Cornic, 2002).

Os açúcares também estão envolvidos no controle da expressão de diferentes genes relacionados ao estresse biótico e ao metabolismo de lipídeos e nitrogênio (Koch, 1996). Ainda, esses açúcares afetam a expressão de genes que codificam o aparato fotossintético em uma via complexa e ramificada (Chaves e Oliveira, 2004). Em geral, pode-se dizer que quando a concentração de açúcares numa planta aumenta, existe uma repressão de genes envolvidos na mobilização das reservas e da fotossíntese. Ao mesmo tempo, genes necessários para o metabolismo e armazenamento de metabólitos de carbono para uso futuro são induzidos. Existem muitos genes cujas expressões são reguladas por esse mecanismo, e a regulação da expressão desses genes pelos metabólitos de carbono parece ser um processo central e básico, e, provavelmente, comum a todas as plantas superiores (Pego et al., 2000).

#### Síntese de proteínas

Sob deficiência hídrica, a síntese de proteínas é normalmente reduzida, principalmente pela redução no conteúdo de poliribossomos (Jones, 1992; Kramer e Boyer, 1995). As variações em proteínas específicas vêm sendo estabelecidas, nomeadamente no que diz respeito a inibições, como no caso da  $CF_1$  das ATPases (Tezara et al., 1999) e da Rubisco (Maroco et al., 2002). Outras proteínas aumentam

a expressão, por terem funções específicas como as desidrinas e aquaporinas. Estas últimas com uma função importante no transporte de água (Deleu et al., 1999). As proteínas do choque térmico (HSP) são sintetizadas e acumuladas em tecidos muito desidratados (Lawlor e Cornic, 2002). Esses últimos sugerem que a redução na síntese de proteínas em situações de estresse estejam relacionadas à baixa concentração de ATP encontradas nestas condições.

As reduções na concentração de proteínas solúveis podem ser provenientes do aumento na atividade de proteases, o que normalmente ocorre sob déficit hídrico (Kanna-Chopra et al., 1999). Em adição, o desequilíbrio de carboidratos entre a fonte e o dreno, a assimilação deficiente de nitrogênio e o aumento na razão carbono: nitrogênio, que ocorre nessa condição de estresse, são conhecidas causas para reprimir a expressão de genes que codificam as enzimas relacionadas ao processo fotossintético (Paul and Driscoll 1997; Nielsen *et al.* 1999). Esse tipo de resposta ocorre sob estresse hídrico induzido lentamente. Com a rápida imposição do estresse, efeitos na assimilação de CO<sub>2</sub> pode ser causado por respostas envolvendo fechamento estomático (Tezara *et al.* 1999; Cornic 2000) e desequilíbrio de metabólitos chave na via, devido à falta de CO<sub>2</sub> no cloroplasto (Lawlor 1995; Tezara et al., 1999).

Em plantas submetidas à deficiência hídrica existe um menor dreno para os aminoácidos (menor síntese de proteínas e crescimento), inibição da nitrato redutase (NR) (e da síntese de proteínas) sob estresse moderado e grande acúmulo de aminoácidos sob TRA baixo (Lawlor e Cornic, 2002), elevando os valores de proteínas totais nessas plantas (Lawlor, 2002).

Nas células fotossintetizantes, o metabolismo do carbono e do nitrogênio estão relacionados por meio da síntese de aminoácidos (Lawlor, 2002 e Chaves e Oliveira, 2004). Sob deficiência hídrica, como citado por Lawlor (2002) e Lawlor e Cornic (2002), a inibição da NR reduz a produção de amônia, que é necessária para a formação do glutamato via GS-GOGAT, o qual tem sua atividade reduzida sob baixo TRA. A formação dos aminoácidos aconteceria então devido à degradação de proteínas e de outras reações catabólicas.

Dentre esses aminoácidos formados sob deficiência hídrica, estão a glicina, serina, glutamato e, principalmente, a prolina (Lawlor e Cornic, 2002). Esses

aminoácidos junto a outros osmolitos (manitol, frutanos, glicinbetaína, etc), têm ainda funções muito discutidas. Quando estes compostos estão em concentração suficiente para reduzir o potencial osmótico da célula, o que propicia a manutenção da absorção de água e a turgescência da célula, mesmo sob baixos valores de potencial hídrico, se considera a função de ajustamento osmótico (Chaves e Oliveira, 2004). Quando o acúmulo destes compostos é baixo, estes são descritos como macromoléculas de proteção (assim como as enzimas). Ainda nesta última condição, são classificadas como dissipadores de espécies reativas de oxigênio (Zhu, 2001).

### 1.2.3. MATERIAL E MÉTODOS

#### *Material vegetal e condições de cultivo*

Foram utilizadas plantas de 2 genótipos da espécie *Carica papaya*, (Golden e Híbrido UENF/Caliman 01). As plantas foram cultivadas em vasos brancos de polietileno de 12 L contendo um substrato composto por terra: areia: esterco (1:2:1). No mês de junho (90 Dias após a sementeira - DAS), o solo foi adubado, semanalmente, com uma solução de Hoagland completa.

O experimento foi conduzido em condição de casa-de-vegetação, no Instituto de Tecnologia Química e Biológica (ITQB), em Oeiras, Portugal, no período de Março a Julho de 2004. No local do experimento, as temperaturas máxima, mínima e média do ar, a umidade relativa (UR) foram monitorados por sensores acoplados a um coletor de dados e as informações foram armazenadas a cada uma hora. A umidade do solo foi monitorada com um medidor Tetha probe tipo ML2 (Delta-T Devices, Cambridge, England), diariamente.

As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004) - 110 Dias Após a Semeadura (DAS), até a recuperação após a re-irrigação (26/07/2004) – 134 DAS. As plantas consideradas controle foram mantidas irrigadas todo o tempo.

#### *Análises Realizadas:*

##### Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar foi medido com uma câmara de pressão do tipo Schölander (Modelo 1000, PMS Instrument Co., Corvallis, OR, EUA), antes do amanhecer (5:00h - máxima hidratação) e às 14:00 h (máxima desidratação).

Foram destacadas a 3ª ou 4ª folha, completamente expandida, em 4 repetições para realização das medidas nos dias de estresse suave (05/07) (3 dias após suspensão da irrigação- DAS), moderado (14/07) (12 DAS), severo (26/07) (24 DAS) e 36 h após a re-irrigação (28/07),

##### Teor relativo de água (TRA)

As medidas foram feitas segundo Turner (1981), utilizando a seguinte equação:  $(\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / (\text{peso saturado} - \text{peso seco}) \times 100$ . Estas medidas foram realizadas nos dias de estresse suave (05/07), moderado (14/07), severo (26/07) e 36 h após a re - irrigação (28/07), em dois horários: antes do amanhecer (5:00h - máxima hidratação) e às 14:00 h (máxima desidratação). Foram utilizadas 6 discos foliares ( $0,5\text{cm}^2$ ) da 3ª ou 4ª folha, completamente expandida, em 4 repetições.

##### Potencial Osmótico

As amostras foram coletadas nos dias de estresse suave (05/07), moderado (14/07), severo (26/07) e 36 h após a re - irrigação (28/07). Estas foram coletadas em dois horários, antes do amanhecer (5:00hs - máxima hidratação) e às 14:00 hs (máxima desidratação). Foram retirados 8 discos foliares (cada disco com  $0,5\text{cm}^2$ ) da 3ª ou 4ª folha, completamente expandida (4 repetições). Os discos foram imediatamente congelados em nitrogênio líquido e armazenados a  $-80^\circ\text{C}$  para

posterior quantificação do potencial osmótico. As amostras foram maceradas em câmara úmida (sem adicionar qualquer líquido) até a obtenção de suco celular suficiente para embeber uma tira de papel de filtro. Em seguida, as tiras de papel de filtro embebidas no suco celular foram postas nas cavidades inseridas nas câmaras e aguardou-se até a estabilização do sinal (20 a 30 min). Durante as leituras, usando o Psicrômetro de Termopar (Decagon SC-10), o termopar foi umidecido no “poço” de água desionizada no início e entre cada 2/3 das amostras, deixando o valor em mV estabilizar com o termopar dentro de cada cavidade / amostra ( $\approx$  3min). Em cada grupo de 8 cavidades / amostra foram incluídos dois padrões (soluções de KCl em concentração conhecida) e a temperatura foi anotada.

Foi feita uma curva de calibração com soluções de KCl em diferentes concentrações e temperaturas. Com os dados da curva padrão, para cada temperatura, foi consultada uma tabela psicrométrica para transformar o valor da concentração em unidade de pressão.

#### Intensidade de cor verde das folhas

O teor de clorofilas foi estimado por meio do medidor portátil de clorofila modelo CCM (ADC, Inglaterra). A análise foi feita diariamente, na 4ª ou 5ª folha, contada a partir do ápice, às 11:00hs.

#### Condutância estômática

A condutância estômática ( $g_s$ ), a temperatura foliar e o Fluxo de fótons fotossintéticos (FFF) foram medidos diariamente, com o porômetro modelo LI-1600 (LI-COR, Lincoln, NE, USA). Para tanto, estas medições foram efetuadas na 4ª ou 5ª folha, contada a partir do ápice, às 10:00 e às 14:00hs em quatro plantas de cada tratamento.

#### Fluorescência da clorofila *a*

As variáveis da fluorescência da clorofila *a* foram medidas usando o fluorímetro PAM-2000 (Walz, Efeltrich, Alemanha). A fluorescência mínima da antena,  $F_0$ , e a eficiência fotoquímica máxima do PSII,  $F_v/F_m$ , foram medidas antes do



amanhecer (5:00 h), às 10:00hs e às 14:00hs. Os “quenchings” fotoquímicos, qP, e não-fotoquímico, qNP, foram calculados segundo Van Kooten e Snel (1990).

Os parâmetros qP, qNP foram obtidos em condições fotossintéticas de equilíbrio dinâmico (*steady-state*), usando um FFF de  $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (fluxo de fotons fotossintéticos) de  $\cong 6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , com duração de 0.8 s, para os flashes saturantes.

As medidas foram feitas nos dias de estresse suave (05/07), moderado (14/07), severo (26/07) e 36 h após a re - irrigação (28/07), na 3ª ou 4ª folha, completamente expandida, em 4 repetições.

#### Ciclo das xantofilas

Às 10:00hs dos dias de estresse suave (05/07), moderado (14/07), severo (26/07) e 36 h após a re - irrigação (28/07), foram retirados 8 discos foliares (0,5cm<sup>2</sup> cada), da 3ª ou 4ª folha, completamente expandida, de cada tratamento, em 4 repetições. Estes discos foram imediatamente congelados em nitrogênio líquido e armazenados à -80°C para posterior quantificação dos componentes do ciclo das xantofilas.

As amostras (2 cm<sup>2</sup>) foram homogeneizadas em 2 mL de acetona (85%), centrifugado (15000 g, 10 min, 4°C) e filtrado (filtros de nylon de 0,45  $\mu\text{m}$ ). Posteriormente, efetuou-se uma análise qualitativa e quantitativa em HPLC de fase reversa como descrito em Ramalho et al. (1997). A identificação e quantificação de cada pigmento foi feita recorrendo a padrões. O estado de de-epoxidação (DEPS), envolvendo os componentes do ciclo das xantofilas, foi calculado segundo Schindler et al. (1994).

#### Massa foliar específica (MFE)

A determinação da MFE foi determinada nos dias de estresse suave (05/07), moderado (14/07), severo (26/07) e 36 h após a re-irrigação (28/07), na 3ª ou 4ª folha, completamente expandida, em 4 repetições.

A análise foi feita coletando 8 discos foliares (0,5 cm<sup>2</sup> cada), que foram então colocados em estufa a 70 °C por 48 hs para determinação da massa seca. Após, foi calculada a relação entre a massa seca e a área destes discos.

#### Análise de açúcares

Às 10:00hs dos dias de estresse suave (05/07), moderado (14/07), severo (26/07) e 36 h após a re-irrigação (28/07), foram retirados 8 discos foliares (0,5cm<sup>2</sup> cada), da 3<sup>a</sup> ou 4<sup>a</sup> folha, completamente expandida, de cada tratamento em 4 repetições. Estes foram imediatamente congelados em nitrogênio líquido e armazenados à -80°C, para posterior quantificação dos açúcares solúveis e insolúveis.

A análise dos açúcares solúveis e insolúveis foi feita segundo Stitt et al. (1978, 1989).

#### Composição isotópica do carbono e teor de carbono total

No final do experimento, foram coletadas a 3<sup>a</sup> ou 4<sup>a</sup> folha de cada tratamento. Estas foram colocadas na estufa à 80° C por 48h para a determinação do carbono de composição isotópica. Para tanto, as folhas secas foram maceradas e, sub amostras de 1mg foram analisadas para  $\delta^{13}\text{C}$  que usam um Sistema de Análise de isótopos estáveis (Europa Scientific Ltd.). A composição dos isótopos de carbono foi expressa como  $\delta^{13}\text{C} = ((\text{Rs} - \text{Rb})/\text{Rb}) \times 1000$ , em que Rs é a relação  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  da amostra e Rb é a relação  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  do padrão PDB (“Pee Dee Belemnite”) (de Souza et al., 2003). Além do  $\delta^{13}\text{C}$ , essa análise quantifica a % de carbono na amostra.

#### Análise de nitrogênio total

No final do experimento, foram coletadas a 3<sup>a</sup> ou 4<sup>a</sup> folha de cada tratamento. Estas foram colocadas na estufa a 80 °C por 48 h para a análise de nitrogênio total. O método usado foi o de Micro-Kjeldahl, em 100 mg de amostra de folhas secas, em estufa de circulação forçada de ar à temperatura de 70 °C, durante 48 horas. Para a quantificação o tecido vegetal foi submetido à digestão sulfúrica.

Para a catálise, foi usada uma mistura de sulfato de potássio e óxido de mercúrio vermelho (1:10 w/w) e foi incluído ácido salicílico para reduzir o nitrato (Vogel, 1961).

#### Matéria seca

No final do experimento, as plantas foram divididas em folhas, caule e raízes. Estas partes foram colocadas na estufa a 80 °C, por 48 h, e foram pesadas para determinação da matéria seca (Hendry e Price, 1993).

Com os dados da massa seca estimaram-se a relação parte aérea:raiz (massa seca da parte aérea / massa seca das raízes), razão de massa foliar (RMF= massa seca das folhas / massa seca total), razão de massa do caule (RMC= massa seca do caule/ massa seca total) (Cruz et al., 2004).

#### Proteína total

Às 10:00 hs dos dias de estresse suave (05/07), moderado (14/07), severo (26/07) e 36 h após a re - irrigação (28/07), foram retirados 4 discos foliares (0,5cm<sup>2</sup> cada), da 3<sup>a</sup> ou 4<sup>a</sup> folha, completamente expandida, de cada tratamento em 4 repetições. Os discos foram imediatamente congelados em nitrogênio líquido e armazenados a -80 °C para posterior quantificação da proteína total. A metodologia utilizada foi a proposta por Bradford (1976).

#### Delineamento Experimental

O experimento foi realizado sob delineamento inteiramente casualizado com 4 repetições para cada data de análise. Foram utilizadas 16 plantas por dia, totalizando 64 plantas. Os resultados foram submetidos a análise de variância seguida de teste de Tukey a 5% de probabilidade com o auxílio do Programa estatístico SAEG.

#### 1.2.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em ambos os genótipos estudados, às 6:00hs, no dia do estresse suave (6/7), o valor do potencial hídrico foliar ( $\psi_{\text{folha}}$ ) e do TRA foram semelhantes aos encontrado nas plantas controle. Os valores foram de  $\cong -0,55$  MPa e  $\cong 93\%$ , para o  $\psi_{\text{folha}}$  e o TRA, respectivamente (Figura 1 e 2). Nas plantas sob estresse hídrico, estas duas características fisiológicas reduziram os valores com o decréscimo da umidade do solo (Figuras 1,2 e 3). O genótipo Híbrido UENF/Caliman 01 apresentou valores um pouco mais negativos que o genótipo Golden. Após 36hs da re-irrigação as plantas submetidas ao estresse de ambos os genótipos recuperaram o  $\psi_{\text{folha}}$  a valores próximos aos valores das plantas controle. O mesmo aconteceu no horário das 14:00hs. Em ambos os genótipos o  $\psi_{\text{folha}}$  foi mais negativo neste horário de 14:00hs, do que às 6:00hs, com decréscimos semelhantes entre os genótipos estudados (Figura 1).

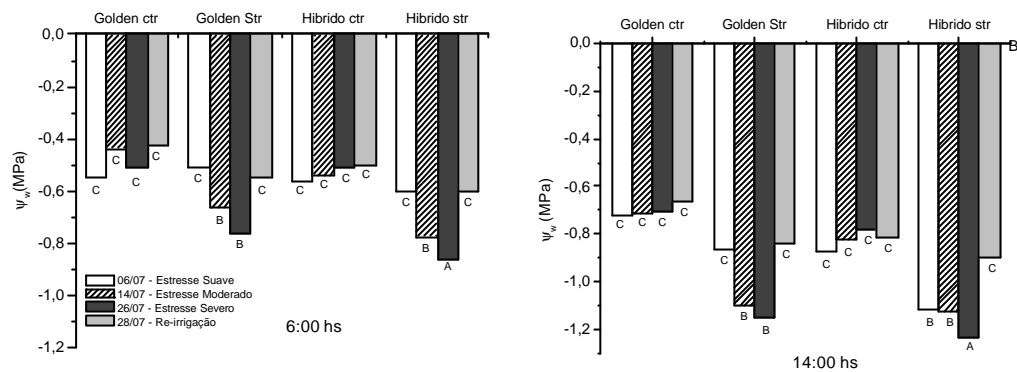


Figura 1 – Potencial hídrico foliar às 6:00 h e 14:00 h em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

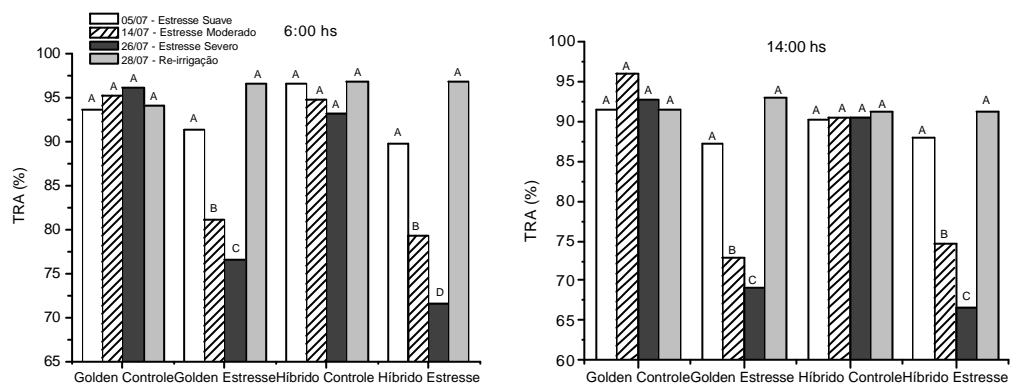


Figura 2 – Teor relativo de água (TRA) às 6:00 h e 14:00 h em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

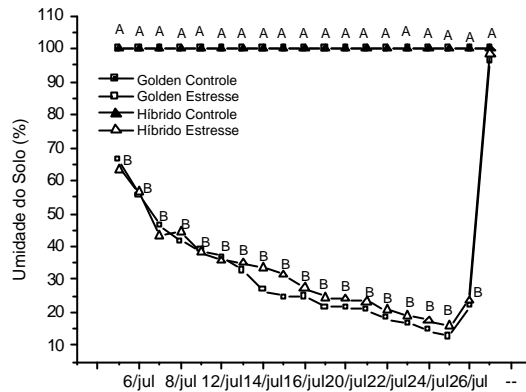


Figura 3 – Umidade do solo em vasos com plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Entretanto, com relação ao TRA, em relação ao horário de 6:00hs, exceto para o estresse suave, os demais estresses causaram diminuição dos valores do TRA (Figura 2). Em todas as datas de análise, os valores de TRA, às 6:00hs, foram semelhantes entre os genótipos. Após a re-irrigação, os valores do  $\psi_{folha}$  e do TRA restabeleceram aos valores semelhantes às plantas controle.

Em mamoeiro, as relações entre potencial hídrico foliar, TRA e disponibilidade hídrica do solo são escassas. Nesta espécie, alguns trabalhos relacionados a estas variáveis tem sido realizados (Marler et al., 1994; Chiquieri et al., 2004). No trabalho realizado por Marler et al. (1994), os resultados mostraram que em condição de estresse hídrico do solo ( $\psi_{solo}$  variando de -1,5 até -60 kPa), praticamente não houve alteração no potencial hídrico do xilema e no TRA. Segundo estes autores, o fechamento estomático e a manutenção do teor relativo de água das folhas podem mostrar uma adaptação desta espécie à limitação de água no solo.

As figuras 4 e 5 mostram a relação entre a umidade do solo e os valores do  $\psi_{folha}$  e o TRA, em ambos os genótipos e nos dois horários estudados. Com relação a

estas variáveis, verificou-se que a taxa de decréscimo de ambas, em relação à umidade do solo, foi semelhante, com valores de  $0,0033 \text{ MPa } \%^{-1}$ ;  $0,27\% \%^{-1}$  e  $0,0036 \text{ MPa } \%^{-1}$ ,  $0,31\% \%^{-1}$  para os genótipos Golden e Híbrido, respectivamente. Em relação à diminuição da disponibilidade de água no substrato, tal resultado mostra respostas semelhantes destes genótipos, relacionado ao  $\psi_{\text{folha}}$  e ao TRA. Na Figura 5, observam-se valores mais negativos do  $\psi_{\text{folha}}$  no genótipo híbrido UENF/Caliman 01.

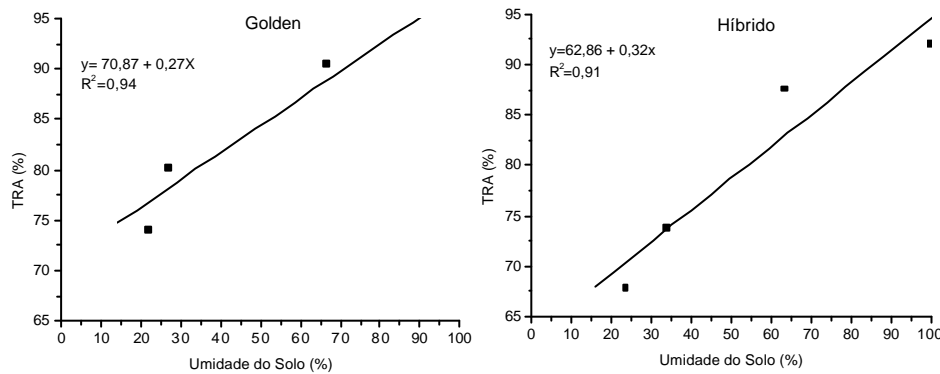


Figura 4 – Relação entre o Teor relativo de água (TRA) e a Umidade do Solo em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até ao fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As médias foram feitas com 4 repetições de 4 plantas.

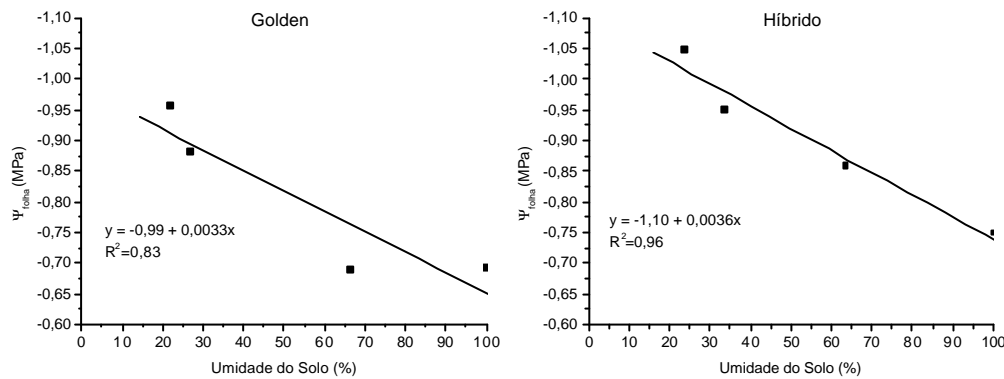


Figura 5 – Relação entre o potencial hídrico foliar ( $\Psi_{\text{folha}}$ ) e a umidade do solo em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

A condutância estomática ( $g_s$ ) foi reduzida em condição de limitação de água no substrato (Figura 6). Nesta figura, observa-se uma resposta semelhante, entre os genótipos estudados, em relação a esta limitação. Nas plantas controle, foi observado, em ambos os horários na maior parte dos dias de determinação desta variável, maiores valores de  $g_s$  nas folhas das plantas do genótipo híbrido UENF/Caliman 01. Neste trabalho, foi observada que, sob condição de limitação de água no solo, houve reduções nos valores do TRA,  $\Psi_{\text{folha}}$  e na condutância estomática. Tal fato mostra que, nessas condições, os genótipos estudados apresentaram um comportamento do tipo anisohídrico, como proposto por Tardieu (1995). Este comportamento foi diferente do proposto por Chiquieri et al. (2004). Estes autores trabalharam com o genótipo Golden e relataram que este apresentou um comportamento isohídrico. Essas diferenças fortalecem que condições de cultivo, como exemplo, as velocidades diferentes de desidratação do substrato, podem



alterar as respostas das plantas de mamoeiro cultivadas em baixa disponibilidade de água no solo.

Quando as plantas estão submetidas a um período de deficiência hídrica, ocorre um aumento na biossíntese de ABA nas raízes (Zhang e Davies, 1990). Em algumas plantas, este fitormônio é transportado para a parte aérea, via xilema, promovendo o fechamento estomático. Em algumas situações, a síntese/translocação do ABA é verificada antes mesmo que ocorra qualquer efeito sobre o potencial hídrico da folha (Davies e Zhang, 1991). Segundo Gomes et al. (2005), os efeitos da deficiência de água no conteúdo de ácido abscísico (ABA) em mamoeiro já podem ser notados 24 horas após a imposição do estresse. Estas informações demonstram que, neste presente trabalho, este fitormônio possa estar envolvido na diminuição de  $g_s$  nas plantas que foram submetidas à limitação de água no substrato.

O fechamento estomático causado pela deficiência hídrica do solo causou elevação na temperatura foliar ( $T_f$ ) (Figura 6). Os efeitos foram maiores às 10:00hs, pois neste horário o FFF foi maior (Figura 6). Neste horário, o genótipo híbrido UENF/Caliman 01 cultivado na condição de estresse hídrico apresentou maiores valores de  $T_f$ . É sabido que o fechamento estomático leva a redução na transpiração foliar e, conseqüentemente, ocorre um aumento na temperatura das folhas e no déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ( $DPV_{folha-ar}$ ) (Nobel, 1991). Em folhas do mamoeiro, os estômatos apresentaram grande sensibilidade ao  $DPV_{folha-ar}$ , ou seja, valores elevados desta variável causam fechamento estomático (Reis, 2003; Marler e Mickelbart, 1998; Machado Filho et al., 2005).

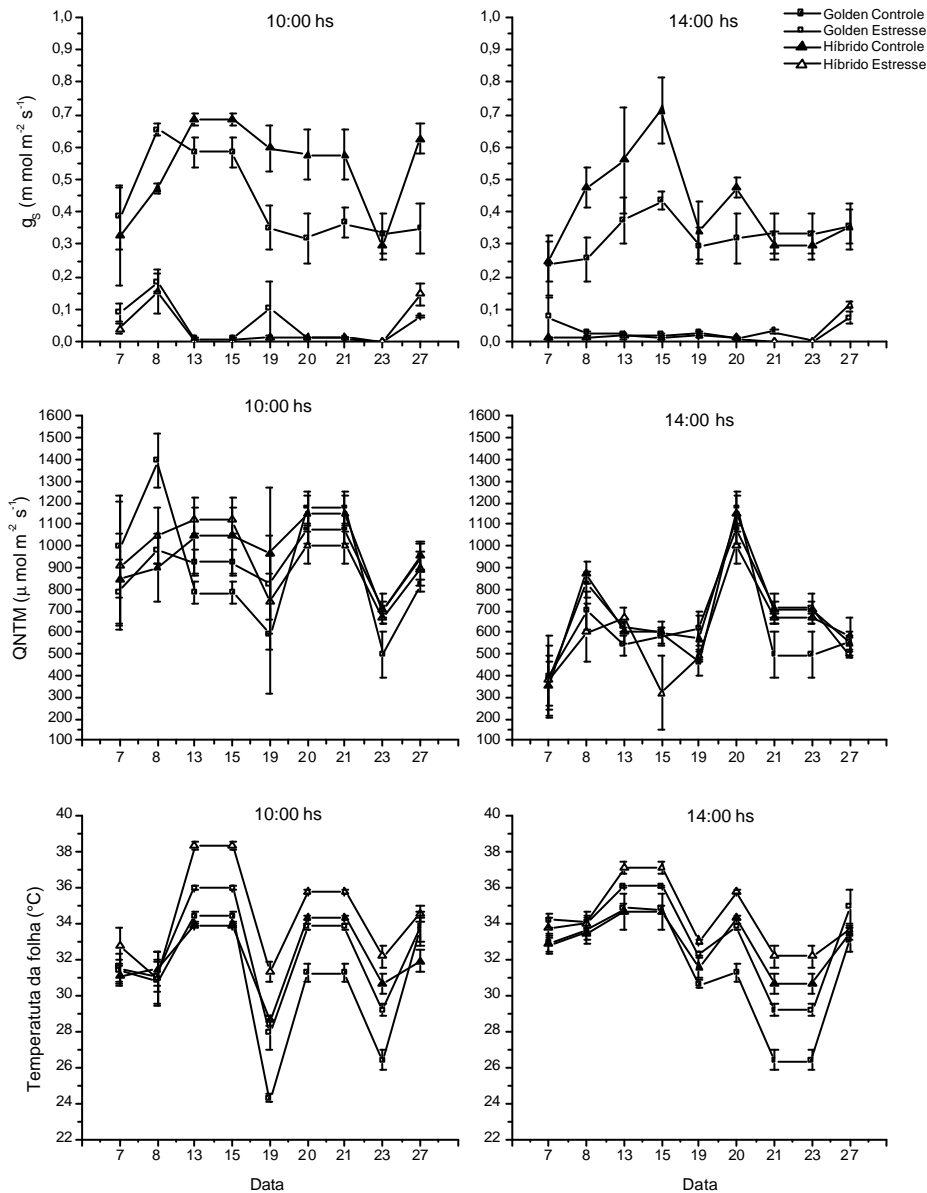


Figura 6 – Condutância estomática ( $g_s$ ), fluxo de fotons fotossintéticos (FFP) e temperatura da folha em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As médias e os erros padrão foram feitas com 4 repetições de 4 plantas. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004).

Nas condições estudadas, ambos os genótipos apresentaram uma redução no potencial osmótico foliar ( $\psi_s$ ), no estresse severo (24 DAS) em ambos os genótipos e em ambos os horários (Figura 7). Estes relatos mostram uma capacidade de ajustamento osmótico semelhante entre os genótipos. Marler et al. (1994) relataram que em sucessivos ciclos de umedecimento e secagem do substrato, plantas de mamoeiro não apresentaram ajustamento osmótico nos tecidos foliares. Segundo este autor, a velocidade de desidratação poderia ter proporcionado tal resposta, uma vez que de acordo com Turner e Jones (1980), as taxas rápidas de desidratação do substrato, principalmente em recipientes de cultivo de pequeno volume, não promovem ajustamento osmótico (AO). Neste presente trabalho (Figura 7), foi verificado que o mamoeiro Golden e o Híbrido UENF/Caliman 01 apresentaram valores mais negativos do  $\psi_s$ , evidenciando um possível AO. Obviamente, métodos específicos de medidas do AO (Babu et al., 1999) deverão ser aplicados aos genótipos, para evidenciar se a diminuição de  $\psi_s$  é devido à síntese de solutos ou se é devido a simples concentração do soluto, em razão da desidratação do tecido. Estes métodos podem permitir uma melhor caracterização genotípica, relacionada às possíveis tolerâncias à limitação de água no solo (Zhang et al., 1999). Entretanto, como estes valores negativos se mantiveram mesmo após a re-irrigação, é elevada a evidência de que houve o AO.

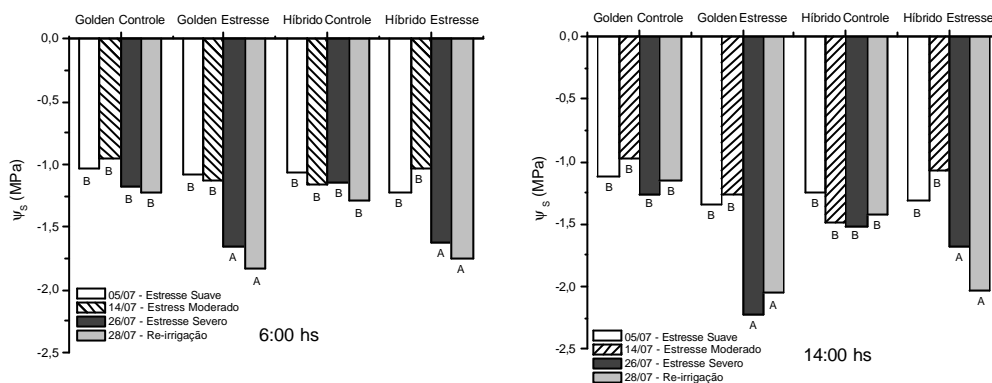


Figura 7 – Potencial Osmótico ( $\Psi_s$ ) às 6:00 h e 14:00 h em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

O estresse hídrico causou degradação dos teores de clorofilas em ambos os genótipos estudados (Figura 8). No início do experimento e nas plantas submetidas à limitação de água no substrato, os valores do Medidor Portátil de Clorofilas (MPC) foram de  $\cong 47,5$  e  $\cong 26$ , para o genótipo híbrido UENF/Caliman 01 e Golden, respectivamente. Os valores determinados no final do experimento foram  $\cong 27,5$  e  $\cong 18$ , para ambos os genótipos, respectivamente. O genótipo Híbrido UENF/Caliman 01 apresentou a maior diferença entre a leitura inicial e a final (10 unidades), enquanto que o Genótipo Golden apresentou uma diferença de 8 unidades. Comparando com as plantas controle, observa-se uma diferença maior para o Híbrido do que para o Golden, confirmando que o estresse hídrico causou maior degradação no primeiro genótipo. Segundo Castro (2005), os valores do MPC inferiores a 25 e inferiores a 30, para os genótipos Golden e Sunrise Solo, respectivamente, mostram comprometimentos no rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ). Em mamoeiros do grupo Solo e do grupo Formosa, cultivados em condição de campo, Torres Netto et al. (2002) relataram que o ponto crítico de início dos comprometimentos na relação  $F_v/F_m$  foi de 40. Estas informações mostram que o

déficit hídrico nos dois genótipos estudados foi afetado não somente em nível estomático, mas também em nível não-estomático. De fato, Reis et al. (2004) têm mostrado que o estresse hídrico do solo causou efeitos não-estomáticos, por meio da degradação das moléculas de clorofila. Nesta condição de estresse, efeitos não estomáticos relacionados ao processo fotoquímico da fotossíntese do mamoeiro foram observados por Castro et al. (2004).

Segundo Hendry e Price (1993), o conteúdo de pigmentos fotossintéticos, principalmente as clorofilas, podem ser afetados devido à ação de fatores do ambiente como deficiências minerais, estresse hídrico, poluição industrial e temperatura sub ou supra-ótima, o que está de acordo com os resultados obtidos com mamoeiros. Este fato mostra que a determinação dos pigmentos fotossintéticos pode ser uma importante ferramenta no diagnóstico de estresse em plantas (Hendry e Price, 1993), potencializando o uso do Medidor Portátil de Clorofila (MPC). O decréscimo da concentração de pigmentos fotossintéticos em resposta ao estresse hídrico, por exemplo, pode também ter uma função adaptativa, diminuindo a captação de luz nessas plantas. (Chaves, 2003).

Segundo Marler et al. (1994), a típica resposta do mamoeiro à limitação de água no solo é a queda das folhas mais velhas. Esta queda é precedida por uma intensa clorose, clorose esta associada a senescência foliar. Segundo os autores, tal senescência acelerada das folhas permite a planta reduzir a perda de água e, desta maneira, o mamoeiro pode suportar os períodos de déficit hídrico do solo. Portanto, ao que tudo indica, o efeito não-estomático, associado à degradação das moléculas de clorofilas, é um mecanismo inerente às plantas desta espécie quando submetidas à limitação de água no substrato.

Nas plantas controle de ambos os genótipos, observa-se que, em relação ao híbrido, o genótipo Golden apresentou um teor de clorofilas bem inferior (Figura 8). De fato, este genótipo é um mutante do genótipo Solo e é caracterizado por apresentar a coloração verde-amarelada das folhas, mesmo sem ter sido submetido à deficiência hídrica (Castro, 2005).

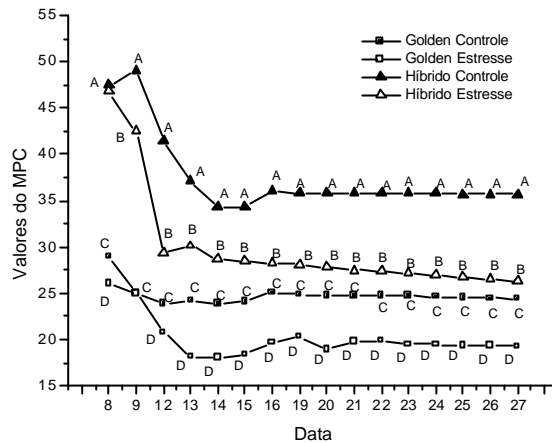


Figura 8 – Teores de pigmentos fotossintéticos de plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Com relação à utilização e a dissipação da energia, avaliada pelas variáveis da fluorescência da clorofila a, o mamoeiro apresentou alterações com o incremento do estresse (Figura 9 e 10). Em ambos os genótipos e nos dois horários de medição, a eficiência de utilização fotoquímica de energia (qP) foi reduzida com o incremento no nível do estresse (moderado e severo), ao mesmo tempo em que houve aumento em qN e NPQ (Figura 10). Essa redução de qP sugere comprometimentos relacionados à reoxidação da quinona A (Qa), o que representa a fração dos centros de reação do PSII susceptíveis a super excitação e subseqüentes mudanças na proteína D1 (Havaux et al., 1993). Nesse caso, o acúmulo de aceptores de elétrons reduzidos pode aumentar a probabilidade de geração de radicais reativos, que podem danificar os componentes do PSII (de Souza et al., 2004). Isso pode ser confirmado pela também redução de  $F_v/F_m$  em ambos os genótipos (Figura 9). Contudo, mesmo no estresse hídrico considerado severo, não houve danos irreversíveis ou a síntese de novo da proteína D1 aconteceu, já que qP recuperou totalmente 36 h após a re-irrigação das plantas (Figura 10). Contudo, para o genótipo

Híbrido UENF/Caliman 01, os valores da eficiência fotoquímica máxima do PSII ( $F_v/F_m$ ), que mostrou uma redução ao longo da imposição do estresse, continuaram em níveis ótimos (0,75-0,85), logo após a re-irrigação (Figura 9). Para o genótipo Golden, somente no estresse severo, essa relação ficou inferior ao nível ótimo (0,7), demonstrando uma sensibilidade desse genótipo relacionado à eficiência quântica máxima do PSII, ao estresse hídrico, confirmado pela não recuperação após as 36hs da re-irrigação. Entretanto, Marler e Mickelbart (1998), trabalhando com mamoeiros cultivados, relatam que não foram observados efeitos do estresse hídrico ( $\psi_{\text{solo}} = -68\text{kPa}$ ) sobre os valores da relação  $F_v/F_m$ . Possivelmente, neste trabalho de Marler e Mickelbart (1998) o nível de estresse não foi suficiente para alterar tal processo fotoquímico.

Complementando a redução nos valores de  $qP$  e  $F_v/F_m$  (Figuras 9 e 10), por ação do déficit hídrico, pode-se observar que a dissipação não-fotoquímica de energia ( $qN$  e NPQ), em ambos os horários, dissipações estas relacionadas à formação do gradiente transtilacoidal e ao ciclo da violaxantina (Kyparissis e Manetas, 2000; Ramalho et al., 1997), foi aumentada em maior intensidade no genótipo Golden. Este resultado pode mostrar uma sensibilidade deste genótipo à limitação de água no solo. Esta sensibilidade pode estar relacionada a uma menor quantidade de moléculas de clorofilas do genótipo Golden, uma vez que a limitação de água no solo contribui para a degradação das moléculas de clorofilas e estas têm uma forte associação com a eficiência fotoquímica do PSII (Torres Netto et al., 2002, 2005; Castro, 2005). Ao que tudo indica, no genótipo Golden, a degradação das moléculas de clorofilas não pode acontecer em taxas elevadas, pois este já possui uma menor quantidade destas moléculas, o que o torna mais sensível à ação do déficit hídrico. Tal justificativa pode ser corroborada pela menor redução dos valores de MPC neste genótipo em relação ao genótipo Híbrido UENF Caliman 01 (Figura 8).

Os valores altos de NPQ encontrados neste presente trabalho podem revelar que o processo de termodissipação no PSII pode estar sendo insuficiente para compensar totalmente a redução no fluxo de elétrons. Isso pode ser uma indicação de uma forte alteração na atividade dos transportadores de elétrons ou uma forte limitação no consumo de NADPH (Epron e Dreyer, 1992), indicando assim a existência de mecanismos fotoprotetores (Maxwell and Jonhson, 2000).

De fato, sabe-se que o fechamento estomático em condições de deficiência hídrica leva a uma redução na assimilação do CO<sub>2</sub>, desta maneira, a energia luminosa se torna excessiva, mesmo sob baixas irradiâncias (Maury et al., 1996), podendo levar a fotoinibição (Lima et al., 2002). Esse acúmulo de energia luminosa necessita ser dissipado por vias alternativas. Uma possibilidade é a emissão dessa energia na forma de calor (NPQ) (Krause e Weis, 1991).

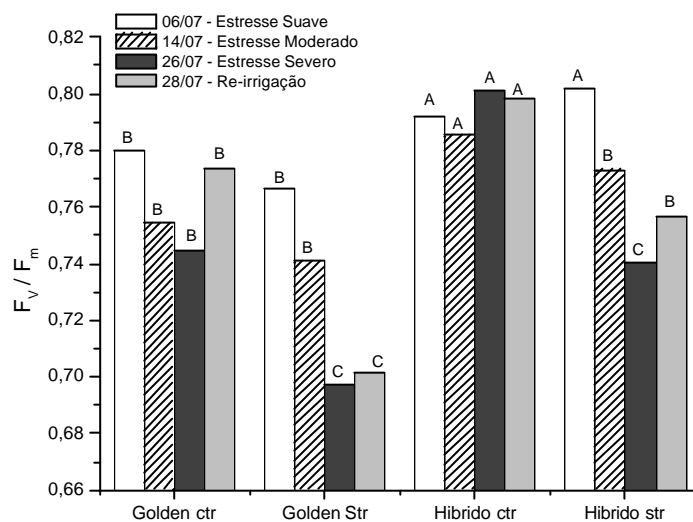


Figura  $\xi$  – Rendimento quântico ( $F_v/F_m$ ) às 10:00 hs em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.



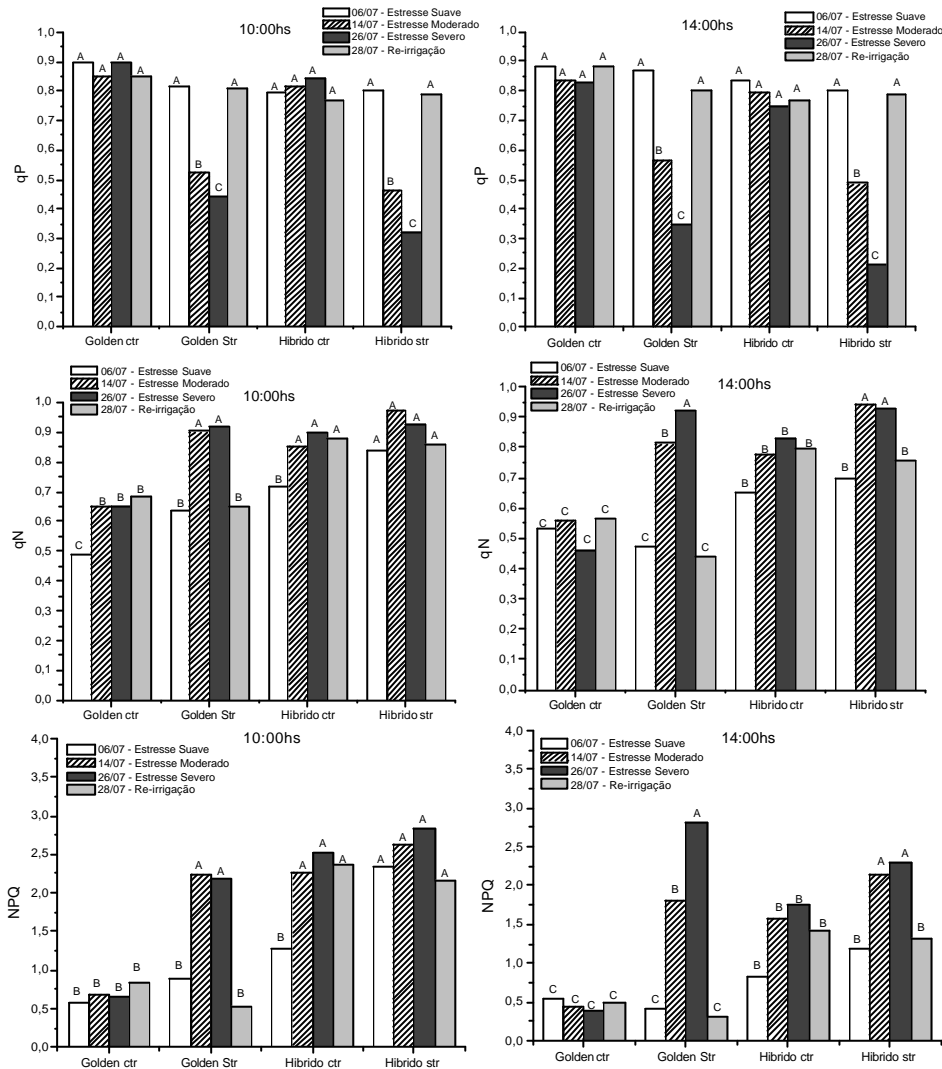


Figura 10 –Quenching fotoquímico (qP), e quenching não fotoquímico (qN e NPQ) às 10:00 e 14:00 hs em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

A função dos carotenóides nos sistemas fotossintéticos está bem caracterizado e inclui sua ação como pigmento acessório, aos pigmentos do complexo coletor de luz e como proteção do aparato fotossintético aos estresses mediados pelo excesso de luz (Ramalho et al., 1997, 2000). A proteção do aparato fotossintético é viabilizada pelos pigmentos do ciclo das xantofilas, envolvendo a conversão da violaxantina a anteroxantina e a zeaxantina (Demmig-Adams *et al.* 1995; Demmig-Adams and Adams, 1996).

Segundo Adams e Demmig-Adams (1992), o teor da zeaxantina mostra uma correlação positiva com o NPQ, evidenciando que a dissipação não-fotoquímica estaria relacionada com a ação das interconversões destes carotenóides oxigenados. De fato, observamos um aumento de NPQ à medida que o estresse foi sendo imposto (Figura 10). Esse ciclo é um processo flexível que não responde somente às condições de luz, mas a uma combinação de outros fatores do ambiente, incluindo temperatura, déficit hídrico e disponibilidade de nutrientes, sempre que haja sobreexcitação dos fotossistemas (Demmig-Adams et al., 1996).

A luteína também contribui para a de-excitação da clorofila, ativando mecanismos contra foto-oxidação (Niyogi, 1999). A Luteína não apresentou grandes alterações ao longo da imposição do estresse (Figura 11). Ao que tudo indica, o processo de de-epoxidação foi mais controlado por meio da formação da zeaxantina.

A medida que o  $\psi_w$  foi reduzido (Figura 2), as plantas submetidas a deficiência hídrica apresentaram uma queda nas concentrações de anteroxantina, neoxantina e violaxantina com conseqüente aumento nas concentrações da zeaxantina em ambos os genótipos (Figura 11). Esses resultados estão de acordo com os encontrados por Loggini et al. (1999) e Havaux (1998). O aumento no nível de DEPS foi devido ao maior acúmulo de zeaxantina, principalmente no dia considerado estresse severo (24DASI).

O genótipo Golden apresentou as maiores diferenças entre plantas controle e estressadas do que o genótipo Híbrido UENF/ Caliman 01 (Figura 11), o que pode fortalecer a sensibilidade em relação ao Híbrido, do genótipo Golden ao déficit hídrico.

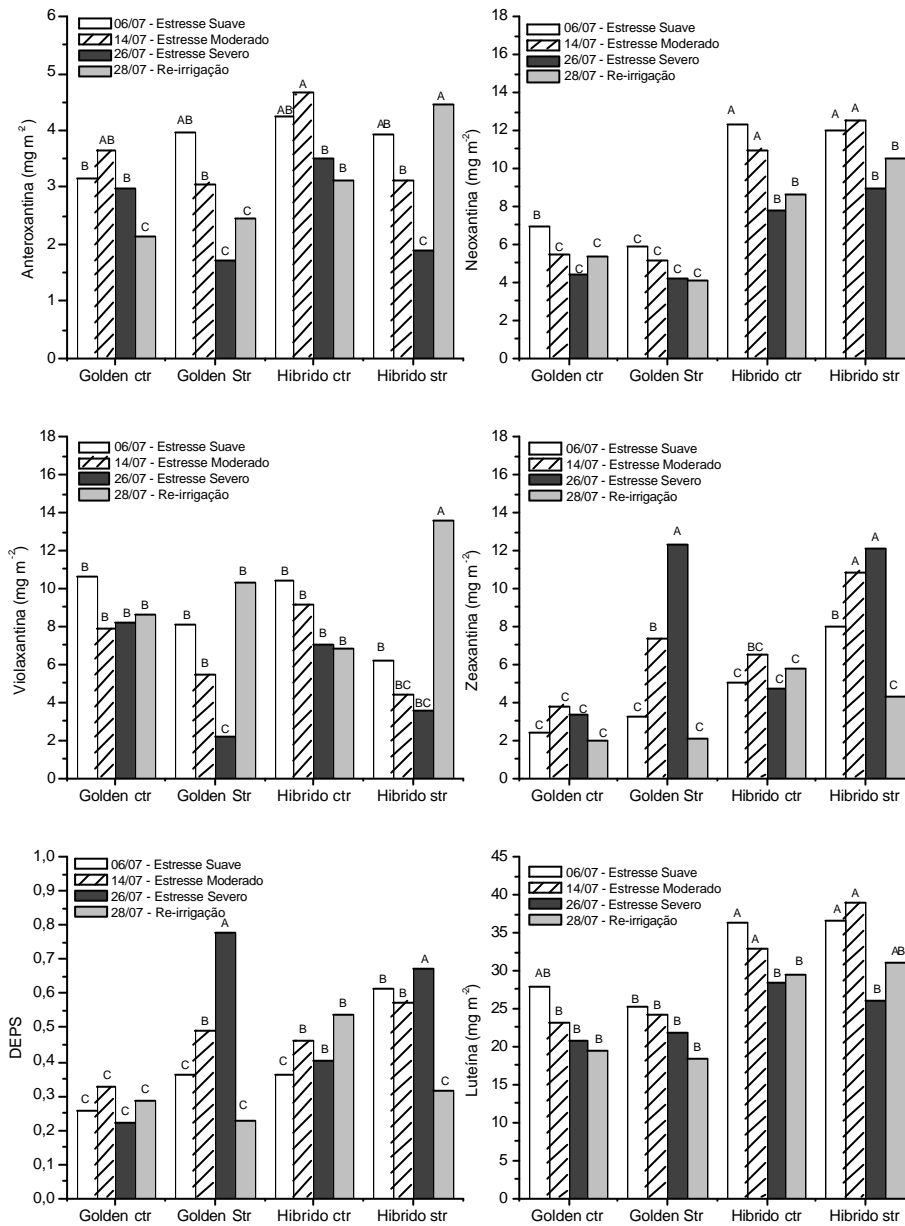


Figura 11 – Concentração de anteraxantina, neoxantina, violaxantina, zeaxantina, luteína e estado de de-epoxidação (DEPS) em plantas de *Carica papaya* submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Os carboidratos nas folhas podem ser alterados em quantidade e qualidade pelo estresse hídrico e pode agir como um sinal metabólico em resposta ao estresse (Koch, 1996; Chaves et al., 2003).

Neste trabalho com o *Carica papaya*, em ambos os genótipos, em relação ao controle, observa-se uma redução na concentração dos açúcares solúveis glicose, frutose e sacarose nas plantas submetidas ao estresse hídrico (Figura 12). Após 36 hs da re-irrigação não houve recuperação. Pinheiro et al. (2001) também observou essa mesma diminuição em plantas de *Lupinus albus* sob estresse hídrico. Lawlor e Cornic (2002) acreditam que a redução da síntese de açúcares ocorre devido a baixa atividade da SPS, que reduz o fluxo de triose fosfato do cloroplasto. O acúmulo de intermediários fosforilados pode indicar esta baixa atividade.

Vale salientar que, em relação às plantas controle, no genótipo Híbrido UENF/CALIMAN 01, apesar de a concentração desses açúcares solúveis ter sido reduzida, houve o aumento na concentração de frutose e sacarose (Figura 12). Chaves e Oliveira (2004) relataram que em geral, o déficit hídrico pode levar a um aumento (sob estresse moderado) ou estabilizar (sob estresse severo) a concentração de açúcares solúveis nas folhas. Segundo os autores, este fato pode ser devido à redução no crescimento e na exportação destas moléculas na condição de limitação de água no solo e, conseqüentemente, na planta.

Com relação à concentração de amido, para o genótipo Híbrido e na condição de estresse moderado a severo, pode-se observar que houve redução na concentração desta molécula, já a partir do estresse suave (Figura 12). Em plantas de videira, resultados semelhantes foram encontrados por Patakas e Noitsakis (2001). Essa baixa concentração de amido e de açúcares solúveis pode estar indicando variações nas enzimas que sintetizam os açúcares solúveis, principalmente a SPS e as enzimas remobilizadoras de amido, que produzem mono e dissacarídeos acumulados em alguns estudos de estresse hídrico (Zrenner e Stitt, 1991).

Após a re-irrigação (36hs), observou-se também que a síntese de amido foi favorecida em relação a manutenção dos açúcares solúveis, uma vez que as concentrações de amido superaram em muito as concentrações das plantas não

submetidas ao estresse; fato que não aconteceu com as concentrações de glicose, frutose e sacarose.

Em ambos os genótipos, o estresse hídrico causou aumento nos teores de N nas folhas (Figura 13). Este fato pode ter ocorrido, devido a abscisão das folhas senescentes, a qual foi observada no final do experimento, na condição de estresse hídrico. Antes da abscisão, tais folhas senescentes podem ter alocado uma grande quantidade do N para as folhas mais novas. Entretanto, possivelmente, os compostos nitrogenados que chegaram na folha não foram utilizados na síntese de clorofilas, uma vez que, nas plantas submetidas ao estresse hídrico, os valores do MPC mantiveram-se baixos (Figura 8). Em feijoeiro, Lazcano-Ferrat e Lovatt (1999), relataram que o déficit hídrico elevou a concentração de arginina (>30%) e prolina (>300%). De fato, o aminoácido prolina e a diamina putrescina acumulam nas folhas de diversas espécies em resposta ao estresse do ambiente, como exemplo o déficit hídrico e o estresse osmótico (Rabe, 1990). Segundo este autor, o acúmulo de prolina e poliaminas em condição de estresse, estaria relacionada à estabilização de membranas e macromoléculas, atuação como um osmoregulador e detoxicação dos tecidos pela ação do excesso de N. Em condição de estresse ambiental, outros autores relatam que o acúmulo de prolina e putrescina estaria relacionado ao excesso de produção de  $\text{NH}_3$  (Lovatt, 1990; Slocum e Weinstein, 1990).

Em condição de estresse, o genótipo Híbrido UENF/Caliman 01 apresentou maior teor de C nas folhas no final do experimento (Figura 13). Essa maior porcentagem de C pode ter relação com a maior quantidade de açúcares insolúveis (amido) encontradas nas folhas desse genótipo (Figura 12).

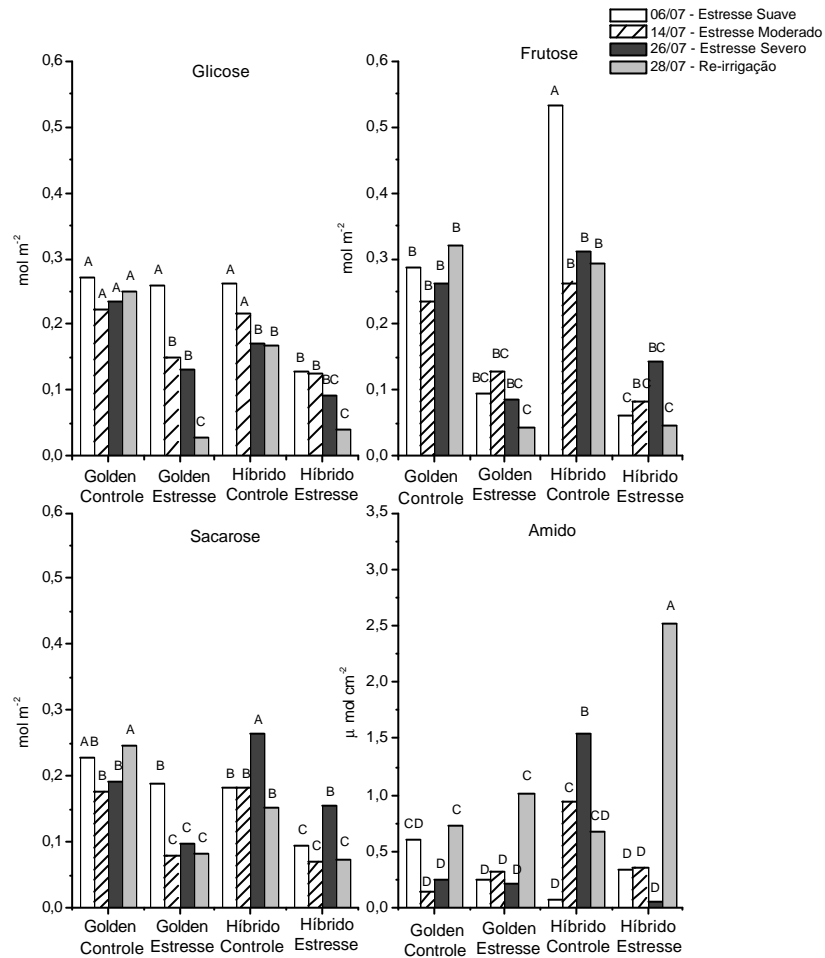


Figura 12 – Concentração de açúcares solúveis (glicose - A, frutose - B e sacarose - C) e insolúveis (amido - D) em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

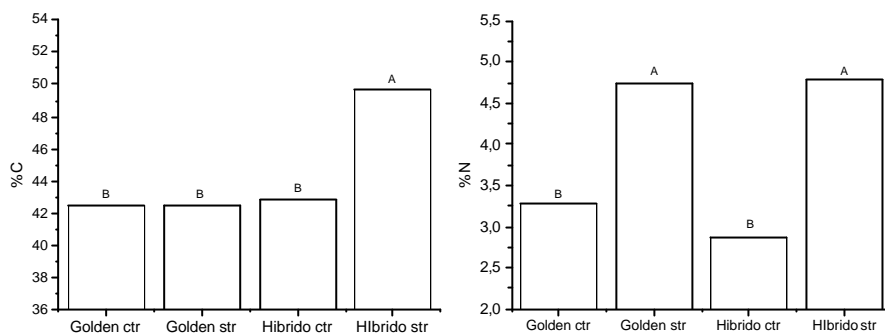


Figura 13 – Porcentagem de Carbono e Nitrogênio em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas no final do experimento. As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Com a elevação na intensidade do estresse, as plantas submetidas à deficiência hídrica apresentaram uma redução nos valores de MFE (Figura 14). Após 36hs da re-irrigação, o genótipo Híbrido UENF/Caliman 01 apresentou uma leve recuperação nos valores da MFE, o que não aconteceu para o Golden.

A MFE representa a quantidade de massa seca por unidade de área da folha, estimando a proporção relativa da superfície assimilatória e os tecidos de sustentação e condutores da folha – espessura (Cruz et al., 2004). Como houve redução na condutância estomática nas plantas cultivadas sob limitação hídrica, e, sob condições de ciclos de umedecimento e secagem do solo, existe uma relação elevada e positiva entre a taxa fotossintética líquida e a condutância estomática ( $g_s$ ) (Marler et al, 1994; Reis, 2004), possivelmente as reduções nos valores da MFE seja devido à limitação de fotoassimilados para a construção das estruturas das folhas. Resultados diferentes foram obtidos por Ober et al. (2005). Estes autores mostraram que, em genótipos de beterraba, o déficit hídrico causou elevações nos valores da MFE. Os autores relataram que a condição de seca elevou a MFE, pela redução da taxa de expansão da folha, o que resultou em folhas menores e mais espessas.

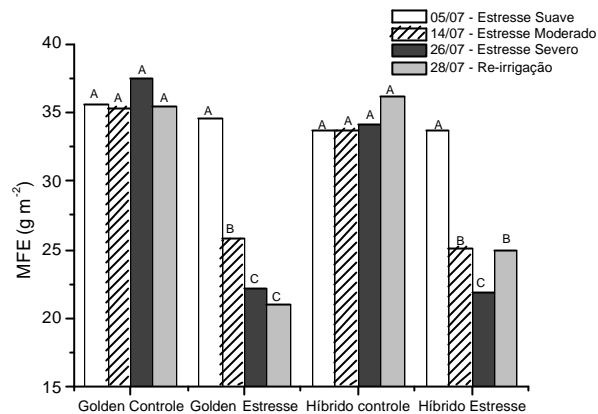


Figura 14 – Massa Foliar específica (MFE) de plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

O estresse hídrico causou maior redução nas relações MSPA, MSR e RMF do genótipo Golden quando comparado ao genótipo Híbrido UENF/Caliman 01. (Figura 15). Houve redução significativa destas características por ação da limitação de água no substrato. Esta redução no Híbrido foi de  $\cong 62$ ,  $53$  e  $50\%$ , respectivamente. Em relação ao híbrido, no genótipo Golden, a redução da MSPA foi significativamente menor ( $\cong 18\%$ ). De acordo com estes resultados, em relação a estas características de crescimento, o Híbrido se mostrou mais sensível à ação do estresse hídrico. Em feijoeiro, Lazcano e Ferrat (1999) mostraram que a MSPA, a área foliar e a MSR foram reduzidas significativamente com o déficit hídrico, evidenciando a forte ação do estresse hídrico sobre as características de crescimento. A relação RMC e MSPA/MSR se mostrou inalterada. Em ambos os genótipos, este resultado mostra que existe um sincronismo entre o crescimento do sistema radicular e da parte aérea, o que revela que, em ambos os genótipos, o estresse hídrico não causou alteração na distribuição de fotoassimilados entre a raiz e a parte aérea.



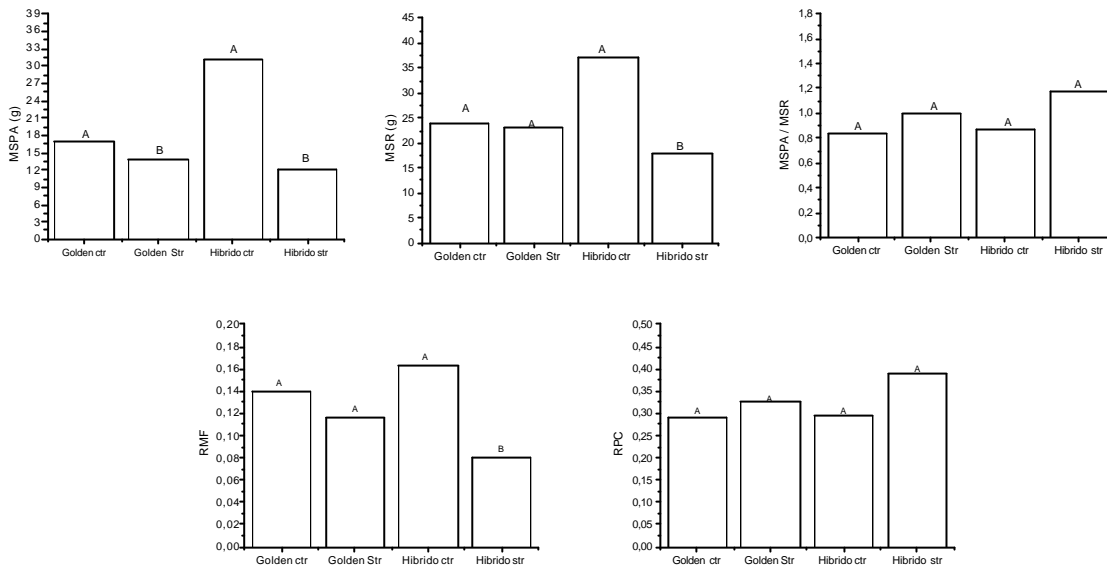


Figura 15 – Massa seca da parte aérea (MSPA), Massa seca de raízes (MSR), Relação Massa seca da parte aérea / raízes (MSPA / MSR), Razão de massa foliar (RMF) e Razão de massa do caule (RMC) em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas no final do experimento. As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

A composição isotópica do carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) ou a discriminação isotópica do carbono ( $\Delta$ ) de tecidos de plantas refletem a relação entre a fotossíntese e a condutância estomática em um determinado intervalo de tempo e sob variadas condições ambientais, e representa a longo prazo uma estimativa integrada da eficiência intrínseca do uso da água (de Souza et al., 2005). Já está bem documentado que o estresse hídrico causa variações na EUA e na composição isotópica do carbono em diferentes espécies (de Souza et al., 2003; Osório et al., 1998).

Na figura 16, em relação ao controle, observa-se que ambos os genótipos apresentaram um aumento na composição isotópica do carbono, representada por  $\delta^{13}\text{C}$ . Este resultado evidencia que, sob condição de limitação de água no solo, ocorre uma menor discriminação do  $\text{C}^{13}$  representado por  $\Delta\text{C}^{13}$ . Conseqüentemente, nas condições de estresse hídrico, tem-se um valor maior de  $\delta^{13}\text{C}$ . Segundo Bacon (2004), elevados valores de  $\Delta\text{C}^{13}$  (menores valores de  $\delta^{13}\text{C}$ ) estão relacionados aos elevados valores da relação  $c_i/c_a$ . Este mesmo autor relata que o valor baixo de  $c_i/c_a$  é um diagnóstico de uma elevada eficiência no uso da água (EUA). Em plantas  $\text{C}_3$ , saudáveis e bem irrigadas, o valor desta relação  $c_i/c_a$  está em torno de 0,7 (Farquhar et al., 1989). Desta maneira, segundo Farquhar et al. (1989), a relação inversa entre a discriminação isotópica do carbono e a eficiência no uso da água é devido à condutância estomática. Em mamoeiro, um dos principais efeitos do déficit hídrico é o fechamento estomático (Reis et al., 2004; Marler et al., 1994). De fato, esta resposta foi obtida neste presente trabalho (Figura 6). Sendo assim, em condição de estresse hídrico, a discriminação contra o  $\text{C}^{13}$  reduz, pois a razão  $\text{C}^{13}/\text{C}^{12}$  torna-se elevada nas folhas sob limitação hídrica. Nesta condição de estresse, a Rubisco discrimina em menor intensidade o  $\text{C}^{13}$ . Portanto, torna-se justificável os maiores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  nas plantas de mamoeiro sob limitação de água no substrato (Figura 16). Entretanto, não se observou diferenças entre os genótipos relacionadas à EUA, evidenciando que ambos os genótipos apresentaram o mesmo comportamento relacionado a esta importante característica fisiológica.

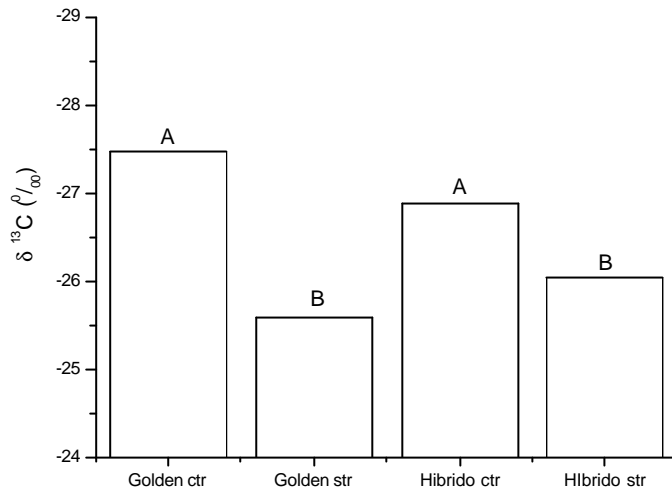


Figura 16 – Composição Isotópica de Carbono em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas no final do experimento. As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

Embora não se tenha obtido diferenças estatísticas na época de imposição do estresse (Figura 17), as plantas de *Carica papaya* submetidas à deficiência hídrica apresentaram um aumento na concentração de proteína total, à medida que o estresse hídrico foi intensificando. Este fato mostra uma similaridade no metabolismo relacionado às proteínas em ambos os genótipos estudados. A deficiência hídrica induz ao aumento na expressão de proteínas não só as relacionadas diretamente ao estresse, mas também as relacionadas com a proteção contra os danos causados por ele (Riccardi et al., 1998). Esse aumento na síntese de proteínas já foi descrito em numerosas espécies como milho (Riccardi et al., 1998), girassol (Pankovic et al., 1999), tabaco (Parry et al., 2002) e etc. Lazcano-Ferrat e Lovatt (1999), trabalhando com plantas de feijoeiro, sob condição de limitação de água no substrato de cultivo, relataram que houve um decréscimo na concentração de proteína nas folhas de 45 a 64%. Estes autores relataram que nesta condição, esse decréscimo não foi relacionado ao acúmulo de prolina nos tecidos foliares, o que sugere que o acúmulo

desse aminoácido nesta condição não é dependente da inibição da síntese de proteínas ou do incremento na degradação protéica.

A produção de proteínas corretamente estruturadas e a manutenção destas são importantes para uma função celular eficiente e variações nessas condições, sob deficiência hídrica, podem demonstrar os efeitos das condições celulares alteradas na transcrição de genes, tradução e modificações pós-transcricionais das proteínas (Lawlor, 2002). As proteínas mais citadas como tendo a síntese aumentada sob estresse hídrico são as HSPs (Lawlor e Cornic, 2002; Chaves e Oliveira, 2004), as proteínas LEA (late embryogenesis abundant protein - principalmente as desidrinas) e as aquaporinas, que têm a função importante de transportar água (Deleu et al., 1999; Chaves e Oliveira, 2004), as enzimas envolvidas na dissipação de energia e na dissipação de espécies reativas de oxigênio e etc. (Chaves e Oliveira, 2004).

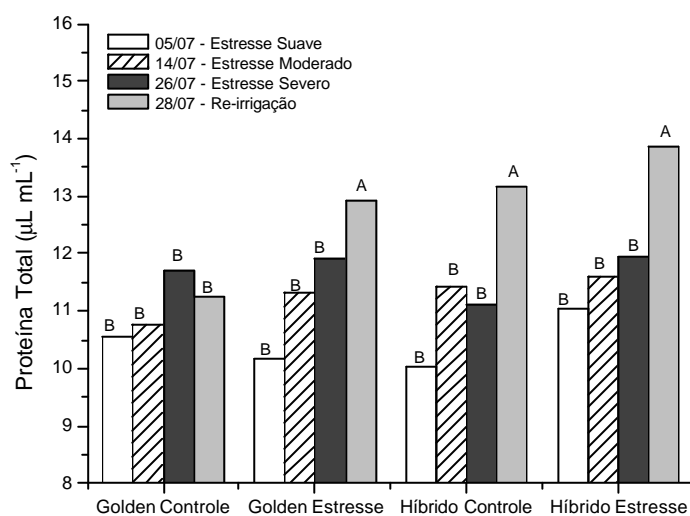


Figura 17 – Concentração de proteína total em plantas de *Carica papaya* L. submetidas a deficiência hídrica. As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004), até o fim do período de recuperação após a re-irrigação (26/07/2004). As letras diferentes indicam diferenças entre as médias de cada tratamento.

#### 1.2.5. RESUMO E CONCLUSÕES

O déficit hídrico constitui umas das maiores limitações à produtividade vegetal e, desta maneira, ao rendimento das culturas. As respostas das plantas ao déficit hídrico são complexas e envolvem mudanças adaptativas e/ou efeitos deletérios (Chaves et al., 2002). No campo, essas respostas podem ser maiores ou menores de acordo com a superposição de outros estresses (temperatura, luz, etc). As estratégias das plantas para escapar do estresse hídrico, normalmente envolvem uma ação complexa de estratégias de sensibilidade e tolerância a outros estresses, o que pode variar entre os genótipos (Chaves et al., 2002).

Já é bem conhecido que o efeito inicial do déficit hídrico é a redução da taxa fotossintética devido ao fechamento estomático. A absorção total de carbono é reduzida devido a concomitante ou prévia redução no crescimento (Chaves e Oliveira, 2004). Essa redução do crescimento vem sugerindo um mecanismo de adaptação de plantas que sobrevivem ao estresse hídrico. Este fato pode ser justificado por meio de uma melhor distribuição de assimilados e energia. Os fotoassimilados que seriam para o crescimento da parte aérea, são desviados para a

síntese de moléculas protetoras utilizadas em mecanismos de superação do estresse imposto (Zhu, 2002).

O objetivo deste trabalho foi o de estudar os efeitos da limitação de água no substrato de cultivo, sobre o estado hídrico, condutância estomática, processos de utilização e dissipação de energia, estado nutricional relacionado ao N e medidas biométricas em folhas de dois genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.). Para tanto o experimento foi conduzido em condição de casa-de-vegetação, no Instituto de Tecnologia Química e Biológica (ITQB), em Oeiras, Portugal, no período de Março a Julho de 2004. As plantas foram cultivadas em vasos brancos de polietileno de 12 L contendo um substrato composto por terra: areia: esterco (1:2:1). As avaliações foram feitas a partir do primeiro dia de suspensão da irrigação (02/07/2004) - 110 Dias Após a Semeadura (DAS), até a recuperação após a re-irrigação (26/07/2004) – 134 DAS.

Em ambos os genótipos, o estresse hídrico causou reduções no potencial hídrico da folha, no teor relativo de água e na condutância estomática, caracterizando um comportamento, segundo Tardieu (1995), anisohídrico dos dois genótipos na condição estudada.

A baixa disponibilidade de água no solo causou reduções significativas no teor de clorofilas totais, com maior decréscimo para o híbrido UENF/Caliman 01, mostrando que além dos efeitos estomáticos, o estresse hídrico imposto causou efeitos não-estomáticos no processo fotossintético.

Houve indicativo de ajustamento osmótico no Híbrido. Entretanto, testes específicos deverão ser aplicados para comprovar tal fato.

Com relação ao processo fotoquímico, o genótipo Golden se mostrou mais sensível à imposição do estresse. Tal afirmativa pode estar relacionada à reduzida concentração de clorofila deste genótipo e as respostas obtidas no ciclo das xantofilas.

O estresse hídrico causou reduções na concentração de açúcares solúveis e insolúveis, sem discriminação diferencial no metabolismo destas moléculas entre os genótipos estudados. Entretanto, em ambos os genótipos, tal estresse causou elevações nas concentrações de N.

No genótipo híbrido, as medidas biométricas MSPA, MSR e RMF foram mais comprometidas pelo estresse hídrico.

Ambos os genótipos apresentaram a mesma eficiência no uso da água e o teor de proteínas nas folhas de ambos se elevou, na mesma intensidade, com o aumento do estresse hídrico.

Os genótipos de mamoeiro estudados foram comprometidos pela ação do déficit hídrico, com ações específicas deste estresse sobre o metabolismo das plantas, o que, neste trabalho, não permitiu discriminar tolerância/sensibilidade entre os genótipos.

## 1.2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams III, W.W., B. Demmig-Adams. (1992). Operation of the xanthophyll cycle in higher plants in response to diurnal changes in incident sunlight. *Planta* 186: 390-398.
- Angelopoulos, K., Dichio, B., Xiloyannis, C. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany* 47 (301): 1093-1100.
- Araus, J.L., Amaro, T., Voltas, J., Natkoul, H., Nachit, M.M. (1998). Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under mediterranean conditions. *Field Crops Research* 55: 209-223.
- Araus, J.L., Hogan, K.P. (1994). Comparative leaf structure and patterns of photoinhibition of the neotropical palms. *Scheelea zonensis* and *Socratea durissima* growing in clearings and forest understory during the dry season in Panama. *American Journal of Botany* 81 (6): 726-738.
- 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.
- Babu, R.C., Pathan, M.S., Blum, A., Nguyen, H.T. (1999) Comparison of measurement methods of osmotic adjustment in rice cultivars. *Crop Science* 39: 150-158.
- 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.
- Biehler, K., Haupt, S., Beckmann, J., Fock, H., Becker, T.W. (1997) Simultaneous CO<sub>2</sub>- and <sup>16</sup>O<sub>2</sub> / <sup>18</sup>O<sub>2</sub> - gas exchange and fluorescence measurements indicate differences in light energy dissipation between the wild type and the phytochrome-deficient aurea mutant of tomato during water stress. *Journal of Experimental Botany* 48: 1439-1449.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Long, S.P., Baker, N.R., Öquist, G., Schreiber, U. e 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.



- Bradford, M.M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Brugnoli E, Farquhar GD. (2000). Photosynthetic fractionation of carbon isotopes. In: Leegood RC, Sharkey TD, von Caemmerer S (eds.) *Advances in photosynthesis: physiology and metabolism*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 399-434.
- Castro, F.A., Campostrini, E., Chiquieri, T.B., Reis, F.O., Torres Netto, A., Santos, A. M., Azevedo, LC., Souza, M.A. (2004) Estresse hídrico em mudas de mamoeiro "golden": Efeitos sobre a fotoquímica da fotossíntese. *Anais do XXI Congresso Brasileiro de Fruticultura - Florianópolis / SC*.
- 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.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Cerasoli, S., CliftonBrown, J., Miglietta, F., Raschi, A. (1995) Leaf metabolism during summer drought in *Quercus ilex* trees with lifetime exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Biogeography* 22 (2-3): 255-259.
- 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, 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., Oliveira, M.M. (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of experimental Botany* 55(407): 2365-2384.
- Chaves, M.M., Osório, J., Pereira, J.S. (2004) Water use efficiency and photosynthesis. In: Bacon, M.A. (Ed) *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell Publishing, p.42-74.
- Chiquieri, T.B., Reis, F.O., Campostrini, E., Castro, F.A., Torres-Netto, A., Santos A.M., Azevedo, L.C., Gomes, M.M.A, Souza, M.A. (2004). Avaliação da fotossíntese potencial em plantas de *Carica papaya* submetidas ao estresse hídrico. *Anais do XXI Congresso Brasileiro de Fruticultura - Florianópolis / SC*.
- Clemente, H.S. and Marler, T.E. (1996) Drought stress influences gas-exchange responses of papaya leaves to rapid changes in irradiance. *Journal of American Society of Horticultural Science* 121 (2): 292-295.
- Cornic, C., Massacci, A. (1996) Leaf photosynthesis under drought stress. In: Baker, N.R. (ed) *Photosynthesis and the environment*. Klumer academic Publishers. pp. 347-366.
- Cornic, G. (2000) Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5 (5): 187-188.
- Cornic, G., Ghashghaie, J., Genty, B., Briantais, J.M. (1992) Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress. *Photosynthetica* 27: 295-309.
- Correia, M.J., Pereira, J.S., Chaves, M.M., Rodrigues, M.L., Pacheco, C.A. (1995) ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* L. plants. *Plant Cell and Environment* 18 (5): 511-521.
- Cruz, J.L., Coelho, E.F., Pelacani, C.R., Coelho filho, M.A., Dias, A.T., dos Santos, M.T. (2004) Crescimento e partição de matéria seca e de carbono no mamoeiro em resposta à nutrição nitrogenada. *Bragantia* 63.(3):.351-361.
- Davies, W.J., Mansfield, T.A., Hetherington, A.M. (1990). Sensing of soil water status and the regulation of plant growth and development. *Plant Cell and Environment*. 13:709-719.
- Davies, W.J., Tardieu, F., Trejo, C.L. (1994). How do chemical signals work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiology* 104:309-314.

- Davies, W.J., Zhang, J., (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 42:55-76.
- de Souza, C.R. de, Maroco, J.P., Santos, T.P. dos, Rodrigues, M.L., Lopes, C.M., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (2003) Partial rootzone drying: regulation of stomatal aperture and carbon assimilation in field-grown grapevines (*Vitis vinifera* cv Moscatel). *Functional Plant Biology* 30: 653-662.
- 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 .
- Delauney, A.J., Verna, D.P.S. (1993) Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant Journal* 4: 215-223.
- Deleu, C., Coustaut, M., Niogret, M.-F., Larher, F. (1999) Three new osmotic stress-regulated cDNAs identified by differential display polymerase chain reaction in rapeseed leaf discs. *Plant, Cell and Environment* 22: 979-988.
- Demmig, B., Winter, K., Kruger, A., Czygan, F.C. (1987) Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. *Plant Physiology* 84: 218-224.
- Demmig-Adams, B.; Adams III, W.W.; Barker, D.H.; Logan, B.A.; Bowling, D.R. and Verhoeven, A.S. (1996) Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum* 98: 253-264.
- Demmig-Adams, E., Adams, W.W. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1 (1): 21-26.
- Eissenstat, D.M. (1997) Trade-offs in root form and function. In: Jackson, I.E. (ed). *Ecology in Agriculture*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 173-179.
- Epron, D., Dreyer, E. (1992) Effects of severe dehydration on leaf photosynthesis in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: Photosystem II efficiency, photochemical and nonphotochemical fluorescence quenching and electrolyte leakage. *Tree Physiology* 10: 273-284.
- Espeleta, J.F., Eissenstat, D.M. (1998) Responses of citrus fine roots to localized soil drying: a comparison of seedlings with adult fruiting trees. *Tree Physiology* 18: 113-119.
- Faria, T., Garcia-Plazaola, J.I., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1996) Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiology* 16 (1-2): 115-123
- Faria, T., Silverio, D., Breia, E., Cabral, R., Abadia, A., Abadia, J., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1998) Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiologia Plantarum* 102 (3): 419-428
- Farquhar, G.D., O'Leary, M.H., Berry, J.A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.
- Farquhar, G.D., Sharkey, T.D., (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317-45.
- Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Escalona, J.M., Galm? J., Gulías, J., Lefi, E., Martínez Cañellas, S.F., Moreno, M.T., Ribas-Carbó, Riera, D., Sampol, B. and Medrano, H. (2004) Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of Applied Biology* 144: 273-283.
- Flexas, J., Bota, J., Escalona, J.M., Sampol, B., Medrano, H. (2002) Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology* 29: 461-471.
- Foyer, C.H., Noctor, G. (2000) Tansley Review no.112. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. *New Phytologist* 146: 359-388.

- Foyer, C.H., Parry, M., Noctor, G. (2003) Markers and signals associated with nitrogen assimilation in higher plants. *Journal of Experimental Botany* 54: 585–93.
- Garcia-Plazaola, J.I., Faria, T., Abadia, J., Abadia, A., Chaves, M.M., Pereira, J.S. (1997) Seasonal changes in xanthophyll composition and photosynthesis of cork oak (*Quercus suber* L.) leaves under Mediterranean climate. *Journal of Experimental Botany* 48 (314): 1667-1674.
- Gaudillière, 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.
- Genty, B., Briantais, J., da Silva, J.B.V. (1987) Effects of drought on primary photosynthetic process of cotton leaves. *Plant Physiology* 83: 360-364.
- Ghashghaie J, Duranceau M, Badeck FW, Cornic G, Adeline MT, Deleens E. (2001).  $\delta^{13}\text{C}$  of  $\text{CO}_2$  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.
- Gilmore, A.M. (1997) Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiologia Plantarum* 99: 197-209.
- Gilmore, A.M., Hazlett, T.L., Debruner, P.G., Govindjee (1996) Comparative time-resolved photosystem II chlorophyll a fluorescence analysis reveal distinctive differences between photoinhibitory reaction center damage and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. *Photochemistry and Photobiology* 64: 552-563.
- Gilmore, A.M., Yamamoto, H.Y. (1992) Dark induction of zeaxanthin-dependent non-photochemical fluorescence quenching mediated by ATP. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 1899-1903
- Gilmore, A.M., Yamamoto, H.Y. (1993) Linear models relating xanthophylls and lumen acidity to non-photochemical fluorescence quenching: evidence that antheroxanthin explains zeaxanthin-independent quenching. *Photosynthesis Research* 35: 67-78.
- Gomes, M. M. A., Lagôa, A. M. A., Machado, E. C., Furlani, P. R., (1997). Trocas gasosas e quantificação do ácido abscísico em duas cultivares de arroz de sequeiro submetidas à deficiência hídrica. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 9(3):177-183.
- Gomes, M.M. A., Ferraz, T.M., Siqueira, L.N., Campostrini, E., Chiquieri, T.B., Bortot, P.A., Souza, M.A., Azevedo, L.C., Reis, F.O., Castro, F.A., Leal, N.R. (2005). Trocas gasosas e conteúdo de ácido abscísico em mamoeiro submetido à secagem parcial do sistema radicular (split-root). *X Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal/XII Congresso Latino Americano de Fisiologia Vegetal, Recife/Pe.*
- Haraux, F., Sigalat, C., Moreau, A., de Kouchkovsk, Y. (1983) The efficiency of energized protons for ATP synthesis depends on the membrane topography in thylacoids. *FEBS Letters* 155: 248-252.
- Hartman, F.C., Harpel, M.R. (1994) Structure, function, regulation, and assembly of D-ribulose-1,5, bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Annual Review of Biochemistry* 63: 197-234.
- Hartung, W., Slovik, S. (1990) Tansley review No.35. Physicochemical properties of plant growth regulators and plant tissues determine their distribution and redistribution by abscisic acid in leaves. *New Phytologist* 119:361-382.
- Haupt-Herting, S., Fock, H.P. (2000) Exchange of oxygen and its role in energy dissipation during drought stress in tomato plants. *Physiologia plantarum* 110: 489-495.
- Havaux, M. (1998) Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends in Plant Science* 3(4): 147-156.
- Havaux, M., Gruszecki, W.I. (1993) Heat and light induced chlorophyll a fluorescence changes in potato leaves containing high or low levels of the carotenoid zeaxanthin: indications of a regulatory effect of zeaxanthin on thylakoid membrane fluidity. *Photochemistry and Photobiology* 58(4): 607-614.

- He, J., Lee, S.K. (2001) Relationship among photosynthesis, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase (Rubisco) and water relations of the subtropical vegetable Chinese broccoli grown in the tropics by manipulation of root-zone temperature. *Environmental and Experimental Botany* 46: 119-128.
- Hendry, G.A.F., Price, A.H. (1993). Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. *In*: Hendry, G.A.F., Grime, J.P. (eds). *Methods in comparative plant ecology*. London: Chapman e Hall, p. 148-152.
- Hoagland, D.R., Arnon, D.I., (1939). *The water-culture method of growing plants without soil*. University of California Agricultural Experiment Station, Berkeley, CA, Circ. 347
- Horton, P., Ruban, A. V., Walters, R. G. (1996) Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47:655-684.
- Huck, M.G., Hoogenboom, G., Peterson, C.M. (1987) Soybean root senescence under drought stress. *In*: *Minirhizotron observation tubes: Methods and Applications for measurement rhizosphere dynamics*.
- Jang, J.C., Sheen, J. (1997). Sugar sensing in higher plants. *Trends in Plant Science* 2: 208–214.
- Jones, H.G. (1992) *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge: University Press. 428p.
- Kaiser, W.M., (1997) Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum* 71:142-149.
- Kanechi, M., Uchida, N., Yasuda, T., Yamaguchi, T. (1996) Non-stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. *Plant Cell and Physiology* 37: 455-460.
- Kanna-Chopra, R., Srivalli, B., Ahlawat, Y.S. (1999) Drought induces many forms of cysteine proteases not observed during natural senescence. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 255, 324–327.
- Koch, K.E. (1996). Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47: 509–540.
- Kramer, P.J., Boyer, J.S. (1995) *Water relation of plants and soils*. Academic Press, London.
- Krause, G.H., Weis, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 313-349.
- Krause, G.H., Weiss, E. (1984). Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of the fluorescence signals. *Photosynthesis Research*, 5:1139-157.
- Krause, G.H., Weiss, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42:313-359.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia Vegetal*. Ed. RiMa Artes e Textos. p.531.
- Lawlor, D.W. (1995) Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany* 46: 1449-1461.
- Lawlor, D.W. (2002) Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany* 53 (370): 773-787.
- Lawlor, D.W., Cornic, G. (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environment* 25 (2): 275-294.
- Lazcano-Ferrat, I., Lovatt, C.J. (1999) Relationship between relative water content, nitrogen pools, and growth of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray during water deficit. *Crop science* 39: 467-475.
- Le Roux, D., Stock, W.D., Bond, W.J., Maphanga, D. (1996). Dry mass allocation, water use efficiency and  $\delta^{13}\text{C}$  in clones of *Eucalyptus grandis*, *E. grandis camaldulensis* and *E. grandis nitens* grown under two irrigation regimes. *Tree Physiology* 16: 497–502.

- Lima, A.L.S., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., Totola, M.R., Loureiro, M.E. (2002) Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany* 47:239-247.
- Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E., Navari-Izzo, F. (1999) Antioxidative defence system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology* 119: 1091-1099.
- Long, S.P., Humphries, S., Falkowski, P.G. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45:633-662.
- Lovatt, C.J. (1990) Stress alters ammonia and arginine metabolism. p. 166-179. In: Flores, H.E. et al. (ed) Polyamines and ethylene: Biochemistry, physiology and interactions. Amer. Soc. Plant Physiology Rockville, M.D.
- Lu, C., Zhang, J. (1999) Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany* 50 (336): 1199-1206.
- Machado-Filho, J. A. (2002) *Estudos ecofisiológicos de dois genótipos de mamoeiro (Carica papaya L.) cultivados sob condições de campo no cerrado baiano*. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de Brasília, Brasília/DF. 63p
- Marler, T.E. and Mickelbart, M.V. (1998) Drought, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of field grown papaya. *Journal of American Society of Horticultural Science* 123(4): 714-718.
- Marler, T.E., George, A.P., Nissen, R.J. e Andersen, P.C. (1994). Miscellaneous tropical fruits. In: Schaffer, B., Andersen, P.C. (eds). *Handbook of environmental physiology of fruit crops. Vol.2. Sub-tropical and tropical crops*. CRC Press, Boca Raton. 310p.
- Marler, T.E., Mickelbart, M.V. (1998) Drought, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of field grown papaya. *Journal of American Society of Horticulture 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. *Australian Journal of Plant Physiology* 24 (3): 381-387
- Maroco, J.P., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (2000) Growth, photosynthesis and water-use efficiency of two C-4 Sahelian grasses subjected to water deficits *Journal of Arid environments* 45 (2): 119-137.
- Maroco, J.P., Rodrigues, M.L., Lopes, C., Chaves, M.M. (2002) Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought — metabolic and modelling approaches. *Functional Plant Biology* 29: 451-459.
- Maurty, P., Mojayad, F., Berger, M., Planchon, C. (1996) Photochemical response to drought acclimation in two sunflower genotypes. *Physiologia Plantarum* 98(1):57-66.
- Maxwell, K., Jonhson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 51: 659-668.
- Me yer, W.S., Tan, C.S., Bars, H.D., Smith, R.C.G. (1990) Root growth and water uptake by wheat during drying of undisturbed and repacked soil in drainage lysimeters. *Australian Journal of Agricultural Research* 41: 253-265.
- Nielsen, T.H., Krapp, U., Röper-Schwarz, U., Stitt, M. (1999) The sugar-mediated regulation of genes encoding the small subunit of Rubisco and the regulatory subunit of ADP glucose pyrophosphorylase is modified by phosphate and nitrogen. *Plant, Cell and Environment* 21, 443-454.
- Niyogi, K.K. (1999) Photoprotection revisited: Genetic and Molecular Approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50:333-59.
- Ober, E.S., Bloa, M.L., Clark, C.J.A., Royal, A., Jaggard, K.W., Pidgeon, J.D. (2005) Evaluation of physiological traits as indirect selection criteria for drought tolerance in sugar beet. *Field Crops Research* 91: 231-249.
- Ort, D.R. (2001) When There Is Too Much Light. *Plant Physiology* 125: 29-32

- Osório, J., Osório, M.L., Chaves, M.M., Pereira, J.S. (1998). Effects of water deficits on  $^{13}\text{C}$  discrimination and transpiration efficiency of *Eucalyptus globulus* clones. *Australian Journal of Plant Physiology* 25: 645–653.
- Pankovic, D., Sakac, Z., Kevresan, S., Plesnicar, M. (1999) Acclimatation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *Journal of Experimental Botany* 50: 127-138.
- Park, Y.I., Chow, W.S., Osmond, C.B., Anderson, J.M. (1996) Electron transport to oxygen mitigates against photoinactivation of photosystem II in vivo. *Photosynthesis Research* 50: 23-32.
- Parry, M.A.J., Andralojc, P.J., Khan, S., Lea, P.J., Keys, A.J. (2002) Rubisco Activity: Effects of Drought Stress. *Annals of Botany* 89(7): 833-839.
- Patakas, A., Noitsakis, B. (2001) Leaf age effects on solute accumulation in water-stressed grapevines. *Journal of Plant Physiology* 158 (1): 63-69.
- Paul, M.J., Driscoll, S.P. (1997) Sugar repression of photosynthesis: the role of carbohydrates in signalling nitrogen deficiency through source:sink imbalance. *Plant, Cell and Environment* 20, 110–116.
- Pego, J.V., Kortstee, A.J., Huijser, C., Smeekens, S.C.M. (2000) Photosynthesis, sugars and the regulation of gene expression. *Journal of Experimental Botany* 51: 407-416.
- Pellechi, S., Rocher, J.P. and Prioul, J.-L. (1997) Effect of water restriction on carbohydrate metabolism and photosynthesis in mature leaves. *Plant, Cell and Environment* 20: 493-503.
- Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1993). Plant water deficits in Mediterranean ecosystems. In: Smith JAC, Griffiths, H. (eds). *Plant responses to water deficits – from cell to community*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 237–248.
- Pinheiro, C., Chaves, M.M., Ricardo, C.P. (2001) Alterations in carbon and nitrogen metabolism induced by water deficit in the stems and leaves of *Lupinus albus* L. *Journal of Experimental Botany* 52: 1063-1070.
- Popova, L.P., Riddle, K.A. (1996) Development and accumulation of ABA in fluridone-treated and drought-stressed *Vicia faba* plants under different light conditions. *Physiologia Plantarum* 98: 791-797.
- Quick, W.P., Siegl, G., Feil, R., Stitt, M. (1989) Short-term water stress leads to stimulation of synthesis by activating sucrose-phosphate synthase. *Planta* 177: 535-546.
- Rabe, E. (1990) Stress physiology: The functional significance of the accumulation of nitrogen-containing compounds. *Journal of Horticultural Science* 65: 231-243.
- Ramalho, J.C., Pons, T.L., Groeneveld, H.W., Nunes, M.A. (1997) Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short term high light exposure in relation to N availability. *Physiologia Plantarum* 101: 229-239.
- Ramalho, J.C.; Pons, T.L.; Groeneveld, H.W.; Azinheira, H.G. and Nunes, M.A. (2000) Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 43–51.
- 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, Campos do Goytacazes. 59 p.
- Reis, F.O., Campostrini, E., Chiquieri, T.B., Castro, F.A., Torres Netto, 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*.
- Riccardi, F., Gazeau, P., Vienne, D., De, Zivy, M. (1998) Protein changes in response to progressive water deficit in maize. *Plant Physiology* 117:1253-1263.

- 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.
- Salisbury, F.B., Ross, C.W. (1992) *Plant Physiology*. California: wadsworth , 682p.
- Schaffer, B., Andersen, P.C. (eds) 1994. *Handbook of environmental physiology of fruit crops. Vol.2. Sub-tropical and tropical crop*. CRC Press, BocaRaton. 310p.
- Schindler C, Reith P, Lichtenthaler HK (1994) Differential levels of carotenoids and decrease of zeaxanthin cycle performance during leaf development in a green and an aurea variety of tobacco. *Journal of Plant Physiology* 143, 500–507.
- Siefermann, D., Yamamoto, H.Y. (1975) Properties of NADPH and oxygen-dependent zeaxanthin epoxidation in isolated chloroplasts. A transmembrane model for the violaxanthin cycle. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 171: 70-77.
- Slocum, R.D., Weinstein, L.H. (1990) Stress induced putrescine accumulation as a mechanism of ammonia detoxification in cereal leaves. P. 157 -165. In: Flores, H.E. et al. (ed) *Polyamines and ethylene: Biochemistry, physiology and interactions*. Amer. Soc. Plant Physiology Rockville, M.D.
- Souza, R.P., Machado, E.C., Silva, J.A.B., Lagoa, A.M.M.A., Silveira, J.A.G. (2004) Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany* 51: 45-56.
- Stoll, M.; Loveys, B.; Dry, P. (2000) Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* 51(350):1627-1634.
- Stuhlfauth, T., Sültemeyer, D.F., Weinz, S., Fock, H.P. (1988) Fluorescence quenching and gas exchange in a water stressed C3 plant, *Digitalis lanata*. *Plant Physiology* 86: 246-250.
- Taiz e Zeiger. (2002). *Fisiologia Vegetal*, artmed editora, 719p.
- Tardieu, F. (1995) Control of stomatal conductance in droughted plants by hydraulic and chemical messages from roots. In: Mathis, P. (ed) *Photosynthesis: from light to biosphere*. Kluwer Academic Publishers. pp. 531-536.
- Taylor, H.M. *ASA Special Publication 50*, ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, pp.109-121.
- Taylor, H.M., Klepper, B. (1973) Rooting density and water extraction patterns for corn (*Zea mays* L.). *Agronomy Journal* 65: 965-968.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D., Lawlor, D.W. (1999) Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914-917.
- 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*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 14(3): 203-210.
- Torres Netto, A.; Campostrini, E.; de Oliveira, J.G. and Smith, R.E.B. (2005) Relationship between photosynthetic pigments, nitrogen and chlorophyll a fluorescence and the SPAD-502 in *Coffea*. *Scientia Horticulturae* 104: 199-209.
- Turner, N. C. (1981). Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil* 58:339-366.
- Van Kooten, O., Snel, J.F.H. (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25: 147-150.
- Vassey, T.L., Quick, W.P., Sharkey, T.D., Stitt, M. (1991) Water stress, carbon dioxide, and light effects on sucrose phosphate syntase activity in *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia Plantarum* 81: 37-44.
- Virgona, J.M., Farquhar, G.D. (1996). Genotypic variation in relative growth rate and carbon isotope discrimination in sunflower is related to photosynthetic capacity. *Australian Journal of Plant Physiology* 23: 227-236.

- Vu, J.C.V., Gesch, R.W., Allen, L.H., Boote, K.J., Bowes, G. (1999) CO<sub>2</sub> enrichment delays a rapid, drought-induced decrease in Rubisco small subunit transcript abundance. *Journal of Plant Physiology* 155: 139-142.
- 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.
- Williams, J., Bulman, M.P., Neill, S.J. (1994) Wilt-induced ABA biosynthesis, gene-expression and down-regulation of rbcS messenger-RNA levels in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum* 91: 177-182.
- Wise, R.R., Sparrow, D.H., Ortiz-Lopez, A., Ort, D.R. (1991). Biochemical regulation during the midday decline of photosynthesis in field-grown sunflower. *Plant Science* 74: 45-52.
- Yamamoto, H.Y. & Kamite, L. (1972) The effects of dithiothreitol on violaxanthin de-epoxidation and absorbance changes in the 500 nm region. *Biochemistry and Biophysics Acta* 267: 538-543.
- Yang, G.P., Rhodes, D., Joly, R.J. (1996). Effects of high temperature on membrane stability and chlorophyll fluorescence in glycinebetaine-deficient and glycinebetaine-containing maize lines. *Aust. J. Plant Physiol.* 23 (4): 437-443.
- Zhang, J., Davies, W. J. (1990). Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant Cell Environment* 13:277-285.
- Zhang, J., Nguyen, H.T., Blum, A. (1999) Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany* 50 (332): 291-302.
- Zhu, J. (2001) Cell signaling under salt, water and cold stresses. *Current Opinion in Plant Biology* 4: 401-406.
- Zhu, J. (2002) Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53:247-73.
- Zrenner, R., Stitt, M. (1991) Comparison of the effects of rapidly and gradually developing water-stress on carbohydrate metabolism in spinach leaves. *Plant, Cell and Environment* 14: 939-946.



## 2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams III, W.W., B. Demmig-Adams. (1992). Operation of the xanthophyll cycle in higher plants in response to diurnal changes in incident sunlight. *Planta* 186: 390-398.
- Angelopoulos, K., Dichio, B., Xiloyannis, C. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany* 47 (301): 1093-1100.
- Anilkumar, T.V., Salimath, P.M., Parameshwarappa, R., Chetti, M.B., Patil, S.S., Alagawadi, A.R., Patil, S.J. (1993). Genetic diversity on the basis of photosynthetic and yield related traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Indian Journal of genetic* 53: 279-286.
- Anuário Brasileiro da Fruticultura. Brasília. (2002). *Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*, . 176p.
- Araus, J.L., Amaro, T., Voltas, J., Natkoul, H., Nachit, M.M. (1998). Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under mediterranean conditions. *Field Crops Research* 55: 209-223.
- Araus, J.L., Hogan, K.P. (1994). Comparative leaf structure and patterns of photoinhibition of the neotropical palms. *Scheelea zonensis* and *Socratea durissima* growing in clearings and forest understory during the dry season in Panama. *American Journal of Botany* 81 (6): 726-738.
- 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.
- Austin, R.B. (1989). Genetic variation in photosynthesis. *Journal of Agricultural Science* 112: 287-294.
- Babu, R.C., Pathan, M.S., Blum, A., Nguyen, H.T. (1999) Comparison of measurement methods of osmotic adjustment in rice cultivars. *Crop Science* 39: 150-158.
- 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.

- Bai, Y., Kelly, J.F. (1999). A study of photosynthetic activities of eight *Asparagus* genotypes under field conditions. *Journal American Society of Horticultural Science* 124 (1): 61-66.
- Barnes, D.K., Pearce, R.B., Carlson, G.E., Hart, R.H., Hanson, C.H. (1969). Specific leaf weight differences in alfalfa associated with variety and plant age. *Crop Science* 9: 421-423.
- 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
- Biehler, K., Haupt, S., Beckmann, J., Fock, H., Becker, T.W. (1997) Simultaneous CO<sub>2</sub>- and <sup>16</sup>O<sub>2</sub> / <sup>18</sup>O<sub>2</sub> - gas exchange and fluorescence measurements indicate differences in light energy dissipation between the wild type and the phytochrome-deficient aurea mutant of tomato during water stress. *Journal of Experimental Botany* 48: 1439-1449.
- Bjorkman, O., Demmig, B. (1987). Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Bolh ar-Nordenkamp, H.R., Long, S.P., Baker, N.R.,  quist, G., Schreiber, U. e 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.
- Bor m, A. (2001). *Melhoramento de Plantas*. Viosa: UFV, 547p.
- Bradford, M.M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Bruckner, C. H., (2002). *Melhoramento de Fruteiras Tropicais*. Viosa: UFV. 422p.
- Brugnoli E, Farquhar GD. (2000). Photosynthetic fractionation of carbon isotopes. In: Leegood RC, Sharkey TD, von Caemmerer S (eds.) *Advances in photosynthesis: physiology and metabolism*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 399-434.
- Campostrini, E. (1997). *Comportamento de quatro gen tipos de mamoeiro (Carica papaya L.) sob restrio mec nica ao crescimento radicular*. Tese (Doutorado em Produo Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 166p.
- Campostrini, E., Yamanish, O.K. (1998). Influence of root system restriction on physiological of four papaya genotypes. In: Photosynthesis: Mechanisms and effects. *Proceedings of the Xith Internacional Congress on Photosynthesis* Budapest, Hungary, August 17-22, Volume V, 3821-3824p.
- Castro, F.A. (2005) *Relaes do valor do medidor port til de clorofila (SPAD-502) com o processo fotossint tico e com o teor de nitrog nio org nico em dois gen tipos de Carica papaya L.* Tese (Mestrado em Produo Vegetal) – Campos – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense. 53p.
- Castro, F.A., Campostrini, E., Chiquieri, T.B., Reis, F.O., Torres Netto, A., Santos, A. M., Azevedo, LC., Souza, M.A. (2004) Estresse h drico em mudas de mamoeiro "golden" : Efeitos sobre a fotoqu mica da fotoss ntese. *Anais do XXI Congresso Brasileiro de Fruticultura - Florian polis / SC*.
- Cattaneo, L.F. (2001). *Avaliao da diverg ncia gen tica e an lise de geraes em mamoeiros (Carica papaya)*. Tese (Doutorado em Produo Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 95p.
- 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., Oliveira, M.M. (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of experimental Botany* 55(407): 2365-2384.

- Chaves, M.M., Osório, J., Pereira, J.S. (2004) Water use efficiency and photosynthesis. In: Bacon, M.A. (Ed) *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell Publishing, p.42-74.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Cerasoli, S., CliftonBrown, J., Miglietta, F., Raschi, A. (1995) Leaf metabolism during summer drought in *Quercus ilex* trees with lifetime exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Biogeography* 22 (2-3): 255-259.
- 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.
- Chiquieri, T.B., Reis, F.O., Campostrini, E., Castro, F.A., Torres-Netto, A., Santos A.M., Azevedo, L.C., Gomes, M.M.A, Souza, M.A. (2004). Avaliação da fotossíntese potencial em plantas de Carica papaya submetidas ao estresse hídrico. *Anais do XXI Congresso Brasileiro de Fruticultura - Florianópolis / SC*.
- Clemente, H.S. and Marler, T.E. (1996) Drought stress influences gas-exchange responses of papaya leaves to rapid changes in irradiance. *Journal of American Society of Horticultural Science* 121 (2): 292-295.
- Cornic, C., Massacci, A. (1996) Leaf photosynthesis under drought stress. In: Baker, N.R. (ed) *Photosynthesis and the environment*. Klumer academic Publishers. pp. 347-366.
- Cornic, G. (2000) Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5 (5): 187-188.
- Cornic, G., Ghashghaie, J., Genty, B., Briantais, J.M. (1992) Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress. *Photosynthetica* 27: 295-309.
- Correia, M.J., Pereira, J.S. (1994). Abscisic acid in apoplastic sap can account for the restriction in leaf conductance of white lupins during moderate soil drying and after rewatering. *Plant and Cell Environment* 17: 845-852.
- Correia, M.J., Pereira, J.S., Chaves, M.M., Rodrigues, M.L., Pacheco, C.A. (1995) ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* L. plants. *Plant Cell and Environment* 18 (5): 511-521.
- Costa, A. de F. S. da., Costa, A. N. da., Santos, F. A. M. dos., Barreto, F. C., Zuffo, V. J. (2003). Plantio, formação e manejo da cultura. In: *A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção*. Costa, A. de F. S. da., Martins, D. dos Santos (Ed.). Vitória: Incaper part 6, p.127-159.
- Cruz, J.L., Coelho, E.F., Pelacani, C.R., Coelho filho, M.A., Dias, A.T., dos Santos, M.T. (2004) Crescimento e partição de matéria seca e de carbono no mamoeiro em resposta à nutrição nitrogenada. *Bragantia* 63.(3):.351-361.
- Davies, W.J., Mansfield, T.A., Hetherington, A.M. (1990). Sensing of soil water status and the regulation of plant growth and development. *Plant Cell and Environment*. 13:709-719.
- Davies, W.J., Tardieu, F., Trejo, C.L. (1994). How do chemical signals work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiology* 104:309-314.
- Davies, W.J., Zhang, J., (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 42:55-76.
- de Souza, C.R. de, Maroco, J.P., Santos, T.P. dos, Rodrigues, M.L., Lopes, C.M., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (2003) Partial rootzone drying: regulation of stomatal aperture and carbon assimilation in field-grown grapevines (*Vitis vinifera* cv Moscatel). *Functional Plant Biology* 30: 653-662.
- 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 (δ<sup>13</sup>C) of field-grown grapevines under Mediterranean climate. *Journal of Experimental Botany* 56 (418): 2163-2172.
- Delauney, A.J., Verna, D.P.S. (1993) Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant Journal* 4: 215-223.

- Deleu, C., Coustaut, M., Niogret, M.-F., Larher, F. (1999) Three new osmotic stress-regulated cDNAs identified by differential display polymerase chain reaction in rapeseed leaf discs. *Plant, Cell and Environment* 22: 979-988.
- Demmig, B., Winter, K., Kruger, A., Czygan, F.C. (1987) Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. *Plant Physiology* 84: 218-224.
- Demmig-Adams, B.; Adams III, W.W.; Barker, D.H.; Logan, B.A.; Bowling, D.R. and Verhoeven, A.S. (1996) Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum* 98: 253-264.
- Demmig-Adams, E., Adams, W.W. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1 (1): 21-26.
- Dornhoff, G.M., Shibles, R.M. (1970). Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. *Crop Science* 10: 42-45.
- Eissenstat, D.M. (1997) Trade-offs in root form and function. In: Jackson, I.E. (ed). *Ecology in Agriculture*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 173-179.
- 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.
- Elmore, C.D. (1980). The paradox of no correlation between leaf photosynthetic rates and crop yields, p. 155-167. In: *Predicting photosynthesis for ecosystem models*. J.D. Hesketh and J.W. Jones (eds).. vol.2. CRC Press. Boca Raton, Fla.
- Epron, D., Dreyer, E. (1992) Effects of severe dehydration on leaf photosynthesis in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: Photosystem II efficiency, photochemical and nonphotochemical fluorescence quenching and electrolyte leakage. *Tree Physiology* 10: 273-284.
- Espeleta, J.F., Eissenstat, D.M. (1998) Responses of citrus fine roots to localized soil drying: a comparison of seedlings with adult fruiting trees. *Tree Physiology* 18: 113-119.
- Evans, G.C. (1972). *The quantitative analysis of Plant Growth*. Oxford: Blackwell Scientific publications.
- Fachinello, J.C., Hoffmann, A., Nachtigal, J. C., Kersten, E., Fontes, G. de R. L. (1995). *Propagação de plantas frutíferas de clima temperado*. 2.ed. Pelotas: UFPel,. 179p.
- Falconer, D.S. (1981) *Introdução à genética quantitativa*. Trad. Silva, M.A. e Silva, J.C., Viçosa, MG: UFV, Imprensa Universitária., 279p.
- Faria, T., Garcia-Plazaola, J.I., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1996) Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiology* 16 (1-2): 115-123
- Faria, T., Silverio, D., Breia, E., Cabral, R., Abadia, A., Abadia, J., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1998) Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiologia Plantarum* 102 (3): 419-428
- Farquhar, G.D., O'Leary, M.H., Berry, J.A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121–137.
- Farquhar, G.D., Sharkey, T.D., (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317-45.
- Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Escalona, J.M., Galm? J., Gulías, J., Lefi, E., Martínez Cañellas, S.F., Moreno, M.T., Ribas-Carbó., Riera, D., Sampol, B. and Medrano, H. (2004) Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of Applied Biology* 144: 273-283.
- Flexas, J., Bota, J., Escalona, J.M., Sampol, B., Medrano, H. (2002) Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology* 29: 461–471.

- Force, L., Critchley, C., van Rensen, J.J.S. (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.
- Foyer, C.H., Noctor, G. (2000) Tansley Review no.112. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. *New Phytologist* 146: 359-388.
- Foyer, C.H., Parry, M., Noctor, G. (2003) Markers and signals associated with nitrogen assimilation in higher plants. *Journal of Experimental Botany* 54: 585–93.
- Franks, P.J., Farquhar, G.D. (1999). A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating in C<sub>3</sub> plants. *Plant Cell and Environment* 22: 1337-1349.
- Garcia-Plazaola, J.I., Faria, T., Abadia, J., Abadia, A., Chaves, M.M., Pereira, J.S. (1997) Seasonal changes in xanthophyll composition and photosynthesis of cork oak (*Quercus suber* L.) leaves under Mediterranean climate. *Journal of Experimental Botany* 48 (314): 1667-1674.
- Gaudillère, 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.
- Genty, B., Briantais, J., da Silva, J.B.V. (1987) Effects of drought on primary photosynthetic process of cotton leaves. *Plant Physiology* 83: 360-364.
- Ghashghaie J, Duranceau M, Badeck FW, Cornic G, Adeline MT, Deleens E. (2001). d13C of CO<sub>2</sub> respired in the dark in relation to d13C of leaf metabolites: comparison between *Nicotiana sylvestris* and *Helianthus annuus* under drought. *Plant, Cell and Environment* 24, 505–515.
- Gilmore, A.M. (1997) Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiologia Plantarum* 99: 197-209.
- Gilmore, A.M., Hazlett, T.L., Debruner, P.G., Govindjee (1996) Comparative time-resolved photosystem II chlorophyll a fluorescence analysis reveal distinctive differences between photoinhibitory reaction center damage and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. *Photochemistry and Photobiology* 64: 552-563.
- Gilmore, A.M., Yamamoto, H.Y. (1992) Dark induction of zeaxanthin-dependent non-photochemical fluorescence quenching mediated by ATP. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 1899-1903
- Gilmore, A.M., Yamamoto, H.Y. (1993) Linear models relating xanthophylls and lumen acidity to non-photochemical fluorescence quenching: evidence that antheroxanthin explains zeaxanthin-independent quenching. *Photosynthesis Research* 35: 67-78.
- Gomes, M. M. A., Lagôa, A. M. A., Machado, E. C., Furlani, P. R., (1997). Trocas gasosas e quantificação do ácido abscísico em duas cultivares de arroz de sequeiro submetidas à deficiência hídrica. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 9(3):177-183.
- Gomes, M.M. A., Ferraz, T.M., Siqueira, L.N., Campostrini, E., Chiquieri, T.B., Bortot, P.A., Souza, M.A., Azevedo, L.C., Reis, F.O., Castro, F.A., Leal, N.R. (2005). Trocas gasosas e conteúdo de ácido abscísico em mamoeiro submetido à secagem parcial do sistema radicular (split-root). *X Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal/XII Congresso Latino Americano de Fisiologia Vegetal, Recife/Pe.*
- González, A., Lynch, J., Tohme, J.M., Beebe, S.E., Macchiavelli, R.E. (1995). Characters related to leaf photosynthesis in wild populations and landraces in common bean. *Crop Science* 35: 1468-1476.
- Grierson, D., Covey, S.N. (1988). *Plant Molecular Biology: tertiary level biology*. Chapman & Hall, New York, 233p.
- Gucci R, Massai R, Xiloyannis C, Flore J. (1996). The effect of drought and vapour pressure deficit on gas exchange of young kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) vines. *Annals of Botany* 77: 605–13.
- Hancock, J.F., Flore, J.A., Galletta, G.J. (1989). Gas exchange properties of strawberry species and their hybrids. *Scientia Horticulturae* 40: 139-144.

- Harau, F., Sigalat, C., Moreau, A., de Kouchkovsk, Y. (1983) The efficiency of energized protons for ATP synthesis depends on the membrane topography in thylacoids. *FEBS Letters* 155: 248-252.
- Hartman, F.C., Harpel, M.R. (1994) Structure, function, regulation, and assembly of D-ribulose-1,5, bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Annual Review of Biochemistry* 63: 197-234.
- Hartung, W., Slovik, S. (1990) Tansley review No.35. Physicochemical properties of plant growth regulators and plant tissues determine their distribution and redistribution by abscisic acid in leaves. *New Phytologist* 119:361-382.
- Haupt-Herting, S., Fock, H.P. (2000) Exchange of oxygen and its role in energy dissipation during drought stress in tomato plants. *Physiologia plantarum* 110: 489-495.
- Havaux, M. (1998) Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends in Plant Science* 3(4): 147-156.
- Havaux, M., Gruszecki, W.I. (1993) Heat and light induced chlorophyll a fluorescence changes in potato leaves containing high or low levels of the carotenoid zeaxanthin: indications of a regulatory effect of zeaxanthin on thylakoid membrane fluidity. *Photochemistry and Photobiology* 58(4): 607-614.
- He, J., Lee, S.K. (2001) Relationship among photosynthesis, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase (Rubisco) and water relations of the subtropical vegetable Chinese broccoli grown in the tropics by manipulation of root-zone temperature. *Environmental and Experimental Botany* 46: 119-128.
- Heichel, G.H., Musgrave, R.B. (1969). Varietal differences in net photosynthesis of *Zea mays* L. *Crop Science* 9: 483-486.
- Hendry, G.A.F., Price, A.H. (1993). Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G.A.F., Grime, J.P. (eds). *Methods in comparative plant ecology*. London: Chapman and Hall, p. 148-152.
- Hoagland, D.R., Arnon, D.I., (1939). *The water-culture method of growing plants without soil*. University of California Agricultural Experiment Station, Berkeley, CA, Circ. 347.
- Horton, P. (2000). Prospects for Crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture. *Journal of Experimental Botany* 51: 475-485.
- Horton, P., Ruban, A. V., Walters, R. G. (1996) Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47:655-684.
- Huck, M.G., Hoogenboom, G., Peterson, C.M. (1987) Soybean root senescence under drought stress. In: *Minirhizotron observation tubes: Methods and Applications for measurement rhizosphere dynamics*.
- Jang, J.C., Sheen, J. (1997). Sugar sensing in higher plants. *Trends in Plant Science* 2: 208-214.
- Jones HG. (1992). *Plants and microclimate, a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press. 428p.
- Joshi, A.K. (1997). Genetic factors affecting photosynthesis. In: *Handbook of photosynthesis*. Pessaraki, M. (ed.). Marcel Dekker, Inc., p. 751-767.
- Kaiser, W.M., (1997) Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum* 71:142-149.
- Kanuchi, M., Uchida, N., Yasuda, T., Yamaguchi, T. (1996) Non-stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. *Plant Cell and Physiology* 37: 455-460.
- Kanna-Chopra, R., Srivalli, B., Ahlawat, Y.S. (1999) Drought induces many forms of cysteine proteases not observed during natural senescence. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 255, 324-327.
- Koch, K.E. (1996). Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47: 509-540.

- Kramer, P.J., Boyer, J.S. (1995) Water relation of plants and soils. Academic Press, London.
- Krause, G.H., Weiss, E. (1984). Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of the fluorescence signals. *Photosynthesis Research*, 5:1139-157.
- Krause, G.H., Weiss, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42:313-359.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia Vegetal*. Ed. RiMa Artes e Textos. p.531.
- Lawlor, D.W. (1995) Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany* 46: 1449-1461.
- Lawlor, D.W. (2002) Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany* 53 (370): 773-787.
- Lawlor, D.W., Cornic, G. (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environment* 25 (2): 275-294.
- Lazcano-Ferrat, I., Lovatt, C.J. (1999) Relationship between relative water content, nitrogen pools, and growth of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray during water deficit. *Crop science* 39: 467-475.
- 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.
- Lima, A.L.S., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., Totola, M.R., Loureiro, M.E. (2002) Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany* 47:239-247.
- Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E., Navari-Izzo, F. (1999) Antioxidative defence system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology* 119: 1091-1099.
- Long, S.P., Humphries, S., Falkowski, P.G. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45:633-662.
- Lovatt, C.J. (1990) Stress alters ammonia and arginine metabolism. p. 166-179. In: Flores, H.E. et al. (ed) Polyamines and ethylene: Biochemistry, physiology and interactions. Amer. Soc. Plant Physiology Rockville, M.D.
- Lu Z., Radin, J.W., Turcotte, E.I., Perey, R., Zeiger, E. (1994). High yields in advanced lines of Pima cotton are associated with higher stomatal conductance, reduced leaf area and lower leaf temperature. *Physiologia Plantarum* 92: 266-272.
- Lu, C., Zhang, J. (1999) Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany* 50 (336): 1199-1206.
- Machado-Filho, J. A. (2002) *Estudos ecofisiológicos de dois genótipos de mamoeiro (Carica papaya L.) cultivados sob condições de campo no cerrado baiano*. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de Brasília, Brasília/DF. 63p
- Magalhães, A.C.N. (1979). *Análise quantitativa do crescimento*. FERRI, M.G. (Coord.). *Fisiologia Vegetal*. São Paulo:EPU, v.1, 362p.
- Mahon, J.D., Hobbs, L.A. (1981). Selection of peas for photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange rate under field conditions. *Crop Science* 21: 616-621.
- Marin, S.L.D. (2001). *Melhoramento genético do mamoeiro (Carica papaya L.): Habilidade combinatória de genótipos dos grupos 'Solo' e 'Formosa'*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense.
- Marler, T.E. Mickelbart, M.V. (1998) Drought, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of field grown papaya. *Journal of American Society of Horticultural Science* 123(4): 714-718.
- Marler, T.E., George, A.P., Nissen, R.J. e Andersen, P.C. (1994). Miscellaneous tropical fruits. In: Schaffer, B., Andersen, P.C. (eds). *Handbook of environmental physiology of fruit crops. Vol.2. Sub-tropical and tropical crops*. CRC Press, Boca Raton. 310p.

- Maroco, J.P., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1997) Stomatal responses to leaf-to-air vapour pressure deficit in sahelian species. *Australian Journal of Plant Physiology* 24 (3): 381-387
- Maroco, J.P., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (2000) Growth, photosynthesis and water-use efficiency of two C-4 Sahelian grasses subjected to water deficits *Journal of Arid environments* 45 (2): 119-137.
- Maroco, J.P., Rodrigues, M.L., Lopes, C., Chaves, M.M. (2002) Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought — metabolic and modelling approaches. *Functional Plant Biology* 29: 451-459.
- Maury, P., Mojayad, F., Berger, M., Planchon, C. (1996) Photochemical response to drought acclimation in two sunflower genotypes. *Physiologia Plantarum* 98(1):57-66.
- Maxwell, K., Jonhson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.
- Me yer, W.S., Tan, C.S., Bars, H.D., Smith, R.C.G. (1990) Root growth and water uptake by wheat during drying of undisturbed and repacked soil in drainage lysimeters. *Australian Journal of Agricultural Research* 41: 253-265.
- Mohammed, G.D., Binder, W.D., Gillies, L. (1995). Chlorophyll fluorescence: A review of its Pratical forestry applications , instrumentation. *Scand. J. For. Res.* 10: 383-410.
- 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., Schlichting, C.D. (1997). Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical Piper (*Piperaceae*) species. *American Journal of Botany* 84 (11): 1542-1552.
- Nielsen, T.H., Krapp, U., Röper-Schwarz, U., Stitt, M. (1999) The sugar-mediated regulation of genes encoding the small subunit of Rubisco and the regulatory subunit of ADP glucose pyrophosphorylase is modified by phosphate and nitrogen. *Plant, Cell and Environment* 21, 443-454.
- Niyogi, K.K. (1999) Photoprotection revisited: Genetic and Molecular Approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50:333-59.
- Ober, E.S., Bloa, M.L., Clark, C.J.A., Royal, A., Jaggard, K.W., Pidgeon, J.D. (2005) Evaluation of physiological traits as indirect selection criteria for drought tolerance in sugar beet. *Field Crops Research* 91: 231-249.
- Ort, D.R. (2001) When There Is Too Much Light. *Plant Physiology* 125: 29-32
- Osório, J., Osório, M.L., Chaves, M.M., Pereira, J.S. (1998). Effects of water deficits on 13C discrimination and transpiration efficiency of *Eucalyptus globulus* clones. *Australian Journal of Plant Physiology* 25: 645-653.
- Pankovic, D., Sakac, Z., Kevresan, S., Plesnicar, M. (1999) Acclimatation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *Journal of Experimental Botany* 50: 127-138.
- Park, Y.I., Chow, W.S., Osmond, C.B., Anderson, J.M. (1996) Electron transport to oxygen mitigates against photoinactivation of photosystem II in vivo. *Photosynthesis Research* 50: 23-32.
- Parry, M.A.J., Andralojc, P.J., Khan, S., Lea, P.J., Keys, A.J. (2002) Rubisco Activity: Effects of Drought Stress. *Annals of Botany* 89(7): 833-839.
- Patakas, A., Noitsakis, B. (2001) Leaf age effects on solute accumulation in water-stressed grapevines. *Journal of Plant Physiology* 158 (1): 63-69.
- Paul, M.J., Driscoll, S.P. (1997) Sugar repression of photosynthesis: the role of carbohydrates in signalling nitrogen deficiency through source:sink imbalance. *Plant, Cell and Environment* 20, 110-116.
- Pearce, R.B., Carlson, G.E., Barnes, D.K., Hart, R.H., Hanson, C.H. (1969). Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa. *Crop Science* 9: 423-426.



- Pego, J.V., Kortstee, A. J., Huijser, C., Smeekens, S.C.M. (2000) Photosynthesis, sugars and the regulation of gene expression. *Journal of Experimental Botany* 51: 407-416.
- Pellechi, S., Rocher, J.P. and Prioul, J.-L. (1997) Effect of water restriction on carbohydrate metabolism and photosynthesis in mature leaves. *Plant, Cell and Environment* 20: 493-503.
- Pereira, J.S., Chaves, M.M. (1993). Plant water deficits in Mediterranean ecosystems. In: Smith JAC, Griffiths, H. (eds). *Plant responses to water deficits – from cell to community*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 237–248.
- Pereira, M.G. (2003). Melhoramento Genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.): Desenvolvimento e recomendação de híbridos. *Revista Seahotes* 1: 61-65.
- Perry, S.W., Krieg, D.R., Hutmacher, R.B. (1983). Photosynthetic rate control in cotton. I. Photorespiration. *Plant Physiology* 73: 662-665.
- Pettigrew, W.T. e Turley, R.B. (1998). Variation in photosynthetic components among photosynthetically diverse cotton genotypes. *Photosynthesis Research* 56: 15-25.
- Pettigrew, W.T., Hesketh, J.D., Peters, D.B. e Wooley, J.T. (1990). A vapor pressure deficit effect on crop canopy photosynthesis. *Photosynthesis Research* 24: 27-34.
- Pettigrew, W.T., Meredith Jr., W.R. (1994). Leaf gas exchange parameters vary among cotton genotypes. *Crop Science* 34: 700-705.
- Pinheiro, C., Chaves, M.M., Ricardo, C.P. (2001) Alterations in carbon and nitrogen metabolism induced by water deficit in the stems and leaves of *Lupinus albus* L. *Journal of Experimental Botany* 52: 1063-1070.
- Poorter H, Van der Werf A (1998). Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: *Inherent variation in plant growth, Physiological mechanisms and Ecological Consequences*. Lambers H, Poorter H, van Vuuren M (eds). Backhuys, Leiden, pp 309–336
- Popova, L.P., Riddle, K.A. (1996) Development and accumulation of ABA in fluridone-treated and drought-stressed *Vicia faba* plants under different light conditions. *Physiologia Plantarum* 98: 791-797.
- Quick, W.P., Siegl, G., Feil, R., Stitt, M. (1989) Short-term water stress leads to stimulation of synthesis by activating sucrosephosphate synthase. *Planta* 177: 535-546.
- Rabe, E. (1990) Stress physiology: The functional significance of the accumulation of nitrogen-containing compounds. *Journal of Horticultural Science* 65: 231-243.
- Ramalho, J.C., Pons, T.L., Groeneveld, H.W., Nunes, M.A. (1997) Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short term high light exposure in relation to N availability. *Physiologia Plantarum* 101: 229-239.
- Ramalho, J.C.; Pons, T.L.; Groeneveld, H.W.; Azinheira, H.G. and Nunes, M.A. (2000) Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 43–51.
- Ramalho, M.A.P., Santos, J.B. dos, Zimmermann, M.J. de O. (1993). *Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro*. Goiânia: UFG, 271p.
- Reis, F.O. (2003). *Trocas gasosas, eficiência fotoquímica e fluxo de seiva xilemática em mamoeiro do grupo 'Formosa' cultivado em condições de campo na região norte fluminense*. Tese (Mestrado em Produção Vegetal) – Campos – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 59p.
- Reis, F.O., Campostrini, E., Chiquieri, T.B., Castro, F.A., Torres Netto, 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*.
- Rentsch, D.R., Frommer, W.B. (1996). Molecular approaches towards na understanding of loading and unloading of assimilates in higher plants. *Journal of experimental Botany* 47: 1199-1204.

- Riccardi, F., Gazeau, P., Vienne, D., De, Zivy, M. (1998) Protein changes in response to progressive water deficit in maize. *Plant Physiology* 117:1253-1263.
- Robinson, D., Handley, L.L., Scrimgeour, C.M., Gordon, D.C., Forster, B.P., Ellis, R.P. (2000). Using stable isotope natural abundances ( $d^{15}N$  and  $d^{13}C$ ) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch.) genotypes. *Journal of Experimental Botany* 51: 41–50.
- Salisbury, F.B., Ross, C.W. (1992) *Plant Physiology*. California: wadsworth , 682p.
- Schaffer, B., Andersen, P.C. (eds) 1994. *Handbook of environmental physiology of fruit crops. Vol.2. Sub-tropical and tropical crop*. CRC Press, Boca Raton. 310p.
- Schindler C, Reith P, Lichtenthaler HK (1994) Differential levels of carotenoids and decrease of zeaxanthin cycle performance during leaf development in a green and an aurea variety of tobacco. *Journal of Plant Physiology* 143, 500–507.
- Schulze, E.-D. (1994). The regulation of plant transpiration: interactions of feedforward, feedback and futile cycles. In: *Flux control in biological systems: From enzymes to populations and Ecosystems*. (Ed. E.-D. Schulze). Academic Press. pp.203-235.
- Siefermann, D., Yamanoto, H.Y. (1975) Properties of NADPH and oxygen-dependent zeaxanthin epoxidation in isolated chloroplasts. A transmembrane model for the violaxanthin cycle. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 171: 70-77.
- Singels, A., Donaldson, R.A., Smit, M.A. (2005). Improving biomass production and partitioning in sugarcane: theory and practice. *Field Crops Research* 92: 291–303.
- Slocum, R.D., Weinstein, L.H. (1990) Stress induced putrescine accumulation as a mechanism of ammonia detoxification in cereal leaves. P. 157-165. In: Flores, H.E. et al. (ed) *Polyamines and ethylene: Biochemistry, physiology and interactions*. Amer. Soc. Plant Physiology Rockville, M.D.
- Sookmark, S., Tai, E.A. (1975). Vegetative propagation of papaya by budding. *Acta Horticulturae*. Trinidade e Tobago, n. 49, p.85-90.
- Souza, R.P., Machado, E.C., Silva, J.A.B., Lagoa, A.M.M.A., Silveira, J.A.G. (2004) Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany* 51: 45-56.
- Stoll, M.; Loveys, B.; Dry, P. (2000) Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* 51(350):1627-1634.
- Storey, W.B. (1953). Genetics of the papaya. *Journal Hereditary* 44:70-78.
- Strasser, B.J., Strasser, R. J. (1995). Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP- Test. In: *Photosynthesis: from light to biosphere*. Mathis, P (ed). The Netherlands: Kluwer academic publishers, vol. V, p.977 – 980.
- 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: pp. 445-483.
- Stuhlfauth, T., Sültemeyer, D.F., Weinz, S., Fock, H.P. (1988) Fluorescence quenching and gas exchange in a water stressed C3 plant, *Digitalis lanata*. *Plant Physiology* 86: 246-250.
- Taiz e Zeiger. (2002). *Fisiologia Vegetal*, artmed editora, 719p.
- Tardieu F, Lařarge T, Simonneau Th. (1996). Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of observed correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell and Environment* 19: 75–84.
- Tardieu F, Zhang J, Davies WJ. (1992). What information is conveyed by an ABA signal from maize roots in drying field soil? *Plant, Cell and Environment* 15, 185–91
- Tardieu, F. (1995) Control of stomatal conductance in droughted plants by hydraulic and chemical messages from roots. In: Mathis, P. (ed) *Photosynthesis: from light to biosphere*. Kluwer Academic Publishers. pp. 531-536.

- Tardieu, F., Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49: 419-432.
- Taylor, H.M. *ASA Special Publication 50*, ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, pp.109-121.
- Taylor, H.M., Klepper, B. (1973) Rooting density and water extraction patterns for corn (*Zea mays* L.). *Agronomy Journal* 65: 965-968.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D., Lawlor, D.W. (1999) Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914-917.
- 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*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 14(3): 203-210.
- Torres Netto, A.; Campostrini, E.; de Oliveira, J.G. and Smith, R.E.B. (2005) Relationship between photosynthetic pigments, nitrogen and chlorophyll a fluorescence and the SPAD-502 in *Coffea*. *Scientia Horticulturae* 104: 199-209.
- Trindade, A. V., Oliveira, J. R. P. (1999). Propagação e plantio. In: *O cultivo do mamão*. Sanches, N. F., Dantas, J.L.L. (Coords.). Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura.. p.17-26 (Circular técnico, 34).
- Turner, N. C. (1981). Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil* 58:339-366.
- Vadell, J., Cabot, C., Medrano, H. (1995). Diurnal time-course of leaf gas exchange rates and related characters in drought- acclimated and irrigated *Trifolium subterraneum*. *Australian Journal of Plant Physiology* 22, 461-9.
- Van Kooten, O., Snel, J.F.H. (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25: 147-150.
- Vassey, T.L., Quick, W.P., Sharkey, T.D., Stitt, M. (1991) Water stress, carbon dioxide, and light effects on sucrose phosphate syntase activity in *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia Plantarum* 81: 37-44.
- Vietor, D.M., Musgrave, R.B. (1979). Photosynthetic selection of *Zea mays* L. II. The relationship between CO<sub>2</sub> exchange and dry matter accumulation of two hibrids. *Crop Science* 19: 70-75.
- Villar, R., Maranon, T., Quero, J.L., Panadero, P., Arenas, F., Lambers, H. (2005) Variation in relative growth rate of 20 *Aegilops* species (*Poaceae*) in the field: The importance of net assimilation rate or specific leaf area depends on the time scale. *Plant and Soil* 272: 11-27.
- Virgona, J.M., Farquhar, G.D. (1996). Genotypic variation in relative growth rate and carbon isotope discrimination in sunflower is related to photosynthetic capacity. *Australian Journal of Plant Physiology* 23: 227-236.
- Vu, J.C.V., Gesch, R.W., Allen, L.H., Boote, K.J., Bowes, G. (1999) CO<sub>2</sub> enrichment delays a rapid, drought-induced decrease in Rubisco small subunit transcript abundance. *Journal of Plant Physiology* 155: 139-142.
- Watanabe, N., Kobayashi, S., Furuta, Y. (1997). Effect of genome and ploidy on photosynthesis of wheat. *Euphytica* 73: 191-198.
- Wiebold, W.J., Shibbles, R., Green, D.E. (1981). Selection of apparent photosynthesis and related leaf traits in early generations of soybeans. *Crop Science* 21: 969-973.
- 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.
- Williams, J., Bulman, M.P., Neill, S.J. (1994) Wilt-induced ABA biosynthesis, gene-expression and down-regulation of rbcS messenger-RNA levels in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum* 91: 177-182.
- Wise, R.R., Sparrow, D.H., Ortiz-Lopez, A., Ort, D.R. (1991). Biochemical regulation during the midday decline of photosynthesis in field-grown sunflower. *Plant Science* 74: 45-52.

- Yamamoto, H.Y. & Kamite, L. (1972) The effects of dithiothreitol on violaxanthin de-epoxidation and absorbance changes in the 500 nm region. *Biochemistry and Biophysics Acta* 267: 538-543.
- Yang, G.P., Rhodes, D., Joly, R.J. (1996). Effects of high temperature on membrane stability and chlorophyll fluorescence in glycinebetaine-deficient and glycinebetaine-containing maize lines. *Aust. J. Plant Physiol.* 23 (4): 437-443.
- Yin, X., Kropff, M.J., Stam, P. (1999). The role of ecophysiological models in QTL analysis: the example of specific leaf area in barley. *Hereditas* 82:415-421.
- Zelitch, I. (1982). The close relationship between net photosynthesis and crop yield. *BioScience* 32: 796-802.
- Zhang, J., Davies, W. J. (1990). Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant Cell Environment* 13:277-285.
- Zhang, J., Nguyen, H.T., Blum, A. (1999) Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany* 50 (332): 291-302.
- Zhu, J. (2001) Cell signaling under salt, water and cold stresses. *Current Opinion in Plant Biology* 4: 401-406.
- Zhu, J. (2002) Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53:247-73.
- Zrennner, R., Stitt, M. (1991) Comparison of the effects of rapidly and gradually developing water-stress on carbohydrate metabolism in spinach leaves. *Plant, Cell and Environment* 14: 939-946.