

ASSIMILAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DO CARBONO, RESPIRAÇÃO
FOLIAR E CRESCIMENTO DE DOIS GENÓTIPOS DE MAMOEIRO
(*Carica papaya* L.) CONTRASTANTES PARA O TEOR DE
CLOROFILA NO LIMBO DA FOLHA

JÉSSICA SOUSA PAIXÃO

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE

DARCY RIBEIRO

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
JANEIRO – 2018

ASSIMILAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DO CARBONO, RESPIRAÇÃO
FOLIAR E CRESCIMENTO DE DOIS GENÓTIPOS DE MAMOEIRO
(*Carica papaya* L.) CONTRASTANTES PARA O TEOR DE
CLOROFILA NO LIMBO DA FOLHA

JÉSSICA SOUSA PAIXÃO

“Dissertação apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal”.

Orientador: Prof^o. Dr. Eliemar Campostrini

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
JANEIRO – 2018

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do CCH / UENF

007/2018

P149 Paixão, Jéssica Sousa.

Assimilação fotossintética do carbono, respiração foliar e crescimento de dois genótipos de mamoeiro (*Carica papaya L.*) contrastantes para o teor de clorofila no limbo da folha / Jéssica Sousa Paixão – Campos dos Goytacazes, RJ, 2018.

86 f. : il.

Bibliografia: f. 72- 86.

Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2018.

Orientador: Eliemar Campostrini.

1. Rubisco. 2. Eficiência no Uso da Água. 3. Eficiência no Uso do Nitrogênio. 4. Fluorescência da Clorofila a. 5. Fotorrespiração. 6. Mamão I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD – 634.65187

ASSIMILAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DO CARBONO, RESPIRAÇÃO
FOLIAR E CRESCIMENTO DE DOIS GENÓTIPOS DE MAMOEIRO
(*Carica papaya* L.) CONTRASTANTES PARA O TEOR DE
CLOROFILA NO LIMBO DA FOLHA

JÉSSICA SOUSA PAIXÃO

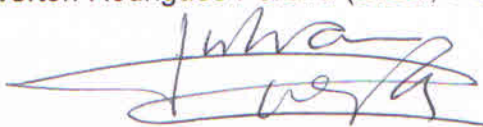
“Dissertação apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal”.

Aprovada em 26 de janeiro de 2018

Comissão Examinadora:



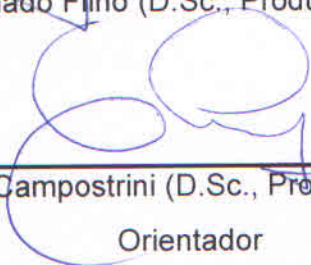
Dr. Weverton Rodrigues Pereira (D.Sc., Produção Vegetal) – UENF



Prof. Julian Cuevas Gonzalez (D.Sc., Agronomia) - UAL



Dr. José Altino Machado Filho (D.Sc., Produção Vegetal) - INCAPER



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

Orientador

*A Deus, aos meus queridos Pais Tolentino e Flávia, aos meus irmãos Rafael,
Ricardo e Renan e ao meu noivo Antônio, dedico e ofereço.*

*Aos outros,
Dou o direito de ser como são;
A mim,
Dou o dever de ser cada dia melhor.*

(Chico Xavier)

AGRADECIMENTOS

A Deus, por estar presente em toda minha caminhada, dando-me motivação e força para vencer as dificuldades encontradas e por mais uma dádiva alcançada em minha vida;

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, pela realização do curso e pela bolsa de estudos; à CAPES pelo apoio financeiro; e à empresa Caliman Agrícola pelas sementes de mamão fornecido;

Ao Setor de Fisiologia Vegetal do Laboratório de Genética e Melhoramento de Plantas, meus sinceros agradecimentos, pela oportunidade de fazer parte da equipe, e aos amigos e colegas do setor, pela ajuda necessária para realização de todas as etapas do trabalho. De forma especial, agradeço a Katherine, Raynan, Jefferson, Weverton, Wallace, Luciene, Deivisson e José Altino, pelo apoio e pela ajuda imprescindível que me ofereceram ao longo dessa caminhada;

Agradeço ao orientador Eliemar Campostrini, pela confiança, apoio, orientação, pela amizade, paciência e pelo incentivo;

A todos os familiares, que sempre me incentivaram e nunca me deixaram desistir.

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

SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS.....	vi
RESUMO.....	ix
ABSTRACT	xii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1. Cultura do mamoeiro (<i>Carica papaya</i> L.)	4
2.2. Aspectos ecofisiológicos	6
2.2.1. Teor de clorofila, nitrogênio e fotossíntese.....	6
2.2.2. Respiração	9
3. MATERIAL E MÉTODOS	11
3.1. Localização, condições e material do ensaio.....	11
3.2. Monitoramento das condições climáticas.....	13
3.3. Características avaliadas	16
3.3.1. <i>Análise de crescimento</i>	16
3.3.2. <i>Massa seca e suas relações</i>	17
3.3.3. <i>Área foliar total e índice de qualidade de Dickson (IQD)</i>	17
3.3.4. <i>Trocas gasosas foliares</i>	18
3.3.5. <i>Respiração na luz e no escuro</i>	18
3.3.6. <i>Balanço de carbono</i>	20
3.3.7. <i>Determinação do índice de cor verde (Índice SPAD)</i>	20
3.3.8. <i>Eficiência intrínseca do uso da água, eficiência do uso da água e eficiência do uso de nitrogênio</i>	21

3.3.9. <i>Pigmentos fotossintéticos, determinação do nitrogênio total e densidade estomática</i>	21
3.3.10. <i>Emissão da fluorescência da clorofila</i>	22
3.3.11. <i>Ontogenia foliar</i>	25
3.4. Delineamento experimental e análise estatística	25
4. RESULTADOS.....	26
4.1. <i>Crescimento da planta</i>	26
4.2. <i>Trocas gasosas foliares</i>	33
4.3. <i>Eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), eficiência do uso da água e eficiência do uso de nitrogênio (EUN)</i>	47
4.4 <i>Pigmentos fotossintéticos, nitrogênio total e densidade estomática</i>	53
4.5. <i>JIPTest</i>	57
4.6. <i>Ontogenia foliar</i>	59
5. DISCUSSÃO.....	61
6. CONCLUSÕES.....	71
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	72

LISTA DE SÍMBOLOS

A	Taxa fotossintética líquida
A_{\max}	Taxa fotossintética líquida máxima
A_{net}	Taxa fotossintética líquida atual
A_{1200}	Taxa fotossintética líquida a 1200 de RAF
AF	Área foliar
AFT	Área foliar total
AP	Altura da planta
BCF	Balanço de carbono foliar
CC	Capacidade de campo
Chl <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>
Chl <i>b</i>	Clorofila <i>b</i>
Chl <i>a</i> /Chl <i>b</i>	Relação entre clorofila <i>a</i> / clorofila <i>b</i>
CR	Carotenoides
CT	Clorofilas totais
CT/Car	Relação entre clorofilas totais / carotenoides
DAS	Dias após a semeadura
DAT	Dias após o transplântio
DC	Diâmetro do caule
DI/ABS	Fluxo de energia dissipada por luz absorvida pelas clorofilas
DIC	Delineamento inteiramente casualizado

DI ₀ /CS	Fluxo de energia dissipada sobre a secção transversal que contenha centro de reação ativos e inativos
DI ₀ /RC	Fluxo de energia dissipada por centro de reação
DMSO	Dimetilsulfóxido
DPV	Déficit de pressão de vapor
<i>E</i>	Transpiração
EIUA	Eficiência intrínseca do uso da água
EUA	Eficiência do uso da água
EUN	Eficiência do uso de nitrogênio
ET ₀ /ABS	Fluxo de transporte de elétrons por unidade de fótons absorvidos
ET ₀ /RC	Fluxo de transporte de elétrons máximo (além de Q _A -) por centro de reação PSII (RC)
ET ₀ /TR	Probabilidade de que o elétron reduzido da Q _a - entre na cadeia transportadora de elétrons
exp	Exponencial
FAO	Food and Agriculture Organization
F _J	Fluorescência no tempo J (2ms);
F ₀	Fluorescência mínima
F _m	Fluorescência máxima
F _v /F _m	Rendimento quântico máximo do fotossistema II
F _v /F ₀ :	Fluxo de energia capturada por energia dissipada
F ₃₀₀	Fluorescência no tempo 300 μs
G	Golden
g _s	Condutância estomática
ha	Hectare
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
I _c	Irradiância de compensação
IQD	Índice de qualidade de Dickson
IRGA	Analisador de gás a infravermelho
LED's	Light emitting diodes
M ₀	Inclinação inicial da curva relacionada com a cinética da fluorescência
MPC	Medidor portátil de clorofila

MS _C	Massa seca do caule
MS _F	Massa seca da folha
MS _R / MS _{PA}	Relação massa seca das raízes/ massa seca da parte aérea
MS _P	Massa seca do pecíolo
MS _{PA}	Massa seca da parte aérea
MS _R	Massa seca da raiz
N	Nitrogênio
N _T	Nitrogênio total
NF	Número de Folhas
PI	Índice fotossintético (“Photosynthetic index”)
PSII	Fotossistema II
R _c /ABS	Absorção do fóton
Rubisco	Ribulose-1,5-Bifosfato Carboxilase-Oxigenase
R _E	Respiração na luz
RFA	Radiação fotossinteticamente ativa
R _L	Respiração no escuro
R _L / R _E	Relação da respiração na luz/respiração no escuro
SPAD	Soil Plant Analyser Development
SS	Sunrise Solo
t	Tonelada
T°	Temperatura em graus Celsius
TR _o /ABS	Fluxo de energia capturada, em relação ao que foi absorvido
UR	Umidade relativa
V _c	Taxas de carboxilação pela Rubisco
V _J	Fluorescência variável relativa no tempo 2 ms
V _o	Taxas de oxigenação pela Rubisco
Φ _i	Rendimento quântico incidente
Γ *	Ponto de compensação de CO ₂

RESUMO

PAIXÃO, Jéssica Sousa; Engenheira Agrônoma, MSc., Universidade Estadual do Norte Fluminense; Janeiro de 2018; Assimilação fotossintética do carbono, respiração foliar e crescimento de dois genótipos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) contrastantes para o teor de clorofila no limbo da folha; Orientador: Prof. Eliemar Campostrini.

Os genótipos de *Carica papaya* L. Sunrise Solo (folha de coloração verde-escuro) e Golden (folha de coloração verde-amarela), ambos pertencentes ao grupo solo, são os mais cultivados em plantações comerciais no Brasil. Embora o genótipo Golden tenha maior aceitação no mercado externo devido à qualidade e aspecto visual do fruto, tal genótipo apresenta menor produtividade sob condição de campo (90 toneladas ha⁻¹) em comparação ao 'Sunrise Solo' (120 toneladas ha⁻¹). Essa resposta pode estar relacionada à maior concentração de clorofila e nitrogênio no limbo foliar presente no 'Sunrise Solo' (leitura SPAD 54 ± 2,4) em relação ao 'Golden' (leitura SPAD 34 ± 3,6). Além disso, especula-se que as diferenças de produtividade podem estar relacionadas a diferenças nas taxas de respiração foliar. Para tentar explicar estas questões, um ensaio experimental foi realizado com o objetivo de avaliar se a diferença existente na coloração verde das folhas, ocasionada pela diferença no teor de nitrogênio e de clorofila total no limbo foliar, pode influenciar a assimilação fotossintética do carbono e a respiração foliar dos genótipos Golden e Sunrise Solo, com possíveis efeitos nas características de crescimento. Para tanto, plantas de *Carica papaya* L. [genótipos Sunrise Solo (folha de coloração verde-escuro) e Golden (folha de coloração verde-amarela)],

crescidas em casa de vegetação com 40% de interceptação da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foram cultivadas em vasos plásticos de 40L, contendo uma mistura de solo, areia e esterco bovino (2: 1: 1), com umidade do solo na capacidade de campo e a fertilização igual e adequada para os dois genótipos. Aos 56 dias após a semeadura (DAS), foi escolhida a folha mais jovem de cada genótipo (a folha mais recentemente lançada), e nesta folha, foram realizadas todas as medições durante o experimento. Durante a ontogenia foliar desta folha mais recentemente lançada (o início das avaliações foi feito quando esta folha estava com 16 mm) e aos 56 DAS, foram avaliados semanalmente o comprimento da nervura central da folha (CNC) e a eficiência fotoquímica. As medidas das trocas gasosas, da eficiência fotoquímica (índice SPAD e a emissão da fluorescência da clorofila), densidade estomática, teor de nitrogênio, pigmentos fotossintéticos e da biomassa seca foram avaliadas nesta folha aos 83 DAS em três horários durante o dia (8:00, 12:00 e 16:00h). A partir destas avaliações, foi possível calcular a eficiência intrínseca no uso da água (EIUA, A/g_s), a eficiência no uso da água (EUA, A/E) e a eficiência do uso de nitrogênio (EUN, $\mu\text{mol gN}^{-1} \text{s}^{-1}$). A partir dos resultados obtidos e comparado ao genótipo Sunrise Solo, verificou-se que o genótipo *Golden* teve menor crescimento da parte aérea e das raízes, menor concentração de pigmentos fotossintéticos e nitrogênio total foliar, e menor eficiência fotoquímica. Entretanto, este genótipo Golden teve uma maior condutância estomática, o que proporcionou este genótipo ter maior transpiração instantânea foliar. O genótipo Golden também teve menor eficiência intrínseca no uso da água (A/g_s) e menor eficiência no uso da água (A/E), uma vez que as taxas fotossintéticas nos materiais estudados não diferiram entre si. Em relação à respiração foliar, o balanço de carbono da folha, a taxa de carboxilação e oxigenação da rubisco, não foram encontradas diferenças estatísticas entre os genótipos estudados. Sendo assim, o reduzido crescimento do 'Golden' não foi associado ao balanço entre a assimilação fotossintética do carbono e a respiração foliar. Dessa forma, tal redução nas variáveis de crescimento do genótipo G pode estar associado a um desbalanço fitohormonal, a uma emissão de isopreno, bem como um comprometimento na absorção e/ou metabolismo interno de N, evidenciado pela reduzida capacidade fotoquímica em fornecer o poder redutor ao metabolismo deste importante nutriente mineral.

Palavras chaves: RuBisCO, eficiência no uso da água, eficiência no uso do nitrogênio, fluorescência da clorofila *a*, fotorrespiração.

ABSTRACT

PAIXÃO, Jéssica Sousa; Engenheira Agrônoma, MSc., Universidade Estadual do Norte Fluminense; Janeiro de 2018; Carbon photosynthetic assimilation, respiration and growth of two papaya (*Carica papaya* L.) genotypes with different leaf chlorophyll content; Orientador: Prof. Eliemar Campostrini.

Sunrise Solo (greenish leaves) and Golden (yellowish leaves) are two *Carica papaya* L. genotypes from Solo group widely cultivated in Brazil. Although Golden genotype is more accepted in the international market due to better quality and visual aspects of fruits, such genotype presents lower yield (90 tons ha⁻¹) than Sunrise Solo (120 tons ha⁻¹). This response could be related to both higher chlorophyll and nitrogen concentration observed in the Sunrise Solo (SPAD readings 53.5 ± 2.4) in relation to 'Golden' (SPAD readings 33.9 ± 3.6). Moreover, differences on growth could be associated to differential leaf respiration rates. We undertook an investigation to explicitly analyze if such discrepancies on leaf color, caused by different chlorophyll and nitrogen content on leaves, can change carbon photosynthetic assimilation, leaf respiration rates, and hence, growth of Golden and Sunrise Solo genotypes. Therefore, Sunrise Solo and Golden plants were grown in 40L pots under greenhouse conditions with 40% of photosynthetic active radiation (PAR). A substrate composed of soil, sand and cattle manure (2:1:1) was used. Soil humidity and fertilization were properly maintained. 56 DAS, the youngest leaf (the most recently formed) of each genotype was selected to be used throughout the experiment. Throughout leaf ontogeny of the youngest leaf (16 mm) (56 DAS), both central vein length (CVL) and photochemical efficiency were measured. Gas

exchange, photochemical efficiency (SPAD index and chlorophyll fluorescence emission), stomatal density, nitrogen concentration, photosynthetic pigments and dry biomass were measured at 83 DAS at three different times (8:00, 12:00 e 16:00h). From such analysis, it was possible to calculate intrinsic water use efficiency (WUE, A/g_s), water use efficiency (WUE, A/E) and Nitrogen use efficiency (NUE, $\mu\text{mol gN}^{-1} \text{s}^{-1}$). We observed that Golden presented lower growth (roots and canopy), nitrogen concentration, pigments, and photochemical efficiency than Sunrise Solo. However, Golden presented higher stomatal conductance, what increased transpiration. Since net photosynthetic rates did not vary between genotypes, Golden had lower intrinsic water use efficiency (A/g_s) and water use efficiency (A/E). Leaf respiration, leaf carbon balance and rates of carboxylation and oxygenation of rubisco did not significantly change between genotypes. Thereby, reduced growth of Golden was not related to the balance between net photosynthetic rates and leaf respiration. Thus, reduced growth in Golden can be a result of decreased N absorption and/or metabolism, since lower photochemical capacity provides less energy to such important mineral nutrient metabolism.

Keywords: RuBisCO, nitrogen use efficiency, water use efficiency, chlorophyll fluorescence, photorespiration.

1. INTRODUÇÃO

Nas plantas, o nitrogênio faz parte da estrutura das moléculas de clorofilas, e estas moléculas possuem quatro átomos deste elemento (Coelho et al., 2012). Dependendo do genótipo, e até certa concentração limite destas moléculas no limbo foliar ($800 \mu\text{mol m}^{-2}$ para o genótipo Golden e $1000 \mu\text{mol m}^{-2}$ para o genótipo Sunrise Solo), a taxa fotossintética incrementa linearmente com a elevação da concentração destas moléculas de clorofilas nas folhas do mamoeiro (Castro et al., 2014). Ainda, em mamoeiro e em outras espécies, tem sido demonstrado que a concentração de clorofila se correlaciona positivamente com a concentração de nitrogênio foliar (Vos e Bom 1993; Gianquinto et al., 2004; Castro, 2005; Torres-Netto et al., 2009; Castro et al., 2014).

A concentração de nitrogênio no solo e na planta pode interferir de maneira significativa no metabolismo vegetal do mamoeiro (Torres-Netto et al., 2009; Castro et al., 2014). Após ser absorvido pelas raízes, o nitrogênio é reduzido à forma amoniacal e, após, pode ser transformado em compostos orgânicos, como ácido glutâmico e outros aminoácidos. Esses compostos compõem as unidades básicas para a formação de proteínas, as quais exercem importantes funções no metabolismo e na estrutura dos vegetais (Marschner, 1995).

As clorofilas são pigmentos responsáveis pela captura da luz que será utilizada na fotossíntese, e estes pigmentos são essenciais na transformação da radiação luminosa em energia química, sob a forma de ATP e NADPH (Taiz e Zeiger, 2009). Dessa forma, as reduções nas concentrações de nitrogênio foliar reduzem a concentração destes pigmentos e, conseqüentemente, o processo fotossintético pode ser comprometido, assim como o crescimento e o

desenvolvimento da planta (Moss, 1984; Sinclair e Gardner, 1998). Em consequência disso, as clorofilas são relacionadas com a eficiência fotossintética das plantas, bem como ao crescimento e adaptabilidade a diferentes ambientes (Jesus e Marengo, 2008). Uma planta que apresenta uma maior concentração de clorofila pode ter taxas fotossintéticas mais elevadas (Castro et al., 2014). As clorofilas estão presentes nos tecidos dos vegetais superiores nas formas de clorofila *a* e clorofila *b*, e são sintetizadas e degradadas em processos influenciados por vários fatores internos (disponibilidade de enzimas e co-fatores, número de cloroplastos) e externos às plantas (concentração de CO₂, excesso e limitação de água no solo, temperatura, intensidade luminosa, teor de nitrogênio, entre outros) (Blankenship, 2009). Dessa forma, possíveis diferenças nos teores de nitrogênio foliar e, conseqüentemente, concentrações de clorofilas podem influenciar na capacidade fotossintética da planta de mamoeiro por meio de alterações nas fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese, bem como na assimilação e transporte do CO₂ atmosférico para o sítio de carboxilação da Rubisco no interior do mesófilo (condutância mesofílica, g_m) (Flexas, 2016).

Contudo, em plantios com elevada densidade, como exemplo, a soja, a redução na concentração de clorofilas nas folhas da parte superior do dossel pode melhorar a eficiência de conversão da radiação fotossinteticamente ativa em biomassa e em produção, uma vez que esta redução pode melhorar a penetração e distribuição da luz no comprimento de onda na faixa do vermelho (650 nm) dentro do dossel (Slattery et al., 2017). Estes autores relataram que uma redução em cerca de 50% na concentração de clorofilas em folhas de soja localizadas no topo do dossel teve pouco impacto na produção de biomassa e na produtividade. Entretanto, em planta de mamoeiro a qual possui uma excelente distribuição de luz no dossel (Ferraz et al., 2016), e em cultivos sob condições de campo, esses efeitos sobre a otimização da luz no vermelho (650nm) em camadas mais baixas do dossel podem não ser pronunciados.

Entretanto, em cultivo protegido com maiores densidades de plantio, em que se pode ter limitação por luz no interior deste cultivo, o efeito da redução da concentração de clorofila nas folhas pode ser uma estratégia interessante para otimização da luz em camadas inferiores do dossel e, assim, se ter maior produção de biomassa e de frutos.

Outro aspecto fisiológico que está relacionado com o nitrogênio e, conseqüentemente, com a intensidade de cor verde das folhas é a respiração foliar. A respiração na luz e a respiração no escuro apresentam uma alta correlação com o teor de nitrogênio foliar (Crous et al., 2012), uma vez que o nitrogênio está associado na estrutura, síntese e atividades de enzimas atuantes nas rotas respiratórias (Penning De Vries, 1972). Dessa forma, qualquer diferença existente na intensidade de verde das folhas pode acarretar em alterações em rotas fisiológicas importantes, como a fotossíntese e a respiração e, conseqüentemente, comprometer a produção das culturas agrícolas.

No Brasil, os dois importantes genótipos de mamoeiro do grupo Solo são o 'Sunrise Solo' e o 'Golden' (Trindade et al., 2000). O genótipo Golden possui folhas com menor intensidade de cor verde em comparação ao genótipo que lhe deu origem ('Sunrise Solo'), uma vez que o genótipo Golden é um mutante que surgiu numa população de 'Sunrise Solo' na fazenda Caliman Agrícola SA. Esse genótipo Golden possui uma menor concentração de clorofilas (Torres-Netto et al., 2009). Sendo assim, essa diferença na intensidade de verde entre os genótipos Golden e Sunrise Solo pode acarretar alterações em importantes processos fisiológicos, como a fotossíntese e respiração, alterando assim, características da cultura (Damatta e Ramalho, 2006). Além disso, o genótipo Golden apresenta uma maior aceitação no mercado externo, pelo fato do fruto deste genótipo apresentar uma melhor aparência, maior resistência ao transporte e maior durabilidade pós-colheita. Porém, a produtividade obtida por este genótipo (90 ton ha⁻¹) é inferior à do genótipo Sunrise Solo (120 ton ha⁻¹) (Caliman Agrícola, comunicação pessoal; Costa e Pacova, 2003). Além disso, o genótipo Sunrise Solo possui uma maior concentração de clorofilas nas folhas em comparação ao genótipo Golden (Torres-Netto et al., 2009).

Dessa forma, o presente trabalho tem como objetivo avaliar se a diferença existente na coloração verde das folhas, ocasionada pela diferença nos teores de nitrogênio e clorofilas, pode influenciar na assimilação fotossintética do carbono, na respiração foliar e no crescimento dos genótipos Golden e Sunrise Solo.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1- Cultura do mamoeiro (*Carica papaya* L.)

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma espécie frutífera comercial típica da região tropical e subtropical (Campostrini et al., 2010), cujo crescimento e desenvolvimento são mais propícios entre as latitudes 21° Norte e 21° Sul e, em locais com temperaturas que variam em torno dos 22°C a 26°C (Alvez, 2003; EMBRAPA, 2003). Contudo, sob cultivo protegido, esta espécie é altamente produtiva em regiões como no sul da Espanha (cidades como Almeria e Múrcia; 36°50'N) e Ilhas Canárias (28°32'N).

Os cultivos em temperaturas superiores a 30°C podem ocasionar reduções na taxa fotossintética líquida por meio dos efeitos estomáticos e não estomáticos (Dantas e Castro Neto, 2000; Weng e Lai, 2005; Campostrini et al., 2010). Os cultivos desta espécie em temperaturas inferiores a 15°C podem comprometer o aparato fotossintético, por meio da redução da condutância estomática e mesofílica, bem como efeitos negativos da baixa temperatura sobre a atividade dos cloroplastos (redução na eficiência carboxilativa) (Grau e Halloy, 1997).

No Brasil, o cultivo do mamoeiro destina-se basicamente para a produção de frutos visando o consumo *in natura*, tanto no mercado nacional como no internacional. Além da grande importância econômica, deve ser ressaltado o aspecto social, como gerador de emprego e renda, absorvendo assim mão de obra durante todo o ano (o mamoeiro tem produção contínua de frutos), pela constante necessidade de manejo, tratamentos culturais, colheita e comercialização efetuadas de

maneira contínua nas lavouras, uma vez que os plantios são renovados, em média, a cada três anos (Benassi, 2007).

O mamão é uma das frutas mais consumidas pelos brasileiros. O Brasil é destaque entre os outros países, sendo o segundo maior produtor, apresentando uma área de aproximadamente 31.989 ha e uma produção de 1,58 milhões de toneladas que é equivalente a 16,67% da produção mundial (FAO, 2015) e alcançando uma média anual de aproximadamente 1.517.696 t ano⁻¹ (EMBRAPA, 2016). O mamoeiro é cultivado em grande parte do território brasileiro, com destaque para os Estados da Bahia e do Espírito Santo, que juntos são responsáveis por 71% da produção nacional (IBGE, 2016).

As cultivares de mamão utilizadas no Brasil podem ser enquadradas em dois grupos, Solo e o Formosa (Silva et al., 2008). Os dois genótipos comercializados do grupo Solo são 'Sunrise Solo' e 'Golden' (Ferraz et al., 2012). O 'Sunrise Solo' é um dos melhores genótipos comerciais, por possuir características muito apreciadas como coloração vermelho/alaranjada da polpa, boa qualidade, frutos pequenos (peso médio variando de 425 a 625 g), formato piriforme a ovalado e tem um bom sabor (Costa e Pacova, 2003). Porém, este genótipo apresenta polpa pouco consistente, o que tem dificultado a expansão, devido à pouca resistência dos frutos ao transporte e ao período pós-colheita (Ferraz et al., 2012). Segundo Torres Netto et al. (2009), as folhas deste genótipo possuem em média uma intensidade na coloração verde avaliada por meio do índice SPAD de 45, o que corresponde a uma concentração de clorofilas totais de 880 $\mu\text{mol m}^{-2}$ (Castro et al., 2014).

O genótipo Sunrise Golden, também conhecido como 'Golden', possui folhas com uma intensidade de cor verde avaliada por meio do índice SPAD de 30, o que corresponde a um teor de clorofilas de 600 $\mu\text{mol m}^{-2}$ (Torres Netto et al., 2009, Castro et al., 2014). Este genótipo é proveniente de seleção massal realizada em campos de produção de 'Sunrise Solo', pela empresa Caliman Agrícola S/A, no Estado do Espírito Santo (Martins e Costa, 2003). Este genótipo se destaca por apresentar uma maior resistência ao transporte e maior durabilidade pós-colheita, porém, apresenta um teor de sólidos solúveis inferior aos demais genótipos do grupo, o que lhe proporciona um sabor menos adocicado e apreciado (Ferraz et al., 2012). O fruto do 'Golden' possui coloração rosa-salmão, formato piriforme, cavidade interna tipo estrelada, tamanho uniforme, casca lisa, com peso médio de

450 gramas e possui aspecto visual excelente (Martins e Costa, 2003). Quando comparado com o 'Sunrise Solo', o genótipo Golden no estágio imaturo apresenta cor da casca verde mais clara do que o genótipo que lhe deu origem (Sunrise Solo), isso devido à menor concentração de clorofilas totais disponíveis deste genótipo Golden (Torres-Netto et al., 2009).

2.2- Aspectos ecofisiológicos

2.2.1- Teor de clorofila, nitrogênio e fotossíntese

As moléculas de clorofilas são pigmentos que se encontram em maior intensidade nas plantas, e estão localizadas especificamente nas membranas dos tilacoides dos cloroplastos (pigmentos fotossintéticos). As diferenças aparentes na cor do tecido vegetal são devido à concentração destas moléculas, bem como a distribuição das moléculas de clorofilas em associação com outros pigmentos, como exemplo os carotenoides (Von Elbe, 2000).

As moléculas de clorofilas têm como função a absorção de luz, transferência de energia e elétrons durante a fase fotoquímica da fotossíntese, tornando-se assim, essenciais na conversão da energia luminosa em energia química, na forma de ATP e NADPH (Jesus e Marengo, 2008; Nobel, 2009). As clorofilas encontram-se presentes nos vegetais verdes, sob as formas *a* e *b*, e são constantemente sintetizadas e degradadas (Blankenship, 2009). Contudo, a quantificação destes pigmentos fotossintéticos é relevante nos estudos associados às práticas de adubações, visando assim, aumentar a eficiência fotossintética das plantas e, conseqüentemente, o crescimento e a adaptabilidade aos diferentes ambientes (Silva et al., 2011; Fonseca et al., 2012; Silva e Moura, 2013).

O nitrogênio (N) é um dos nutrientes minerais que as plantas mais demandam para o crescimento e desenvolvimento. Este nutriente é constituinte de muitos componentes da célula vegetal, como os aminoácidos, as proteínas, os ácidos nucleicos, além de fazer parte da constituição da molécula de clorofila (Taiz e Zeiger, 2009). Os estudos realizados em folhas mostram uma associação positiva da concentração de clorofilas com os teores de nitrogênio disponíveis (Castro, 2005; Martins et al., 2010; Silva e Moura, 2013; Santos e Castilho, 2015). Sendo assim, por meio das concentrações de clorofilas no tecido foliar pode-se ter uma

inferência sobre o teor de nitrogênio, sendo que, concentrações adequadas de ambos favorecem o metabolismo fotossintético e respiratório (Lopes, 2014).

As avaliações da intensidade de verde nas folhas por meio do uso do medidor portátil de clorofila (MPC) podem ajudar na detecção da severidade de algumas doenças (Sinclair et al., 1997; Rosyara et al., 2007). Um dos principais usos do MPC tem sido para estimar o teor de nitrogênio da folha em diferentes espécies de interesse agrônômico, como o arroz (Turner e Jund, 1991), o tomate (Guimarães et al., 1999), o milho (Argenta et al., 2001), a batata (Gil et al., 2002), o cafeeiro (Torres-Netto et al., 2005, Reis et al., 2006), a macieira (Amarante et al., 2008), o cítrus (Vale e Prado, 2009), a goiabeira (Rozane et al., 2009), a videira (Amarante et al., 2009; Tecchio et al., 2011), e o mamoeiro (Torre-Netto et al., 2002; Torres-Netto et al., 2009; Castro et al., 2014). Isso devido à alta correlação que existe entre os teores de nitrogênio e clorofila (Evans, 1983; Marengo e Lopes, 2007).

A quantificação da concentração de clorofila e, conseqüentemente, do teor de N nas folhas do mamoeiro, pode revelar informações sobre possíveis danos na maquinaria fotossintética (Castro et al., 2011 e 2014), por meio da eficiência fotoquímica no processo fotossintético (Viana, 2007, Castro et al., 2011). Esta quantificação pode assim ser utilizada na comparação entre os genótipos Golden (com coloração verde-amarela da folha) e Sunrise Solo (com coloração da folha com uma cor de verde intensa) e, assim, ter inferência sobre o crescimento, desenvolvimento e produtividade das plantas desta espécie em estudo.

A fotossíntese é um processo em que a energia luminosa é convertida em energia química, o que resulta na produção de carboidratos a partir do dióxido de carbono e água, por meio da molécula de clorofila e pigmentos acessórios como os carotenoides (Leal, 2011). Uma das moléculas relacionadas à eficiência fotossintética das plantas e, conseqüentemente, ao crescimento e adaptabilidade a diversos ambientes, é a clorofila, a qual está presente em todos os vegetais verdes (Jesus e Marengo, 2008). A energia fixada via fotossíntese é armazenada em compostos orgânicos, os quais são utilizados no metabolismo celular da planta.

O processo fotossintético pode ser medido pela taxa de liberação do O_2 (Fotossíntese Potencial, A_{pot}), ou medido pela taxa de assimilação do CO_2 [Fotossíntese atual (A_{at})] (Castro, 2005). Os carboidratos produzidos por meio do ciclo de Calvin são fontes comum de energia para o metabolismo das plantas e

para o processo de absorção de nutrientes, como por exemplo, o processo ativo de absorção destes nutrientes minerais (Raven et al., 1999).

A capacidade fotossintética das plantas depende do teor de N disponível. O N encontra-se presente nas folhas, onde está alocado nas proteínas envolvidas no processo fotossintético. A fotossíntese depende de vários compostos nitrogenados, como enzimas e pigmentos fotossintéticos, para a produção dos compostos de carbono que compõem a biomassa vegetal. Por essa razão, a capacidade fotossintética das plantas e o metabolismo do nitrogênio estão diretamente interligados (Carelli et al., 1996).

O N, por ser um nutriente de extrema importância, especialmente para a estruturação da enzima Rubisco e para a biossíntese de clorofila, faz com que situações limitantes desse mineral no solo resultem em redução na taxa fotossintética (Wong, 1979; Strzalka e Ketner, 1997). A variação no teor de nitrogênio foliar tem sido utilizada como um determinante da capacidade fotossintética líquida (Gulmon e Chu, 1981; Field e Mooney, 1986), pois a relação da taxa fotossintética com o teor de N ou com a concentração de clorofila é elevada e positiva (Warren e Adams, 2001).

As reduções na concentração de N e a menor concentração de clorofila no tecido foliar causam reduções na fotossíntese atual (Terashima e Evans, 1988). O decréscimo na fotossíntese causado pela redução de N foliar é devido ao decréscimo no tamanho do cloroplasto, das lamelas dos tilacoides e no número de grana (Laza et al., 1993). O decréscimo na taxa fotossintética foi associado à diminuição na síntese de várias enzimas relacionadas ao ciclo de Calvin-Benson (Sugiharto et al., 1990). Contudo, relatos recentes na literatura têm mostrado que a redução na concentração de clorofilas totais no limbo foliar em certos níveis não comprometem a assimilação fotossintética do carbono (Habash et al., 1994; Li et al., 2013; Kirst et al., 2017). Ao que tudo indica, algumas espécies sintetizam uma concentração de clorofilas em excesso (*overinvesting*), e este excesso na concentração é considerada como “teor de luxo” (Slattery et al., 2017). Neste presente trabalho, especula-se que, sob condições adequadas de adubação nitrogenada, o mamoeiro possa sintetizar estas moléculas em excesso (*overinvesting*).

Na literatura, observa-se que existe uma correlação positiva entre valores do medidor portátil de clorofila (MPC) com o N foliar (Evans, 1989; Yoder e

Pettigrew-Crosby, 1995). Castro et al. (2014) obtiveram relações entre os valores deste equipamento MPC com a taxa fotossintética líquida dos genótipos Golden (com coloração verde-amarela) e Sunrise Solo (com coloração verde intenso). Nesta condição, os autores propuseram otimizar as interpretações do MPC e permitir assim por meio deste MPC, obter melhores inferências sobre o processo fotossintético, de maneira não destrutiva, barata, rápida (tempo de leitura de 2s) e precisa. Estas vantagens são mostradas quando este equipamento MPC é comparado com outros equipamentos que avaliam o processo fotossintético, como os fluorímetros e os analisadores de gás infravermelho, os quais são de alto custo.

2.2.2- Respiração

A respiração é essencial para o crescimento e manutenção de todos os tecidos vegetais por estar associada à produção de energia e esqueletos de carbono (Griffin e Turnbull, 2013). Por meio da respiração, a energia solar conservada durante a fotossíntese e armazenada como energia química é liberada para a produção de ATP. Por meio da respiração, até 80% do carbono assimilado pela fotossíntese diária pode retornar para a atmosfera (Loveys et al., 2002), o que não significa que a produtividade das plantas iria crescer reduzindo essa taxa respiratória (Griffin e Turnbull, 2013), já que o equilíbrio entre a assimilação do carbono por meio da fotossíntese e a oxidação dos fotoassimilados pela respiração é extremamente importante para o crescimento/desenvolvimento vegetal (Amthor, 1989; Loomis e Amthor, 1999; Alt et al., 2000; Griffin e Turnbull, 2013). Na maioria dos estudos relacionados ao balanço de carbono em plantas, presume-se que respiração no escuro continua na mesma intensidade que na presença de luz. No entanto, há evidências de que a luz pode inibir o processo respiratório de 16% a 77% (Griffin e Turnbull, 2013).

Os estudos mostram que a taxa respiratória é normalmente relacionada com a concentração de N foliar existentes nas plantas, devido à relação entre a respiração e a taxa de renovação de proteínas (Amthor, 1989; Ryan, 1991). Crous et al. (2012) encontraram uma correlação positiva entre o teor de N foliar, com a respiração tanto no claro, quanto no escuro. No entanto, em algumas espécies, não há nenhuma correlação entre a respiração e o teor de N (Byrd et al., 1992), sugerindo que, em tais casos, a taxa de respiração está mais relacionada com a

quantidade de carboidrato do que as necessidades de crescimento ou de manutenção (Villar et al., 1995). Esses mesmos autores, trabalhando com duas espécies vegetais, *Lepechinia fragans* Creene e *Heteromeles arbutifolia* Ait, encontraram uma relação não significativa entre a respiração e a concentração de N foliar das duas espécies supracitadas. Assim, torna-se de grande importância o conhecimento dos fatores e processos que podem influenciar a variação da respiração, visando melhorar a produção das culturas agrícolas (Griffin e Turnbull, 2013). Em mamoeiro, não se tem relatos de trabalhos sobre a relação entre teor de N na folha e a taxa respiratória. Uma vez que o genótipo Golden possui um teor de clorofila reduzido quando comparado ao genótipo Sunrise Solo, e apresenta menor produção de frutos (número e peso de frutos) por planta, torna-se importante entender se este genótipo possui também menor teor de N. Ainda é importante verificar se o menor teor deste nutriente neste genótipo Golden pode ter uma relação com a taxa respiratória (no escuro e na luz), e com a taxa fotossintética atual em nível de folha individual. Tais informações serão de grande importância no manejo nutricional associado ao N da cultura, bem como em programas de melhoramento desta espécie.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1- Localização, condições e material do ensaio

No período de janeiro a maio de 2017, o ensaio experimental foi realizado em casa de vegetação, com 40% de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), no campus da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), localizada em Campos dos Goytacazes, RJ (21°44'47''S e 41°18'24''W e 10 m de altitude).

As plantas dos genótipos estudados (*Carica papaya* L., 'Sunrise Solo' (SS) e 'Golden' (G)) possuíam concentrações diferentes no teor de clorofilas nas folhas (Figura 1). As sementes de ambos os genótipos foram cedidas pela Empresa Caliman Agrícola S/A, localizada no município de Linhares, Norte do Estado do Espírito Santo.

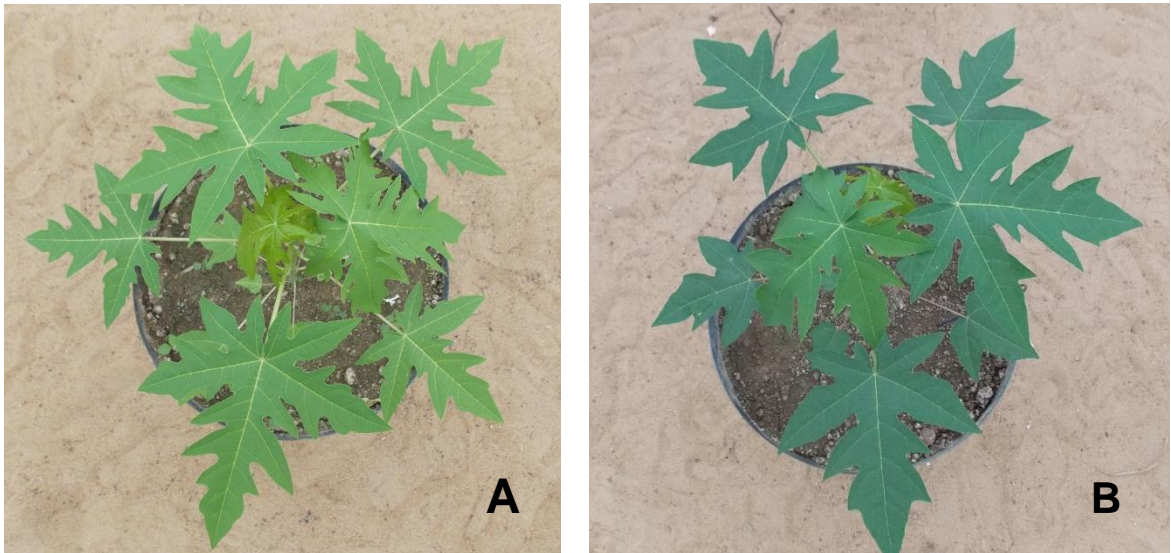


Figura 1- Plantas de *Carica papaya* L., genótipos: Golden (A) e Sunrise solo (B), respectivamente. Contrastantes na coloração verde destes órgãos, sendo o genótipo Golden com coloração verde-amarela (leitura média do medidor portátil de clorofilas SPAD = 33) e o genótipo Sunrise Solo com coloração do limbo foliar de uma coloração em um verde mais intenso (leitura média SPAD = 49)

As sementes foram semeadas em tubos plásticos (tubetes) de 280 cm³ no dia 31/01/2017. Aos 41 dias após a semeadura (DAS), e no final do dia (horário de temperatura mais amena, e para evitar a desidratação das raízes), as plantas foram transplantadas para vasos de polietileno de alta densidade (PEAD) de 40 L (0,04 m³). Após o transplântio, como forma de diminuir o excesso de aquecimento do substrato causado pela interceptação da radiação solar, os vasos foram envolvidos por uma manta aluminizada (Figura 2). O substrato utilizado nos vasos foi composto por uma mistura de solo, areia e esterco bovino (2: 1: 1). Durante a preparação do substrato, 60 g vaso⁻¹ de óxido de cálcio; 10,2 g vaso⁻¹ de nitrogênio; 4,5 g vaso⁻¹ de P₂O₅; 6,6 g vaso⁻¹ de K₂O; 0,39 g vaso⁻¹ de Mg; 1,8 g vaso⁻¹ de S; 0,015 g vaso⁻¹ de Cu; 0,138 g vaso⁻¹ de Fe; 0,018 g vaso⁻¹ de Mn; 0,006 g vaso⁻¹ de Mo e 2g vaso⁻¹ de *Fritted Trace Element* (F.T.E Br-12), foram aplicados para evitar deficiências nutricionais. A irrigação foi feita manualmente a cada dois dias, mantendo o solo próximo à capacidade do campo. O controle de ervas daninhas foi feito manualmente.



Figura 2 - Disposição dos vasos (40 L) na casa de vegetação com plantas de *Carica papaya* L., Sunrise Solo e Golden, cobertos com a manta aluminizada.

3.2- Monitoramento das condições climáticas

Durante uma parte do experimento (66 a 96 dias após a semeadura), ao longo do dia com intervalos de 30 minutos, as condições microclimáticas de cultivo dentro da casa de vegetação foram monitoradas por meio de sensores automáticos de coleta de dados (modelo *WatchDog 450*, *Spectrum Technologies*, Illinois, USA) (Figura 3).

A partir dos dados de temperatura e umidade relativa, foi obtido o déficit de pressão de vapor do ar (DPV), segundo equação proposta por Jones (1992):

$$DPV_{ar} = 0,61137 * \exp \left(\frac{17,502 * T^{\circ}}{240,97 + T^{\circ}} \right) * (1 - (UR\% / 100)) \quad (Eq. 1)$$

Em que:

DPV_{ar} = Déficit de Pressão de Vapor (kPa);

exp = Exponencial;

T° = Temperatura (C°);

UR = Umidade Relativa (%).

A média dos valores da temperatura ficou em torno de $26,3 \pm 0,33$ °C (média \pm EP), com valores máximos acima de 42 °C em alguns dos dias. A média da umidade relativa ficou em torno de $74,2 \pm 0,78\%$, com valores máximos de aproximadamente 92,5% em alguns momentos do período de monitoramento. O DPV_{ar} , em média, teve valores em torno de 1,7 kPa, com valores máximos encontrados acima de 4,8 kPa, verificados em torno das 13h até às 12h. A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) apresentou valores médios de $260 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, chegando a ter um valor máximo em torno de $882 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 3). Contudo, valores em torno de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foram obtidos no interior da casa de vegetação, nos meses de janeiro e fevereiro (dados não mostrados).

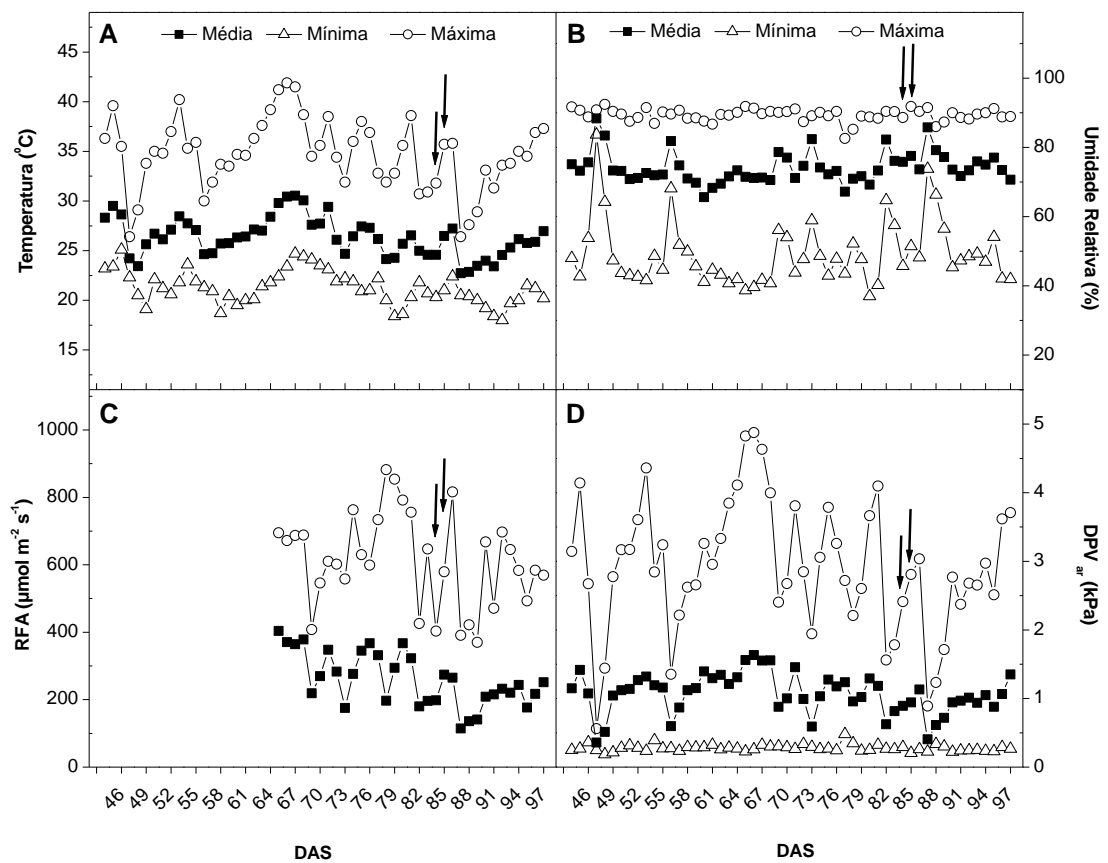


Figura 3 - Temperatura (A), umidade relativa (B), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (C) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV_{ar}) (D) médio, mínimo e máximo dentro da casa de vegetação. As setas indicam o período de avaliação das trocas gasosas.

3.3- Características avaliadas

Aos 56 DAS, foi escolhida a folha mais jovem de cada genótipo (a folha mais recentemente lançada e localizada no ápice da planta), e nesta folha, foram realizadas todas as medições durante o experimento. As avaliações iniciais relacionadas à ontogenia foliar (serão relatadas em detalhes a seguir, item 3.3.12.) foram iniciadas quando em ambos os genótipos esta folha mais jovem estava com 16 mm e as avaliações de crescimento foram iniciadas a partir do transplântio. Em ambas as avaliações foram feitas a cada dois dias um total de nove avaliações foram realizadas. As avaliações das demais características (trocas gasosas, emissão da fluorescência, densidade estomática) foram realizadas quando esta folha escolhida estabilizou o crescimento aos (83 DAS) (nesta época, esta folha escolhida e que foi estudada a ontogenia se encontrava nesta posição do dossel: 5ª/6ª folha contada a partir do ápice). Na época das avaliações das trocas gasosas, da emissão da fluorescência, densidade estomática, o comprimento da nervura central da folha (CNC) do genótipo Golden estava com 193 mm, e o CNC do 'Sunrise Solo' estava 266 mm.

3.3.1- Análise de crescimento

A altura da planta (AP) foi determinada a partir da região do coleto até a parte apical da planta, por meio de uma trena milimetrada. O diâmetro do caule (DC) foi determinado a cerca de cinco centímetros a partir da região do coleto, por um paquímetro digital Starret® modelo 2001. O número de folhas (NF) foi determinado pela contagem simples das folhas presentes nas plantas. O comprimento da nervura central das folhas (CNC) foi determinado com o auxílio de uma trena, da base da nervura junto ao pecíolo até o final da nervura do lóbulo foliar central. A partir dos dados de diâmetro e altura, foi efetuada a determinação da variável altura/diâmetro (H/D). A área foliar total da planta foi determinada semanalmente de acordo com a seguinte equação proposta por Posse et al. (2009):

$$AFT = [-89,6623 + (5,0328 \times NF) + (4,9998 \times NF \times CNC2) - (7,5120 \times CNC2)]^{1,2607} \times 10^{-4} \quad (Eq. 2)$$

Em que:

AFT= Área foliar total da planta de mamoeiro;

NF= Número de folhas da planta;

CNC2= Média do comprimento da nervura central de duas folhas completamente expandidas (maduras) a partir do ápice da planta.

3.3.2- Massa seca e as relações

Ao final do experimento (121 DAS), as raízes, caule, folhas e pecíolos foram colocados separadamente em sacos de papel devidamente identificados em estufa de circulação forçada de ar a 70°C por 72 horas. Utilizando uma balança analítica, foi determinada a massa seca de cada parte da planta, obtendo-se, assim, a massa seca das raízes (MS_R), a massa seca do caule (MS_C), a massa seca das folhas (MS_F) e a massa seca do pecíolo (MS_P). A massa seca total foi obtida pela soma de MS_R , MS_C , MS_P e MS_F . A partir destas variáveis, foi possível obter a relação entre a MS_R/MS_T , MS_C/MS_T , MS_P/MS_T e MS_F/MS_T .

3.3.3- Área foliar total e o índice de qualidade de Dickson (IQD)

No final do experimento (121 DAS), a área foliar foi obtida por meio do medidor de área foliar de bancada modelo LI-3100 (LI-COR, Lincoln, NE, USA).

O IQD (Dickson et al., 1960) é uma variável utilizada para avaliar a qualidade das plantas em função da matéria seca total (MS_T), da altura da planta (AP), do diâmetro do caule (DC), e da matéria seca da parte aérea (MS_{PA}) (massa seca do caule + massa seca do pecíolo + massa seca das folhas) e massa seca das raízes (MS_R). Este índice é obtido por meio da equação:

$$IQD = MS_{T(g)} / (AP_{(cm)} / DC_{(mm)}) + (MS_{PA(g)} / MS_{R(g)}) \quad (Eq. 3)$$

O IQD é considerado uma medida integrada e promissora de caracteres morfológicos e é utilizado como um bom indicador de qualidade de plantas, pois calcula distribuição de biomassa das partes da planta (Fonseca et al., 2002).

3.3.4- Trocas gasosas foliares

Taxa fotossintética líquida (A_{net}), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) em relação a radiação fotossinteticamente ativa (RFA).

Nos horários de 8:00, 12:00 e 16:00 h, as curvas de resposta à luz da taxa de fotossintética líquida atual (A_{net}), g_s e E foram determinadas quando o comprimento da nervura central da folha selecionada (5^a/6^a folha contada a partir do ápice) foi estabilizado (83 DAS). Para a obtenção desta curva de luz, o analisador de gás infravermelho-IRGA 6400 LI-COR (LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA) foi utilizado, como descrito em Shapiro et al. (2004), levando em consideração as precauções relatadas por Pons e Welschen (2002). Um controlador de injeção de CO₂ foi utilizado para manter uma concentração constante de CO₂ ([CO₂]) de 400ppm na câmara do IRGA, o qual tem uma área de análise de 6 cm² e é equipado com uma fonte de luz vermelho-azul (6400-02B) emitida por meio de *light emitting diodes* (LED's). Para a obtenção das curvas entre A_{net} , g_s e E foram utilizadas as seguintes intensidades de RFA (0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 70, 80, 90, 100, 200, 500, 800, 1200, 1500).

A partir das curvas de RFA obtidas (A versus RFA), foi determinada a irradiância de compensação (I_c) (intensidade da RFA em que o valor de $A=0$), o rendimento quântico incidente (Φ_i) (inclinação na parte linear da curva em intensidade de RFA 0 até 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a fotossíntese máxima (A_{max}) (valor máximo da taxa fotossintética líquida).

3.3.5- Respiração na luz e no escuro

A taxa de respiração no escuro foi determinada com o valor de A_{net} a 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de RFA. A taxa de respiração na luz foi estimada utilizando o método originalmente descrito por Kok (1948), como o intercepto do eixo y de uma regressão linear de primeira ordem ajustada para relações A_{net} versus RFA para as mensurações feitas entre 25-65 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de RFA.

Todos os dados de trocas gasosas foram corrigidos em função do aumento das concentrações de CO₂ intercelular (C_i) com a diminuição da irradiância, que

pode resultar em taxas reduzidas de fotorrespiração e aumento das taxas de carboxilação (Villar et al., 1994). A correção foi aplicada ajustando a respiração na luz por meio da interação e assim minimizar o intercepto do transporte de elétrons fotossintéticos (J) como uma função da irradiância (Kirschbaum e Farquhar, 1987). O parâmetro (J) foi calculado de acordo com Farquhar e von Caemmerer (1982):

$$J = \frac{[(4(A_{net} + R_{luz}))(C_i + 2\Gamma^*)]}{(C_i - \Gamma^*)} \quad (\text{Eq. 4})$$

Em que Γ^* representa o ponto de compensação de CO_2 , na ausência da respiração na luz (von Caemmerer e Farquhar, 1981). As taxas de oxigenação e carboxilação pela Rubisco (V_o e V_c , respectivamente) foram calculadas nas intensidades de 0 a $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, de acordo com Farquhar e von Caemmerer (1982):

$$V_c = \frac{1}{3} \left[\left(\frac{J}{4} \right) + 2(A_{net} + R_{luz}) \right] \quad \text{e} \quad (\text{Eq. 5})$$

$$V_o = \frac{2}{3} \left[\left(\frac{J}{4} \right) - (A_{net} + R_{luz}) \right] \quad (\text{Eq. 6})$$

Os efeitos da variação atmosférica $[\text{O}_2]$ ou $[\text{CO}_2]$ sobre a oxigenação (V_o) e carboxilação (V_c) em cada intensidade de luz utilizada foram calculados igualmente de acordo com Farquhar e von Caemmerer (1982):

$$V_c = \frac{[\text{CO}_2]V_{cmax}}{[\text{CO}_2] + K_c \left(1 + \frac{[\text{O}_2]}{K_o} \right)} \quad \text{e} \quad (\text{Eq. 7})$$

$$V_o = \frac{[\text{O}_2]V_{omax}}{[\text{O}_2] + K_o \left(1 + \frac{[\text{CO}_2]}{K_c} \right)} \quad (\text{Eq. 8})$$

Nas equações 7 e 8 foram utilizadas as constantes cinéticas da Rubisco (K_c , k_o e V_{omax} / V_{cmax}) previamente determinadas por Bernacchi et al. (2002), e calculada como V_{cmax} :

$$V_{cmax} = \frac{A_{net} - R_{luz}}{\frac{[\text{CO}_2] - \Gamma^*}{[\text{CO}_2] + K_c \left(1 + \frac{[\text{O}_2]}{K_c} \right)}} \quad (\text{Eq. 9})$$

Γ^* (o ponto de compensação de CO₂, na ausência de respiração na luz), depende do fator de especificidade da Rubisco, e a pressão parcial de O₂ foi calculada de acordo com von Caemmerer e Farquhar (1981):

$$\Gamma^* = \frac{0.5V_{o\max}K_c[O_2]}{V_{c\max}K_o} \quad (\text{Eq. 10})$$

Para os cálculos descritos acima, foi utilizado o valor para especificidade da Rubisco descrito por Cousins et al. (2010), a concentração de O₂ ambiente e a resposta em função da temperatura descritos por Brooks e Farquhar (1985) para calcular o Γ^* . Todas as taxas de V_o e V_c foram calculadas em concentração de CO₂ ambiente e RFA em cada intensidade de luz utilizada.

A intensidade de inibição da respiração pela luz foi determinada pela razão R_{luz}/R_{escuro} (R_L/R_E). Durante as avaliações das trocas gasosas, as variáveis microclimáticas no interior da câmara do IRGA foram 28°C para a temperatura do bloco; 300 mol s⁻² para o fluxo; 30% para a umidade relativa e 400 µL L⁻¹ para a concentração de CO₂.

3.3.6- Balanço de carbono

O balanço de carbono foliar (BCF) foi estimado por meio da equação

$$BCF = \frac{A_{net}}{(R_{escuro} + R_{Luz})} \quad (\text{Eq. 11})$$

3.3.7- Determinação do índice de cor verde das folhas (Índice SPAD)

O índice de cor verde das folhas foi avaliado por meio do medidor portátil de clorofila modelo SPAD-502 "Soil Plant Analyser Development" (Minolta, Japão), e foi determinado em dois momentos. Um primeiro momento foi nos mesmos dias e horários das avaliações da ontogenia foliar (item 3.3.11) (a cada dois dias e foram feitas nove avaliações) e o segundo foi durante as avaliações das trocas gasosas (item 3.3.4) (83 DAT) (avaliação pontual). Para tanto, a média de três leituras por

folha foi utilizada e foram avaliadas nove plantas para ontogenia foliar e quatro plantas para as trocas gasosas de cada genótipo.

3.3.8- Eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) (A/g_s), eficiência do uso da água (EUA) (A/E) e Eficiência do uso de nitrogênio (EUN) (A_{1200}/N_T)

A EIUA (A/g_s) e a EUA (A/E) foram obtidas a partir das relações entre a taxa fotossintética líquida (A) e a condutância estomática (g_s) e a transpiração (E), respectivamente. Estas variáveis foram obtidas por meio da inclinação da curva A versus g_s (EIUA) e A versus E (EUA). Para a obtenção destas variáveis, foram utilizados os valores de A , g_s e E nas intensidades luminosas de 200, 500, 800, 1200 e 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

A partir dos dados de trocas gasosas, foi estimada a eficiência do uso de nitrogênio (EUN, $\mu\text{mol g}_N^{-1} \text{s}^{-1}$), calculada pela razão entre a taxa fotossintética (A_{1200} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a concentração de N_{total} (N_T , $\text{g}_N \text{m}^{-2}$).

3.3.9- Pigmentos fotossintéticos, determinação do nitrogênio total e densidade estomática

No final do experimento (121 DAS) e na mesma folha em que se avaliou a ontogenia foliar e as trocas gasosas, a concentração dos pigmentos fotossintéticos foram determinados. Nestas folhas, foram retirados cinco discos foliares de cada folha, e cada disco apresentou uma área de 28 mm^2 , totalizando 140 mm^2 de área amostrada. Os cinco discos foram colocados em tubos de ensaio protegidos com papel alumínio, contendo 5 mL de dimetilsulfóxido (DMSO) e mantidos por 30 minutos no escuro (Hiscox e Israelstam, 1979). Após a extração dos pigmentos fotossintéticos por meio do DMSO foi retirada uma alíquota de 3 mL de cada tubo e, neste volume do extrato, foram realizadas as leituras no espectrofotômetro (700Plus Femto, São Paulo, Brasil) em comprimento de onda de 649 e 665 nm. A partir destas leituras e da metodologia proposta por Wellburn (1994), foram determinados os teores de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), clorofilas totais (CT) e carotenoides (CR). A partir destas variáveis, foi possível obter a relação entre a: Chl a /Chl b e CT/Car.

Após a determinação dos teores de pigmentos fotossintéticos, a folha foi acondicionada em sacola de papel, levada à estufa de ventilação forçada de ar a 70°C por 72 horas, posteriormente pesada, macerada e armazenada em frascos fechados. A partir do material moído, foi feita uma solubilização sulfúrica e, em seguida, determinado o teor de N total na matéria seca da folha por meio do método semi-micro Kjeldahl (Malavolta et al., 1997).

A avaliação da densidade estomática foi aos 121 DAS, e foi realizada por meio da retirada da epiderme abaxial da folha como descrita por Lima da Silva e Doazan (1995). A retirada da epiderme foi realizada com o uso de esmalte tipo base para unhas. A base foi aplicada sobre área de três cm², e no terço médio das mesmas folhas (5^a/6^a folha contada a partir do ápice) utilizadas para determinação das trocas gasosas. Após seco, o esmalte foi retirado com auxílio de uma fita adesiva. A fita contendo a base com a impressão dos estômatos foi posta sobre lâminas para a observação no microscópio óptico (Zeiss, German) (aumento 40x). A partir da imagem observada em microscópio, foi realizada a contagem de estômatos por área amostrada das folhas.

3.3.10- Emissão da fluorescência da clorofila

A fluorescência emitida pela clorofila *a* foi determinada em dois momentos: nos mesmos dias e horários das avaliações da ontogenia foliar (a cada dois dias e foram feitas nove avaliações) e pontualmente durante as avaliações das trocas gasosas (83 DAS) (as trocas gasosas foram relatadas com detalhes no item 3.3.4), com o auxílio do fluorímetro não modulado modelo *Pocket Pea (Plant Efficiency Analyser*, Hansatech, Inglaterra) e, subsequentemente, os dados foram processados de acordo com o JIP_{test} (os detalhes do uso do JIP_{test} serão relatados no parágrafo seguinte). Para tanto, antes das avaliações da emissão da fluorescência, a parte da folha amostrada foi adaptada ao escuro por 30 minutos, com auxílio de pinças especiais (*leafclips*) (Hansatech). Essa adaptação ao escuro foi feita para que os centros de reações estivessem completamente na condição de abertos com perda mínima de calor (Strasser et al., 2000).

O JIP_{test} (Strasser e Tsimilli-Michael, 2001; Strasser et al., 1995, 2004; Force et al., 2003; Ripley et al., 2004; Strauss et al., 2006; Bussotti et al., 2010; Stirbet e Govindjee, 2011; Silvestre et al., 2014) foi utilizado a partir dos dados da

cinética rápida da emissão da fluorescência pelo fotossistema II (PSII) em função do tempo, por meio do *software BioLyzer®* (*Fluoromatics Lab, Media Soft, www.fluoromatics.com, Switzerland*). Para tanto, a fluorescência emitida foi registrada e armazenada no tempo de 50 μ s (F_0), 300 μ s (F_{300}) [requerida para cálculo da inclinação inicial da fluorescência variável relativa (V) cinética M_0 (observada a taxa de redução da quinona a (Q_A) ($M_0=(F_{300}-F_0)/(F_m-F_0)/0.25ms$)], 2ms (F_J)(J-step) e 30ms (F_I)(I-step). A fluorescência máxima (F_m) também foi registrada e armazenada. A partir do *software BioLyzer®*, foram calculadas as variáveis:

1) os fluxos de energia específicos (por centro de reação, RC):

a) *absorção*:

($ABS/RC = [M_0 ((F_J - F_0)/(F_m - F_0))]/(F_v/F_m)$), o qual é o tamanho aparente do sistema da antena do PSII ativo;

b) *captura*:

($TR_o/RC = [1 - (F_o/F_m)]$): refere-se à capacidade de reduzir Q_A por unidade de centros de reação ativos;

c) *transporte de elétrons*:

($ET_o/RC = [TR_o/RC] - M_0$): refere-se à capacidade do elétron após ter reduzido Q_A entrar na cadeia de transporte de elétrons, por unidade de centro de reação ativos;

d) *dissipação*:

($DI_o/RC = [ABS/RC] - [TR_o/RC]$), refletindo a dissipação de energia do sistema de antena que não é usado na redução de Q_A por unidade de centro de reação ativo.

2) as proporções de fluxo ou rendimentos

e) *eficiência*:

($ET_o/TR_o = 1 - [(F_J - F_0)/(F_m - F_0)]$): probabilidade com a qual um elétron que reduziu Q_A ser transferido de Q_A para Q_B ;

f) *rendimento quântico do fluxo de transporte de elétrons de Q_A para Q_B* :

($ET_o/ABS = [(1 - F_o / F_m) \times ET_o/TR_o]$) eficiência com que um fóton absorvido resulta no transporte de elétrons para além da quinona A reduzida (Q_{A^-});

g) *rendimento quântico máximo do PSII*:

($TR/ABS = F_v/F_m$).

3) fluxos de energia fenomenológica por seção transversal excitada (ou densidade) (CS):

h) *absorção*:

$$(ABS/CS_o = F_o);$$

i) *captura da energia*:

$$(TR_o/CS_o = [F_v/F_m] \times [ABS/CS_o]);$$

j) *transporte de elétrons*:

$$(ET_o/CS_o = [F_v/F_m] \times [ET_o/TR_o] \times [ABS/CS_o]).$$

Além disso,

l) *o número de centros de reação ativos por seção transversal*:

$$(RC/CS_o = [F_v/F_m \times \{[(F_j - F_o) / (F_m - F_o)] / M_o\} \times F_o]),$$

m) *quantidade de Q_A*:

Refere-se à área complementar acima da curva da fluorescência.

Por meio do JIP_{test}, foi possível calcular o “*Performance Index*” (PI). Esta variável é multiparamétrica e é formada por três componentes relacionados à eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII). Um componente relacionado com a absorção do fóton (RC/ABS), um outro componente relacionado à eficiência na captura do fóton pelos centros de reação (F_v/F_o) e o componente relacionado com a eficiência no transporte de elétrons (ET/TR-ET).

PI = absorção x captura x transporte de elétrons

$$PI = (RC/ABS) \times (F_v/F_o) \times (ET/TR-ET) \quad (Eq. 12)$$

$$PI = 1 - (F_o/F_m)/(M_o/V_J) \times (F_m - F_o)/F_o \times (1 - V_J)/V_J \quad (Eq. 13)$$

Em que:

F_o é a fluorescência em 50 μs;

F_J é a fluorescência no tempo J (2ms);

F_m representa a fluorescência máxima;

V_J fluorescência variável relativa no tempo 2 ms:

$$V_J = (F_J - F_o)/(F_m - F_o); \quad (Eq. 14)$$

M_0 representa a inclinação inicial da curva relacionada com a cinética da fluorescência e pode ser derivada da equação:

$$M_0 = 4 \times (F_{300\mu s}) / (F_m - F_0); \quad (\text{Eq. 15})$$

F_{300} é a fluorescência no tempo 300 μs .

3.3.11- Ontogenia foliar

Para as avaliações relativas à ontogenia foliar, foi escolhida a folha mais jovem de cada genótipo (a folha mais recentemente lançada).

As medições das variáveis de crescimento, emissão da fluorescência, e índice de cor verde, relacionadas à ontogenia foliar iniciaram -se usando a folha que estava bem jovem e com 16 mm de CNC, como foi supracitado no item 3.3.1. Nestas folhas, foram avaliados a eficiência fotoquímica (a intensidade de verde, a relação F_v/F_M e o índice PI) e o crescimento da folha (CNC). As avaliações foram feitas a cada dois dias e foram efetuadas nove avaliações.

Na avaliação de crescimento, o CNC foi estimado com o auxílio de uma fita métrica. Na avaliação da eficiência fotoquímica, foi utilizado fluorímetro não modulado modelo *Pocket PEA (Plant Efficiency Analyser, Hansatech, Inglaterra)* como foi relatado no item 3.3.10. A intensidade de verde foi avaliada por meio do medidor portátil de clorofila [SPAD-502 (Minolta, Japão)], assim como foi relatado no item 3.3.7.

3.4- Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi em delineamento inteiramente casualizado, sendo dois genótipos. Para as avaliações relacionadas à ontogenia foliar, foram utilizadas nove repetições, totalizando 18 unidades experimentais. Para as avaliações de trocas gasosas, foram utilizadas quatro repetições, totalizando oito unidades experimentais. Os dados foram submetidos à análise de testes de variância e as comparações parciais das médias foram feitas com o teste Tukey HSD com 5% de probabilidade. A análise estatística foi feita com o *software ASSISTAT 7.0 BETA*.

4. RESULTADO

4.1. Crescimento da planta

Durante o período experimental, os valores das variáveis DC, AP e o CNC foram sempre maiores no genótipo SS, com destaque para variável DC, em que a diferença em relação ao genótipo G foi incrementando com o tempo (Figura 4). Esta diferença no DC se iniciou com 4 mm no início do experimento e no final do experimento aos 54 dias após o transplântio (DAT) a diferença em DC entre o genótipo SS e o G foi em torno de 8 mm. Entre os genótipos estudados, e com relação à taxa de incremento relacionada ao DC, o genótipo G foi inferior 14,5% em relação ao SS (Figura 4A).

Em relação à variável AP, observa-se que ambos os genótipos estudados apresentaram uma taxa de incremento semelhante, e de aproximadamente 0,02 m dia⁻¹ (Figura 4B). Em relação à NF, ambos os genótipos apresentaram uma taxa de lançamento de folhas na ordem de 0,35 folhas por dia (\cong 3 a 4 folhas a cada 10 dias) (Figura 4C). Para a variável CNC, foi observado que não houve diferença entre o SS e G até o dia 06/04 (13 DAT). Após esse período, ou seja, aos 18 DAT, o valor da variável CNC do SS foi maior quando comparado como o genótipo G. Para o G, o valor dessa variável CNC foi 29,87% inferior ao genótipo SS (Figura 4D). De maneira geral, até o final do experimento, e em todas as variáveis de crescimento estudadas (mesmo quando não foram observadas diferenças significativas), o genótipo G apresentou valores inferiores ao SS (Figura 4).

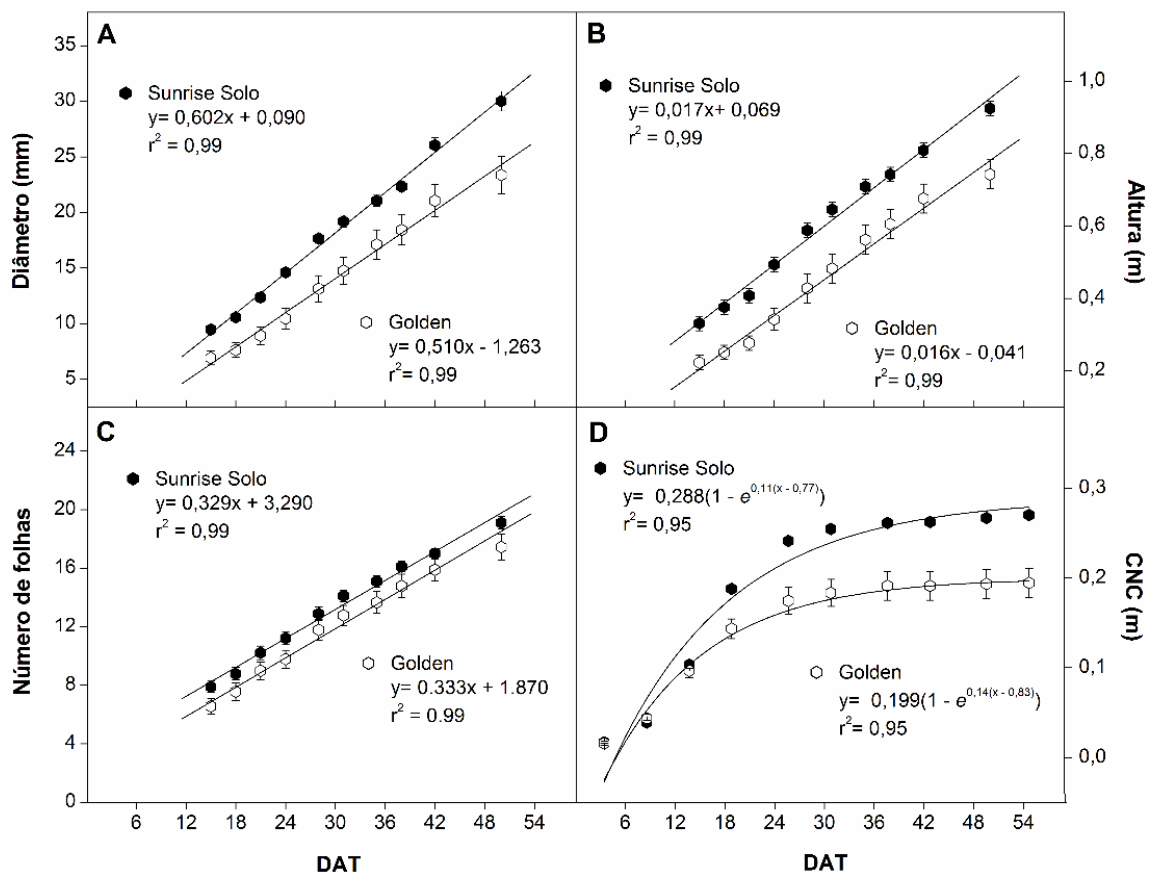


Figura 4 - Diâmetro (A), altura (B), número de folhas (C) e o comprimento da nervura central (D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de nove repetições. O desvio padrão da inclinação das retas foi utilizado para a comparação, mostra que não houve diferença estatística entre os genótipos. As barras representam o erro padrão.

A variável altura/diâmetro (AP/D) foi significativamente igual entre os genótipos estudados (Figura 5), e os valores variaram entre 31 e 35.

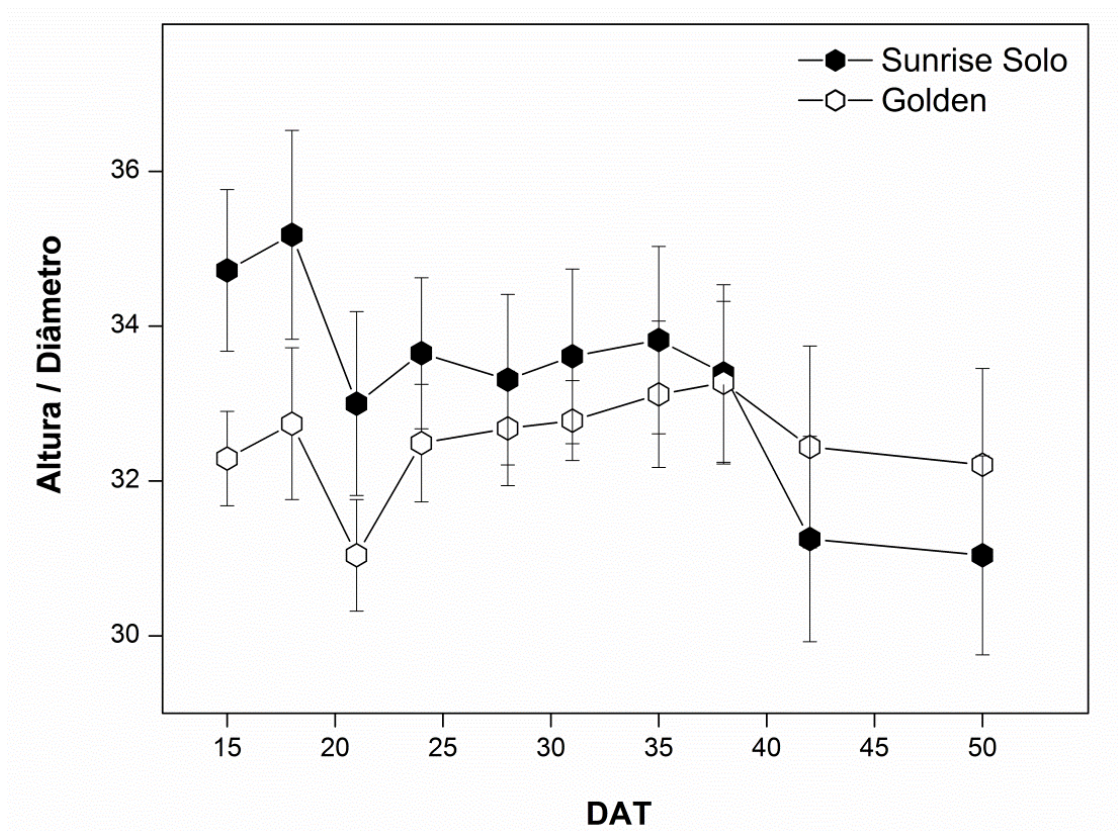


Figura 5 – Relação altura/diâmetro de dois genótipos e *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de nove repetições. O desvio padrão da inclinação das retas foi utilizado para a comparação, mostra que não houve diferença estatística entre os genótipos. As barras representam o erro padrão.

O genótipo G apresentou uma menor taxa de incremento no valor desta variável AFT ($0,024 \text{ m}^2 \text{ dia}^{-1}$) (38,46% inferior) em relação ao SS ($0,039 \text{ m}^2 \text{ dia}^{-1}$) (Figura 6). Em relação ao G, a diferença desta variável entre a AFT do SS foi aumentando em função do tempo de permanência da planta no pote.

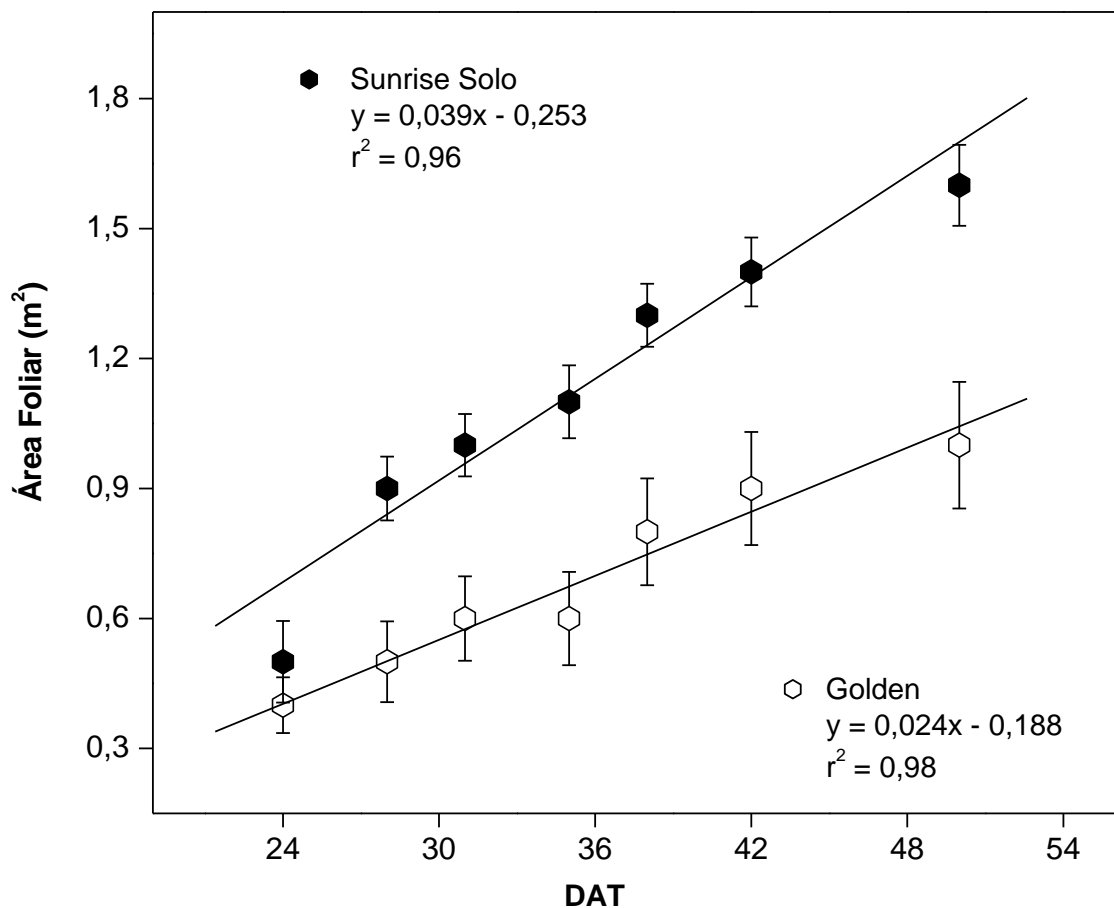


Figura 6 - Área foliar total da planta (AFT) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden), segundo modelo matemático proposto por Posse et al. (2009). Cada símbolo representa a média de nove repetições. O desvio padrão da inclinação das retas foi utilizado para a comparação, mostra que não houve diferença estatística entre os genótipos. As barras representam o erro padrão.

Em relação à massa seca das plantas, foram observadas diferenças significativas ($P < 0,05$) entre os genótipos para massa seca de raízes (MS_R), massa seca das folhas (MS_F), massa seca do pecíolo (MS_P) e massa seca do caule (MS_C), como observado na Figura 7B. Os menores valores foram observados para o genótipo G. Este genótipo, quando comparado ao SS, apresentou uma redução de 66% para MS_R , 46,5% para MS_F , 53% para MS_P e 51,5% para MS_C , respectivamente. A massa seca total (MS_T) obtida no G foi aproximadamente 52% inferior ao do SS.

Com relação à partição de massa seca (%), a parte mais incrementada em fotoassimilados nos genótipos foi a folha (43,8% no G e 39% no SS). Entretanto, o genótipo G alocou menor quantidade de fotoassimilados para a raiz. Este órgão recebeu apenas 9% dos fotoassimilados, o que representa uma redução de aproximadamente 33% comparada ao SS (Figura 7A). A relação entre a MS_R/MS_{PA} foi significativamente diferente entre os genótipos (Figura 7C). Nesta variável, o G foi 33,3% inferior ao SS, diferente da MS_{PA} , em que o G foi quase 50% inferior (Figura 7D).

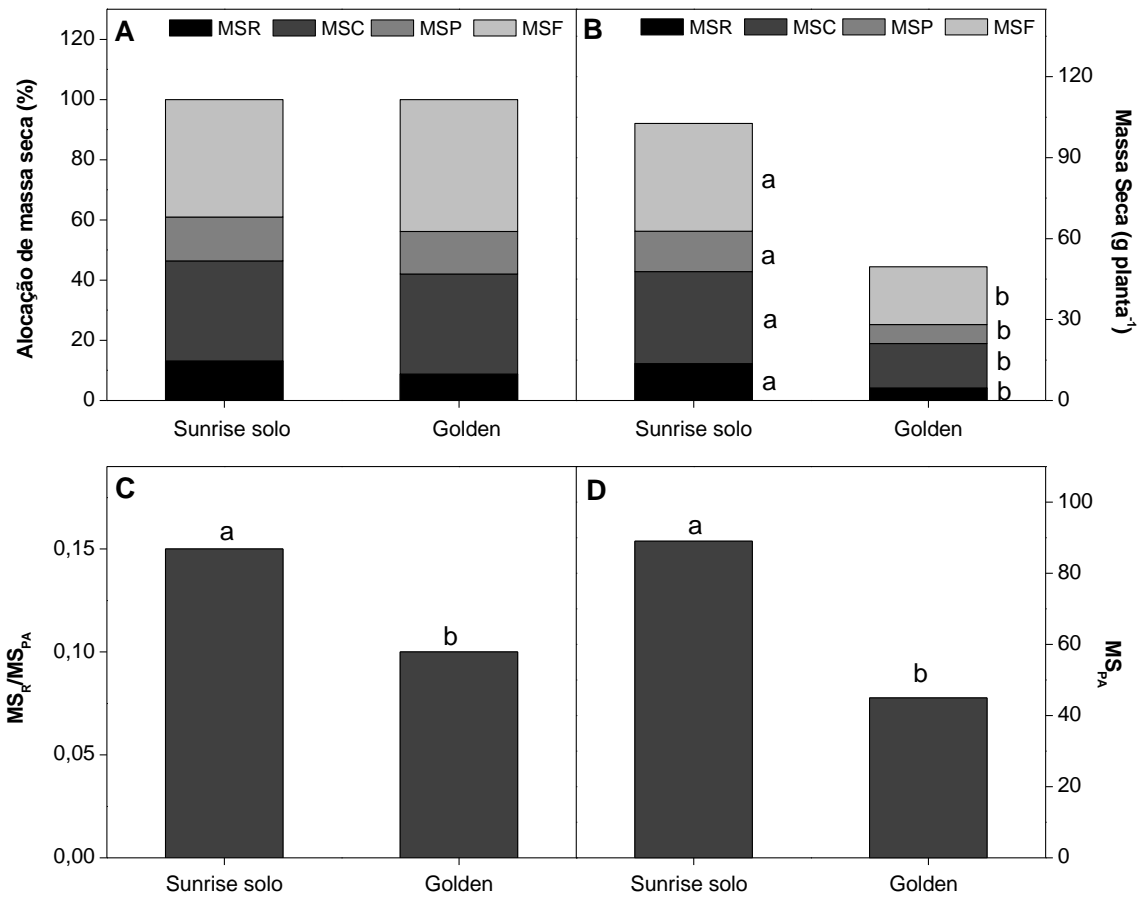


Figura 7 - Alocação da massa seca da parte aérea, do caule, pecíolo e da raiz (%) (A), massa seca das folhas, do caule, pecíolo e da raiz (g planta⁻¹) (B), relação entre a massa seca das raízes/massa seca da parte aérea (MS_R/MS_{PA}) (C) e massa seca da parte aérea (MS_{PA}) (D) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) cultivados em casa de vegetação. Cada coluna representa uma média de quatro repetições. Médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade.

O genótipo G apresentou o menor IQD (redução de 36,5%) comparado ao SS (Figura 8A), e foi observado que a biomassa seca total (MS_T) produzida foi também muito menor no genótipo G (figura 7B). A área foliar total (AFT), obtida no final do experimento do G, foi significativamente reduzida em 49,5% comparado ao SS (Figura 8B). Desta maneira, foi verificado que a porcentagem de redução nos valores da MS_T foi semelhante à porcentagem de redução da variável AFT.

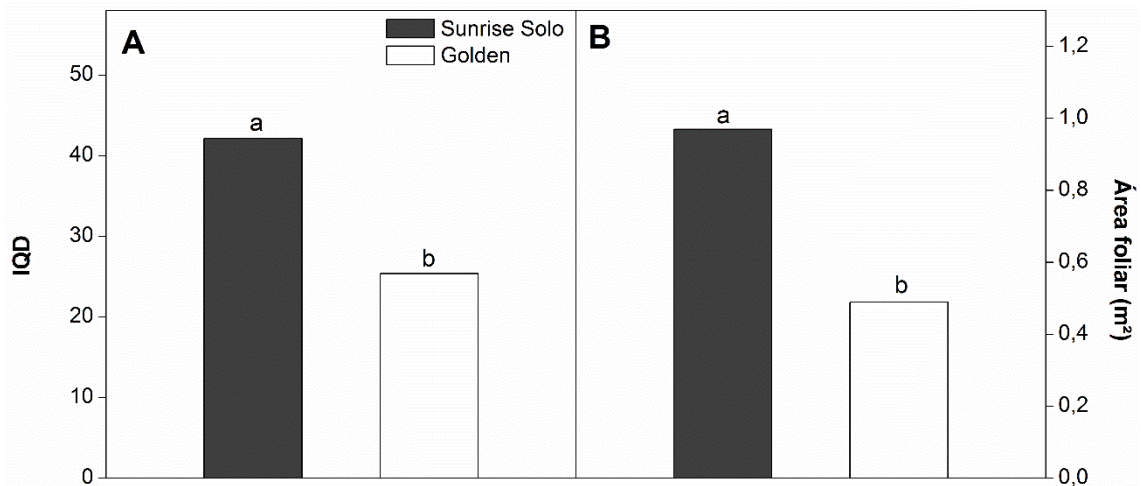


Figura 8 – Índice de qualidade de Dickson (IQD) (A) e área foliar (B) de dois genótipos *Carica papaya* L. (*Sunrise Solo* e *Golden*), cultivados em casa de vegetação. Cada coluna representa uma média de quatro repetições. As médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade.

4.2. Trocas gasosas foliares

Com relação à curva de luz (A versus RFA), o SS teve uma maior taxa de saturação ($A_{max} = \cong 17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) significativa no horário de 12:00 h (Figura 8B), a uma intensidade de luz máxima de $1500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, quando comparado com o genótipo G ($\cong 14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 30% inferior), o que não foi observado nos horários de 08:00 e 16:00 h (Figura 9). No horário de 8:00 h, O SS teve o valor de fotoss\u00edntese m\u00e1xima (A_{max}) de $\cong 19 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto o G foi 17,25% inferior a este valor ($\cong 18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 9A), mas sem diferen\u00e7as significativas. Em todos os hor\u00e1rios, e para o gen\u00f3tipo SS, a irradi\u00e2ncia

de compensação (I_c) ficou em torno de $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figuras 9A, 9B e 9C). Contudo, o genótipo G variou de 13 nos horários de 8:00 e 16:00 h, e $17 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ às 12:00 h. Para o SS, o rendimento quântico incidente (Φ_i) foi de 0,025 (às 16:00 h), 0,037 (12:00 h) e 0,041 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\acute{o}tons}^{-1}$ (08:00 h). O genótipo G teve 0,025, 0,026 e 0,032 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\acute{o}tons}^{-1}$ para os horários de 16:00, 12:00 e 08:00 h, respectivamente (Figuras 9A, 9B e 9C).

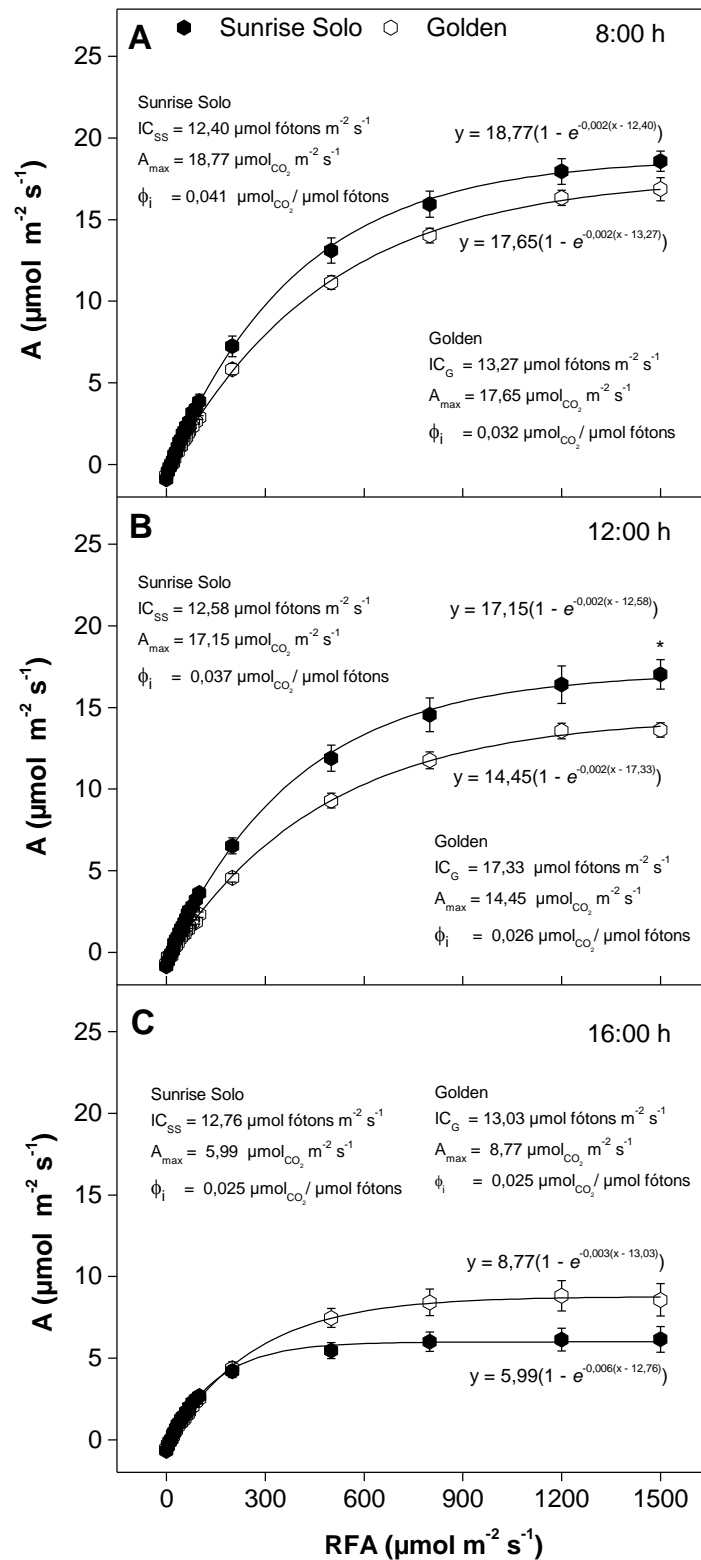


Figura 9 - Taxa fotossint\u00e9tica l\u00edquida (A) versus radia\u00e7\u00e3o fotossinteticamente ativa (RFA) de dois gen\u00f3tipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden). Cada ponto representa a m\u00e9dia de quatro repeti\u00e7\u00f5es. O s\u00edmbolo * indica que houve diferen\u00e7a significativa entre os gen\u00f3tipos ao teste tukey 5%. O teste foi aplicado para os pontos de luz de 1500, 1200, 800, 500 e 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. IC =irradi\u00e2ncia de compensa\u00e7\u00e3o, A_{max} =taxa fotossint\u00e9tica l\u00edquida m\u00e1xima e Φ_i = rendimento qu\u00e2ntico incidente.

Com relação à curva g_s versus RFA, e na avaliação realizada às 8:00 h, o G teve maiores taxas significativas de g_s em todos os pontos de luz avaliados (Figura 10A). Na avaliação de 12:00 h, e em resposta ao incremento da RFA, observa-se que os genótipos tiveram valores de g_s similares (Figura 10B). A mesma resposta não significativa foi verificada às 16:00 h (Figura 10C), com valores bem reduzidos quando comparados aos obtidos às 08:00 e às 12:00 h. Entre os horários estudados, os maiores valores foram verificados às 08:00 h.

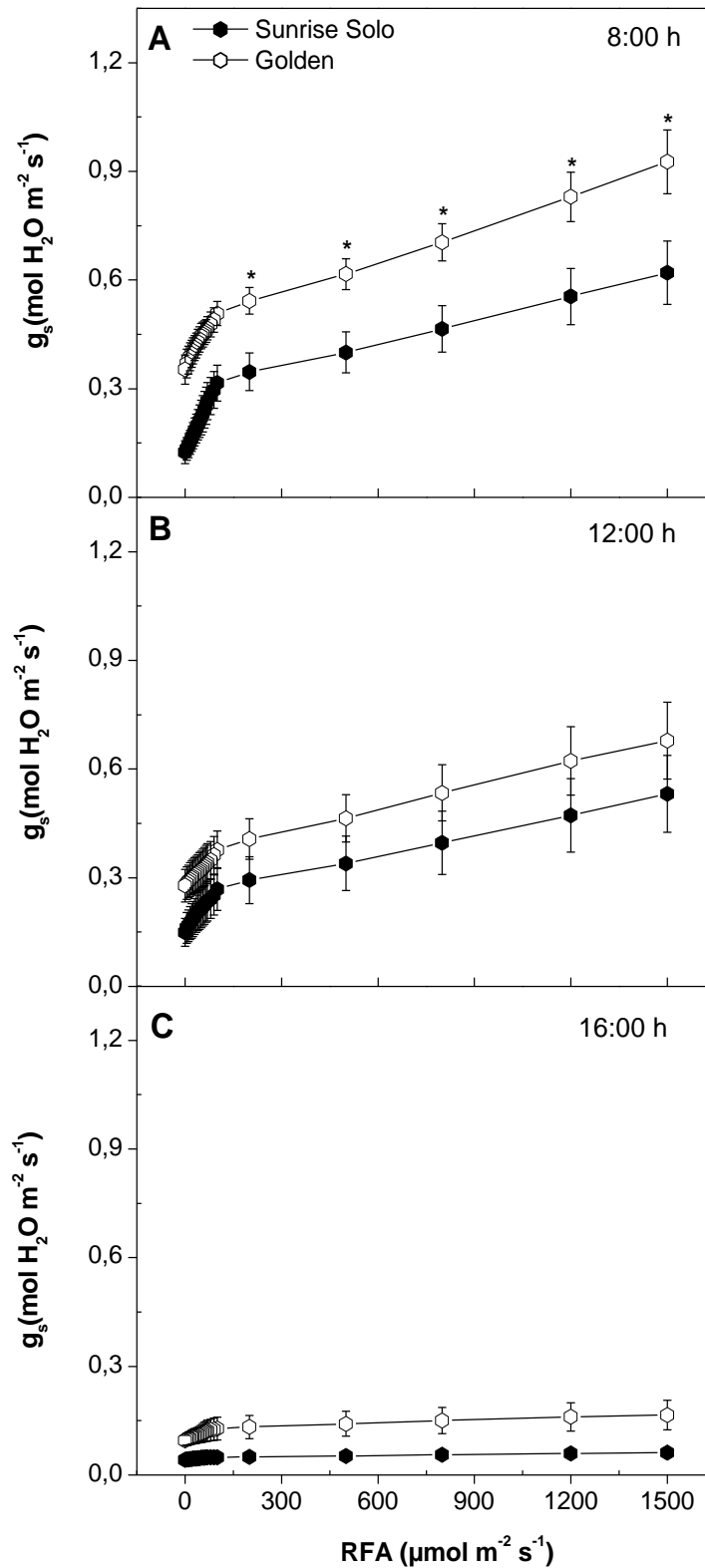


Figura 10 – Condutância estomática (g_s) versus radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden). Cada ponto representa a média de quatro repetições. O símbolo * indica que houve diferença significativa entre os genótipos ao teste Tukey 5%. O teste foi aplicado apenas para os respectivos pontos de luz (1500, 1200, 800, 500 e 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA).

A transpiração (E) teve resposta similar a g_s , e no horário de 08:00 h, o genótipo G teve maiores taxas significativas de E em todos os valores da RFA. Nesta avaliação realizada às 8:00 h, este genótipo G teve diferenças significativas em todos os pontos de luz estudados (Figura 11A). Às 08:00 h, o G foi superior estatisticamente 16% ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA), 17% ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA), 19% ($800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA), 21% ($500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA) e 23% ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA).

Na avaliação de 12:00 h, os valores de E foram semelhantes entre os genótipos estudados (Figura 11B). Houve redução nos valores de E às 16:00 h, com reduções em mais de 50% comparados aos valores obtidos às 08:00 e 12:00 h (Figura 11C).

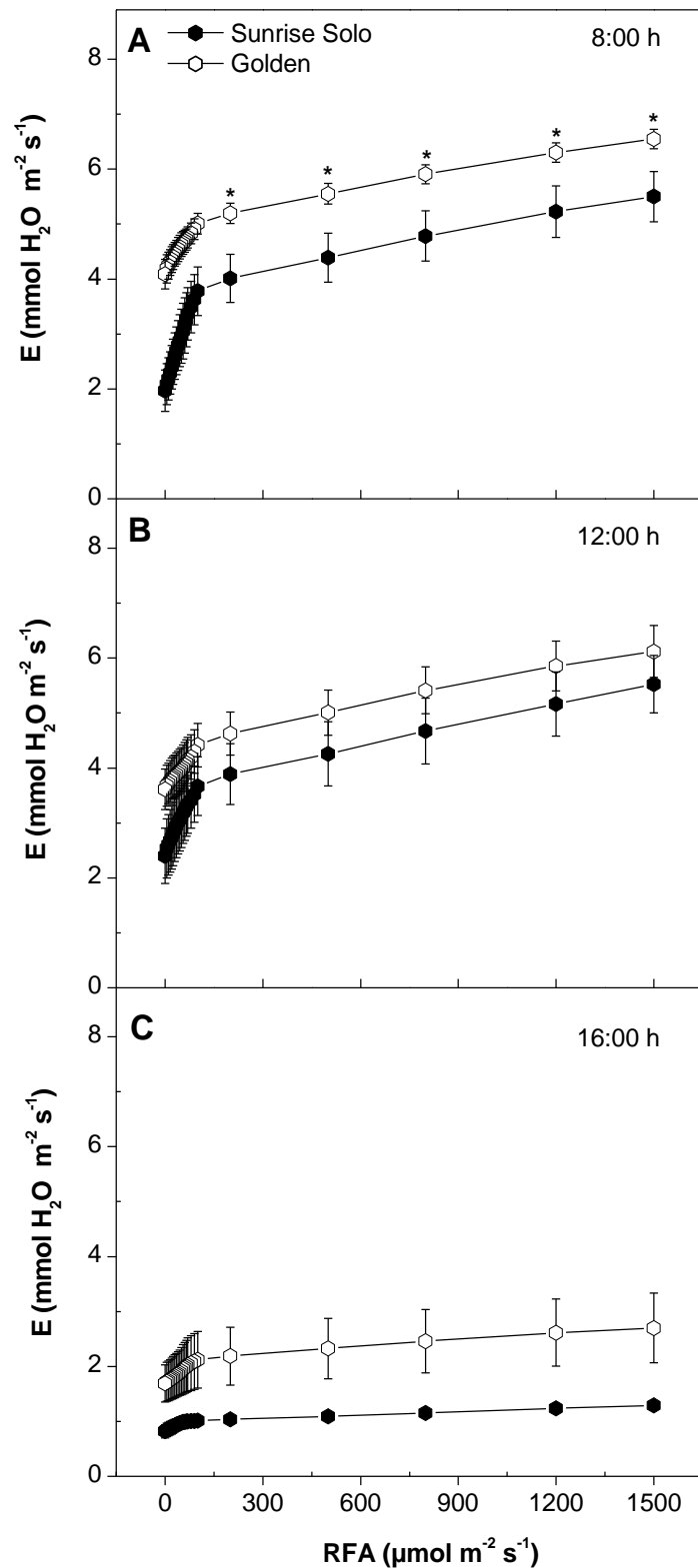


Figura 11 – Transpiração (E) versus radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden). Cada ponto representa a média de quatro repetições. O símbolo * indica que houve diferença significativa entre os genótipos ao teste Tukey 5%. O teste foi aplicado apenas para os respectivos pontos de luz (1500, 1200, 800, 500 e 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA).

A velocidade de carboxilação da Rubisco (V_c) diferiu estatisticamente entre os genótipos G e SS apenas no horário de 08:00 e 12:00 h, e nos pontos de luz de 200 a 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA (08:00 h) e 200 a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (12:00) (Figura 12B). No horário de 08:00h, a redução em G foi de aproximadamente 14, 17 e 21% inferior estatisticamente comparado ao SS nos respectivos pontos de luz. No horário de 12:00, observa-se uma diferença maior entre os genótipos, em que o G teve valores de V_c inferiores aos SS nos pontos de 1500, 1200, 800, 500 e 200 de RFA. Essas diferenças foram 21,5; 19; 21; 23,5 e 30% respectivamente (Figura 12B). No horário de 16:00, e para esta variável, não houve diferenças estatísticas entre os genótipos estudados (Figura 12C).

A velocidade de oxigenação da Rubisco (V_o) (fotorespiração) às 08:00 h e às 12:00 h diferiu entre os genótipos G e SS nos pontos da curva de luz de 200 a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nos respectivos pontos de luz, o G foi inferior estatisticamente 18,5 e 30% (8h e 12h), 19 e 29%, 23 e 32%, 25,5 e 34%, 26 e 37% (Figura 12D e 12E). No horário de 16:00 h, não houve diferença estatística entre os genótipos (Figura 12F). Verifica-se o incremento no valor das variáveis V_c e V_o com o aumento da RFA (12A a 12F).

A relação entre $V_c:V_o$ foi significativamente maior no G em relação às SS em alguns pontos da curva de luz, tanto às 8:00 h, quanto às 16:00 h (Figura 12G e 12I). No horário de 08:00 h e 16:00 h, os pontos da RFA que tiveram diferenças estatísticas foram 200 a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O G foi superior 8,5 e 25,5% (8:00h e 16:00 h a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 9 e 26 (8:00 h e 16:00 h a 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 10 e 28% (8:00 h e 16:00 h a 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 10 e 24% (8:00 h e 16:00 h a 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e 6,5 e 24% (8:00 h e 16:00 h a 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 12G e 12I). Esta variável $V_c:V_o$ foi reduzida com o incremento na quantidade de luz aplicada sobre a folha dos dois genótipos estudados. No genótipo SS, esta redução foi mais acentuada às 16:00 h (Figura 12I).

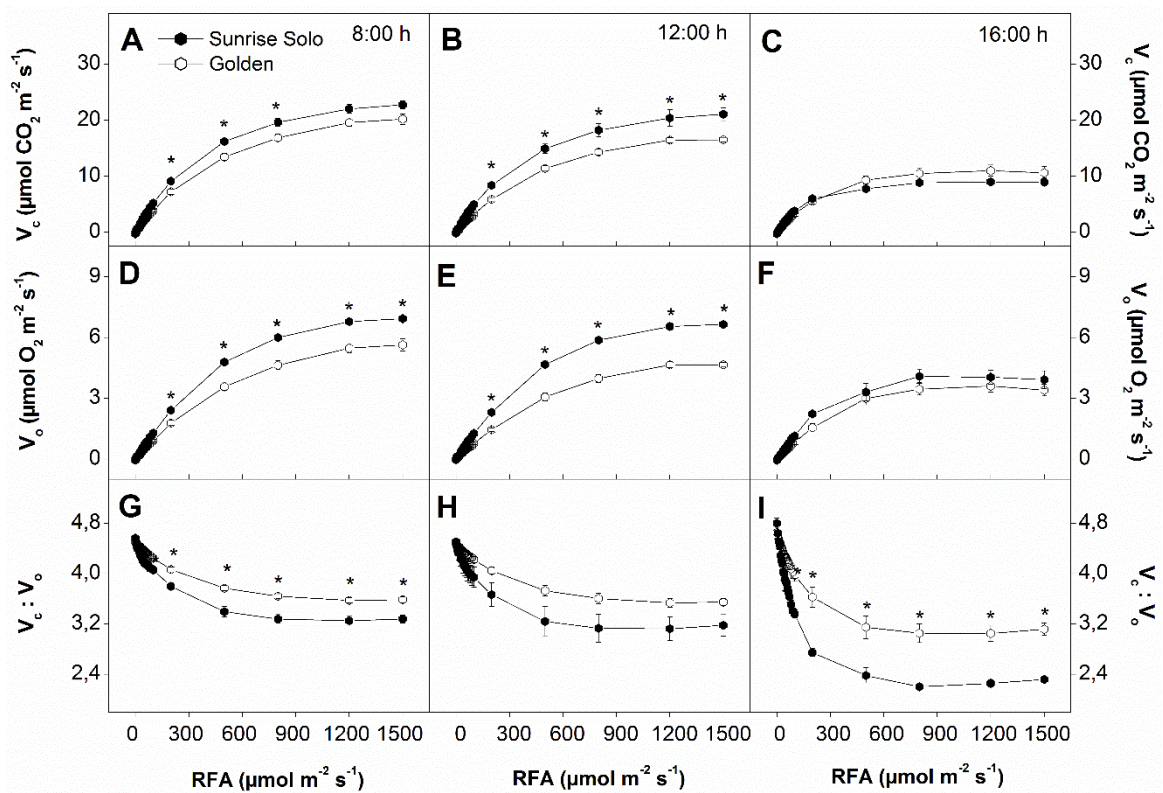


Figura 12 – Velocidade de carboxilação da Rubisco (V_c) às 8:00 h (A) 12:00 h (B) e 16:00 h (C); velocidade de oxigenação da Rubisco (V_o) às 8:00 h (D) às 12:00 h (E) e 16:00 h (F) e a relação entre as velocidades de carboxilação e oxigenação ($V_c:V_o$) às 8:00 h (G), 12:00 h (H) e 16:00 h (I) versus radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden). Cada ponto representa a média de quatro repetições. Os asteriscos representam diferenças significativas a Tukey 5%. O teste foi aplicado apenas para os respectivos pontos de luz (1500, 1200, 800, 500 e 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ RFA).

Com relação à respiração na luz (R_{luz}) e a respiração no escuro (R_{escuro}), não foram observadas diferenças significativas entre os dois genótipos SS e G. Os valores variaram entre 0,4 a próximo de $1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 13).

A relação entre R_{luz} e R_{escuro} mostra a intensidade com que a luz inibe a respiração (Figura 14). Os valores mais elevados desta variável mostram que R_{luz} tende a ser igual a R_{escuro} , o que evidencia menor inibição da luz sobre a respiração. Não foram observados efeitos significativos nos dois genótipos estudados. Em média, a porcentagem de inibição da luz sobre a respiração variou de 5% às 12:00 h no genótipo G, e às 08:00 h, foi cerca de 44% no genótipo SS.

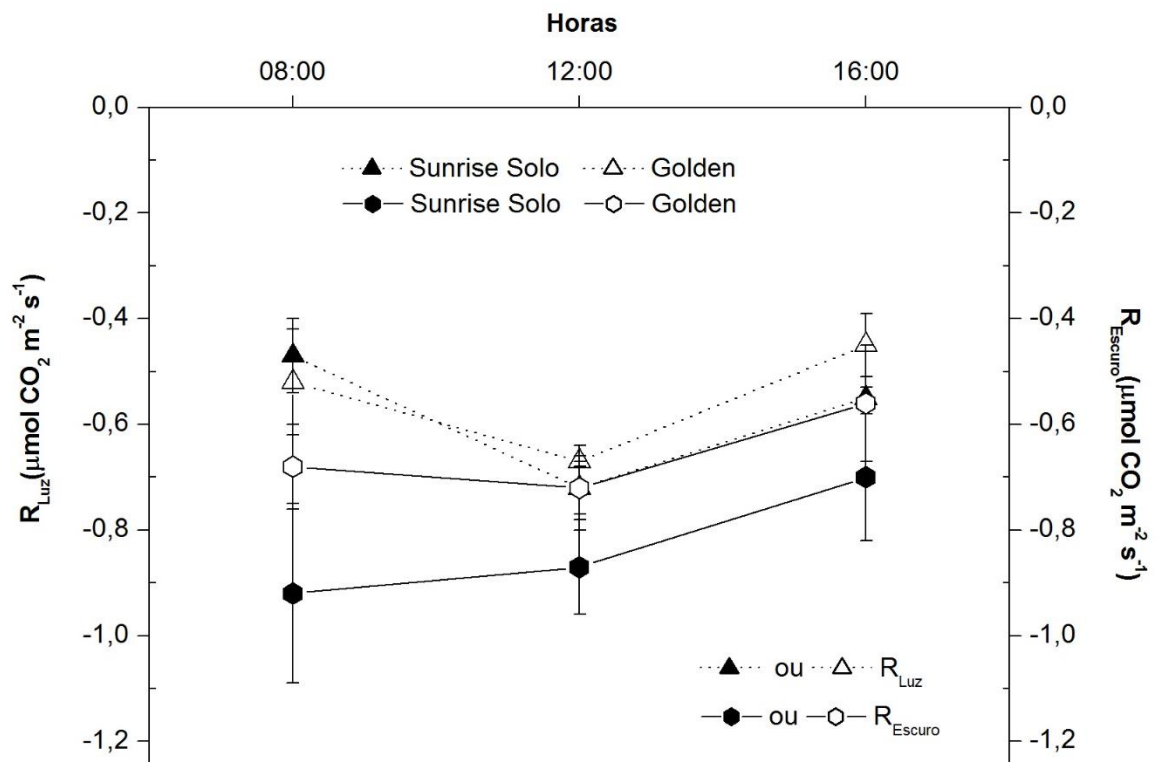


Figura 13 - Respiração foliar na luz (R_{Luz}) e respiração no escuro (R_{Escuro}) nas folhas de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden), pela manhã (8:00 h), ao meio dia (12:00 h) e ao final da tarde (16:00 h). Cada ponto representa a média de quatro repetições. Não houve diferenças significativas entre os genótipos ao teste Tukey 5%.

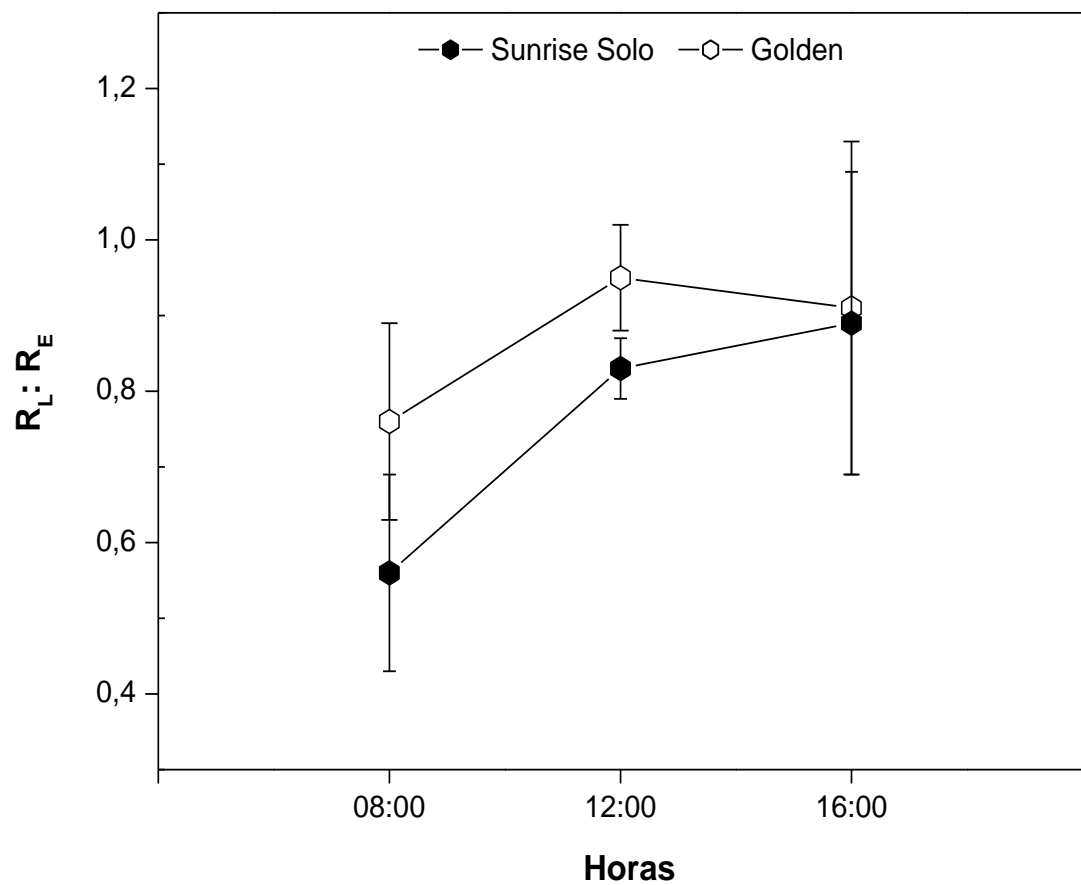


Figura 14 - Inibição da respiração na luz ($R_{luz}:R_{escuro}$) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden). Cada ponto representa a média de quatro repetições. Não houve diferenças significativas entre os genótipos ao teste Tukey 5%.

O balanço de carbono na folha (BCF), resultado entre a assimilação fotossintética do carbono (produção de biomassa) e a liberação de CO₂ estimada pela respiração (consumo de biomassa), não diferiu entre os genótipos nos horários avaliados (Figura 15). Esse balanço foi maior a medida que se incrementou o valor da RFA, principalmente no horário de 08:00 h. Os valores variaram entre próximo de 15:00 às 08:00 h a $\cong 5 \mu\text{mol CO}_2$ assimilado $\mu\text{mol CO}_2$ liberado⁻¹ às 16:00h. Obviamente, o balanço foi sempre positivo (BCF>0) após a irradiância de compensação.

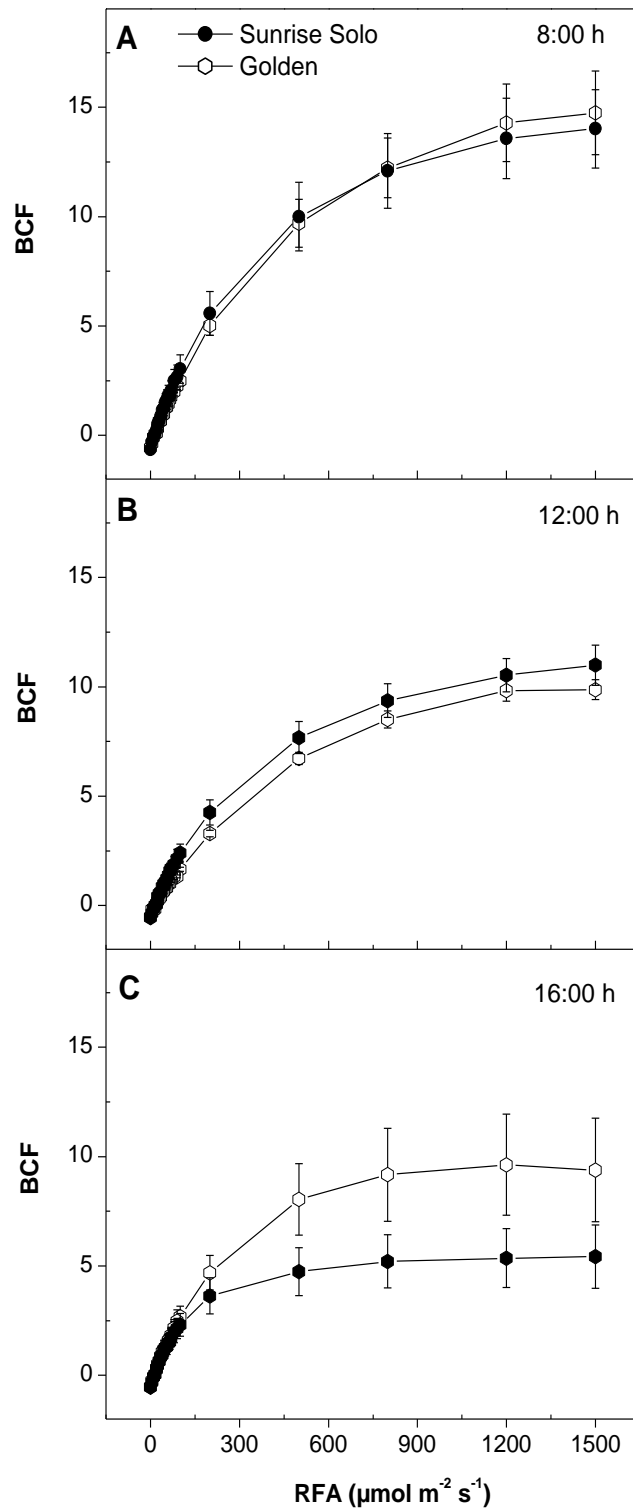


Figura 15 - Balanço de carbono na folha (BCF) versus radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden). Cada ponto representa a média de quatro repetições. Não houve diferenças significativas entre os genótipos ao teste Tukey 5%.

4.3. *Eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), Eficiência do uso da água (EUA) e Eficiência do uso de nitrogênio (EUN)*

Podemos observar a relação entre A versus g_s nas intensidades de luz de 200 a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e os valores obtidos nos horários de 08:00; 12:00 e 16:00 h (Figura 16). A inclinação da reta ajustada entre estas duas variáveis representa a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA; A/g_s). O genótipo SS teve o maior valor desta variável (18,2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) e foi cerca de 42% superior ao genótipo G (10,6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$).

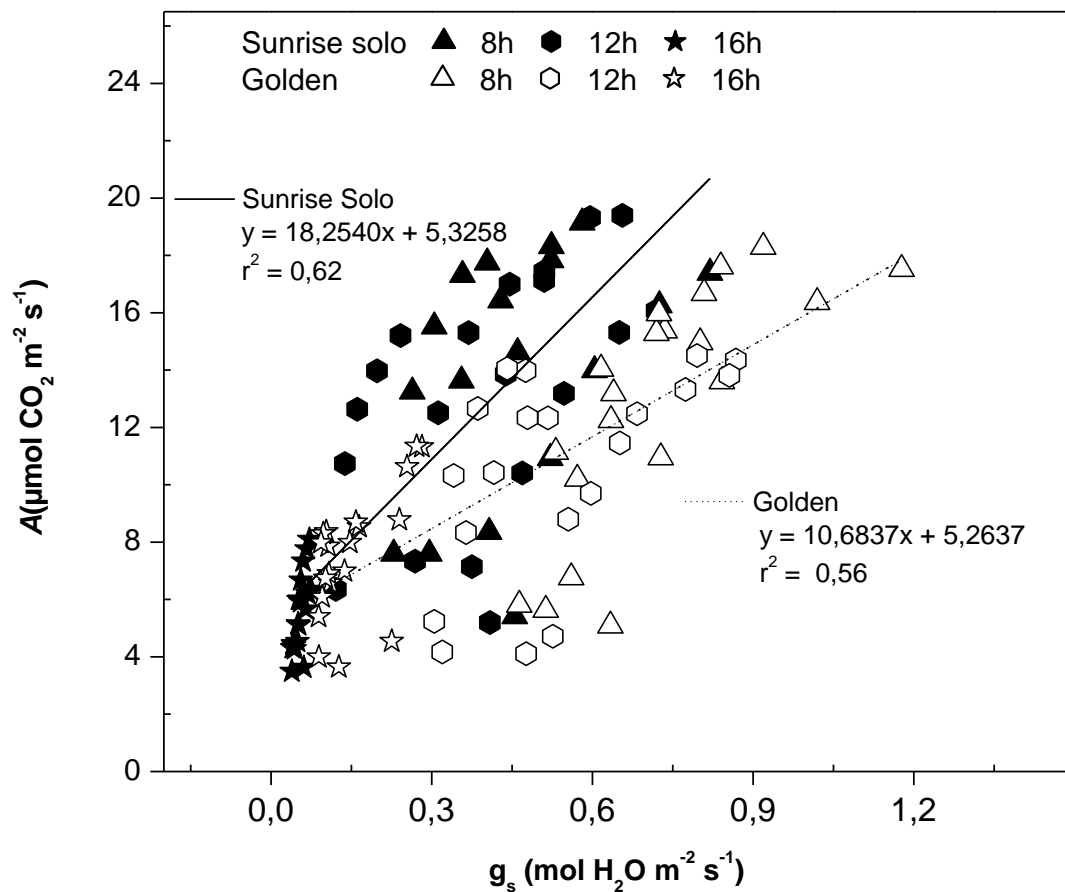


Figura 16 – Relação entre a taxa fotossintética líquida (A) e a condutância estomática (g_s) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) cultivados em casa de vegetação. Cada ponto representa um dado coletado no período experimental. O desvio padrão da inclinação das retas foi utilizado para a comparação, mostra que houve diferença estatística entre os genótipos.

Com relação à eficiência do uso da água (EUA; A/E), que é a inclinação da reta A versus E , e foi obtida nos horários e intensidade de luz semelhante à EIUA, o genótipo SS teve um valor cerca de 30% maior ($2,35 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) que o genótipo G ($1,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) (Figura 17).

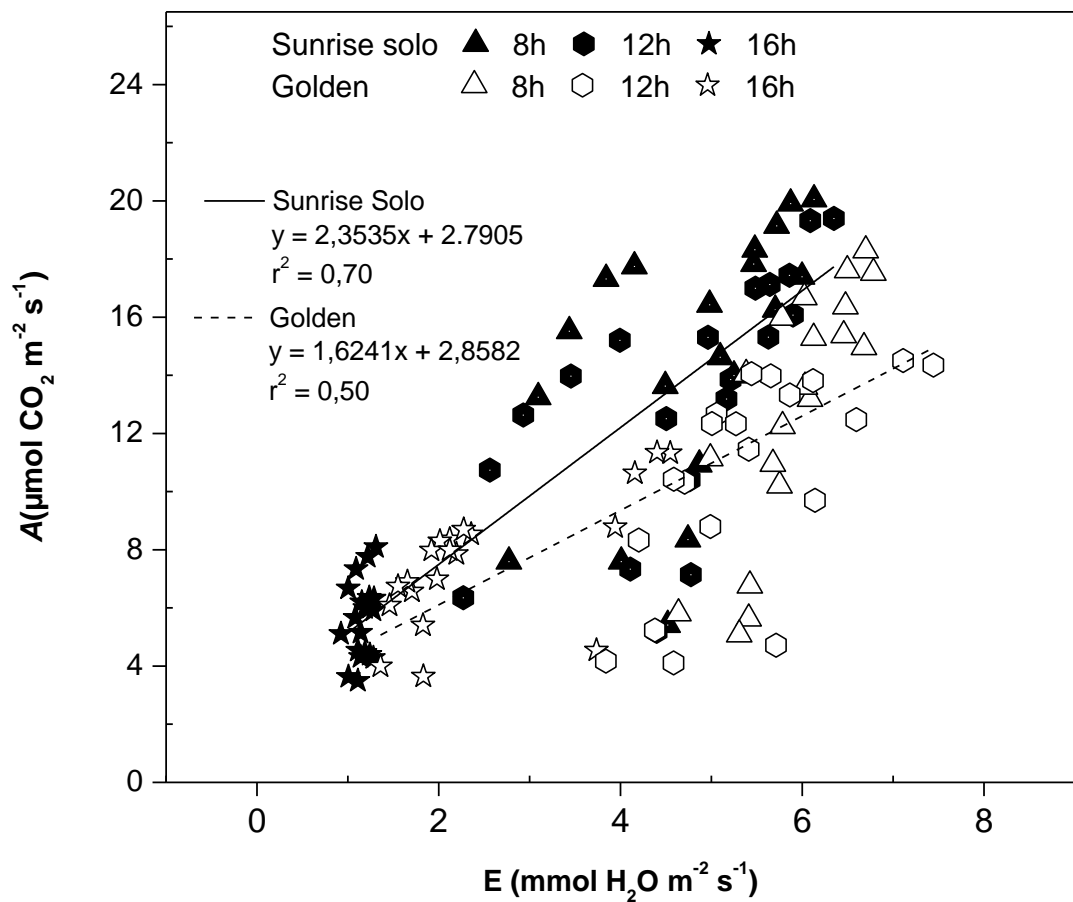


Figura 17 – Relação entre a taxa fotossintética líquida (A) e a transpiração (E) de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) cultivados em casa de vegetação. Cada ponto representa um dado coletado no período experimental. O desvio padrão da inclinação das retas foi utilizado para a comparação, mostra que houve diferença estatística entre os genótipos.

A partir dos valores da taxa fotossintética líquida em cada horário avaliado (08:00; 12:00 e 16:00h) e a uma intensidade de luz fixa em $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, foi possível determinar a eficiência do uso do nitrogênio (A_{1200}/N_T) em cada horário (Figura 18). Diferente das variáveis EUA e EIUA, quando se avaliou a EUN, às 16:00 h, o genótipo G teve o maior valor da EUN, quando comparado com o genótipo SS. O incremento no valor desta variável EUN foi cerca de 47,5% maior (Figura 18). Nos horários das 8h e 12h, não houve diferenças estatísticas entre os genótipos (Figura 18).

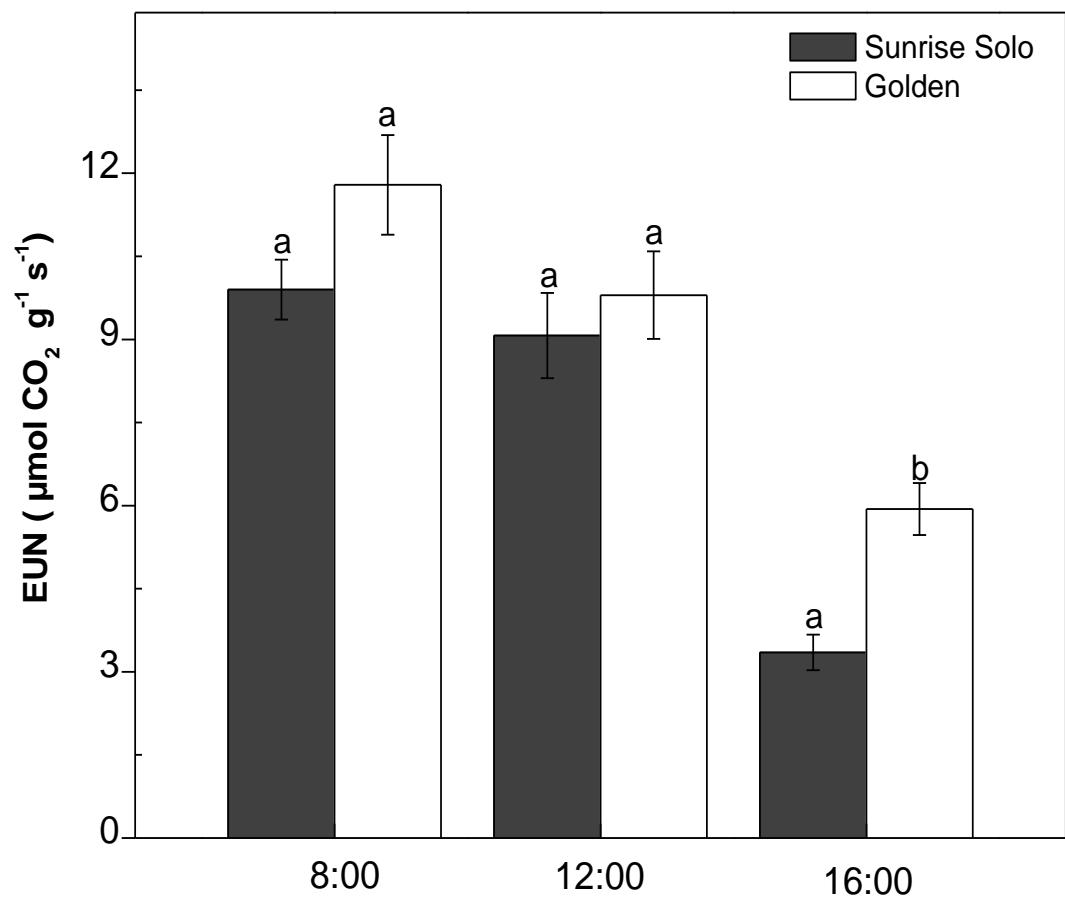


Figura 18 - Eficiência do uso do nitrogênio - EUN de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) cultivados em casa de vegetação. Cada coluna representa uma média de quatro repetições. As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade.

4.4. Pigmentos fotossintéticos, nitrogênio total e densidade estomática

Por meio da análise de variância, verificaram-se diferenças significativas entre os genótipos para as características relacionadas com os pigmentos fotossintéticos avaliados (Figura 19). O genótipo SS destacou-se por apresentar, na maioria das variáveis, os valores significativamente mais elevados, quando comparado ao genótipo G, exceto para Chl *a*/Chl *b*, em que o G foi aproximadamente 48,6% superior (Figura 19D). Relacionada a Chl *a* e Chl *b*, o G foi 51 e 75% inferior ao SS (Figura 19A e 19B). Observa-se também que este mesmo genótipo teve valores referentes a clorofila total (CT), carotenoides (CR) e clorofila total/carotenoides (CT/CR) menores, comparado ao SS (56, 52 e 9%) (Figura 19C, 19E e 19F).

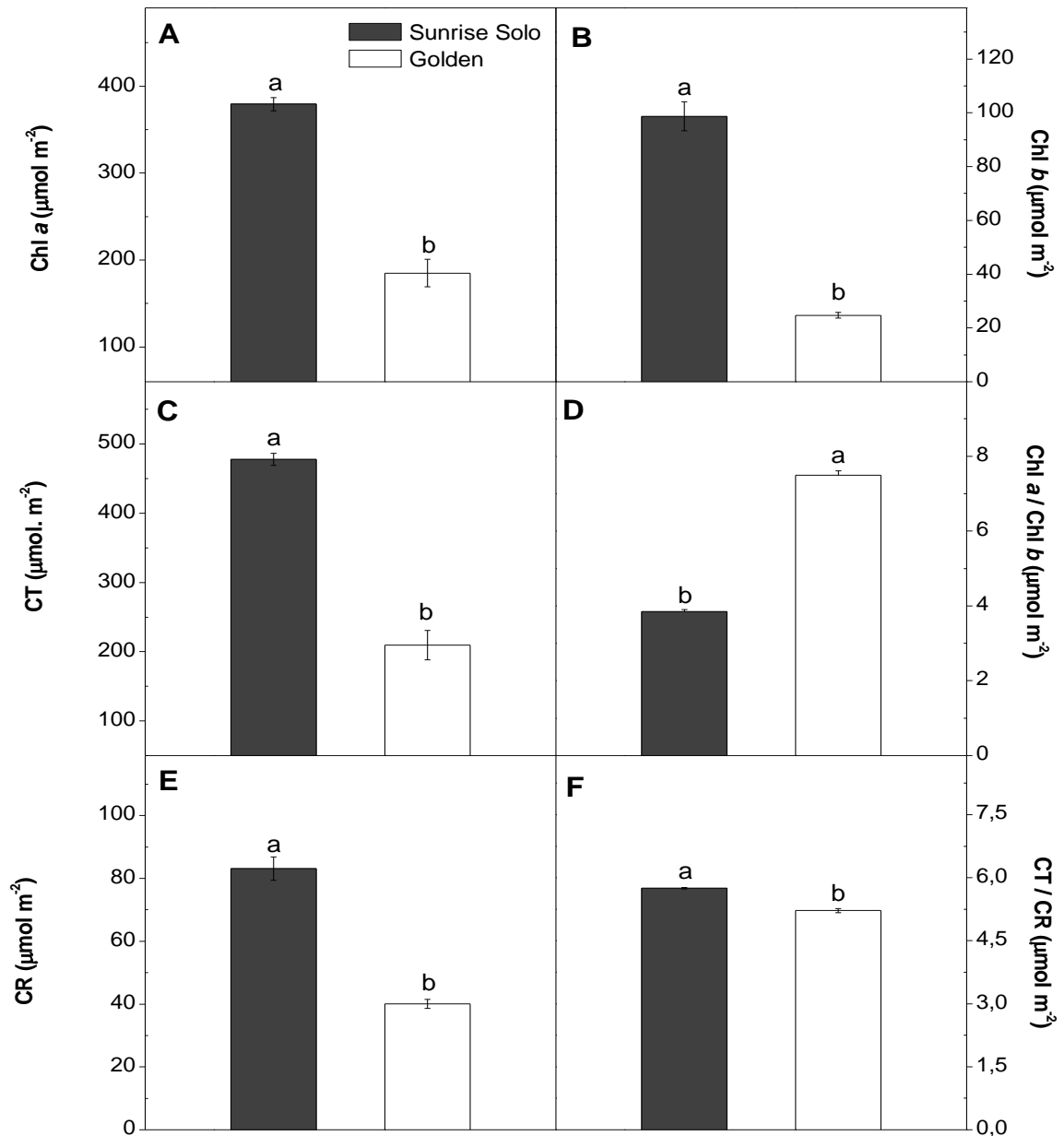


Figura 19 – Teores de clorofila *a* (Chl *a*) (A), de clorofila *b* (Chl *b*) (B), clorofila total (CT) (C), razão clorofila *a*/clorofila *b* (Chl *a*/Chl *b*) (D), carotenoides (CR) (E), razão clorofila total/carotenoides (CT/CR) (F) em folhas de dois genótipos *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden). Cada barra representa a média de quatro repetições. As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade.

O SS teve maior concentração de N, ca.11% quando comparado ao G (Figura 20). As concentrações de N_T no limbo foliar foram positivamente correlacionadas com o teor de clorofila a/b e clorofila total (Figura 21A e 21B). A densidade estomática não foi significativamente diferente entre os genótipos estudados (Figura 22).

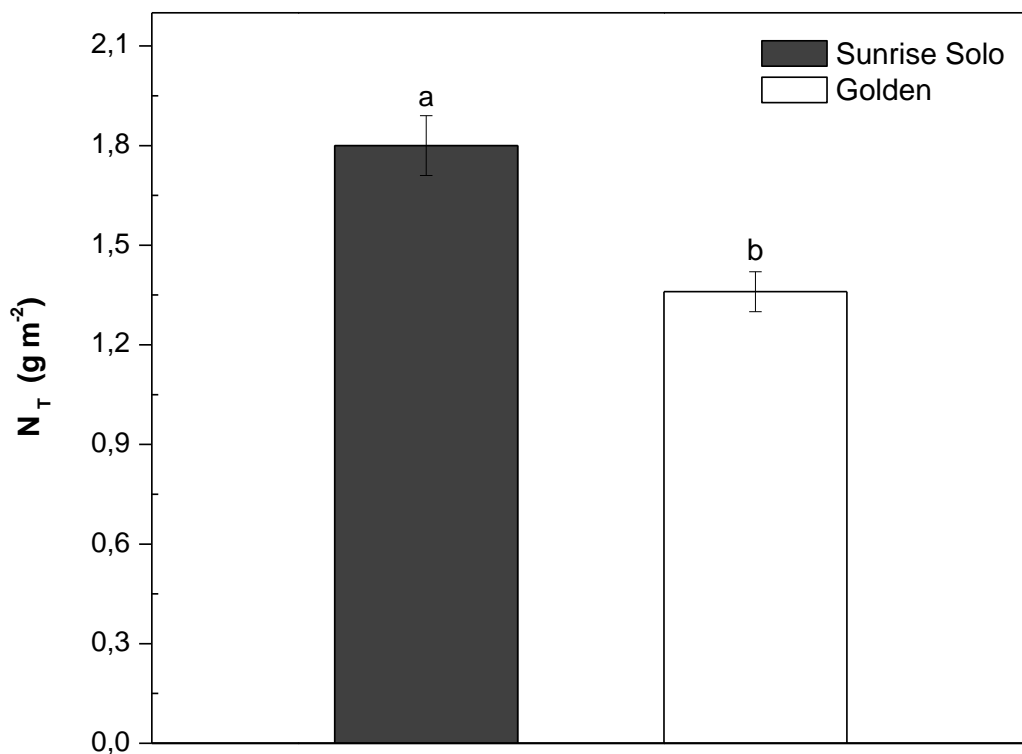


Figura 20 – Teor de N_T (g/m²) em folhas de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) cultivados em casa de vegetação. Cada coluna representa a média de quatro repetições. As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade.

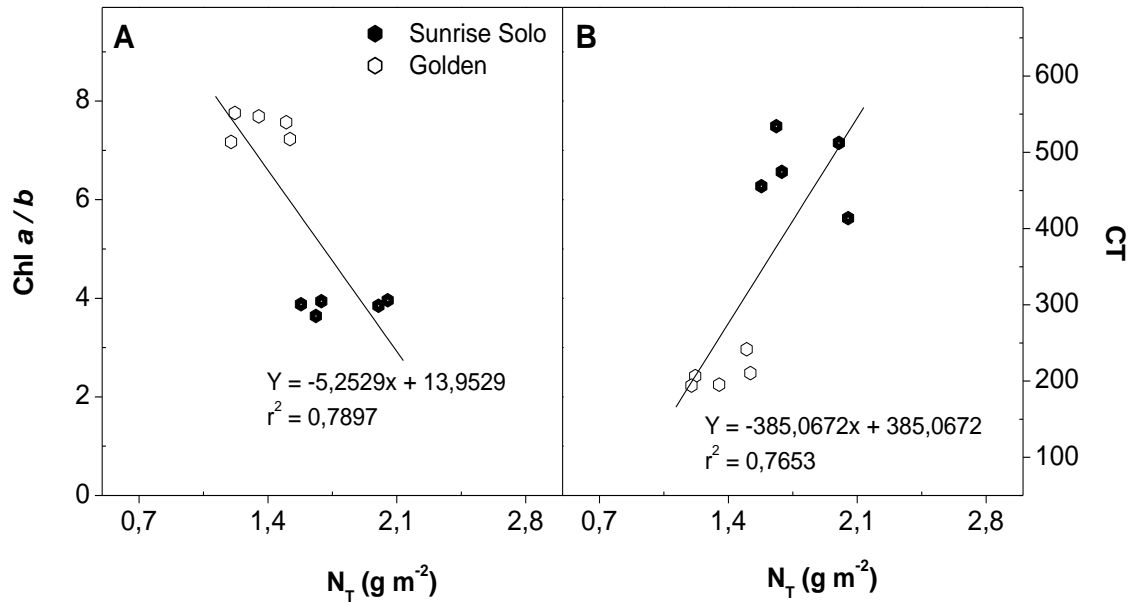


Figura 21 - Relação entre a razão clorofila a/b e o teor de N_T (A) e relação entre o teor de clorofila total e N_T (B) em dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) cultivados em casa de vegetação.

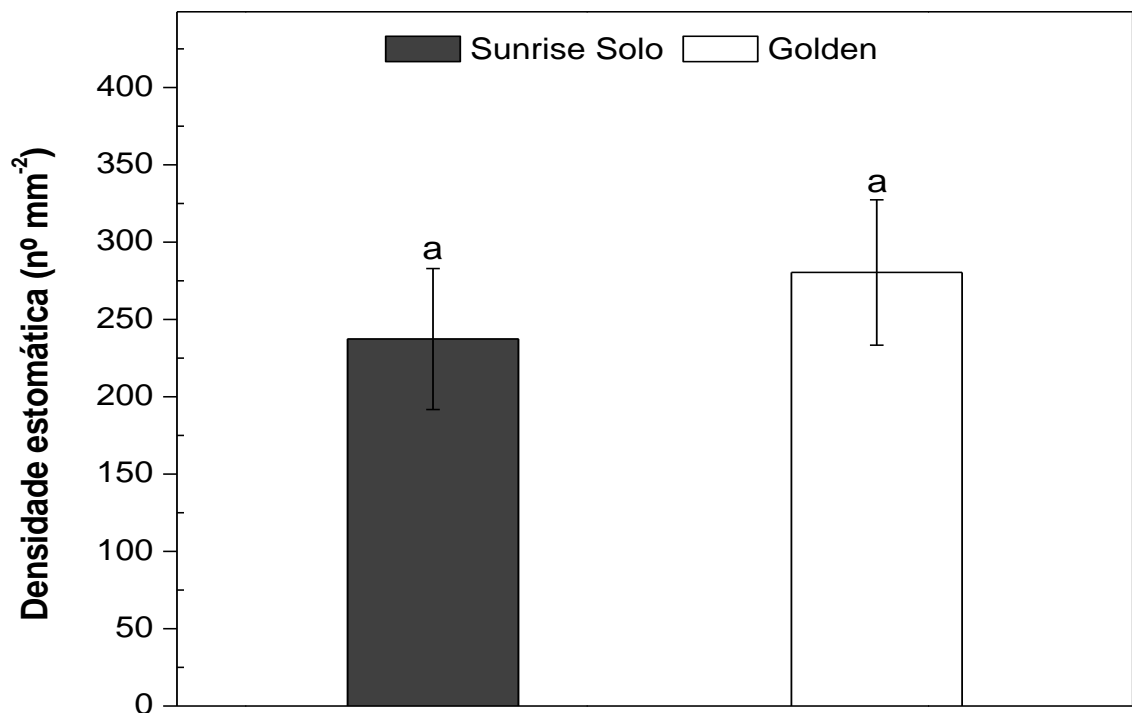


Figura 22 – Densidade estomática de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden), cultivados em casa de vegetação. Cada coluna representa a média de quatro repetições. As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade.

4.5. *JIP*Test

Em relação às variáveis relacionadas à emissão da fluorescência (eficiência fotoquímica) (JIP_{test}) (Tabela 1), observa-se que os dois genótipos mostraram pequena variação entre os horários avaliados. Em relação aos horários estudados, e na maioria das variáveis avaliadas, o G mostrou uma estabilidade, com exceções de ABS/CS_0 (número de fótons absorvidos por sessão transversal de folha amostrada), em que este genótipo teve uma variação entre os horários. O genótipo SS teve uma maior variação ao longo do dia para ET_0/RC , ABS/CS_0 , e RC/CS_0 , e houve diferenças significativas entre os horários estudados (Tabela 1).

Foram verificadas diferenças significativas e maiores valores para o genótipo SS, relacionado com as variáveis TR_0/RC (as 08:00 h), ET_0/RC , ET_0/TR_0 , ET_0/ABS , TR_0/CS_0 , ET_0/CS_0 , F_v/F_m e PI (em todos os horários avaliados) e para a variável área às 12:00 e 16:00 h. As variáveis ABS/RC , DI_0/RC , RC/CS_0 e ABS/CS_0 não apresentaram diferenças significativas.

Tabela 1 – Variáveis relacionadas à emissão da fluorescência da clorofila (JIP_{test}) em 8:00, 12:00 e 16:00 horas em dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden).

Genótipo	08:00	12:00	16:00
ABS/RC			
SS	1,40 ± 0,05 Aa	1,57 ± 0,06 Aa	1,29 ± 0,05 Aa
G	1,43 ± 0,19 Aa	1,68 ± 0,16 Aa	1,41 ± 0,11 Aa
TR_o/RC			
SS	1,07 ± 0,02 Aa	1,10 ± 0,03 Aa	0,97 ± 0,02 Aa
G	0,94 ± 0,06 Ba	1,01 ± 0,04 Aa	0,93 ± 0,04 Aa
ET_o/RC			
SS	0,65 ± 0,01 Aa	0,68 ± 0,02 Aa	0,57 ± 0,01 Ab
G	0,38 ± 0,03 Ba	0,32 ± 0,03 Ba	0,31 ± 0,03 Ba
DI_o/RC			
SS	0,33 ± 0,02 Aa	0,47 ± 0,04 Aa	0,32 ± 0,03 Aa
G	0,48 ± 0,03 Aa	0,67 ± 0,12 Aa	0,48 ± 0,07 Aa
ET_o/TR_o			
SS	0,60 ± 0,01 Aa	0,61 ± 0,01 Aa	0,59 ± 0,01 Aa
G	0,41 ± 0,55 Ba	0,32 ± 0,30 Ba	0,34 ± 1,58 Ba
ET_o/ABS			
SS	0,46 ± 0,01 Aa	0,43 ± 0,01 Aa	0,44 ± 0,02 Aa
G	0,28 ± 0,78 Ba	0,20 ± 0,20 Ba	0,22 ± 0,35 Ba
ABS/CS_o			
SS	5900 ± 250 Ab	7107 ± 249 Aa	6556 ± 338 Aab
G	5800 ± 122 Ab	6785 ± 387 Aa	6359 ± 189 Aab
TR_o/CS_o			
SS	4504 ± 149 Aa	4991 ± 129 Aa	4920 ± 175 Aa
G	3931 ± 172 Ba	4132 ± 263 Ba	4204 ± 42 Ba
ET_o/CS_o			
SS	2730 ± 69 Aa	3088 ± 60 Aa	2898 ± 67 Aa
G	1641 ± 212 Ba	1340 ± 175 Ba	1439 ± 149 Ba
RC/CS_o			
SS	4198 ± 86 Ab	4520 ± 187 Aab	5061 ± 75 Aa
G	4233 ± 373 Aa	4115 ± 328 Aa	4534 ± 183 Aa
Área			
SS	4,50x10 ⁵ ± 0,23x10 ⁵ Aa	5,86x10 ⁵ ± 1,13x10 ⁵ Aa	5,46x10 ⁵ ± 0,41x10 ⁵ Aa
G	2,99x10 ⁵ ± 0,61x10 ⁵ Aa	2,13x10 ⁵ ± 0,66x10 ⁵ Ba	2,63x10 ⁵ ± 0,33x10 ⁵ Ba
F_v/F_m			
SS	0,78 ± 0,01 Aa	0,72 ± 0,02 Aa	0,76 ± 0,02 Aa
G	0,69 ± 0,03 Ba	0,63 ± 0,03 Ba	0,68 ± 0,02 Ba
PI			
SS	3,42 ± 0,39 Aa	2,34 ± 0,33 Aa	3,41 ± 0,64 Aa
G	1,28 ± 0,36 Ba	0,55 ± 0,21 Ba	0,79 ± 0,20 Ba

SS: Sunrise Solo; G: Golden. Cada valor representa a média ± desvio padrão (n = 4); As diferentes letras indicam diferenças significativas ao longo do tempo dentro de cada genótipo (a, b) ou entre genótipos para cada tempo de dados (A, B), para um teste de Tukey com uma probabilidade de 5%.

4.6. *Ontogenia foliar*

Durante a ontogenia foliar, foram avaliadas as variáveis relacionadas à intensidade de cor verde das folhas (índice de SPAD), a eficiência fotoquímica (emissão da fluorescência da clorofila) e o crescimento associado ao comprimento da nervura central da folha (CNC). Verificou-se que a intensidade de verde nas folhas de mamoeiro avaliadas por meio do índice SPAD teve efeito significativo ($P < 0,05$) entre os genótipos, exceto na primeira avaliação, em que os genótipos não diferiram estatisticamente entre si (Figura 23A). O genótipo G, quando comparado ao genótipo SS, teve menores valores de intensidade de cor verde nas folhas (índice de SPAD) (Figura 23A). A partir do dia 06/04 (22 DAT), o índice de SPAD entre os genótipos começou a diferenciar estatisticamente, e nesta data, o G foi 16% inferior ao SS (Figura 23A). A partir da segunda avaliação, o G teve em média os valores de SPAD de 33, e o SS teve os valores de aproximadamente 49. As plantas de G apresentaram valores aproximadamente 32,5% mais baixos, quando comparadas às plantas de SS. Durante todo o experimento, as maiores médias desta variável foram observadas no genótipo SS (Figura 23A).

Os valores das variáveis relacionadas à emissão da fluorescência da clorofila (F_v/F_m e PI) mostram que a máxima eficiência quântica do fotossistema II (PSII) (F_v/F_m) foi menor para o G, e teve uma diferença significativa a partir dos 24 DAT (igual observado para o CNC), exceto aos 32 e 37 DAT (Figura 23B). Por meio desta avaliação a cada dois dias e durante todo o crescimento da folha mais jovem, é possível observar uma redução nos valores da relação F_v/F_m a partir do 35 DAT em ambos os genótipos, sendo que o genótipo G teve maior redução nos valores desta variável, chegando a atingir valores mínimos próximos a 0,67, diferente do SS que teve valores próximos a 0,73 (0,75 é o valor mínimo considerado ótimo) (Strasser et al., 2000) (Figura 23B). Os resultados da variável PI foram similares aos da relação F_v/F_m , não diferindo significativamente aos 21 e 35 DAT (Figura 23C). No entanto, aos 35 DAT, os valores de PI tiveram uma diminuição acentuada, assim como ocorreu para a relação F_v/F_m (Figura 23C).

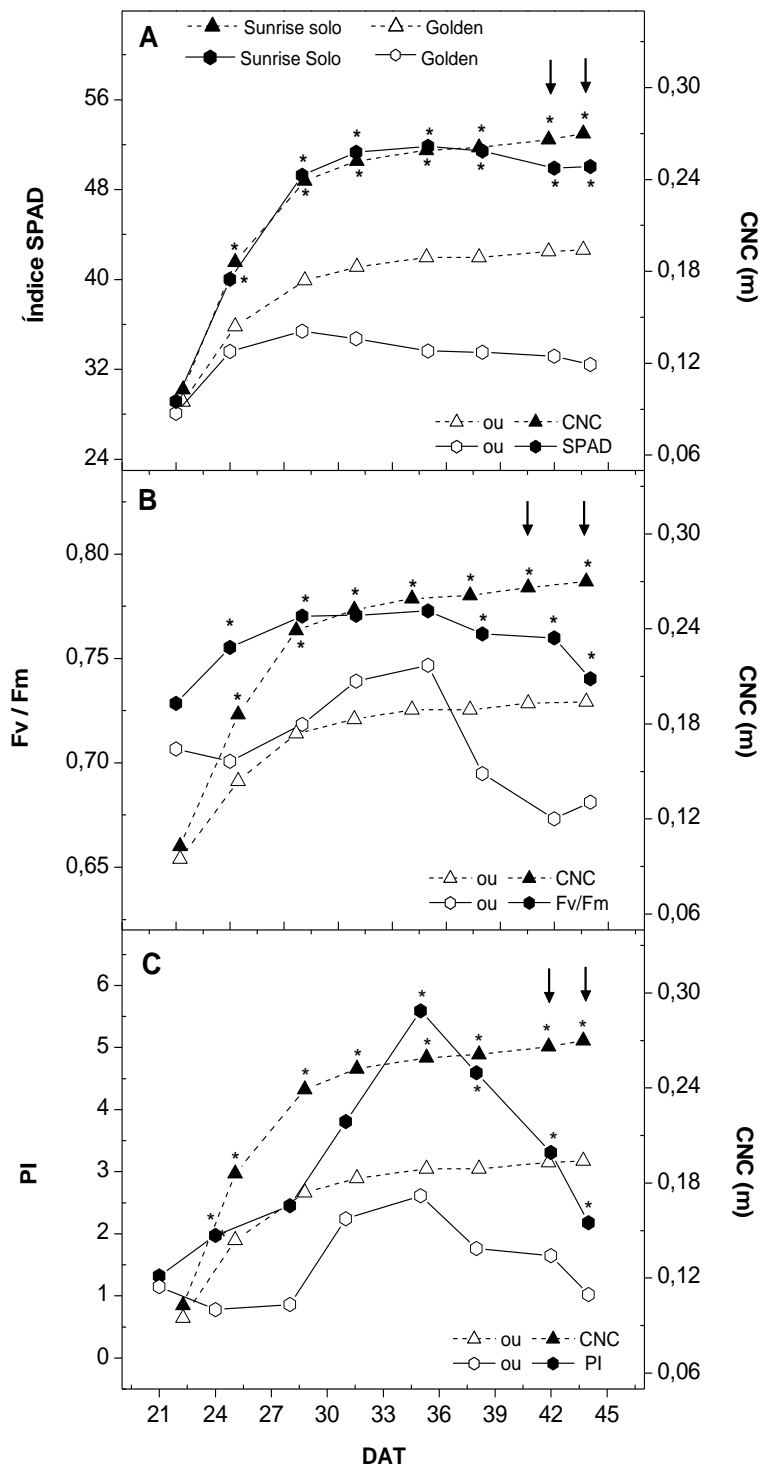


Figura 23 – Intensidade de cor verde das folhas (índice SPAD) (A), o rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) (B), índice fotossintético (PI) (C) durante a ontogenia foliar de dois genótipos de *Carica papaya* L. (Sunrise Solo e Golden) ao longo do tempo. Cada símbolo representa a média de nove repetições. Os asteriscos representam diferenças significativas entre os genótipos ao Tukey 5%. As setas indicam a época em que foram avaliadas as trocas gasosas, bem como foram avaliadas as curvas A versus RFA, g_s versus RFA, E versus RFA, bem como a respiração na luz (R_L) e no escuro (R_E).

5. DISCUSSÃO

Quando comparado ao genótipo SS, o genótipo G teve menor produção de biomassa, e resultados semelhantes relacionados ao crescimento foram obtidos por Torres Netto et al. (2009). Contudo, no presente trabalho, o comprimento da nervura central foliar foi reduzido no genótipo G (Figura 4C) enquanto Torres Netto et al. (2009) não encontraram diferenças entre estes genótipos. No presente trabalho, o genótipo G teve uma menor capacidade de converter o carbono assimilado pelo processo fotossintético em biomassa, uma vez que este genótipo teve o balanço líquido de carbono semelhante ao SS, e esta variável reflete o balanço entre o CO₂ assimilado pelo processo fotossintético e o CO₂ liberado pela respiração (Figura 15). Nesta condição, o genótipo SS foi mais eficiente do que o G. Desta maneira, a menor produção de biomassa no genótipo G pode estar associada a um possível comprometimento na absorção e metabolismo de N, pois este genótipo teve reduzida concentração de N_T na folha (Figura 20).

Embora 45% da biomassa seca de uma planta seja C, a produção desta biomassa também depende do N para compô-la, uma vez que este nutriente está na constituição de várias moléculas que irão contribuir para a biomassa seca vegetal. De fato, o N é o nutriente inorgânico mais importante em plantas e é o principal constituinte de clorofilas, aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos e vários cofatores (Marschner, 1995). No tecido vegetal, este nutriente representa em torno de 1,5% da matéria seca (Epstein, 1999) e, indiretamente, pode afetar o incremento de biomassa via comprometimento na formação de outras moléculas como fitohormônios (auxina e citocininas) e outras associadas. A concentração de

N afeta a planta em todos os níveis de funcionamento, desde funções metabólicas a alocações de reservas, afetando diretamente o crescimento (Crawford, 1995; Marschner, 1995; Stitt e Krapp, 1999). Numa condição de menor quantidade de N no tecido vegetal, o carboidrato não usado no metabolismo de N pode ser alocado para a síntese de antocianina (Taiz e Zeiger, 2015). Sendo assim, uma avaliação deste pigmento no tecido do genótipo G pode ser realizada em futuros trabalhos.

No presente trabalho, o fornecimento de água e nutrientes minerais foram iguais em ambos os genótipos e o G teve uma menor concentração de N_T nas folhas. Tal resposta pode ser devido a uma menor concentração e/ou atividade da enzima redutase do nitrato (Warner e Kleinhofs, 1992; Oaks, 1994).

A faixa de concentração de N considerada adequada para o mamoeiro em plantas adultas é de 45 a 55 $mg\ kg^{-1}$ na matéria seca do limbo (Viégas, 1997). No presente trabalho, o G apresentou em média a concentração de N total de 1,3 $g\ m^{-2}$ (37 $mg\ kg^{-1}$ MS) e o SS de 1,8 (41,5 $mg\ kg^{-1}$ MS) (Figura 20), o que mostra que o genótipo G teve uma concentração de N inferior ao SS em relação à concentração considerada “ótima” para a cultura de mamão.

A menor quantidade de N_T no limbo foliar do genótipo G contribuiu para a redução no conteúdo de clorofilas totais nesta parte das folhas (Figura 19). Castro et al. (2014) mostrou que este genótipo de fato aloca menos N para as moléculas de clorofilas. O genótipo G teve a menor intensidade de cor verde nas folhas avaliado por meio do índice de SPAD (Figura 23A). Ao longo do experimento, este valor foi no máximo em torno de 35, enquanto o genótipo SS, o valor máximo do índice SPAD foi de 52 (Figura 23A). Tal resultado enfatiza que em mesmas condições de cultivo, o G apresentou menos N em moléculas de clorofilas, quando comparado ao SS (Figura 19). Nesta espécie, Castro et al. (2014) observaram a alta relação positiva entre o teor de N no limbo foliar e a concentração de clorofila nesta parte da folha. Outros autores têm mostrado a alta relação positiva entre o índice SPAD, o teor de clorofilas e o teor de N no limbo foliar (Torres Netto et al., 2002, Castro et al., 2011).

No genótipo G, embora a redução no teor de N no limbo foliar tenha comprometido as características de crescimento, e o teor de clorofilas totais e o teor dos carotenoides, tal redução em N e nos teores dos pigmentos fotossintéticos no limbo não comprometeram a assimilação de carbono (Figura 9) e a taxa respiratória (Figuras 13), que por sua vez não afetou o balanço de carbono na folha

(Figura 15), mesmo com maiores valores nas velocidades de carboxilação e oxigenação do genótipo SS (Figura 12). Apesar de V_c e V_o terem sido maior no genótipo SS, o genótipo G, nos horários de 08:00 e 16:00h teve uma maior carboxilação em relação à oxigenação, evidenciando que a redução no teor de N no limbo foliar não comprometeu a assimilação fotossintética do carbono. Segundo Castro et al. (2014), ocorre uma redução na assimilação fotossintética do carbono quando em ambos os genótipos, os teores de N_{org} na folha reduzem a partir de 30 g Kg⁻¹.

O teor de N_r foliar, associado com os pigmentos fotossintéticos, estão diretamente relacionados com a eficiência fotoquímica das plantas (Castro et al., 2011; Tremblay et al., 2012). Nesse contexto, a emissão fluorescência da clorofila é considerada uma ferramenta para determinação de estresse em plantas, pois indica quando a energia da radiação solar não está sendo utilizada pela folha de forma eficiente (Maxwell & Johnson, 2000). As alterações na emissão da fluorescência podem mostrar a ausência ou presença de comprometimentos no processo fotossintético (Strasser et al., 2000). O genótipo G teve valores inferiores ao SS em grande parte das variáveis da fluorescência estudadas (Tabela 1). Este genótipo teve valores no rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) inferiores aos valores considerados como sendo adequado (0,75 a 0,85), ou seja, de 100 fótons que chega no PSII, existe a probabilidade de que 75 a 85 deles sejam usados para reduzir Q_a , e esta faixa de probabilidade é considerada como ótima eficiência do PSII (Strasser et al., 2000; Ramalho et al., 2003; Partelli et al., 2009).

A concentração reduzida de N na folha pode aumentar a dissipação não fotoquímica (Torres Netto et al., 2002; Huang et al., 2004), diminuir os centros de reação ativos (Castro et al., 2011) e reduzir o transporte de elétrons no lado aceptor de elétrons do PSII em comparação com plantas com altas concentrações de N (Lu et al., 2001). Contudo, segundo Torres Netto et al. (2002) e Castro et al. (2014), em mamoeiro, o comprometimento na eficiência fotoquímica associado ao decréscimo de N e de clorofila no limbo foliar acontece após um determinado valor. Torres Netto et al. (2002) relatam que o limite mínimo de valor do índice SPAD para iniciar o comprometimento nos valores da relação F_v/F_m é 40, o que corresponde a uma concentração de clorofila totais de 300 $\mu\text{mol m}^{-2}$ e 35 mg N_{org} kg⁻¹ de matéria seca. Castro et al. (2014) relatam que o limite crítico é 25 para o genótipo G e 30 para o genótipo SS, e estes valores de índice SPAD corresponderam a um teor de

clorofilas totais de 495 e 553,5 $\mu\text{mol m}^{-2}$. No presente trabalho, para os genótipos SS e G, os teores de clorofilas totais foram 470 e 200 $\mu\text{mol m}^{-2}$, respectivamente (Figura 19C).

O genótipo G teve menores valores da energia capturada para cada centro de reação ativo (TR_o/RC), menores valores na eficiência na transferência de elétrons após a Q_A ter sido reduzida (ET_o/TR_o) e menores valores na transferência de elétrons após a absorção dos fótons (ET_o/ABS). Além disso, o G também apresentou menor redução de Q_A em relação à área da seção transversal amostrada (TR_o/CS_o), menor transporte de elétrons (atividade fotossintética) por cada unidade de área da seção transversal amostrada (ET_o/CS), menor relação F_v/F_m e índice fotossintético (PI). Uma vez que, quando comparado ao genótipo SS, o sistema fotoquímico do genótipo G estava comprometido, uma maior energia foi dissipada na forma de calor por cada centro de reação ativo, o que foi evidenciado pelo maior valor de DI_o/RC (Tabela 1) (Force et al., 2003). Nas folhas do mamoeiro G, os maiores valores no índice DI_o/RC ocorreram principalmente no horário de 12:00. Tal resultado foi semelhante aos observados por Reis e Campostrini (2011).

No genótipo G, a maior dissipação da energia avaliada por DI_o/RC mostra que, da energia luminosa que chegou à folha, uma parte significativa não foi usada na fase fotoquímica da fotossíntese (valor reduzido da relação F_v/F_m) (Tabela 1). Contudo, apesar da fase fotoquímica ser fornecedora de ATP e NADPH para o processo bioquímico, no genótipo G, a reduzida eficiência fotoquímica, quando comparada ao genótipo SS, não comprometeu o fornecimento de ATP e NADPH na fase bioquímica deste genótipo, evidenciado pelo não comprometimento na assimilação fotossintética do carbono (Figura 9).

Em ambos os genótipos estudados, não foram encontradas diferenças estatísticas nas taxas de A_{net} (Figura 9). Contudo, como o G apresentou uma menor eficiência fotoquímica (Tabela 1), mas não diferiu em relação à assimilação de CO_2 (A_{net}) (Figura 9), pode-se relatar que a energia produzida na fase fotoquímica foi adequada e usada de forma mais eficiente no G. Isso pode ser indicativo de que o genótipo G pode produzir mais isopreno do que o SS. O isopreno é emitido pela folha das plantas e se constitui como o hidrocarboneto mais importante nos trópicos, devido à combinação da alta temperatura e à ampla densidade de biomassa, específico desses locais (Neto et al., 2007). Além de depender da luz e

temperatura (Sanadze, 1969), o isopreno utiliza o carbono proveniente da fotossíntese (Loreto e Sharkey, 1990), sendo o único hidrocarboneto biogênico associado com a atividade fotossintética das plantas (Singh e Zimmerman, 1990).

As emissões de isopreno tendem a ser um subproduto espécie-dependente da fotossíntese, da fotorrespiração ou de ambos os processos (Winer et al., 1989). A emissão de isopreno representa aproximadamente 2% da fotossíntese a 30°C, entretanto, é difícil detalhar a regulação do fluxo de carbono destinado a esse gás durante o processo de assimilação de CO₂, que é uma atividade 50 vezes maior do que a produção do composto químico (Ferrieri et al., 2005). Uma vez que ambos os genótipos apresentaram uma mesma assimilação de CO₂ e menores valores relacionados ao crescimento e a fotorrespiração foram encontradas para o G, especula-se que o G possa produzir mais isopropeno que o SS, uma vez que, para as plantas produzirem este gás é necessário um alto gasto de energia, acarretando uma perda de carbono por este mecanismo (Monson et al., 2013).

Vários trabalhos têm sido realizados com o objetivo de correlacionar a alta eficiência fotossintética com a intensidade de cor verde das folhas. Em vários trabalhos, o teor de clorofilas totais nas folhas foi utilizado como índice de absorção da energia solar e, ainda, para indicar a capacidade de utilização desta energia pela folha (Lin et al., 2009). Outros autores relataram que houve uma correlação positiva entre o teor de clorofilas totais (CT) e o rendimento da cultura em estudo (Ramesh et al., 2002). No entanto, também tem sido demonstrado que nem todas as plantas com maior teor de CT apresentaram uma maior capacidade na assimilação de carbono (Lin et al., 2003; Zhang et al., 2012). Estudos realizados em duas linhagens de milho, com diferentes intensidades de cor verde das folhas (diferentes teores de CT), observaram que o conteúdo de CT do mutante de folha verde-amarelo (SN62) foi menor, comparado com o da linhagem que tinha a folha na cor verde-médio (SN12) (Zhong et al., 2015). Nestes genótipos, foram observados valores inferiores nas relações F_v/F_m , F_v/F_0 para o SN62 (folha verde-amarelo). Este resultado também sustentou a conclusão de que a intensidade de cor verde nas folhas do milho não apresentava correlação significativa com a taxa de assimilação de carbono, uma vez que não foram encontradas diferenças significativas na taxa fotossintética entre as linhagens. Essa mesma resposta foi observada no presente trabalho com dois genótipos de mamoeiro. Tal resultado em mamoeiro pode mostrar que, as estratégias de melhoramento com o objetivo de reduzir a

concentração de clorofilas do mamoeiro em até cerca de 50% podem não comprometer a assimilação fotossintética do carbono. Contudo, se esta redução estiver associada à redução de N_T foliar, tal estratégia pode comprometer as características de crescimento (como foi observado neste presente trabalho com mamoeiro), com possíveis efeitos na produtividade.

Às 8:00 h, os valores estatisticamente maiores da E encontrados para o genótipo G estão relacionados aos elevados valores de g_s encontrados neste mesmo horário (Figuras 10A e 11A). Como já salientado, a transpiração está diretamente relacionada com a abertura estomática (Reis e Campostrini, 2011), em condições adequadas de $DPV_{\text{folha-ar}}$. Nos três horários, E e g_s tiveram respostas bem similares, evidenciando uma forte correlação entre estas variáveis (Figuras 10 e 11). Os altos valores g_s não foram associados a altos valores de taxas fotossintéticas para o G. Esta mesma resposta foi observada por Lopes (2014) em plantas adultas deste genótipo. Além do mais, assim como A_{net} , a densidade estomática não diferiu estatisticamente entre os genótipos, evidenciando que as variações nas taxas fotossintéticas entre os genótipos não foram associadas ao maior número de estômatos, uma vez que uma maior densidade estomática pode estar associada à maior taxa fotossintética líquida (Tanaka et al., 2013).

Os maiores valores de E resultaram em uma menor eficiência no uso da água (EUA) para o G (Figura 17). Uma menor eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) também foi observada para este mesmo genótipo (Figura 16), devido aos altos valores de g_s . Em estudo realizado por Torres Neto et al. (2009), a EIUA foi menor para o genótipo G. Tal resultado foi devido aos elevados valores de g_s , uma vez que não houve diferenças significativas nos valores de A_{net} . Contudo, este resultado mostra que o genótipo G pode apresentar um maior consumo de água para uma mesma unidade de CO_2 assimilado. De fato, no presente trabalho, a redução no teor de N no limbo foliar modificou as relações entre a assimilação do carbono e a saída da molécula de água, caracterizadas pela EIUA e EUA. Ambas as características foram menores no genótipo G. Esses resultados mostram que para uma mesma assimilação fotossintética do carbono, o genótipo G perde mais moléculas de água, refletindo numa maior razão de transpiração deste genótipo (E/A , variável inversa à eficiência no uso da água). Uma vez que o solo não apresentou nenhuma limitação hídrica durante o cultivo, estas variáveis por si não afetaram o crescimento das plantas.

Assim como a fotossíntese, a respiração foliar também tem uma grande importância, já que é um componente de extrema importância para o equilíbrio do carbono na folha e, portanto, para o crescimento da planta. A respiração foliar é fundamental para sustentar muitos processos metabólicos e fisiológicos (Griffin e Seemann, 1996; Flexas et al., 2006; Crous et al., 2012). Pelo fato das taxas de respiração serem limitadas pela disponibilidade de N (Crous et al., 2013; Fan et al., 2017), era esperada para o genótipo G uma menor respiração foliar, uma vez que este apresentou uma menor concentração de N_T (Figura 20). Entretanto, não houve diferença nas taxas de respiração entre o G e SS (Figura 13).

Estudar o controle fisiológico do balanço de carbono da folha entre fotossíntese e respiração é importante, uma vez que taxas de respiração mais elevadas podem representar menos carbono disponível para o crescimento e rendimento das plantas (Flexas et al., 2006). Assim como A_{net} , R_{luz} e R_{escuro} , o BCF entre os genótipos não diferiram estatisticamente nos horários avaliados (Figura 15). Embora o presente trabalho não tenha comparado o rendimento entre os genótipos estudados, sabe-se que SS geralmente apresenta maior produtividade do que G (Caliman Agrícola, comunicação pessoal). Portanto, essa resposta não está relacionada às taxas de respiração foliar e nem com o balanço ou assimilação fotossintética do carbono, pois não foi encontrada diferença significativa entre os genótipos para o BCF (Figura 15).

Em espécies C3, a proporção de Rubisco para atividades de assimilação de CO_2 associadas ao transporte de elétrons tendem a aumentar com o aumento do N foliar (ver Makino et al., 1992). O genótipo SS teve os maiores valores das variáveis V_c e V_o do que G. No entanto, isso não refletiu em maior proporção de carboxilação para oxigenação, uma vez que a relação $V_c:V_o$ foi maior para o genótipo G (Figura 12G, 12H e 12I). Além disso, às 8:00 h, os maiores valores de g_s observados no genótipo G não resultaram em maiores taxas de fotossíntese (Figura 9), provavelmente devido ao fato de que a taxa de V_c foi menor neste genótipo (Figura 12A).

A enzima Rubisco constitui um dos maiores investimentos de N na planta, de modo que menores concentrações de N na folha podem afetar as funções desempenhadas pela Rubisco (Griffin e Seemann, 1996; Zhang et al., 2008; Sage, 2013). Dessa forma, as taxas reduzidas de V_c e V_o observadas em G são devido à

menor concentração de N, o que pode reduzir o conteúdo de Rubisco e/ou a atividade total desta enzima.

A menor quantidade de N na folha do G não afetou estatisticamente as trocas gasosas quando comparada ao SS. Ao dividir a taxa fotossintética líquida a uma intensidade de luz de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A_{1200}) por N, o G mostrou uma maior assimilação de carbono por unidade de N na folha (Figura 18). Porém, essa maior EUN não se relacionou com um maior crescimento, considerando que as variáveis de crescimento foram menores no G (Figura 4). O G parece mostrar uma baixa eficiência na entrada de N na planta, possivelmente por meio de uma reduzida concentração e/ou atividade da enzima redutase do nitrato ou redutase do nitrito bem como outras associadas ao metabolismo de N, pois a eficiência na utilização do N pela planta considera os aspectos de absorção e metabolização deste nutriente mineral (Bredemeier e Mundstock, 2000). A incorporação do N pelas plantas engloba os processos de redução do nitrato a amônio e a assimilação do amônio em aminoácidos, sendo que a taxa e a quantidade de N assimilado pelas plantas durante o ciclo consistem na atividade das enzimas envolvidas no ciclo do N e da disponibilidade de energia necessária para os processos de assimilação (Marenco e Lopes, 2005). Essa incapacidade no metabolismo do N e não no metabolismo do carbono poderia explicar o baixo investimento em biomassa neste genótipo G, já que o metabolismo de N consome muito poder redutor por meio da enzima redutase do nitrato, que é a primeira enzima na cadeia de redução do nitrogênio dentro do processo de assimilação do N nas plantas (Purcino et al., 1994).

Se o genótipo G tiver comprometimento no metabolismo do N associado a esta enzima, torna-se justificável os valores inferiores da capacidade fotoquímica associados à emissão da fluorescência da clorofila neste genótipo (Tabela 1). A emissão da fluorescência avalia a eficiência fotoquímica, que por sua vez, também é fonte de poder redutor para o metabolismo de N via assimilação de nitrato (Hunt, 2003). Neste caso, ter mais eficiência no uso do N não torna o genótipo G ter um benefício em relação ao crescimento, o que é mostrado pelos inferiores valores das variáveis de crescimento para este genótipo (Figura 4).

As plantas que apresentam uma quantidade reduzida de N em moléculas de clorofila não apresentam o potencial máximo, pois, sob tais condições, ocorrem diversas alterações morfológicas e fisiológicas, desfavorecendo o crescimento de

plantas (Evans, 1989). A falta de N no metabolismo das plantas tem corroborado com a afirmação de que o N é um dos nutrientes que mais tem restringido o aumento de rendimentos das culturas (Greenwood et al., 1991), especialmente nos trópicos. Durante o período experimental, as plantas do genótipo G tiveram, menores taxas de crescimento (DC, AP, NF, CNC e AFT) comparado ao SS (Figura 4 e 5), uma vez que, a disponibilidade de N também é amplamente conhecida como determinante do crescimento da planta. A variável número de folhas (NF), dependente dos processos de diferenciação e divisão e alongamento celular, pode influenciar diretamente a AFT (Sá Sobrinho, 1988). A diferença entre as taxas de incremento do NF entre G e SS não foi muito grande, entretanto, o genótipo G também apresentou menores valores em relação a CNC (Figura 4D), resultando em uma menor taxa de incremento de AFT (menor interceptação da radiação solar) durante e no final do experimento (Figura 6 e 8A). Esses valores inferiores apresentados pelo G são diferenças atribuídas ao porte das plantas deste genótipo, já que este genótipo teve menor massa seca em relação ao SS (Figura 7B). A análise de crescimento é de grande ajuda e vem sendo usada para esclarecer as diferenças no crescimento, devido a fatores genéticos ou alterações do ambiente (Peixoto, 1998), tornando-se um meio eficaz para a identificação de materiais promissores (Benincasa, 2003), o que pode possibilitar assim o aumento no rendimento da planta adulta.

A redução de N em plantas, além de reduzir o crescimento, pode afetar a distribuição de assimilados nas diversas partes das plantas (Cruz, 2001). O genótipo G apresentou menor produção de biomassa seca, tanto da parte aérea (MS_{PA}) quanto das raízes (MS_R), e foi o genótipo que apresentou menor relação raiz/parte aérea (MS_R/MS_{PA}) (Figura 7C), o que significa que o G alterou o particionamento da massa seca em favor das folhas e não das raízes. No trabalho realizado com plantas de mamoeiro (Torres-Netto et al., 2009), o genótipo G, em comparação com os demais genótipos, teve a menor massa seca da parte aérea e da raiz, altura e diâmetro reduzidos, e menor massa foliar específica, corroborando com os resultados encontrados no presente trabalho.

No tempo, o crescimento de uma folha jovem, a qual compreende a fase de formação da folha e o aumento da área foliar (Catský e Sesták, 1997) foi avaliado com a finalidade de entender melhor as diferenças entre os genótipos estudados, uma vez que estes genótipos possuem diferenças nas concentrações de N no limbo

foliar. Pode-se observar, por meio do CNC e da intensidade de verde, que ambos os genótipos iniciaram com valores semelhantes (primeira avaliação). Entretanto, esses valores foram se diferenciando entre os genótipos ao longo do tempo de formação da folha (Figura 23A). Inicialmente, enquanto a folha não estava totalmente desenvolvida, com valores de concentração de clorofilas reduzidos, pôde-se observar os menores valores de F_v/F_m e PI (Figura 23B e 23C), evidenciando que em folhas mais jovens a maquinaria fotoquímica não está completamente desenvolvida. À medida que as folhas cresceram, os valores de intensidade de cor verde aumentaram e as folhas apresentaram maior eficiência fotoquímica, mostrada por meio da relação F_v/F_m e PI (Figura 23). Para o genótipo SS, o valor do índice SPAD acompanhou a resposta da variável CNC. Entretanto, no genótipo G, que se caracteriza como um genótipo que sintetiza uma menor quantidade de clorofilas totais que o genótipo SS, a redução nos valores do índice SPAD foi mais precoce que a redução nos valores do CNC. Neste caso, alguma sinalização acontece precocemente para que ocorra a redução na concentração de clorofilas totais. Nesta figura 23, é possível observar que, uma vez que a disponibilidade de água e nutrientes minerais é adequada aos dois genótipos, bem como não ocorre limitações na maquinaria fotossintética e no balanço de carbono, o reduzido incremento no CNC pode estar também associado a algum desbalanço fitohormonal, emissão de isopreno, bem como uma deficiência de N para suportar a quantidade de moléculas associadas a este nutriente para formar a biomassa final da folha.

6. CONCLUSÕES

Observou-se, neste trabalho, que o reduzido crescimento do genótipo Golden não foi associado à disponibilidade de carbono na folha, caracterizada pelo balanço entre a assimilação fotossintética do carbono e o processo respiratório, e que tal redução nas variáveis de crescimento possa estar associada a um comprometimento na absorção e/ou metabolismo interno de N, evidenciado pela reduzida capacidade fotoquímica em fornecer o poder redutor ao metabolismo deste importante nutriente mineral. Futuros trabalhos deverão ser realizados com o objetivo de quantificar a atividade/concentração das enzimas associadas ao metabolismo do N, bem como estudos relacionados aos fitohormônios, os quais estão envolvidos no crescimento e expansão das células de plantas desta espécie *Carica papaya* L. Uma vez que em plantios comerciais é relatado que o genótipo Golden sempre possui menor produtividade que o genótipo Sunrise Solo, tal redução na produtividade possa, de fato, estar associada ao comprometimento no metabolismo do N, a uma maior emissão de isopreno e um possível desbalanço fitohormonal e, assim, tais comprometimentos afetam o crescimento e estabelecimento inicial das plantas com reflexos na produtividade final do *Carica papaya* L.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alt C., Stutzel H., Kage H. (2000) Optimal nitrogen content and photosynthesis In cauliflower (*Brassica oleracea* L. botrytis). Scaling up from a leaf to the whole plant. *Annals of Botany*, 85: 779-787.
- Alves, F.L. (2003) A cultura do mamão *Carica papaya* L. no mundo, no Brasil e no Estado do Espírito Santo. In: Martins, D.S., Costa, A. F. S. (eds.), *A cultura do mamoeiro: t:00 hecnologias de produção*. Vitória: Incaper, pp.11-34.
- Amarante, C.V.T., Steffens, C.A., Zanardi, O.Z., Alves, E.O. (2008) Quantificação de clorofilas em folhas de macieiras 'Royal Gala' e 'Fuji' com métodos ópticos não-destrutivos. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 30(3): 590-595.
- Amarante, C.V.T., Zanardi, O.Z., Miqueloto, A., Steffens, C.A., Erhart, J. Almeida, J.A. (2009) Quantificação da área e do teor de clorofilas em folhas de plantas jovens de videira 'Cabernet Sauvignon' mediante métodos não destrutivos. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 31(3): 680-686.
- Amthor J.S. (1989) *Respiration and crop productivity*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Argenta, G., Silva, P.R.F., Bortolini, C.G., Forsthofer, E.L., Strieder, M.L. (2001) Relação da leitura do clorofilômetro com os teores de clorofila extraível e de nitrogênio na folha de milho. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13: 158-167.
- Benassi, A.C. (2007) Informes sobre a produção do mamão. Toda Fruta, Disponível em:

http://www.todafruta.com.br/todafruta/mostra_conteudo.asp?conteudo=14291
Acesso em: 06/04/2016.

- Benincasa, M.M.P. (2003) *Análise de crescimento de plantas: noções básicas*. Jaboticabal: FUNEP, 42 p.
- Bernacchi, C.J., Portis, A.R., Nakano, H., Caemmerer, S. Von., Long, S.P. (2002) Temperature Response of Mesophyll Conductance. Implications for the Determination of Rubisco Enzyme Kinetics and for Limitations to Photosynthesis in Vivo. *Plant Physiology*, 130: 1992-1998.
- Blankenship, R.E. (2009) Fotossíntese: As Reações Luminosas. In: Taiz, L. Zeiger, E. *Fisiologia Vegetal*. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, pp.147-181.
- Bredemeier, C., Mundstock, C.M. (2000) Regulação da absorção e assimilação do nitrogênio nas plantas. *Ciência Rural*, Santa Maria, 30(2): 365-372.
- Brooks, A., Farquhar, G.D. (1985) Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase/ oxygenase and the rate of respiration in the light. Estimates from gas exchange measurements on spinach. *Planta*. 165: 397-406.
- Bussotti, F., Desotgiu, R., Pollastrini, M., Cascio, C. (2010) The JIP test: a tool to screen the capacity of plant adaptation to climate change. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25 (Suppl. 8):43–50.
- Byrd G.T., Sage R.F., Brown R.H. (1992) A comparison of dark respiration between C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology*, 100: 191-198.
- von Caemmerer, S., Farquhar, G.D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376-387.
- Campostrini, E., Glenn D.M., Yamanishi O.K. (2010) Papaya: ecophysiology of growth and production. In: Damatta F (ed) *Ecophysiology of tropical tree crops*. Nova Science Publishers, NY, pp 287–307.
- Carelli, M.L.C., Ungaro, M.R.G., Fahl, J.I., Novo, M. do C.S.S. (1996) Níveis de nitrogênio, metabolismo, crescimento e produção de girassol. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 8(2): 123-130.
- Carvalho, J.F.C. (2014) *Desenvolvimento da videira e composição química dos frutos com a cobertura do solo*. Tese (Doutorado). Escola superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. 100p.

- Castro, F.A., Campostrini, E., Torres-Neto, A., Gomes, M.M.A., Ferraz, T.M., Glenn, D.M. (2014) Portable chlorophyll meter (PCM-502) values are related to total chlorophyll concentration and photosynthetic capacity in papaya (*Carica papaya* L.). Theoretical and Experimental *Plant Physiology*, 12p.
- Castro, F.A., Campostrini, E., Torres Netto, A., Viana, L.H. (2011) Relationship between photochemical efficiency (JIP-Test Parameters) and portable chlorophyll meter readings in papaya plants. *Braz. J. Plant Physiology*, 23(4):295-304.
- 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.* Dissertação (Mestrado). Universidade Estadual Norte do Fluminense. 70p.
- Catský, J., Sesták, Z. (1997) Photosynthesis during leaf development. In: Pessarakli, M. (ed.) *Handbook of photosynthesis*. New York: Marcel Dekker, p. 633-660.
- Coelho, F.S., Fontes, P.C.R., Finger, F.L., Cecon, P.R. (2012) Avaliação do estado nutricional do nitrogênio em batateira por meio de polifenóis e clorofila na folha. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47(4): 584-592.
- Costa, A.F.S., Pacova, B.E.V. (2003) Caracterização de cultivares, estratégias e perspectivas do melhoramento genético do mamoeiro. In: Martins, D.S., Costa, A.F.S. (ed.) *A cultura do mamoeiro: Tecnologia e Produção*. Incaper, 497p.
- Cousins, A.B., Ghannoum, O., von Caemmerer S., Badger M.R. (2010) Simultaneous determination of Rubisco carboxylase and oxygenase kinetic parameters in *Triticum aestivum* and *Zea mays* using membrane inlet mass spectrometry. *Plant, Cell and Environment*, 33: 444-452.
- Crawford, N.M. (1995) Nitrate: nutrient and signal for plant growth. *Plant Cell*, 7: 859–868.
- Crous, K.Y., Quentin, A.G., LIN, Y.S., Medlyn, B.E., WILLIAMS, D.G., Barton, C.M., Ellsworth, D.S. (2013) Photosynthesis of temperate *Eucalyptus globulus* trees outside their native range has limited adjustment to elevated CO₂ and climate warming. *Global Change Biology*, 19: 3790–3807.
- Crous, K.Y., Zaragoza-Castells, J., Ellsworth, D.S., Duursma, R.A., Löw, M., Tissue D.T., Owen K. Atkin, O.K. (2012) Light inhibition of leaf respiration in, field-grown *Eucalyptus saligna* in whole-tree chambers under elevated atmospheric CO₂ and summer drought. *Plant, Cell and Environment*, 35: 966-981.

- Cruz, J.L. (2001) *Efeitos de níveis de nitrato sobre o metabolismo do nitrogênio, assimilação do CO₂ e fluorescência da clorofila a em mandioca*. 87f. (Tese de doutorado) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Damatta, F.M., Ramalho, J.D.C. (2006) Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, Londrina, 18(1): 55-81.
- Dantas, J.L.L., Castro Neto, M.T. (2000) Aspectos botânicos e fisiológicos. In: Trindade, A.V. (ed.). *Mamão, produção: aspectos técnicos*. Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia, 11-14.
- Dickson, A.; Leaf, A.L.; Hosner, J. F. (1960) Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. *Forestry Chronicle*, 36:10-13.
- EMBRAPA. (2016) Disponível em < <https://www.embrapa.br/mandioca-e-fruticultura/cultivos/mamao> >. Acesso em 18 abril. 2016.
- EMBRAPA. (2003) 500 perguntas e 500 respostas: mamão, 1 ed. 151p.
- Epstein, E. (1999) Silicon. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 50:641-664.
- Evans, J.R. (1983) Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology*, 72: 297-302.
- Evans, J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78: 9-19.
- Fan, R., Sun, J., Yang, F., Li, M., Zheng, Y., Zhong, Q., Cheng, D. (2017) Divergent scaling of respiration rates to nitrogen and phosphorus across four woody seedlings between different growing seasons. *Ecology and Evolution*, 7(21): 8761–8769.
- FAO – Food and Agriculture Organization. FAOSTAT Database. Disponível em: < <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx> >. Acesso em: 20 abril. 2016.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. (1982) Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H. (Eds), *Encyclopedia of plant physiology. Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation*. Vol. 12B, *Springer*, Berlin, Germany, p.551-587.
- Flexas, J., Díaz-Espejo, A., Conesa, M.A., Coopman, R.A., Douthe, C., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbo, M., Tomàs, M., Niinemets,

- Ü. (2016) Mesophyll conductance to CO₂ and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C3 plants. *Plant Cell Environ.* 39, 965–982.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbo, M. (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiology Planta.* 127,343–352.
- Ferraz, R.A., Bardivieso, D.M., Leonel, S. (2012) Caracterização físico-química das principais variedades de mamão ‘solo’ comercializadas na CEAGESP/SP, 24(3): 181-185.
- Ferraz, T.M., Rodrigues, W. P.; Torres Netto, A., Reis, F.O., Peçanha, A.L., Figueiredo, F.A.M.M.A., Sousa, E.F., Glenn, D. M., Campostrini, E., 2016. Comparison between single-leaf and whole-canopy gas exchange measurements in papaya (*Carica papaya* L.) plants. *Sci Hortic-Amsterdam*, 209, 73–78.
- Ferrieri, R.A., Gray, D.W., Babst, B.A., Schueller, M.J., Schlyer, D.J., Thorpe, M.R. (2005) Use of carbon-11 in *Populus* shows that exogenous jasmonic acid increases biosynthesis of isoprene from recently fixed carbon. *Plant, Cell and Environment*, 28: 591-602.
- Field, C., Mooney H.A. (1986) The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants. In: T.J. Givnish. (ed). *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp.25-55.
- Fonseca, P.R.B., Fernandes, M.G., Dutra, F., Souza, T.A., Pontim, B.C.A. (2012) Uso do SPAD-502 na avaliação dos teores foliares de clorofila, em híbridos de milho, (*Zea mays* L.) bt e isogênico. *Revista Verde*, Mossoró, 7(1): 56-60.
- Fonseca, E.P., Valéri, S.V., Miglioranza, E., Fonseca, N.A.N., Couto, L. (2002) Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L.) Blume, produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. *Revista Árvore*, 26(4): 515-523.
- Force, L., Critchley, C., Rensen, J.S.V. (2003) New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test. *Photosynthesis Research*, 78: 17-33.
- Gianquinto, G., Goffart, J.E., Olivier, M., Guarda, G., Colauzzp, M., Dalla Costa, L., Delle Vedove, G., Vos, J., Mackerron, D.K.L. (2004) The use of handheld chlorophyll meters as a tool to assess the nitrogen status and to guide nitrogen fertilization of potato crop. *Potato Research*, 47: 35-80.

- Gil, P.A., Fontes, P.C.R., Cecon, P.R., Ferreira, F.A. (2002) Índice SPAD para o diagnóstico do estado de nitrogênio e para o prognóstico da produtividade da batata. *Horticultura Brasileira*, 20(4): 611-615.
- Grau, A e Halloy, S. (1997) Effect of chilling on CO₂ gas-exchange in *Carica papaya* L. and *Carica Quercifolia* (A. St. Hil.) solms. *Journal of Plant Physiology*. 475-480.
- Greenwood, D.J., Gastal, F., Lemaire, G., Draycott, A., Millard, P., Neeteson, J.J. (1991) Growth rate and % N of field grown crops: theory and experiments. *Annals of Botany*, London, 67: 181-190.
- Griffin, K.L., Turnbull, M.H. (2013) Light saturated RuBP oxygenation by Rubisco is a robust predictor of light inhibition of respiration in *Triticum aestivum* L. *Plant Biology*, 15: 769-775.
- Griffin, K.L., Seemann, J.R. (1996) Plants, CO₂ and photosynthesis in the 21st. *Chem. Biol.*, 3(4): 245–254.
- Guimarães, T.G., Fontes, P.C.R., Pereira, P.R.G., Alvarez, V.V.H., Monnerat, P.H. (1999) Teores de clorofila determinados por medidor portátil e sua relação com formas de nitrogênio em folhas de tomateiro cultivado em dois tipos de solo. *Bragantia* 58: 209-216.
- Gulmon, S.L., Chu, C.C. (1981) The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics and dry matter allocation in the Chaparral shrub *Diplacus aurantiacus*. *Oecologia*, 49: 207-212.
- Habash, D.Z., Genty, B., and Baker, N.R. (1994) The consequences of chlorophyll deficiency for photosynthetic light use efficiency in a single nuclear gene mutation of cowpea. *Photosynthesis Research*, 42: 17–25.
- Hiscox, J.D., Israelstam, G.F. (1979) A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany*, 57: 1332-1334.
- Huang, Z.A., Jiang, D.A., Yang, Y., Sun, J.W., Jin, S.H. (2004) Effects of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzymes in leaves of rice plants. *Photosynthetica*, 42(3):357-364.
- Hunt, S. (2003) Measurements of photosynthesis and respiration in plants. *Physiologia Plantarum*, 117: 314–325.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. Produção Agrícola Municipal - PAM. Disponível no Sistema IBGE de Recuperação Automática - Sidra:

<<http://www.sidra.ibge.gov.br/bda/acervo/acervo9.asp?e=c&p=PA&z=t&o=11>>. Acesso em 07 de abril de 2016.

- Jesus, S.V., Marengo R.J. (2008) O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. *Acta amazônica*, 38: 815-818.
- Jones, H.G. (1992) *Plant and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. 2 ed.: Cambridge University Press, 19-46.
- Kirst, H., Gabilly, S.T., Niyogi, K.K., Lemaux, P.G., and Melis, A. (2017) Photosynthetic antenna engineering to improve crop yields. *Planta*.
- Kirschbaum, M.U.F., Farquhar G.D. (1987) Investigation of the CO₂ dependence of quantum yield and respiration in *Eucalyptus pauciflora*. *Plant Physiology*, 83: 1032-1036.
- Kok, B. (1948) A critical consideration of the quantum yield of *Chlorella*-photosynthesis. *Enzymological*, 13: 1-56.
- Laza, R.C., Bergman, B., Vergara, B.S. (1993) Cultivar differences in growth and chloroplast ultrastructure in rice as affect by nitrogen. *Journal of Experimental Botany*, 44: 1643-1648.
- Leal, F.B. (2011) *Aplicações e perspectivas do uso do crédito de carbono em plantações de *Carica papaya* L. para conservação da biodiversidade*. Dissertação (Mestrado). Centro Universitário Vila Velha. 87p.
- Li, Y., Ren, B., Gao, L., Ding, L., Jiang, D., Xu, X. (2013) Less chlorophyll does not necessarily restrain light capture ability and photosynthesis in a chlorophyll-deficient rice mutant. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 199: 49–56.
- Lima da Silva, A., Doazan, J.P. (1995) Une méthode d'inadiation aux rayons gamma appliquée à des porte-greffes de Vigne in vitro. *Journal International Sciences Vigne Vin*, 29: 1-9.
- Lin Z.H., Chen L.S., Chen R.B., Zhang, F. Z., Jiang, H.X., Tang, N. (2009) CO₂ assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tealeaves in response to phosphorus supply. *BMC Plant Biology*, 9: 43.
- Lin, W., Shuai, B., Springer, P.S. (2003) The Arabidopsis LATERAL ORGAN BOUNDARIES–Domain Gene ASYMMETRIC LEAVES2 Functions in the Repression of KNOX Gene Expression and in Adaxial-Abaxial Patterning. *Plant Cell*, 15: 2241–2252.

- Loomis R.S., Amthor J.S. (1999) Yield potential, plant assimilatory capacity, and metabolic efficiencies. *Crop Science*, 39: 1584-1596.
- Lopes, T.S. (2014) *Trocas gasosas, termografia por infravermelho e eficiência fotoquímica: associação com o sexo em genótipos de mamoeiro (Carica papaya L.)*. Tese (Doutorado). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. 124p.
- Loreto, F., Sharkey, T.D. (1990) A gas exchange study of photosynthesis and isoprene emission in *Quercus rubra* L. *Planta*, 182(4):523-31.
- Loveys B.R., Scheurwater I., Pons T.L., Fitter A.H., Atkin O.K. (2002) Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slowgrowing plant species. *Plant, Cell and Environment*, 25: 975–988.
- Lu, C., Zhang, J., Zhang, Q, Li, L., and Kuan, T. (2001) Modification of photosystem II photochemistry in nitrogen deficient maize and wheat plants. *Journal of Plant Physiology*, 158: 1423–1430.
- Malavolta, E., Vitti, G.C., Oliveira, S.A. (1997) Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. 2. ed. rev. e atual. Piracicaba: Potafos, 319p.
- Ver Makino, A., Sakashita, H., Hidema, J., Mae, T., Ojima, K., and Osmond, B. (1992) Distinctive responses of ribulose- 1,5-bisphosphate carboxylase and carbonic anhydrase in wheat leaves to nitrogen nutrition and their possible relationships to CO₂ transfer resistance. *Plant Physiology*, 100: 1737-1743.
- Marenco, R.A., Lopes, N.F. (2007) *Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. 2 ed. Editora UFV, 469p.
- Marenco, R.A., Lopes, N.F. (2005) *Fisiologia Vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. Viçosa: UFV, v.439.
- Marschner, H. (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. London: Academic Press, 889p.
- Martins, D.S., Costa. A.F.S. (2003) *A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção*. Incaper, 497p.
- Martins, G.C.F., Teixeira, F.A., Bonomo, P., Souza, S.O., Hora, D.S., Santos, T.C. (2010) Densidade populacional de perfilhos de pastagem de *Brachiaria decumbens* diferida e adubada com nitrogênio. CD-Rom. *Anais da Reunião anual da sociedade brasileira de zootecnia*. Salvador, BA, Brasil.

- Martins, S.C.V., Pereira, L.F., Josimar Vieira Reis, J.V., Sanglard, L.M.V.P., Lopés, N.F.R., Detmann, K.C.S., Morais, L.E., Silva, P.E.M., Cavatte, P.C., DaMatta, F.M. (2011) *Limitações e Potencialidades da fotossíntese no cafeeiro em função da irradiância*. VII Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345): 659- 668.
- Monson, R. K., Jones, R.T., Rosenstiel, T.N., Schnitzler, J.P. (2013) Why only some plants emit isoprene. *Plant, Cell and Environment*, 36: 503–516.
- Moss, D.N. (1984) Photosynthesis, respiration, and photorespiration. In: Tesar, M.B. *Physiological basis of crop growth and development*. Madison: *American Society of Agronomy*, 131-152.
- Neto, S.V., Silva, C., Moreira, C.M., Marques, M.C. (2007) Inventário de emissões de compostos orgânicos voláteis biogênicos pela floresta de Trás-os Montes e Alto Douro, Norte de Portugal. *Science Forest*, 76: 35-44.
- Nobel, P.S. (2009) *Physicochemical and environmental plant physiology*. San Diego: *Academic Press*, 4 ed., 232p.
- Oaks, A. (1994) Primary nitrogen assimilation in higher plants and its regulation. *Canadian journal of botany*, 72: 739-750.
- Partelli, F.L., Vieira, H.D., Viana, A.P., Batista-Santos, P., Leitão, A.E., Ramalho, J.C. (2009) Low temperature impact on photosynthetic parameters in coffee genotypes. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 44:1404-1415.
- Peixoto, C.P. (1998) *Análise de crescimento e rendimento de três cultivares de soja em três épocas de semeadura e três densidades de plantas*. 151 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Penning de Vries F.W.T. (1972) Respiration and growth. In Rees, A.R., Cockshull, K.E., Hand, D.W., Hurd, R.J. (eds.), *Crop Processes in Controlled Environments*. Academic Press, New York, pp.327-347.
- Pons, T.L., Welschen, R.A.M. (2002) Overestimation of respiration rates in commercially available clamp-on leaf chambers. Complications with measurement of net photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 25: 1367-1372.

- Posse, R.P., Sousa E.F., Bernardo, S., Pereira, M.G., Gottardo, R.D. (2009) Total leaf area of papaya trees estimated By a nondestructive method. *Scientia Agricola*, 66(4): 462-466.
- Purcino, A.A.C., Magnavaca, R., Machado, A.T., Marriel, I.E. (1994) Atividade da redutase do nitrato em genótipos antigos e modernos de milho, cultivados sob dois níveis de nitrogênio. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, Campinas, 6: (1):41-46.
- Ramalho, J.C., Quartin, V.L., Leitão, E., Campos, P.S., Carelli, M.L.C., Fahl, J.I., Nunes, M.A. (2003) Cold acclimation ability and photosynthesis among species of the tropical Coffea genus. *Plant Biology*, 5 (11): 631 – 641.
- Ramesh, K., Chandrasekaran, B., Balasubramanian, T.N., Bangarusamy, U., Sivasamy, R., Sankaran, N. (2002) Chlorophyll dynamics in rice (*Oryza sativa*) before and after flowering based on SPAD (chlorophyll) meter monitoring and its relation with grain yield. *Journal Agronomy e Crop Science*, 188: 102-105.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. (1999) 5 ed. *Biologia Vegetal*. Rio de Janeiro: koogan, 1996. Reimpressão.
- Reis, F.O.; Campostrini E. (2011) Microaspersão de água sobre a copa: um estudo relacionado às trocas gasosas e à eficiência fotoquímica em plantas de mamoeiro. *Revista Brasileira Agrociência*, 17:284-295.
- Reis, A.R., Furlani Junior, E., Buzetti, S., Andreotti, M. (2006) Diagnóstico da exigência do cafeeiro em nitrogênio pela utilização do medidor portátil de clorofila. *Bragantia*, 65(1): 163-171.
- Ripley, B.S., Redfern, S.P., Dames, J. (2004) Quantification of the photosynthetic performance of phosphorus-deficient Sorghum by means of chlorophylla fluorescence kinetics. *South African Journal of Science*, 100(11): 615-618.
- Rosyara, U.R., Duveiller, E., Pant, K., Sharma, R.C. (2007) Variation in chlorophyll content, anatomical traits and agronomic performance of wheat genotypes differing in spot blotch resistance under natural epiphytotic conditions. *Australasian Plant Pathology*, 36: 245-251.
- Rozane, D.E., Prado, R.M., Natale, W., Franco, C.F., Leal, R.M. (2009) Influência do cultivar, do tipo de folha e do tempo de cultivo na medida indireta da clorofila (SPAD) em mudas de goiabeira. *Ciência agrotecnologia*, 33(6): 1538-1543.
- Ryan, M.G. (1991) A simple method for estimating gross carbon budget for vegetation in forest ecosystem. *Tree Physiology*, 9: 255-266.

- Sá Sobrinho, A.F. de. (1988) *Efeitos da deficiência hídrica sobre a floração, crescimento vegetativo da raiz e parte aérea em cultivares de amendoim*. 61f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Ceará, Fortaleza.
- Sage, R.F. (2013) Photorespiratory compensation: a driver for biological diversity. *Plant Biology*, 15: 624–638.
- Sanadze, G.A. (1969) Light-dependent excretion of molecular isoprene. *Progress in Photosynthesis Research*, 2: 701-706.
- Santos, P.L.F., Castilho, R.M.M. (2015) Relação entre teor de clorofila e nitrogênio foliar em grama esmeralda cultivada em substratos. *Revista Tecnologia & Ciência Agropecuária*, 9(4): 51-54.
- Shapiro, J.B., Griffin, K.L., Lewis, J.D., Tissue D.T. (2004) Response of *Xanthium strumarium* leaf respiration in the light to elevated CO₂ concentration, nitrogen availability and temperature. *New Phytologist*, 162: 377-386.
- Silva, M.C.C., Coelho, F.S., Braun, H., Fontes, P.C.R. (2011) Índice SPAD em função de diferentes horários e posições no folíolo da batata sob fertilização nitrogenada. *Revista Ciência Agronômica*, 42(4): 971-977.
- Silva, C.A., Moura, E.P. (2013) *Avaliação dos teores foliares da clorofila na cultura do girassol (Helianthus annuus L.), em relação às concentrações de nitrogênio*. Monografia. Curso de em Tecnologia em Mecanização em Agricultura de Precisão, FATEC, 36p.
- Silva, F.F., Pereira M.G., Ramos, H.C.C., Dasmaceno Junior, P.C., Pereira, N.S., Viana A.P., Daher, R.F., Ferrequeti, G.A. (2008) Estimation of genetic parameters related to morphoagronomic and fruit quality traits of papaya. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 8:65-73.
- Silvestre S., de Sousa Araújo S., Carlota Vaz Patto M., Marques da Silva J. (2014) Performance index: an expeditious tool to screen for improved drought resistance in the *Lathyrus* genus. *International journal of plant biology*, 56: 610–621.
- Sinclair, T.R., Gardner, F.P. (1998) Environment limits to plant production. In: Sinclair, T. R. Gardner, F. P. *Principles of ecology in plant production*. New York: CAB International, pp.63-78.
- Sinclair, W.A., Whitlow, T.H., Griffiths, H.M. (1997) Heritable tolerance of ash yellows phytoplasmas in green ash. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1928-1935.

- Singh, H.B., Zimmerman, P. (1990) Atmospheric distributions and sources of nonmethane hydrocarbons. In: Nriagu, J.O. *Advances in Environmental Science and Technology*. New York: Wiley, 24: 177-235.
- Slattery, R.A., VanLoocke, A., Bernacchi, C.J., Zhu, X.G., Ort, D.R. (2017) Photosynthesis, Light Use Efficiency, and Yield of Reduced-Chlorophyll Soybean Mutants in Field Conditions. *Frontiers Plant Science*, 18 April.
- Stirbet, A.; Govindjee. (2011) On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104: 236–257.
- Stitt, M., Krapp, A. (1999) The molecular physiological basis for the interaction between elevated carbon dioxide and nutrients. *Plant Cell Environment*, 22: 583–622.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Govindjee. (1995) Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistry and Photobiology*, 61: 32-42.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M. (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou, G., Govindjee (Eds.), *Advances in Photosynthesis and Respiration: Chlorophyll fluorescence: a Signature of photosynthesis*, Kluwer Academic Publishers, *The Netherlands*, 19: 321-362.
- Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M. (2001) Stress in plants, from daily rhythm to global changes, detected and quantified by the JIP-test. *Chimie Nouvelle*, 75: 3321-3326.
- Strauss, A.J., Kruger, G.H.J., Strasser, R.J., Van Heerden, P.D.R. (2006) Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. *Environmental and Experimental Botany*, 56: 147-157.
- Strasser, R. J, Srivasta, A, Tsimilli-Michel, M. (2000) The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M; Pathre, U; Mohanty, P. (eds), *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. London, Taylor and Francis, p. 445 - 483.
- Strzalka, k., Ketner, P. (1997) Carbon dioxide. In: Prasad, M.N.V. (Eds.), *Plant Ecophysiology*. John Wiley e Sons, Inc., New York. 393-456.

- Sugiharto, B., Miyata, K., Nakamoto, H., Sasakawa, H., Sugiyama, T. (1990) Regulation of expression of carbon-assimilating enzymes by nitrogen in maize leaf. *Plant Physiology*, 92: 963-969.
- Taiz, L., Zeiger, E. (2013) *Fisiologia vegetal*. 5. ed. Porto Alegre: Artmed. 954 p.
- Taiz, L., Zeiger, E. (2009) *Fisiologia vegetal*. 4.ed. Porto Alegre: Artmed. 819p.
- Tanaka, Y., Sugano, S.S., Shimada, T., Hara-Nishimura, I. (2013) Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in Arabidopsis. *New Phytologist*, 198(3):757-64.
- Tecchio, M.A., Moura, M.F., Paioli-Pires, E.J., Terra, M.M., Teixeira, L.A.J., Smarsi, R.C. (2011) Teores foliares de nutrientes, índice relativo de clorofila e teores de nitrato e de potássio na seiva do pecíolo na videira 'niagara rosada'. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 33(2): 649-659.
- Terashima, I., Evans, J.R. (1988) Effects of light and nitrogen on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant, Cell Physiology*, 29: 143-155.
- Tremblay, N., Wang, Z., Cerovic, Z.G. (2012) Sensing crop nitrogen status with fluorescence indicators. *Agronomy Sustainable Development*, 32: 451-464.
- Trindade, A.V., Oliveira, A.A.R., Nascimento, A.S., Oliveira, A.M.G., Rtzinger, C.H.S.P., Barbosa, C.J., Costa, D.C., Coelho, E.F., Santos Filho, H.P., Oliveira, J.R.P. (2000) *Mamão. Produção: aspectos técnicos*. Embrapa mandioca e fruticultura. Embrapa, Frutas do Brasil 3: 77p.
- Torres-Netto, A., Campostrini, E., da Costa, L.A., Sousa, M.A., Ramalho, J.C, Chaves, M.M. (2009) Morphological analysis and photosynthetic performance of improved papaya genotypes. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21: 209-222.
- Torres-Netto A., Campostrini E., Oliveira J.G., Bressan-Smith R.E. (2005) Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in Coffea leaves. *Scientia Horticulturae*, 104:99-209.
- Torres-Netto, A., Campostrini, E., Oliveira, J.G., 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* L.. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 14: 203-10.
- Tuner, F.T., Jund, M.F. (1991) Chlorophyll meter to predict nitrogen topdress requirement for semidwarf rice. *Agronomy Journal*, 83: 926-928.

- Vale, D.W., Prado, R.M. (2009) Adubação com NPK e o estado nutricional de 'citrumelo' por medida indireta de clorofila. *Revista Ciência Agronômica*, 40 (2): 266-271.
- Viana, E.M. (2007) *Interação de nitrogênio e potássio na nutrição, no teor de clorofila e na atividade de redutase do nitrato em plantas de trigo*. Dissertação (mestrado em Agronomia). Universidade de São Paulo. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 95p.
- Viégas, P.R.A. (1997) *Teores de nitrogênio em tecidos foliares, produção e qualidade de frutos de mamoeiro, em função da adubação nitrogenada*. Tese Doutorado- Viçosa – RJ, Universidade Federal de Viçosa - UFV, 62p.
- Villar, R., Alejandro Held, A., Merino, J. (1995) Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species. *Plant Physiology*, 107: 421-427.
- Villar, R., Held, A.A., Merino, J. (1994) Comparison of methods to estimate dark respiration in the light in leaves of two woody species. *Plant Physiology*, 105: 167-172.
- Von Elbe J.H. (2000) Colorantes. In: Fennema, O.W. *Química de los alimentos*. 2.ed. Zaragoza: Wisconsin - Madison, 2000. Cap.10: 782-799.
- Vos, J., Bom, M. (1993) Hand-held chlorophyll meter: a promising tool to assess the nitrogen status of potato foliage. *Potato Research*, 36: 301-308.
- Warner, R.L., Kleinhofs, A. (1992) Genetics and molecular biology of nitrate metabolism in higher plants. *Physiology Plant*, 85: 245-252.
- Warren, C.R., Adams, M.A. (2001) Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant, Cell and Environment*, 24: 597-609.
- Wellburn, A.R. (1994) The spectral determination of chlorophyll a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal Plant Physiology*, 144: 307-313.
- Weng, J.H., Lai, M.F. (2005) Estimating heat tolerance among plant species by two chlorophyll fluorescence parameters. *Photosynthetica*, 43(3): 439-444.
- Winer, A.M., Arey, J., Aschmann, S.M., Atkinson, R., Long, W.D., Morrison, L.C., Olszyk, D.M. (1989) *Hydrocarbon emissions from vegetation found in*

California's Central Valley. USA: Final Report, Contract No. A732- 155, California Air Resources Board, Sacramento, 300 p.

- Wong, S.C. (1979) Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interaction of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ and C₄ plants. *Oecologia*, 44: 68-74.
- Yoder, B.J., Pettigrew-Crosby, R.E. (1995) Predicting nitrogen and chlorophyll content and concentrations from reflectance spectra (400-2500nm) at leaf and canopy scales. *Remote Sensing Environment*, 53: 199-211.
- Zhang, Z.S., Yang, C., Gao, H.Y., Li, P. (2012) Relationship between photochemistry activity and decrease in chlorophyll content during senescence in leaves of stay green and quick-leavesenescence inbred line of maize. *Scientia Agricultura Sinica*, 45: 4794-4800.
- Zhang, X., Wollenweber, B., Jiang, D., Liu, F., Zhao, J. (2008) Water deficits and heat shock effects on photosynthesis of a trans- genic *Arabidopsis thaliana* moderate water stress and recovery than isohydric behavior. *Plant Soil*, 359: 335–349.
- Zhong, X. M., Sun, S.F., Li, F. H., Wang, J., Shi, Z.S. (2015) Photosynthesis of a yellow-green mutant line in maize. *Photosynthetica*, 53 (4): 499-505.