UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FISIOLOGIA VEGETAL

Tese

ESTRESSES ABIÓTICOS EM PLANTAS DE *Ricinus communis*

Davi Silva Dalberto

Pelotas, 2015

Davi Silva Dalberto

ESTRESSES ABIÓTICOS EM PLANTAS DE *Ricinus communis*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Fisiologia Vegetal.

Orientador: Dr. Marcos Antonio Bacarin

Co-orientadores: Dr. Dario Munt de Moraes

Dra. Emanuela Garbin Martinazzo

Pelotas, 2015

Dados de catalogação na fonte:
Ubirajara Buddin Cruz - CRB 10/901
Biblioteca de Ciência & Tecnologia - UFPel

D137e Dalberto, Davi Silva

Estresses abióticos em plantas de *Ricinus communis* / Davi Silva Dalberto. – 87f. : il. – Tese (Doutorado). Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. Universidade Federal de Pelotas. Instituto de Biologia. Pelotas, 2015. – Orientador Marcos Antonio Bacarin ; coorientadores Dario Munt de Moraes, Emanuela Garbin Martinazzo.

1.Fisiologia vegetal. 2.*Ricinus communis* L.. 3.Fotossíntese. 4.Teste JIP. 5.Trocas gasosas. 6.Crescimento. I.Bacarin, Marcos Antonio.II.Moraes, Dario Munt. III.Martinazzo, Emanuela Garbin. IV.Título.

CDD: 572.46

Banca examinadora

Prof. Dr. Marcos Antonio Bacarin

Prof. Dr. Luis Mauro Gonçalves Rosa

Prof. Dr. César Valmor Rombaldi

Prof. Dr. José Antonio Peters

RESUMO

DALBERTO, Davi Silva. **Estresses abióticos em plantas de *Ricinus communis***. 87f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2015.

Dentre as espécies vegetais oleaginosas utilizadas como fonte renovável de combustíveis e matéria prima industrial, a mamona (*Ricinus communis* L.) tem grande destaque em virtude do alto teor de óleo nas sementes e conteúdo de ácido ricinoléico (80-90% da composição dos ácidos graxos), além de sua rusticidade. Em razão da necessidade de aumentar a produção vegetal de forma a suprir as necessidades energéticas frente ao rápido crescimento populacional, o entendimento de como os fatores ambientais alteram a fisiologia das plantas é de grande interesse, uma vez que as plantas são frequentemente expostas a estresses abióticos. Neste trabalho foi avaliado o efeito de estresses ambientais como seca, alagamento do solo e exposição à baixa temperatura sobre a capacidade fotossintética e crescimento de plantas jovens de mamona. No primeiro experimento, plantas jovens de mamona das cultivares 'BRS Gabriela' e 'IAC Guarani' foram cultivadas em casa de vegetação. Quando apresentaram o par de folhas primárias expandido, as mesmas foram submetidas ao estresse por seca por 36 dias. No segundo experimento, plantas jovens de mamona das cultivares 'AL Guarany 2002' e 'IAC Guarani' foram cultivadas na mesma condição do primeiro experimento. Quando apresentaram sete a oito folhas foram submetidas ao alagamento do solo por cinco dias. No terceiro ensaio, plantas jovens de mamona das cultivares 'AL Guarany 2002', 'BRS Gabriela' e 'IAC Guarani' foram submetidas ao frio quando apresentaram o par de folhas primárias, pela transferência para condições naturais de campo no período de inverno. No primeiro experimento, a redução da fotossíntese ocorreu em função do aumento da resistência estomática com o decorrer do estresse, e posteriormente, pelo aumento de centros de reação inativos e da dissipação da energia absorvida, sendo observado redução dos índices de performance aos 36 dias estresse. Foi detectado que as plantas estressadas apresentaram menor crescimento. No segundo experimento, a redução da assimilação de carbono ocorreu em função da menor abertura estomática em conjunto com a redução da eficiência de carboxilação. Por outro lado, a atividade da

cadeia transportadora de elétrons foi estimulada quando as plantas estão em condições de alagamento do solo, sendo registrado aumento dos índices de performance em relação ao controle. No terceiro experimento, a exposição às baixas temperaturas afetou o funcionamento do aparato fotossintético, reduzindo a atividade fotoquímica e o fluxo de elétrons pelo interssistema. O tempo para alcançar fluorescência máxima aumentou nas plantas expostas às baixas temperaturas. Foi identificado que a atividade do fotossistema II foi mais sensível do que o do fotossistema I em plantas de mamona expostas às baixas temperaturas. No entanto, apesar dos danos ocorridos ao aparato fotossintético durante o estresse, as plantas jovens de mamona apresentaram capacidade de recuperação após o retorno à casa de vegetação com temperatura normal. Portanto, durante o desenvolvimento deste trabalho, pode-se notar que os estresses alteraram a atividade fotossintética das plantas de mamona com intensidade e mecanismos distintos, sendo observando menor tolerância da cultivar 'IAC Guarani' aos estresses hídricos estudados neste trabalho, quando comparada às cultivares 'AL Guarany 2002' e 'BRS Gabriela', enquanto que no estresse por baixas temperaturas as três cultivares apresentaram comportamento semelhante, sendo a cultivar BRS Gabriela menos sensível a esse estresse.

Palavras-chave: *Ricinus communis* L.; Fotossíntese; Teste JIP; Trocas gasosas; crescimento

ABSTRACT

DALBERTO, DAVI SILVA. **Abiotic stresses in *Ricinus communis* plants**. 87f. Thesis (Doctoral degree in Plant Physiology) - Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2015.

Among the oil plant species used as a renewable source of fuels and industrial raw material, castor bean (*Ricinus communis* L.) is of great importance due high oil content of the seeds and content of ricinoleic acid (80-90% of the acid fatty composition), and its rusticity. The need to increase crop production in order to meet the energy needs ahead with rapid population growth, the understanding about environmental impact in the physiology of plants is of great interest, since the plants are often exposed to abiotic stresses. This study aimed to evaluate the effect of environmental stresses such as drought, flooding and exposure to low temperature on the photosynthetic capacity and growth of young plants of castor bean. In the first experiment, young plants of castor bean cultivars 'BRS Gabriela' and 'IAC Guarani' were grown in the greenhouse. Plants were used at the primary pair leaf stage and divided into well-drained and drought treatments for 36 days. In the second experiment, young plants of castor bean cultivars 'AL Guarany 2002' and 'IAC Guarani' were grown in the same condition in the first experiment. Plants were used at the 7- to 8-leaf stage and were divided into well-drained and flooded treatments for five days. In the third test, young plants of castor cultivars 'AL Guarany 2002', 'BRS Gabriela' and 'IAC Guarani' were subjected to low temperatures at primary pair leaf stage, through of the transfer to natural field conditions during the winter. In the first experiment, the impair of photosynthesis was due to increased stomatal resistance in the course of stress, and subsequently, increase of inactive reaction centers and dissipation of the absorbed energy, being observed reduction in performance indices at 36 days stress. It was noted that stressed plants showed lower growth. In the second experiment, the reduction of carbon assimilation occurred due to decreased of both stomatal aperture and carboxylation efficiency. On the other hand, the transport chain activity of electrons was stimulated in flooded plants, with largest performance index in relation to the control. In the third experiment, exposure to low temperatures affected the functioning of the photosynthetic apparatus, with decrease the photochemical activity and the electron flow from the intersystem. The time to

reach maximum fluorescence increased in plants exposed to low temperatures. It was identified that the activity of photosystem II was more sensitive than photosystem I in castor bean plants exposed to low temperatures. However, despite the damage incurred to the photosynthetic apparatus during stress, castor bean seedlings showed resilience after returning to the greenhouse with normal temperature. Therefore, during the development of this work, it can be noted that the stresses changed the photosynthetic activity of the castor bean plants with intensity and different mechanisms, and observed a lower tolerance 'IAC Guarani' to water stress studied in this work compared to cultivars 'AL Guarany 2002' and 'BRS Gabriela', while in stress low temperatures the three cultivars behaved similarly, however, ‘BRS Gabriela’ was less sensitive to this stress.

Keyword: *Ricinus communis* L.; Photosynthesis; JIP-Test; Gas exchange; Growth

LISTA DE ABREVIATURAS

A	Taxa assimilatória líquida de CO_2
A/C_i	Eficiência intrínseca de carboxilação
A/E	Eficiência instantânea de uso da água
ABS	Absorção
ABS/RC	Fluxo específico de absorção por centro de reação ativo
ATP	Adenosina trifosfato
C_i	Concentração interna de CO_2
CO_2	Dióxido de carbono
DI	Dissipação
DI_0/RC	Fluxo específico de dissipação por centro de reação ativo
E	Taxa transpiratória
ET	Transporte de elétrons
ET_0/RC	Fluxo específico de transporte de elétrons por centro de reação ativo
F_0	Intensidade de fluorescência inicial
F_0/F_M	Razão entre fluorescência inicial e máxima – rendimento quântico da dissipação
FAO	*Food and Agriculture Organization of the United Nations* - Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura
F_I	Intensidade de fluorescência no passo I
F_J	Intensidade de fluorescência no passo J
F_K	Intensidade de fluorescência no passo K
F_M	Intensidade de fluorescência máxima
FSI	Fotossistema I

FSII	Fotossistema II
F_t	Intensidade de fluorescência no tempo *t*
F_V	Fluorescência variável
F_V/F_0	Razão entre fluorescência variável e inicial – Performance das reações luminosas no FSII
F_V/F_M	Razão entre fluorescência variável e máxima – Rendimento quântico máximo da fotoquímica primária
g_s	Condutância estomática
IPCC	*Intergovernmental Panel on Climate Change* - Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas
M_0	Inclinação da curva inicial da curva transiente
N	Número de eventos de oxidação e re-redução de Q_A até alcançar F_M
$NADPH_2$	Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzida
O_2	Oxigênio atmosférico
$^1O_2$	Oxigênio singleto
$P680^+$	Clorofila do centro de reação do FSII em estado oxidado
$^3P680^+$	Clorofila do centro de reação do FSII em estado tripleto
PI_{ABS}	Índice de performance relativo a absorção
PI_{TOTAL}	Índice de performance total
Q_A	Quinona A
Q_A^-	Quinona A em estado reduzido
RC	Centro de reação
RE	Redução dos aceptores finais de elétrons
RE_0/RC	Fluxo específico de redução dos aceptores finais do FSI por centro de reação ativo

Rubisco	Ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase
S_M	Área complementar total acima da curva transiente normalizada
S_M/tF_M	Estado redox médio de Q_A
tF_M	Tempo necessário para alcançar F_M
TR	Captura
TR_0/DI_0	Razão entre as reações fotoquímicas e de dissipação no FSII – Performance das reações luminosas no FSII
TR_0/RC	Fluxo específico de captura por centro de reação ativo
V_I	Fluorescência variável relativa no passo I
V_J	Fluorescência variável relativa no passo J
V_t	Fluorescência variável relativa no tempo *t*

LISTA DE SÍMBOLOS

φ_{Po}	Rendimento quântico máximo da fotoquímica primária
φ_{Do}	Rendimento quântico da dissipação de energia
φ_{Eo}	Rendimento quântico do transporte de elétrons
φ_{Ro}	Rendimento quântico da redução de aceptores primários do FSI
Ψ_{Eo}	Eficiência com a qual um éxciton capturado é capaz de mover um elétron além de Q_A
δ_{Ro}	Eficiência com a qual um elétron é utilizado na redução dos aceptores finais de elétrons

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL 12
CAPÍTULO 1 - ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA DE DUAS CULTIVARES DE *Ricinus communis* L. SUBMETIDOS AO DÉFICIT HÍDRICO 18
INTRODUÇÃO 18
MATERIAL E MÉTODOS 19
RESULTADOS 21
DISCUSSÃO 30
CONCLUSÃO 34
CAPÍTULO 2 - EFEITO DO ALAGAMENTO DO SOLO SOBRE A ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA DE PLANTAS JOVENS DE *Ricinus communis* L. 35
INTRODUÇÃO 35
MATERIAL E MÉTODOS 36
RESULTADOS 38
DISCUSSÃO 45
CONCLUSÕES 48
CAPÍTULO 3 - EFEITO DE BAIXAS TEMPERATURAS SOBRE A ATIVIDADE DO APARATO FOTOSSINTÉTICO DE DIFERENTES GENÓTIPOS DE MAMONA 49
INTRODUÇÃO 49
MATERIAIS E MÉTODOS 50
RESULTADOS 52
DISCUSSÃO 64
CONCLUSÃO 66
CONSIDERAÇÕES FINAIS 68
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 71

INTRODUÇÃO GERAL

O impacto ambiental causado pela dependência de uso de petróleo e a constante elevação de custo desse produto têm estimulado, nos últimos anos, o cultivo de oleaginosas para suprir a necessidade de fontes renováveis de combustíveis e matérias-primas industriais (DYER et al., 2008; ATABANI et al., 2013). Aliado a isso, estima-se que a agricultura possui grande potencial de mitigação das mudanças climáticas, auxiliando na eliminação de emissões de gases com efeito de estufa através do seqüestro de dióxido de carbono (IPCC, 2007).

Os óleos vegetais possuem 90% do conteúdo de calor do diesel derivado do petróleo, tendo teor energético mais elevado do que outros recursos bioenergéticos como o etanol (AGARWAL, 2007). Ademais, por ser o bioproduto quimicamente mais similar ao petróleo, o óleo vegetal tem enorme potencial para substituí-lo na indústria química (DYER et al., 2008). O valor industrial de um óleo é determinado, em grande parte, pela sua composição de ácidos graxos, e ainda que a maioria dos óleos vegetais contenha basicamente cinco ácidos graxos (esteárico, palmítico, oleico, linoleico, linolênico), existe uma grande diversidade de ácidos graxos presentes na natureza, com potencial para utilização na indústria (CAHOON et al., 2007).

Neste cenário, o óleo obtido da mamona surge como alternativa viável de fonte de matéria-prima, visto que o conteúdo de oléo nas sementes varia entre 40-55%. Embora não possa ser utilizado para alimentação, é mais versátil do que outros óleos vegetais, pelo elevado teor de ácido ricinoléico (80-90%), tendo o restante de sua composição formada por ácido linoléico (3-6%), ácido oléico (2-4%), ácidos graxos saturados (1-5%) (SCHOLZ e SILVA, 2008), além de possuir cerca de 10% de glicerina. Independentemente do seu país de origem ou época de cultivo, sua composição química permanece relativamente constante (MUTLU e MEIER, 2010).

Atualmente, o óleo de mamona é usado para muitas aplicações, como matéria-prima para combustíveis e produtos químicos derivados do óleo, entre eles componentes reativos para tintas e revestimentos, polímeros e fibras sintéticas (XIE e GUO, 2002; VERHÉ et al., 2004; GANDINI, 2010; BELGACEM e GANDINI, 2011). Essa vasta gama de aplicações industriais de óleo de rícino elevou sua procura no mercado mundial.

A espécie *Ricinus communis* L., pertence à família Euphorbiaceae, com origem evolutiva na Etiópia. Originalmente é uma árvore ou arbusto perene, podendo crescer acima de 10 m de altura, contudo, as variedades para cultivo anual crescem entre 60-120 cm. Trata-se de uma planta tipicamente tropical, apesar do cultivo ter se intensificado fora dos trópicos. É considerada uma planta rústica, todavia sua produção e rendimento dependem fortemente das condições ambientais, sendo a precipitação pluvial, temperatura e umidade relativa do ar fatores que influenciam a produtividade da cultura (SILVA, et al., 2000; SAVY FILHO, 2004).

O Brasil é o sexto maior produtor mundial de mamona, com produção de 119,5 mil toneladas de baga, com rendimento de 277 kg ha^{-1} de baga (FAO, 2013), sendo a Índia o maior produtor mundial, onde este valor alcança 1.500 kg ha^{-1}, sendo evidente a necessidade do aumento da capacidade do rendimento no Brasil, em relação à Índia.

Em relação ao cultivo de mamona no Brasil, há disponível somente 23 cultivares registradas, com poucas informações a cerca de sua fisiologia e resposta a estresses. Entre as cultivares utilizadas atualmente, a cultivar IAC Guarani é a mais antiga, tendo sido lançada em 1974 pelo Instituto Agronômico de Campinas (IAC), a qual se destaca por sua rusticidade e produtividade (1950 a 4000 kg ha-1), apresentando ciclo de 180 dias, porte médio e frutos indeiscentes, o que possibilita a colheita mecanizada. A cultivar AL Guarany 2002, lançada pela Coordenadoria de Assistência Técnica Integral (CATI) no ano de 2002, possui características semelhantes à IAC Guarani acerca de ciclo, porte e deiscência. Entretanto, ainda que contem com características similares, a cultivar Al guarani 2002, é preferencialmente cultivada no Rio Grande do Sul, por apresentar maior adaptabilidade às condições edafoclimáticas da região, e, portanto alcançando produtividade superior à obtida nos cultivos de IAC Guarani. Lançada em 2012, a cultivar BRS Gabriela apresenta ciclo de 150 dias, porte baixo e frutos indeiscentes, obtendo alta produtividade. No entanto, devido seu lançamento recente, poucas informações acerca dessa cultivar são obtidas na literatura.

Há uma consciência crescente de que são necessários mais investimentos em pesquisa nos cultivos agrícolas, de forma a aumentar a produtividade e suprir as necessidades alimentares e energéticas frente ao rápido crescimento populacional. Dessa forma, a busca pelo entendimento de como os fatores ambientais alteram os

processos bioquímicos e fisiológicos, que acarretam em redução da biomassa e produtividade dos cultivos, são de fundamental importância, uma vez que as plantas frequentemente são expostas a estresses ambientais (condições ambientais sub ou supra ótimas). As mudanças climáticas globais aumentam a vulnerabilidade da agricultura aos estresses abióticos, e a previsão da contínua elevação das temperaturas (DORE, 2005), leva ao aumento na incerteza da frequência e intensidade das chuvas (GARBRETCH et al., 2014), que pode ter consequências como períodos extensos de estiagens, bem como episódios de precipitação intensa que causam o alagamento do solo. Além disso, alterações na distribuição de massas de ar frio causam episódios súbitos de baixas temperaturas no inicio da primavera (CAMPOS et al., 2013), o que pode afetar as plantas em desenvolvimento inicial, cultivadas nesse período.

A fotossíntese, processo responsável pela conversão da energia luminosa em energia química e absorção do CO2 da atmosfera para formação de esqueletos de carbono na biomassa vegetal, é afetada por modificações no clima, e requer maior atenção quanto aos estudos dos estresses abióticos sobre a fisiologia de plantas e produtividade vegetal.

A proteína D1 do complexo proteico do fotossistema II (FSII) é extremamente sensível a perturbações causadas por estresses, sendo degradada sob condições desfavoráveis (GOH et al., 2012), perturbando a atividade da cadeia transportadora de elétrons no cloroplasto, o que reduz a produção de $NADPH_2$ e ATP. Ademais, a enzima Ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), responsável pela fixação do CO_2 em plantas, tem sua atividade carboxilase afetada em condições de estresse, devido aumento da concentração de inibidores, redução da regeneração de Ribulose 1,5 bisfosfato (RuBP), alteração do pH do estroma, entre outros fatores, afetando as reações do ciclo de Calvin e diminuindo a assimilação líquida de CO_2 nas plantas estressadas (GALMÉS et al., 2103).

Medições de fotossíntese são muito importantes para avaliar a fisiologia vegetal (GUO e TAN, 2013), de forma a comparar e compreender a produtividade de sistemas vegetais, bem como a sua resposta a estresses ambientais (MILLAN-ALMARAZ et al., 2009). O aparato fotossintético, especialmente o FSII, é extremamente sensível a diferentes estresses, podendo ser afetado antes mesmo de danos morfológicos serem observados. A detecção precoce do estresse pode ser

utilizada para identificar condições fisiológicas das plantas sobre variável escala espacial e temporal antes mesmo que os efeitos sejam aparentes.

Os efeitos dos estresses bem como a adaptação aos mesmos podem ser monitorados através da análise do comportamento do aparato fotossintético (STRASSER e TSIMILLI-MICHAEL, 2001; ZARCO-TEJADA et al., 2002). Dentre os métodos usados como indicadores de estresses ou das variações fisiológicas, a análise da fluorescência da clorofila *a* vem sendo amplamente utilizada para selecionar plantas tolerantes aos estresses ambientais. A ampla utilização da fluorescência da clorofila *a* é decorrente do fato de ser um método não destrutivo, de baixo custo, relativamente simples de utilizar e por permitir fazer inferências sobre processos fundamentais do aparato fotossintético (BAKER e ROSENQVIST, 2004; OUKARROUM et al., 2009; YUSUF et al., 2010).

A energia da luz absorvida por moléculas de clorofila pode ser utilizada (i) no efeito fotoquímico na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese, (ii) na dissipação de energia como calor; ou (iii) ser emitida como luz (fluorescência) (BAKER, 2008). Estes três processos não existem isoladamente, mas sim em concorrência uns com os outros, tanto que o aumento na eficiência em um resultará em decréscimo na produção dos outros dois (MURCHIE e LAWSON, 2013).

A emissão de fluorescência baseia-se no efeito “Kautsky”, onde uma amostra de tecido fotossintético mantido no escuro por tempo suficiente resulta em um valor de fluorescência mínima ou inicial (F_0), sendo que nesta condição a oxidação das quinona A (Q_A) (aceptor inicial de elétrons do FSII) é máxima, considerando assim que todos os centros de reação do FSII estão “abertos”. Quando a amostra é iluminada por um pulso de luz saturante por curto período, é obtida a intensidade de fluorescência máxima (F_M), onde o conteúdo de Q_A está completamente reduzido, ou seja, todos os centros de reação estão “fechados” (KRAUSE e WEIS, 1991). Estes parâmetros são utilizados para calcular a fluorescência variável ($F_V = F_M - F_0$), permitindo o calculo da razão F_V/F_M, frequentemente utilizada para estimar a atividade fotoquímica do FSII (MAXWELL e JOHNSON, 2000; ROHACEK, 2002).

No entanto, quando o aumento da intensidade de fluorescência é plotado em uma escala logaritmica de tempo, é observada uma curva polifásica, com passos intermediários J e I entre a fluorescência miníma (passo O) e a máxima (passo P), sendo denominada curva transiente OJIP. O aumento da fluorescência de uma intensidade mínima do passo O para o passo J, ocorre entre 2 e 3 ms, e é

denominado como fase fotoquímica. Esta fase é fortemente dependente de luz e contém informações sobre a redução do conteúdo de Q_A, ou seja, do lado aceptor do FSII (STIRBET e GOVINDJEE, 2011). A fase J-I-P é denominada fase térmica e reflete a redução do restante da cadeia transportadora de elétrons (STIRBET e GOVINDJEE, 2012). A fase JI pode ser associada com a redução do interssistema da cadeia transportadora de elétrons e a fase IP com o fluxo de elétrons na redução dos aceptores finais de elétrons do FSI (SCHANSKER et al., 2014; XIN et al., 2013).

O Teste JIP, desenvolvido por Strasser e Strasser (1995), utilizando os pontos obtidos na curva transiente OJIP, fornece informações detalhadas sobre estrutura e atividade do FSII, tamanho do sistema antena, atividade de transporte de elétrons e redução de aceptores finais de elétrons do FSI (STRASSER et al., 2004; TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008).

Outro método de avaliação da atividade fotossintética é baseado nas trocas gasosas, sendo que atualmente é o método mais comum utilizado para a medição de fotossíntese. Este procedimento consiste em isolar uma amostra fotossintética em uma câmara fechada, de forma a registrar as alterações nas proporções de vapor de água e gás carbônico, permitindo assim que a taxa de assimilação líquida de carbono, a taxa de transpiração, a condutância estomática e concentração intercelular de CO_2 sejam calculadas (von CAEMMERER e FARQUHAR, 1981; LONG e BERNACCHI, 2003).

Técnicas de análise da fluorescência de clorofila *a*, juntamente com medição das trocas gasosas, tem sido cada vez mais utilizadas, de forma a fornecer informações adicionais sobre a performance fotossintética (MAXWELL e JOHNSON, 2000; NABITY et al., 2009; WONG et al., 2012). O uso destas técnicas como forma de identificar alterações no comportamento fotossintético em plantas submetidas ao déficit hídrico (van HEERDEN et al., 2007; RAPACZ et al., 2010; KOLLER et al., 2013), alagamento (RENGIFO et al., 2005; LI et al., 2007; JING et al., 2009), baixas temperaturas (PIETRINI et al., 2005; STRAUSS et al., 2007) e altas temperaturas (JIANG et al., 2006; SHANMUGAM et al., 2013; YAN et al., 2013b) tem sido bem sucedido. Assim tem sido possível o estudo dos efeitos de diferentes estresses sobre a capacidade fotossintética de diversas plantas, bem como a identificação e a compreensão dos mecanismos que possam atenuar tais efeitos.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o comportamento do aparato fotossintético, trocas gasosas e crescimento de plantas jovens de mamona submetidas ao déficit hídrico, alagamento e exposição à baixa temperatura.

CAPÍTULO 1

ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA DE DUAS CULTIVARES DE *Ricinus communis* L. SUBMETIDOS AO DÉFICIT HÍDRICO

INTRODUÇÃO

Alta adaptabilidade e tolerância a condições adversas tem permitido o plantio de mamona em regiões marginais aos cultivos agrícolas (SEVERINO et al., 2012). Atualmente, as áreas predominantemente cultivadas com mamona estão em regiões semiáridas e áridas da Índia, China e Brasil (BABITA et al., 2010). Nestes ambientes as plantas vivenciam situações de déficit hídrico frequentemente, mais pela distribuição errática de chuvas do que pelo conteúdo de água em si.

A fotossíntese é um dos alvos primários dentre as alterações fisiológicas da planta sobre déficit hídrico (PINHEIRO e CHAVES, 2011). Estudos que abordam o efeito da restrição hídrica sobre a fotossíntese demonstram que nessas condições a redução da taxa de assimilação de carbono deve ser atribuída a (i) limitação estomática, com aumento da resistência estomática à saída de água e entrada de CO_2 e (ii) não-estomática, que inclui a degradação de pigmentos, inativação dos fotossistemas e redução da atividade das enzimas do Ciclo de Calvin (ASHRAF e HARRIS, 2013), provocando a redução da produtividade vegetal.

É sabido que as plantas de mamona apresentam certa capacidade de tolerar a seca, porém, o comportamento do aparato fotossintético frente a esse estresse é pouco conhecido. Desta forma, pesquisas balizadas por esse propósito são de grande valia, visto que tais conhecimentos são fundamentais para manejo do cultivo e para desenvolvimento de programas de melhoramento, considerando-se que o desempenho fotossintético é um dos fatores determinantes na produção de biomassa (ZHU et al., 2008).

Dentre os métodos para avaliação da funcionalidade do aparato fotossintético, tem-se destacado o uso da medição da fluorescência transiente da clorofila *a*, por ser uma técnica não-invasiva, rápida, altamente sensível e de fácil manuseio (STRASSER et al., 2004). A correta análise e interpretação da curva polifásica do aumento da intensidade de fluorescência (curva OJIP) permite avaliar as reações fotoquímicas na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese (STRASSER et al. 2010).

A análise da fluorescência transiente associada a outros métodos, como as trocas gasosas, tem sido empregada com sucesso na análise de plantas submetidas a estresses abióticos, como déficit hídrico (GOMES et al., 2012), alagamento (MARTINAZZO et al., 2011), salinidade (KALAJI et al., 2011), toxicidade por ferro (ADAMSKI et al., 2011) e calor (HUTHER et al., 2013). Dessa forma, o uso dessas técnicas no estudo do impacto do déficit hídrico de plantas de mamona é de grande valia, de forma a entender o comportamento do aparato fotossintético de plantas sob estresse, permitindo a seleção de genótipos tolerantes e mecanismos de adaptação, fornecendo informações que contribuem para o melhoramento dessa espécie, bem como de outras plantas cultivadas sensíveis a esse estresse.

O objetivo do presente trabalho foi avaliar o efeito do déficit hídrico sobre a atividade fotossintética e crescimento de plantas jovens de das cultivares BRS Gabriela e IAC Guarani.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal e condução do ensaio

O experimento foi instalado no dia 18/02/13, sendo conduzido em casa de vegetação com temperatura média de 25 ± 4°C e com condições de irradiância que alcançaram a média máxima de aproximadamente 540 µmol fótons m^{-2} s^{-1} de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo durante o período experimental. Sementes de duas cultivares de mamona (*Ricinus communis* L.), cultivares BRS Gabriela e IAC Guarani, foram semeadas em vasos de 10 L (cinco sementes por vaso) contendo mistura de latossolo vermelho e areia, na proporção de 3:1. Uma semana após a emergência procedeu-se o desbaste, deixando uma planta por vaso. Três vezes por semana foi adicionada solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950). Quando as plantas apresentaram o par de folhas primárias completamente expandido (dia 18/03/2013), iniciaram-se os tratamentos, sendo que metade dos vasos de cada cultivar tiveram sua irrigação suspensa e os demais permaneceram sendo irrigados (controle).

As leituras de trocas gasosas e fluorescência transiente da clorofila *a* foram realizadas no primeiro dia após o início do estresse, e repetidas em intervalos de sete dias até o 36º dia após o inicio do tratamento.

Análise da fluorescência transiente da clorofila *a*: Normalização e subtração de transientes e Teste JIP

A emissão da fluorescência da clorofila *a* foi medida com fluorômetro portátil modelo HandyPEA (Hanstech, King's Lynn, Norkfolk, Reino Unido), utilizando-se o primeiro par de folhas expandidos. As medidas foram realizadas no período da manhã em folhas previamente adaptadas ao escuro por 30 minutos. A fluorescência transiente foi obtida mediante a emissão de um pulso de luz saturante (intensidade de 3.000 µmol fótons m^{-2} s^{-1}). A intensidade de fluorescência emitida pelas clorofilas foi medida entre 50 µs e 1 s, obtendo os seguintes passos: O (50 µs, fluorescência inicial, F_0), K (300 µs), J (2 ms), I (30 ms) e P (fluorescência máxima, F_M).

Para avaliação mais detalhada entre os passos OK e OJ, a curva transiente foi normalizada como fluorescência relativa variável, como segue: $W_{OK} = (F_t - F_0)/(F_K - F_0)$ e $W_{OJ} = (F_t - F_0)/(F_J - F_0)$, respectivamente. Adicionalmente, as diferenças cinéticas foram calculadas a partir da fluorescência relativa variável, W_{OK} e W_{OJ}, através da subtração dos transientes das plantas submetidas ao alagamento e controle, conforme descrito: $\Delta W_{OK} = (W_{OK(estresse)} - W_{OK(controle)})$ e $\Delta W_{OJ} = (W_{OJ(estresse)} - W_{OJ(controle)})$, revelando a presença da banda-L e banda-K, respectivamente (YUSUF et al., 2010).

A partir da intensidade da fluorescência transiente da clorofila *a* foram calculados os parâmetros estabelecidos pelo Teste JIP (STRASSER e STRASSER, 1995, TSMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008), sendo que os mesmos foram normalizados em relação aos respectivos controles.

Trocas Gasosas

As trocas gasosas foram medidas no primeiro par de folhas expandidos, utilizando-se de um analisador portátil infravermelho de CO_2, modelo LI-6400XT (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, EUA), sendo que as medidas foram realizadas entre as 10 e 11 h. As condições da câmara foliar foram controladas de forma a obter a concentração de CO_2 em 380 µmol CO_2 mol^{-1} e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo de 1.200 µmol fótons m^{-2} s^{-1}. Foram estimadas a taxa assimilatória líquida de CO_2 (A), a condutância estomática (g_s), a taxa transpiratória (E), e a concentração interna de CO_2 (C_i). A taxa assimilatória líquida de CO_2 e taxa transpiratória (E) foram calculadas segundo o modelo de von Caemmerer e Farquhar (1981).

Crescimento vegetal

Ao final do experimento (63 dias após a semeadura), foram realizadas as medições biométricas de crescimento: (i) altura da planta, utilizando uma régua milimetrada, considerando o ponto inicial, região do colo, até a inserção da ultima folha; (ii) diâmetro do caule, aferido com um paquímetro na altura do colo; (iii) número de folhas; (iv) área foliar total, mensurada por meio de medidor automático de área foliar modelo LI-3100 (LI-Cor Inc., Lincoln, NE, EUA); e após a secagem em estufa com circulação de ar forçada, a 70°C por um período de pelo menos 72h, mensuradas a (v) massa seca de folhas e (vi) massa seca do caule. A partir dos dados primários de área foliar total e massa seca de folhas calculou-se a área foliar específica, pela razão entre esses dois parâmetros de crescimento.

Análise estatística

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, utilizadas quatro plantas por tratamento, sendo realizadas duas leituras por planta, totalizando oito leituras por tratamento. Os parâmetros de fluorescência foram normalizados em relação aos respectivos controles. Os parâmetros de trocas gasosas e de crescimento foram submetidos à análise de variância ($p \leq 0,05$), e as diferenças significativas entre as médias dos tratamentos foram determinadas por meio do teste T de Student, utilizando o software Statistix 9.0®.

RESULTADOS

Fluorescência transiente da clorofila *a*

Para todos os tratamentos, a cinética de emissão de fluorescência da clorofila *a* apresentou a característica transiente polifásica OJIP quando os transientes foram plotados em escala logarítmica de tempo (dados não apresentados).

Na Tabela 1 são apresentados os valores de intensidade de fluorescência nos passos O, J, I e P, normalizados em relação aos respectivos controles. Pouca alteração foi observada, com modificações expressivas sendo detectadas principalmente no 36º dia de estresse. Em ambas cultivares foi visualizado aumento na fluorescência inicial (F_0), sendo que em IAC Guarani também foi registrado aumento na intensidade de fluorescência no passo J (F_J).

Nas Figuras 1A e 1B, são representados os dados da cinética de emissão de fluorescência normalizados entre os passos O (50 μs) e K (300 μs) na forma de

diferença de transiente [$W_{OK(estresse)} – W_{OK(controle)}$], para o 1º, 8º, 22º e 36º dia de déficit hídrico. Foi possível observar o aumento da banda-L (~150 µs) com o decorrer do déficit hídrico, sendo que para as plantas da cv. IAC Guarani (Figura 1B) houve maior amplitude, principalmente ao final do ensaio. A presença da banda-L positiva indica uma curva menos sigmoidal, que implica no menor agrupamento energético entre as unidades de FSII (STRASSER et al., 2004), sendo que quanto mais positiva, menor a conectividade.

Tabela 1. Valores de intensidade de fluorescência transiente nos passos O (F_0), J (F_J), I (F_I) e P (F_M) de plantas de mamona submetidas ao déficit hídrico

Cultivar	Dias de estresse	Intensidade de fluorescência			
		F_0	F_J	F_I	F_M
BRS Gabriela	1	0,995*	1,011	0,991	0,973
	8	0,933	0,916	0,955	0,966
	15	1,002	1,028	1,081	1,094
	22	0,992	0,973	1,016	1,047
	29	1,024	0,968	0,982	1,022
	36	1,210	1,107	1,078	1,080
IAC Guarani	1	0,960	0,955	0,991	1,006
	8	1,029	1,019	1,038	1,046
	15	1,081	1,067	1,072	1,061
	22	0,990	0,968	1,015	1,033
	29	1,073	0,909	0,904	0,931
	36	1,477	1,145	1,021	1,019

*Valores de intensidade de fluorescência obtidos para as plantas sob déficit hídrico foram normalizados para os respectivos controles (controle = 1).

Nas Figuras 1C e 1D é representada a diferença cinética entre os passos O (50 µs) e J (2 ms) [$W_{OJ(estresse)} – W_{OJ(controle)}$], nas quais identifica-se a presença da banda-K (~300 µs) em ambas cultivares. As plantas submetidas ao déficit hídrico apresentaram alternância entre picos positivos no início do estresse, indicando sensibilidade inicial ao déficit hídrico, com posterior redução abaixo dos níveis do controle no 22º dia, como adaptação ao estresse, retornando a apresentar pico positivo ao final do período experimental, indicando que a estratégia de adaptação não se manteve em longo prazo. Segundo Yusuf et al. (2010) e Xiang et al. (2013)

quando a banda-K é positiva, há inativação do complexo de evolução de oxigênio e/ou aumento do tamanho da antena funcional do FSII.

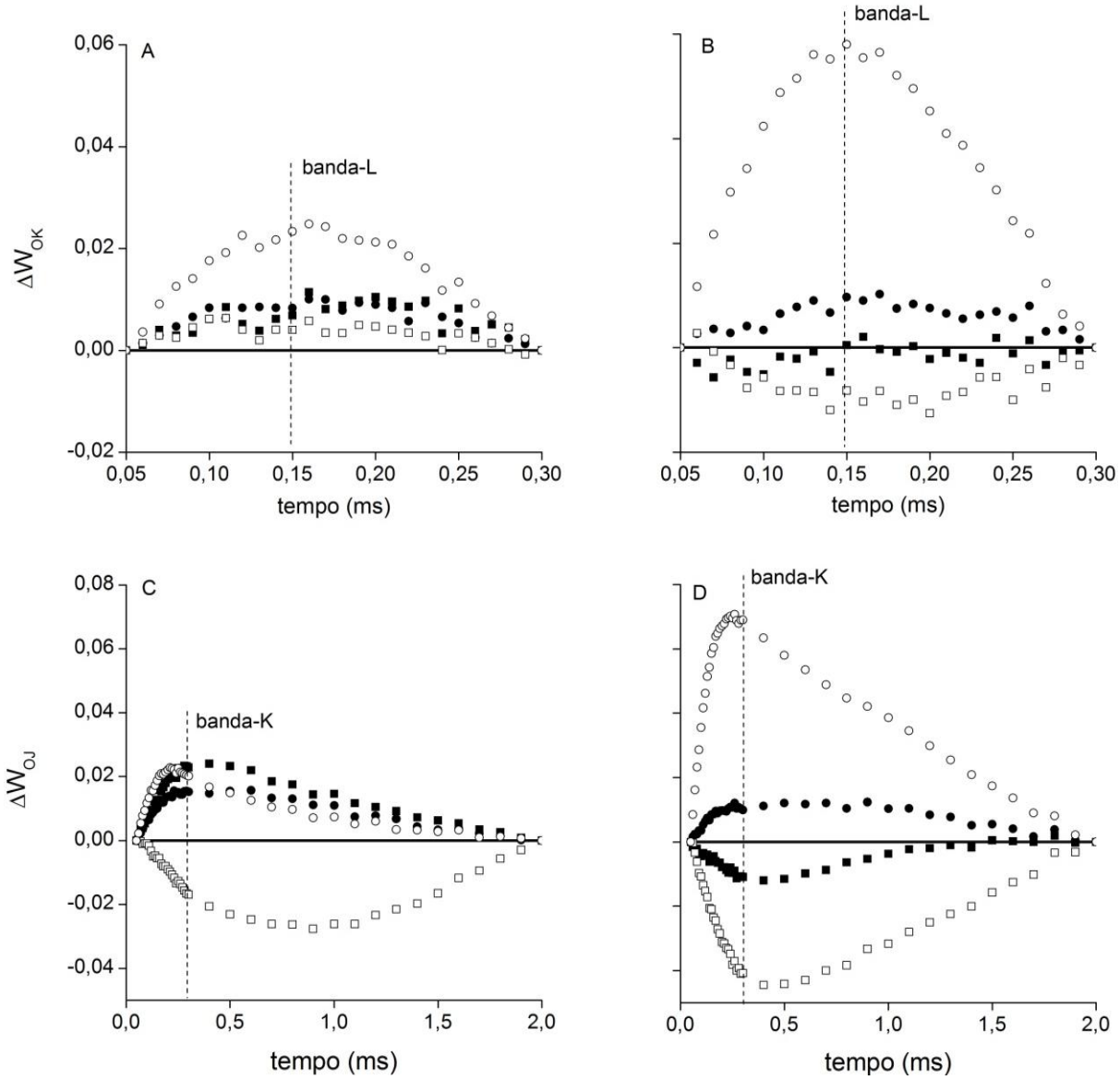


Figura 1. Diferença cinética da dupla normalização entre F_0 e F_K [$\Delta W_{OK} = W_{OK(estresse)} - W_{OK(controle)}$] (A-B) e entre F_0 e F_J [$\Delta W_{OJ} = W_{OJ(estresse)} - W_{OJ(controle)}$] em plantas de *Ricinus communis* L. no 1º (□), 8º(○), 22º(△) e 36º (◇) dia de déficit hídrico. BRS Gabriela (A e C), IAC Guarani (B e D).

Na Figura 2 são representados parâmetros do Teste JIP em função da cultivar e do período de estresse para o 1º, 8º, 22º e 36º dia de déficit hídrico, sendo que são apresentados valores que foram normalizados aos seus respectivos controles.

Nas plantas de mamona da cultivar BRS Gabriela submetidas ao déficit hídrico (Figura 2A), os parâmetros biofísicos como número de eventos de oxidação e

redução de Q_A até alcançar F_M (N) e a área complementar total acima da curva transiente normalizada ($S_M = EC_0/RC$) apresentaram aumento gradativo ao longo do período experimental. Os fluxos específicos por centro de reação de absorção (ABS/RC), de captura (TR_0/RC), e da dissipação (DI_0/RC) apresentaram pequeno aumento no 1º dia de estresse, com posterior redução no 8º e 22º dia, sendo que, no 36º dia, houve novo aumento desses parâmetros, sendo mais expressivo para DI_0/RC. O fluxo específico do transporte de elétrons por centro de reação (ET_0/RC), não alterou em resposta ao estresse, contudo o fluxo específico da redução dos aceptores finais de elétrons de FSI por centro de reação (RE_0/RC) aumentou a partir do 22º dia de estresse.

Em relação aos rendimentos quânticos observou-se que o rendimento quântico fotoquímico máximo ($\varphi_{Po} = TR_0/ABS = F_V/F_M$) não foi afetado pelo déficit hídrico enquanto que o rendimento quântico do transporte de elétrons além de Q_A ($\varphi_{Eo} = ET_0/ABS$) e da redução dos aceptores finais de FSI ($\varphi_{Ro} = RE_0/ABS$) apresentaram aumento no 8º e 22º dia de estresse, retornando a valores próximos do controle no 36º dia de estresse. Quanto aos parâmetros de eficiência foi verificado que a eficiência com a qual um éxciton capturado no centro de reação é capaz de mover um elétron além de Q_A (Ψ_{Eo}) apresentou comportamento similar a φ_{Eo}, enquanto não houve alteração da eficiência com a qual um elétron do interssistema é utilizado para redução dos aceptores finais de FSI (δ_{Ro}).

A razão F_V/F_0 ($TR_0/DI_0 = [\varphi_{Po}/(1-\varphi_{Po})]$), utilizada para descrever a performance das reações luminosas (STRASSER et al., 2004) é relatada como mais sensível a estresse por seca do que F_V/F_M (OUKARROUM et al., 2007). A despeito da pouca alteração observada em F_V/F_M, foi registrado pequeno decréscimo em F_V/F_0 no 36º dia de estresse.

Os índices de performance PI_{ABS} e PI_{TOTAL} apresentaram redução no 1º dia de estresse, com posterior aumento no 8º e 22º dia de estresse, em função do aumento da densidade de centros de reação ativos em relação ao conteúdo de clorofila na antena (RC/ABS, sendo o inverso de ABS/RC) e de Ψ_{Eo}. O maior valor de PI_{TOTAL} em relação ao controle do que PI_{ABS} nas plantas estressadas registrado no 22º dia ocorreu em função do aumento de $\delta_{Ro.}$ No entanto, o aumento de ABS/RC, concomitante com a redução da performance das reações fotoquímica e do transporte de elétrons, provocou novo decréscimo abaixo do controle de PI_{ABS} e PI_{TOTAL} no 36º dia de estresse.

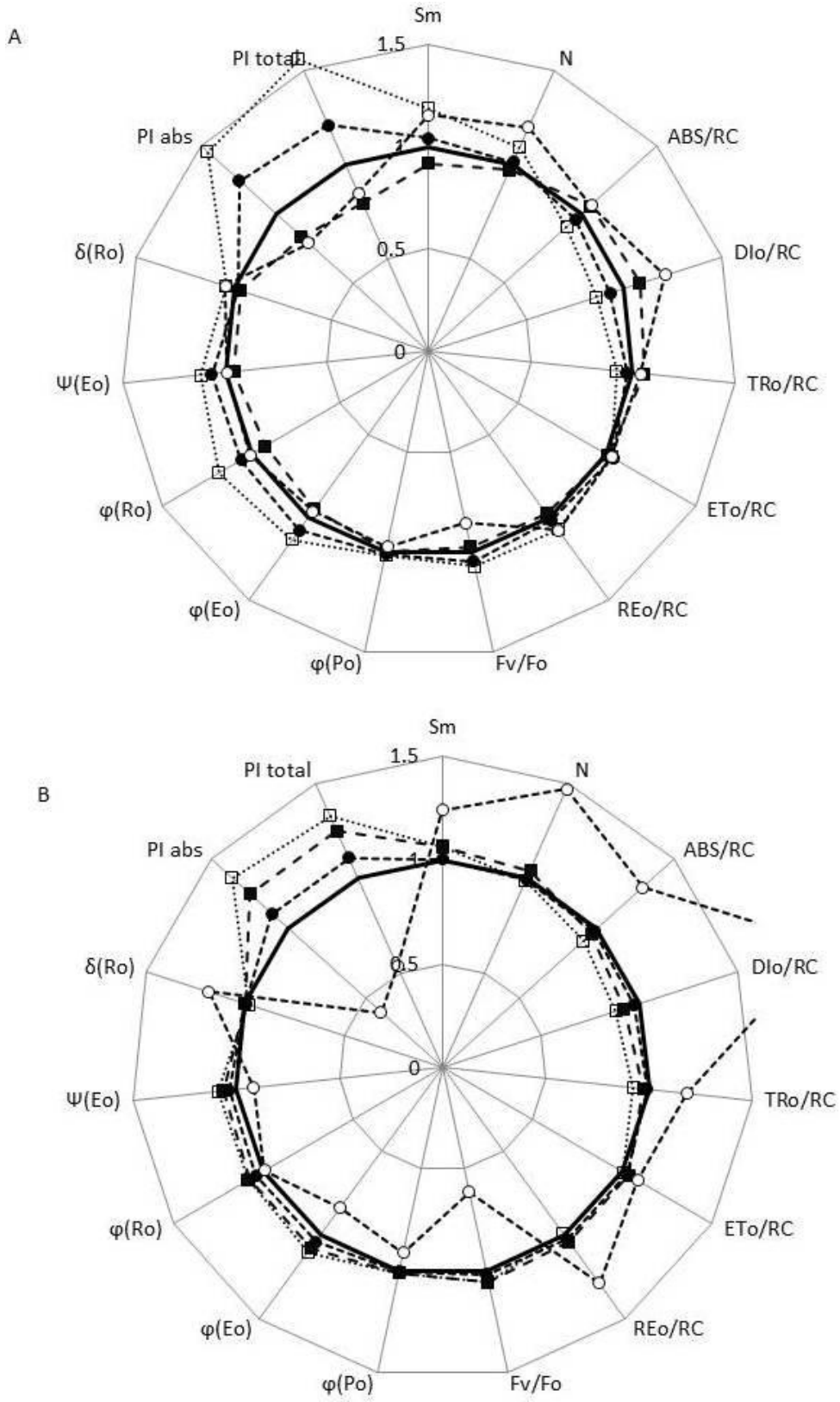


Figura 2. Parâmetros Teste JIP, calculados a partir da fluorescência da clorofila *a,* de plantas jovens de *Ricinus communis*, cultivares BRS Gabriela (A) e IAC Guarani (B), ao 1º (■), 8º(●), 22º(□) e 36º (○) dia submetidas ao déficit hídrico. Os valores foram normalizados utilizando o controle como referência.

Em plantas da cultivar IAC Guarani submetidas ao déficit hídrico (Figura 2B), valores de S_M e N apresentaram aumento somente no 36º dia de estresse. Os fluxos específicos ABS/RC, TR_0/RC e DI_0/RC apresentaram pequena redução entre o 1º dia e 22º dia de estresse. No entanto, os valores destes parâmetros, em conjunto com RE_0/RC, aumentaram no 36º dia de estresse.

Em relação aos rendimentos quânticos, ocorreu aumento de φ_{Eo} e φ_{Ro} do 1º ao 22º dia de estresse, sem alteração de φ_{Po} no mesmo período. Entretanto, no 36º dia de estresse ocorreu diminuição dos rendimentos quânticos, com valores de φ_{Eo} e φ_{Eo} abaixo dos níveis do controle. Para os parâmetros de eficiência, Ψ_{Eo} apresentou comportamento similar ao observado em φ_{Eo}, enquanto foi observado aumento de δ_{Ro} no 36º dia de estresse. Adicionalmente, houve redução drástica de F_V/F_0 no mesmo período.

Os índices de performance PI_{ABS} e PI_{TOTAL} apresentaram aumento até o 22º dia de estresse, decorrente do decréscimo de ABS/RC e aumento da performance das reações luminosas e do transporte de elétrons. Como δ_{Ro} pouco alterou nesse período, não foi notada diferença entre os valores normalizados de PI_{ABS} e PI_{TOTAL}. No 36º dia de estresse ocorreu a diminuição dos índices de performance abaixo dos níveis do controle, semelhante ao observado em 'BRS Gabriela', porém, com maior intensidade.

Trocas Gasosas

Os valores dos parâmetros de trocas gasosas para as plantas da cv. BRS Gabriela diferiram entre os tratamentos após o oitavo dia de início do déficit hídrico (Figura 3), sendo que, nas plantas sob déficit hídrico os valores de taxa assimilatória líquida (*A*), condutância estomática (g_s), taxa transpiratória (*E*) e concentração interna de CO_2 (C_i) diminuíram em relação às plantas controle. Para *A*, maior redução foi observada no 29º dia de estresse (Figura 3A), entretanto para as variáveis g_s e *E* a redução foi praticamente contínua com o desenvolvimento do estresse, atingindo valores próximos à zero no 22º dia de estresse (Figura 3C e 3E).

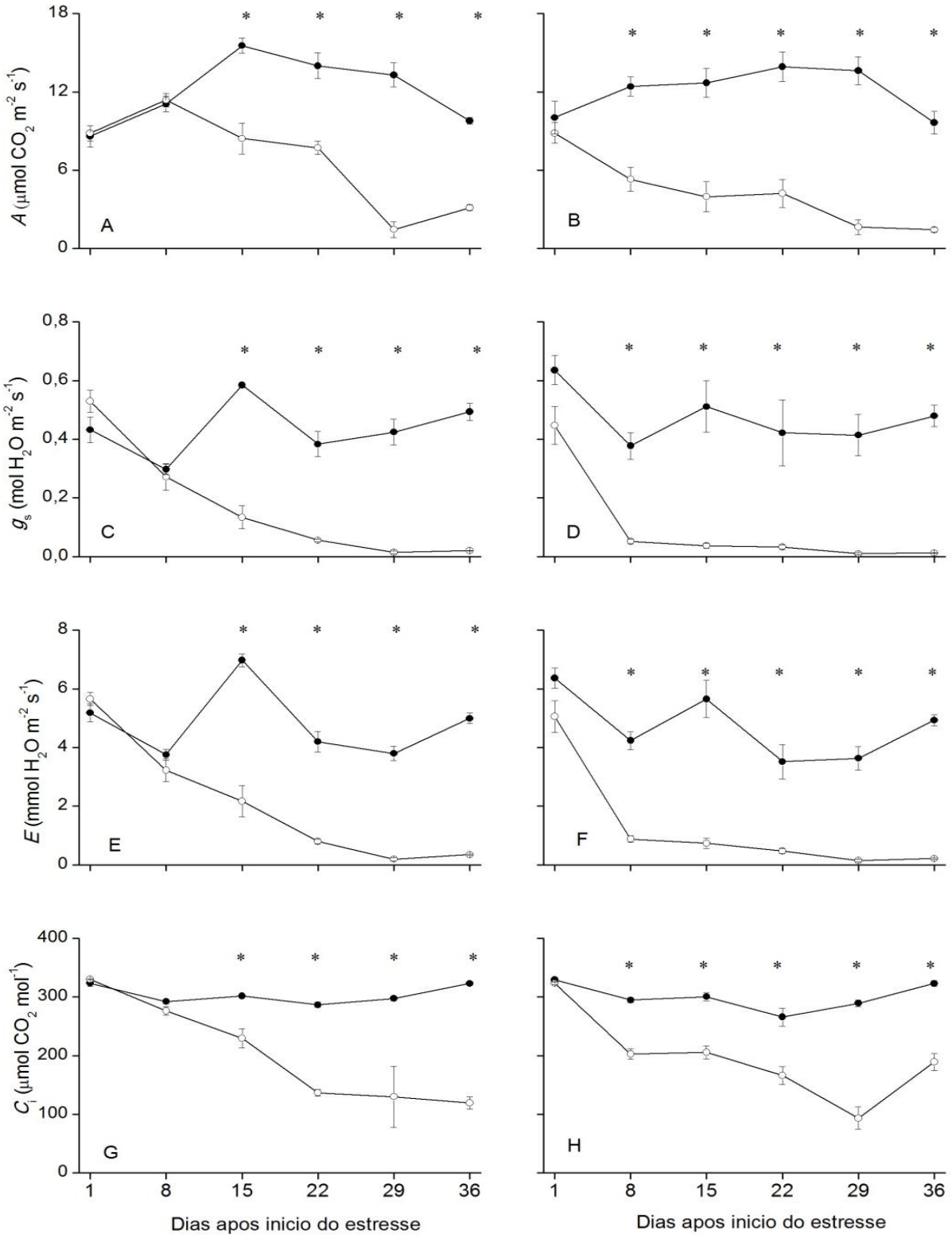


Figura 3. Parâmetros de trocas gasosas de folhas de *Ricinus communis*, cultivares BRS Gabriela (A, C, E, G) e IAC Guarani (B, D, F, H), sob controle (●) e déficit hídrico (○). Taxa assimilatória líquida (*A*), condutância estomática (g_s), taxa de transpiração (*E*) e concentração interna de CO_2 (C_i). Barras indicam o erro padrão da média. *indicam diferença significativa entre os tratamentos pelo teste T de Student ($p \leq 0,05$).

Para as plantas da cultivar IAC Guarani (Figura 3B, D, F e H) o comportamento foi similar, ou seja, houve redução nos parâmetros de trocas gasosas em função do déficit hídrico. Contudo, as diferenças estatísticas entre as plantas estressadas e controle iniciaram aos oito dias de estresse, com decréscimo nas plantas estressadas mais acentuadas do que as observadas para as plantas da cultivar 'BRS Gabriela'.

O estresse por déficit hídrico afetou a eficiência intrínseca de carboxilação de forma diferenciada entre as cultivares (Tabela 2). Nas plantas da cultivar BRS Gabriela, foi registrada redução significativa somente no 15º e 29º dia de estresse, enquanto que em 'IAC Guarani' a redução ocorreu em todo o período partir do 8º dia.

Para a eficiência instantânea do uso da água, o aumento ocorreu com o decorrer do período de estresse, sendo verificada diferença significativa a partir do 8º e 15º dias de estresse em plantas das cultivares IAC Guarani e BRS Gabriela, respectivamente.

Tabela 2. Valores de eficiência intrínseca de carboxilação (A/C_i, expresso em µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} Pa) em plantas jovens de mamona submetidas ao déficit hídrico

Dias de estresse	Eficiência intrínseca de carboxilação (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} Pa)			
	BRS Gabriela		IAC Guarani	
	Controle	Déficit hídrico	Controle	Déficit hídrico
1	0,261 ±0,028	0,262 ±0,018	0,300 ±0,042	0,267 ±0,024
8	0,377 ±0,025	0,408 ±0,016	0,417 ±0,024	0,269 ±0,054*
15	0,510 ±0,024	0,354 ±0,033*	0,413 ±0,031	0,208 ±0,069*
22	0,482 ±0,036	0,559 ±0,040	0,515 ±0,028	0,272 ±0,080*
29	0,445 ±0,033	0,149 ±0,112*	0,465 ±0,033	0,209 ±0,079*
36	0,297 ±0,010	0,269 ±0,039	0,294 ±0,030	0,078 ±0,016*

* indica diferença significativa entre as médias dentro de cada genótipo, pelo teste T a 5% de significância. Valores de média ± erro padrão da média (n=8)

Tabela 3. Valores de eficiência instantânea do uso da água (*A*/E, expresso em µmol CO_2 mmol H_2O) em plantas jovens de mamona submetidas ao déficit hídrico

Dias de estresse	Eficiência instantânea do uso da água (µmol CO_2 mmol H_2O)			
	BRS Gabriela		IAC Guarani	
	Controle	Déficit hídrico	Controle	Déficit hídrico
1	1,67 ±0,14	1,56 ±0,07	1,57 ±0,14	1,76 ±0,07
8	2,97 ±0,13	3,74 ±0,27	2,97 ±0,14	5,90 ±0,33*
15	2,24 ±0,06	4,44 ±0,47*	2,34 ±0,15	5,03 ±0,50*
22	3,39 ±0,17	9,86 ±0,39*	4,48 ±0,46	8,49 ±1,07*
29	3,53 ±0,18	9,12 ±2,16*	3,88 ±0,21	11,68 ±0,72*
36	1,98 ±0,11	9,03 ±0,47*	1,96 ±0,18	6,57 ±0,58*

* indica diferença significativa entre as médias dentro de cada genótipo, pelo teste T a 5% de significância. Valores de média ± erro padrão da média (n=8)

Parâmetros de crescimento

O crescimento de plantas sob déficit hídrico foi extremamente afetado, com redução significativa em todos os parâmetros analisados, conforme observado na Tabela 4. Os parâmetros que sofreram maior decréscimo nas plantas estressadas foram os de massa seca de folhas e de área foliar total, com 79 e 82% de redução nas plantas da cultivar BRS Gabriela e 85 e 87% em ‘IAC Guarani’. Redução mais intensa do tamanho da folha também foi notada em ‘IAC Guarani’, com decréscimo de 70%, enquanto em ‘BRS Gabriela’ foi de 60%. Contudo, redução significativa da área foliar específica foi observada somente em ‘BRS Gabriela’. O diâmetro, a massa seca do caule e a altura da planta apresentaram redução, sendo mais expressiva em ‘IAC Guarani’ (27, 59 e 42%, respectivamente) do que em ‘BRS Gabriela’ (23, 26 e 30%, respectivamente).

Tabela 4. Parâmetros de crescimento em plantas jovens de mamona submetidas ao déficit hídrico

Parâmetro	Cultivar	Controle	Estresse
Altura	BRS Gabriela	31,67 ± 1,13	22,20 ± 1,21*
(cm)	IAC Guarani	27,47 ± 1,88	15,82 ± 1,52*
Diâmetro na altura do colo	BRS Gabriela	8,03 ± 0,43	6,19 ± 0,14*
(cm)	IAC Guarani	9,17 ± 0,19	6,62 ± 0,14*
Número de folhas	BRS Gabriela	7,50 ± 0,29	3,25 ± 0,25*
	IAC Guarani	5,75 ± 0,48	2,50 ± 0,29*
Área foliar total	BRS Gabriela	859,42 ± 49,40	146,38 ± 12,74*
(cm^2 $planta^{-1}$)	IAC Guarani	858,15 ± 81,61	110,92 ± 21,06*
Massa seca de folhas	BRS Gabriela	3,03 ± 0,23	0,63 ± 0,05*
(g $planta^{-1}$)	IAC Guarani	3,26 ± 0,27	0,48 ± 0,09*
Massa seca do caule	BRS Gabriela	1,36 ± 0,09	1,00 ± 0,09*
(g $planta^{-1}$)	IAC Guarani	1,80 ± 0,20	0,74 ± 0,11*
Área foliar específica	BRS Gabriela	284,63 ± 8,49	230,64 ± 7,96*
(cm^2 g^{-1})	IAC Guarani	263,45 ± 15,30	229,07 ± 3,84

* indicam diferença significativa entre médias na linha, pelo teste T a 5% de significância. Valores de média ± erro padrão da média (n=4)

DISCUSSÃO

Um dos principais determinantes para acúmulo de biomassa da planta, a fotossíntese tem-se mostrado muito sensível ao déficit hídrico (CHAVES et al., 2009). A inibição da assimilação de CO_2 em plantas nessas condições é um fenômeno bem conhecido, com respostas altamente complexas (PINHEIRO e CHAVES, 2011), sendo dependente da espécie, intensidade do estresse e fase do desenvolvimento.

No presente experimento foi observado que a imposição do estresse por déficit hídrico afetou de maneira significativa o crescimento das plantas das duas cultivares, sendo que as plantas da cultivar IAC Guarani foram mais sensíveis ao déficit hídrico. Tais resultados corroboram que existe uma relação entre genótipos às

respostas ao estresse hídrico como descrito na literatura (WANG et al., 2008b; YADOLLAHI et al., 2011; CORREIA et al., 2014).

A redução da área foliar total, seja pela redução do número e/ou tamanho de folhas, é uma importante modificação morfológica, que em conjunto com a redução da condutância estomática, diminui a perda de água pela evapotranspiração (WANG et al., 2008b). Sausen e Rosa (2010) verificaram redução da altura, massa seca da parte aérea e área foliar total em plantas de mamona da cultivar BRS 149 Nordestina, com irrigação mantida a 70% da capacidade de campo. Em plantas de mamona 'BRS Paraguaçu' foi reportada a redução da área foliar e massa seca do caule quando cultivadas em reduzido conteúdo de água no solo (LACERDA et al., 2009; FREITAS et al., 2010). A reduzida absorção de água em condições de déficit hídrico resulta na perda de turgor, necessário para a expansão das células vegetais. Semelhantemente, reduz a síntese de fotoassimilados e sua distribuição para os drenos, afetando a divisão celular (FAROOQ et al., 2009).

Um dos principais fatores que reduzem o crescimento das plantas sob estresse hídrico é a diminuição da taxa fotossintética líquida como descrito por Guha et al. (2010) e Gajanayake et al. (2014). No presente experimento foi observado o decréscimo concomitante da taxa assimilatória líquida (*A*) e da taxa transpiratória (*E*) em ambas cultivares, decorrente da redução gradativa da condutância estomática (g_s) com o transcorrer do déficit hídrico, também foi observado em *Vitis amurensis* (WANG et al., 2012), *Morus indica* (GUHA et al., 2013) e *Styrax* (VEIGA e HABBERMANN, 2013), a qual é causada pelo fechamento do poro estomático (WANG et al., 2014).

Apesar de manter o conteúdo de água e turgidez do tecido foliar ao evitar a perda de água para atmosfera através da transpiração, a redução de g_s é um processo custoso para a planta, pois aumenta a resistência estomática à difusão de CO_2 para o mesofilo, reduzindo sua concentração nos espaços intercelulares do mesofilo (C_i) (SINGH e REDDY, 2011), consequentemente, há uma menor taxa assimilatória liquida de CO_2.

Além disso, o decréscimo da assimilação de carbono concomitante à redução da eficiência intrínseca de carboxilação observada nesse trabalho provavelmente ocorreu em função da menor atividade inicial e total da Rubisco, como relatado por Galmés et al. (2013), onde plantas submetidas ao déficit hídrico apresentam aumento da concentração de inibidores da ação carboxilase da Rubisco e redução

do conteúdo de RuBP, que tem sua regeneração prejudicada em condições de déficit hídrico (Tezara et al., 1999), facilitando a ligação dos inibidores ao sítio catalítico da Rubisco.

A partir da interpretação correta da cinética de emissão da fluorescência da clorofila *a*, é possível obter informações valiosas sobre a estrutura e funcionamento do aparato fotoquímico (BAKER, 2008). No presente ensaio, principalmente na fase inicial do estresse hídrico, não é verificado modificações expressivas na intensidade de emissão de fluorescência em relação ao controle, indicando a manutenção da atividade da cadeia transportadora de elétrons nas plantas em condições estressantes.

Redução da atividade da cadeia de transporte de elétrons fotossintética foi observada em ambas cultivares predominantemente no período final do estresse, com alterações nas intensidades de fluorescência, como valores mais altos de F_0. Esse aumento deve ser associado ao dano foto-oxidativo de FSII (MURCHIE e LAWSON, 2013), consonante com a presença da banda-K positiva, característica de danos ao complexo de evolução do oxigênio (YAN et al., 2013b). Danos ao complexo de evolução do oxigênio conduzem ao desbalanço no fluxo de elétrons entre o lado doador e aceptor de elétrons de FSII, aumentando o tempo de vida da clorofila do centro de reação do FSII em estado oxidado ($P680^+$), que mediante excesso de excitação pode formar o estado tripleto ($^3P680^+$), favorecendo a formação de oxigênio singleto ($^1O_2$), conduzindo a danos foto-oxidativos (HEBER et al., 2011; SCHOLES et al., 2011; MÜH et al., 2012).

Juntamente com isso, há redução da conectividade energética do FSII (indicado pela presença da banda-L positiva) implicando em menor estabilidade do sistema e utilização da energia de excitação, reduzindo a eficiência com a qual a energia absorvida é transmitida entre as unidades de FSII (TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008), aumentando a dissipação da energia absorvida (STIRBET, 2013). O aumento mais acentuado das banda-L e banda-K nas plantas da cultivar IAC Guarani, indica maior susceptibilidade dessa cultivar ao déficit hídrico, com diminuição mais intensa da conectividade energética e da atividade do complexo de evolução do oxigênio do que a observada em ‘BRS Gabriela’.

Os maiores valores de ABS/RC aos 36 dias de estresse podem ser decorrentes do aumento de centros de reação inativos (YUSUF et al., 2010), aumentando a antena disponível para os centros de reação ativos restantes.

Consequentemente, ocorre o aumento da dissipação da energia absorvida como forma de calor, fluorescência ou transferência para outros sistemas (STRASSER et al., 2000), o que é evidenciado pelos maiores valores de DI_0/RC. Assim como na avaliação da banda-L e banda-K, o aumento mais pronunciado do número de centros de reação inativos e da dissipação por centro de reação nas plantas da cultivar 'IAC Guarani' indicam a maior sensibilidade ao déficit hídrico do que a cultivar 'BRS Gabriela'.

Contudo, o rendimento quântico da fotoquímica primária (φ_{Po}), que estima o rendimento máximo da fotoquímica primária, utilizado como parâmetro indicativo de estresse em plantas (GENTY et al., 1989), permaneceu relativamente constante em *R. communis*, não sendo um parâmetro efetivo para detecção do estresse, como observado por Martinazzo et al. (2013) em plantas de ameixeira sob déficit hídrico e alagamento.

Um parâmetro alternativo, F_V/F_0, sofreu redução no mesmo período, sendo este mais sensível às alterações sofridas no FSII sob estresse. Esse parâmetro reflete o potencial máximo da fotoquímica primária (TOUCHETTE et al., 2012), sendo a razão entre o rendimento máximo da fotoquímica ($F_V/F_M = \varphi_{Po}$) e os processos competitivos não fotoquímicos ($F_0/F_M = \varphi_{Do}$) de FSII em estado adaptado ao escuro (STRASSER et al., 2004; OLŠOVSKÁ et al., 2013), e sua redução foi uma relação direta do aumento da dissipação da energia absorvida pelo FSII, indicando que centros de reação ativos (capazes de reduzir Q_A) foram convertidos em centros de reação inativos (não redutores de Q_A) atuando como fontes de calor (XIANG et al., 2013).

O aumento dos valores do índice de performance (PI_{ABS} e PI_{TOTAL}) após o 1º dia até o 22º dia de estresse em ambas cultivares, indica a adaptação do aparato fotossintético à condição de déficit hídrico (SLABBERT et al., 2011), de forma a aumentar a tolerância ao estresse imposto. É relatado que o incremento de reações como a fotorrespiração, ciclo água-água e síntese de prolina aumentam a tolerância de plantas sobre estresse (LEHMANN et al., 2010; MIYAKE, 2010; VOSS et al., 2013), sendo que essas reações servem como drenos alternativos de elétrons, atuando na regulação do estado redox no tecido fotossintetizante (OELZE et al., 2008; PELTIER et al., 2010), evitando danos ao FSII e permitindo o fluxo de elétrons pela cadeia transportadora. STIBERT e GOVINDJEE (2012) afirmam que o aumento dessas reações afeta a fluorescência da clorofila *a,* o qual deve ser relacionado com

o aumento dos índices de performance observados nesse trabalho, em função do aumento do número de centros de reação ativos e da eficiência do transporte de elétrons.

No entanto, ao final do período experimental, há um decréscimo abaixo dos níveis do controle de PI_{ABS} e PI_{TOTAL}, o qual sugere que a exposição a longo prazo ao déficit hídrico afeta a atividade da cadeia transportadora de elétrons. Neste trabalho, é notável a redução mais intensa dos índices de performance nas plantas da cultivar IAC Guarani, indicando maior susceptibilidade desta cultivar ao déficit hídrico em relação à 'BRS Gabriela'.

CONCLUSÃO

As plantas de mamona apresentam a adaptação da atividade da cadeia transportadora de elétrons durante o período inicial do estresse por déficit hídrico;

O déficit hídrico controlado reduz a fotossíntese de plantas jovens de mamona através da redução da condutância estomática e pelo aumento de centros de reação inativos e dissipação da energia absorvida;

O uso de parâmetros como a razão F_V/F_0 e os índices de performance (PI_{ABS} e PI_{TOTAL}) são mais adequados que eficiência fotoquímica máxima (φ_{Po}) para detecção de estresse causado pelo déficit hídrico em plantas de mamona;

O crescimento da parte aérea é extremamente afetado nas plantas jovens de mamona sob condição de déficit hídrico, com redução de parâmetros relativos à altura e à área foliar;

A resposta ao déficit hídrico é dependente do genótipo, sendo as plantas da cultivar BRS Gabriela mais sensível a este estresse do que da cultivar IAC Guarani.

CAPÍTULO 2

EFEITO DO ALAGAMENTO DO SOLO SOBRE A ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA DE PLANTAS JOVENS DE *Ricinus communis* L.

INTRODUÇÃO

O alagamento do solo é um estresse ambiental que ocorre tanto em áreas naturais como em ambientes agriculturáveis, sendo que, os atuais modelos de previsão de mudanças climáticas preveem aumento da incidência deste evento (IPCC, 2013). O acúmulo de água no solo é um importante fator a ser considerado, pois compromete a produtividade agrícola, uma vez que muitos cultivos não são tolerantes a esse estresse devido ao seu efeito nocivo sobre as plantas vasculares terrestres (BAILEY-SERRES e VOESENEK, 2008), sendo o impacto do dano proporcional à intensidade e duração do estresse (VISSER et al., 2003).

Por impedir as trocas gasosas entre o solo e a atmosfera, o alagamento do solo propicia a redução na disponibilidade de oxigênio na rizosfera (PEZESHKI, 2001). Tal situação perturba a fisiologia das raízes, como alteração da absorção de nutrientes e redução da absorção de água (JACKSON et al., 2003; FELLE, 2005), em decorrência do decréscimo da condutância hidráulica da raiz causado pela menor atividade das aquaporinas (TOURNAIRE-ROUX et al., 2003). Dessa forma, é inevitável que haja a desidratação da parte aérea, conduzindo ao fechamento parcial dos estômatos e à redução da capacidade fotossintética das plantas estressadas (SMETHURST e SHABALA, 2003; PERBONI et al., 2012; KUMAR et al., 2013; MARTINAZZO et al., 2013).

A mamona é uma cultura não-comestível, que tem adquirido grande importância como fonte alternativa de energia para uso na produção bioenergética, reduzindo a dependência de combustíveis fosseis (SMEETS et al., 2007; ZANETTI et al., 2013). Essa espécie é conhecida por sua tolerância a fatores ambientais adversos, como seca, salinidade e deficiência nutricional (SEVERINO et al., 2012). Em contraste, pouco é conhecido sobre seu comportamento fotossintético em condições de alagamento, sendo uma informação primordial para o melhoramento desta espécie com propósito de expandir a produção em áreas susceptíveis a esse estresse.

O uso de técnicas como da medição da fluorescência transiente da clorofila *a* tem grande importância no estudo do efeito do estresse por alagamento do solo sobre a capacidade fotossintética, permitindo a obtenção de informações detalhadas sobre os componentes da cadeia transportadora de elétrons, de forma rápida e não-destrutiva (STRASSER et al., 2004; TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008). Aliado a medições de trocas gasosas, permite-nos fazer importantes inferências acerca da sensibilidade da atividade fotossintética de plantas submetidas ao alagamento do solo (MARTINAZZO et al., 2011).

Por isso, o objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito do estresse por alagamento sobre a atividade fotossintética e crescimento em plantas jovens de duas cultivares de mamona.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal e condução do ensaio

O experimento foi instalado no dia 04/12/2013, sendo conduzido em casa de vegetação com temperatura média de 28 ± 4°C e com condições de irradiância que alcançaram a média máxima de aproximadamente 630 µmol fótons m^{-2} s^{-1} de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo durante o período experimental. Sementes de duas cultivares de mamona (*Ricinus communis* L.), ‘AL Guarany 2002’ e ‘IAC Guarani’, foram semeadas em vasos de 10 L (cerca de cinco sementes por vaso) contendo mistura de latossolo vermelho e areia, na proporção de 3:1.. Uma semana após a emergência procedeu-se o desbaste, deixando uma planta por vaso. Três vezes por semana foi adicionada solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950). Quando as plantas apresentaram sete a oito folhas (dia 07/01/2014), foram separadas aleatoriamente entre dois tratamentos, alagadas e controle. As plantas foram submetidas ao alagamento através da manutenção de uma lâmina de água de 2-3 cm acima do solo. As plantas controle foram irrigadas diariamente. Foram utilizadas oito plantas por tratamento, sendo avaliadas, diariamente, as medidas de fluorescência transiente da clorofila *a* e de trocas gasosas, durante cinco dias. Ao final deste período, foi realizada a avaliação dos parâmetros de crescimento.

Análise da fluorescência transiente da clorofila *a*

A emissão da fluorescência transiente da clorofila *a* foi medida com fluorômetro portátil modelo HandyPEA (Hanstech, King's Lynn, Norkfolk, Reino Unido), utilizando-se a segunda folha superior madura. As medidas foram realizadas no período da manhã em folhas previamente adaptadas ao escuro, por 30 minutos. A fluorescência transiente foi obtida mediante a emissão de um pulso de luz saturante (intensidade de 3.000 µmol fótons m^{-2} s^{-1}). A intensidade de fluorescência emitida foi medida entre 50 µs e 1 s, obtendo os seguintes passos: O (50 µs, fluorescência inicial, F_0), K (300 µs), J (2 ms), I (30 ms) e P (fluorescência máxima, F_M). A partir da intensidade da fluorescência da clorofila *a* foram calculados os parâmetros estabelecidos pelo Teste JIP (STRASSER e STRASSER, 1995; TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008), sendo que os parâmetros do Teste JIP foram normalizados em relação aos respectivos controles.

Trocas gasosas

As trocas gasosas foram medidas na segunda folha superior madura, completamente expandida, com um analisador portátil infravermelho de CO_2 Modelo LI-6400XT (LI-COR, Inc.; Lincoln, NE, EUA), sendo as medidas realizadas entre as 10 e 11 h. As condições da câmara foliar foram controladas de forma a obter a concentração de 380 µmol CO_2 mol^{-1} e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo de 1.500 µmol fótons m^{-2} s^{-1}. Foram medidas as seguintes variáveis: taxa assimilatória líquida de CO_2 (A); condutância estomática (g_s); taxa transpiratória (E); e concentração interna de CO_2 (C_i). A taxa assimilatória líquida de CO_2 e taxa transpiratória foram calculadas segundo o modelo de von Caemmerer e Farquhar (1981). A partir dos dados obtidos, foram calculadas a eficiência intrínseca de carboxilação (A/C_i) e eficiência instantânea de uso da água (A/E).

Crescimento vegetal

Ao final do experimento foram realizadas as medições de (i) altura da planta; (ii) diâmetro do caule; (iii) número de folhas; (iv) área foliar total; (v) área foliar específica; (vi) massa seca de folhas e do (vii) caule.

A altura da planta e o diâmetro do caule foram medidos a partir da região do colo, com auxílio de régua milimetrada e paquímetro digital, respectivamente. O número de folhas foi obtido pela contagem simples de folhas por planta. A área foliar

total das folhas verdes foi mensurada por meio de medidor automático de área foliar modelo LI-3100 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, EUA). O caule e as folhas foram acondicionados separadamente em sacos de papel e secas em estufa de ar circulado, a 65°C por três dias, para obtenção da massa seca. A área foliar específica foi obtida pela razão entre área foliar total e massa seca de folhas.

Análise estatística

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, utilizadas oito plantas por tratamento, sendo realizada uma leitura por planta. Os parâmetros de trocas gasosas e de crescimento foram submetidos à análise de variância ($p \leq 0,05$), e as diferenças significativas entre as médias dos tratamentos foram determinadas por meio do teste T de Student, utilizando o software Statistix 9.0®.

RESULTADOS

Fluorescência transiente: Teste JIP

Para todos os tratamentos, a cinética de emissão de fluorescência da clorofila *a* apresentou a característica transiente polifásica OJIP quando as intensidades de fluorescência foram plotadas em escala logarítmica de tempo (dados não apresentados).

Quanto aos parâmetros do Teste JIP relacionados ao fluxo específico por centro de reação ativo, foi observado que o fluxo de dissipação (DI_0/RC) sofreu pequeno decréscimo nas plantas estressadas, enquanto houve aumento do fluxo de transporte de elétrons (ET_0/RC) no 1º dia de estresse nas plantas da cultivar IAC Guarani' e no 4º dia em 'AL Guarany 2002'.

Para os valores de rendimento quântico foi observada pouca alteração no rendimento quântico da fotoquímica primária (φ_{Po}), enquanto houve aumento dos rendimentos quânticos do transporte de elétrons (φ_{Eo}) iniciando no 1º e no 4º dia de estresse nas plantas das cultivares IAC Guarani e cultivar AL Guarany 2002, respectivamente. O rendimento quântico da redução dos aceptores finais do FSI (φ_{Ro}) aumentou a partir do 4º dia em 'AL Guarany 2002', enquanto em 'IAC Guarani' no 3º e 4º dia.

Foi verificada que em plantas submetidas ao alagamento, a eficiência com a qual um elétron é movido além de Q_A^- (Ψ_{Eo}) aumentou a partir do 1º dia nas plantas da cultivar AL Guarany 2002 e do 4º dia em 'IAC Guarani', sendo mais acentuado em 'AL Guarany 2002'. A eficiência com a qual um elétron do interssistema é utilizado na redução dos aceptores finais de FSI (δ_{Ro}) aumentou somente em 'IAC Guarani' a partir do 1º dia, decrescendo no decorrer do período experimental, ficando próximo do nível das plantas controle no 5º dia de estresse.

Os índices de performance (PI_{ABS} e PI_{TOTAL}) das plantas sob alagamento do solo apresentaram aumento em relação às plantas controle. Nas plantas da cultivar AL Guarany 2002 esse acréscimo foi observado no 4º e 5º dia de estresse, enquanto em 'IAC Guarani' ocorreu já no 1º dia, com redução gradual ao longo do estresse, retomando os níveis do controle ao final do período experimental. Ainda, foram registrados maiores valores de PI_{TOTAL} em relação ao controle do que os de PI_{ABS} em 'IAC Guarani', devido o aumento de δ_{Ro} observado nessa cultivar.

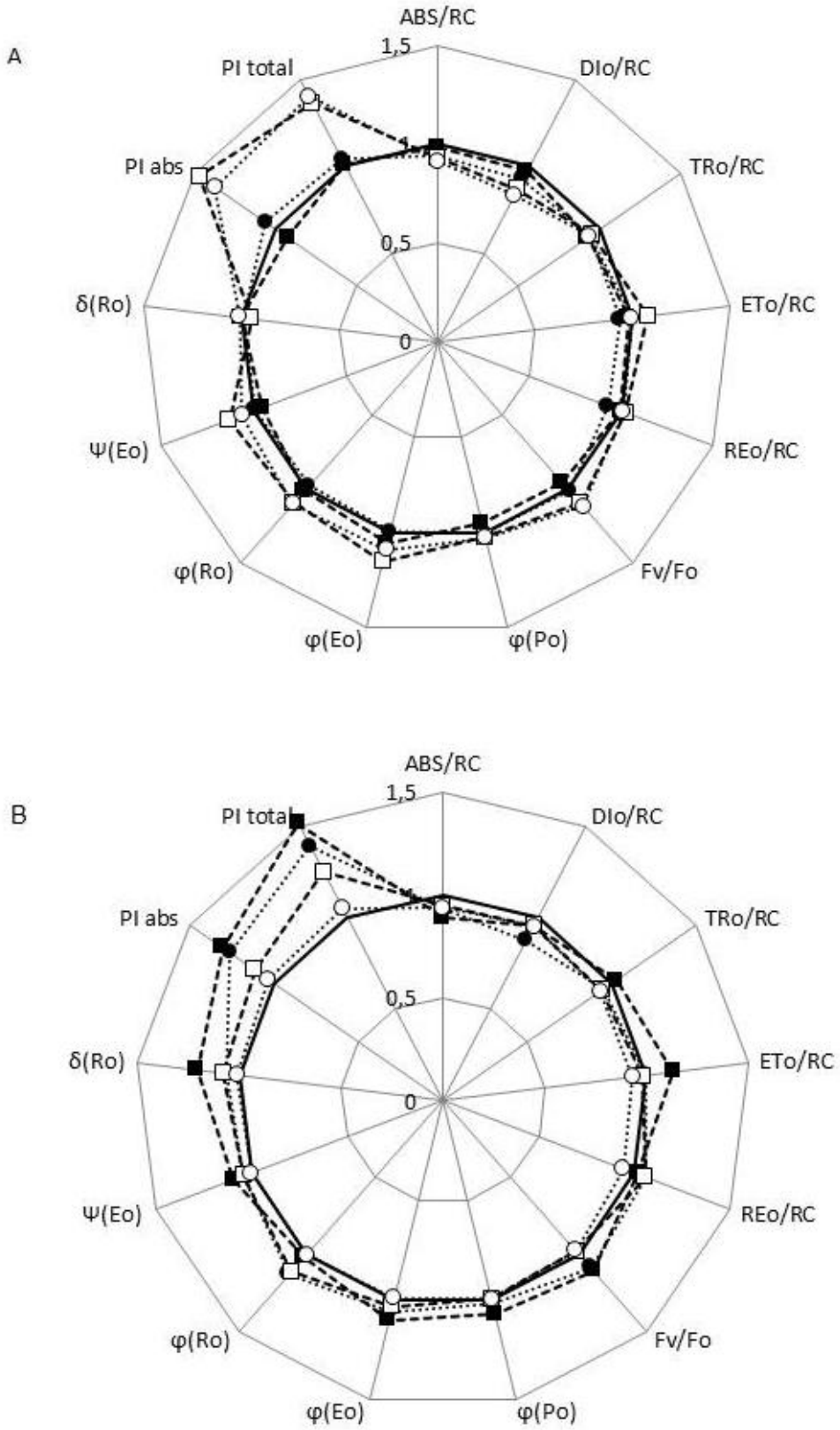


Figura 1. Parâmetros Teste JIP, calculados a partir da fluorescência da clorofila *a,* de plantas de *Ricinus communis*, cultivares AL Guarany 2002 (A) e IAC Guarani (B), ao 1º (■), 2º(●), 4º(□) e 5º (○) dia submetidas ao alagamento do solo. Os valores foram normalizados utilizando o controle como referência.

Trocas Gasosas

Foi observado que, em relação à ao 1º dia de estresse, houve queda dos valores de trocas gasosas do controle, em ambas cultivares, no 2º e 3º dias de estresse, provavelmente causada pelas altas temperaturas registradas no período (temperatura máxima entre 29 e 36°C). Já na 4ª e 5ª leituras foram registradas temperaturas mais amenas (temperatura máxima em torno de 25 °C), havendo recuperação das trocas gasosas nessas plantas.

As trocas gasosas foram extremamente afetadas em plantas submetidas ao alagamento do solo (Figura 2). A taxa assimilatória líquida (*A*) reduziu sob condições de alagamento em ambas cultivares (Figuras 2A e B), diferindo significativamente do controle a partir do 2º e 3º dia de estresse nas plantas das cultivares IAC Guarani e AL Guarany 2002, respectivamente.

A condutância estomática (g_s) também foi afetada pelo alagamento do solo, diferindo do controle a partir do 2º dia de estresse em ambas cultivares (Figuras 2C e D). Observou-se que nas plantas da cultivar AL Guarany 2002 não houve diferença significativa entre as plantas controle e estressadas no 3º dia de estresse.

O efeito mais intenso do estresse foi observado sobre os valores da taxa transpiratória (*E*), uma vez que o decréscimo desse parâmetro ocorreu desde o início do estresse (Figuras 2E e F), com valores extremamente reduzidos no 4º e 5º dias de estresse.

A concentração interna de CO_2 (C_i) reduziu significativamente em ‘AL Guarany 2002’ a partir do 4º dia de estresse em relação ao controle, enquanto plantas alagadas e controle não diferiram em ‘IAC Guarani’ (Figuras 2G e H).

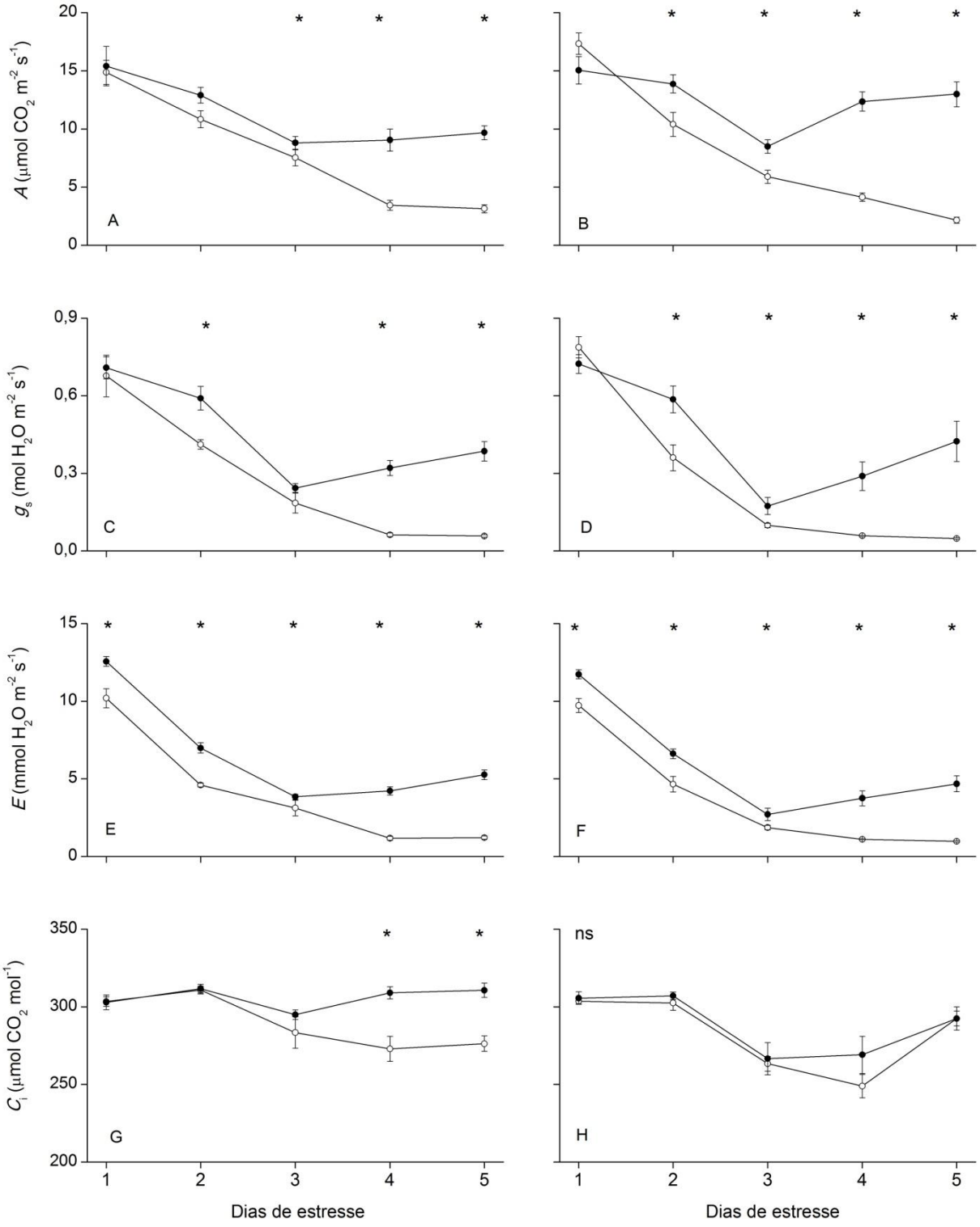


Figura 2. Parâmetros de trocas gasosas de folhas de *Ricinus communis*, cultivares AL Guarany 2002 (A, C, E, G) e IAC Guarani (B, D, F, H), sob controle (○) e alagamento do solo (●). Taxa assimilatória líquida (*A*), condutância estomática (g_s), taxa de transpiração (*E*), concentração interna de CO_2 (C_i). Barras indicam erro padrão da média. *indicam diferença significativa entre os tratamentos pelo teste T de Student ($p \leq 0,05$). ns, sem diferença significativa.

Os valores da eficiência intrínseca de carboxilação (A/C_i) e da eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) são apresentados nas Tabelas 1 e 2, respectivamente. A eficiência de carboxilação apresentou decréscimo constante com o decorrer do estresse, diferindo significativamente a partir do 2º dia em 'IAC Guarani' e do 3º dia em 'AL Guarany 2002' (Tabela 1). Essa redução ocorreu em virtude da relativa manutenção dos valores de C_i, enquanto houve decréscimo concomitante de A. Quanto à eficiência intrínseca do uso da água (A/E), foi observado aumento significativo no 4º e 5º dia de estresse nas plantas da cultivar 'AL Guarany 2002', enquanto na cultivar 'IAC Guarani' esse aumento foi verificado somente no 4º dia (Tabela 2).

Tabela 1. Valores de eficiência intrínseca de carboxilação (A/C_i, expresso em µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} Pa) em plantas de mamona submetidas ao alagamento do solo

	Eficiência intrínseca de carboxilação (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} Pa)			
	AL Guarany 2002		IAC Guarani	
Dias de estresse	Controle	Alagamento	Controle	Alagamento
1	0,511 ± 0,0064	0,487 ± 0,0035	0,493 ± 0,044	0,569 ± 0,033
2	0,412 ± 0,0023	0,348 ± 0,0026	0,449 ± 0,027	0,343 ± 0,036*
3	0,297 ± 0,0020	0,236 ± 0,0018*	0,315 ± 0,012	0,224 ± 0,025*
4	0,292 ± 0,0033	0,127 ± 0,0019*	0,458 ± 0,028	0,169 ± 0,020*
5	0,310 ± 0,0023	0,114 ± 0,0014*	0,441 ± 0,036	0,074 ± 0,011

* indica diferença significativa entre as médias na linha dentro de cada genótipo, pelo teste T de Student a 5% de significância. Valores de média ± erro padrão da média (n=8)

Tabela 2. Valores de eficiência instantânea do uso da água (A/E, expresso em mmol CO_2 mmol H_2O) em plantas de mamona submetidas ao alagamento do solo

	Eficiência instantânea do uso da água (µmol CO_2 mmol H_2O)			
	AL Guarany 2002		IAC Guarani	
Dias de estresse	Controle	Alagamento	Controle	Alagamento
1	1,22 ± 0,11	1,46 ± 0,06	1,28 ± 0,09	1,80 ± 0,10
2	1,86 ± 0,09	2,34 ± 0,11	2,11 ± 0,11	2,29 ± 0,16
3	2,29 ± 0,09	2,59 ± 0,24	3,34 ± 0,29	3,15 ± 0,18
4	2,12 ± 0,14	2,97 ± 0,25*	3,52 ± 0,35	3,74 ± 0,25*
5	1,86 ± 0,14	2,55 ± 0,14*	2,86 ± 0,21	2,22 ± 0,18

* indica diferença significativa entre as médias na linha dentro de cada genótipo, pelo teste T de Student a 5% de significância. Valores de média ± erro padrão da média (n=8)

Crescimento vegetal

O estresse por alagamento resultou no menor crescimento da parte área das duas cultivares (Tabela 3). Foi verificada redução drástica do número de folhas, massa seca de folhas e área foliar total, com decréscimo de 27, 29 e 36% em 'AL Guarany 2002' e de 37, 43 e 52% em 'IAC Guarani'. No entanto, foi verificado aumento da massa seca específica nessas plantas (13% em 'AL Guarany 2002' e 19% em 'IAC Guarani'), podendo ser resultado da menor pressão de turgor, diminuindo a expansão celular (ELSE et al. 2001). O incremento no diâmetro do caule acima do colo (27% em 'AL Guarany 2002' e 37% em 'IAC Guarani') ocorreu sem alteração significativa da massa seca do caule, que pode indicar a formação de aerênquima nessas plantas.

Tabela 3. Parâmetros de crescimento em plantas de mamona submetidas ao alagamento

Parâmetro	Cultivar	Controle	Estresse
Altura	AL Guarany 2002	21,21 ± 0,75	19,29 ± 1,12
(cm)	IAC Guarani	20,23 ± 1,10	18,45 ± 0,54
Diâmetro na altura do caule	AL Guarany 2002	7,53 ± 0,26	9,60 ± 0,29***
(mm)	IAC Guarani	7,19 ± 0,13	9,87 ± 0,27***
Número de folhas	AL Guarany 2002	4,63 ± 0,26	3,38 ± 0,18**
	IAC Guarani	5,38 ± 0,42	3,38 ± 0,18**
Área foliar total	AL Guarany 2002	479,39 ± 21,27	305,33 ± 17,85***
(cm^2 $planta^{-1}$)	IAC Guarani	559,00 ± 40,23	269,16 ± 18,73***
Massa seca das folhas	AL Guarany 2002	1,47 ± 0,07	1,05 ± 0,07***
(g $planta^{-1}$)	IAC Guarani	1,95 ± 0,14	1,11 ± 0,07***
Massa seca do caule	AL Guarany 2002	1,11 ± 0,05	1,24 ± 0,06
(g $planta^{-1}$)	IAC Guarani	1,33 ± 0,07	1,28 ± 0,03
Massa foliar específica	AL Guarany 2002	3,06 ± 0,14	3,45 ± 0,34*
(mg cm^{-2})	IAC Guarani	3,50 ± 0,16	4,18 ± 0,36***

*, ** e *** indicam diferença entre plantas controle e tratamento pelo teste T a 5%, 1% e 0,1% de significância. Valores de média ± erro padrão da média (n=8)

DISCUSSÃO

Por reduzir o conteúdo de oxigênio na rizosfera, o alagamento do solo conduz a redução da funcionalidade das raízes, afetando as relações hídricas, absorção de nutrientes e o balanço hormonal (KREUZWIESER et al., 2004; SAIRAM et al., 2008; VIDOZ et al., 2010; VOESENEK e SASIDHARAN, 2013). Dessa forma, ocorrem severas modificações da fisiologia e morfologia de plantas submetidas a esse estresse (COLMER e VOESENEK, 2009).

Apesar de não haver diferença nas medidas de altura e massa seca do caule entre as plantas alagadas e controle nas duas cultivares, foi verificado o aumento do diâmetro do caule, que é um indício da formação de tecidos esponjosos, sendo uma resposta adaptativa frequentemente observada em plantas sob alagamento (YAMAUCHI et al., 2013; GONÇALVES et al., 2013; LANZA et al., 2013; LARRÉ et al., 2013) que permite a melhor difusão de gases na planta alagada (JACKSON e COLMER, 2005; AHMED et al., 2012).

O alagamento do solo afetou negativamente a massa seca de folhas, resultante de alterações morfológicas como a redução do número de folhas e da área foliar total, similar ao encontrado em *Theobroma cacao* (REHEM et al., 2009) e *Pyrus boissieriana* (PARAD et al., 2013). Essa resposta nas plantas de mamona submetidas ao alagamento do solo parece mediado pelo etileno, uma vez que o alagamento estimula a síntese desse hormônio (VOESENEK e SASIDHARAN, 2013; van VEEN et al., 2014; SHANG et al., 2014), o qual estimula a senescência e abscisão foliar (IRFAN et al., 2010). Por outro lado, a massa foliar específica foi maior nas plantas alagadas do que nas plantas controle, diminuindo a superfície disponível para a transpiração, protegendo contra a desidratação (POORTER et al., 2009).

As trocas gasosas foram extremamente afetadas no alagamento, diminuindo ao longo do estresse, sendo mais intensa nas plantas da cultivar IAC Guarani. Nas plantas jovens de mamona, a redução de g_s foi um mecanismo eficiente contra a perda de água pela transpiração, sendo o mesmo observado também em *Solanum lycopersicum* e *Vigna radiata* (ELSE et al., 2009; ARAKI et al., 2014). A redução de g_s é uma resposta comum em plantas terrestres vasculares submetidas ao alagamento (POCIECHA et al., 2008; BAI et al., 2013; GIMENO et al., 2012), consequente da redução da condutividade hidráulica do xilema (HOLBROOK e ZWIENIECKI, 2003). Isso prejudica a reposição adequada do conteúdo hídrico

transpirado, reduzindo o potencial hídrico foliar, desencadeando a sinalização que leva à redução da abertura estomática (ELSE et al., 1995; 2001; 2006), sendo uma importante estratégia para reduzir a perda de água pela transpiração, como foi verificado neste trabalho, evitando a murcha irreversível das folhas de plantas alagadas quando iluminadas (DAT et al., 2004; IRFAN et al., 2010).

Apesar de manter o conteúdo hídrico foliar, a redução de g_s em plantas alagadas conduz ao aumento da resistência estomática à difusão de CO_2 (McDOWELL, 2011) o que prejudica a assimilação de carbono, sendo verificada forte correlação positiva entre g_s e *A* nas plantas de mamona de ambas cultivares, sendo esse comportamento usualmente observado em plantas submetidas a essas condições (GARCIA-SANCHEZ et al., 2007; LI et al., 2007; OLIVEIRA e JOLY, 2010). Ainda, outro fator a ser considerado é o decréscimo da eficiência de carboxilação visualizado nessas plantas, que indica mecanismos de limitação não-estomática da fotossíntese. A redução da eficiência de carboxilação pode ocorrer pela menor atividade carboxilase da Rubisco e aumento da fotorrespiração em plantas submetidas ao alagamento (YORDANOVA e POPOVA, 2007). Adicionalmente, a redução de *A* verificada aqui pode ser resultado da inibição por feedback da fotossíntese (STITT, 1986), causada pelo acúmulo de fotoassimilados em plantas de mamona alagadas devido à redução no fluxo de seiva do floema (PEUKE et al., 2014).

Mesmo com decréscimo das trocas gasosas, o estresse por alagamento estimulou a atividade da cadeia transportadora de elétrons no cloroplasto, como observado pelos dados de fluorescência transiente. A avaliação do Teste JIP nas plantas submetidas ao estresse em ambas cultivares indicou o aumento da performance das reações luminosas (F_V/F_0) e do transporte de elétrons (φ_{E0} e Ψ_{E0}), que contribuem para o uso mais eficiente da energia absorvida, o que acarreta na redução da dissipação da energia absorvida, como indicado pelos menores valores de DI_0/RC. Isso pode ser atribuído ao aumento da fotorrespiração, comum em plantas de metabolismo C3 sobre déficit hídrico (VOSS et al., 2013), que funciona como uma estratégia de utilização de poder redutor e ATP excedentes, reduzindo o desequilíbrio no estado redox e produção de espécies reativas de oxigênio (REDDY et al., 2004; GILL e TUTEJA, 2010), permitindo a manutenção da atividade da cadeia transportadora de elétrons, assim como foi observado neste trabalho.

Além dessas modificações, as plantas da cultivar ‘IAC Guarani’ apresentaram aumento da atividade do FSI, com maiores valores de δ_{Ro}, que pode ser relacionado ao aumento do fluxo cíclico de elétrons em torno do FSI, uma importante estratégia de adaptação em condições de estresse, favorecendo a formação do gradiente de prótons e a síntese de ATP, além de evitar a formação excessiva de $NADPH_2$, e consequentemente, a formação de espécies reativas de oxigênio e fotoinibição (HUANG et al., 2012) .

A avaliação do índice de performance (PI_{ABS}), que expressa a capacidade de conservação da energia absorvida (STRASSER et al., 2004), e tem se mostrado sensível a pequenas alterações sofridas em plantas submetidas a diversos estresses ambientais, permite inferir que as plantas de ambas cultivares submetidas ao alagamento, obtiveram aumento do potencial da capacidade de conservação da energia absorvida. Essa resposta não foi observada em outras plantas como em *Erythrina crista-galli* (Larré et al. (2013), no híbrido *Prunus dulcis* x *P. persica* e em *P. salicina* (Martinazzo et al., 2011, 2013), onde houve redução drástica de PI_{ABS} quando submetidas ao alagamento. Além disso, o índice de performance total (PI_{TOTAL}), que incorpora a performance das reações de redução dos aceptores finais de elétrons , e portanto, refletem a ação global da cadeia transportadora de elétrons (TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008), obteve um maior ganho em relação ao controle do que PI_{ABS} nas plantas da cultivar “IAC Guarani’.

Uma vez que houve redução da assimilação do carbono, é provável que o aumento da atividade do aparato fotossintético pode estar relacionado à doação de elétrons ao oxigênio, gerando espécies reativas de oxigênio (GIL e TUTEJA, 2010). Apesar de ser extremamente danoso às estruturas celulares, isso possibilita o aumento do ciclo água-água (ASADA, 1999; RIZHSKY et al., 2003), que permite a manutenção de fluxo de elétrons na cadeia transportadora, equilibrando o estado redox do tecido fotossintetizante e reduzindo a pressão de excitação sobre os fotossistemas (TAKAHASHI e BADGER, 2011). É necessário frisar que essas alterações ocorreram em momentos distintos nas cultivares testadas. Enquanto as plantas submetidas ao alagamento da cultivar ‘AL Guarany 2002’ apresentaram alteração da atividade cadeia transportadora de elétrons somente no final do período experimental (4º e 5º dia de estresse), as plantas da cultivar IAC Guarani foram mais sensíveis, apresentando essas respostas desde o início do estresse, com posterior

redução ao longo do tempo, demonstrando que essa estratégia de adaptação não se mantém por longo prazo.

CONCLUSÕES

Durante o período de estresse por alagamento do solo não há perda de função do aparato fotossintético, havendo aumento dos índices de performance;

O estresse por alagamento do solo causa decréscimo da atividade fotossintética nas plantas jovens de mamona como consequência da diminuição da eficiência de carboxilação;

O acúmulo de biomassa é reduzido em plantas de mamonas submetidas ao alagamento do solo, em razão da redução da área foliar;

A resposta ao estresse por alagamento do solo é dependente do genótipo, sendo a cultivar AL Guarany 2002 menos sensível a este estresse do que a cultivar IAC Guarani.

CAPÍTULO 3

EFEITO DE BAIXAS TEMPERATURAS SOBRE A ATIVIDADE DO APARATO FOTOSSINTÉTICO DE DIFERENTES GENÓTIPOS DE MAMONA

INTRODUÇÃO

O cultivo de oleaginosas tem adquirido considerável interesse nos últimos anos devido ao aumento da demanda por fontes renováveis de energia (FAZIO e BARBANTI, 2014), com destaque para o cultivo da mamona, que além de seu potencial para a produção de biodiesel, é usada como substituinte de derivados do petróleo em vários produtos (SEVERINO e AULD, 2013).

Usualmente cultivada em regiões marginais de clima tropical, a cultura da mamona tem expandido suas fronteiras para regiões de clima subtropical e temperado, como região sul da América do Sul e Europa, onde frequentemente os cultivos agrícolas estão sujeitos a baixas temperaturas, principalmente no início do ciclo. Esse tipo de situação é preocupante considerando-se que plantas com origem evolutiva de regiões tropicais, como a mamona, são propensas à sensibilidade a temperaturas abaixo de 15°C, sendo considerada uma espécie sensível ao frio (ADAM e MURTHY, 2014).

No estresse por congelamento, os danos ocorrem pela formação de cristais de água que causam a ruptura das membranas e desidratação dos tecidos (YADAV, 2010; THEOCHARIS et al., 2012). Entretanto os danos causados em plantas submetidas ao resfriamento resultam do baixo grau de insaturação dos lipídeos que compõe as membranas, diminuindo a fluidez destas e afetando a atividade metabólica que ocorrem nesses locais (ALLEN e ORT, 2001; PEUKE et al., 2006; POIRE et al., 2010).

Plantas sensíveis ao frio não conseguem alterar a composição dos lipídeos de membrana (PARTELLI et al., 2011), e apresentam modificações da organização estrutural do cloroplasto, do conteúdo e composição de pigmentos fotossintéticos, da atividade dos fotossistemas I e II, da taxa de transporte de elétrons, do conteúdo de ribulose-1,5-bisfosfato e da atividade das enzimas do ciclo de Calvin (van HEERDEN et al., 2004; BATISTA-SANTOS et al., 2011; ISLAM et al., 2011; PLOSCHUK et al., 2014), reduzindo a capacidade fotossintética e a produtividade da cultura (ADAM e MURTHY, 2014).

Dentre as estratégias de avaliação do estado funcional do aparato fotossintético, a medição da fluorescência transiente da clorofila *a* tem se consolidado como técnica eficiente de detecção de estresse (PERBONI et al., 2012; HUTHER et al., 2013; SCHOCK et al., 2014). As análises de fluorescência são utilizadas visto que é um método não-invasivo, de fácil mensuração, fornecendo grande quantia de dados em pouco tempo (ROHACEK et al., 2008). A partir dos dados obtidos, é possível fazer a análise através do Teste JIP, que traduz os dados da curva transiente em parâmetros biofísicos, fluxos específicos, rendimentos e eficiências das etapas da cadeia transportadora de elétrons, além dos índices de performance (PI_{ABS} e PI_{TOTAL}) (STRASSER et al., 2004; TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008). Estes parâmetros são utilizados na caracterização e seleção de plantas resistentes a diferentes estresses (STRASSER et al., 2000; OUKARROUM et al., 2007; KRÜGER et al., 2014).

O objetivo deste trabalho foi avaliar a atividade do aparato fotossintético através da medição da fluorescência da clorofila *a* em plantas jovens de mamona expostas às baixas temperaturas em condição de campo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Material vegetal e condução do ensaio

O experimento foi instalado no dia 30/06/2013, sendo conduzido em casa de vegetação com temperatura média de 25 ± 4°C e com condições de irradiância que alcançaram a média máxima de aproximadamente 370 µmol fótons m^{-2} s^{-1} de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo durante o período experimental. Sementes de mamona (*Ricinus communis* L.), cultivares AL Guarany 2002, BRS Gabriela e IAC Guarani, foram semeadas em vasos de 10 L (cinco sementes por vaso) contendo mistura de latossolo vermelho e areia, na proporção de 3:1. Uma semana após a emergência procedeu-se o desbaste, deixando uma planta por vaso. Três vezes por semana foi adicionada solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950). Quando apresentaram o par de folhas primárias completamente expandido (dia 10/08/2013), iniciaram-se os tratamentos, sendo que metade das plantas foram mantidas em condições de casa de vegetação como controle, e as demais foram colocadas a campo sob condições ambientais naturais de baixa temperatura por seis dias, retornando às condições de casa de vegetação, sendo avaliadas por 10 dias no período de recuperação.

Os dados meteorológicos de temperaturas mínima, máxima e média diária, temperatura de relva, radiação solar e insolação do período correspondente à realização do ensaio foram coletados na Estação Agroclimatológica de Pelotas Convênio EMBRAPA/UFPEL, localizada a aproximadamente 1000 metros do local onde foi desenvolvido o estudo.

Análise da fluorescência da clorofila a

A emissão da fluorescência da clorofila *a* foi medida com fluorômetro portátil, modelo HandyPEA (Hanstech, King's Lynn, Norkfolk, Reino Unido). As medidas foram realizadas no período da manhã em folhas previamente adaptadas ao escuro por 30 minutos. A fluorescência transiente foi obtida mediante a emissão de um pulso de luz saturante (intensidade de 3.000 µmol fótons m^{-2} s^{-1}), entre 50 µs e 1 s, obtendo a intensidade dos passos O (50 µs, fluorescência inicial, F_0), J (2 ms), I (30 ms) e P (fluorescência máxima, F_M), utilizados para os cálculos do Teste JIP (STRASSER e STRASSER, 1995; TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008).

As curvas transientes OJIP foram normalizadas entre os passos O e P, através da equação $V_t = (F_t - F_0)/(F_M - F_0)$, para melhor análise dos passos intermediários e comparação entre as amostras. Para avaliação das fases OK e OJ, a curva transiente foi normalizada como fluorescência variável relativa, como segue: $W_{OK} = (F_t - F_0)/(F_K - F_0)$ e $W_{OJ} = (F_t - F_0)/(F_J - F_0)$, respectivamente. As diferenças cinéticas nas fases W_{OK} e W_{OJ} entre plantas submetidas ao estresse e controle foram obtidas através da subtração: $\Delta W_{OK} = (W_{OK(estresse)} - W_{OK(controle)})$ e $\Delta W_{OJ} = (W_{OJ(estresse)} - W_{OJ(controle)})$, revelando a presença da banda-L e banda-K, respectivamente. As normalizações das fases OI e IP, $W_{OI} = (F_t - F_0)/(F_I - F_0)$ e $W_{IP} = (F_t - F_I)/(F_P - F_I)$, foram utilizadas para avaliação das reações relacionadas à redução dos aceptores finais de elétrons do FSI (YUSUF et al., 2010).

As leituras de fluorescência transiente da clorofila *a* foram realizadas após o primeiro dia do início do estresse, sendo repetidas diariamente durante cinco dias, e nos dias 1, 5 e 10 após o retorno das plantas para a casa de vegetação.

Delineamento experimental e Análise estatística

Neste experimento foram utilizadas 20 plantas de cada cultivar (10 plantas controle e 10 plantas submetidas ao frio, com posterior retorno à casa de vegetação), sendo realizadas duas medições de fluorescência por planta, totalizando

20 leituras por tratamento. Para análise dos parâmetros do Teste JIP, os dados foram normalizados em relação aos respectivos controles.

RESULTADOS

Condições climáticas

As condições climáticas observadas no período de estresse estão apresentadas na Tabela 1, sendo possível verificar pouca variação na temperatura média durante o período de exposição às baixas temperaturas em condição de campo. A temperatura mínima permaneceu relativamente constante até o 3º dia de exposição às baixas temperaturas (aproximadamente 7,5 °C), registrando o menor valor no 4º dia de exposição. A temperatura de relva apresentou decréscimo com o passar do tempo, alcançando valores de -2,6 °C no 3º dia, sendo que após houve novo aumento da temperatura, registrando 4,2 °C no último dia de exposição às baixas temperaturas. A redução da temperatura foi acompanhada do aumento da insolação. Apesar da redução da temperatura, não ocorreu geada no período experimental.

Tabela 1. Dados de temperatura mínima (^oC), máxima (^oC), média do ar (^oC), temperatura mínima da relva (^oC) e insolação (horas e décimos)

Dia de exposição às baixas temperaturas	Temperatura (^oC)			Temperatura mínima da relva (^oC)	Insolação (horas e décimos)
	Mínima	Máxima	Média diária		
1	7,6	10,1	9,0	7,4	0,0
2	7,4	12,0	9,0	6,0	0,0
3	7,4	12,0	8,4	-2,6	7,6
4	4,5	16,8	9,4	-0,4	4,8
5	6,9	11,4	8,9	3,0	0,3
6	5,5	12,5	7,7	4,2	7,4

Dados agrometeorológicos obtidos junto as Estação Agroclimatológica de Pelotas (Coordenadas Geográficas da Estação: Latitude - 31° 52’ 00” S; Longitude - 52° 21’ 24” W. GRW; Altitude: 13,24 m) distante 1000 m do local do ensaio

Fluorescência da clorofila *a*: cinética de emissão, normalizações e subtrações

Na Figura 1 são apresentadas as curvas de intensidade de fluorescência e fluorescência variável relativa das plantas submetidas às baixas temperaturas e mantidas sob condições controladas. As plantas de mamona que permaneceram em casa de vegetação durante todo o período experimental apresentaram curva OJIP

típica, indicando que estavam fotossinteticamente ativas. Mudanças expressivas foram observadas na intensidade de fluorescência de todas as cultivares avaliadas com o decorrer do estresse, quando comparadas às plantas controle. Nas plantas que foram expostas às baixas temperaturas, a forma da curva foi drasticamente alterada em todas cultivares, principalmente ao final de cinco dias de baixa temperatura (Figuras 1A, C e E). Houve redução da intensidade de fluorescência nos passos J, I e P com o decorrer do estresse, sendo que os passos intermediários ficaram menos aparentes.

A normalização entre os passos O e P foi realizada de forma a obter as curvas de fluorescência relativa variável (Vt), para comparar as diferentes amostras e alterações provocadas pelo tratamento na cinética de emissão da fluorescência (Figuras 1B, D e F). O estresse por baixas temperaturas provocou aumento expressivo na intensidade de fluorescência no passo J (V_J) nas plantas das três cultivares. A intensidade de fluorescência no passo J aumentou ao longo do tempo, tornando-se próximo do nível do passo P, semelhante ao comportamento observado com crescentes doses de inibidores do transporte de elétrons do FSII, como DCMU e bentazon (TÓTH et al., 2005; SOUSA et al., 2014). Pequeno aumento também é observado na intensidade de fluorescência do passo I (V_I) nas plantas das três cultivares, principalmente no 5º dia de estresse.

Na Figura 2 são apresentadas as diferenças cinéticas entre os passos O e K (ΔW_{OK}) e entre os passos O e J (ΔW_{OJ}). Durante o período de exposição às baixas temperaturas em condição de campo, somente no 5º dia foi possível observar o aparecimento das banda-L (~150 µs) e banda-K (~300 µs) positivas nas plantas das cultivares ‘BRS’ Gabriela’ e ‘IAC Guarani’ (Figuras 2B e C). A banda-L indica a conectividade energética entre as unidades de FSII, sendo que quanto mais positiva, menor a conectividade (STRASSER et al., 2004). Já a banda-K positiva está intimamente relacionada à inativação do complexo de evolução do oxigênio (XIANG et al., 2013).

Após o retorno à casa de vegetação, ocorreu um aumento expressivo nos valores de ambas as bandas, com picos máximos observados no 1º dia, sendo maiores em ‘BRS Gabriela’ e ‘IAC Guarani’. Apesar disso, foi verificada uma redução gradual ao longo desse período, sem ser notado recuperação total quando comparado às plantas controle no 10º dia de retorno.

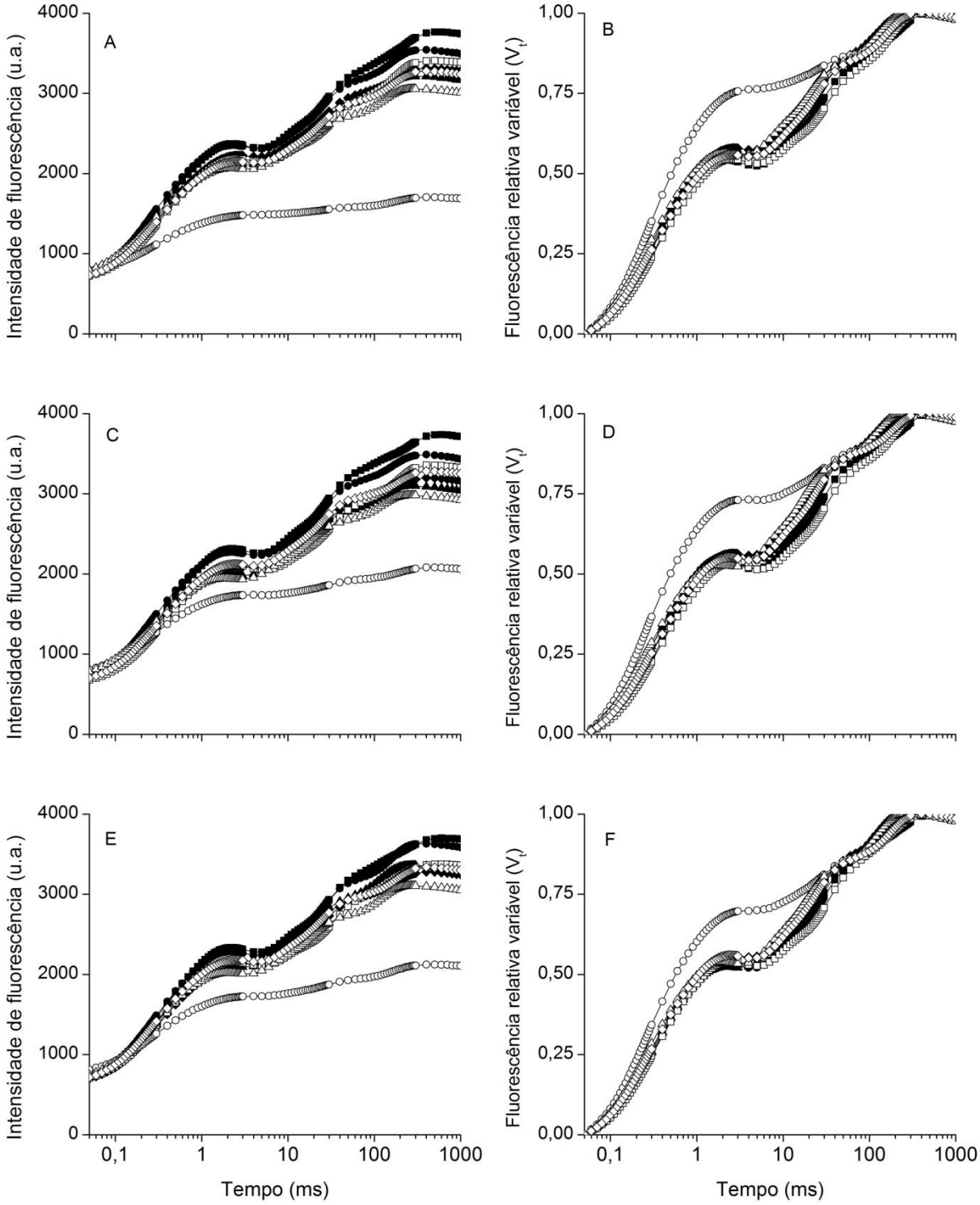


Figura 1. Intensidade de fluorescência (A, C e E) e fluorescência variável relativa (B, D e F) em plantas de mamona submetidas ao frio (símbolos abertos) e controle (símbolos preenchidos) das cultivares AL Guarany 2002 (A e B), BRS Gabriela (C e D) e IAC Guarani (E e F). 1º (□) e 5º (○) dia de estresse e 5º (△) e 10º (◇) dia de após o retorno a casa de vegetação.

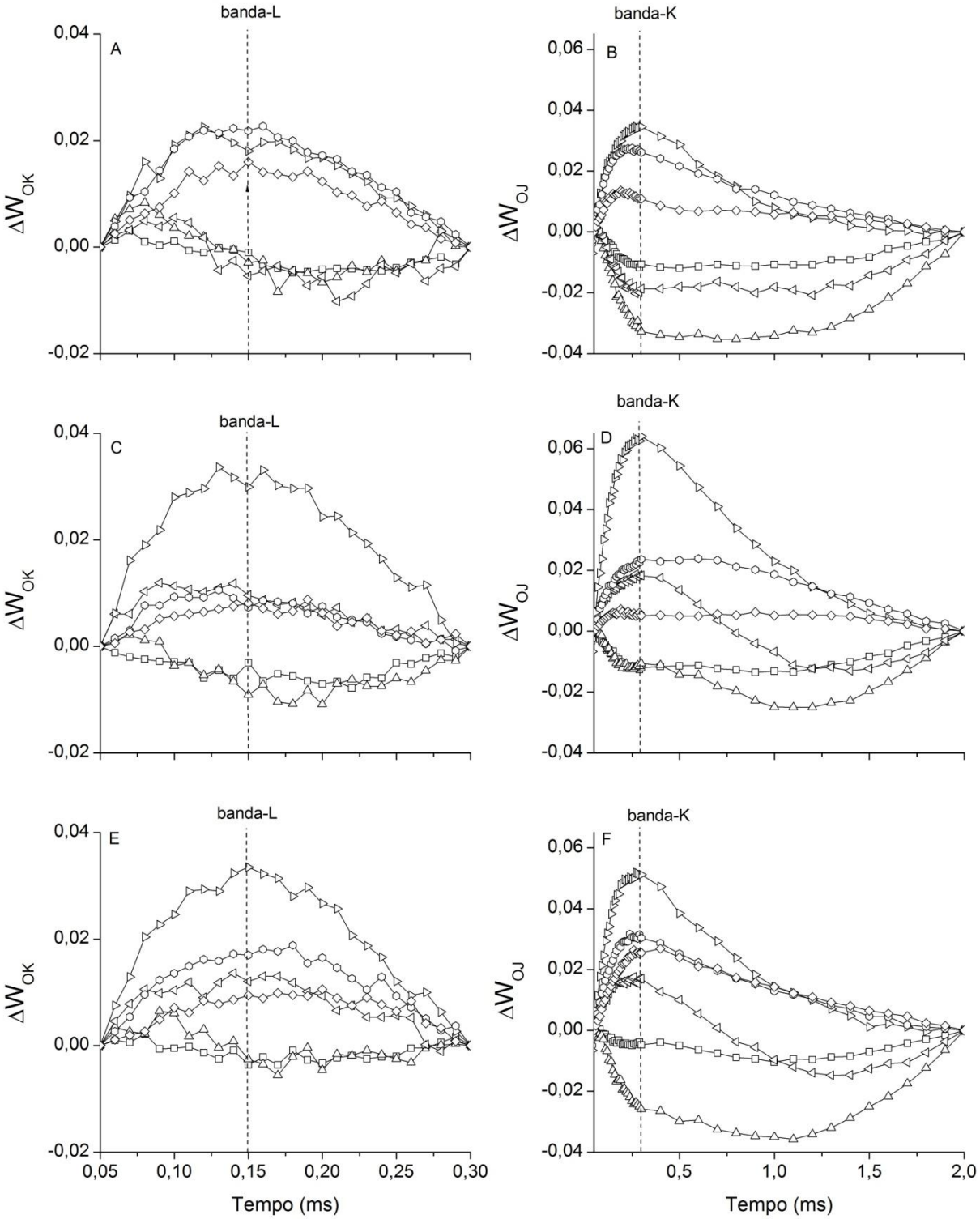


Figura 2. Diferença cinética entre os passos OK e OJ em plantas de AL Guarany (A e B), BRS Gabriela (C e D) e IAC Guarani (E e F). 1º (□), 3º (△) e 5º (◁) dia de estresse, e 1º (▷), 5º (○) e 10º (◇) dia após o retorno à casa de vegetação.

A influência dos tratamentos na fase IP da fluorescência transiente foram observados nas normalizações da fluorescência variável relativa entre os passos O e I apresentados entre 30 e 300 ms ($W_{OI} \geq 1$), a qual representa o *pool* de aceptores finais de elétrons, e entre os passos I e P (W_{IP}), onde o inverso do tempo de meia-vida ($W_{IP} = 0,5$) é admitido como a constante global de redução do *pool* de aceptores finais de elétrons (YUSUF et al., 2010) (Figura 3). Pode-se observar que em todas as cultivares houve aumento inicial da curva nas plantas expostas ao frio em condições de campo, com posterior redução abaixo dos níveis do controle ao final do período de estresse, sendo essa resposta similar em todas as cultivares. Em relação à normalização W_{IP} (Figuras 3B, D e F), foi observado o aumento no tempo necessário para alcançar $W_{IP} = 0,5$ no 5º dia de estresse, indicando menor capacidade de redução dos aceptores de elétrons do FSI em plantas expostas a baixas temperaturas. No entanto, quando essas plantas retornaram às condições de casa de vegetação, foi verificada recuperação da fase IP, com valores de $W_{OI} \geq 1$ e W_{IP} retornando aos níveis do controle em todas as cultivares.

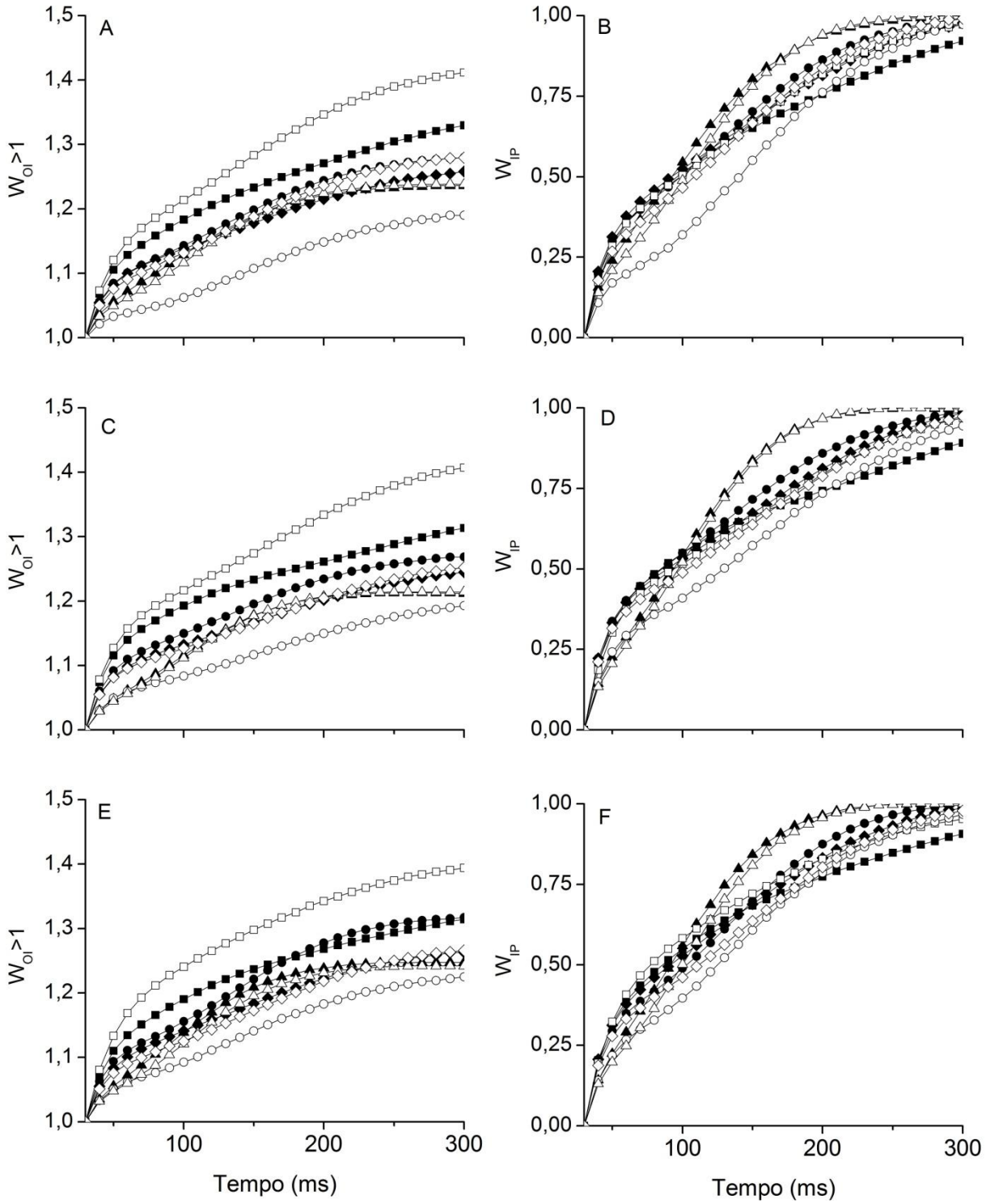


Figura 3. Fluorescência transiente variável entre os passos O e I, no intervalo de tempo entre 30 e 300 ms ($W_{OI} \geq 1$) e fluorescência transiente variável entre os passos I e P (W_{IP}) em plantas de mamona submetidas ao frio (símbolos abertos) e controle (símbolos preenchidos) das cultivares AL Guarany 2002 (A e B), BRS Gabriela (C e D) e IAC Guarani (E e F). 1º (□) e 5º (○) dia de estresse e 5º (△) e 10º (◇) dia após o retorno à casa de vegetação.

Fluorescência da clorofila *a*: Teste JIP

Mudanças expressivas nos parâmetros biofísicos do Teste JIP foram observadas com o transcorrer das baixas temperaturas nas plantas das três cultivares avaliadas quando comparadas ao controle (Tabela 2). Foi possível verificar que em todas cultivares expostas às baixas temperaturas ocorreu o aumento da inclinação inicial da curva transiente (M_0), que corresponde a um maior fechamento líquido dos centros de reação, sendo mais acentuado nas cultivares BRS Gabriela e IAC Guarani. O tempo necessário para alcançar fluorescência máxima (tF_M), ou seja, quando todos os centros de reação estão fechados, aumentou nas plantas estressadas, com maiores valores no 3º dia de estresse, mais acentuado em 'IAC Guarani'. Com isso, foi observado que o estado redox médio de Q_A (S_M/tF_M) apresentou redução drástica durante o período de exposição ao frio, sinalizando a menor atividade do transporte de elétrons (STRASSER et al., 2000, 2004). O número de eventos de oxidação e re-redução de Q_A (N) sofreu aumento no 3º dia, com posterior redução abaixo dos níveis do controle, sendo mais expressivo em 'AL Guarany 2002'.

Após o retorno a casa de vegetação, ocorreu a recuperação dos valores de M_0 obtidos nas plantas das três cultivares testadas. Em relação aos parâmetros tF_M, S_M e N, houve decréscimo intenso no 1º dia de retorno, com valores muito abaixo dos registrados nas plantas controle. Posteriormente, aumentaram novamente, sendo que no 10º dia foi verificado recuperação de tF_M somente em 'BRS Gabriela', enquanto que os valores de S_M aumentaram (cerca de 7% acima das plantas controle) nas plantas das três cultivares testadas. Com isso, apesar da redução dos valores de S_M/tF_M no 1º dia, houve aumento até o 10º dia de retorno a casa de vegetação, sendo esse mais acentuado nas plantas das cultivares AL Guarany 2002 e IAC Guarani.

Tabela 2. Inclinação inicial da curva transiente (M_0), tempo necessário para alcançar fluorescência máxima (tF_M), área normalizada acima da curva transiente (S_M), estado redox médio de Q_A (S_M/tF_M) e número de eventos de oxidação e re-redução de Q_A (N) em plantas de mamona submetidas às baixas temperaturas em condição de campo e após retorno à casa de vegetação

Parâmetro		Dias de estresse			Dias de retorno à casa de vegetação		
	Cultivares	1	3	5	1	5	10
M_0	AL Guarany	0,975*	1,104	1,227	1,327	1,069	0,990
	BRS Gabriela	0,966	1,154	1,350	1,477	1,050	0,994
	IAC Guarani	0,987	1,110	1,312	1,352	1,099	1,066
tF_M	AL Guarany	0,969	1,892	1,347	0,768	0,867	0,889
	BRS Gabriela	0,842	1,716	1,305	0,752	0,977	1,023
	IAC Guarani	0,936	2,103	1,316	0,711	1,016	0,922
S_M	AL Guarany	1,003	1,333	0,926	0,699	1,015	1,073
	BRS Gabriela	1,022	1,272	0,967	0,684	1,032	1,077
	IAC Guarani	0,973	1,351	0,913	0,742	1,033	1,064
S_M/tF_M	AL Guarany	1,023	0,676	0,697	0,921	1,104	1,252
	BRS Gabriela	1,218	0,725	0,730	0,917	1,064	1,052
	IAC Guarani	1,062	0,641	0,725	1,020	1,019	1,140
N	AL Guarany	0,979	1,236	0,879	0,740	1,068	1,010
	BRS Gabriela	0,996	1,238	0,995	0,767	1,080	1,091
	IAC Guarani	0,967	1,270	0,933	0,825	1,098	1,122

*Valores dos parâmetros biofísicos obtidos para as plantas sob baixas temperaturas e retorno à casa de vegetação foram normalizados para os respectivos controles (controle = 1).

Os parâmetros que descrevem os fluxos específicos por centro de reação, rendimentos quânticos, eficiências e índices de performance das plantas das cultivares AL Guarany 2002, BRS Gabriela e IAC Guarani são apresentados nas Figuras 4, 5 e 6, respectivamente.

Durante o período de exposição às baixas temperaturas, o fluxo de captura por centro de reação ativo (TR_0/RC) manteve-se estável, enquanto houve diminuição progressiva do fluxo de transporte de elétrons (ET_0/RC) e da redução dos aceptores finais do FSI (RE_0/RC) nas plantas das três cultivares. Contudo, foi verificado aumento da absorção (ABS/RC) e da dissipação (DI_0/RC), sendo mais intenso nas plantas da cultivar AL Guarany 2002 (Figura 4A) do que em 'BRS Gabriela' (Figura 5A) e 'IAC Guarani' (Figura 6A).

Foi observado que nas plantas das três cultivares houve decréscimo do rendimento quântico da fotoquímica primária (φ_{Po}), do transporte de elétrons no interssistema (φ_{Eo}) e da redução dos aceptores finais de elétrons do FSI (φ_{Ro}) no período de exposição às baixas temperaturas, concomitante com incremento do rendimento quântico da dissipação da energia absorvida pelo sistema antena (φ_{Do}), sendo essas alterações mais acentuadas em 'AL Guarany 2002'. A eficiência com a qual um elétron é movido além de Q_A^- (Ψ_{Eo}) apresentou o mesmo comportamento observado em φ_{Eo}, enquanto houve aumento da eficiência com a qual um elétron do interssistema é utilizado na redução dos aceptores finais do FSI (δ_{Ro}).

Os valores do índice de performance relativos à absorção (PI_{ABS}) sofreram intenso decréscimo nas plantas expostas ao frio em condições de campo. No entanto, o índice de performance total (PI_{TOTAL}) apresentou aumento no primeiro dia de estresse, com posterior redução abaixo dos níveis do controle com o decorrer do estresse.

Após a exposição ao frio por cinco dias, as plantas retornaram à casa de vegetação, para avaliação do potencial de recuperação da atividade do aparato fotossintético das plantas jovens de mamona. Foi observada a recuperação dos valores de fluxo específicos que sofreram alteração durante o período de estresse (ABS/RC, DI_0/RC, ET_0/RC e RE_0/RC), dos rendimentos quânticos (ϕ_{Po}, ϕ_{Eo}, ϕ_{Ro} e ϕ_{Do}) e das eficiências (Ψ_{Eo} e δ_{Ro}), alcançando valores similares ao controle nas três cultivares testadas (Figuras 4B, 5B e 6B).

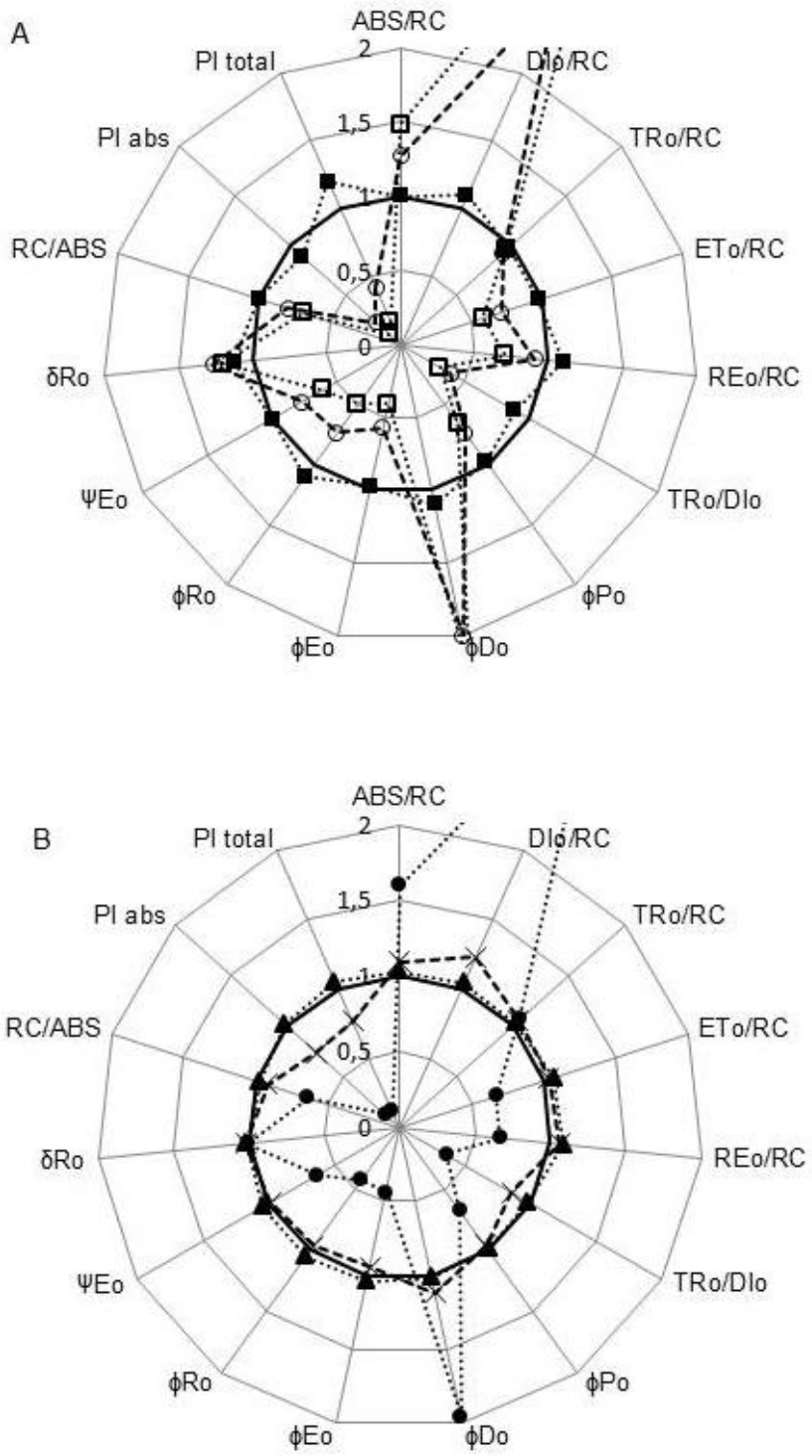
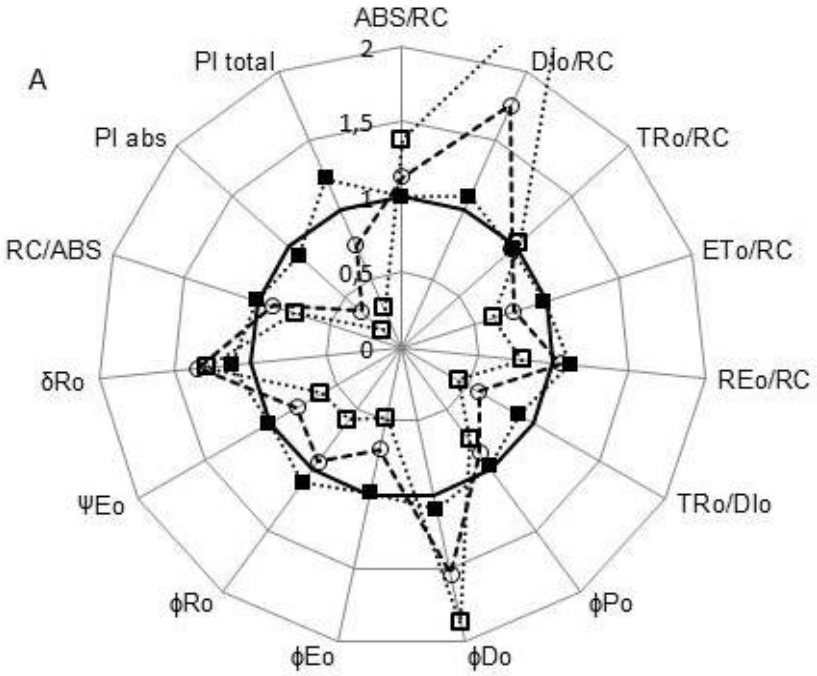


Figura 4. Parâmetros da fluorescência da clorofila *a,* calculados através do Teste JIP em plantas de *Ricinus communis* cultivar AL Guarany 2002 expostas ao frio (A) no 1º (■), 3º (○) e 5º (□) dia de estresse e retorno à casa de vegetação (B) no 1º (▲), 5º (×) e 10º (●) dia após o retorno à casa de vegetação. Os valores foram normalizados utilizando o controle como referência.



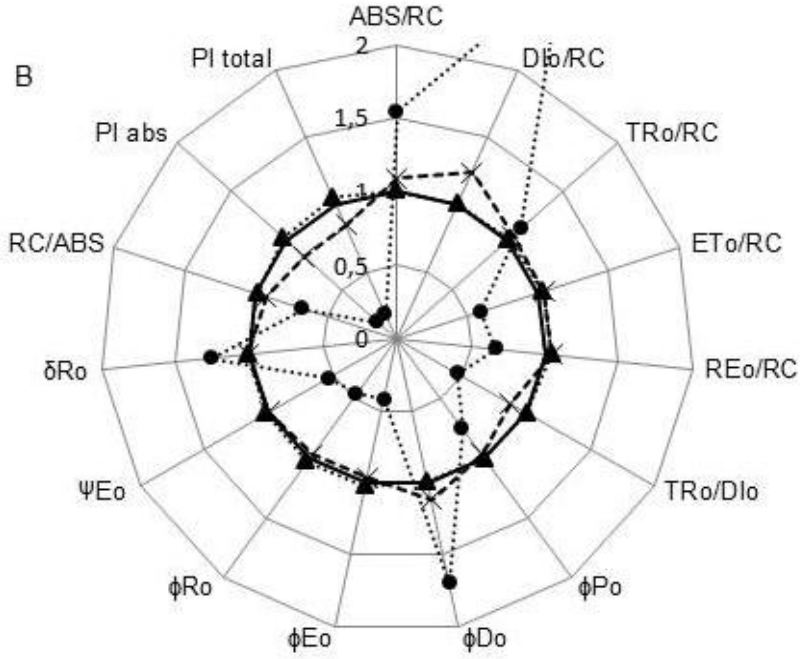


Figura 5. Parâmetros da fluorescência da clorofila *a,* calculados através do Teste JIP em plantas de *Ricinus communis* cultivar BRS Gabriela expostas ao frio (A) no 1º (■), 3º (○) e 5º (□) dia de estresse e retorno à casa de vegetação (B) no 1º (▲), 5º (×) e 10º (●) dia após o retorno à casa de vegetação. Os valores foram normalizados utilizando o controle como referência.

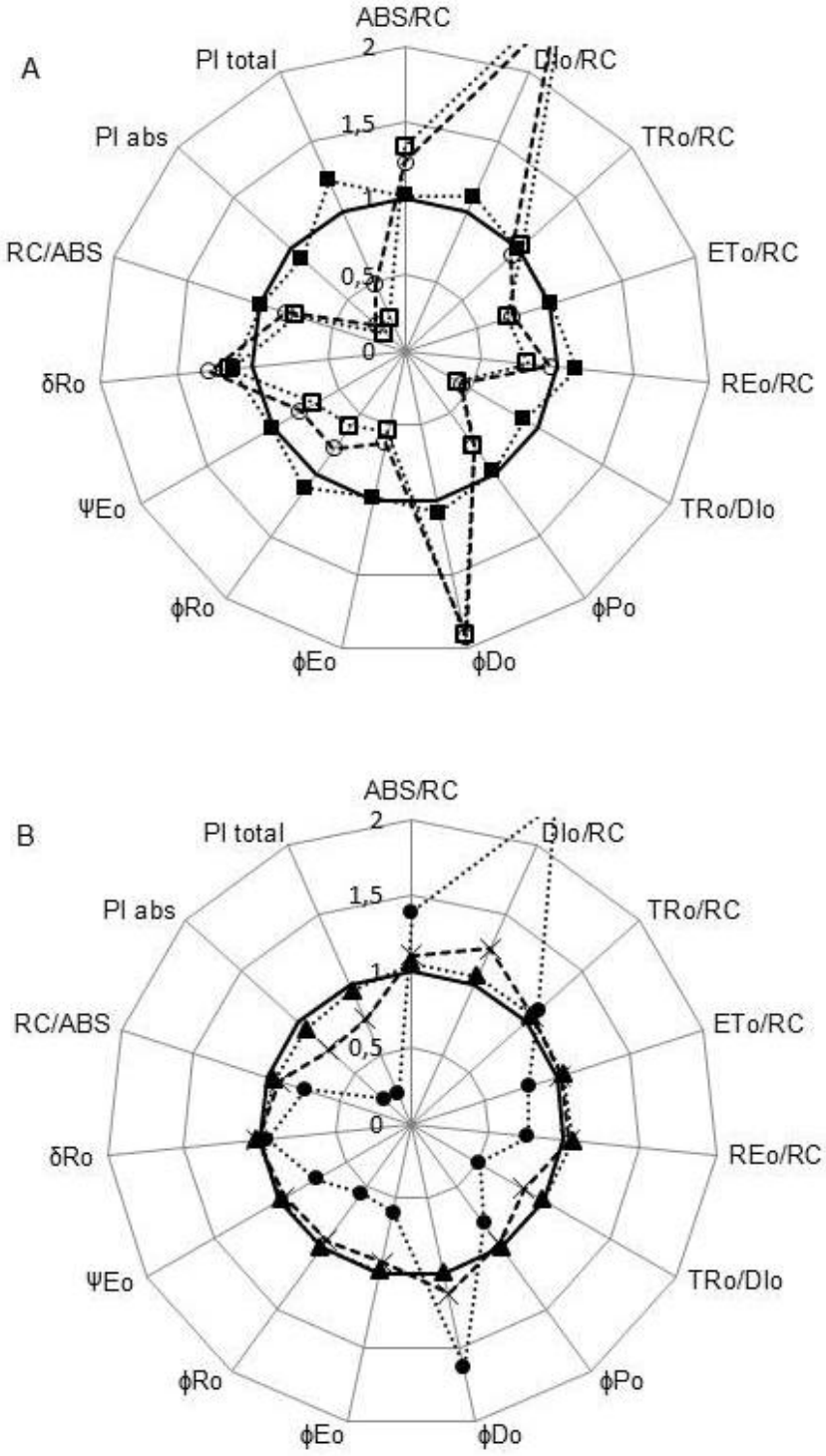


Figura 6. Parâmetros da fluorescência da clorofila *a,* calculados através do Teste JIP em plantas de *Ricinus communis* cultivar IAC Guarani expostas ao frio (A) no 1º (■), 3º (○) e 5º (□) dia de estresse e retorno à casa de vegetação (B) no 1º (▲), 5º (×) e 10º (●) dia após o retorno à casa de vegetação. Os valores foram normalizados utilizando o controle como referência.

Ao final do período de avaliação, foi possível notar que os valores dos índices de performance (PI_{ABS} e PI_{TOTAL}) das plantas jovens das três cultivares testadas retornaram aos níveis do controle, demonstrando o potencial de recuperação da capacidade fotossintética das plantas de mamona submetidas ao estresse por baixas temperaturas.

DISCUSSÃO

As baixas temperaturas afetam negativamente a fotossíntese de plantas sensíveis, reduzindo a atividade fotoquímica, transporte de elétrons e assimilação de carbono. Esses efeitos são mais acentuados quando ocorrem na presença de maior intensidade luminosa, aumentando a susceptibilidade à fotoinibição e danos ao aparato fotossintético (HÜNNER et al., 1998; GOH et al., 2012). Neste trabalho, as maiores modificações no formato da curva OJIP, ocorreram concomitantemente à redução da temperatura mínima e de relva, associada ao aumento da insolação no mesmo período.

De maneira similar a diversos estudos anteriores (ISLAM et al., 2011; DING et al., 2012; LEI et al., 2014) o rendimento quântico da fotoquímica primária (φ_{Po}) diminuiu nas plantas jovens de mamona expostas às baixas temperaturas, caracterizando a ocorrência de fotoinibição crônica nessas plantas (ENSMINGER et al., 2006). Em plantas sensíveis, isso ocorre em função da redução da fluidez das membranas da tilacóide que impede a incorporação do precursor da proteína D1 no centro de reação do FSII danificado (ALLAKHVERDIEV et al., 2005), inibindo os processos de reparação do FSII danificado (MOHANTY et al., 2007). Como não houve aumento da banda-K, portanto, sem redução da atividade do complexo de evolução do oxigênio (YUSUF et al., 2010), a redução da atividade fotoquímica durante o período de estresse deve ser atribuída a modificações do lado aceptor de elétrons do FSII.

Essas modificações são consonantes com o aumento dos fluxos específicos ABS/RC e DI_0/RC, sendo mais intensos nas plantas da cultivar AL Guarany 2002. O aumento de ABS/RC é atribuído ao processo de inativação dos centros de reação, aumentando o sistema antena disponível para os centros de reação ativos restantes (CHRISTHEN et al., 2007). Dessa forma, a energia absorvida excedente, ou seja, que não foi capturada pelos centros de reação ativos, é dissipada na forma de calor,

fluorescência ou transferida para outros sistemas (STRASSER et al., 2004), proporcionando aumento de DI_0/RC nas plantas estressadas.

O transporte de elétrons no interssistema, estimado pelos parâmetros Ψ_{Eo}, φ_{Eo} e ET_0/RC, foi extremamente afetado nas plantas de mamona submetidas às baixas temperaturas. Durante a análise das curvas de fluorescência relativa variável, o aumento substancial observado no passo V_J é um indicativo do acúmulo da fração de Q_A^- (STRASSER et al., 2004, TÓTH et al., 2007), devido a uma diminuição no transporte de elétrons além de Q_A^- (SUZUKI et al., 2011). Esse resultado é verificado também por Pietrini et al. (2005) e van Heerden (2014), e pode ser atribuído à diminuição do pool de plastoquinona disponível em relação ao aceptor primário de elétrons (Q_A) em resposta à menor fluidez das membranas provocada pela redução da temperatura (BARROS et al., 2006; WANG et al., 2008a).

Apesar do aumento da eficiência com a qual um elétron do interssistema é utilizado na redução de aceptores finais de FSI (δ_{Ro}) nas plantas de mamona submetidas às baixas temperaturas, assim como observado em *Brassica napus* (PERBONI et al., 2015), a redução dos aceptores finais de elétrons foi prejudicada, com diminuição do φ_{Ro}, RE_0/RC e da constante global de redução dos aceptores finais de elétrons da atividade do fotossistema I (W_{IP}=0,5). Isso ocorre em função do decréscimo da capacidade fotoquímica do FSII e do fluxo de elétrons além de Q_A^-, fazendo com que o FSI permaneça oxidado por mais tempo (SUZUKI et al, 2011, ZHANG et al., 2011). No entanto, quando analisado os valores de δ_{Ro} e a pouca influência sobre os valores de V_I, sendo esse altamente correlacionado com o conteúdo de FSI ativo (CEPPI et al., 2012), é possível perceber menor sensibilidade do FSI em relação ao FSII às baixas temperaturas, que deve ser atribuída ao fechamento massivo dos centros de reação no FSII (HUANG et al., 2010), que apesar de proteger o FSI de danos foto-oxidativos, aumenta a pressão de excitação sobre FSII, prejudicando sua regeneração e aumentando sua suscetibilidade à fotoinibição crônica.

Dessa forma, é possível determinar que o efeito inibitório das baixas temperaturas sobre o índice de performance relativo à absorção (PI_{ABS}) resulta da diminuição de centros de reação ativos, da atividade fotoquímica e da capacidade de transporte de elétrons além de Q_A. Por outro lado, o aumento da eficiência da redução dos aceptores finais do FSI causou o aumento do PI_{TOTAL} nas plantas estressadas no 1º dia. No entanto, esse aumento não foi suficiente para manter

valores de PI_{TOTAL} aos níveis do controle durante o decorrer do estresse. Os índices de performance têm se mostrado muito eficientes para detecção de estresse em plantas, antes mesmo de sintomas visíveis, quando submetidas a estresses.

Trabalhos anteriores (STRAUSS et al., 2007, PAN et al., 2009; PERBONI et al., 2015) verificaram que o índice de performance é muito mais sensível que a φ_{Po} na detecção de modificações da atividade fotossintética de plantas expostas às baixas temperaturas. Isso se deve ao fato de que os índices de performance integram vários componentes do aparato fotossintético. O PI_{ABS} combina, em uma equação, a densidade de centros de reação ativos no sistema antena (RC/ABS), a performance das reações fotoquímicas [$\varphi_{Po}/(1-\varphi_{Po})$] e do transporte de elétrons [$\Psi_{Eo}/(1-\Psi_{Eo})$], enquanto que a expressão F_V/F_M (φ_{Po}) contém apenas informações sobre o rendimento quântico da fotoquímica primária (STRASSER et al., 2004). O PI_{TOTAL} é ainda mais completo por levar em consideração a performance da redução dos aceptores finais do FSI [$\delta_{Ro}/(1-\delta_{Ro})$], compreendendo toda a cadeia transportadora de elétrons (TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008).

Após 10 dias do retorno às condições de casa de vegetação, foram registrados valores de PI_{ABS} e PI_{TOTAL} similares ao controle, evidenciando que os efeitos provocados pelas baixas temperaturas sobre a capacidade fotossintética são reversíveis em plantas de mamona. O longo tempo de recuperação (dobro do tempo de exposição às baixas temperaturas) deve ser atribuído à duração da exposição à condição fotoinibitória, uma vez que o decréscimo do rendimento quântico da fotoquímica primária do FSII e do transporte de elétrons de Q_A^- para o interssistema diminui o fluxo linear de elétrons, reduzindo a provisão de ATP e de equivalentes redutores necessários para regulação translacional da proteína D1 e sua integração no FSII danificado (SUN et al., 2006).

CONCLUSÃO

A exposição às baixas temperaturas prejudica a atividade fotossintética de plantas de mamona, com diminuição da atividade do fotossistema II, do fluxo de elétrons no interssistema e da constante de redução dos aceptores finais de elétrons, acompanhada do aumento da inativação de centros de reação e da dissipação de energia;

A atividade do fotossistema II é mais sensível que do fotossistema I ao estresse por baixas temperaturas em plantas de mamona;

As plantas de mamona submetidas às baixas temperaturas possuem capacidade de recuperação da atividade fotossintética após o retorno às condições de adequadas de temperatura;

O estresse por baixas temperaturas afeta as três cultivares de forma semelhante, porém, com menor intensidade em nas plantas da cultivar BRS Gabriela, do que em ‘AL Guarany 2002’ e ‘IAC Guarani’.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O comportamento fotossintético de plantas jovens de mamona é altamente responsivo às modificações em condições ambientais, apresentando redução do potencial fotossintético em plantas submetidas ao estresse hídrico e por temperatura. A análise da fluorescência transiente é um método eficiente para avaliar a resposta da cadeia de transporte de elétrons em plantas de mamona, permitindo verificar que os estresses afetam, de forma e intensidade diferenciada, o aparato fotossintético dessas plantas.

Durante as análises em plantas de mamona submetidas ao estresse hídrico (seca e alagamento), foi possível perceber mecanismos de adaptação relativos à atividade da cadeia transportadora de elétrons, com aumento dos índices de performance no período inicial dos estresses, embora houvesse progressiva redução da assimilação de CO_2.Esse processo pode ser atribuído ao aumento das reações acopladas à fotossíntese, como a fotorrespiração e ciclo água-água, que utilizam o $NADPH_2$ e ATP produzidos no cloroplastos, reduzindo o impacto causado pelo estresse oxidativo.

Apesar do aparente processo de adaptação ao estresse hídrico por meio do aumento dessas reações, as trocas gasosas foram fortemente afetadas nessas plantas estressadas. O déficit hídrico reduziu a assimilação de CO_2 pelo aumento da resistência estomática, causada pela redução da abertura estomática, e da redução da eficiência intrínseca de carboxilação. Somente ao final do estresse ocorreu o decréscimo da atividade da cadeia transportadora de elétrons no cloroplasto, sendo que essas modificações foram mais intensas em plantas da cultivar IAC Guarani do que em ‘BRS Gabriela’.

Em condições de alagamento do solo, as trocas gasosas foram afetadas de forma semelhante ao observado no déficit hídrico, porém, de forma mais rápida e intensa, com redução da assimilação de CO_2 já no 3º dia de estresse, sendo que as plantas da cultivar IAC tiveram redução mais intensa que as observadas em ‘AL Guarany 2002’. No entanto, a atividade da cadeia transportadora de elétrons no cloroplasto das plantas estressadas não apresentou redução abaixo da observada nas plantas controle durante o período experimental.

Com a redução da assimilação de CO_2 nas plantas sob estresse hídrico, o acúmulo de biomassa foi prejudicado, com redução do crescimento da parte aérea.

Além da redução da capacidade fotossintética, o menor número de folhas nas plantas estressadas contribuiu diretamente para redução da área foliar, que influenciou o crescimento. Apesar disso, essa é uma estratégia interessante, pois reduz a área disponível para transpiração, o que diminui a perda de água para o ambiente. Ademais, embora as cultivares testadas tenham sido afetadas pelo estresse hídrico, as plantas da cultivar BRS Gabriela se mostraram menos sensíveis ao déficit hídrico e as plantas da cultivar AL Guarany 2002 menos sensíveis ao alagamento.

Quanto à exposição às baixas temperaturas, a estrutura e funcionamento da cadeia transportadora de elétrons foram extremamente sensíveis, com intensas modificações nos parâmetros de fluorescência, sendo que foi observado comportamento similar entre as três cultivares avaliadas, porém, a cultivar 'BRS Gabriela' foi menos afetada que as demais. Dessa forma, o estresse por baixas temperaturas reduz a atividade da cadeia transportadora de elétrons no cloroplasto, afetando todos os fluxos de energia a partir da absorção de energia (fotoquímica, transporte de elétrons no interssistema e redução dos aceptores finais de elétrons do FSI), inviabilizando a assimilação de CO_2 e as demais reações que ocorrem no cloroplasto, por reduzir o conteúdo de $NADPH_2$ e ATP. Apesar das modificações ocorridas durante o estresse, as plantas apresentaram potencial para recuperação da atividade da cadeia transportadora de elétrons após retornarem para as condições da casa de vegetação.

Entre os parâmetros de fluorescência, a razão F_V/F_0 (TR_0/DI_0) e os índices de performance (PI_{ABS} e PI_{TOTAL}) se mostraram mais sensíveis às alterações em condições estressantes que a razão F_V/F_M (φ_{Po}), servindo como parâmetros alternativos mais eficientes para indicar a redução da capacidade fotossintética em plantas estressadas. Ainda, o estudo de cinética de emissão de fluorescência é uma importante ferramenta de estudo, auxiliando na identificação dos diferentes locais de atuação dos estresses testados através da identificação das bandas L e K, e da análise da fase IP.

Nesse trabalho houve respostas distintas entre as cultivares quando submetidas aos estresses estudados. Em relação ao déficit hídrico, as plantas da cultivar BRS Gabriela foram menos sensíveis ao estresse quando comparadas às da 'IAC Guarani'. As trocas gasosas, principal alvo do estresse nesse estudo, foram reduzidas de forma mais drástica e rápida em plantas de 'IAC Guarani' do que em

‘BRS Gabriela’ (redução aos 8 e 15 dias, respectivamente, em relação aos seus controles). Além disso, a dissipação de energia absorvida, inativação de centros de reação e redução dos índices de performance foram muito superiores em ‘IAC Guarani’, caracterizando sua maior sensibilidade em relação à ‘BRS Gabriela’ ao estresse por déficit hídrico.

Em relação ao estresse por alagamento do solo, as plantas da cultivar AL Guarany 2002 foram menos sensíveis do que de ‘IAC Guarani’. Além de ser menos afetadas no que tange às trocas gasosas, as plantas da cultivar AL Guarany 2002 apresentaram resposta de adaptação da cadeia transportadora de elétrons ao estresse somente no 4º e 5º dia de estresse, enquanto essas respostas se fizeram necessárias desde o primeiro dia de estresse em ‘IAC Guarani’, a qual não se manteve com êxito ao longo do período experimental.

No entanto, na exposição às baixas temperaturas, as plantas das três cultivares (AL Guarany 2002, BRS Gabriela e IAC Guarani) apresentaram comportamento semelhante, diferindo com pequena intensidade nos valores de dissipação de energia e de inativação de centros de reação, onde as plantas da cultivar BRS Gabriela apresentaram melhor desempenho que as demais. Ademais, a capacidade e velocidade de recuperação da atividade da cadeia transportadora de elétrons quando as plantas retornaram para casa de vegetação foi semelhante em todas cultivares.

Portanto, nas condições experimentais utilizadas neste trabalho, as plantas da cultivar BRS Gabriela foram menos sensíveis ao estresse por déficit hídrico, bem como as plantas da cultivar AL Guarany 2002 foram menos sensíveis ao alagamento do solo, quando comparadas às plantas da cultivar IAC Guarani. Quanto à exposição às baixas temperaturas em condições naturais de campo, as plantas da cultivar BRS Gabriela foram menos sensíveis ao estresse do que das cultivares AL Guarany 2002 e IAC Guarani.

Dessa forma, esse trabalho contribuiu para entender como os estresses por seca, alagamento e diferentes temperaturas agem sobre os componentes da cadeia transportadora de elétrons, trocas gasosas e crescimento de plantas de mamona.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAM, S.; MURTHY, S. D. S. Effect of Cold Stress on Photosynthesis of Plants and Possible Protection Mechanisms. In: GAUR, R .K.; SHARMA, P. **Approaches to Plant Stress and their Management**. Springer India, 2014. p. 219-226.

ADAMSKI, J. M.; PETERS, J. A.; DANIELOSKI, R.; BACARIN, M. A. Excess iron-induced changes in the photosynthetic characteristics of sweet potato. **Journal of Plant Physiology**, v. 168, p. 2056-2062, 2011.

AGARWAL, A. K. Biofuels (alcohols and biodiesel) applications as fuels for internal combustion engines. **Progress in Energy and Combustion Science**, v. 33, p. 233-271, 2007.

AHMED, F.; RAFII, M. Y.; ISMAIL, M. R.; JURAIMI, A. S.; RAHIM, H. A.; ASFALIZA, R.; LATIF, M. A. Waterlogging tolerance of crops: breeding, mechanism of tolerance, molecular approaches, and future prospects. **BioMed Research International**, v. 2013, p. 1-10, 2012.

ALLAKHVERDIEV, S. I.; TSVETKOVA, N.; MOHANTY, P.; SZALONTAI, B.; MOON, B. Y.; DEBRECZENY, M.; MURATA, N. Irreversible photoinhibition of photosystem II is caused by exposure of *Synechocystis* cells to strong light for a prolonged period. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1708, p. 342-351, 2005.

ALLEN, D. J.; ORT, D. R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. **Trends in Plant Science**, v. 6, p. 36-42, 2001.

ARAKI, T.; OO, T. T.; KUBOTA, F. Effects of Flooding Treatments on Photosynthetic Activity of Different Greengram (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) Cultivars. **Environmental Control in Biology**, v. 52, p. 1-5, 2014.

ASADA, K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual Review of Plant Biology**, v. 50, p. 601-639, 1999.

ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. **Photosynthetica**, v. 51, p. 163-190, 2013.

ATABANI, A. E.; SILITONGA, A. S.; ONG, H. C.; MAHLIA, T. M. I.; MASJUKI, H. H.; BADRUDDIN, I. A.; FAYAZ, H. Non-edible vegetable oils: a critical evaluation of oil extraction, fatty acid compositions, biodiesel production, characteristics, engine performance and emissions production. **Renewable and Sustainable Energy Reviews**, v. 18, p. 211-245, 2013.

BABITA, M.; MAHESWARI, M.; RAO, L. M.; SHANKER, A. K.; RAO, D. G. Osmotic adjustment, drought tolerance and yield in castor (*Ricinus communis* L.) hybrids. **Environmental and Experimental Botany**, v. 69, p. 243-249, 2010.

BAI, T.; LI, C.; LI, C.; LIANG, D.; MA, F. Contrasting hypoxia tolerance and adaptation in Malus species is linked to differences in stomatal behavior and photosynthesis. **Physiologia Plantarum**, v. 147, p. 514-523, 2013.

BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 313-339, 2008.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 89-113, 2008.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 1607-1621, 2004.

BARROS, M. P.; NECCHI JR, O.; COLEPICOLO, P.; PEDERSÉN, M. Kinetic study of the plastoquinone pool availability correlated with H_2O_2 release in seawater and antioxidant responses in the red alga *Kappaphycus alvarezii* exposed to single or combined high light, chilling and chemical stresses. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1757, p. 1520-1528, 2006.

BATISTA-SANTOS, P.; LIDON, F. C.; FORTUNATO, A.; LEITÃO, A. E.; LOPES, E.; PARTELLI, F.; RAMALHO, J. C. The impact of cold on photosynthesis in genotypes of *Coffea* spp. – Photosystem sensitivity, photoprotective mechanisms and gene expression. **Journal of Plant Physiology**, v. 168, p. 792-806, 2011.

BELGACEM, M. N.; GANDINI, A. Materials from vegetable oils: major sources, properties and applications. In: _____. **Monomers, Polymers and Composites from Renewable Resources**, Oxford: Elsevier, 2008. p. 39-66.

BOTA, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Is photosynthesis limited by Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? **New Phytologist**, v. 162, p. 671-681, 2004.

CAHOON, E. B.; SHOCKEY, J. M.; DIETRICH, C. R.; GIDDA, S. K.; MULLEN, R. T.; DYER, J. M. Engineering oilseeds for sustainable production of industrial and nutritional feedstocks: solving bottlenecks in fatty acid flux. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 10, p. 236-244, 2007.

CAMPOS, C. R. J.; FERNANDES, D. S.; MACHADO, R.; SILVA, J. B. D. Relação entre a passagem de sistemas frontais e a ocorrência de baixas temperaturas durante as fases de pré-floração e floração do arroz irrigado no RS. **Current Agricultural Science and Technology**, v. 14, 2013.

CEPPI, M. G.; OUKARROUM, A.; ÇIÇEK, N.; STRASSER, R. J.; SCHANSKER, G. The IP amplitude of the fluorescence rise OJIP is sensitive to changes in the photosystem I content of leaves: a study on plants exposed to magnesium and sulfate deficiencies, drought stress and salt stress. **Physiologia Plantarum**, v. 144, p. 277-288, 2012.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, p. 551-560, 2009.

CHEN, W. R.; ZHENG, J. S.; LI, Y. Q.; GUO, W. D. Effects of high temperature on photosynthesis, chlorophyll fluorescence, chloroplast ultrastructure, and antioxidant activities in fingered citron. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 59, p. 732-740, 2012.

CHRISTEN, D.; SCHÖNMANN, S.; JERMINI, M.; STRASSER, R.J.; DÉFAGO, G. Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 504-514, 2007.

COLMER, T. D.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. **Functional Plant Biology**, v. 36, p. 665-681, 2009.

CORREIA, B.; PINTÓ-MARIJUAN, M.; NEVES, L.; BROSSA, R.; DIAS, M. C.; COSTA, A.; PINTO, G. Water stress and recovery in the performance of two *Eucalyptus globulus* clones: physiological and biochemical profiles. **Physiologia Plantarum**, v. 150, p. 580-592, 2014.

DAT, J. F.; CAPELLI, N.; FOLZER, H.; BOURGEADE, P.; BADOT, P. M. Sensing and signalling during plant flooding. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 42, p. 273-282, 2004.

DING, S.; LEI, M.; LU, Q.; ZHANG, A.; YIN, Y.; WEN, X.; LU, C. Enhanced sensitivity and characterization of photosystem II in transgenic tobacco plants with decreased chloroplast glutathione reductase under chilling stress. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1817, p. 1979-1991, 2012.

DORE, M. H. Climate change and changes in global precipitation patterns: what do we know?. **Environment International**, v. 31, p. 1167-1181, 2005.

DYER, J. M.; STYMNE, S.; GREEN, A. G.; CARLSSON, A. S. High-value oils from plants. **The Plant Journal**, v. 54, p. 640-655, 2008.

ELSE, M. A.; COUPLAND, D.; DUTTON, L.; JACKSON, M. B. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to shoots in xylem sap. **Physiologia Plantarum**, v. 111, p. 46-54, 2001.

ELSE, M. A.; HALL, K. C.; ARNOLD, G. M.; DAVIES, W. J.; JACKSON, M. B. Export of abscisic acid, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, phosphate, and nitrate from roots to shoots of flooded tomato plants (accounting for effects of xylem sap flow rate on concentration and delivery). **Plant Physiology**, v. 107, p. 377-384, 1995.

ELSE, M. A.; JANOWIAK, F.; ATKINSON, C. J.; JACKSON, M. B. Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll *a* fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. **Annals of Botany**, v. 103, p. 313-323, 2009.

ELSE, M. A.; TIEKSTRA, A. E.; CROKER, S. J.; DAVIES, W. J.; JACKSON, M. B. Stomatal closure in flooded tomato plants involves abscisic acid and a chemically

unidentified anti-transpirant in xylem sap. **Plant Physiology**, v. 112, p. 239-247, 2006.

ENSMINGER, I.; BUSCH, F.; HUNER, N. Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. **Physiologia Plantarum**, v. 126, p. 28-44, 2006.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS (FAO). Base de dados Faostat. Disponível em: <http://faostat.fao.org>. Acesso em: 10 de dezembro de 2014.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Susteinable Development**, v. 29, p. 185-212, 2009.

FAZIO, S.; BARBANTI, L. Energy and economic assessments of bio-energy systems based on annual and perennial crops for temperate and tropical areas. **Renewable Energy**, v. 69, p. 233-241, 2014.

FELLE, H. H. pH regulation in anoxic plants. **Annals of Botany**, v. 96, p. 519-532, 2005.

FLEXAS, J.; NIINEMETS, Ü.; GALLÉ, A.; BARBOUR, M. M.; CENTRITTO, M.; DIAZ-ESPEJO, A.; DOUTHE, C.; GALMÉS, J.; RIBAS-CARBO, M.; RODRIGUEZ, P. L.; ROSSELLÓ, F.; SOOLANAYAKANAHALLY, R.; TOMAS, M.; WRIGHT, I. J.; FARQUHAR, G. D.; MEDRANO, H. Diffusional conductances to CO_2 as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. **Photosynthesis research**, v. 117, p. 45-59, 2013.

FREITAS, C. A.; BEZERRA, F. M.; DA SILVA, A. R.; PEREIRA FILHO, J. V.; FEITOSA, D. R. Response of three castor bean cultivars under five levels of irrigation in Pentecoste, CE. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 14, p. 1059-1066, 2010.

GAJANAYAKE, B.; RAJA REDDY, K.; SHANKLE, M. W.; ARANCIBIA, R. A. Growth, developmental, and physiological responses of two sweetpotato (*Ipomoea batatas* L.[Lam]) cultivars to early season soil moisture deficit. **Scientia Horticulturae**, v. 168, p. 218-228, 2014.

GALMÉS, J.; ARANJUELO, I.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Variation in Rubisco content and activity under variable climatic factors. **Photosynthesis research**, v. 117, p. 73-90, 2013.

GALMÉS, J.; FLEXAS, J.; SAVE, R.; MEDRANO, H. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: Responses to water stress and recovery. **Plant Soil**, v. 290, p. 139-155, 2007.

GANDINI, A. Monomers and Macromonomers from Renewable Resources. In: LOOS, K. **Biocatalysis in polymer chemistry**. Wiley-VCH: Weinheim, Germany, 2010. p. 1-34.

GARBRECHT, J. D.; NEARING, M. A.; SHIELDS, F. D.; TOMER, M. D.; SADLER, E. J.; BONTA, J. V.; BAFFAUT, C. Impact of weather and climate scenarios on conservation assessment outcomes. **Journal of Soil and Water Conservation**, v. 69, p. 374-392, 2014.

GARCÍA-SÁNCHEZ, F.; SYVERTSEN, J.; GIMENO, V.; BOTÍA, P.; PEREZ-PEREZ, J. G. Responses to flooding and drought stress by two citrus rootstock seedlings with different water-use efficiency. **Physiologia Plantarum**, v. 130, p. 532-542, 2007.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 990, p. 87-92, 1989.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, v. 909-930, 2010.

GIMENO, V.; SYVERTSEN, J. P.; SIMÓN, I.; NIEVES, M.; DÍAZ-LÓPEZ, L.; MARTÍNEZ, V.; GARCÍA-SÁNCHEZ, F. Physiological and morphological responses to flooding with fresh or saline water in *Jatropha curcas*. **Environmental and Experimental Botany**, v. 78, p. 47-55, 2012

GOH, C. H.; KO, S. M.; KOH, S.; KIM, Y. J.; BAE, H. J. Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. **Journal of Plant Biology**, v. 55, p. 93-101, 2012.

GOMES, M. T. G.; LUZ, A. C.; SANTOS, M. R.; BATITUCCI, M. C. P.; SILVA, D. M.; FALQUETO, A.R. Drought tolerance of passion fruit plants assessed by the OJIP chlorophyll a fluorescence transient. **Scientia Horticulturae**, v. 142, p. 49-56, 2012.

GONÇALVES, J. F.; MELO, E. G.; FERREIRA, M. J.; SILVA, C. E. M.; GOMES, I. B. Crescimento, partição de biomassa e fotossíntese em plantas jovens de *Genipa spruceana* submetidas ao alagamento. **Cerne**, v. 19, p. 193-200, 2013.

GUHA, A.; RASINENI, G. K.; REDDY, A. R. Drought tolerance in mulberry (*Morus* spp.): a physiological approach with insights into growth dynamics and leaf yield production. **Experimental Agriculture**, v. 46, p. 471-488, 2010.

GUHA, A.; SENGUPTA, D.; REDDY, A. R.. Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence kinetics and leaf protein analyses to track dynamics of photosynthetic performance in mulberry during progressive drought. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 119, p. 71-83, 2013.

GUO, Y.; TAN, J. Applications of Delayed Fluorescence from Photosystem II. **Sensors**, v. 13, p. 17332-17345, 2013.

HEBER, U.; SONI, V.; STRASSER, R.J. Photoprotection of reaction centers: thermal dissipation of absorbed light energy vs charge separation in lichens. Physiologia Plantarum, v. 142, p. 65-78, 2011.

HOAGLAND, D. R.; ARNON D. I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agriculture Experimental Station Circular**, v. 347, p. 1-32, 1950.

HOLBROOK, N. M.; ZWIENIECKI, M. A. Plant biology: water gate. **Nature**, v. 425, p. 361-361, 2003.

HUANG, W.; YANG, S. J.; ZHANG, S. B.; ZHANG, J. L.; CAO, K. F. Cyclic electron flow plays an important role in photoprotection for the resurrection plant *Paraboea rufescens* under drought stress. **Planta**, v. 235, p. 819-828, 2012.

HÜNER, N. P. A.; ÖQUIST, G.; SARHAN, F. Energy balance and acclimation to light and cold. **Trends in Plant Science**, v. 3, p. 224-230, 1998.

HUTHER, C. M.; RAMM, A; ROMBALDI, C. V.; BACARIN, M. A. Physiological response to heat stress of tomato 'Micro-Tom' plants expressing high and low levels of mitochondrial sHSP23.6 protein. **Plant Growth Regulation**, v. 70, p. 175-185, 2013.

IPCC, 2007: Climate Change 2007: Mitigation of climate change. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [B. Metz, O.R. Davidson, P.R. Bosch, R. Dave, L.A. Meyer (eds)], Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 863 pp.

IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.

IRFAN, M.; HAYAT, S.; HAYAT, Q.; AFROZ, S.; AHMAD, A. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. **Protoplasma**, v. 241, p. 3-17, 2010.

ISLAM, S.; IZEKOR, E.; GARNER, J. O. Effect of chilling stress on the chlorophyll fluorescence, peroxidase activity and other physiological activities in *Ipomoea batatas* L. genotypes. **American Journal of Plant Physiology**, v. 6, p. 72-82, 2011.

JACKSON, M. B. Hormones from roots as signals for the shoots of stressed plants. **Trends in Plant Science**, v. 2, p. 22-28, 1997.

JACKSON, M. B.; COLMER, T. D. Response and adaptation by plants to flooding stress. **Annals of Botany**, v. 96, p. 501-505, 2005.

JACKSON, M. B.; SAKER, L. R.; CRISP, C. M.; ELSE, M. A.; JANOWIAK, F. Ionic and pH signalling from roots to shoots of flooded tomato plants in relation to stomatal closure. **Plant and Soil**, v. 253, p. 103-113, 2003.

JIANG, C. D.; JIANG, G. M.; WANG, X.; LI, L. H.; BISWAS, D. K.; LI, Y. G. Enhanced photosystem 2 thermostability during leaf growth of elm (*Ulmus pumila*) seedlings. **Photosynthetica**, v. 44, p. 411-418, 2006.

JING, Y. X.; LI, G. L.; GU, B. H.; YANG, D. J.; XIAO, L.; LIU, R. X.; PENG, C. L. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Melaleuca alternifolia* seedlings to flooding and subsequent recovery. **Photosynthetica**, v. 47, p. 595-601, 2009.

JORDAN, D. B.; OGREN, W. L. The CO_2/O_2 specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Planta**, v. 161, p. 308-313, 1984.

KALAJI, H. M.; GOVINDJEE; BOSAC, K.; KOSCIELNIAK, J.; ZUK-GOŁASZEWSKA, K. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO_2 assimilation of two Syrian barley landraces. **Environmental and Experimental Botany**, v. 73, p. 64-72., 2011.

KOLLER, S.; HOLLAND, V.; BRÜGGEMANN, W. Effects of drought stress on the evergreen *Quercus ilex* L., the deciduous *Q. robur* L. and their hybrid *Q. turneri* Willd. **Photosynthetica**, v. 51, p. 574-582, 2013.

KRAMER, K; VREUGDENHIL, S. J.; VAN DER WERF, D. C. Effects of flooding on the recruitment, damage and mortality of riparian tree species: a field and simulation study on the Rhine floodplain. **Forest Ecology and Management**, v. 255, p. 3893-3903, 2008.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Biology**, v. 42, p. 313-349, 1991.

KREUZWIESER, J.; PAPADOPOULOU, E.; RENNENBERG, H. Interaction of flooding with carbon metabolism of forest trees. **Plant Biology**, v. 6, p. 299-306, 2004.

KRÜGER, G. H. J.; VILLIERS, M. F.; STRAUSS, A. J.; BEER, M.; VAN HEERDEN, P. D. R.; MALDONADO, R.; STRASSER, R. J. Inhibition of photosystem II activities in soybean (*Glycine max*) genotypes differing in chilling sensitivity. **South African Journal of Botany**, v. 95, p. 85-96, 2014.

KUMAR, P.; PAL, M.; JOSHI, R.; SAIRAM, R. K. Yield, growth and physiological responses of mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] genotypes to waterlogging at vegetative stage. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 19, p. 209-220, 2013.

LACERDA, R. D.; GUERRA, H. O. C; JÚNIOR, G. B. Influência do déficit hídrico e da matéria orgânica do solo no crescimento e desenvolvimento da mamoneira BRS 188-Paraguaçu. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 4, p. 440-448, 2009.

LANZA, L. N. M.; ROSSI, S. C.; SODEK, L. Nitrogen fertilization benefits soybean under flooding conditions. **Bragantia**, v. 72, p. 2-09, 2013.

LARRÉ, C. F.; FERNANDO, J. A.; MARINI, P.; BACARIN, M. A.; PETERS, J. A. Growth and chlorophyll a fluorescence in Erythrina crista-galli L. plants under flooding conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 35, p. 1463-1471, 2013.

LEHMANN, S.; FUNCK, D.; SZABADOS, L.; RENTSCH, D. Proline metabolism and transport in plant development. **Amino Acids**, v. 39, p. 949-962, 2010.

LEI, Y. B.; ZHENG, Y. L.; DAI, K. J.; DUAN, B. L.; CAI, Z. Q. Different responses of photosystem I and photosystem II in three tropical oilseed crops exposed to chilling stress and subsequent recovery. **Trees**, v. 28, p. 923-933, 2014.

LI, L.; LI, X. Y.; XU, X. W.; LIN, L. S.; ZENG, F. J. Effects of high temperature on the chlorophyll a fluorescence of *Alhagi sparsifolia* at the southern Taklamakan Desert. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 36, p. 243-249, 2014.

LI, M.; YANG, D.; LI, W. Leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three wetland plants in response to long-term soil flooding. **Photosynthetica**, v. 45, p. 222-228, 2007.

LIU, G. T.; MA, L.; DUAN, W.; WANG, B. C.; LI, J. H.; XU, H. G.; WANG, L. J. Differential proteomic analysis of grapevine leaves by iTRAQ reveals responses to heat stress and subsequent recovery. **BMC plant biology**, v. 14, p. 110, 2014.

LONG, S. P.; BERNACCHI, C. J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, p. 2393-2401, 2003.

MARTINAZZO, E. G.; PERBONI, A. T.; FARIAS, M. E.; BIANCHI, V. J.; BACARIN, M. A. Photosynthetic activity in the rootstock of hybrid peach trees submitted to water restriction and flooding. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 23, p. 231-236, 2011.

MARTINAZZO, E. G.; PERBONI, A. T.; OLIVEIRA, P. V.; BIANCHI, V. J.; BACARIN, M. A. Photosynthetic activity in japanese plum under water deficit and flooding. **Ciência Rural**, v. 43, p. 35-41, 2013.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659-668, 2000.

MCDOWELL, N. G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant Physiology**, v. 155, p. 1051-1059, 2011.

MILLAN-ALMARAZ, J. R.; GUEVARA-GONZALEZ, R. G.; ROMERO-TRONCOSO, R.; OSORNIO-RIOS, R. A.; TORRES-PACHECO, I. Advantages and disadvantages on photosynthesis measurement techniques: A review. **African Journal of Biotechnology**, v. 8, p. 7340-7349, 2009.

MIYAKE, C. Alternative Electron Flows (Water-Water Cycle and Cyclic Electron Flow Around PSI) in Photosynthesis: Molecular Mechanisms and Physiological Functions. **Plant & Cell Physiology**, v. 51, p. 1951-1963, 2010.

MOHANTY, P.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; MURATA, N. Application of low temperatures during photoinhibition allows characterization of individual steps in photodamage and the repair of photosystem II. **Photosynthesis Research**, v. 94, p. 217-224, 2007.

MÜH, F.; GLÖCKNER, C.; HELLMICH, J.; ZOUNI, A. Light-induced quinone reduction in photosystem II. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1817, p. 44-65, 2012.

MURCHIE, E. H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, p. 3983-3998, 2013.

MUTLU, H.; MEIER, M. A. R. Castor oil as a renewable resource for the chemical industry. **European Journal of Lipid Science and Technology**, v. 112, p. 10-30, 2010.

NABITY, P. D.; ZAVALA, J. A.; DELUCIA, E. H. Indirect suppression of photosynthesis on individual leaves by arthropod herbivory. **Annals of Botany**, v. 103, p. 655-663, 2009.

OELZE, M.; KANDLBINDER, A.; DIETZ, K. Redox regulation and overreduction control in the photosynthesizing cell: complexity in redox regulatory networks. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects**, v. 1780, p. 1261-1272, 2008.

OLIVEIRA, V. C.; JOLY, C. A. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb.(Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. **Trees**, v. 24, p. 185-193, 2010.

OLŠOVSKÁ, Katarína et al. Assessment of the photosynthesis-related traits and high temperature resistance in tetraploid wheat (Triticum L.) genotypes. **Journal of Central European Agriculture**, v. 14, p. 289-302, 2013.

OUKARROUM, A.; MADIDI, S. E.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R. J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 438-446, 2007.

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

PAN, X.; ZHANG, D.; CHEN, X.; LI, L.; MU, G.; LI, L.; AL, J. Y. Effects of short-term low temperatures on photo-system II function of samara and leaf of Siberian maple (*Acer ginnala*) and subsequent recovery. **Journal of Arid Land**, v. 1, p. 57-63, 2009.

PARAD, G. A.; ZARAFSHAR, M.; STRIKER, G. G.; SATTARIAN, A. Some physiological and morphological responses of *Pyrus boissieriana* to flooding. **Trees**, v. 27, p. 1387-1393, 2013.

PAROLIN, P.; ARMBRÜSTER, N.; JUNK, W. J. Two Amazonian floodplain trees react differently to periodical flooding. **Tropical Ecology**, v. 47, p. 243-250, 2006.

PARTELLI, F. L.; BATISTA-SANTOS, P.; SCOTTI-CAMPOS, P.; PAIS, I. P.; QUARTIN, V. L.; VIEIRA, H. D.; RAMALHO, J. C. Characterization of the main lipid components of chloroplast membranes and cold induced changes in *Coffea* spp. **Environmental and Experimental Botany**, v. 74, p. 194-204, 2011.

PELTIER, G.; TOLLETER, D.; BILLON, E.; COURNAC, L. Auxiliary electron transport pathways in chloroplasts of microalgae. **Photosynthesis Research**, v. 106, p. 19-31, 2010.

PERBONI, A. T.; CASSOL, D.; SILVA, F. S. P.; SILVA, D. M.; BACARIN, M. A. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of flooding in canola hybrids. **Biologia**, v. 67, p. 338-346, 2012.

PERBONI, A. T. P.; MARTINAZZO, E. G.; SILVA, D. M.; BACARIN, M. A. Baixas temperaturas sobre a fluorescência da clorofila a em plantas de diferentes híbridos de canola. **Ciência Rural**, v. 45, p. 215-222, 2015.

PÉREZ-LÓPEZ, U.; ROBREDO, A.; LACUESTA, M.; MENA-PETITE, A.; MUNOZ-RUEDA, A. The impact of salt stress on the water status of barley plants is partially mitigated by elevated CO_2. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, p. 463-470, 2009.

PEUKE, A. D.; GESSLER, A.; TRUMBORE, S.; WINDT, C. W.; HOMAN, N.; GERKEMA, E.; VAN AS, H. Phloem flow and sugar transport in *Ricinus communis* L. is inhibited under anoxic conditions of shoot or roots. **Plant, Cell and Enviroment**, *article in press*, 2014.

PEUKE, A. D.; WINDT, C.; VAN AS, H. Effects of cold-girdling on flows in the transport phloem in *Ricinus communis*: is mass flow inhibited?. **Plant, Cell & Environment**, v. 29, p. 15-25, 2006.

PEZESHKI, S. R. Wetland plant responses to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 46, p. 299-312, 2001.

PIETRINI, F.; CHAUDHURI, D.; THAPLIYAL, A. P.; MASSACCI, A. Analysis of chlorophyll fluorescence transients in mandarin leaves during a photo-oxidative cold shock and recovery. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 106, p. 189-198, 2005.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, p. 869-882, 2011.

PLOSCHUK, E. L.; BADO, L. A.; SALINAS, M.; WASSNER, D. F.; WINDAUER, L. B.; INSAUSTI, P. Photosynthesis and fluorescence responses of *Jatropha curcas* to chilling and freezing stress during early vegetative stages. **Environmental and Experimental Botany**, v. 102, p. 18-26, 2014.

POCIECHA, E.; KOŚCIELNIAK, J.; FILEK, W. Effects of root flooding and stage of development on the growth and photosynthesis of field bean (*Vicia faba* L. minor). **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 30, p. 529-535, 2008.

POIRE, R.; SCHNEIDER, H.; THORPE, M. R.; KUHN, A. J.; SCHURR, U.; WALTER, A. Root cooling strongly affects diel leaf growth dynamics, water and carbohydrate relations in *Ricinus communis*. **Plant, Cell & Environment**, v. 33, p. 408-417, 2010.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565-588, 2009.

RAPACZ, M.; KOŚCIELNIAK, J.; JURCZYK, B.; ADAMSKA, A.; WÓJCIK, M. Different Patterns of Physiological and Molecular Response to Drought in Seedlings of Malt-and Feed-type Barleys (*Hordeum vulgare*). **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 196, p. 9-19, 2010.

REDDY, A. R.; CHAITANYA, K. V.; VIVEKANANDAN, M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 1189-1202, 2004.

REHEM, B. C.; ALMEIDA, A. F.; MIELKE, M. S.; GOMES, F. P. Efeitos do alagamento do substrato no crescimento e na composição química de genótipos clonais de *Theobroma cacao* L. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 31, p. 805-815, 2009.

RENGIFO, E.; TEZARA, W.; HERRERA, A. Water relations, chlorophyll a fluorescence, and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood. **Photosynthetica**, v. 43, p. 203-210, 2005.

RIZHSKY, L.; LIANG, H.; MITTLER, R. The water-water cycle is essential for chloroplast protection in the absence of stress. **Journal of Biological Chemistry**, v. 278, p. 38921-38925, 2003.

ROHÁČEK, K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. **Photosynthetica**, v. 40, p. 13-29, 2002.

SAGE, R. F. Photorespiratory compensation: a driver for biological diversity. **Plant Biology**, v. 15, p. 624-638, 2013.

SAIRAM, R. K.; KUMUTHA, D.; EZHILMATHI, K.; DESHMUKH, P. S.; SRIVASTAVA, G. C. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. **Biologia Plantarum**, v. 52, p. 401-412, 2008.

SAUSEN, T. L.; ROSA, L. M. G. Growth and carbon assimilation limitations in *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) under soil water stress conditions. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, p. 648-654, 2010.

SAVY FILHO, A. **Mamona Tecnologia Agrícola.** Campinas: EMOPI, 2005. 105 p.

SCHANSKER, G.; TÓTH, S. Z.; HOLZWARTH, A. R.; GARAB, G. Chlorophyll *a* fluorescence: beyond the limits of the Q_A model. **Photosynthesis Research**, v. 120, p. 43-58, 2014.

SCHOCK, A. A.; RAMM, A.; MARTINAZZO, E. G.; SILVA, D. M.; BACARIN, M. A. Crescimento e fotossíntese de plantas de pinhão-manso cultivadas em diferentes condições de luminosidade. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 18, p. 3-9, 2014.

SCHOLES, G. D.; FLEMING, G. R.; OLAYA-CASTRO, A.; VAN GRONDELLE, R. Lessons from nature about solar light harvesting. **Nature Chemistry**, v. 3, p. 763-774, 2011.

SCHOLZ, V.; SILVA, J. N. Prospects and risks of the use of castor oil as a fuel. **Biomass and Bioenergy**, v. 32, p. 95-100, 2008.

SEVERINO, L. S.; AULD, D. L. A framework for the study of the growth and development of castor plant. **Industrial Crops and Products**, v. 46, p. 25- 38, 2013.

SEVERINO, L. S.; AULD, D. L.; BALDANZI, M.; CÂNDIDO, M. J. D.; CHEN, G.; CROSBY, W.; TAN, D.; HE, X.; LAKSHMAMMA, P.; LAVANYA, C.; MACHADO, O. L. T.; MIELKE, T.; MILANI, M.; MILLER, T. D.; MORRIS, J. B.; MORSE, S. A.; NAVAS, A. A.; SOARES, D. J.; SOFIATTI, V.; WANG, M. L.; ZANOTTO, M. D.; ZIELER, H. A review on the challenges for increased production of castor. **Agronomy Journal**, v. 104, p. 853-880, 2012.

SHANG, J.; SONG, P.; MA, B.; QI, X.; ZENG, Q.; XIANG, Z.; HE, N. Identification of the mulberry genes involved in ethylene biosynthesis and signaling pathways and the expression of MaERF-B2-1 and MaERF-B2-2 in the response to flooding stress. **Functional & Integrative Genomics**, v. 14, p. 767-777, 2014.

SHANMUGAM, S.; KJAER, K. H.; OTTOSEN, C. O.; ROSENQVIST, E.; KUMARI SHARMA, D.; WOLLENWEBER, B. The alleviating effect of elevated CO_2 on heat stress susceptibility of two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 199, p. 340-350, 2013.

SINGH, S. K.; REDDY, K. R. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.) under drought. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 105, p. 40-50, 2011.

SILVA, S. D. A.; ANDRES, A.; UENO, B.; FLORES, C. A.; GOMES, C. B. G.; PILLON, C. N.; ANTHONISEN, D.; THEISEN, G.; CASAGRANDE JR., J. G.; MAGNANI, M.; WREGE, M. S.; AIRES, R. F.; SCIVITTARO, W. B. **A Cultura da Mamona no Rio Grande do Sul**. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2007. 115p.

SLABBERT, R. M.; KRÜGER, G. H. J. Assessment of changes in photosystem II structure and function as affected by water deficit in *Amaranthus hypochondriacus* L. and *Amaranthus hybridus* L. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, p. 978-984, 2011.

SMEETS, E. M.; FAAIJ, A. P.; LEWANDOWSKI, I. M.; TURKENBURG, W. C. A bottom-up assessment and review of global bio-energy potentials to 2050. **Progress in Energy and Combustion Science**, v. 33, p. 56-106, 2007.

SMETHURST, C. F.; SHABALA, S. Screening methods for waterlogging tolerance in lucerne: comparative analysis of waterlogging effects on chlorophyll fluorescence, photosynthesis, biomass and chlorophyll content. **Functional Plant Biology**, v. 30, p. 335-343, 2003.

SOUSA, C. P.; FARIAS, M. E.; SCHOCK, A. A.; BACARIN, M. A. Photosynthesis of soybean under the action of a photosystem II-inhibiting herbicide. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 36, p. 3051-3062, 2014.

STIRBET, A. Excitonic connectivity between photosystem II units: what is it, and how to measure it?. **Photosynthesis Research**, v. 116, p. 189-214, 2013.

STIRBET, A.; GOVINDJEE. Chlorophyll a fluorescence induction: a personal perspective of the thermal phase, the J–I–P rise. **Photosynthesis Research**, v. 113, p. 15-61, 2012.

STIRBET, A.; GOVINDJEE. 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**, v. 104, p. 236-257, 2011.

STITT, M. Limitation of photosynthesis by carbon metabolism I. Evidence for excess electron transport capacity in leaves carrying out photosynthesis in saturating light and CO_2. **Plant Physiology**, v. 81, p. 1115-1122, 1986.

STRASSER, B.J; STRASSER, R.J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP-test. In: MATHIS, P. **Photosynthesis**: from Light to Biosphere. Montpellier, France , p. 977– 980, 1995.

STRASSER, R.J; SRIVASTAVA, A; TSIMILLI-MICHAEL, M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: YUNUS, M; PATHRE, U; MOHANTY ,P. **Probing Photosynthesis**: Mechanism, Regulation and Adaptation. CRC Press: Bristol, p.443-480., 2000.

STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M. Stress in plants, from daily rhythm to global changes, detected and quantified by the JIP-test. **Chimie Nouvelle (SRC)**, v. 5, p. 3321-3326, 2001.

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

STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; SRIVASTAVA, A., Analysis of the chorophyll a fluorescence transient. In: PAPAGEORGIOU, G .C.; GOVINDJEE. **Chlorophyll a Fluorescence:** A Signature of Photosynthesis. Dordrecht: Spring, 2004. p. 321-362.

STRAUSS, A. J.; KRÜGER, G. H. J.; STRASSER, R. J., VAN HEERDEN, P. D. R. The role of low soil temperature in the inhibition of growth and PSII function during dark chilling in soybean genotypes of contrasting tolerance. **Physiologia Plantarum**, v. 131, p. 89-105, 2007.

SUN, Z. L.; LEE, H. Y.; MATSUBARA, S.; HOPE, A. B.; POGSON, B. J.; HONG, Y. N.; CHOW, W. S. Photoprotection of residual functional photosystem II units that

survive illumination in the absence of repair, and their critical role in subsequent recovery. **Physiologia Plantarum**, v. 128, p. 415-424, 2006.

SUZUKI, K.; OHMORI, Y.; RATEL, E. High root temperature blocks both linear and cyclic electron transport in the dark during chilling of the leaves of rice seedlings. **Plant and Cell Physiology**, v. 52, p. 1697-1707, 2011.

TAKAHASHI, S.; BADGER, M. R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. **Trends in Plant Science**, v. 16, p. 53-60, 2011.

TANIGUCHI, M.; MIYAKE, H. Redox-shuttling between chloroplast and cytosol: integration of intra-chloroplast and extra-chloroplast metabolism. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 15, p. 252-260, 2012.

THEOCHARIS, A.; CLÉMENT, C.; BARKA, E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. **Planta**, v. 235, p. 1091-1105, 2012.

THOMAS, A. L.; GUERREIRO, S. M. C.; SODEK, L. Aerenchyma formation and recovery from hypoxia of the flooded root system of nodulated soybean. **Annals of Botany**, v. 96, p. 1191-1198, 2005.

TÓTH, S. Z.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R. J. A non-invasive assay of the plastoquinone pool redox state based on the OJIP-transient. **Photosynthesis Research**, v. 93, p. 193-203, 2007.

TÓTH, S. Z.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R. J. In intact leaves, the maximum fluorescence level (F_M) is independent of the redox state of the plastoquinone pool: A DCMU-inhibition study. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1708, p. 275-282, 2005.

TOUCHETTE, B. W.; ADAMS, E. C.; LAIMBEER, P. Age-specific responses to elevated salinity in the coastal marsh plant black needle rush (*Juncus roemerianus* Scheele) as determined through polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transients (OJIP). **Marine Biology**, v. 159, p. 2137-2147, 2012.

TOURNAIRE-ROUX, C.; SUTKA, M.; JAVOT, H.; GOUT, E.; GERBEAU, P.; LUU, D. T.; MAUREL, C. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. **Nature**, v. 425, p. 393-397, 2003.

TSIMILLI-MICHAEL, M; STRASSER, R. J. In vivo assessment of plants vitality: applications in detecting and evaluating the impact of Mycorrhization on host plants. In: A. VARMA, A. **Mycorrhiza**. Uttar Pradesh: Springer, 3ª. Ed., 2008. p.679-703.

VAN HEERDEN, P. D. R. Differential acclimation capacity to frost in sugarcane varieties grown under field conditions. **Plant Growth Regulation**, v. 72, p. 181-187, 2014.

VAN HEERDEN, P. D. R.; SWANEPOEL, J. W.; KRÜGER, G. H. J. Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C3-mode CO_2 assimilation. **Environmental and Experimental Botany**, v. 61, p. 124-136, 2007.

VAN HEERDEN, P. D.; VILJOEN, M. M.; VILLIERS, M. F.; KRÜGER, G. H. Limitation of photosynthetic carbon metabolism by dark chilling in temperate and tropical soybean genotypes. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 42, p. 117-124, 2004.

VAN VEEN, H.; AKMAN, M.; JAMAR, D. C.; VREUGDENHIL, D.; KOOIKER, M.; TIENDEREN, P.; SASIDHARAN, R. Group VII Ethylene Response Factor diversification and regulation in four species from flood-prone environments. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, p. 2421-2432, 2014.

VEIGA, E. B.; HABERMANN, G. Instantaneously measured traits may detect non-plastic ecophysiological performances in response to drought, explaining distributions of *Styrax* species in the Cerrado. **Trees**, v. 27, p. 1737-1745, 2013.

VERHÉ, R.; DE CARO, P.; MOULOUNGUI, Z.; STEVENS, C. V. Industrial products from lipids and proteins. In: STEVENS, C. V.; VERHÉ, R. **Renewable Bioresources: Scope and Modification for Non-food Applications**, Chichester: John Wiley & Sons 2004. p. 208-250.

VIDOZ, M. L.; LORETI, E.; MENSUALI, A.; ALPI, A.; PERATA, P. Hormonal interplay during adventitious root formation in flooded tomato plants. **The Plant Journal**, v. 63, p. 551-562, 2010.

VISSER, E. J. W.; VOESENEK, L. A. C. J.; VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. Flooding and plant growth. **Annals of Botany**, v. 91, p. 107-109, 2003.

VOESENEK, L. A. C. J.; SASIDHARAN, R. Ethylene–and oxygen signalling–drive plant survival during flooding. **Plant Biology**, v. 15, p. 426-435, 2013.

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, v. 153, p. 376-387, 1981.

VOSS, I.; SUNIL, B.; SCHEIBE, R.; RAGHAVENDRA, A. S. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. **Plant Biology**, v. 15, p. 713-722, 2013.

WANG, C.; MA, X. L.; HUI, Z.; WANG, W. Glycine betaine improves thylakoid membrane function of tobacco leaves under low-temperature stress. **Photosynthetica**, v. 46, p. 400-409, 2008a.

WANG, J. P.; BUGHRARA, S. S.; NELSON, C. J. Morpho-physiological responses of several fescue grasses to drought stress. **HortScience**, v. 43, p. 776-783, 2008b.

WANG, W. H.; CHEN, J.; LIU, T. W.; HAN, A. D.; SIMON, M.; DONG, X. J.; HE, J.; ZHENG, H. L. Regulation of the calcium-sensing receptor in both stomatal movement and photosynthetic electron transport is crucial for water use efficiency and drought tolerance in Arabidopsis. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, p. 223-234, 2014.

WANG, Z. X.; CHEN, L.; AI, J.; QIN, H. Y.; LIU, Y. X.; XU, P. L.; ZHANG, Q. T. Photosynthesis and activity of photosystem II in response to drought stress in Amur Grape (*Vitis amurensis* Rupr.). **Photosynthetica**, v. 50, p. 189-196, 2012.

WONG, S. L.; CHEN, C. W.; HUANG, H. W.; WENG, J. H. Using combined measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence to investigate the photosynthetic light responses of plant species adapted to different light regimes. **Photosynthetica**, v. 50, p. 206-214, 2012.

XIANG, M.; CHEN, S.; WANG, L.; DONG, Z.; HUANG, J.; ZHANG, Y.; STRASSER, R. J. Effect of vulculic acid produced by *Nimbya alternantherae* on the photosynthetic apparatus of *Alternanthera philoxeroides*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 65, p. 81-88, 2013.

XIE, H.; GUO, J. Room temperature synthesis and mechanical properties of two kinds of elastomeric interpenetrating polymer networks based on castor oil. **European Polymer Journal**, v. 38, p. 2271-2277, 2002.

XU, W. Z.; DENG, X. P.; XU, B. C.; GAO, Z. J.; DING, W. L. Photosynthetic activity and efficiency of *Bothriochloa ischaemum* and *Lespedeza davurica* in mixtures across growth periods under water stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 36, p. 1033-1044, 2014.

YADAV, S. K. Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 30, p. 515-527, 2010.

YADOLLAHI, A.; ARZANI, K.; EBADI, A.; WIRTHENSOHN, M.; KARIMI, S. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. **Scientia Horticulturae**, v. 129, p. 403-413, 2011.

YAMAUCHI, T.; SHIMAMURA, S.; NAKAZONO, M.; MOCHIZUKI, T. Aerenchyma formation in crop species: a review. **Field Crops Research**, v. 152, p. 8-16, 2013.

YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis Research**, v. 119, p. 101-117, 2014.

YAN, K.; CHEN, P.; SHAO, H.; ZHAO, S. Characterization of photosynthetic electron transport chain in bioenergy crop Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) under heat stress for sustainable cultivation. **Industrial Crops and Products**, v. 50, p. 809-815, 2013a.

YAN, K.; CHEN, P.; SHAO, H.; SHAO, C.; ZHAO, S.; BRESTIC, M. Dissection of photosynthetic electron transport process in sweet sorghum under heat stress. **PloS One**, v. 8, p. e62100, 2013b.

YORDANOVA, R. Y.; POPOVA, L. P. Flooding-induced changes in photosynthesis and oxidative status in maize plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 29, p. 535-541, 2007.

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

ZANETTI, F.; MONTI, A.; BERTI, M. T. Challenges and opportunities for new industrial oilseed crops in EU-27: A review. **Industrial Crops and Products**, v. 50, p. 580-595, 2013.

ZARCO-TEJADA, P. J.; MILLER, J. R.; MOHAMMED, G. H.; NOLAND, T. L.; SAMPSON, P.H. Vegetation stress detection through chlorophyll *a+b* estimation and fluorescence effects on hyperspectral imagery. **Journal Environmental Quality**, v. 31, p. 1433-1441, 2002.

ZIVCAK, M.; BRESTIC, M.; BALATOVA, Z.; DREVENAKOVA, P.; OLSOVSKA, K.; KALAJI, H. M.; ALLAKHVERDIEV, S. I. Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. **Photosynthesis research**, v. 117, p. 529-546, 2013.

ZHANG, Z. S.; YANG, C.; GAO, H. Y.; ZHANG, L. T.; FAN, X. L.; LIU, M. J. The higher sensitivity of PSI to ROS results in lower chilling–light tolerance of photosystems in young leaves of cucumber. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 137, p. 127-134, 2013.

ZHANG, Z.; JIA, Y.; GAO, H.; ZHANG, L.; LI, H.; MENG, Q. Characterization of PSI recovery after chilling-induced photoinhibition in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. **Planta**, v. 234, p. 883-889, 2011.

ZHU, X.; LONG, S. P.; ORT, D. R. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? **Current Opinion in Biotechnology**, v. 19, p. 153-159, 2008.