

**BANCO DE GERMOPLASMA DE MAMOEIRO UENF/CALIMAN:
CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA AO PRSV-P E RESPOSTAS
DA EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA À INFECÇÃO VIRAL**

CATIANE DOS SANTOS BRAGA

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

**CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO – 2024**

**BANCO DE GERMOPLASMA DE MAMOEIRO UENF/CALIMAN:
CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA AO PRSV-P E RESPOSTAS
DA EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA À INFECÇÃO VIRAL**

CATIANE DOS SANTOS BRAGA

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

Orientadora: Prof.^a Helaine Christine Cancela Ramos

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ
FEVEREIRO – 2024

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

B813

Braga, Catiane dos Santos.

Banco de germoplasma de mamoeiro UENF/CALIMAN : caracterização da resistência ao PRSV-P e respostas da eficiência fotoquímica à infecção viral / Catiane dos Santos Braga. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2024.

95 f. : il.

Bibliografia: 62 - 79.

Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2024.
Orientadora: Helaine Christine Cancela Ramos.

1. *Carica papaya*. 2. Mancha anelar. 3. Índice de doença. 4. Fotossíntese. 5. Clorofila. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 631.5233

BANCO DE GERMOPLASMA DE MAMOEIRO UENF/CALIMAN:
CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA AO PRSV-P E RESPOSTAS
DA EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA À INFECÇÃO VIRAL

CATIANE DOS SANTOS BRAGA

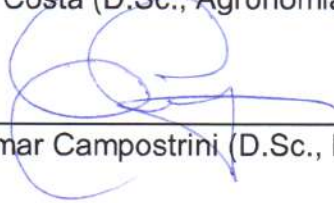
“Tese apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutora em Genética e Melhoramento de Plantas.”

Aprovada em 26 de fevereiro de 2024.

Comissão Examinadora:



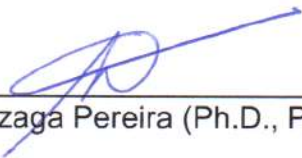
Dr. Helcio Costa (D.Sc., Agronomia/Fitopatologia) - INCAPER



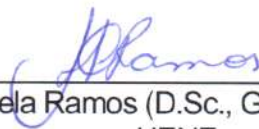
Prof. Eliemar Campostrini (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF



Dr^a. Juliana Saltires Santos (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF



Prof. Messias Gonzaga Pereira (Ph.D., Plant Breeding) - UENF



Prof^a. Helaine Christine Cancela Ramos (D.Sc., Genética e Melhoramento de Plantas)
UENF
(Orientadora)

DEDICATÓRIA

Ao meu irmão Sergio, pela doçura e bondade (*in memoriam*)

À minha irmã Micaele, pelo companheirismo (*in memoriam*)

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha mãe, Sonia Aparecida Pereira dos Santos e a meu irmão, Samuel dos Santos Braga, pelo incentivo ao estudo, pela amizade, parceria, amor e dedicação;

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), por ter me proporcionado a oportunidade de realizar o doutorado;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código de Financiamento 001, e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), pelas concessões de bolsas e apoio à pesquisa;

À Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, na pessoa do professor Alexandre Pio Viana e professora da Helaine Christine Cancela Ramos;

À minha orientadora, Helaine Christine Cancela Ramos, pelo encorajamento a trabalhos desafiadores, ensinamentos, confiança, paciência e disponibilidade;

Aos professores Messias Gonzaga Pereira e Silvaldo Felipe da Silveira, pela coorientação, apoio e ensinamentos;

Aos membros da banca examinadora, Helcio Costa, Eliemar Campostrini e Juliana Saltires Santos, pelas contribuições ao trabalho;

Ao professor Marcelo Eiras, pela disponibilidade e auxílios prestados ao longo da pesquisa;

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas da UENF, com os quais tive a feliz oportunidade de crescimento;

Ao secretário do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, José Daniel Valle de Almeida, pelo eficiente auxílio ao longo do doutorado;

À técnica do Laboratório de Genética Vegetal, Marcela Santana Bastos Boechat, pelos ensinamentos e pronto auxílio nas análises moleculares;

Aos meus colegas de laboratório Juliana Saltires Santos, Renato Santa Catarina e Alex Souza Rodrigues, pela ajuda nas avaliações experimentais, tomadas de decisões, conversas e companheirismo;

Ao colega, Guilherme Augusto Rodrigues de Souza, pelo auxílio na interpretação dos dados fisiológicos; e

Aos amigos que fiz durante essa caminhada, pelo apoio, ajuda e companheirismo.

A todos, meu muito obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	4
2.1 Objetivo Geral	4
2.2 Objetivos Específicos	4
3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	5
3.1 A cultura do mamoeiro	5
3.2 Mosaico do mamoeiro	7
3.3 Manejo da mancha anelar	9
3.3.1 Proteção cruzada	9
3.3.2 Melhoramento clássico.....	9
3.3.3 Transgênicos.....	11
3.4 Reação do mamoeiro à infecção pelo PRSV-P.....	12
3.5 Fluorescência da clorofila na avaliação da eficiência fotoquímica de plantas infectadas com doenças virais	14
4. MATERIAL E MÉTODOS	20
4.1 Resistência do banco de germoplasma de mamoeiro UENF/CALIMAN ao PRSV-P	20
4.1.1 Material vegetal.....	20
4.1.2 Condições experimentais	22

4.1.3 Isolado PRSV-P/UENF01 e identificação molecular	22
4.1.4 Sequenciamento do genoma viral.....	23
4.1.5 Inoculação mecânica do PRSV-P/UENF01.....	24
4.1.6 Coleta de dados e análises	24
4.2 Caracterização fotoquímica de acessos de mamoeiro infectados com PRSV-P.....	27
4.2.1 Material vegetal e condições experimentais.....	27
4.2.2 Avaliação da severidade da doença	27
4.2.3 Inoculação com PRSV-P e identificação molecular	27
4.2.4 Transiente da fluorescência da clorofila <i>a</i>	28
4.2.5 Análise de dados.....	29
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	30
5.1 Resistência do banco de germoplasma de mamoeiro UENF/CALIMAN ao PRSV-P.....	30
5.1.1 Identificação molecular do isolado e sintomas	30
5.1.2 Reação dos acessos de mamoeiro ao isolado PRSV-P/UENF01	35
5.1.3 Correlações entre as variáveis de doença	39
5.1.4 Classificação de acessos	40
5.2 Eficiência fotoquímica de acessos de mamoeiro infectados com papaya ringspot virus.....	45
5.2.1 Identificação molecular e índice de doença	45
5.2.2 Eficiência fotoquímica de acessos de mamoeiro infectados com PRSV-P ..	49
6. CONCLUSÕES.....	61
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
APÊNDICE.....	80

RESUMO

BRAGA, Catiane dos Santos; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Fevereiro, 2024; Banco de germoplasma de mamoeiro UENF/CALIMAN: caracterização da resistência ao PRSV-P e respostas da eficiência fotoquímica à infecção viral. Orientadora: Helaine Christine Cancela Ramos. Conselheiros: Messias Gonzaga Pereira e Silvaldo Felipe da Silveira.

Papaya ringspot virus tipo P (PRSV-P) é o agente causal de uma das doenças virais mais devastadoras que afetam as regiões de cultivo do mamão. Embora a resistência natural no mamoeiro nunca tenha sido reportada, o germoplasma global da cultura apresenta uma diversidade considerável, levando a respostas variadas à doença, resultando na identificação de genótipos tolerantes. Dessa forma, esse estudo teve por objetivo caracterizar a reação de acessos de mamoeiro pertencentes ao banco de germoplasma UENF/CALIMAN ao PRSV-P. Para tanto, 43 acessos tiveram sua resistência avaliada e verificada a eficiência fotoquímica de 10 acessos em condições de infecção viral. As avaliações da resistência foram feitas em condições de casa de vegetação e inoculação mecânica com o isolado PRSV-P/UENF01. O ensaio foi conduzido em Campos dos Goytacazes-RJ em blocos ao acaso, tendo sido utilizada uma escala de notas variando de 0 a 5 para obtenção do índice de doença (ID). Por sua vez, as avaliações fotoquímicas foram feitas em delineamento inteiramente casualizado com 10 acessos de mamoeiro (Caliman M5, Sunrise Solo 783, Costa Rica, Sunrise Solo, Sunrise Solo TJ, Sunrise Solo (S. C.), Calimosa, UCLF01-01, UCLF01-06 e SKA). As variáveis relacionadas ao transiente da fluorescência da clorofila *a* foram obtidas antes da inoculação com

PRSV-P e 7, 30 e 64 dias após a inoculação. Como resultados da avaliação de resistência, o padrão de sintoma inicial induzido pelo isolado PRSV-P/UENF01 se apresentou como manchas cloróticas localizadas na superfície foliar. Outros sintomas incluíram mosaico, clareamento das nervuras, ilhas verdes, deformação foliar, bolhas, espessamento foliar e sintomas de filiformidade. Com base no ID, os 43 acessos foram categorizados em dois perfis de reação: moderadamente suscetíveis (17) ou suscetíveis (26). O acesso dioico Cariflora, anteriormente relatado como tolerante ao PRSV-P, apresentou o menor ID com 37,33%, enquanto o acesso São Mateus apresentou o maior ID com 62,67%. Em relação às avaliações fisiológicas, acessos com altos índices de doença apresentaram redução da fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_M), fluxo de fótons capturados pelos centros de reação do PSII por unidade de seção transversal (TR_0/CS_0), fluxo de elétrons do PSII por unidade de seção transversal (ET/CS_0), dissipação termal no PSII por unidade de seção transversal (DI/CS_0) e aumento da fluorescência variável do estágio I (V_i) ao comparar o período pré-inoculação com 30 dias após a inoculação. Esses resultados evidenciaram que a infecção por PRSV-P causa danos no transporte de elétrons e inativa centros de reação do fotossistema II (PSII). O acesso SKA foi resistente à infecção por PRSV-P e apresentou maior estabilidade do seu aparato fotossintético ao longo das avaliações. Os resultados obtidos nesse estudo trouxeram evidências que explorar genótipos dioicos é um caminho viável para desenvolver cultivares mais resistentes à mancha anelar e que o acesso SKA é resistente ao PRSV-P por apresentar reduzida expressão de sintomas e sofrer menos dano no funcionamento do PSII em relação aos acessos com altos percentuais de doença.

Palavras-Chave: *Carica papaya*; mancha anelar; índice de doença; fotossíntese; clorofila.

ABSTRACT

BRAGA, Catiane dos Santos; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; February, 2024; UENF/CALIMAN papaya germplasm bank: characterization of resistance to PRSV-P and photochemical efficiency responses to viral infection. Advisor: Helaine Christine Cancela Ramos. Advising Committee: Messias Gonzaga Pereira e Silvaldo Felipe da Silveira.

Papaya ringspot virus type P (PRSV-P) is the causative agent of one of the most devastating viral diseases affecting papaya cultivation regions. Although natural resistance in papaya trees has never been reported, the global germplasm of the crop exhibits considerable diversity, leading to varied reactions to the disease and resulting in tolerant genotypes. Thus, this study aimed to characterize the response of papaya accessions from the UENF/CALIMAN germplasm bank to PRSV-P. For this purpose, 43 accessions had their resistance evaluated, and the photochemical responses of 10 accessions were examined under viral infection conditions. The resistance evaluations were conducted in the greenhouse by inoculating with the PRSV-P/UENF01 isolate. The trial was carried out in Campos dos Goytacazes-RJ in a randomized complete block design. A rating scale from 0 to 5 was used to determine the disease index (DI). For the photochemical evaluations, the experimental assay was performed in a completely randomized design with 10 papaya accessions (Caliman M5, Sunrise Solo 783, Costa Rica, Sunrise Solo, Sunrise Solo TJ, Sunrise Solo (S. C.), Calimosa, UCLF01-01, UCLF01-06, and SKA). Variables related to chlorophyll *a* fluorescence transients were obtained

before PRSV-P inoculation and 7, 30, and 64 days after inoculation. As a result of the resistance evaluations, the initial symptom pattern induced by the PRSV-P/UENF01 isolate manifested as localized chlorotic spots on the leaf surface. Other symptoms included mosaic patterns, vein clearing, green islands, leaf deformation, blisters, leaf thickening, and filiformity symptoms. Based on the DI, the 43 accessions were categorized into two reaction profiles: moderately susceptible (17) or susceptible (26). The dioecious accession Cariflora, previously reported as tolerant to PRSV-P, exhibited the lowest DI at 37.33%, while the accession São Mateus had the highest DI at 62.67%. Regarding physiological evaluations, accessions with high disease indices showed a reduction in initial fluorescence (F_0), maximum fluorescence (F_M), photons captured by photosystem II reaction centers per cross-sectional area (TR_0/CS_0), photosystem II electron flow per cross-sectional area (ET/CS_0), thermal dissipation in photosystem II per cross-sectional area (DI/CS_0), and an increase in variable fluorescence of stage I (V_I) was observed when comparing the pre-inoculation period to 30 days after inoculation. These results indicated that PRSV-P infection causes damage to electron transport and deactivates photosystem II reaction centers. The SKA accession was resistant to PRSV-P infection and exhibited greater stability of its photosynthetic apparatus throughout the evaluations. The results obtained in this study provided evidence that exploring dioecious genotypes is a viable path to developing cultivars more resistant to ringspot disease. Besides, the SKA accession showed a resistant reaction to PRSV-P due to reduced symptom expression and less damage to PSII functioning compared to highly diseased accessions.

Keywords: *Carica papaya*; ringspots; disease index; photosynthesis; chlorophyll.

1. INTRODUÇÃO

Devido ao excepcional conteúdo nutricional, à alta produtividade, à produção durante todo o ano, à adequação para o cultivo e a ganhos financeiros, o mamoeiro (*Carica papaya* L.) emergiu como uma das frutíferas tropicais mais importantes do mundo (Vincent et al., 2019). Os países asiáticos respondem por 56% da produção global, enquanto os países americanos contribuem com 32%. No Brasil, a produção de mais de 1 milhão de toneladas representa 8% da produção global e garantiu ao país a posição de quarto maior produtor (FAOSTAT, 2022; IBGE, 2022).

As projeções globais da FAO indicam que até 2028 a produção do mamão vai crescer 1,6% ao ano e vai atingir 15,8 milhões de toneladas da fruta. As exportações também têm projeções de crescimento de cerca de 1,7%, cujo domínio ainda será de países latino-americanos como México e Brasil (Altendorf, 2019; FAO, 2020). Entretanto, mesmo mantendo um crescimento consistente nas últimas décadas e tendo previsões futuras promissoras, entre as principais frutíferas tropicais, o mamoeiro tem a produção e a comercialização significativamente impactadas por, entre outros motivos, problemas fitossanitários. As doenças, especialmente as virais, causam redução da qualidade dos frutos, perdas de produtividade e, por vezes, a total destruição da plantação (Sivakumar e Wall, 2013; Talukdar et al., 2020).

No mamoeiro, a meleira (papaya meleira virus - PMeV), o amarelecimento letal (papaya lethal yellowing virus - PLYV) e a mancha anelar (papaya ringspot virus - PRSV-P) são as doenças virais que causam os maiores prejuízos. No

entanto, a principal entre elas é a mancha anelar, é reconhecida mundialmente como a mais séria ameaça às áreas de cultivo (Porter et al., 2014). As perdas atribuídas a essa virose podem variar de 10 a 100% de toda a área cultivada e o resultado são enormes prejuízos econômicos (Tennant et al., 2007; Jayavalli et al., 2015).

O PRSV-P (gênero *Potyvirus*, família *Potyviridae*) tem um genoma de RNA de sentido positivo de cadeia simples, com, aproximadamente, dez mil nucleotídeos, que codificam para uma poliproteína, que é clivada em proteínas funcionais (Inoue-Nagata et al., 2022). No campo, o vírus é eficientemente transmitido por pulgões de maneira não persistente, levando a uma rápida disseminação (Desbiez e Lecoq, 2021). A doença é caracterizada por manchas em formato de anéis nos frutos, clorose, com mosaico e distorção das folhas. Outros sintomas são estrias oleosas encharcadas de água no pecíolo e no caule (Wu et al., 2018). Geralmente, as plantas infectadas em estágios iniciais não produzem frutos. As infecções tardias induzem uma redução severa na produção, proporcionando redução na qualidade dos frutos, os quais apresentam sintomas de mancha anelar e diminuição do conteúdo de sólidos solúveis (Gonsalves, 1998).

Nas folhas da planta, notadamente na capacidade fotossintética, os efeitos negativos da ação do PRSV-P também são observados (Hull, 2014; Takács et al., 2014). Quando a multiplicação sistêmica do vírus predomina, ocorre redução no teor de clorofilas, modificação estrutural no cloroplasto, redução da taxa de transporte de elétrons, dano no transporte de fotoassimilados e diminuição da assimilação de CO₂ (Hull, 2014; Takács et al., 2014).

A eliminação de plantas sintomáticas nas lavouras (*roguing*) é a prática de controle mais utilizada para conter a doença. Contudo, é um manejo caro e nem sempre efetivo (Gonsalves, 1998). Além disso, o uso de produtos químicos na tentativa de reduzir a abundância dos insetos transmissores pode causar efeito reverso, aumentando o número de vetores (Thackray et al., 2000). Ainda, o controle químico do vetor pode resultar na acumulação de compostos tóxicos no ambiente e riscos à saúde do aplicador e dos consumidores (Mukherjee e Ghosh, 2023).

Na cultura, a dificuldade na identificação de resistência natural levou diversos países a desenvolver cultivares transgênicas resistentes (GMO) ao PRSV-P. Contudo, esses países tiveram a comercialização restrita pela não aceitação pelos consumidores dos frutos obtidos das plantas transgênicas, bem como houve

problemas de regulamentação para a aprovação dos mamoeiros transgênicos (Lines et al., 2002; Gonsalves et al., 2004; Souza Júnior et al., 2005; DeFrancesco, 2013; Jia et al., 2017).

No germoplasma disponível ao redor do mundo, já foram reportados genótipos com respostas variadas à doença, incluindo significativa tolerância (Conover et al., 1986; Chan, 2004; Thirugnanavel et al., 2015; Magdalita e Signabon, 2017; Vincent et al., 2019). Ademais, híbridos não geneticamente transformados têm sido comercializados como resistentes ao PRSV-P (PanDia Seeds, 2018).

O programa de melhoramento genético de mamoeiro UENF/CALIMAN da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) em parceria com a empresa CALIMAN Agrícola S.A., abriu uma linha de pesquisa relacionada à busca de resistência viral em mamoeiro. Essa parceria existe desde 1996 e já resultou no desenvolvimento 21 híbridos de mamoeiro registrados no Registro Nacional de Cultivares (RNC), incluindo o primeiro híbrido nacional, 'Calimosa', conhecido comercialmente como Candy (Pereira et al., 2020).

O programa tem o compromisso de cooperar para o fortalecimento do cultivo de mamoeiro no país, garantindo ao mesmo tempo sustentabilidade ambiental e econômica, bem como contribuir com iniciativas globais da Agenda 2030, que objetiva alcançar a segurança alimentar, melhorar a nutrição e promover uma agricultura sustentável. Nessa nova linha de pesquisa, o programa UENF/CALIMAN está empreendendo esforços para uma compreensão aprofundada sobre a resistência, tolerância ou susceptibilidade dos acessos ao PRSV-P e, assim, direcionar o desenvolvimento de cultivares que combinem alta produtividade com qualidade de frutos e resposta efetiva à infecção causada pelo PRSV-P.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Caracterizar a resposta dos acessos de mamoeiro do banco de germoplasma da UENF/CALIMAN à infecção por papaya ringspot virus, strain P (PRSV-P).

2.2 Objetivos Específicos

- Avaliar a resistência dos acessos de mamoeiro do BAG UENF/CALIMAN ao PRSV-P e classificá-los em níveis de resistência em condições de casa de vegetação; e
- Verificar as respostas fotoquímicas de acessos de mamoeiro infectados com PRSV-P.

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1 A cultura do mamoeiro

O mamão (*Carica papaya* L.) é um fruto tropical de distribuição cosmopolita, que apresenta evidências de origem no sul do México e/ou América Central (Rimberia et al., 2018). Em termos econômicos, essa espécie é a mais importante da família Caricaceae que abriga 35 espécies divididas em 6 gêneros: *Carica* (1 espécie), *Jarilla* (3 espécies), *Horovitzia* (1 espécie), *Jacaratia* (7 espécies), *Vasconcellea* (21 espécies), e *Cylicomorpha* (2 espécies) (Badillo, 2000).

O mamoeiro é uma planta diploide com 9 pares de cromossomos ($2n=2x=18$) e três formas sexuais: a feminina, a masculina e a hermafrodita (Eustice et al., 2008; Araújo et al., 2010). Em mamoeiro, a determinação do sexo foi inicialmente atribuída a um gene autossômico com as formas alélicas M_1 , M_2 e m (Hofmeyr, 1938). Storey, (1941) definiu que as combinações M_1m , M_2m e mm correspondem, respectivamente, às plantas masculinas, hermafroditas e femininas. O arranjo de genótipos com os alelos dominantes M_1M_1 , M_1M_2 e M_2M_2 são zigóticos letais (Storey, 1953).

Estudos genômicos realizados por Ming et al. (2007) revelaram que uma pequena região ligada aos cromossomos sexuais (X/Y) é a responsável pela determinação do sexo em mamoeiro. O sexo hermafrodita é controlado por uma região denominada Y^h e o sexo masculino, por uma região MSY. As plantas masculinas e hermafroditas são heterogaméticas, sendo representadas pelos

cromossomos XY e XY^h, respectivamente. Por outro lado, as plantas femininas são homogaméticas de cromossomos XX (Liu et al., 2004).

As plantas hermafroditas são as tradicionalmente comercializadas e o consumo mundial da fruta se deve a seu conhecido valor nutricional e medicinal (Damasceno Junior et al., 2009; Tripathi et al., 2011). A fruta pode ser consumida *in natura* ou processada, e todas as partes podem ser aproveitadas (Vij e Prashar, 2015). Os muitos benefícios do mamão são devidos ao alto teor de ferro, cálcio, vitamina A, B e C, enzimas proteolíticas como a papaína e a quimopapaína, que têm propriedades antivirais, antifúngicas e antibacterianas (Ong et al., 2013; Vij e Prashar, 2015).

Todas essas características contribuíram para a produção da fruta no Brasil e para que o país ocupe lugar de destaque em termos de produção mundial. A Índia é o maior produtor global, com cerca de 5,3 milhões de toneladas, seguida pela República Dominicana (1,2 milhão de toneladas), México (1,1 milhão de toneladas) e Brasil (1,1 milhão de toneladas) (FAO, 2022). No Brasil, os estados do Espírito Santo, Bahia, Ceará e Rio Grande do Norte concentram 85% da produção nacional (IBGE, 2022).

O mamão produzido é classificado conforme a característica do fruto, sendo dividido em dois grandes grupos: o grupo Solo e o grupo Formosa (Santos et al., 2009). O primeiro grupo tem frutos com peso médio de 350g a 700g e são produzidos para o mercado interno, mas há uma predominância para o mercado externo. As principais cultivares do grupo Formosa produzem frutos maiores, com peso variando de 800g a 1.100g, e são destinadas ao mercado interno. Além desses atributos relacionados ao peso, os frutos devem ter a casca lisa, sem manchas, polpa vermelho-alaranjada, cavidade ovariana pequena, frutificação precoce, alta produtividade, ausência de flores hermafroditas carpeloides e/ou pentândricas e resistência a fatores bióticos e abióticos (Serrano e Cattaneo, 2010; Dantas e Junghans, 2013).

No Brasil, e desde 1996, a parceria UENF/CALIMAN se destaca como um dos principais programas de melhoramento de mamão. Em 2003, o primeiro híbrido nacional lançado resultou dessa parceria e, até o momento, dos 54 registros disponíveis no Registro Nacional de Cultivares (RNC), 21 são híbridos desenvolvidos pela cooperação UENF/CALIMAN (Pereira et al., 2020).

Devido ao amplo número de doenças causadas por patógenos e vírus, a produção comercial de mamão é incapaz de alcançar todo seu potencial (Sharma e Tripathi, 2014; Jayavalli et al., 2015). Diversas são as doenças que afetam significativamente a cultura, entretanto, a mais destrutiva é causada pelo papaya ringspot virus, tipo P (PRSV-P), popularmente conhecida como mancha anelar, considerada a maior ameaça ao mamoeiro no mundo (Jayavalli et al., 2015).

3.2 Mosaico do mamoeiro

A mancha anelar é uma doença viral que pode causar perdas de até 100% na cultura do mamoeiro, não tendo sido até então encontrado germoplasma altamente resistente no mundo (Kumar et al., 2014). O vírus causador da doença é do gênero *Potyvirus*, sendo denominado papaya ringspot virus (PRSV). O PRSV é dividido nos tipos P e W, e ambos infectam as cucurbitáceas, porém apenas o tipo P infecta o mamoeiro (Tripathi et al., 2008). O primeiro registro de PRSV-P aconteceu no Havaí em 1949 (Jensen, 1949), tendo, a partir de então, sido observado em diversas regiões do mundo (Wang et al., 1978; Thomas e Dodman, 1993; Pourrahim et al., 2003; Jain et al., 2004; Davis et al., 2005; Cabrera et al., 2016). No Brasil, a primeira ocorrência da doença foi em 1969 (Costa et al., 1969), estando hoje disseminada por quase todo o território brasileiro (Lima et al., 2002).

Em termos genômicos, o ácido nucleico do vírus é um RNA de sentido positivo e cadeia simples com 10.326 nucleotídeos, que contém uma única estrutura de leitura aberta (ORF), a qual codifica para uma poliproteína principal. A poliproteína é clivada por três proteases codificadas pelo vírus e gera as seguintes proteínas virais: a protease um (P1-Pro); o componente auxiliar (HC-Pro); a proteína de inclusão nuclear A (NIa-Pro); a proteína três (P3); a proteína de inclusão cilíndrica (CI); a proteína putativa um (6K1); a proteína putativa dois (6K2); a VPg-proteinase domínio em NIa (NIa-VPg); a proteína inclusão nuclear B (NIb); e a proteína de revestimento (CP) (Yeh et al., 1992; Verma et al., 2014). Um peptídeo adicional (P3N-PIPO) é traduzido por uma pequena ORF no cistron P3 da poliproteína (Chung et al., 2008). Em cada extremidade do seu genoma, o RNA do PRSV-P tem regiões não traduzidas (UTRs). Na região 5' UTR, uma VPg (proteína viral associada ao genoma) é ligada covalentemente e na região terminal 3' UTR uma calda poli A está presente (Mishra et al., 2016; Wylie et al., 2017).

A doença é difícil de ser controlada em razão das inúmeras espécies de pulgões que a transmitem e da diversidade de isolados que ocorrem em um país e

em outras regiões geográficas (Hamim et al., 2018). Entre as mais de 24 espécies de afídeos vetores, os mais eficientes são *Aphis gossypii*, *Myzus persicae* e *A. craccivora* (Desbiez e Lecoq, 2021). O ciclo da doença tem início com os pulgões se alimentando da planta infectada e adquirindo o vírus em um curto período de tempo, na sequência, se alimentando de um mamão saudável (Gonsalves et al., 2010). A transmissão acontece de forma não persistente e isso implica a habilidade de o vírus ser adquirido em segundos e/ou minutos e ser transmitido em um tempo similar, isto é, sem período de incubação (Pirone e Perry, 2002). A retenção dos vírions no estilete dos afídeos e o sucesso da transmissibilidade dependem das proteínas HC-Pro e CP (Revers et al., 1999). A doença não é transmitida pelas sementes do mamão, mas a propagação a longa distância pode ocorrer se houver movimentação de mudas e frutos contaminados (Desbiez e Lecoq, 2021).

Uma vez dentro da célula vegetal, o RNA viral é desencapsulado para exposição do ácido nucleico (Verma et al., 2014). A amplificação do genoma viral requer a tradução do RNA viral para síntese de proteínas específicas do vírus, incluindo a replicase viral e a replicação propriamente dita do RNA (Revers et al., 1999).

O movimento célula a célula acontece através do retículo endoplasmático do hospedeiro como via de transporte intracelular (rede de actina) e o plasmodesma atuando como uma rede de transporte das partículas virais entre células (Verma et al., 2014). Em *Nicotiana benthamiana* foi estimado que a infecção de uma nova célula pelo turnip mosaic virus (TuMV) acontecia a cada 3h (Agbeci et al., 2013). Os estudos mostram que ao menos as proteínas virais P3N-PIPO, CI, P3 e CP estão envolvidas nesse processo (Revers e García, 2015).

No movimento de longa distância, as proteínas CP, HC-Pro e VPg estão envolvidas na translocação das partículas virais através do floema, seguindo o padrão fonte-dreno e interagindo com proteínas hospedeiras e chaperonas (Revers et al., 1999; Revers e García, 2015). Em alguns vírus, a taxa de movimento no floema varia de 1,5 a 1,5 a 60cm h⁻¹ (Hull, 2014). Em *Potyvirus*, não há informações sobre a taxa de movimentação no floema, e o transporte via sistema vascular é pouco compreendido (Verma et al., 2014). As partículas virais são geralmente detectadas no citoplasma e vacúolos de todas as partes da planta hospedeira (Tennant et al., 2007).

A doença se manifesta por manchas em forma de anéis no fruto, folhas cloróticas, distorcidas e com mosaico, além de estrias oleosas encharcadas de água no pecíolo e caule (Wu et al., 2018). Geralmente, em estágio inicial de vida, as plantas contaminadas não produzem frutos. As plantas infectadas tardiamente apresentam severa redução na produção e qualidade, associada aos anéis na superfície da casca, e redução do teor de sólidos solúveis dos frutos (Gonsalves, 1998). Em condições de casa de vegetação, Mangrauthia et al. (2009) relataram o aparecimento dos sintomas 5 dias após a inoculação e máxima severidade atingida entre 25 e 30 dias após a inoculação. Em condições de campo, os relatos do número de dias para o aparecimento dos sintomas são variados, Thomas e Dodman, (1993) relatam ao redor de 25 dias, Tennant et al. (2007) relatam lapso de tempo de duas a três semanas.

3.3 Manejo da mancha anelar

3.3.1 Proteção cruzada

A proteção cruzada consiste na pré-infecção com isolados leves de um determinado vírus para proteger as plantas das infecções subsequentes com isolados mais graves do mesmo vírus ou vírus relacionados (Huang et al., 2019). Isolados leves para muitos vírus de plantas foram criados (Ziebell e Carr, 2010), inclusive para o PRSV-P. Um isolado de PRSV-P foi desenvolvido a partir de uma mutação no ácido nitroso do RNA viral do PRSV Havaiano 5-1 (Yeh e Gonsalves, 1984). Contudo, conforme relatado por Gonsalves, (1998), o problema desse método foi a comprovada ineficiência, caso os isolados severos e leves não fossem intimamente relacionados. Além disso, a técnica exigiu muita gestão e tratos culturais, os retornos econômicos foram flutuantes e ainda houve relutância por parte dos agricultores em infectar as plantas com um vírus. O resultado foi o desenvolvimento de uma técnica que não se tornou amplamente aceita como solução viável para a mancha anelar.

3.3.2 Melhoramento clássico

Por meio do melhoramento clássico, o desenvolvimento de cultivares resistentes a vírus é o método mais confiável a longo prazo (Jayavalli et al., 2015). Um programa de melhoramento para mamão resistente ao PRSV-P seria menos complexo se a espécie tivesse resistência natural à doença. A solução nesse caso seria explorar a resistência natural que existe no gênero relacionado, denominado

Vasconcellea. Porém utilizar essa espécie para cruzamentos com *C. papaya* tem certas implicações (Sharma e Tripathi, 2016).

As espécies de *Vasconcellea* são consistentemente reportadas na literatura como resistentes ao PRSV-P (Conover, 1964; Horovitz e Jiménez, 1967; Magdalita et al., 1997; Drew et al., 2006; Amaral et al., 2006) e, mesmo havendo contradições nas informações, elas indicaram variação intraespecífica na resistência da planta e/ou em resposta específica aos isolados de um determinado local (d'Eeckenbrugge et al., 2014).

Resistente ao PRSV-P, *V. cauliflora* foi uma das primeiras espécies usadas para as hibridações intergenéricas (Horovitz e Jiménez, 1967; Magdalita et al., 1996). Contudo, a incompatibilidade com *C. papaya* restringiu os trabalhos de introgressão, pois poucos híbridos eram produzidos e a maioria era infértil (Sharma e Tripathi, 2014, 2016). Com *V. quercifolia*, Siar et al. (2011) conseguiram com sucesso produzir híbridos resistentes, mas apresentavam sintomas leves nas folhas e anéis nos frutos entre 5 e 18 meses.

Apenas para *V. pubescens* (ou *V. cundinamarcensis*), os estudos têm mostrado concordância quanto à resistência ao PRSV-P (Conover, 1964; Horovitz e Jiménez, 1967). E mesmo potencialmente fonte para introgressão de genes em mamão, a infertilidade dos híbridos F₁ é o principal obstáculo (d'Eeckenbrugge et al., 2014). A estratégia usada por O'Brien e Drew (2009) foi utilizar *V. parviflora* como ponte por ser compatível com *C. papaya* e *V. pubescens*. Porém é um caminho que necessita de mais estudos em razão dos insucessos na obtenção de híbridos férteis envolvendo cruzamentos entre *V. pubescens* X *V. parviflora* e posteriores cruzamentos de plantas F₂/F₃ com *C. papaya* (Dillon et al., 2005, 2006).

Os resultados produzidos até agora são inconsistentes, mas compõem indispensáveis etapas para conduzir programas de melhoramento e incluem: a identificação das fontes de resistência; a compreensão do mecanismo de resistência/susceptibilidade, incluindo o tipo de herança; superar as barreiras de incompatibilidade; desenvolver marcadores moleculares para seleção assistida; e a realização de uma série de retrocruzamentos para a eliminação de características indesejáveis de *Vasconcellea* spp. (d'Eeckenbrugge et al., 2014).

Além de tudo isso, outras espécies de *Vasconcellea* não têm sido testadas e caracterizadas quanto a traços de potencial interesse (d'Eeckenbrugge et al., 2014). Um estudo na família Caricaceae mostrou que os gêneros *Jarilla* e *Horovitzia*

são mais filogeneticamente relacionados ao gênero *Carica* do que *Vasconcellea* (Carvalho e Renner, 2012), abrindo, assim, possibilidades para investigações do potencial das espécies desses gêneros em cruzamentos com o mamão cultivado.

3.3.3 Transgênicos

Em meados dos anos 90, o desenvolvimento das cultivares transgênicas 'SunUp' e 'Rainbow' evitou o declínio da produção de mamão no Havaí. A chegada do PRSV-P no distrito de Puna, região que na época concentrava 95% da produção da ilha, pôs toda a produção local em risco. Os prejuízos severos foram evitados pela pesquisa, que conseguiu desenvolver mamão transgênico resistente à mancha anelar (Gonsalves et al., 2004).

A resistência derivada do patógeno (RDP) foi o conceito usado para o desenvolvimento do mamoeiro geneticamente modificado. O termo foi estabelecido por Sanford e Johnston (1985), que, a princípio, denominaram de resistência derivada do parasita. Um ano depois, Abel et al. (1986) obtiveram êxito na criação de tabaco transgênico resistente ao tobacco mosaic virus (TMV), utilizando a proteína de revestimento. Essas pesquisas foram fundamentais para que esse princípio passasse a ser usado no desenvolvimento de plantas transgênicas resistentes a vírus para fins de comercialização (Hamim et al., 2018).

A criação das primeiras cultivares transgênicas de mamoeiro ocorreu com o gene CP de um isolado de PRSV havaiano. A cultivar 'SunUp' é homocigota para o gene CP e derivada de uma linhagem Solo de polpa vermelha. A cultivar 'Rainbow' tem polpa amarela, é hemizigota para o gene CP e foi resultante do cruzamento entre 'SunUp' e 'Kapoho' não transgênica. A cultivar 'Rainbow' foi desenvolvida para substituir a cultivar 'Kapoho', que era a cultivar mais comercializada em Puna e de polpa amarela (Gonsalves, 2002; Gonsalves et al., 2004).

Anos após o desenvolvimento dessas cultivares transgênicas, foram reportados casos de infecções em plantas de mamoeiros transgênicos com isolados de PRSV-P de outras regiões e ocorrência dos sintomas típicos da doença (Tennant, 1994; Zhao et al., 2016; Wu et al., 2018). Tal fato foi atribuído à variação genética e ao surgimento de outras linhagens do PRSV-P (Wu et al., 2018). Essa constatação levou pesquisadores de outros países a desenvolver mamoeiro transgênico resistente aos isolados locais (Lines et al., 2002; Souza Júnior et al., 2005; Yeh et al., 2010; Jia et al., 2017).

Inegavelmente o comércio de mamão do Havaí foi salvo em 1998 pelo desenvolvimento de transgênicos, e hoje é exportado para o Canadá e a China (Gonsalves, 2014). Nesse período, as discussões e controversas a respeito dos organismos geneticamente modificados (GMO) não estavam em pleno andamento e não foi um problema para o desenvolvimento do mamoeiro transgênico (Gonsalves, 2006). Segundo o mesmo autor, ele e sua equipe tiveram sorte em desenvolver os transgênicos em um período em que era urgente a criação de uma medida que solucionasse o surto de PRSV-P no Havaí.

Desse período até o presente momento, a atividade biotecnológica na agricultura tornou-se uma questão ambígua e vários países adotaram gradualmente regulamentos próprios para o gerenciamento das culturas geneticamente modificadas (Martinelli et al., 2013). O objetivo foi e ainda é avaliar o impacto dessas culturas na saúde humana, animal e ambiental (Giraldo et al., 2019).

Assim, o consumo de plantas transgênicas ainda não é unanimemente aceito pelo público. Entre as razões, destacam-se a descrença do funcionamento das instituições como um todo, os desacordos em como avaliar a segurança de um alimento transgênico que frequentemente entram em conflito com as expectativas dos consumidores que buscam respostas absolutas as questões de segurança alimentar e as dificuldades da comunidade científica em combater a desinformação (DeFrancesco, 2013).

A expectativa dos cientistas é de que as incertezas dos consumidores a respeito dos alimentos geneticamente transformados sejam superadas pelas aplicações das tecnologias de edição gênica, que inaugurou uma nova era de criação de mutagênese vegetal (Steinwand e Ronald, 2020). A ferramenta permite a manipulação precisa do genoma sem a introdução de genes exógenos (Araki e Ishii, 2015; Steinwand e Ronald, 2020), mas requer o estudo e a determinação de uma região no genoma para realização dos procedimentos que, no caso das doenças virais, são regiões relacionadas à resistência/suscetibilidade à doença.

3.4 Reação do mamoeiro à infecção pelo PRSV-P

Os estudos de avaliação de germoplasma têm mostrado dificuldades na identificação de materiais resistentes. Por outro lado, esses trabalhos revelam genótipos com respostas variadas à doença, incluindo atraso no início dos sintomas, reduzida severidade e tolerância.

Na Índia, Singh et al. (2005) inocularam 14 variedades de mamoeiro com PRSV-P e observaram o aparecimento dos sintomas, variando entre 8 e 13 dias. Não identificaram materiais resistentes, contudo a variedade Harichaap apresentou apenas 10% de incidência da doença, com perda média de rendimento de mesmo valor. Em Cuba, Rodríguez et al. (2013) avaliaram os acessos Duaba, Amarilla de Nava, Tallo Morado de Nava e Pión no intuito de identificar genótipos mais responsivos que a cultivar 'Maradol', sabidamente suscetível ao PRSV-P. A escala utilizada para avaliar os acessos variou de 0 (ausência de sintomas) a 5 (sintoma severo e generalizado), mas a severidade da doença não passou de 2,5 entre os materiais, com o melhor desempenho observado para o acesso Pión.

No Brasil, sob condições naturais, Barreto et al. (2002) avaliaram 10 genótipos do grupo Solo e 10 genótipos do grupo Formosa provenientes da Embrapa Mandioca e Fruticultura quanto a uma possível tolerância ao PRSV-P. Os genótipos do grupo Formosa foram os mais tolerantes, apresentando diferenças na intensidade dos sintomas entre indivíduos do mesmo genótipo, sugerindo possível influência genética na resposta de tolerância ao vírus.

O material mais conhecido quanto à sua tolerância ao PRSV-P é o Cariflora (Conover et al., 1986). Esses autores desenvolveram esse genótipo para as condições da região sul da Flórida e Caribe. O genótipo Cariflora foi originado de diversas linhagens dioicas, em particular, de duas denominadas K2 e K3. Ambas foram selecionadas por aparente tolerância ao PRSV-P e, dessa forma, submetidas a cruzamentos e seleção recorrente entre as plantas mais tolerantes em cada geração (Conover et al., 1986). Desse momento em diante, a tolerância de Cariflora foi comprovada em condições ambientais de outras regiões (Davis et al., 2004; Alviar et al., 2012) e passou a ser usada em programas de melhoramento tendo como alvo o desenvolvimento de materiais tolerantes, como exemplo, o híbrido Sinta, desenvolvido nas Filipinas pelo cruzamento entre Cariflora e Cavite Special (Alviar et al., 2012). Ainda, a cultivar 'Red Lady' é considerada tolerante e comercialmente importante na Índia (Davis et al., 2004; Bhoyar et al., 2020).

Assim como para o genótipo Cariflora, a tolerância já foi atribuída a outras variedades dioicas. Thirugnanavel et al. (2015) avaliaram a resistência de sete variedades dioicas em Coimbatore, Índia, entre as quais, a variedade CP-50 foi considerada tolerante em razão de os sintomas surgirem em um tempo maior após

a inoculação, tendo ocorrido menos severidade em condições de casa de vegetação e campo (Balamohan et al., 2010).

Além disso, híbridos não geneticamente transformados têm sido comercializados como resistentes ao PRSV-P (PanDia Seeds, 2018). A empresa californiana PanDia Seeds atribui a dois dos híbridos de mamoeiro comercializados a resistência à mancha anelar: o híbrido APACHE F₁, que é do tipo Formosa e dioico, e o híbrido MAYA F₁ também padrão Formosa e ginoico-andromonoico.

Esses resultados evidenciam que existem acessos com respostas de tolerância à virose e que a tolerância pode ser criada pelos programas de melhoramento genético. Baseado nisso, para mitigar o impacto dessa doença no mamoeiro, são notórios a necessidade e o desenvolvimento de mais estudos e a ampliação do número de germoplasma avaliado.

3.5 Fluorescência da clorofila na avaliação da eficiência fotoquímica de plantas infectadas com doenças virais

A fluorescência da clorofila (FL) corresponde à emissão de fótons na região de 690/700 nm que não foram utilizados na fase fotoquímica da fotossíntese. Esta emissão pode ser mensurada no tempo após uma amostra fotossintetizante ser adaptada ao escuro (rendimento quântico máximo) ou pode ser mensurada em uma amostra também iluminada com luz actínica (rendimento quântico efetivo) (Goltsev et al., 2016). A intensidade da fluorescência varia com o tempo e exhibe transientes característicos conhecidos como efeito Kautsky ou curva OJIP (JIP teste) e se caracteriza por múltiplos aumentos iniciais de emissão, seguidos pelas reduções na intensidade da emissão (Guo e Tan, 2015; Goltsev et al., 2016). O rápido aumento da fluorescência tem início, quando, após uma aplicação de uma intensidade muito reduzida da radiação fotossinteticamente ativa [fluorescência inicial (F₀)], aplica-se um pulso de luz muito intenso (LED vermelho, pico em 627 nm) e, após, tem-se a fluorescência máxima (F_M) no ponto P da curva de Kautsky (Strasser et al., 2004). Entre essas duas fases, há duas etapas intermediárias denominadas J e I (F_J e F_I), que demoram, respectivamente, 2 milissegundos (ms) e 30 ms para serem atingidas. F_M é alcançado após cerca de 300 ms (Strasser et al., 2000). A fase mais lenta é dividida nos estágios PSMT e leva segundos ou minutos após a fase mais rápida (Stirbet et al., 2014).

A compreensão usual da cinética da clorofila foi estabelecida por Duysens e Sweers (1963), que atribuíram o rendimento da clorofila a um acceptor de elétrons do fotossistema II (PSII), que foi denominado *Quencher* (Q). Hoje se sabe que se trata da quinona A em seu estado reduzido (QA^-), mas que posteriormente é submetida a uma reoxidação pelo fotossistema I (PSI) e conduz os centros de reação (CR) a estados alternativos de aberto e fechado (Goltsev et al., 2016). Quando os centros de reação estão abertos, a fluorescência da clorofila emitida é de menor intensidade, pois a luz absorvida pela amostra é utilizada nas reações fotoquímicas. O estado considerado fechado acontece quando QA é reduzida, isto é, incapaz de receber mais elétrons, portanto, a fluorescência torna-se máxima (Strasser et al., 1995; Goltsev et al., 2016).

A análise da cinética transiente da fluorescência conforme o teste JIP permitiu a derivação de diversas expressões que traduzem o estado fisiológico de uma amostra fotossintética resultante da excitação luminosa, transferência de energia, dissipação de energia e reações fotoquímicas (Strasser e Strasser, 1995; Guo e Tan, 2015). As variáveis de fluorescência da clorofila foram determinadas por Strasser e Strasser (1995) e divididas em variáveis extraídas da fluorescência registrada pelo OJIP, fluxos de energia, eficiências e rendimentos quânticos, conforme apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Variáveis da cinética transiente da fluorescência da clorofila *a* a partir do teste OJIP.

Dados extraídos do transiente de fluorescência registrado OJIP	
F_t	Fluorescência no tempo t após o início da iluminação actínica.
$F_{50\mu s}$ ou $F_{20\mu s}$	Fluorescência mínima a $50_{\mu s}$ com PEA ou $20_{\mu s}$ com Handy-PEA-fluorômetro.
$F_{100\mu s}$	Fluorescência a $100_{\mu s}$.
$F_{300\mu s}$	Fluorescência a $300_{\mu s}$.
$F_J = F_{2ms}$	Fluorescência na etapa J (2 ms).
$F_I = F_{30ms}$	Fluorescência na etapa I (30 ms).
$F_P (= F_M)$	Fluorescência máxima.
T_{Fm}	Tempo (em ms) para atingir a fluorescência máxima FM.
\hat{A}_M	Área acima da curva de indução de fluorescência.
Variáveis de fluorescência derivadas dos dados extraídos	
$F_O = F_{50\mu s}$ ou $F_{20\mu s}$	Fluorescência mínima, quando todos os CR do PS II estão abertos (em $t = 0$).
$F_M = F_P$	Fluorescência máxima, quando todos os CR do PS II estão fechados.
$F_V = F_t - F_O$	Fluorescência variável a qualquer momento instante t .
$F_V/F_M = (F_M - F_O)/F_M$	Máximo rendimento quântico do PSII.
$V_t = (F_t - F_O)/F_V$	Fluorescência variável relativa no tempo t .
$V_J = (F_J - F_O)/(F_M - F_O)$	Fluorescência variável relativa na etapa J.
$V_I = (F_I - F_O)/(F_M - F_O)$	Fluorescência variável relativa na etapa I.
$W_{OJ} = (F_t - F_O)/(F_J - F_O)$	Fluorescência variável relativa normalizada à amplitude da etapa J ($F_J - F_O$).
$W_{E, 100 \mu s} = 1 - (1 - W_{300 \mu s}) \times 1/5$	O valor W em $t = 100 \mu s$, que simula o crescimento exponencial da fluorescência na amostra na ausência de conectividade entre unidades fotossintéticas individuais do PSII.
$M_0 = (\Delta V/\Delta t)_0 \approx 4(F_{0.3ms} - F_{0.05ms})/F_V$	Inclinação inicial aproximada (em ms^{-1}) do transiente de fluorescência $V = f(t)$.
$S_M = \text{Area}/F_V$	Área complementar total normalizada acima do transiente OJIP.
$S_S = V_J/M_0$	Área complementar total normalizada correspondente apenas à fase OJ.
$N = (S_M/S_S) = S_M M_0 (1/V_J)$	Número de elétrons necessários para a redução completa de todos os aceptores além de QA.
$V_{AV} = 1 - (S_M/t_{FM})$	Média de fluorescência variável ao longo do intervalo de tempo de $t = 0$ a t_{FM} .
S_M/t_{FM}	Índice que quantifica a energia média de excitação de centros de reação abertos no período de $t = 0$ a T_{FM} .

Tabela 1 – Cont.

Fluxos de energia específicos por centro de reação ativo	
$ABS/RC = (M_0/VJ)/\phi P_0$	Energia absorvida por centro de reação ativo.
$TR_0/RC = M_0/VJ$	Energia de excitação capturada por centro de reação ativo.
$ET_0/RC = (M_0/VJ) \times \psi E_0$	Fluxo de transporte de elétrons por centro de reação ativo.
$RE_0/RC = (M_0/VJ) \times \psi R_0$	Fluxo de elétrons transferido por CR ativo e redução dos aceptores terminais do PSI (em $t = 0$).
$DI_0/RC = ABS/RC - TR_0/RC$	Energia total dissipada por centro de reação.
Rendimento quânticos	
$\phi P_0 \equiv TR_0/ABS = [1 - (F_0/F_M)]$	Rendimento quântico máximo primário do PSII.
$\phi E_0 = ET_0/ABS = [1 - (F_0/F_M)] \psi_0$	Eficiência quântica da transferência de elétrons de QA^- para a cadeia de transporte de elétrons Além de QA^- (em $t = 0$).
$\psi_0 = ET_0/TR_0$	Probabilidade de transporte de elétrons além de QA^- .
$\delta R_0 = RE_0/ET_0$	Probabilidade dos elétrons intersistemas reduzir aceptores terminais do PSI.
$\phi D_0 = 1 - \phi P_0$	Eficiência quântica da dissipação de energia.
Fluxos de energia fenomenológicos por seção transversal excitada de um objeto fotossintetizante	
$ABS/CS_0 \approx F_0$ and $ABS/CS_M \approx FM$	Fluxo de fótons absorvido por seção transversal.
$TR_0/CS_x = (TR_0/ABS) \times (ABS/CS)$	Fluxo de fótons capturados por seção transversal.
$ET_0/CS_x = (ET_0/ABS) \times (ABS/CS)$	Fluxo de elétrons do PSII por seção transversal.
$RE_0/CS = (RE_0/ABS) \times (ABS/CS)$	Fluxo de elétrons de QA^- para os aceptores finais do PSI por seção transversal.
$DI_0/CS_x = (ABS/CS_x) - (TR_0/CS_x)$	Dissipação térmica do PSII por seção transversal.

Tabela 1 – Cont.

Índices de Performance	
$PI_{ABS} = \frac{(RC/ABS)}{[(TR_0/ABS)/(1 - TR_0/ABS)]} \times \frac{[(ET_0/TR_0)/(1 - ET_0/TR_0)]}{RE_0/ET_0}$	Índice de desempenho com base na absorção.
$PI_{TOTAL} = PI_{ABS} \times [(RE_0/ET_0)/(1 - RE_0/ET_0)]$	Índice de desempenho total.
$PI_{CS} = PI_{ABS} \times (ABS/CS)$	Índice de desempenho com base na seção transversal.
$PICS_{total} = \frac{PI_{ABS,total} \times (ABS/CS)}{(ABS/CS)}$	Índice de desempenho total com base na seção transversal.
$RC/CS_x = \phi P_0(V_J/M_0)(ABS/CS_x)$	Densidades dos centros de reação capazes de reduzir QA.
Forças Motoras	
$DF_{ABS} = \log(PI_{ABS})$	Força motriz com base na absorção.
$DF_{ABS,total} = \log(PI_{ABS,total})$	Força motriz total com base na absorção.
$DF_{CS} = \log(PICS)$	Força motriz com base na seção transversal.
$DF_{CS,total} = \log(PICS_{total})$	Força motriz total com base na seção transversal.
Fonte: Strasser et al. (1995); Stirbet e Govindjee (2011); Goltsev et al. (2016).	

Dessa forma, a análise da florescência da clorofila é um procedimento diretamente relacionado à fotoquímica da fotossíntese e tem sido amplamente utilizada para avaliar a eficiência fotoquímica da planta, visto que alterações na cinética da clorofila *a* podem ser induzidas por infecções virais (Lecco e Amengual, 2022). Os estudos dessa natureza têm elucidado aspectos dos efeitos que os vírus acarretam no estado fisiológico das plantas, mas também auxiliado a seleção de cultivares considerando a rapidez da técnica, que é uma avaliação não destrutiva, a confiabilidade e a eficiência na detecção precoce dos sintomas (Preetpal et al., 2018; Tseliou et al., 2021).

Os vírus que infectam as plantas causam severas alterações morfológicas e fisiológicas que estão associadas aos sintomas induzidos e ao tipo de interação parasita-hospedeiro (Ryšlavá et al., 2003; Takács et al., 2014). Estudo executado por Zanini et al., (2021) mostrou que a interação mandioca/cassava common mosaic virus causou modificações estruturais no cloroplasto, redução do conteúdo de clorofila e declínio na fixação de CO₂. Na interação radish leaf curl disease/*Nicotiana benthamiana* estudada por Bhattacharyya et al. (2015), foi observada redução no número de centros de reação e no tamanho do pool de plastoquinonas, tendo as plantas apresentado clareamento de nervuras. Enquanto no patossistema turnip yellow mosaic virus/ *Noccaea ochroleucum*, ocorreram danos no complexo antena, redução na eficiência de transporte de elétrons e também inativação de centros de reação (Morina et al., 2020). As interações cotton leaf curl burewala virus/algodão (Siddique et al., 2015), pox potyvirus/*Nicotiana benthamiana* (Hlaváčková et al., 2002) e potato virus A e Y/*Nicotiana tabacum* (Ryšlavá et al., 2003) também já demonstraram dano no aparato fotossintético.

No que se refere às perdas causadas na cultura do mamoeiro em razão da importância do PRSV-P, as pesquisas realizadas dessa natureza são bastante incipientes, a citar Marler et al. (1993), que atribuíram a redução de crescimento, o rendimento e a depreciação da qualidade dos frutos ao dano fotossintético e ao aumento da respiração causado ao genótipo Kapoho. Sendo assim, é imperativo ampliar a investigação da base fisiológica subjacente à interação *Carica papaya*/PRSV-P, que permanece pouco explorada.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Resistência do banco de germoplasma de mamoeiro UENF/CALIMAN ao PRSV-P

4.1.1 Material vegetal

O germoplasma avaliado incluiu 43 acessos de *C. papaya* pertencentes ao banco ativo de germoplasma da UENF, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil (Tabela 2). Esses acessos incluem materiais dioicos e ginoicos-andromonoicos, cultivares melhoradas e linhagens endogâmicas desenvolvidas em parceria com a empresa Caliman Agrícola S.A.

Tabela 2. Banco Ativo de Germoplasma UENF/CALIMAN de mamoeiro avaliado quanto à resistência ao papaya ringspot virus.

Código do Acesso	Nome do Acesso	Grupo	Categoria	Origem
BAG01	Caliman M5	Formosa	Linhagem	Brasil
BAG02	Sunrise Solo 783	Solo	Variedade	-
BAG03	Costa Rica	Formosa	Linhagem	Costa Rica
BAG04	Triwa ET	Formosa	Linhagem	-
BAG06	Grampola	Formosa	Linhagem	-
BAG07	Sunrise Solo	Solo	Variedade	Brasil
BAG08	Caliman AM	Solo	Linhagem	Brasil

Tabela 2 – Cont.

Código do Acesso	Nome do Acesso	Grupo	Categoria	Origem
BAG12	Sunrise Solo (72/12)	Solo	Linhagem	Hawaii-US
BAG13	Kapoho Solo (P. A.)	Solo	Linhagem	Hawaii-US
BAG14	Baixinho Sta Am.	Solo	Variedade	Brasil
BAG15	Sunrise Solo TJ	Solo	Variedade	Brasil
BAG16	Tailândia	Formosa	Linhagem	-
BAG17	São Mateus	Solo	Linhagem	Brasil
BAG19	Sunrise Solo (S. C.)	Solo	Linhagem	Brasil
BAG20	Waimanalo	Formosa	Linhagem	Hawaii-US
BAG23	Maradol (México)	Formosa	Variedade	Cuba
BAG25	Sekati	Formosa	Linhagem	-
BAG26	Baixinho Super	Solo	Linhagem	Brasil
BAG28	Aliança	Solo	Variedade	Brasil
BAG29	STZ - 52	Formosa	Linhagem	Brasil
BAG30	Calimosa	Formosa	Híbrido	Brasil
BAG31	JS12 (206)	Formosa	Linhagem	Brasil
BAG32	Cariflora	Formosa	Dioico	US
BAG33	Golden Tipo Formosa	Formosa	Linhagem	Brasil
BAG34	STZ-03 Pecíolo Curto	Formosa	Linhagem	-
BAG36	Sta H. III trat1 1plt8	Formosa	Linhagem	Brasil
BAG39	Sta H. III tra14plt5	Formosa	Linhagem	Brasil
BAG43	Papaya 42 Formosa	Formosa	Linhagem	Brasil
BAG45	Papaya 46 Claro	Formosa	Linhagem	Brasil
BAG46	Fruto Médio Verde	-	-	-
BAG47	Criola de Costa Rica	-	Dioico	-
BAG50	Lucia	-	-	-
BAG52	Sekati Fruto Longo (M.)	Formosa	Linhagem	-
BAG55	THB STZ-39	-	Segregante	-
BAG57	B5-Geraldo	-	Segregante	-
BAG58	Cimarron	-	Dioico	-
BAG60	206/4	Formosa	Segregante	Brasil
BAG61	UCLF01-01	-	Linhagem	Brasil
BAG62	UCLF01-02	-	Linhagem	Brasil
BAG63	UCLF01-04	-	Linhagem	Brasil
BAG64	UCLF01-06	-	Linhagem	Brasil
BAG66	UCLF01-19	Solo	Linhagem	Brasil
BAG67	UCLF01-21	Formosa	Linhagem	Brasil

(-) informação desconhecida

4.1.2 Condições experimentais

O experimento foi conduzido em casa de vegetação com tela antiafídio entre setembro/2022 e janeiro/2023, com média de temperatura e de umidade de 26,88 °C e 83,95%, respectivamente (Figura 1). Os acessos foram semeados em vasos plásticos de 5 litros em substrato comercial (Baseplant) e adubados com fertilizante Basacote Plus 6M (N - 16%, P₂O₅ - 8%, K₂O - 12%) na proporção de 20g de fertilizante por quilo de substrato. O delineamento experimental foi em blocos ao acaso com três repetições, sendo a unidade experimental representada por três plantas, totalizando 387 plantas.

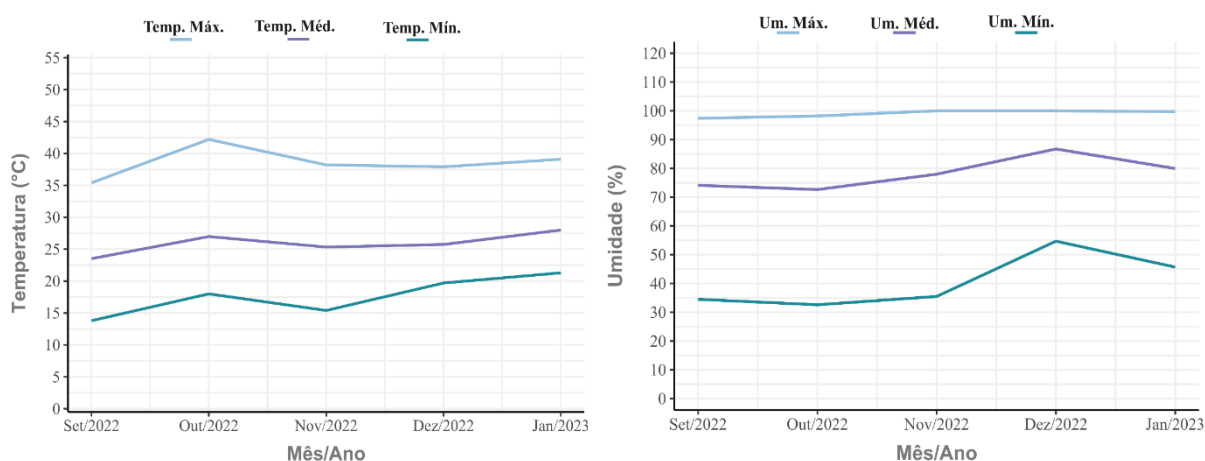


Figura 1. Dados de temperatura e umidade durante a condução do experimento em condições de casa de vegetação de setembro de 2022 a janeiro de 2023. Fonte: Datalogger (Modelo AK172 mini).

4.1.3 Isolado PRSV-P/UENF01 e identificação molecular

Um isolado de PRSV-P, denominado PRSV-P/UENF01, foi obtido de uma planta de mamoeiro infectada em uma área rural de São Francisco de Itabapoana-RJ (-21,309826S, -41,111786W). O isolado do vírus foi mantido em plantas de mamão em gaiolas à prova de insetos em uma estufa. Para a identificação do vírus, folhas sintomáticas foram coletadas, e o RNA total extraído, usando o Reagente TriZol (Invitrogen), de acordo com o protocolo do fabricante.

A síntese do DNA complementar (cDNA) foi feita utilizando o kit High-Capacity Reverse Transcription (Applied Biosystems), conforme os seguintes

passos: um microtubo contendo uma mistura de 1,5 µL de RNA, 3 µL de água e 0,5 µL de primer randômico foi incubado a 70 °C por 3 minutos, seguido por choque térmico por 2 minutos. Nesse tubo, foram adicionados 1,25 µL de tampão 1x, 0,5 µL de dNTPs, 2 µL de transcriptase reversa rMoMuLV e 3,75 µL de água ultrapura, seguido de incubação a 37 °C por 60 minutos. Os procedimentos PCR foram feitos usando 2,5 µL de cDNA e 1 µL de cada iniciador CIRev (5' ACICCRTTYTCDATDATRTTIGTIGC 3') e CIFor (5' GGIVVIGTIGGIWSIGGIAARTCIAC 3') para anelar na região genômica da proteína CI, amplificando fragmentos de DNA com, aproximadamente, 700 pb (Ha et al., 2008). As condições de ciclagem da PCR foram as seguintes: 5 minutos a 92 °C, seguido por 40 ciclos de 50 segundos a 92 °C, 1 minuto a 54 °C e 90 segundos a 72 °C, com uma etapa de extensão final de 5 minutos a 72 °C.

4.1.4 Sequenciamento do genoma viral

Uma amostra de tecido foliar de mamoeiro infectado com PRSV-P foi enviada para sequenciamento do isolado viral. A sequência genômica foi determinada pela tecnologia high-throughput sequencing (HTS) na empresa NGS Soluções Genômicas. O RNA total da amostra foi extraído usando o reagente TriZol (Invitrogen) e submetido à validação por bioanalyzer/Tape Station. A construção da biblioteca de RNA por enriquecimento de poli A foi feita utilizando o kit TruSeq Stranded mRNA (Illumina). HTS foi feito com a plataforma NextSeq 2000 (Illumina, Inc., San Diego, CA) com 2x100pb (média de 25 milhões de clusters).

Os dados obtidos foram analisados pelo programa BCL Convert, fornecido pela Illumina, o qual faz o base call das imagens do sequenciamento, convertendo-as em sequências no formato fastq, com cada base acompanhada de um escore de qualidade Phred (Ewing e Green, 1998). Após a conversão para fastq, a avaliação inicial das leituras do sequenciamento foi feita com o programa FastQC versão 0.12.1 (<http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>). O programa BBDuk – do pacote BBTools versão 39.03 (<https://jgi.doe.gov/data-and-tools/bbtools/>) foi usado para remoção dos adaptadores Illumina, dos primers de sequenciamento, e de bases com qualidade baixa.

Os genomas de PRSV completos disponíveis no NCBI Viral Genomes (Brister et al., 2015) foram baixados para serem usados como referência para a filtragem das leituras de sequenciamento. A filtragem de leituras foi feita com BBDuk, usando um tamanho de kmer 31, leituras com kmers presentes nos

genomas de PRSV sendo mantidas para posterior montagem. As leituras filtradas foram montadas com o programa rnaviralSPAdes versão 3.15.5 (Meleshko et al., 2021), especificando a opção "--ss rf" para indicar que a biblioteca de RNA foi feita com um protocolo stranded. Após a montagem, os contigs virais foram identificados com BLAST+ versão 2.15.0 do NCBI (Camacho et al., 2009; Boratyn et al., 2013) usando o algoritmo megablast, para buscas com alto grau de similaridade, contra os bancos de dados NT (Sayers et al., 2019).

O contig obtido foi comparado com sequências de PRSV-P e W disponíveis no NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). O alinhamento foi feito com o software MAFFT v.7 (Kato et al., 2019) e a montagem do genoma com o programa UGENE v.49.1 (Okonechnikov et al., 2012). O grau de similaridade com genomas de outras regiões do mundo foi determinado com o software SDT v1.2 (Muhire et al., 2014).

4.1.5 Inoculação mecânica do PRSV-P/UENF01

As plantas de mamoeiro foram inoculadas com o isolado PRSV-P/UENF01 aos dois meses de idade, utilizando um extrato composto por uma mistura de 1 grama de folhas infectadas trituradas na presença de 13 ml de tampão fosfato de potássio dibásico e sulfato de sódio (pH 7,0) e 0,7 grama de carborundum (600 mesh). O extrato foi friccionado com uma gaze nas duas folhas mais jovens, completamente expandidas de cada indivíduo. Trinta dias após a inoculação, a confirmação da infecção viral foi feita via RT-PCR. Uma folha infectada de cada planta foi coletada e armazenada em ultrafreezer a - 80°C. Para a diagnose molecular, foi preparado um *bulk* de folhas formado de diferentes indivíduos do mesmo acesso.

4.1.6 Coleta de dados e análises

A severidade da doença foi avaliada com base em uma escala de notas de 0 a 5 (Figura 2). As avaliações foram feitas a cada quatro dias após a inoculação na folha mais jovem completamente desenvolvida.

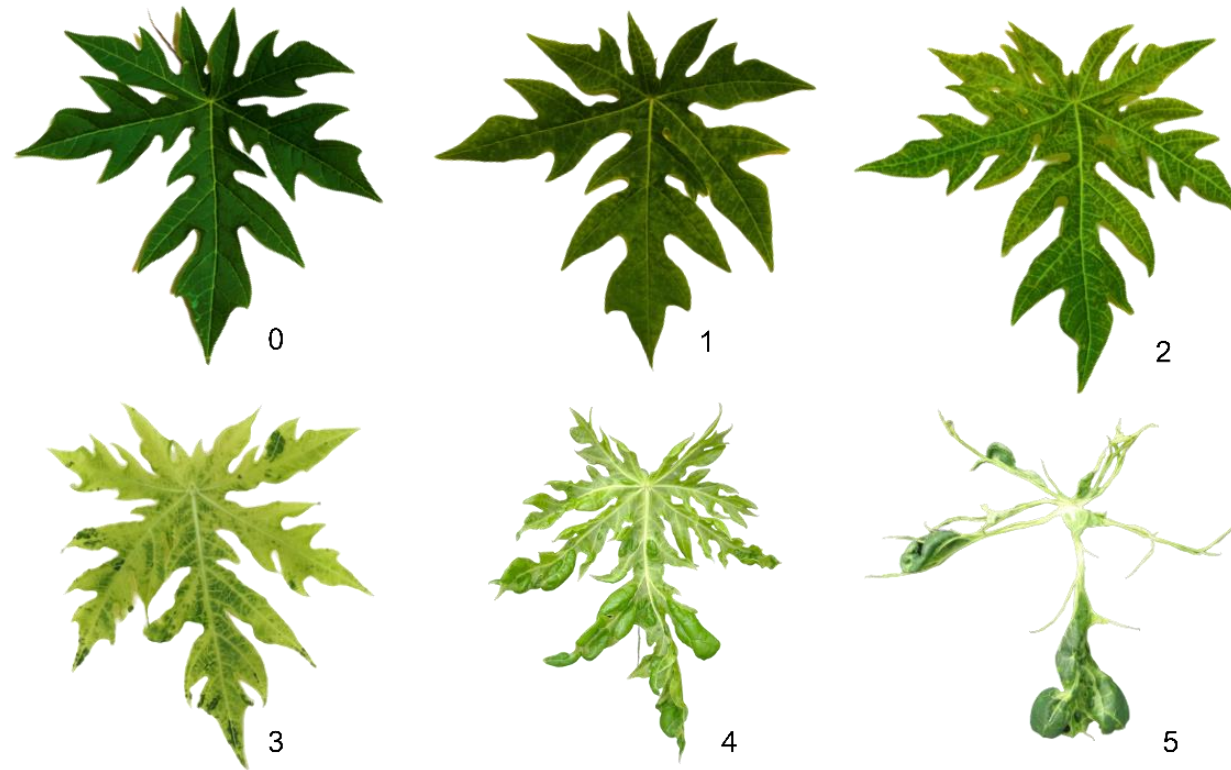


Figura 2. Escala de severidade para avaliação do perfil de resposta dos acessos de mamoeiro do BAG UENF/CALIMAN. 0 = planta sem sintomas visíveis, 1 = pontuações cloróticas e mosaico, 2 = clorose geral, clareamento das nervuras e mosaico, 3 = ilhas verdes, clorose geral, clareamento das nervuras, mosaico, deformação inicial e bolhas, 4 = deformação foliar, redução da lâmina foliar, bolhas, clareamento das nervuras, ilhas verdes, mosaico, espessamento foliar e sintomas iniciais de filiformidade, 5 = quase ou total ausência de tecido foliar e sintomas severos de filiformidade.

As variáveis de doença analisadas foram o período de incubação (PI), o índice de doença (ID) e a área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD). O PI consistiu em contar visualmente o número de dias para o aparecimento do primeiro sintoma após a inoculação. A AACPD foi medida de acordo com a seguinte equação:

$$AACPD = \sum_{i=1}^{n-1} \frac{y_i + y_{i+1}}{2} (t_{i+1} - t_i)$$

Em que y_i é a avaliação da doença (score) na i -ésima observação; t_i é o tempo de observação (dias) na i -ésima observação; e n é o número de observações (Campbell e Madden, 1990). O ID foi calculado de acordo com McKinney (1923) utilizando a seguinte equação:

$$ID(\%) = \frac{\sum(f \cdot v)}{n \cdot x} \times 100$$

Em que f é o número de plantas com a mesma nota; v é a nota correspondente; n é o número de plantas avaliadas; e x é a pontuação mais alta da escala. Os dados não apresentaram normalidade e, por isso, foram transformados pelo método Rank-Based Inverse Normal Transformation, de acordo com Altman, (1990), utilizando o pacote R *rcompanion* (Mangiafico, 2016). O método tem a seguinte equação:

$$s = \Phi \left(\frac{r - 3/8}{(n - 1/4)} \right)$$

Em que s é a pontuação normal para uma observação; r é a classificação para essa observação; n é o tamanho da amostra; e $\Phi(p)$ é o p -ésimo quantil da distribuição normal padrão.

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA). As médias foram agrupadas pelo teste de Scott-Knott, utilizando o software R versão 4.2.2 (R Core Team, 2022) e o pacote *ExpDes.pt* (Ferreira et al., 2014). A correlação entre o PI, ID e AACPD foi estimada pelo coeficiente de correlação de Pearson, usando o pacote *psych* (Revelle, 2023). A variável ID foi usada para classificar os acessos em diferentes níveis de resposta à infecção por PRSV-P, conforme segue: Resistente – R (0.0 - 15.99%); Moderadamente Resistente – MR (16 - 31.99%);

Moderadamente Suscetível – MS (32.0 - 50.99%); e Suscetível – S (> 51%). Para alocar os grupos formados e evidenciar a distribuição dos dados, um gráfico de barra circular e gráficos do tipo box-plot foram construídos, utilizando o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016).

4.2 Caracterização fotoquímica de acessos de mamoeiro infectados com PRSV-P

4.2.1 Material vegetal e condições experimentais

Dez acessos do banco de germoplasma UENF/CALIMAN foram selecionados para avaliar, em condições de infecção com PRSV-P, as respostas fisiológicas associadas à eficiência fotoquímica. Foram eles: Caliman M5 (BAG01), Sunrise Solo 783 (BAG02), Costa Rica (BAG03), Sunrise Solo (BAG07), Sunrise Solo TJ (BAG15), Sunrise Solo (S. C.) (BAG19), Calimosa (BAG30), UCLF01-01 (BAG61), UCLF01-06 (BAG64) e SKA (BAG89). Somente o acesso BAG89 não foi avaliado no experimento anterior quanto à sua reação a virose.

O experimento foi conduzido em casa de vegetação antiafídeo, seguindo um delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições. Os acessos foram semeados em vasos de 5L com substrato Baseplant e adubados com o fertilizante Basacote Plus 6M (N - 16%, P₂O₅ - 8%, K₂O - 12%) na proporção de 20g de fertilizante por quilo de substrato.

4.2.2 Avaliação da severidade da doença

Os dez acessos tiveram a severidade da doença avaliada a cada 5 dias durante 64 dias com base na seguinte escala de notas: 0 = planta sem sintomas visíveis; 1 = pontuações cloróticas e mosaico; 2 = clorose geral, clareamento das nervuras e mosaico; 3 = ilhas verdes, clorose geral, clareamento das nervuras, mosaico, deformação inicial e bolhas; 4 = deformação foliar, redução da lâmina foliar, bolhas, clareamento das nervuras, ilhas verdes, mosaico, espessamento foliar e sintomas iniciais de filiformidade; e 5 = quase ou total ausência de tecido foliar e sintomas severos de filiformidade.

4.2.3 Inoculação com PRSV-P e identificação molecular

Quando os acessos atingiram dois meses de idade, uma folha jovem completamente desenvolvida de cada planta foi inoculada com o isolado PRSV-P/UENF01. O extrato de inoculação foi proporcionalmente composto por 1g de folha

infectada macerada em 13ml de tampão fosfato de potássio dibásico e sulfato de sódio (pH 7,0) e 0,7 de carborundum (600 mesh). Trinta dias após a inoculação, uma folha de cada acesso foi coletada e armazenada em ultrafreezer até a confirmação por RT-PCR.

O RNA das amostras foi extraído no Laboratório de Genética Vegetal e Biologia Molecular da UENF para identificação viral. Para isso, foi utilizado o reagente TriZol (Invitrogen), conforme instruções do fabricante. A síntese de DNA complementar (cDNA) foi feita com a enzima rMoMuLV e o primer CIRev (5' ACICCRTTYTCDATDATRTTIGTIGC 3'). Cerca de 1,5 µL de RNA total foi submetido à reação de transcrição reversa. Para a reação em cadeia da polimerase (PCR), foram utilizados 2,5 µL do cDNA e 0,5µL de cada um dos primers CIRev e CIFor (5' GGIVVIGTIGGIWSIGGIAARTCIAC 3'). A PCR teve as seguintes condições: 5 min a 92 °C, seguido de 40 ciclos de 50s a 92°C, 1 min a 54°C, 1 min e 30s a 72°C, com uma extensão final de 5 min a 72°C.

4.2.4 Transiente da fluorescência da clorofila a

As variáveis relacionadas à emissão da fluorescência da clorofila foram avaliadas por meio do fluorômetro Pocket-PEA (Hansatech, Norfolk, UK) na folha mais jovem completamente expandida de cada um dos acessos antes da inoculação ($t = 0$) e 7, 30 e 64 dias após a inoculação (DIN). O fluorômetro é equipado com 3 fontes de LED vermelho (pico em 627 nm), fornecendo 3.000 µmol fótons $m^{-2} s^{-1}$ no nível da folha e um detector de fluorescência em 700 nm. Antes das avaliações, as folhas foram adaptadas ao escuro por 30 minutos para que houvesse abertura total dos centros de reação e completa oxidação de QA. Esta adaptação ao escuro foi feita por meio de *leaf-clips* específicos fornecidos pelo fabricante do fluorímetro (Strasser et al., 2000).

Após as avaliações e por meio de um software específico do fluorímetro, foram obtidas as variáveis abaixo relacionadas:

- $F_0 = F_{50\mu s}$ ou $F_{20\mu s}$: fluorescência mínima, quando todos os CR do PS II estão na condição de abertos;
- $F_M = F_P$: fluorescência máxima, quando todos os CR do PS II estão na condição de fechados;
- $V_I = (F_I - F_0) / (F_M - F_0)$: fluorescência variável relativa na etapa I;
- F_V / F_M : rendimento quântico máximo do PSII;
- $ABS / RC = (M_0 / V_J) / \phi P_0$: energia absorvida por centro de reação ativo;
- $TR_0 / RC = M_0 / V_J$: energia capturada por centro de reação ativo;

- $ET_0/RC = (M_0/V_J) \times \psi E_0$: fluxo de transporte de elétrons por centro de reação ativo;
- $DI_0/RC = ABS/RC - TR_0/RC$: energia dissipada por centro de reação ativo;
- $TR_0/CS_0 = (TR_0/ABS) \times (ABS/CS)$: fluxo de fótons capturados por seção transversal da amostra;
- $ET_0/CS_0 = (ET_0/ABS) \times (ABS/CS)$: fluxo de elétrons por seção transversal da amostra;
- $DI_0/CS_0 = (ABS/CS_0) - (TR_0/CS_0)$: dissipação térmica por seção transversal amostra; e
- $PI_{ABS} = (RC/ABS) \times [(TR_0/ABS)/(1 - TR_0/ABS)] \times [(ET_0/TR_0)/(1 - ET_0/TR_0)]$: Índice de desempenho (índice fotossintético).

O índice de coloração verde da folha (G) dos acessos também foi obtido utilizando o miniespectrofotômetro de folha CI-710 (CID-Bio-Science, Inc., Camas, Washington, USA). O equipamento foi configurado para fazer as leituras de refletância, estando essa variável G relacionada à concentração de clorofila nas folhas (Smith et al., 1995).

4.2.5 Análise de dados

Todos os acessos tiveram tempo para o aparecimento dos sintomas registrado (PI), e o índice de severidade da doença (DI) foi calculado conforme Mckinney (1923), utilizando a seguinte equação:

$$ID (\%) = \frac{\sum(f \cdot v)}{n \cdot x} \times 100$$

Em que f é o número de plantas com a mesma nota; v é a nota correspondente; n é o número de plantas avaliadas; e x é a pontuação mais alta da escala.

Os dados de cada variável avaliada correspondentes aos períodos pré-inoculação, 7, 30 e 64 DIN foram analisados utilizando o teste de Kruskal-Wallis (Kruskal e Wallis, 1952) e as médias, agrupadas via pós-hoc de Dunn (Dunn, 1954) a 5% de probabilidade, utilizando o software InfoStat (Di Rienzo et al., 2020). Os gráficos de linha foram feitos com o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016) e os gráficos radar, com o pacote *fmsb* (Nakazawa, 2023) utilizando o software R versão 4.2.2 (R Core Team, 2022).

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 Resistência do banco de germoplasma de mamoeiro UENF/CALIMAN ao PRSV-P

5.1.1 Identificação molecular do isolado e sintomas

A RT-PCR mostrou que as plantas inoculadas estavam sistematicamente infectadas aos 30 dias após a inoculação pela amplificação dos amplicons esperados com cerca de 700 pares de bases (Figura 3). Além disso, a anotação do genoma do isolado (Figura 4) revelou uma típica organização de *Potyvirus* (Noa-Carrazana et al., 2007; Inoue-Nagata et al., 2007; Lu et al., 2008).

O sequenciamento do genoma resultou em um único contig de 10.371 bases (10.327 bases, mais 44 bases de cauda poli-A). Um único quadro de leitura aberto foi identificado (ORF) começando na posição 87 com um códon AUG e terminando na posição 10.119 com o stop códon UGA. O isolado foi denominado PRSV-P/UENF01.

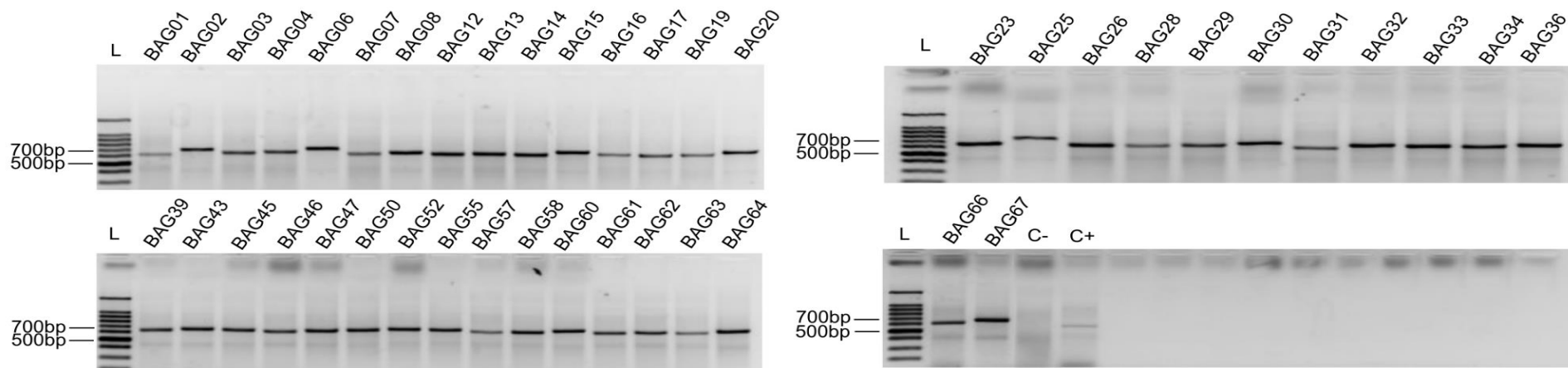


Figura 3. O padrão eletroforético dos produtos de RT-PCR com cerca de 700 bp (pares de base) amplificados com os iniciadores CIFor/CIRev. Cada acesso é identificado com o seu código do banco de germoplasma e representa um *pool* de nove plantas sintomáticas. (L) = Ladder de DNA de 1 kb; (C-) controle negativo; (C+) controle positivo.

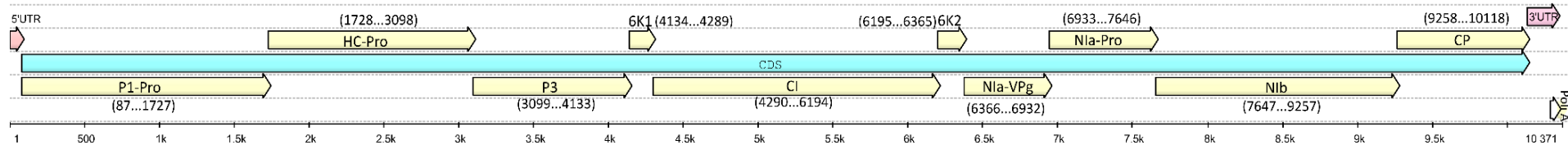


Figura 4. Anotação do genoma do isolado viral PRSV-P/UENF01 utilizado para avaliar a resistência dos acessos de mamoeiro do banco de germoplasma UENF/CALIMAN. Proteínas virais (setas amarelas); região codificadora de proteína = CDS (seta azul); regiões não traduzidas 5' UTR e 3' UTR (setas rosa). Proteínas Virais: P1-Pro (protease um); HC-Pro (componente auxiliar); P3 (proteína três); 6K1 (proteína putativa um); CI (proteína de inclusão cilíndrica); 6K2 (proteína putativa dois); NIa-VPg (VPg-proteinase domínio em NIa); NIa-Pro (proteína de inclusão nuclear A); NIb (proteína inclusão nuclear B) e CP (proteína de revestimento).

A análise da sequência proteica de PRSV-P/UENF01 evidenciou presença de regiões motivos características de *Potyvirus*. Os motivos KITC (posição do aminoácido (aa) = 598) e PTK (aa = 856) na proteína HC-Pro e DGA (aa = 3064), WCIEN (aa = 3196) e QMKAAA (aa = 3297) na proteína CP (Figura 5) são determinantes para a transmissão afídica (Inoue-Nagata et al., 2007; Medina-Salguero et al., 2021).

	590	592	593	594	595	596	597	598	599	600	601	602	603	604	605	606	607	608	609	610	611		
<i>PRSV_P_UENF01_Brasil</i>	T	I	I	L	F	P	C	H	K	I	T	C	N	A	C	M	N	K	V	K	G	R	
<i>DQ374152_1_Brasil_W</i>	T	I	I	L	F	P	C	H	K	I	T	C	N	T	C	M	S	K	V	K	G	R	
<i>MT747167_1_Ecuador_P</i>	T	I	I	L	F	P	C	H	K	I	T	C	N	T	C	M	S	K	A	K	G	R	
<i>KY271954_1_EUA_P</i>	T	I	I	L	F	P	C	H	K	I	T	C	N	T	C	M	S	K	V	K	G	R	
<i>KX998708_1_Australia_W</i>	T	I	I	L	F	P	C	H	K	I	T	C	N	T	C	M	I	K	V	K	G	R	
<i>KT275937_1_Colombia_P</i>	T	I	I	L	F	P	C	H	K	I	T	C	N	T	C	M	N	K	A	K	G	R	
<i>MN203185_1_Mexico_P</i>	T	I	I	L	F	P	C	H	K	I	T	C	N	T	C	M	S	K	V	K	G	R	
	848	850	851	852	853	854	855	856	857	858	859	860	861	862	863	864	865	866	867	868	869		
<i>PRSV_P_UENF01_Brasil</i>	P	A	T	S	E	L	K	T	P	T	K	N	H	I	V	L	G	N	S	G	D	P	
<i>DQ374152_1_Brasil_W</i>	P	A	T	S	E	L	K	T	P	T	K	N	H	I	V	L	G	N	S	G	D	P	
<i>MT747167_1_Ecuador_P</i>	P	A	T	S	E	L	K	T	P	T	K	N	H	I	V	L	G	N	S	G	D	P	
<i>KY271954_1_EUA_P</i>	P	A	T	S	E	L	K	T	P	T	K	N	H	I	V	L	G	N	S	G	D	P	
<i>KX998708_1_Australia_W</i>	P	A	T	S	E	L	K	T	P	T	K	N	H	I	V	L	G	N	S	G	D	P	
<i>KT275937_1_Colombia_P</i>	P	A	T	S	E	L	K	T	P	T	K	N	H	I	V	L	G	N	S	G	D	P	
<i>MN203185_1_Mexico_P</i>	P	A	T	S	E	L	K	T	P	T	K	N	H	I	V	L	G	N	S	G	D	P	
	3 058	3062	3064	3066	3068	3070	3072	3074	3076	3078													
<i>PRSV_P_UENF01_Brasil</i>	S	K	T	E	A	V	D	A	G	L	N	E	K	R	K	E	K	E	K	Q	K		
<i>DQ374152_1_Brasil_W</i>	S	K	N	E	A	V	D	A	G	L	N	E	K	R	K	E	K	E	K	G	N	Q	K
<i>MT747167_1_Ecuador_P</i>	S	K	N	E	A	V	D	A	G	L	N	D	E	R	K	E	K	E	K	Q	K		
<i>KY271954_1_EUA_P</i>	S	K	N	E	A	V	D	A	G	L	N	E	K	L	K	E	K	E	K	Q	K		
<i>KX998708_1_Australia_W</i>	S	K	N	E	A	V	D	A	G	L	N	E	K	L	K	E	K	E	K	Q	K		
<i>KT275937_1_Colombia_P</i>	S	K	N	E	A	V	D	A	G	L	N	E	K	L	K	E	K	E	K	Q	K		
<i>MN203185_1_Mexico_P</i>	S	K	N	E	A	V	D	A	G	L	N	E	K	L	K	E	K	E	K	Q	K		
	3 190	3194	3196	3198	3.2k	3202	3204	3206	3208	3210													
<i>PRSV_P_UENF01_Brasil</i>	L	N	G	L	M	V	W	C	I	E	N	G	T	S	P	D	I	S	G	V	W		
<i>DQ374152_1_Brasil_W</i>	L	N	G	L	M	V	W	C	I	E	N	G	T	S	P	D	I	S	G	V	W		
<i>MT747167_1_Ecuador_P</i>	L	N	G	L	M	V	W	C	I	E	N	G	T	S	P	D	I	S	G	I	W		
<i>KY271954_1_EUA_P</i>	L	N	G	L	M	V	W	C	I	E	N	G	T	S	P	D	I	S	G	V	W		
<i>KX998708_1_Australia_W</i>	L	N	G	L	M	V	W	C	I	E	N	G	T	S	P	D	V	S	G	V	W		
<i>KT275937_1_Colombia_P</i>	L	N	G	L	M	V	W	C	I	E	N	G	T	S	P	D	I	S	G	V	W		
<i>MN203185_1_Mexico_P</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	I	E	N	G	T	S	P	D	I	S	G	V	W		
	3 290	3294	3296	3298	3.3k	3302	3304	3306	3308	3310													
<i>PRSV_P_UENF01_Brasil</i>	R	A	R	E	A	H	M	Q	M	K	A	A	A	L	R	N	T	N	R	R	M		
<i>DQ374152_1_Brasil_W</i>	R	A	R	E	A	H	M	Q	M	K	A	A	A	L	R	N	T	N	R	R	M		
<i>MT747167_1_Ecuador_P</i>	R	A	R	E	A	H	M	Q	M	K	A	A	A	L	R	N	T	S	R	R	M		
<i>KY271954_1_EUA_P</i>	R	A	R	E	A	H	M	Q	M	K	A	A	A	L	R	N	T	S	R	R	M		
<i>KX998708_1_Australia_W</i>	R	A	R	E	A	H	M	Q	M	K	A	A	A	L	R	N	T	S	R	R	M		
<i>KT275937_1_Colombia_P</i>	R	A	R	E	A	H	M	Q	M	R	A	A	A	L	R	N	T	N	R	R	M		
<i>MN203185_1_Mexico_P</i>	R	A	R	E	A	H	M	Q	M	K	A	A	A	L	R	N	S	N	R	R	M		

Figura 5. Motivos conservados de papaya ringspot virus associados à transmissão por afídeo na proteína HC-Pro (KITC e PTK) e CP (DAG, WCIEN, QMKAAA).

Os motivos QPSTVVDN (aa = 2831) e GDD (aa = 2870) presentes na proteína Nib (Figura 6) também foram observados e são típicos da RNA-dependent-RNA-polymerase (RdRp), cuja função é a replicação do vírus (Romay et al., 2014). FRNK (aa = 727) em HC-Pro é o motivo determinante para expressão dos sintomas (Desbiez et al., 2010). Mutações nessa região têm sido associadas ao grau de severidade dos sintomas (Medina-Salguero et al., 2021).

	2 824	2826	2830	2832	2834	2836	2838	2840	2842	2844	2846	2 850																	
<i>PRSV_P_UENF01_Brasil</i>	F	K	G	N	N	S	G	Q	P	S	T	V	V	D	N	T	L	M	V	L	I	T	M	Y	Y	A	L		
<i>DQ374152_1_Brasil_W</i>	F	K	G	N	N	S	G	Q	P	S	T	V	V	D	N	T	L	M	V	L	I	T	M	Y	Y	A	L		
<i>MT747167_1_Ecuador_P</i>	F	K	G	N	N	S	G	Q	P	S	T	V	V	D	N	T	L	M	V	L	I	T	M	Y	Y	A	L		
<i>KY271954_1_EUA_P</i>	F	K	G	N	N	S	G	Q	P	S	T	V	V	D	N	T	L	M	V	L	I	T	M	Y	Y	A	L		
<i>KX998708_1_Australia_W</i>	F	R	R	N	N	S	G	Q	P	S	T	V	V	D	N	T	L	M	V	L	I	T	M	Y	Y	A	L		
<i>KT275937_1_Colombia_P</i>	F	K	G	N	N	S	G	Q	P	S	T	V	V	D	N	T	L	M	V	L	I	T	M	Y	Y	A	L		
<i>MN203185_1_Mexico_P</i>	F	K	G	N	N	S	G	Q	P	S	T	V	V	D	N	T	L	M	V	L	I	T	M	Y	Y	A	L		
	2 864	2868	2870	2872	2874	2876	2878	2880	2882	2884	2886	2 890																	
<i>PRSV_P_UENF01_Brasil</i>	C	V	F	Y	I	N	G	D	D	L	C	I	A	I	H	P	D	H	E	H	V	L	D	S	F	S	S		
<i>DQ374152_1_Brasil_W</i>	C	V	F	Y	I	N	G	D	D	L	C	I	A	I	H	P	D	H	E	H	V	L	D	S	F	S	S		
<i>MT747167_1_Ecuador_P</i>	C	V	F	Y	I	N	G	D	D	L	C	I	A	I	H	P	D	H	E	H	I	L	D	S	F	S	S		
<i>KY271954_1_EUA_P</i>	C	V	F	Y	I	N	G	D	D	L	C	I	A	I	H	P	D	H	E	H	V	L	D	S	F	S	S		
<i>KX998708_1_Australia_W</i>	C	V	Y	R	N	G	D	D	L	C	I	A	I	H	P	D	H	E	H	V	L	D	S	F	S	S			
<i>KT275937_1_Colombia_P</i>	C	V	F	Y	I	N	G	D	D	L	C	I	A	I	H	P	D	H	E	H	V	L	D	S	F	S	S		
<i>MN203185_1_Mexico_P</i>	C	V	F	Y	I	N	G	D	D	L	C	I	A	I	H	P	D	H	E	H	V	L	D	S	F	S	S		
	720	722	723	724	725	726	727	728	729	730	731	732	733	734	735	736	737	738	739	740	741	742	743	744	745	746	748		
<i>PRSV_P_UENF01_Brasil</i>	K	A	G	S	V	E	S	F	R	N	K	R	S	G	K	A	H	F	N	P	A	L	T	C	D	N	Q	L	D
<i>DQ374152_1_Brasil_W</i>	K	A	G	S	V	E	S	F	R	N	K	R	S	G	K	A	H	F	N	P	A	L	T	C	D	N	Q	L	D
<i>MT747167_1_Ecuador_P</i>	K	A	G	S	I	E	S	F	R	N	R	R	S	G	K	A	H	F	N	P	A	L	T	C	D	N	Q	L	D
<i>KY271954_1_EUA_P</i>	K	A	G	S	V	E	S	F	R	N	K	R	S	G	K	A	H	F	N	P	A	L	T	C	D	N	Q	L	D
<i>KX998708_1_Australia_W</i>	K	A	G	S	G	E	S	V	R	N	K	R	S	G	K	A	H	F	N	P	A	L	T	C	D	N	Q	L	D
<i>KT275937_1_Colombia_P</i>	K	A	G	S	V	E	S	F	R	N	K	R	S	G	K	A	H	F	N	P	A	L	T	C	D	N	Q	L	D
<i>MN203185_1_Mexico_P</i>	K	A	G	S	V	E	S	F	R	N	K	R	S	G	K	A	H	F	N	P	A	L	A	C	D	N	Q	L	D

Figura 6. Motivos conservados de papaya ringspot virus associados à replicação do vírus (QPSTVVDN e GDD) e à expressão dos sintomas (FRNK).

O isolado de PRSV-P que teve maior similaridade com PRSV-P/UENF01 foi o PRSV-W-C do Brasil (NCBI: DQ374152.1) com 95,05%, seguido por outros isolados brasileiros, incluindo FEV (KP462721.1), PRSV-W-TO (MN364666.1), PRSV-W-1 (DQ374153.1) e PRSV-W (MG030689.1). O menor percentual de similaridade foi observado com o isolado da Coreia do Sul (KY996464.1), com 80,26% (Figura 7). Pela primeira vez, um isolado de PRSV-P tipo P foi sequenciado no Brasil e, como previsível, apresentou maior porcentagem de similaridade de bases com isolados brasileiros tipo W, muito provavelmente em razão do fator geográfico.

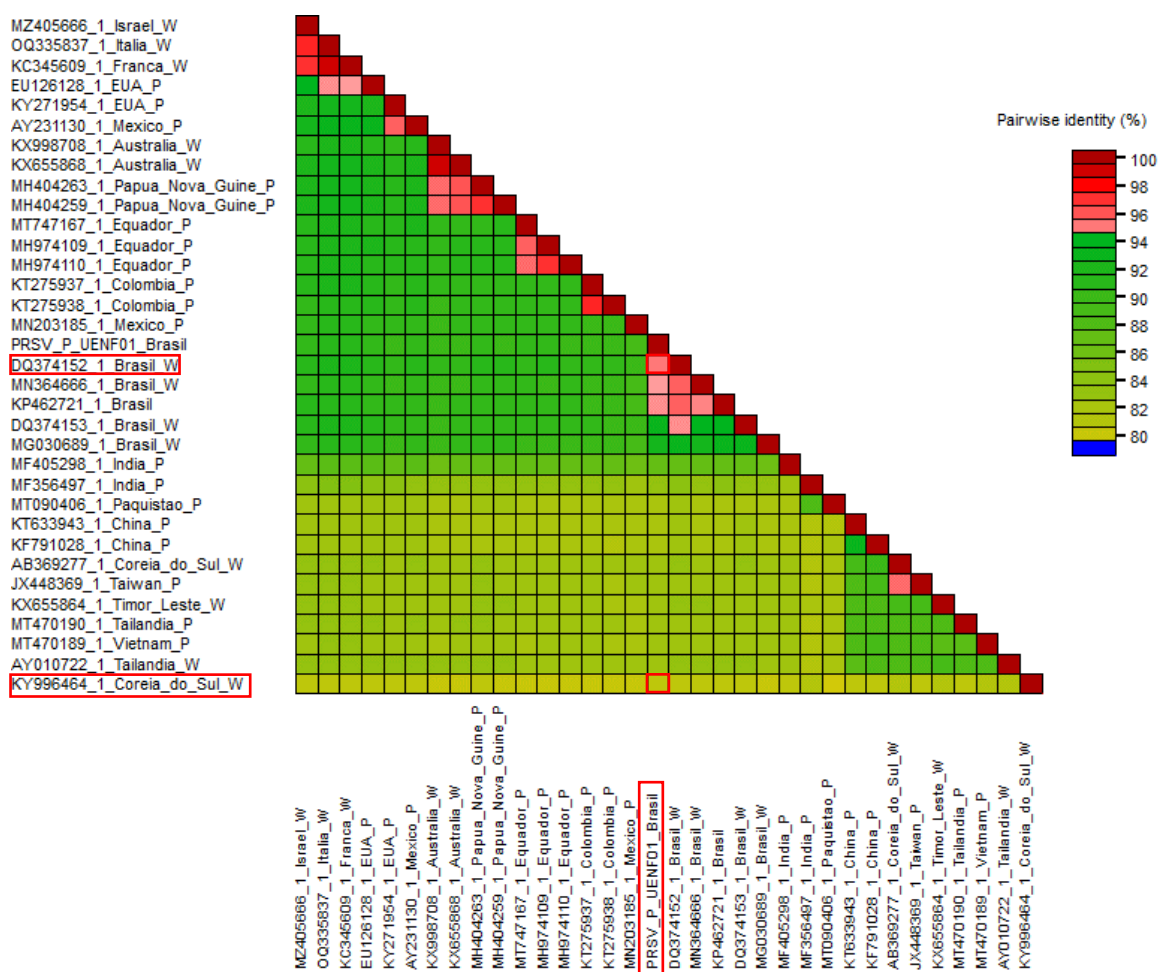


Figura 7. Matriz percentual de identidade de 33 isolados de PRSV *strain* P e W depositados no GenBank e PRSV-P/UENF01 coletado em São Francisco do Itabapoana, RJ (Brasil).

O isolado PRSV-P/UENF01, ao longo das avaliações, causou inúmeros sintomas nos acessos, a citar: pontuações cloróticas na folha, que evoluíram para mosaico, clareamento das nervuras, formação de ilhas verdes, bolhas e deformação foliar. O sintoma mais grave observado foi a quase completa ausência de lâmina foliar, levando a sintomas de filiformidade ou cordão. Embora estrias de aspecto oleoso sejam um sintoma comum associado às infecções por PRSV-P, esse sintoma não foi observado nem nos caules e/ou pecíolos. Nesse estudo, os acessos avaliados apresentaram sintomas típicos induzidos pelo PRSV-P. Além desses sintomas, já foram relatados na cultura manchas oleosas nos pecíolos e caules, anéis nos frutos, nanismo e declínio completo da planta (Cabrera Mederos et al., 2019; Medina-Salguero et al., 2021; Saleem et al., 2021).

5.1.2 Reação dos acessos de mamoeiro ao isolado PRSV-P/UENF01

Embora, até o momento, nenhum genótipo de mamoeiro tenha sido identificado como altamente resistente ao PRSV-P, materiais que apresentam retardo no aparecimento dos sintomas e menos severidade foram previamente descritos (Conover et al., 1986; Escudero et al., 1994; Valencia et al., 2003; Chan, 2004; Rodriguez et al., 2011; Alviar et al., 2012; Thirugnanavel et al., 2015; Magdalita e Signabon, 2017; Vincent et al., 2019; Medina-Salguero et al., 2021). Para entender a dinâmica dessa resposta, foram avaliados o período de incubação (PI), o índice de doença (ID) e a área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD) de 43 acessos de mamoeiro inoculados mecanicamente com o isolado PRSV-P/UENF01. A ANOVA mostrou diferenças significativas para as três variáveis (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo da análise de variância, dos coeficientes de variação (CV%) e média geral do tempo de incubação (PI - dias), índice de doença (ID - %) e área abaixo da curva (AACPD) de acessos de mamoeiro infectados com PRSV-P.

	GL	Quadrados Médios		
		PI	ID	AACPD
Acessos	42	2,204*	2,526*	2,504*
Bloco	2	0,907	1,148	0,985
Resíduo	84	0,261	0,202	0,222
CV (%)	-	16,73	5,12	5,39
Média	-	7,03	51,46	92,56

Obs.: Valores de quadrados médios com base nos dados transformados.
*Significativo a 5% de probabilidade

Quanto aos grupos formados pelo algoritmo de agrupamento de Scott-Knott, a alocação dos acessos em cada grupo não foi completamente coincidente entre as três características (Tabela 4). Considerando o PI, o período decorrido entre a inoculação mecânica e o aparecimento dos primeiros sintomas variou de 4 a 12,73 dias, correspondente aos acessos STZ-03 Pecíolo Curto e Cariflora, respectivamente. O tempo para o surgimento dos sintomas tem se mostrado bastante oscilante entre os estudos, Chávez-Calvillo et al. (2016), por exemplo,

relataram que nenhuma manifestação de sintomas ocorreu até 19 dias após a inoculação em uma variedade de Maradol no México, enquanto Singh et al. (2005) observaram sintomas entre 8 e 13 dias em vários mamoeiros indianos cultivados em condições de casa de vegetação. Em experimentos de campo, Thomas e Dodman (1993) relataram o início dos sintomas aos 25 dias após a inoculação na Austrália, enquanto Tennant et al. (2007) visualizaram sintomas virais em um intervalo de 2 a 3 semanas. É possível que em condições de campo, o tempo para o aparecimento dos sintomas dos acessos, aqui avaliados, seja diferente em comparação com a avaliação realizada em casa de vegetação. Assim, os acessos incluídos no presente trabalho serão avaliados em condições de campo antes que qualquer conclusão possa ser tirada. A característica ID apresentou uma média variando de 37,33 a 62,67% enquanto os valores de AACPD variaram de 66,67 a 113,83. Os acessos Cariflora e São Mateus ocuparam as posições mínima e máxima, respectivamente, para ambas as características estimadas usando a escala de notas, sendo elas ID e AACPD (Tabela 4).

Tabela 4. Médias das variáveis de doença período de incubação (PI), índice de doença (ID) e área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD) dos acessos de mamoeiro do banco de germoplasma UENF/CALIMAN inoculados com papaya ringspot virus.

Acessos	PI (dias)	SK	Acessos	ID (%)	SK	Acessos	AACPD	SK
Cariflora	12,73	a ¹	São Mateus	62,67	a ¹	São Mateus	113,83	a ¹
Sta Helena III trat14plt5	11,20	a	Aliança	59,33	b	Aliança	106,56	b
Maradol (México)	10,53	a	Furto Médio Verde	58,44	b	Furto Médio Verde	104,39	b
Sekati Fruto Longo (M.)	10,33	a	Golden Tipo Formosa	57,56	b	206/4	103,78	b
UCLF01-21	10,00	a	Papaya 46 Claro	57,33	b	Golden Tipo Formosa	103,28	b
Lucia	9,87	a	206/4	56,89	b	Papaya 46 Claro	102,44	b
Cimarron	9,67	b	STZ - 52	56,00	c	STZ - 52	100,22	c
UCLF01-04	9,33	b	Sunrise Solo	55,33	c	Grampola	99,72	c
Kapoho Solo (P. A.)	9,00	b	Grampola	55,11	c	Sunrise Solo 783	99,28	c
Calimosa	9,00	b	Sunrise Solo TJ	55,11	c	Costa Rica	99,11	c
Sta Helena III trat11plt8	9,00	b	Sunrise Solo 783	54,89	c	Sunrise Solo	99,06	c
JS12 (206)	8,87	b	Triwa ET	54,89	c	Sunrise Solo TJ	99,06	c
Sekati	8,33	b	Costa Rica	54,67	c	B5-Geraldo	98,61	c
206/4	8,00	b	B5-Geraldo	54,67	c	Triwa ET	98,56	c
Papaya 42 Formosa	7,67	b	Sunrise Solo (S. C)	54,44	c	UCLF01-19	97,83	c
UCLF01-19	7,67	b	Sunrise Solo (72/12)	54,00	c	Tailândia	97,75	c
UCLF01-06	7,33	c	UCLF01-19	54,00	c	STZ-03 Pecíolo Curto	97,72	c
Costa Rica	7,20	c	THB STZ-39	53,78	c	Sunrise Solo (S. C)	97,39	c
Baixinho Super	7,20	c	Baixinho Sta Am.	53,66	c	Sunrise Solo (72/12)	97,33	c
Waimanalo	7,10	c	Caliman AM	53,56	c	Baixinho de Sta Am.	96,75	c
UCLF01-02	7,00	c	Tailândia	53,50	c	THB STZ-39	96,72	c
Caliman M5	6,65	c	Caliman M5	53,33	c	Caliman AM	96,61	c
Criola de Costa Rica	6,53	c	UCLF01-04	52,89	c	UCLF01-04	95,78	c

Tabela 4 - Cont

Acessos	PI (dias)	SK	Acessos	ID (%)	SK	Acessos	AACPD	SK
Tailândia	6,25	c	UCLF01-01	52,78	c	UCLF01-01	95,33	c
Sunrise Solo 783	6,00	c	STZ-03 Pecíolo Curto	52,44	c	Caliman M5	95,28	c
UCLF01-01	5,67	c	Baixinho Super	52,22	c	Baixinho Super	94,00	c
Aliança	5,53	d	Papaya 42 Formosa	50,67	d	Criola de Costa Rica	91,22	d
Sunrise Solo (72/12)	5,43	d	Criola de Costa Rica	50,67	d	Papaya 42 Formosa	91,17	d
Grampola	5,33	d	Kapoho Solo (P. A.)	50,00	d	Kapoho Solo (P. A.)	90,00	d
Caliman AM	5,33	d	Sta Helena III trat11plt8	50,00	d	Sta Helena III trat11plt8	89,83	d
São Mateus	5,33	d	JS12 (206)	49,78	d	JS12 (206)	89,56	d
B5-Geraldo	5,20	d	UCLF01-02	48,89	d	UCLF01-02	87,44	d
Sunrise Solo TJ	5,10	d	Waimanalo	47,78	d	Waimanalo	85,72	d
Sunrise Solo (S. C)	5,10	d	Calimosa	46,44	d	Calimosa	84,00	d
Baixinho de Sta Am.	5,00	d	Cimarron	46,22	d	Cimarron	83,11	d
Triwa ET	4,87	d	UCLF01-06	46,22	d	UCLF01-06	82,11	d
Sunrise Solo	4,67	d	UCLF01-21	44,00	d	UCLF01-21	79,00	d
STZ - 52	4,67	d	Sekati	43,33	d	Sekati	78,44	d
Golden Tipo Formosa	4,67	d	Sekati Fruto Longo (M.)	41,11	e	Sekati Fruto Longo (M.)	74,00	e
THB STZ-39	4,67	d	Sta Helena III trat14plt5	40,89	e	Sta Helena III trat14plt5	72,89	e
Papaya 46 Claro	4,53	d	Maradol (México)	40,56	e	Maradol (México)	72,00	e
Furto Médio Verde	4,53	d	Lucia	39,33	e	Lucia	70,67	e
STZ-03 Pecíolo Curto	4,00	d	Cariflora	37,33	e	Cariflora	66,67	e

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste Scott-Knott ($p \leq 0,05$).

SK: Teste de Scott-Knott.

5.1.3 Correlações entre as variáveis de doença

Foi observada uma correlação significativa e forte entre todas as variáveis de resistência (Figura 8). O PI apresentou uma correlação negativa e forte com ID (-0,82) e AACPD (-0,77). A correlação entre as variáveis ID e AACPD foi alta, quase perfeita, 0,99 (Figura 8).

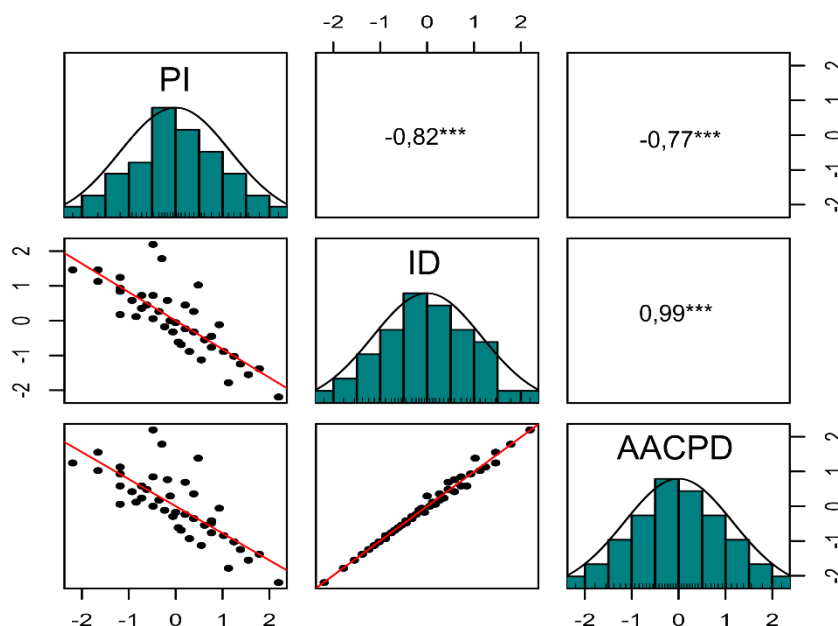


Figura 8. Correlograma das variáveis de doença período de incubação (PI), índice de doença (ID) e área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD). Os coeficientes de Pearson estão listados acima da diagonal e os gráficos de dispersão e as linhas de tendência para cada comparação em pares estão listados abaixo. ***Significativo a $P < 0,001$.

A correlação negativa entre o PI e as variáveis ID e AACPD sugere que acessos com início tardio dos sintomas tendem a apresentar valores mais baixos de ID e AACPD, enquanto aqueles com um início precoce dos sintomas tendem a valores mais altos. Para melhor compreender a dinâmica da infecção viral em razão da falta de estudos para avaliar a interação entre o mamoeiro e o PRSV-P, foram utilizadas as três variáveis da avaliação da doença. Pode parecer redundante obter o PI, uma vez que ele é capturado tanto pelo ID quanto pela AACPD. No entanto, em plantações de mamão, cuja principal prática para controlar a doença viral consiste em eliminar plantas com sintomas (prática conhecida como *roguing*), é

crucial determinar o tempo decorrido entre a inoculação e o aparecimento dos sintomas.

Para fins de classificação dos acessos, devido à alta correlação entre as três variáveis, apenas o ID foi usado para alocar os acessos em níveis de resistência.

5.1.4 Classificação de acessos

Na produção do mamoeiro e em razão das enormes perdas socioeconômicas, é amplamente reconhecido que o PRSV-P é um fator de intensa limitação à produtividade. Contudo, os genótipos têm sido descritos como apresentando algum grau de tolerância (Valencia et al., 2003; Rodriguez et al., 2011; Medina-Salguero et al., 2021). Nesse estudo, foi determinado o perfil de resistência de acessos de mamoeiro em condições de casa de vegetação com base na variável ID. E 39,53% dos acessos foram classificados como moderadamente suscetíveis (MS) e 60,47% como suscetíveis (S) (Figura 9A), não tendo nenhum acesso sido classificado como resistente (R) ou moderadamente resistente. Observa-se que ambos os grupos apresentaram uma curva de progresso da doença semelhante ao longo do tempo (o progresso da doença de cada acesso está disponível no Apêndice), mas o grupo MS manteve os valores do índice de doença mais baixos durante todas as avaliações. No início das avaliações, nota-se que a doença demorou mais tempo para aparecer no grupo MS (Figura 9B).

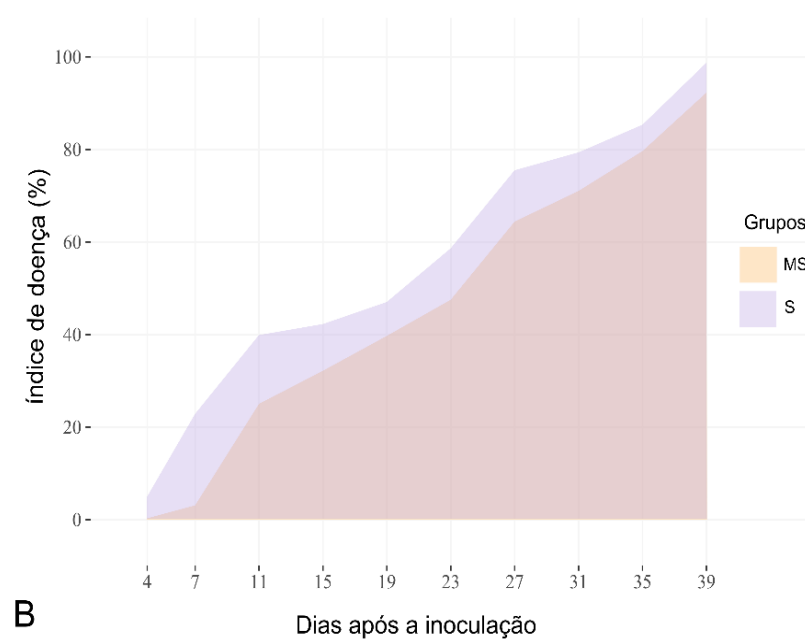
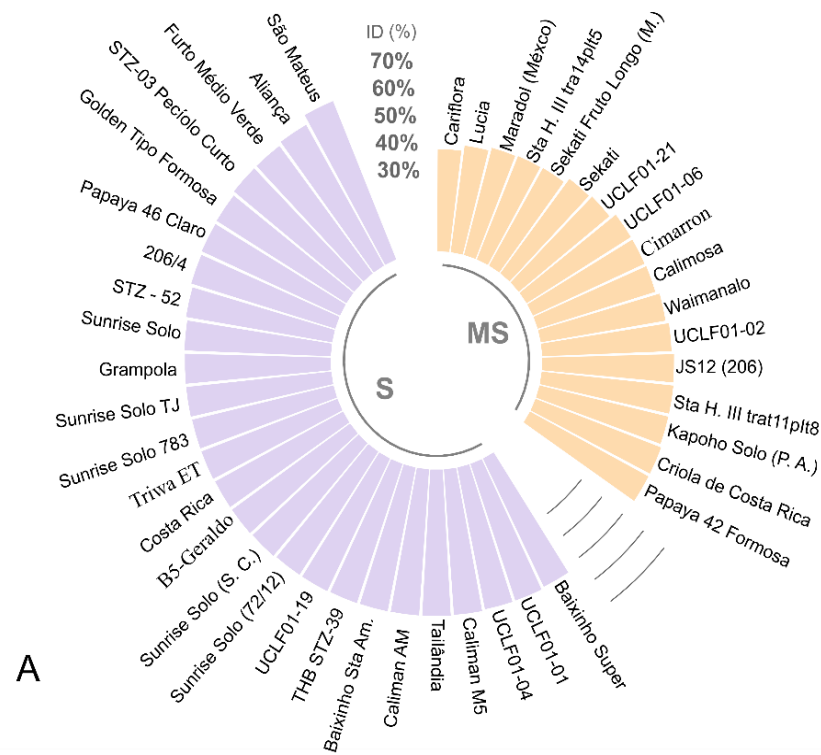


Figura 9. Perfil de resistência dos acessos de mamoeiro ao PRSV-P. (A) Gráfico de barra circular mostrando os grupos suscetíveis - S (barras roxas) e moderadamente suscetíveis - MS (barras laranja) formados com os acessos de mamoeiro com base no índice de doença - ID %. (B) Média de progresso da doença de cada grupo de resistência ao longo do tempo de avaliação.

No grupo MS, 50% dos acessos tiveram valores de ID variando de 41,11 a 49,78% (Figura 10A). Entre os 17 acessos desse grupo, Cariflora apresentou o valor mais baixo de ID, enquanto Criola de Costa Rica e Papaya 42 Formosa apresentaram o valor mais alto. O primeiro híbrido de mamão desenvolvido no Brasil - o Calimosa - também foi incluído nesse grupo. Maradol - outro acesso de valor comercial na América Latina e América Central - também foi classificado como MS. É notável que os acessos no cluster MS tiveram os valores mais altos de PI, com uma mediana de 9 dias para os primeiros sintomas visuais (Figura 10B).

Em relação ao grupo suscetível (S), apenas São Mateus apresentou média de ID superior a 60%, e o primeiro e terceiro quartis variaram de 53,69 a 56,67% (Figura 10A), respectivamente. Entre os 26 acessos desse grupo, Baixinho Super teve o valor mais baixo de ID (52,22%). Além disso, todos os acessos Sunrise Solo foram alocados nesse grupo. Observa-se que um número expressivo de acessos classificados como S tiveram o tempo para o aparecimento dos sintomas (PI) variando de 4,7 a 6,1 dias (Figura 10B).

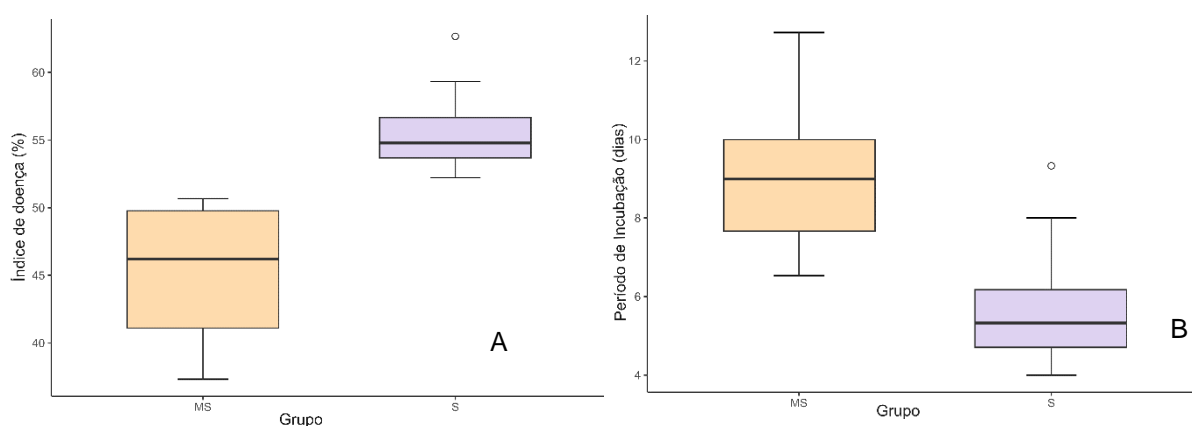


Figura 10. Distribuição dos dados do índice de doença (A) e período de incubação (B) de cada grupo de resistência. MS - (moderadamente suscetível – caixas laranjas), S - (suscetível – caixas roxas).

No grupo MS, foram alocados os acessos de importância comercial, incluindo Cariflora, Maradol, Calimosa, Waimanalo e Kapoho Solo. Diversos genótipos Cariflora têm sido extensivamente relatados como tolerantes ao PRSV-P (Conover et al., 1986; Escudero et al., 1994; Chan e Ong, 2003; Davis et al., 2004; Alviar et al., 2012). Nesse estudo, Cariflora foi o acesso que apresentou os menores

valores de PI, ID e AACPD, portanto, do conjunto de materiais analisados, foi o mais resistente à doença. Esses resultados evidenciam que as condições experimentais, como o isolado viral, os procedimentos de inoculação mecânica, a disponibilidade da radiação fotossinteticamente ativa, a disponibilidade hídrica e nutricional, a idade da planta hospedeira e a população de afídeos, afetam a forma como os genótipos são classificados (Elena et al., 2011; Hull, 2014; Teixeira et al., 2021). Além disso, procedimentos de normalização estatística e análises adicionais contribuem para o desafio de fazer comparações precisas entre germoplasma avaliados em diferentes contextos (Elena et al., 2011).

Torna-se importante observar que o genótipo Cariflora é um acesso conhecido pela natureza dioica e tem sido relatada tendência de os genótipos dioicos apresentarem tolerância ao PRSV-P. Em condições de campo na Índia, Thirugnanavel et al. (2015) classificaram a linhagem CP-50 dioica como tolerante ao PRSV-P. Além disso, a empresa californiana PanDiaSeeds comercializa uma cultivar dioica chamada Apache F₁ como portadora de alta tolerância ao PRSV-P. Os genótipos dioicos de mamoeiro são menos explorados por questões ligadas à padronização do fruto e implicarem maior disponibilidade de área para serem produzidos. Contudo, essas constatações de materiais com respostas de tolerância abrem precedente para que um conjunto desses materiais seja obtido e avaliado.

O *screening* do banco UENF/CALIMAN contempla a primeira avaliação do híbrido 'Calimosa' a uma doença viral. Trata-se de uma cultivar comercializada em várias regiões do Brasil, exportada para o mundo inteiro. Nesse estudo, ela apresentou resposta de moderada suscetibilidade ao PRSV-P, mas mostrou valores de PI, ID e de AACPD superiores aos valores de seus genitores Sunrise Solo 72/12 e JS12 (206). Mesmo não sendo o resultado desejável para esse híbrido, é interessante observar a importância da heterose para aumentar os valores médios de características desejáveis em programas de melhoramento de plantas.

No grupo S, foram alocados 26 acessos com média de valores de ID de 65,40%. Entre eles, Sunrise Solo e Aliança têm importância comercial. Interessante notar que todos os acessos Sunrise Solo (BAG02, BAG12, BAG19, BAG15 e BAG07) foram classificados neste grupo, o que está em consonância com um estudo desenvolvido Davis et al. (2004). Esses autores observaram que todos os

genótipos Sunrise Solo eram altamente suscetíveis à infecção por PRSV-P, ficando atrás apenas dos genótipos Waimanalo e Solo 20.

Os acessos avaliados neste estudo desempenham papel crucial no programa de melhoramento de mamoeiro UENF/CALIMAN por estarem envolvidos em vários cruzamentos para o desenvolvimento de novas cultivares. Como exemplo, as linhagens codificadas como UCLF01 são derivadas de gerações de retrocruzamentos entre Cariflora e Sunrise Solo 783 (Pereira et al., 2020). O objetivo desses retrocruzamentos foi a conversão sexual do Cariflora de dioico para ginoico-andromonoico, uma vez que apresentava uma boa capacidade de combinação com outros acessos elites do grupo Solo (Marin, 2001). Considerando os materiais denominados UCLF01, as linhagens UCLF01-02, UCLF01-06 e UCLF01-021 foram categorizados como moderadamente suscetíveis, enquanto UCLF01-01, UCLF01-04 e UCLF01-019 foram classificados como suscetíveis ao PRSV-P. Essas linhagens estão envolvidas no desenvolvimento de híbridos pelo cruzamento com Sunrise Solo 72/12, Sekati e JS12(206) (Barros et al., 2017; Santa Catarina et al., 2019).

Foram feitos retrocruzamentos entre Cariflora e Sunrise Solo 783 até a terceira geração (Santa Catarina et al., 2019). Torna-se importante destacar que a linhagem UCLF01-21, obtida na terceira geração, apresentou um dos menores ID (44%). Do ponto de vista genético, a terceira geração marcou o maior nível de recuperação do genoma de Cariflora. Essas observações destacam o potencial de usar Cariflora como um testador em procedimentos de *topcross* para avaliação dos híbridos visando à combinação de produtividade, qualidade de frutos e menor suscetibilidade ao PRSV-P.

Obtivemos apenas acessos moderadamente suscetíveis à mancha anelar e, para superar isso, o número de acessos do banco de germoplasma UENF/CALIMAN está sendo expandido por meio da coleta de genótipos dioicos em áreas de cultivo nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia, sendo avaliados quanto à resistência ao PRSV-P. Além disso, com o objetivo de obter uma compreensão profunda das interações entre o mamoeiro e o PRSV-P, pretendemos desvendar os perfis transcriptômicos de acessos de mamoeiro que apresentam alta suscetibilidade e aqueles mais resistentes. Essas investigações visam a encontrar acessos mais tolerantes e elucidar vias de defesa empregadas pela planta para lidar com a infecção causada pelo vírus.

5.2 Eficiência fotoquímica de acessos de mamoeiro infectados com papaya ringspot virus

5.2.1 Identificação molecular e índice de doença

Aos 30 dias após a inoculação, os acessos que tiveram as variáveis relacionadas à emissão da fluorescência da clorofila avaliadas em condições de infecção por PRSV-P testaram positivo para o vírus (Figura 11).

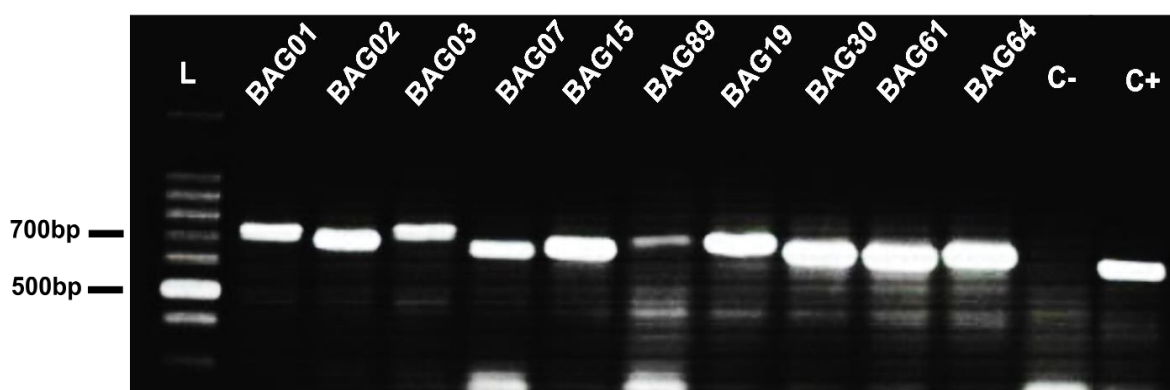


Figura 11. O padrão eletroforético dos produtos de RT-PCR com cerca de 700 pb (pares de base) amplificados com os iniciadores CIFor/CIRev. Cada acesso é identificado com o seu código do banco de germoplasma e representa um pool de quatro plantas sintomáticas. (L) = Ladder de DNA de 1 kb; (C-) controle negativo; (C+) controle positivo. BAG01 - Caliman M5; BAG02 - Sunrise Solo 783; BAG03 - Costa Rica; BAG07 - Sunrise Solo; BAG15 - Sunrise Solo TJ; BAG19 - Sunrise Solo (S. C.); BAG30 - Calimosa; BAG61 - UCLF01-01; BAG64 - UCLF01-06; BAG89 - SKA.

Os dados de progresso da doença, com o passar das avaliações, podem ser visualizados na Tabela 5. O índice de doença variou de 1,67 a 51,25% para SKA (BAG89) e Sunrise Solo 783 (BAG02), respectivamente (Tabela 5). BAG89 foi o único acesso que não havia sido previamente avaliado em condições de infecção com PRSV-P e notavelmente expressou resposta de resistência à doença. Esse acesso expressou sintomas apenas 56 dias após a inoculação e, dessa forma, foi classificado como resistente. A última avaliação de severidade aconteceu 64 dias após a inoculação e foi visível a diferença na expressão dos sintomas desse acesso quando comparado com BAG02 (acesso com maior índice de doença) (Figura 12). BAG89 apresentou apenas pontuações cloróticas nas folhas e clareamento das

nervuras, enquanto Sunrise Solo 783 apresentou severa deformação foliar, clorose, filiformidade e ilhas verdes. Os outros acessos foram classificados como moderadamente suscetíveis.

Tabela 5. Índice de doença, tempo de incubação e reação de acessos de mamoeiro inoculados com papaya ringspot virus em condições de casa de vegetação.

Acessos		Índice de doença percentual dias após a inoculação												ID Médio (%)	PI Médio (dias)	Reação
Código	Nome	5	10	15	20	25	30	36	42	47	51	57	64			
BAG01	Caliman M5	0,0	0,0	10,0	20,0	30,0	40,0	60,0	60,0	80,0	90,0	90,0	100,0	48,33	14,50	MS
BAG02	Sunrise Solo 783	0,0	0,0	20,0	20,0	35,0	55,0	60,0	70,0	75,0	80,0	100,0	100,0	51,25	12,25	S
BAG03	Costa Rica	0,0	0,0	6,7	20,0	33,3	46,7	60,0	60,0	73,3	86,7	100,0	100,0	48,89	13,33	MS
BAG07	Sunrise Solo	0,0	0,0	20,0	20,0	35,0	45,0	45,0	60,0	75,0	80,0	95,0	95,0	47,50	12,00	MS
BAG15	Sunrise Solo TJ	0,0	0,0	15,0	20,0	35,0	50,0	55,0	55,0	70,0	80,0	95,0	100,0	47,92	12,75	MS
BAG19	Sunrise Solo (S. C.)	0,00	0,00	20,0	40,0	40,0	45,0	50,0	65,0	70,0	80,0	90,0	95,0	49,58	12,25	MS
BAG30	Calimosa	0,0	0,0	15,0	20,0	25,0	35,0	55,0	65,0	75,0	90,0	100,0	100,0	48,33	14,25	MS
BAG61	UCLF01-01	0,0	0,0	20,0	30,0	35,0	35,0	50,0	60,0	70,0	75,0	90,0	95,0	46,67	12,25	MS
BAG64	UCLF01-06	0,0	0,0	20,0	20,0	25,0	30,0	50,0	60,0	60,0	80,0	95,0	100,0	45,00	13,00	MS
BAG89	SKA	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	10,0	1,67	56,00	R

ID: índice de doença médio de cada acesso; PI: tempo de incubação; R: resistente; MS: moderadamente suscetível; S: suscetível.



Figura 12. Sintomas dos acessos de mamoeiro com o menor e maior índice de doença aos 64 dias após a inoculação. (A) O SKA (BAG89) apresentou apenas pontuações cloróticas e clareamento das nervuras. (B) O Sunrise Solo 783 (BAG02) teve sintomas severos de deformação foliar, clorose, mosaico, ilhas verdes e filiformidade.

Ao avaliar a resposta de germoplasma de mamoeiro à mancha anelar, um reduzido número de pesquisas tem identificado genótipos com reduzida intensidade na severidade a essa virose (Alviar et al., 2012; Vincent et al., 2019). O genótipo BAG89, por ser uma linhagem, permite facilmente a realização de cruzamentos que visem ao estudo da resistência e à transferência dos genes para outros materiais.

Considerando as condições experimentais dessa etapa de avaliação, houve alteração na classificação do perfil de reação de alguns acessos. Anteriormente, os acessos Caliman M (BAG01), Costa Rica (BAG03), Sunrise Solo (BAG07), Sunrise Solo TJ (BAG15), Sunrise Solo (S. C.) (BAG19) e UCLF01-01 (BAG61) haviam sido classificados como suscetíveis, mas, sob novas condições experimentais, eles foram agrupados no grupo moderadamente suscetível. Por sua vez, Sunrise Solo 783 (BAG02), Calimosa (BAG30) e UCLF01-06 (BAG64) mantiveram a mesma reação à virose.

A mudança de BAG01, BAG03, BAG07, BAG15, BAG19 e BAG61 de suscetíveis para moderadamente suscetíveis provavelmente aconteceu por mudanças nas condições experimentais como o período de instalação do experimento que foi do inverno ao início da primavera de 2023. Ademais, apenas

uma única folha de cada acesso foi inoculada com PRSV-P mudança que se, refletiu no aumento do tempo de incubação da doença para todos os acessos que já haviam sido previamente avaliados. Baseado nisso, infere-se que tais mudanças impactaram no índice de doença dos acessos e resultaram em alterações na classificação de reação a doença.

5.2.2 Eficiência fotoquímica de acessos de mamoeiro infectados com PRSV-P

Uma vez que todos os genótipos foram infectados com PRSV-P para verificar como os acessos de mamoeiro que apresentaram diferentes respostas de resistência têm as características associadas à eficiência fotoquímica alteradas, algumas variáveis de fluorescência da clorofila *a* foram obtidas em diferentes tempos +de inoculação [antes da inoculação (0), aos 7, 30 e 64 dias após a inoculação (DIN)].

Conforme apresentado na Tabela 6, nem todas as variáveis mensuradas foram significativamente influenciadas comparando o período que antecedeu a inoculação com os períodos pós-inoculação. A variável V_1 (fluorescência variável normalizada no estágio I) foi diferente significativamente para a maioria dos acessos com exceção de BAG07 e BAG61 (Tabela 6; Figura 13A). Quando os períodos pré-inoculação e 7 DIN foram comparados, não ocorreu diferença estatística. Contudo, ao comparar os resultados pré-inoculação e 30 DIN, houve diferença estatística e aumento dessa variável (Tabela 6; Figura 13A). Aos 64 DIN, o índice de doença estava no ápice (Tabela 5), porém não houve diferença significativa com 30 DIN. Interessante observar que o acesso BAG89 somente apresentou sintomas visuais em 56 DIN, mas já apresentava aumento de V_1 aos 30 DIN.

Tabela 6. Variáveis de fluorescência da clorofila a (associadas à eficiência fotoquímica da fotossíntese) de acessos de mamoeiro pré e pós-inoculação com PRSV-P.

ACESSOS	PA (d)	G	V _i	F _o	F _M	F _v /F _M	ABS/RC	TR _o /RC
BAG01	0	2,86	0,72 a	6237,75 a	27153,50 a	0,77	1,58	1,19
	7	2,30	0,73 a	5736,00 a	25999,50 ab	0,78	1,42	1,11
	30	2,59	0,86 b	4670,75 ab	20907,75 bc	0,77	1,92	1,47
	64	2,80	0,79 ab	4017,50 b	18621,00 c	0,78	1,66	1,30
BAG02	0	2,49	0,75 ab	5128,50 a	25337,25 ab	0,80	1,45	1,15
	7	2,16	0,70 a	5116,00 a	25910,00 a	0,80	1,35	1,08
	30	2,50	0,81 c	3423,00 b	16637,50 c	0,80	1,57	1,24
	64	2,70	0,79 bc	4133,50 ab	19947,50 bc	0,79	1,46	1,15
BAG03	0	2,92	0,69 a	5831,25 ab	26475,50 a	0,78	1,52	1,18
	7	2,28	0,72 a	6395,50 a	26850,25 ab	0,76	1,55	1,16
	30	2,72	0,86 b	4457,75 bc	19165,25 bc	0,77	1,76	1,36
	64	3,07	0,80 ab	4040,67 c	19103,67 c	0,79	1,70	1,33
BAG07	0	2,28	0,71	5948,50 a	27374,25 a	0,78	1,49	1,16
	7	2,30	0,72	5909,75 a	25983,00 ab	0,78	1,44	1,11
	30	3,00	0,81	4303,75 b	22525,00 b	0,81	1,28	1,03
	64	2,96	0,77	4179,50 b	20559,75 b	0,79	1,44	1,13
BAG15	0	2,42	0,77 ab	6294,75 a	27522,00 a	0,77	1,55	1,19
	7	2,37	0,73 a	6104,75 ab	28616,00 a	0,79	1,42	1,11
	30	3,09	0,86 b	4802,25 bc	18696,50 b	0,73	2,17	1,55
	64	3,27	0,76 ab	4353,50 c	21761,25 b	0,80	1,40	1,11

Tabela 6 – Cont.

ACESSOS	PA (d)	G	V _I	F _O	F _M	F _V /F _M	ABS/RC	TR _O /RC
BAG19	0	3,51	0,74 ab	6306,75 a	30215,25 a	0,79	1,45	1,15
	7	2,29	0,70 a	5433,00 ab	24987,25 ab	0,79	1,35	1,05
	30	2,84	0,84 c	3698,25 c	18835,50 bc	0,80	1,64	1,31
	64	3,12	0,80 bc	4034,50 bc	18287,00 c	0,78	1,69	1,32
BAG30	0	1,73 a	0,68 a	5209,25 a	28204,25 a	0,82	1,21	0,99
	7	1,97 a	0,68 ab	5185,50 a	25660,75 ab	0,80	1,26	1,00
	30	2,51 ab	0,78 c	3968,25 b	21963,25 b	0,82	1,24	1,01
	64	3,18 b	0,76 bc	3630,25 b	19689,00 b	0,81	1,40	1,12
BAG61	0	1,45 a	0,75	7209,25 a	26469,00	0,73	1,71	1,21
	7	2,22 ab	0,66	5879,75 a	26108,50	0,77	1,46	1,12
	30	2,67 b	0,81	5245,00 ab	26397,00	0,80	1,45	1,16
	64	2,90 b	0,79	4035,75 b	19619,50	0,79	1,74	1,36
BAG64	0	1,85	0,70 a	5785,75 a	27891,00	0,79	1,45	1,15
	7	2,38	0,73 a	5423,25 ab	27456,75	0,81	1,33	1,07
	30	2,83	0,83 b	4826,00 b	25964,50	0,81	1,30	1,06
	64	2,64	0,76 ab	4919,75 b	23759,00	0,79	1,38	1,09
BAG89	0	2,59	0,73 a	5740,25	27384,25	0,79	1,40	1,10
	7	2,17	0,72 a	5590,75	26199,75	0,79	1,43	1,12
	30	2,74	0,81 b	5445,25	24302,25	0,77	1,63	1,26
	64	3,00	0,80 ab	5229,50	25723,50	0,80	1,39	1,10

PA (d) período de avaliação em dias; G: Índice de verde; V_I: fluorescência variável normalizada no estágio I; F_O: fluorescência inicial; F_M: fluorescência máxima; F_V/F_M: eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (PSII); ABS/RC: fluxo de fótons absorvidos por centro de reação; TR_O/RC: fluxo de fótons capturados por centro de reação. Letras diferentes na vertical indicam diferença estatística entre o período pré e pós-inoculação de cada acesso pelo pós-hoc de Dunn ($p \geq 0,05$). Obs.: o período de avaliação 0 corresponde às mensurações feitas antes da inoculação com PRSV-P.

Tabela 6 – Cont.

ACESSOS	PA (d)	ET ₀ /RC	DI ₀ /RC	TR ₀ /CS ₀	ET/CS ₀	DI/CS ₀	PI _{ABS}
BAG01	0	0,68	0,39	4724,88 a	2696,34 ab	1512,88	4,32
	7	0,69	0,32	4459,79 a	2810,57 a	1276,21	4,74
	30	0,70	0,44	3616,62 ab	1781,02 c	1054,13	2,67
	64	0,75	0,36	3148,96 b	1849,03 bc	868,54	3,20
BAG02	0	0,75	0,29	4088,38 ab	2650,37 ab	1040,12 a	5,19 a
	7	0,75	0,27	4105,77 a	2844,34 a	1010,23 a	7,17 a
	30	0,65	0,33	2717,78 c	1415,52 c	705,22 b	2,75 b
	64	0,71	0,30	3273,42 bc	2012,05 bc	860,08 ab	4,26 ab
BAG03	0	0,77	0,34	4519,24 a	2949,66 a	1312,01	5,23
	7	0,72	0,39	4811,84 a	3031,61 ab	1583,66	4,37
	30	0,65	0,40	3403,88 ab	1706,47 bc	1053,87	2,23
	64	0,77	0,37	3175,25 b	865,42 c	1936,37	4,34
BAG07	0	0,72	0,33	4651,13 a	2848,23 a	1297,37 a	3,93
	7	0,71	0,33	4543,36 a	2899,57 a	1366,39 a	4,78
	30	0,55	0,25	3479,95 b	1857,66 b	823,81 b	3,98
	64	0,67	0,31	3319,58 b	2070,09 ab	859,92 b	5,90
BAG15	0	0,70	0,36	4835,60 a	2850,74 a	1459,15 a	3,62 a
	7	0,72	0,31	4789,58 ab	3092,30 a	1315,18 a	4,86 a
	30	0,53	0,62	3540,65 bc	1358,56 b	1261,60 a	1,01 b
	64	0,69	0,29	3476,31 c	2211,86 ab	877,19 b	6,42 a
BAG19	0	0,72 ab	0,30	4990,02 a	3142,30 a	1316,73 a	4,54
	7	0,67 a	0,30	4241,44 ab	2707,37 ab	1191,56 ab	5,09
	30	0,67 a	0,33	2966,41 b	1577,63 c	731,85 c	3,24
	64	0,76 b	0,37	3144,22 b	1836,57 bc	890,28 bc	3,15

Tabela 6 – Cont.

ACESSOS	PA (d)	ET ₀ /RC	DI ₀ /RC	TR ₀ /CS ₀	ET/CS ₀	DI/CS ₀	PI _{ABS}
BAG30	0	0,68	0,23	4245,49 a	2930,33 a	963,76 a	8,28
	7	0,67	0,26	4132,33 a	2753,86 ab	1053,17 a	6,41
	30	0,63	0,22	3250,27 b	2018,03 bc	717,98 b	6,10
	64	0,71	0,28	2948,55 b	1915,35 c	681,70 b	6,78
BAG61	0	0,57	0,50	5117,66 a	2385,54	2091,59 a	2,96
	7	0,74	0,34	4537,23 a	3004,09	1342,53 ab	4,99
	30	0,66	0,30	4193,09 ab	2437,65	1051,91 bc	4,62
	64	0,75	0,38	3195,60 b	1857,80	840,06 c	3,86
BAG64	0	0,79 a	0,31	4575,93 a	3122,86 a	1209,83	5,80
	7	0,71 a	0,27	4351,06 ab	2900,07 ab	1072,19	6,19
	30	0,61 b	0,25	3923,82 b	2273,60 c	902,18	5,22
	64	0,70 ab	0,29	3894,07 b	2488,96 bc	1025,68	5,52
BAG89	0	0,70	0,30	4534,55	2889,25	1205,70	4,94
	7	0,70	0,31	4386,94	2736,81	1203,81	4,76
	30	0,66	0,37	4221,08	2214,26	1224,17	2,34
	64	0,65	0,29	4158,22	2467,47	1071,28	4,47

PA (d) período de avaliação em dias; ET₀/RC: fluxo de elétrons por centro de reação; DI₀/RC: Dissipação por centro de reação; TR₀/CS₀: fluxo de fótons capturados pelos centros de reação do PSII por unidade de seção transversal no tempo 0 (t=0); ET/CS₀: fluxo de elétrons do PSII por unidade de seção transversal em t=0; DI/CS₀: Dissipação termal no PSII por unidade de seção transversal em t=0; PI_{ABS}: índice de performance do PSII em t=0. Letras diferentes na vertical indicam diferença estatística entre o período pré e pós-inoculação de cada acesso pelo pós-hoc de Dunn ($p \leq 0,05$). Obs.: o período de avaliação 0 corresponde às mensurações feitas antes da inoculação com PRSV-P.

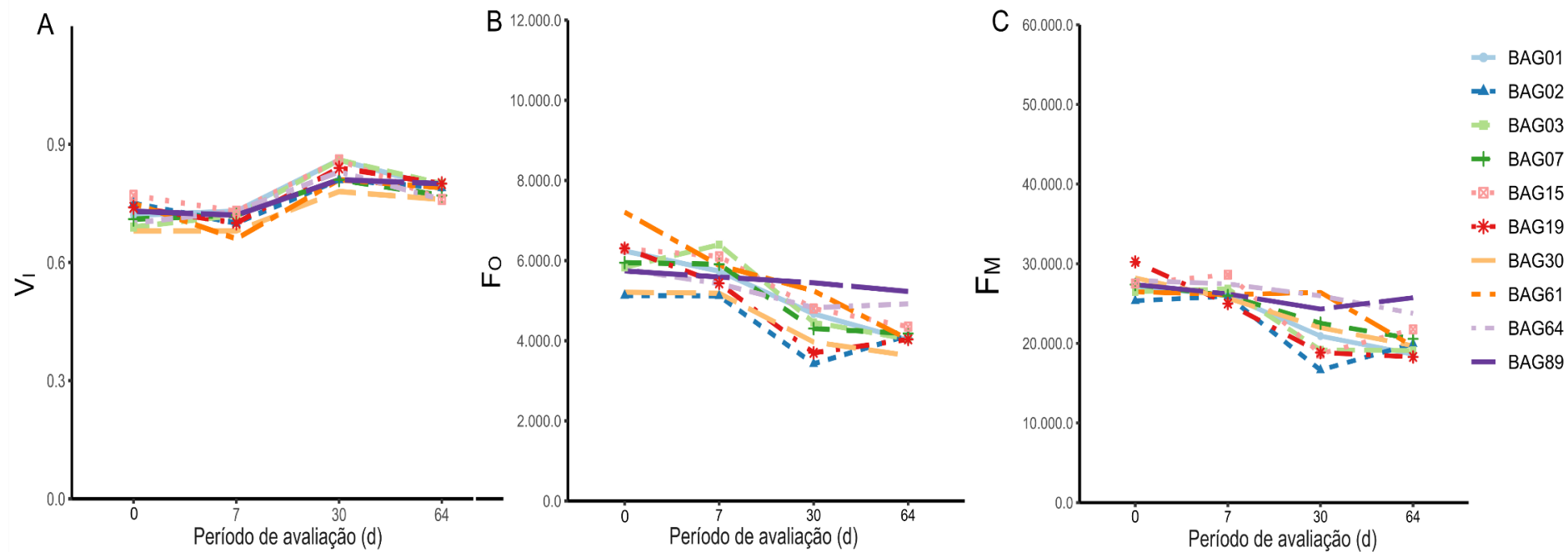


Figura 13: Variáveis de fluorescência da clorofila *a* de acessos de mamoeiro antes da inoculação (d=0) com PRSV-P e 7, 30 e 64 dias após a inoculação. (A) fluorescência variável normalizada no estágio I (V_i); (B) fluorescência inicial (F_o) e (C) fluorescência máxima (F_m). BAG01 - Caliman M5; BAG02 - Sunrise Solo 783; BAG03 - Costa Rica; BAG07 - Sunrise Solo; BAG15 - Sunrise Solo TJ; BAG19 - Sunrise Solo (S. C.); BAG30 - Calimosa; BAG61 - UCLF01-01; BAG64 - UCLF01-06; BAG89 - SKA. d = dias

Os valores mais elevados de V_1 aos 30 DIN revelam a incapacidade de transferência de elétrons de QA^- para QB (Lazár et al., 1997; Lazár e Schansker, 2009; Li et al., 2022). Esse efeito tem sido atribuído ao aumento de centros de reação não redutores de QB (Lu e Zhang, 1999), e já foi observado por Bussotti (2004) e Christen et al. (2007). Interessante observar que essa foi a única variável que apresentou diferença estatística em BAG89. Nessa época, os sintomas característicos causados por PRSV-P não eram evidentes visualmente nesse acesso, mas já estavam ocorrendo alterações na dinâmica de transferência de elétrons.

Para todos os acessos, com exceção de BAG89, a fluorescência inicial (F_0) foi estatisticamente diferente em pré e pós-inoculação (Tabela 6; Figura 13B). No geral, essa redução foi significativa quando se compara o período pré-inoculação/30 DIN e não significativa entre o período pré-inoculação/7 DIN e 30 DIN/64 DIN. Os acessos com maiores reduções percentuais entre o período pré-inoculação/30 DIN foram BAG19 e BAG02: o primeiro com 41,36% de redução e o segundo com 33,26%. Esses acessos estão classificados em grupos diferentes de resistência, mas são eles que têm os maiores percentuais de ID (Tabela 5). Além disso, esses resultados confirmam o perfil de resistência de BAG89 que teve expressão de sintomas mais tardia e redução percentual de apenas 5% entre pré-inoculação/30 DIN, que resultou em não significância. Reduções nos valores de F_0 indicam que o vírus casou degradação dos pigmentos presentes no complexo antena do PSII, alterando, conseqüentemente, a distribuição de energia (Lecco e Amengual, 2022). Baseado nisso, seria esperada redução do índice de verde (G) dos acessos, mas isso não foi observado (Tabela 6). Assim, ao longo dos períodos de avaliação, é provável que a padronização do local durante a medição dessa variável tenha contribuído para o resultado não significativo de G, visto que o amarelecimento das folhas e a clorose estão entre os principais sintomas ocasionados por essa virose. Contudo, também é comum a formação de áreas verdes centralizadas que, em termos de sintomas causados por PRSV-P, são chamadas de *ilhas verdes* e podem ter influenciado a não significância de G. Dessa forma, como melhoria futura, pretende-se empregar metodologias de fluorescência por imagem têm a capacidade de integrar uma área foliar maior e, por isso, traduzir melhor a sintomatologia das plantas.

De modo similar, a fluorescência máxima (F_M) foi divergente estatisticamente entre os acessos BAG01, BAG02, BAG03, BAG07, BAG15, BAG19 e BAG30 aos 30 DIN em comparação com o período pré-inoculação (Tabela 6; Figura 13C). Os resultados pré e pós inoculação somente não foram estatisticamente diferentes

para os acessos BAG61, BAG64 e BAG89. Como em F_0 , a maior redução percentual no período pré-inoculação/30 DIN foi observada em BAG19 (37,66%) e BAG02 (34,34%). As menores reduções foram observadas em BAG64 e BAG89, com 6,91 e 11,25% de reduções, respectivamente. A redução nos valores de F_M implica diminuição na capacidade da maioria dos acessos de redução dos aceptores de elétrons do PSII como uma provável consequência da ineficiência na absorção de energia causada pela menor concentração de clorofilas. Dessa forma, folhas com menor valor de F_M têm a transferência de energia aos aceptores de elétrons comprometida, o que pode causar menor atividade dos centros de reação (Kalaji et al., 2017). Importante observar que as variáveis F_0 e F_M não apontaram diferença estatística para BAG89 entre os períodos de avaliação.

As variáveis relacionadas ao fluxo específico de energia, que correspondem à energia absorvida (ABS/RC), capturada (TR_0/RC), transportada (ET_0/RC) e dissipada (DI_0/RC) por centro ativo de reação, não foram sensíveis estatisticamente em apontar dano no aparato fotossintético dos acessos infectados. Para ET_0/RC , apenas em BAG19 e BAG64 significância foi observada. Contudo, ao comparar a pré-inoculação, foi observado um sutil aumento de ABS/RC , TR_0/RC e DI_0/RC . Aos 30 DIN, a redução nos valores de ET_0/RC ocorreu para a maioria dos acessos, o que mostrou indício de provável inativação de centros de reações.

Ao analisar as variáveis relacionadas ao fluxo fenomenológico, que considera os centros de reação ativos e não ativos, essa constatação fica evidente. As variáveis relacionadas ao fluxo fenomenológico ($ABS/CS_0 = F_0$, TR_0/CS_0 , ET/CS_0 e DI/CS_0), que refletem o funcionamento dos centros de reação ativos e não ativos por seção transversal, mostraram que a maioria dos acessos classificados como moderadamente suscetíveis e suscetíveis apresentou diferença estatística entre o período pré/pós inoculação. A exceção ocorreu em BAG01, BAG03 e BAG64 em DI/CS_0 e BAG61 em ET/CS_0 (Tabela 6; Figura 14). As reduções nos valores dessas variáveis são características da inativação de centros de reação conforme já reportado por Kundu et al. (2013) e Zushi et al. (2012). O acesso resistente - BAG89 - não apresentou diferença estatística para nenhuma das variáveis do fluxo fenomenológico pré e pós-inoculação, evidenciando maior estabilidade do aparato fotoquímico, considerando a infecção por PRSV-P.

A eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_M) tem sido comumente apontada como uma variável indicadora de dano fotoquímico causado por estresse biótico e abiótico em plantas (Perez et al., 2014; Sharma et al., 2015; Faseela et al., 2020). Em doenças causadas por vírus, as reduções nos valores de F_v/F_M foram demonstradas por Zanini et al. (2021) e Tseliou et al. (2021). Nesse estudo, para

essa variável, não houve diferença estatística entre os períodos de avaliação como observado por Ryšlavá et al. (2003), Bhattacharyya et al. (2015), Siddique et al. (2015) e Lei et al. (2017). A justificativa desta resposta pode estar associada ao aumento da atividade dos centros de reação ativos para compensar os centros de reação inativados (Preetpal et al., 2018). Ademais, esses resultados demonstram que não existe unanimidade em relação à forma como as doenças virais afetam essa variável F_v/F_m e que as inferências realizadas não devem ser generalizadas para todos os estudos, visto que cada experimento tem condições únicas.

A variável multiparamétrica PI_{ABS} foi apenas significativamente diferente no acesso mais suscetível e BAG15 ao considerar o período pré-inoculação/30 DIN. Apesar de não haver diferença estatística em BAG01, BAG03, BAG19, BAG30, BAG64, BAG18, esta variável registrou reduções com o período de avaliação (Tabela 6). PI_{ABS} também é amplamente usado como indicador de dano no aparato fotoquímico de plantas infectadas com vírus (Zanini et al., 2021; Tseliou et al., 2021; Lecco e Amengual, 2022; Parkash et al., 2023). Essa variável é composta por três variáveis independentes: a densidade dos centros de reação ativo (RC/ABS), a eficiência do transporte de elétrons além da QA (Φ_{PO}) e a probabilidade de um fóton absorvido ser capturado por centro de reação (Ψ_0) (Brestic e Zivcak, 2013). Contrariando as expectativas, as reduções observadas para maioria dos acessos não foram significativas apesar da tendência de redução aos 30 DIN. Assim, essa variável não mostrou ter sensibilidade em apontar dano estatisticamente significativo no aparato fotoquímico da maioria dos acessos.

A Figura 15 mostra os valores relativos ao período de pré-inoculação das variáveis de fluorescência clorofila *a* de cada um dos acessos. Para a maioria dos acessos, é perceptível que, ao comparar o período que antecede a inoculação e 7 DIN, os valores das variáveis da emissão da fluorescência da clorofila estudadas foram bastante similares. Contudo, aos 30 DIN, houve alteração evidente nos valores destas variáveis, que foram similares aos 64 DIN.

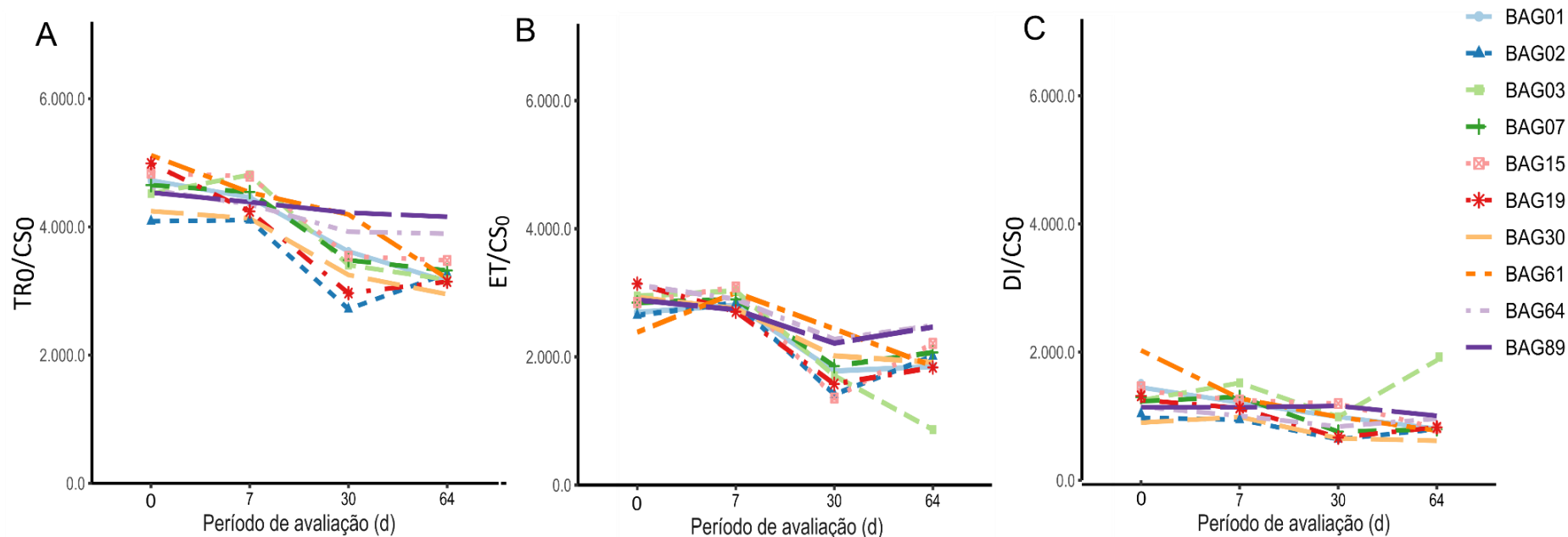


Figura 14: Variáveis da fluorescência da clorofila a de acessos de mamoeiro antes da inoculação (d=0) com PRSV-P e 7, 30 e 64 dias após a inoculação. (A) fluxo de fótons capturados pelos centros de reação do PSII por unidade de seção transversal no tempo 0 (t=0) (TR0/CS0); (B) fluxo de elétrons do PSII por unidade de seção transversal em t=0 (ET0/CS0); (C) dissipação termal no PSII por unidade de seção transversal em t=0 (DI0/CS0). BAG01 - Caliman M5; BAG02 - Sunrise Solo 783; BAG03 - Costa Rica; BAG07 - Sunrise Solo; BAG15 - Sunrise Solo TJ; BAG19 - Sunrise Solo (S. C.); BAG30 - Calimosa; BAG61 - UCLF01-01; BAG64 - UCLF01-06; BAG89 – SKA. d = dias.

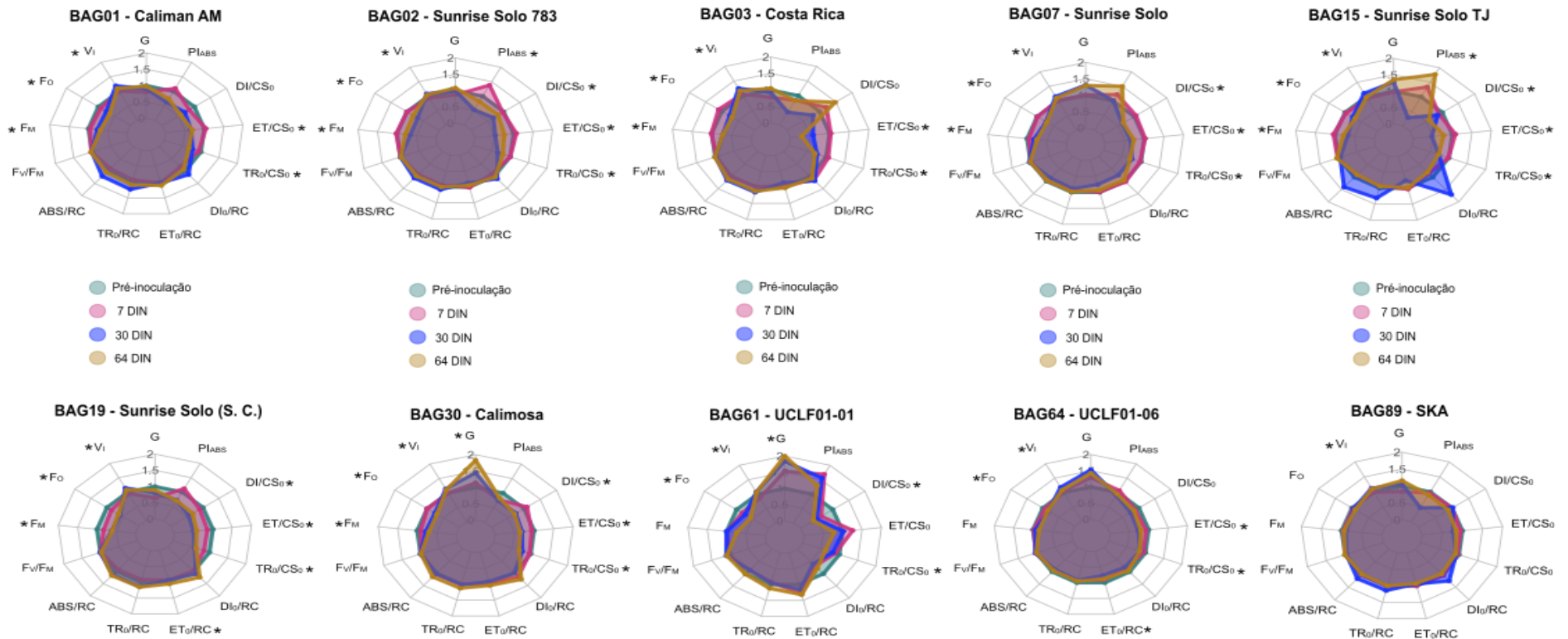


Figura 15: Gráfico radar das variáveis na emissão da fluorescência da clorofila *a* de acessos de mamoeiro antes da inoculação com PRSV-P e 7, 30 e 64 dias após a inoculação (DIN). V_i : fluorescência variável normalizada no estágio I; F_o : fluorescência inicial; F_m : fluorescência máxima; F_v/F_m : eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (PSII); ABS/RC : fluxo de fótons absorvidos por centro de reação; TR_0/RC : fluxo de fótons capturados por centro de reação; ET_0/RC : fluxo de elétrons por centro de reação; DI_0/RC : dissipação por centro de reação; TR_0/CS_0 : fluxo de fótons capturados pelos centros de reação do PSII por unidade de seção transversal no tempo 0 ($t=0$); ET/CS_0 : fluxo de elétrons do PSII por unidade de seção transversal em $t=0$; DI/CS_0 : dissipação termal no PSII por unidade de seção transversal em $t=0$; PI_{ABS} : índice de performance do PSII em $t=0$. Os valores são relativizados em relação ao período antes da inoculação de cada acesso de mamoeiro. (*) Diferente estatisticamente pelo pós-hoc de Dunn ($p \leq 0,05$).

Diferenças estatísticas foram, sobretudo, observadas ao comparar o período pré-inoculação com 30 dias após a inoculação. Aos 7 DIN, os sintomas ainda estavam incubados e, muito provavelmente, o vírus ainda não havia se multiplicado suficientemente para causar dano significativo ao aparato fotoquímico dos acessos. Aos 30 DIN, sintomas como mosaico, clorose, ilhas verdes e deformação foliar já eram evidentes, sendo notáveis os efeitos da infecção de PRSV-P na atividade do PSII dos acessos, com altos percentuais de índice de doença, e, em menor grau, no acesso resistente BAG89.

Quando os acessos estavam no ápice de infecção (64 DIN), as variáveis da emissão da florescência se mantiveram bastante similares aos 30 DIN. Uma provável hipótese para essa resposta talvez esteja relacionada à dinâmica de infecção de vírus, considerando que, após atingirem a sintomatologia sistêmica inicial, tendem a apresentar uma aparente redução de sintomas, acompanhada de uma redução na carga viral (Hull, 2014). Conforme esse mesmo autor, ciclos de recuperação e infecção são observados e atribuídos ao sistema normal de defesa das plantas e à renovação de proteínas vegetais. Além disso, alguns efeitos na fotossíntese parecem estar intimamente ligados ao período inicial de produção máxima do vírus (Hull, 2014).

Notavelmente, a resistência ao PRSV-P do acesso BAG89 é respaldada pelas variáveis da florescência da clorofila *a* que mostraram significância apenas em V_i . Nesse acesso, os efeitos da infecção foram menos proeminentes e se traduziram em um PSII mais ativo e regular. Torna-se importante relatar que, aos 30 dias após a inoculação, o genótipo BAG89 não apresentava nenhum sintoma visual de doença, mas as avaliações da eficiência fotoquímica foram capazes de detectar alterações, o que pode evidenciar que, neste genótipo, a sintomatologia pode ser observada num período em que a planta estiver com mais idade.

6. CONCLUSÕES

A maior parte do germoplasma do mamoeiro foi categorizado como moderadamente suscetível ou suscetível à mancha anelar. Essas descobertas são valiosas para orientar as atividades futuras no programa de melhoramento de mamoeiro UENF/CALIMAN em busca de resistência ao PRSV-P e destacam a necessidade de ampliar a variabilidade do germoplasma do mamoeiro, especialmente com genótipos dioicos. Além disso, a avaliação combinada de variáveis relacionadas à doença, como período de incubação/índice de doença ou período de incubação/área abaixo da curva de progresso da doença, mostra ser uma abordagem eficaz para avaliar a resposta dos acessos de mamoeiro.

Os efeitos significativos no aparato fotoquímico nos acessos de mamoeiro foram observados aos 30 dias após a inoculação com PRSV-P. Os danos causados no aparato fotoquímico foram bastante semelhantes entre BAG02 (classificado em suscetível) e BAG03, BAG07, BAG15, BAG19, BAG30, BAG61, BAG64 (classificados como moderadamente suscetíveis). Em consonância com a resposta de resistência ao mosaico do mamoeiro, BAG89 foi o genótipo que teve menor dano na eficiência fotoquímica, quando avaliada por meio da emissão da fluorescência, o que confirma a resistência e o potencial de uso desse acesso no programa de melhoramento UENF/CALIMAN.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abel, P.P., Nelson, R.S., De, B., Hoffmann, N., Rogers, S.G., Fraley, R.T., Beachy, R.N. (1986) Delay of disease development in transgenic plants that express the tobacco mosaic virus coat protein gene. *Science* 232: 738–743.
- Agbeci, M., Grangeon, R., Nelson, R.S., Zheng, H., Laliberté, J.F. (2013) Contribution of host intracellular transport machineries to intercellular movement of turnip mosaic virus. *PLoS Pathog* 9: e1003683.
- Altendorf, S. (2019) Major tropical fruits market review 2017.
- Altman, D.G. (1990) *Practical statistics for medical research*. CRC press.
- Alviar, A., Cruz, F.S., Hautea, D. (2012) Assessing the responses of tolerant papaya (*Carica papaya* L.) varieties to (PRSV) infection and establishment of symptom severity rating scale for resistance screening. *Philippine Journal of Crop Science* 37: 20–28.
- Amaral, P.P., Resende, R.O., Souza Júnior, M.T. (2006) Papaya lethal yellowing virus (PLYV) infects *Vasconcellea cauliflora*. *Fitopatol Bras* 31: 517–517.
- Araki, M., Ishii, T. (2015) Towards social acceptance of plant breeding by genome editing. *Trends Plant Sci* 20: 145–149.
- Araújo, F.S., Carvalho, C.R., Clarindo, W.R. (2010) Genome size, base composition and karyotype of *Carica papaya* L. *The Nucleus* 53: 25–31.

- Badillo, V.M. (2000) *Vasconcella* St.-Hil. (Caricaceae) con la rehabilitacion de este ultimo. *Ernstia* 10: 74–79.
- Balamohan, T.N., Auxcilia, J., Thirugnanavel, A., Manoranjitham, S.K. (2010) CP-50: a papaya ring spot virus (PRSV) tolerant papaya genotype under field conditions. *Acta Horti* 153–156.
- Barreto, P.D., Santos, A.A., Dantas, J.L.L. (2002) Genótipos de mamão sob infecção natural pelo vírus da mancha-anelar. *Revista Ciência Agronômica* 33: 43–47.
- Barros, G.B. de A., Aredes, F.A.S., Ramos, H.C.C., Catarina, R.S., Pereira, M.G. (2017) Combining ability of recombinant lines of papaya from backcrossing for sexual conversion. *Revista Ciência Agronômica* 48: 166–174.
- Bhattacharyya, D., Gnanasekaran, P., Kumar, R.K., Kushwaha, N.K., Sharma, V.K., Yusuf, M.A., Chakraborty, S. (2015) A geminivirus betasatellite damages the structural and functional integrity of chloroplasts leading to symptom formation and inhibition of photosynthesis. *J Exp Bot* 66: 5881–5895.
- Bhojar, I., Koche, M.D., Tekade, A. (2020) Screening of papaya common cultivars against papaya ring spot virus (PRSV). *International Journal of Botany* 5: 296–297.
- Boratyn, G.M., Camacho, C., Cooper, P.S., Coulouris, G., Fong, A., Ma, N., Madden, T.L., Matten, W.T., McGinnis, S.D., Merezuk, Y., Raytselis, Y., Sayers, E.W., Tao, T., Ye, J., Zaretskaya, I. (2013) BLAST: a more efficient report with usability improvements. *Nucleic Acids Res* 41: W29–W33.
- Brestic, M., Zivcak, M. (2013) PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in crop plants: protocols and applications. In: Rout, G.R., Das, A.B. (eds.) *Molecular Stress Physiology of Plant*. India: Springer New Delhi, p. 87–131.
- Brister, J.R., Ako-adjei, D., Bao, Y., Blinkova, O. (2015) NCBI Viral Genomes Resource. *Nucleic Acids Res* 43: D571–D577.
- Bussotti, F. (2004) Assessment of stress conditions in *Quercus ilex* L. leaves by O-J-I-P chlorophyll a fluorescence analysis. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 138: 101–109.

- Cabrera, M., Dal Zotto, A., Galdeano, E., Portal, O., Giolitti, F. (2016) First report of papaya ringspot virus infecting *Carica papaya* in Argentina. *Journal of Plant Pathology* 98: 677–697.
- Cabrera Mederos, D., Giolitti, F., Torres, C., Portal, O. (2019) Distribution and phylodynamics of papaya ringspot virus on *Carica papaya* in Cuba. *Plant Pathol* 68: 239–250.
- Camacho, C., Coulouris, G., Avagyan, V., Ma, N., Papadopoulos, J., Bealer, K., Madden, T.L. (2009) BLAST+: architecture and applications. *BMC Bioinformatics* 10: 421.
- Campbell, C.L., Madden, L.V. (1990) *Introduction to plant disease epidemiology*. New York: Wiley, New York.
- Carvalho, F.A., Renner, S.S. (2012) A dated phylogeny of the papaya family (Caricaceae) reveals the crop's closest relatives and the family's biogeographic history. *Mol Phylogenet Evol* 49–81.
- Chan, Y.K. (2004) Breeding papaya for resistance to ringspot virus disease in Malaysia. *Acta Hort* 57–64.
- Chan, Y.K., Ong, C.A. (2003) Field performance of papaya lines selected for tolerance to ringspot virus disease. *J Trop Agric Food Sci* 31: 129.
- Chávez-Calvillo, G., Contreras-Paredes, C.A., Mora-Macias, J., Noa-Carrazana, J.C., Serrano-Rubio, A.A., Dinkova, T.D., Carrillo-Tripp, M., Silva-Rosales, L. (2016) Antagonism or synergism between papaya ringspot virus and papaya mosaic virus in *Carica papaya* is determined by their order of infection. *Virology* 489: 179–191.
- Christen, D., Schönmann, S., Jermini, M., Strasser, R.J., Défago, G. (2007) Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. *Environ Exp Bot* 60: 504–514.
- Chung, B.Y.-W., Miller, W.A., Atkins, J.F., Firth, A.E. (2008) An overlapping essential gene in the *Potyviridae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 5897–5902.

- Conover, R.A. (1964) Distortion ringspot, a severe virus disease of papaya in Florida. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society* 77: 440–443.
- Conover, R.A., Litz, R.E., Malo, S.E. (1986) 'Cariflora' - a papaya ringspot virus tolerant for South Florida and the Caribbean. *HortScience* 21: 1072–1072.
- Costa, A.S., Carvalho, A.M., Kamada, S. (1969) Constatado o mosaico do mamoeiro em São Paulo. *O Agrônômico* 21: 38–43.
- Damasceno Junior, P.C., Pereira, T.N.S., Pereira, M.G., Silva, F.F. da., Souza, M. de M., Nicoli, R.G. (2009) Preferential reproduction mode of hermaphrodite papaya plant (*Carica papaya* L; Caricaceae). *Rev Bras Frutic* 31: 182–189.
- Dantas, J.L.L., Junghans, D.T. (2013) *Mamão: o produtor pergunta, a Embrapa responde*. 2.ed. Brasília, DF: EMBRAPA, 170p.
- Davis, M.J., White, T.L., Crane, J.H. (2004) Resistance to papaya ringspot virus in transgenic papaya breeding line. *Florida State Horticultural Society* 177: 241–245.
- Davis, R.I., Mu, L., Maireroa, N., Wigmore, W.J., Grisoni, M., Bateson, M.F., Thomas, J.E. (2005) First records of the papaya strain of papaya ringspot virus (PRSV-P) in French Polynesia and the Cook Islands. *Australasian Plant Pathology* 34: 125.
- d'Eeckenbrugge, G.C., Drew, R., Kyndt, T., Scheldeman, X. (2014) *Vasconcellea* for papaya improvement. In: Ming, R., Moore, P.H. (ed) *Genetics and Genomics of Papaya*. New York, NY: Springer New York, p. 47–79.
- DeFrancesco, L. (2013) How safe does transgenic food need to be? *Nat Biotechnol* 31: 794–802.
- Desbiez, C., Lecoq, H. (2021) Papaya ringspot virus (*Potyviridae*). In: Bamford, D.H., Zuckerman, M. (ed) *Encyclopedia of Virology*. Elsevier, p. 520–527.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. (2020) Centro de Transferencia InfoStat.
- Dillon, S., Ramage, C., Ashmore, S., Drew, R.A. (2006) Development of a co-dominant CAPS marker linked to PRSV-P resistance in highland papaya. *Theoretical and Applied Genetics* 113: 1159–1169.

- Dillon, S.K., Drew, R.A., Ramage, C. (2005) Development of a co-dominant SCAR marker linked to a putative PRSV-P resistance locus in 'wild papaya.' *Acta Hort* 101–104.
- Drew, R.A., Siar, S. V., O'Brien, C.M., Magdalita, P.M., Sajise, A.G.C. (2006) Breeding for papaya ringspot virus resistance in *Carica papaya* via hybridization with *Vasconcellea quercifolia*. *Aust J Exp Agric* 46: 413.
- Duysens, L.N.M., Sweers, H.E. (1963) Mechanism of two photochemical reaction in algae as studied by means of fluorescence, in studies on microalgae and photosynthetic bacteria. *Microalgae and Photosynthetic Bacteria* 353–372.
- Elena, S.F., Carrera, J., Rodrigo, G. (2011) A systems biology approach to the evolution of plant–virus interactions. *Curr Opin Plant Biol* 14: 372–377.
- Escudero, J., Acosta, A., Ramírez, L. V., Caloni, I.B., Sifre, G.R. (1994) Yield in three papaya genotypes and their tolerance to papaya ringspot virus in Puerto Rico. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* 78: 111–121.
- Eustice, M., Yu, Q., Lai, C.W., Hou, S., Thimmapuram, J., Liu, L., Alam, M., Moore, P.H., Presting, G.G., Ming, R. (2008) Development and application of microsatellite markers for genomic analysis of papaya. *Tree Genet Genomes* 4: 333–341.
- Ewing, B., Green, P. (1998) Base-Calling of automated sequencer traces using *Phred*. II. Error Probabilities. *Genome Res* 8: 186–194.
- FAO. (2022) FAOSTAT. Disponível em: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize>. Acesso em: 15 de abril de 2024.
- FAO (2020) Medium-Term Outlook: prospects for global production and trade in bananas and tropical fruits 2019 to 2028. Disponível em: <https://www.fao.org/documents/card/en/c/CA7568EN>. Acesso em: 2 de agosto de 2021.
- Faseela, P., Sinisha, A.K., Brestic, M., Puthur, J.T. (2020) Chlorophyll a fluorescence parameters as indicators of a particular abiotic stress in rice. *Photosynthetica* 58: 293–300.

- Ferreira, E.B., Cavalcanti, P.P., Nogueira, D.A. (2014) ExpDes: an R package for anova and experimental designs. *Appl Math (Irvine)* 05: 2952–2958.
- Giraldo, P.A., Shinozuka, H., Spangenberg, G.C., Cogan, N.O.I., Smith, K.F. (2019) Safety assessment of genetically modified feed: Is there any difference from food? *Front Plant Sci* 10: 1592.
- Goltsev, V.N., Kalaji, H.M., Paunov, M., Bařa, W., Horaczek, T., Mojski, J., Kociel, H., Allakhverdiev, S.I. (2016) Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus. *Russian Journal of Plant Physiology* 63: 869–893.
- Gonsalves, D. (2002) Coat protein transgenic papaya: “acquired” immunity for controlling papaya ringspot virus. *Curr Top Microbiol Immuno* 266:73-83.
- Gonsalves, D. (1998) Control of papaya ringspot virus in papaya: a case study. *Annu Rev Phytopathol* 36: 415–437.
- Gonsalves, D. (2014) Hawaii’s Transgenic Papaya Story 1978–2012: A Personal Account. *In: Ming, R., Moore, P.H. (eds.) Genetics and Genomics of Papaya*. New York, NY: Springer New York, p. 115–142.
- Gonsalves, D. (2006) Transgenic papaya: development, release, impact and challenges. *In: Maramorosch, K., Shatkin, A.J., Thresh, J.M. (eds.) Advances in Virus Research*. Elsevier, p. 317–354.
- Gonsalves, D., Gonsalves, C., Ferreira, C., Fitch, M. (2004) Transgenic virus-resistant papaya: from hope to reality in controlling papaya ringspot virus in Hawaii. *APSnet Feature Articles*.
- Gonsalves, D., Tripathi, S., Carr, J.B., Suzuki, J.Y. (2010) Papaya ringspot virus. *The Plant Health Instructor* 10: 1094.
- Guo, Y., Tan, J. (2015) Recent advances in the application of chlorophyll a fluorescence from photosystem II. *Photochem Photobiol* 91: 1–14.
- Ha, C., Coombs, S., Revill, P.A., Harding, R.M., Vu, M., Dale, J.L. (2008) Design and application of two novel degenerate primer pairs for the detection and complete genomic characterization of potyviruses. *Arch Virol* 153: 25–36.

- Hamim, I., Borth, W.B., Marquez, J., Green, J.C., Melzer, M.J., Hu, J.S. (2018) Transgene-mediated resistance to papaya ringspot virus: challenges and solutions. *Phytoparasitica* 46: 1–18.
- Hlaváčková, V., Špundová, M., Nauš, J., Navrátil, M., Kouřil, R., Kaňa, R. (2002) Mechanical wounding caused by inoculation influences the photosynthetic response of *Nicotiana benthamiana* plants to plum pox potyvirus. *Photosynthetica* 40: 269–277.
- Hofmeyr, J.D.J. (1938) Genetical studies of *Carica papaya* L. *S Afr J Sci* 53: 25–31.
- Horovitz, S., Jiménez, H. (1967) Cruzamientos interespecíficos e intergenéricos en Caricaceas y sus implicaciones fitotécnicas. *Agronomia Tropical* 17: 323–343.
- Huang, X.-D., Fang, L., Gu, Q.-S., Tian, Y.-P., Geng, C., Li, X.-D. (2019) Cross protection against the watermelon strain of papaya ringspot virus through modification of viral RNA silencing suppressor. *Virus Res* 265: 166–171.
- Hull, R. (2014) *Plant Virology*. Academic press.
- IBGE. (2022) Produção Agropecuária. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/mamao/br>. Acesso em: 20 jun. 23.
- Inoue-Nagata, A.K., Franco, C. de M., Martin, D.P., Rezende, J.A.M., Ferreira, G.B., Dutra, L.S., Nagata, T. (2007) Genome analysis of a severe and a mild isolate of papaya ringspot virus-type W found in Brazil. *Virus Genes* 35: 119–127.
- Inoue-Nagata, A.K., Jordan, R., Kreuze, J., Li, F., López-Moya, J.J., Mäkinen, K., Ohshima, K., Wylie, S.J. (2022) ICTV Virus Taxonomy Profile: *Potyviridae* 2022. *Journal of General Virology* 103: 1–2.
- Jain, R.K., Nasiruddin, K.M., Sharma, J., Pant, R.P., Varma, A. (2004) First report of occurrence of papaya ring spot virus infecting papaya in Bangladesh. *Plant Dis* 88: 221–221.
- Jayavalli, R., Balamohan, T.N., Manivannan, N., Rabindran, R., Paramaguru, P., Robin, R. (2015) Transmission of resistance to papaya ringspot virus (PRSV) in intergeneric populations of *Carica papaya* and *Vasconcellea cauliflora*. *Sci Hort* 187: 10–14.

- Jensen, D.D. (1949) Papaya virus diseases with special reference to papaya ringspot. *Phytopathology* 39: 191–211.
- Jia, R., Zhao, H., Huang, J., Kong, H., Zhang, Y., Guo, J., Huang, Q., Guo, Y., Wei, Q., Zuo, J., Zhu, Y.J., Peng, M., Guo, A. (2017) Use of RNAi technology to develop a PRSV-resistant transgenic papaya. *Sci Rep* 7: 12636.
- Kalaji, H.M., Schansker, G., Brestic, M., Bussotti, F., Calatayud, A., Ferroni, L., Goltsev, V., Guidi, L., Jajoo, A., Li, P., Losciale, P., Mishra, V.K., Misra, A.N., Nebauer, S.G., Pancaldi, S., Penella, C., Pollastrini, M., Suresh, K., Tambussi, E., Yanniccari, M., Zivcak, M., Cetner, M.D., Samborska, I.A., Stirbet, A., Olsovska, K., Kunderlikova, K., Shelonzek, H., Rusinowski, S., Bąba, W. (2017) Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynth Res* 132: 13–66.
- Katoh, K., Rozewicki, J., Yamada, K.D. (2019) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Brief Bioinform* 20: 1160–1166.
- Kruskal, W.H., Wallis, W.A. (1952) Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *J Am Stat Assoc* 47: 583.
- Kumar, P.K.A., Bhattacharya, A., Dutta, O.P., Chatterjee, M. (2014) Allele Discovery Platform (ADP) in papaya (*Carica papaya* L.). In: Ming, R., Moore, P.H. (eds.) *Genetics and Genomics of Papaya*. New York, NY: Springer New York, p. 409–421.
- Kundu, S., Chakraborty, D., Kundu, A., Pal, A. (2013) Proteomics approach combined with biochemical attributes to elucidate compatible and incompatible plant-virus interactions between *Vigna mungo* and mungbean yellow mosaic india virus. *Proteome Sci* 11: 15.
- Lazár, D., Nauš, J., Matoušková, M., Flašarová, M. (1997) Mathematical modeling of changes in chlorophyll fluorescence induction caused by herbicides. *Pestic Biochem Physiol* 57: 200–210.
- Lazár, D., Schansker, G. (2009) Models of Chlorophyll a Fluorescence Transients. In: Laisk, A., Nedbal, L., Govindjee. (eds.) *Photosynthesis in silico: understanding complexity from molecules to ecosystems*. Dordrecht: Springer Dordrecht, p. 85–123.

- Lecco, C.C., Amengual, P.M.C. (2022) Caracterización del Cabernet-Sauvignon del Valle del Maipo (Chile) usando mediciones de fluorescencia. *RIVAR* 10: 13–25.
- Lei, R., Jiang, H., Hu, F., Yan, J., Zhu, S. (2017) Chlorophyll fluorescence lifetime imaging provides new insight into the chlorosis induced by plant virus infection. *Plant Cell Rep* 36: 327–341.
- Li, Y., Fang, A., Zhang, T., Zhang, S., Zhu, W., Zhou, Y. (2022) Exogenous calcium improves photosynthetic capacity of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* under drought. *Forests* 13: 2155.
- Lima, R.C.A., Souza JR., M.T., Pio-Ribeiro, G., Lima, J.A.A. (2002) Sequences of the coat protein gene from Brazilian isolates of papaya ringspot virus. *Fitopatol Bras* 27: 174–180.
- Lines, R.E., Persley, D., Dale, J.L., Drew, R., Bateson, M.F. (2002) Genetically engineered immunity to papaya ringspot virus in Australian papaya cultivars. *Molecular Breeding* 10: 119–129.
- Liu, Z., Moore, P.H., Ma, H., Ackerman, C.M., Ragiba, M., Yu, Q., Pearl, H.M., Kim, M.S., Charlton, J.W., Stiles, J.I., Zee, F.T., Paterson, A.H., Ming, R. (2004) A primitive Y chromosome in papaya marks incipient sex chromosome evolution. *Nature* 427: 348–352.
- Lu, C., Zhang, J. (1999) Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *J Exp Bot* 50: 1199–1206.
- Magdalita, P., Adkins, S., Godwin, I., Drew, R. (1996) An improved embryo-rescue protocol for a carica interspecific hybrid. *Aust J Bot* 44: 343.
- Magdalita, P.M., Persley, D.M., Godwin, I.D., Drew, R.A., Adkins, S.W. (1997) Screening *Carica papaya* × *C. cauliflora* hybrids for resistance to papaya ringspot virus-type P. *Plant Pathol* 46: 837–841.
- Magdalita, P.M., Signabon, F.B. (2017) Phenotypically desirable and PRSV-P tolerant papaya F₁ hybrids. *Philippine Journal of Crop Science* 75–83.
- Mangiafico, S. (2016) rcompanion: functions to support extension education program evaluation. Rutgers Cooperative Extension, New Brunswick, New Jersey. Disponible em: <https://CRAN.R-project.org/package=rcompanion/>.

- Mangrauthia, S.K., Singh Shakya, V.P., Jain, R.K., Praveen, S. (2009) Ambient temperature perception in papaya for papaya ringspot virus interaction. *Virus Genes* 38: 429–434.
- Marin, S.L.D. (2001) *Melhoramento genético do mamoeiro (Carica papaya L.): habilidade combinatória de genótipos dos grupos “Solo” e “Formosa.”* Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes- RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, 117p.
- Marler, T.E., Mickelbart, M. V., Quitugua, R. (1993) Papaya ringspot virus influences net gas exchange of papaya leaves. *HortScience* 28:322–324.
- Martinelli, L., Karbarz, M., Siipi, H. (2013) Science, safety, and trust: the case of transgenic food. *Croat Med J* 54: 91–96.
- Mckinney, H.H. (1923) Influence of soil temperature and moisture on infection of wheat seedlings by *Helminthosporium sativum*. *J Agric Res* 26: 195–218.
- Medina-Salguero, A.X., Cornejo-Franco, J.F., Grinstead, S., Mowery, J., Mollov, D., Quito-Avila, D.F. (2021) Genetic characterization of a mild isolate of papaya ringspot virus type-P (PRSV-P) and assessment of its cross-protection potential under greenhouse and field conditions. *PLoS One* 16: e0241652.
- Meleshko, D., Hajirasouliha, I., Korobeynikov, A. (2021) coronaSPAdes: from biosynthetic gene clusters to RNA viral assemblies. *Bioinformatics* 38: 1–8.
- Ming, R., Yu, Q., Moore, P.H. (2007) Sex determination in papaya. *Semin Cell Dev Biol* 18: 401–408.
- Mishra, R., Gaur, R.K., Patil, B.L. (2016) Current knowledge of viruses infecting papaya and their transgenic management. In: Gaur, R., Petrov, N., Patil, B., Stoyanova, M. (eds.) *Plant Viruses: Evolution and Management*. Singapore: Springer Singapore, p. 189–203.
- Morina, F., Mishra, A., Mijovilovich, A., Matoušková, Š., Brückner, D., Špak, J., Küpper, H. (2020) Interaction between Zn deficiency, toxicity and turnip yellow mosaic virus infection in *Noccaea ochroleucum*. *Front Plant Sci* 11: 739.
- Muhire, B.M., Varsani, A., Martin, D.P. (2014) SDT: a virus classification tool based on pairwise sequence alignment and identity calculation. *PLoS One* 9: e108277.

- Mukherjee, A., Ghosh, S.K. (2023) An eco-friendly approach of biocontrol of aphid (*Aphis gossypii* Glover) by *Trichoderma harzianum*. *Environ Monit Assess* 195: 102.
- Nakazawa, M. (2023) *_fmsb: Functions for Medical Statistics Book with some Demographic Data_*. R package version 0.7.5.
- O'Brien, C.M., Drew, R.A. (2009) Potential for using *Vasconcellea parviflora* as a bridging species in intergeneric hybridisation between *V. pubescens* and *Carica papaya*. *Aust J Bot* 57: 592.
- Okonechnikov, K., Golosova, O., Fursov, M. (2012) Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics* 28: 1166–1167.
- Ong, M.K., Forney, C.F., Alderson, P.G., Ali, A. (2013) Postharvest profile of a Solo variety 'Frangi' during ripening at ambient temperature. *Sci Hortic* 160: 12–19.
- PanDia Seeds. (2018) Disponível em: <https://pandiasseeds.com/products/?categories=56>. Acesso em 22 Jun. 2021.
- Parkash, V., Snider, J.L., Pilon, C., Bag, S., Jespersen, D., Virk, G., Dhillon, K.K. (2023) Differential sensitivities of photosynthetic component processes govern oxidative stress levels and net assimilation rates in virus-infected cotton. *Photosynth Res* 158: 41–56.
- Pereira, M.G., Poltronieri, T.P.S., Pereira, T.N.S., Ramos, H.C.C., Santa Catarina, R., Vettorazzi, J.C.F., Arêdes, F.A.S., Boechat, M.S.B., Venâncio, T.M., Azevedo, A.O.N., Cortes, D.F.M., Moreira, N.M., Bohry, D., Silveira, S.F., Vivas, M., Ferregueti, G.A. (2020) Twenty-two-year papaya breeding program: from breeding strategy establishment to cultivar development. *Functional Plant Breeding Journal* 1: 9–27.
- Perez, C.E.A., Rodrigues, F.Á., Moreira, W.R., DaMatta, F.M. (2014) Leaf gas exchange and chlorophyll *a* fluorescence in wheat plants supplied with silicon and infected with *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology* 104: 143–149.
- Pirone, T.P., Perry, K.L. (2002) Aphids: Non-persistent transmission. In: Callow, J.A. (ed.) *Advances in Botanical Research*. Elsevier, p. 1–19.

- Porter, B.W., Christopher, D.A., Zhu, Y.J. (2014) Genomics of papaya disease resistance. *In: Ming R., Moore, P. (eds.) Genetics and Genomics of Papaya*. New York, NY: Springer New York, p. 277–307.
- Pourrahim, R., Farzadfar, Sh., Golnaraghi, A.R., Shahraeen, N. (2003) First report of papaya ringspot virus in papaya in Iran. *Plant Dis* 87: 1148–1148.
- Preetpal, K., Jalpa, D., Soni, V. (2018) Early detection of leaf spot disease in *Tinospora cordifolia* through chlorophyll fluorescence OJIP analysis. *Rom J Biophys* 28: 11–18.
- R Core Team. (2022) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <https://www.R-project.org>.
- Revelle, W. (2023) psych: procedures for psychological, psychometric, and personality research. Northwestern University, Evanston, Illinois. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=psych>.
- Revers, F., García, J.A. (2015) Molecular biology of potyviruses. *In: Maramorosch, K., Mettenleiter, T.C. (eds.) Advances in Virus Research*. p. 101–199.
- Revers, F., Le Gall, O., Candresse, T., Maule, A.J. (1999) New advances in understanding the molecular biology of plant/potyvirus interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 12: 367–376.
- Rimberia, F.K., Ombwara, F.K., Mumo, N.N., Ateka, E.M. (2018) Genetic Improvement of Papaya (*Carica papaya* L.). *In: Al-Khayri, J.M., Jain, S.M., Johnson, D. V. (eds.) Advances in Plant Breeding Strategies: Fruits*. Cham: Springer International Publishing, p. 897–928.
- Rodríguez, D., Alonso, M., Tornet, Y., Valero, L., Lorenzetti, E.R., Pérez, R. (2013) Evaluación de accesiones cubanas de papaya (*Carica papaya* L.) ante la mancha anular. *Summa Phytopathol* 39: 24–27.
- Rodriguez, D., Tornet, Y., Alonso, M., Valero, L., Peña, I., Figueira, A., Ramos, R. (2011) Severidade da mancha anelar do mamoeiro em diferentes genótipos do grupo solo introduzidos em Cuba. *Journal of Biotechnology and Biodiversity* 2: 28–36.

- Romay, G., Lecoq, H., Desbiez, C. (2014) Zucchini tigré mosaic virus is a distinct potyvirus in the papaya ringspot virus cluster: molecular and biological insights. *Arch Virol* 159: 277–289.
- Ryšlavá, H., Müller, K., Semorádová, Š., Synková, H., Čeřovská, N. (2003) Photosynthesis and activity of phosphoenolpyruvate carboxylase in *Nicotiana tabacum* L. leaves infected by Potato virus A and Potato virus Y. *Photosynthetica* 41: 357–363.
- Saleem, A., Ali, Z., Yeh, S.D., Saeed, W., Imdad, A.B., Akbar, M.F., Goodman, R.E., Naseem, S. (2021) Genetic variability and evolutionary dynamics of atypical papaya ringspot virus infecting papaya. *PLoS One* 16: e0258298.
- Sanford, J.C., Johnston, S.A. (1985) The concept of parasite-derived resistance - deriving resistance genes from the parasite's own genome. *J Theor Biol* 113: 395–405.
- Santa Catarina, R., Cortes, D.F.M., Vettorazzi, J.C.F., Poltronieri, T.P. de S., Barros, G.B. de A., Arêdes, F.A.S., Azevedo, A.O.N., Ramos, H.C.C., Pereira, M.G. (2019) Combining ability for fruit yield and quality in papaya recombinant inbred lines from the sexual conversion backcrossing. *Euphytica* 215: 154.
- Santos, S.A., Silva, R.F., Pereira, M.G., Alves, E., Machado, J. C., Borém, F.M., Guimarães, R.M., Marques, E.R. (2009) Estudos morfoanatômicos de sementes de dois genótipos de mamão (*Carica papaya* L.). *Revista Brasileira de Sementes* 31: 116–122.
- Sayers, E.W., Agarwala, R., Bolton, E.E., Brister, J.R., Canese, K., Clark, K., Connor, R., Fiorini, N., Funk, K., Hefferon, T., Holmes, J.B., Kim, S., Kimchi, A., Kitts, P.A., Lathrop, S., Lu, Z., Madden, T.L., Marchler-Bauer, A., Phan, L., Schneider, V.A., Schoch, C.L., Pruitt, K.D., Ostell, J. (2019) Database resources of the National Center for Biotechnology Information. *Nucleic Acids Res* 47: D23–D28.
- Serrano, L.A.L., Cattaneo, L.F. (2010) O cultivo do mamoeiro no Brasil. *Rev Bras Frutic* 32: 657–959.
- Sharma, D.K., Andersen, S.B., Ottosen, C., Rosenqvist, E. (2015) Wheat cultivars selected for high F_v/F_m under heat stress maintain high photosynthesis, total

- chlorophyll, stomatal conductance, transpiration and dry matter. *Physiol Plant* 153: 284–298.
- Sharma, S.K., Tripathi, S. (2014) Papaya ringspot virus-P: overcoming limitations of resistance breeding in *Carica papaya* L. In: Sharma, P., Hohn, T., Gaur, R.K. (eds.) *Plant Virus–Host Interaction*. Elsevier, p. 177–194.
- Sharma, S.K., Tripathi, S. (2016) Resistance against papaya ringspot virus in *Vasconcellea* species: present and potential uses. In: Gaur, R.K., Petrov, N.M., Patil, B.L., Stoyanova, M.I. (eds.) *Plant Viruses: Evolution and Management*. Singapore: Springer Singapore, p. 215–230.
- Siar, S. V., Beligan, G.A., Sajise, A.J.C., Villegas, V.N., Drew, R.A. (2011) Papaya ringspot virus resistance in *Carica papaya* via introgression from *Vasconcellea quercifolia*. *Euphytica* 181: 159–168.
- Siddique, Z., Akhtar, K.P., Hameed, A., Ul-Haq, I., Ashraf, M.Y., Sarwar, N., Khan, M.K.R. (2015) Physiological response of cotton leaf curl burewala virus-infected plants of tolerant and susceptible genotypes of different *Gossypium* species. *Journal of Plant Pathology* 483–490.
- Singh, V., Rao, G.P., Shukla, K. (2005) Response of commercially important papaya cultivars to papaya ringspot virus in eastern U.P. conditions. *Indian Phytopath* 58: 212–216.
- Sivakumar, D., Wall, M.M. (2013) Papaya fruit quality management during the postharvest supply chain. *Food Reviews International* 29: 24–48.
- Smith, R., Adams, J., Stephens, D., Hick, P. (1995) Forecasting wheat yield in a Mediterranean-type environment from the NOAA satellite. *Aust J Agric Res* 46: 113.
- Souza Júnior, M.T., Nickel, O., Gonsalves, D. (2005) Development of virus resistant transgenic papayas expressing the coat protein gene from a Brazilian isolate of papaya ringspot virus. *Fitopatol Bras* 30: 357–365.
- Steinwand, M.A., Ronald, P.C. (2020) Crop biotechnology and the future of food. *Nat Food* 1: 273–283.
- Stirbet, A., Govindjee. (2011) On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: basics and

- applications of the OJIP fluorescence transient. *J Photochem Photobiol B* 104: 236–257.
- Stirbet, A., Riznichenko, G.Yu., Rubin, A.B., Govindjee. (2014) Modeling chlorophyll a fluorescence transient: Relation to photosynthesis. *Biochemistry (Moscow)* 79: 291–323.
- Storey, W.B. (1953) Genetics of the papaya. *Journal of Heredity* 44: 70–78.
- Storey, W.B. (1941) The botany and sex relationships of the papaya. In: Papaya production in the Hawaiian Islands. *Hawaii Agricultural Experiment Station, Bulletin* 87: 5–23.
- Strasser, B.J., Strasser, R.J. (1995) Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP-Test. In: Mathis, P. (ed.) *Photosynthesis: from Light to Biosphere*. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 4869–4872.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Govindjee. (1995) Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochem Photobiol* 61: 32–42.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M. (2000) The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation* 25: 445–483.
- Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Srivastava, A. (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou, G. C., Govindjee (eds.) *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 321–362.
- Takács, A., Horváth, J., Gáborjányi, R., Kazinczi, G. (2014a) Virus-induced physiologic changes in plants. In: Gaur, R.K., Hohn, T., Sharma, P. (eds.) *Plant Virus–Host Interaction*. Elsevier, p. 373–384.
- Talukdar, D., Dey, U., Jagtap, G.P. (2020) Important diseases of papaya and their integrated disease management. plant pathogens: detection and management for sustainable. In: Kumar, P., Tiwari, A.K., Kamle, M., et al. (eds.) *Plant Pathogens: detection and management for sustainable*. Canada: Apple Academic Press, p. 67–88.

- Teixeira, J.H. dos S., Guimarães, M.A.S., Cardoso, S.C., Brito, A. dos S., Diniz, R.P., de Oliveira, E.J., de Oliveira, S.A.S. (2021) Evaluation of resistance to bacterial blight in Brazilian cassava germoplasm and disease-yield relationships. *Trop Plant Pathol* 46: 324–335.
- Tennant, P.F. (1994) Differential protection against papaya ringspot virus isolates in coat protein gene transgenic papaya and classically cross-protected papaya. *Phytopathology* 84: 1359.
- Tennant, P.F., Fermin, G.A., Roye, M.E. (2007) Viruses infecting papaya (*Carica papaya* L.): etiology, pathogenesis, and molecular biology. *Plant Viruses* 1: 178–188.
- Thackray, D.J., Jones, R.A.C., Bwe, A.M., Coutts, B.A. (2000) Further studies on the effects of insecticides on aphid vector numbers and spread of cucumber mosaic virus in narrow-leafed lupins (*Lupinus angustifolius*). *Crop Protection* 19: 121–139.
- Thirugnanavel, A., Balamohan, T.N., Karunakaran, G., Manoranjitham, S.K. (2015) Effect of papaya ringspot virus on growth, yield and quality of papaya (*Carica papaya*) cultivars. *The Indian Journal of Agricultural Sciences* 85: 1069–1073.
- Thomas, J., Dodman, R. (1993) The first record of papaya ringspot virus-type P from Australia. *Australasian Plant Pathology* 22: 2.
- Tripathi, S., Suzuki, J.Y., Carr, J.B., McQuate, G.T., Ferreira, S.A., Manshardt, R.M., Pitz, K.Y., Wall, M.M., Gonsalves, D. (2011) Nutritional composition of Rainbow papaya, the first commercialized transgenic fruit crop. *Journal of Food Composition and Analysis* 24: 140–147.
- Tripathi, S., Suzuki, J.Y., Ferreira, S.A., Gonsalves, D. (2008) Papaya ringspot virus-P: characteristics, pathogenicity, sequence variability and control. *Mol Plant Pathol* 9: 269–280.
- Tseliou, E., Chondrogiannis, C., Kalachanis, D., Goudoudaki, S., Manoussopoulos, Y., Grammatikopoulos, G. (2021) Integration of biophysical photosynthetic parameters into one photochemical index for early detection of tobacco mosaic virus infection in pepper plants. *J Plant Physiol* 267: 153542.
- Valencia, P.R., Aguilera, G.M., Ortiz, D.T., Aguilera, M. (2003) Influencia de Variedades y Densidades de plantación de papayo (*Carica papaya* L.) sobre

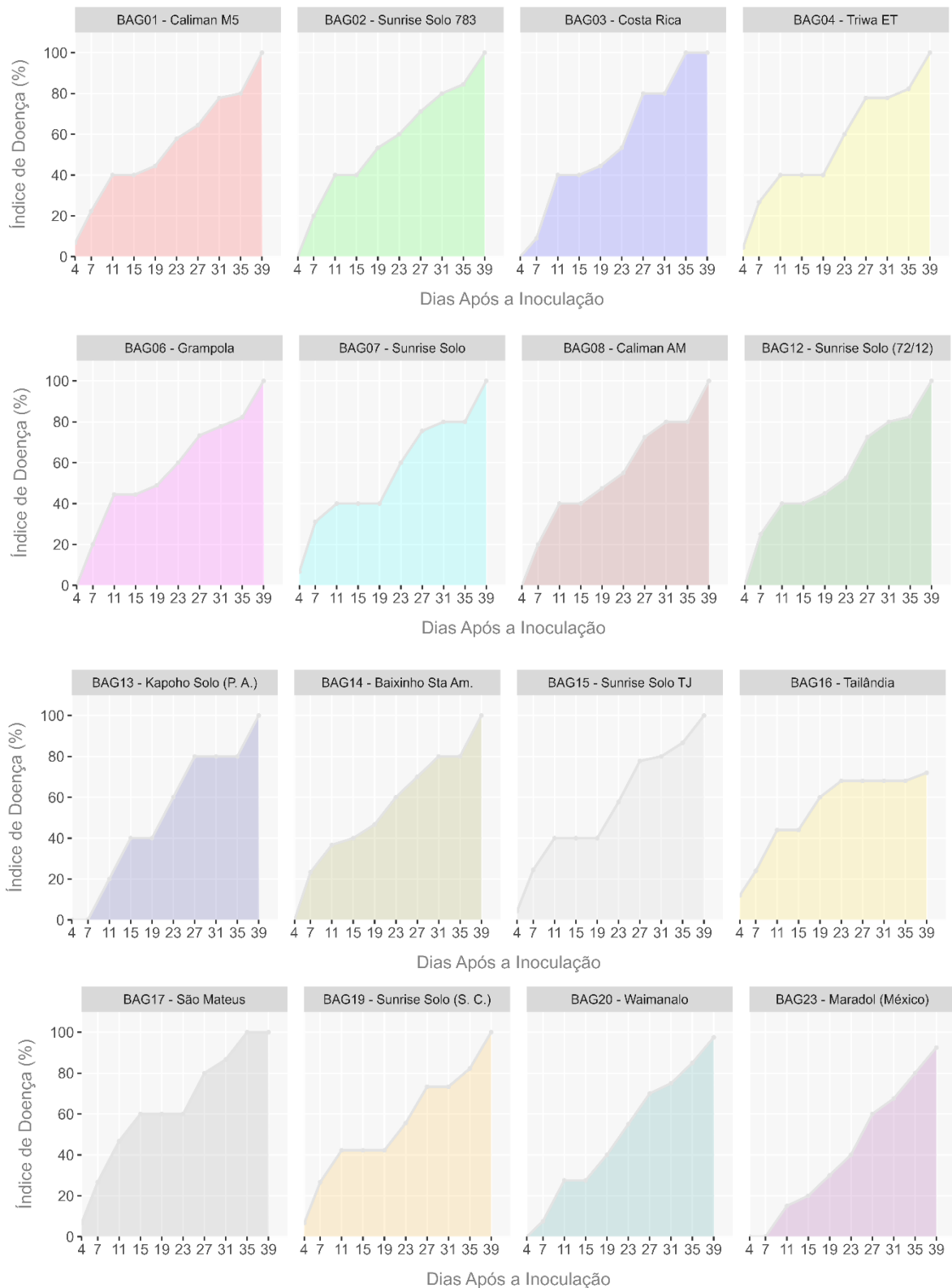
las epidemias de mancha anular. *Revista mexicana de Fitopatología* 21: 109–116.

- Verma, R.K., Mishra, R., Sharma, P., Choudhary, D.K., Gaur, R.K. (2014) Systemic infection of *Potyvirus*: a compatible interaction between host and viral proteins. In: Gaur, R.K., Sharma, P. (eds.) *Approaches to Plant Stress and their Management*. New Delhi: Springer India, p. 353–363.
- Vij, T., Prashar, Y. (2015) A review on medicinal properties of *Carica papaya* Linn. *Asian Pac J Trop Dis* 5: 1–6.
- Vincent, L., Soorianathasundaram, K., Shivashankara, K.S. (2019) Correlation of leaf parameters with incidence of papaya ring spot virus in cultivated papaya and its wild relatives. *Journal of Horticultural Sciences* 14: 130–136.
- Wang, H.L., Wang, C.C., Chiu, R.J., Sun, M.H. (1978) A preliminary study of papaya ringspot virus in Taiwan. *Plant Protection Bulletin* 20: 133–140.
- Wickham, H. (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer Cham, 260p.
- Wu, Z., Mo, C., Zhang, S., Li, H. (2018) Characterization of papaya ringspot virus isolates infecting transgenic papaya ‘Huanong No.1’ in South China. *Sci Rep* 8: 8206.
- Wylie, S.J., Adams, M., Chalam, C., Kreuze, J., López-Moya, J.J., Ohshima, K., Praveen, S., Rabenstein, F., Stenger, D., Wang, A., Zerbini, F.M. (2017) ICTV Virus Taxonomy Profile: *Potyviridae*. *Journal of General Virology* 98: 352–354.
- Yeh, S.D., Gonsalves, D. (1984) Evaluation of induced mutants of papaya ringspot virus for control by cross protection. *Phytopathology* 74: 1086–1091.
- Yeh, S.-D., Jan, F.-J., Chiang, C.-H., Doong, T.-J., Chen, M.-C., Chung, P.-H., Bau, H.-J. (1992) Complete nucleotide sequence and genetic organization of papaya ringspot virus RNA. *Journal of General Virology* 73: 2531–2541.
- Yeh, S.D., Kung, Y.J., Bau, H.J., Yu, T.A., Raja, J.A.J. (2010) Generation of a papaya hybrid variety with broadspectrum transgenic resistance to papaya ringspot virus and papaya leaf-distortion mosaic virus. *Transgenic Plant Journal* 4: 37–44.

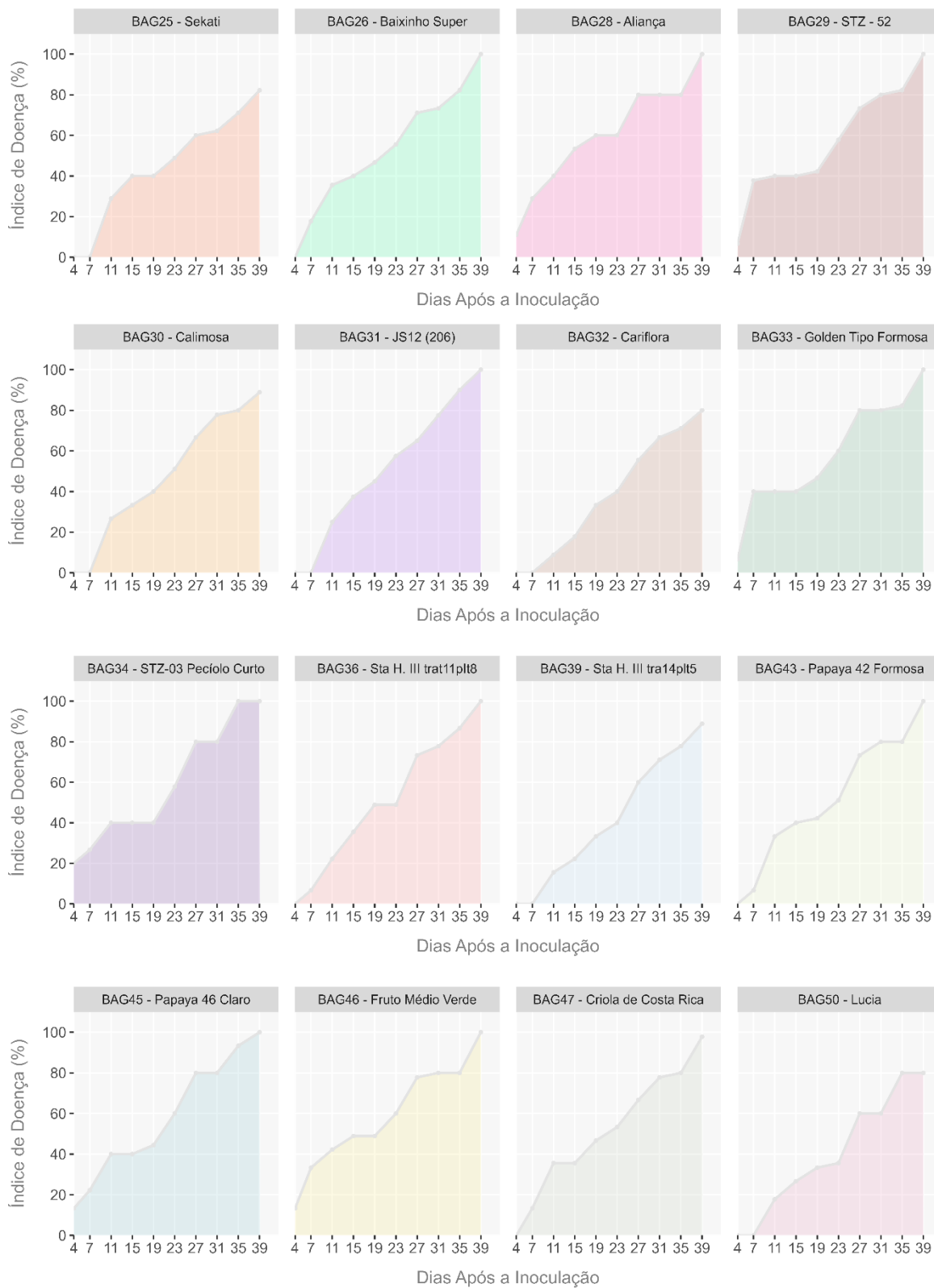
- Zanini, A.A., Di Feo, L., Luna, D.F., Paccioretti, P., Collavino, A., Rodriguez, M.S. (2021) Cassava common mosaic virus infection causes alterations in chloroplast ultrastructure, function, and carbohydrate metabolism of cassava plants. *Plant Pathol* 70: 195–205.
- Zhao, H., Jia, R.Z., Zhang, Y.-L., Zhu, Y.J., Zeng, H.-C., Kong, H., McCafferty, H., Guo, A.-P., Peng, M. (2016) Geographical and genetic divergence among *papaya ringspot virus* populations within Hainan province, China. *Phytopathology* 106: 937–944.
- Ziebell, H., Carr, J.P. (2010) Cross-Protection: a century of mystery. *In*: Carr, J.P., Loebenstein, G. (eds.) *Advances in Virus Research* Academic Press, p. 211–264.
- Zushi, K., Kajiwara, S., Matsuzoe, N. (2012) Chlorophyll a fluorescence OJIP transient as a tool to characterize and evaluate response to heat and chilling stress in tomato leaf and fruit. *Sci Hort* 148: 39–46.

APÊNDICE

Apêndice 1 - Progresso da doença de cada acesso com base no índice de doença.



Apêndice 1 - Cont.



. Apêndice 1 - Cont.

