FENOTIPAGEM BASEADA EM ÍNDICES SPAD E EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA NA AVALIAÇÃO DE GENÓTIPOS DE MAMOEIRO CONTRASTANTES QUANTO À RESISTÊNCIA AO PAPAYA RINGSPOT VIRUS-P

RACHEL KLITZKE SILVA BARCELOS

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
AGOSTO – 2026

FENOTIPAGEM BASEADA EM ÍNDICES SPAD E EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA NA AVALIAÇÃO DE GENÓTIPOS DE MAMOEIRO CONTRASTANTES QUANTO À RESISTÊNCIA AO PAPAYA RINGSPOT VIRUS-P

RACHEL KLITZKE SILVA BARCELOS

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

Orientadora: Prof.ª Helaine Christine Cancela Ramos

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
AGOSTO – 2026

FICHA CATALOGRÁFICA
UENF - Bibliotecas
Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

B242 Barcelos, Rachel Klitzke Silva.

Fenotipagem baseada em Índices SPAD e eficiência fotoquímica na avaliação de genótipos de mamoeiro contrastantes quanto à resistência ao Papaya ringspot virus-P / Rachel Klitzke Silva Barcelos. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2026.

123 f.
Bibliografia: 80 - 101.

Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2026.
Orientadora: Helaine Christine Cancela Ramos.

1. *Carica papaya*. 2. mancha-anelar. 3. fluorescência da clorofila. 4. fotossíntese. 5. melhoramento de plantas. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 631.5233

FENOTIPAGEM BASEADA EM ÍNDICES SPAD E EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA NA AVALIAÇÃO DE GENÓTIPOS DE MAMOEIRO CONTRASTANTES QUANTO À RESISTÊNCIA AO PAPAYA RINGSPOT VIRUS-P

RACHEL KLITZKE SILVA BARCELOS

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

Aprovada em 10 de agosto de 2026.

Comissão Examinadora:

gov.br Documento assinado digitalmente
WILLIAN KRAUSE
Data: 05/10/2026 09:00:46-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Willian Krause (D.Sc., Genética e Melhoramento de Plantas) - UNEMAT

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

Prof. Roberto Ramos Sobrinho (D.Sc., Fitopatologia) - UENF

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

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus. Só Ele sabe tudo o que passei para chegar até aqui. E mesmo nos momentos em que tudo parecia difícil ou, até mesmo, impossível, Ele mostrou que eu era capaz de vencer os obstáculos.

À Nossa Senhora, por sempre interceder por mim.

Aos meus pais, Anderson e Vanilda, me faltam palavras para expressar o quanto eu amo vocês! Muito obrigada por todo o amor, pelos conselhos e por sempre me apoiarem nas minhas decisões. Amo vocês!

Ao meu irmão, Pedro Henrique, o futuro médico veterinário da família, por toda a ajuda nas minhas "dúvidas veterinárias", pelo apoio e por todo o amor, mesmo do seu jeito. Amo você!

Ao meu namorado, Caio, o "senhor dos mamões", pela ajuda em algumas avaliações do meu experimento, pela compreensão e pelo apoio durante esses dois anos. Amo você!

À minha orientadora, Prof.ª Helaine, pela oportunidade, orientação, ensinamentos e sugestões.

Aos pós-docs Dra. Juliana Saltires e Dr. Alex Rodrigues, que sempre se disponibilizaram para me ajudar com as minhas dúvidas e com as análises de dados, além de todas as sugestões e de toda a ajuda em várias etapas dos meus experimentos. Muito obrigada!

Aos pós-docs Dra. Catiane Braga, pelas sugestões e pelo auxílio nos meus experimentos em casa de vegetação e no laboratório; e Dr. Júlio Vettorazzi, pelas

sugestões nas análises dos dados e por toda a ajuda quando desmontamos o segundo experimento.

Aos meus professores e conselheiros, Dr. Roberto e Dr. Eliemar, pelos ensinamentos, sugestões e contribuições para esta pesquisa, e por sempre estarem disponíveis para sanar minhas dúvidas.

A todos os professores do programa, pelos ensinamentos e por contribuírem na minha formação.

Ao secretário da PGGMP, Daniel, por toda a atenção, ajuda, dedicação, eficiência e por sempre estar disponível quando precisamos de ajuda.

Aos meus colegas do LMGV pela disponibilidade em me ajudar em algumas etapas dos meus experimentos.

Aos alunos do setor de Ecofisiologia Vegetal do LMGV pelo auxílio no uso dos equipamentos e prontidão para esclarecer todas as minhas dúvidas.

Aos meus colegas da PGGMP, pelos momentos de descontração.

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas da UENF, por contribuir para o meu crescimento científico e profissional.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) pela disponibilidade da estrutura e demais condições para a realização deste trabalho.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

SUMÁRIO

RESUMO vii
ABSTRACT ix
1. INTRODUÇÃO 1
2. OBJETIVOS 5
2.1 Objetivo geral 5
2.2 Objetivos específicos 5
3. CAPÍTULOS 6
3.1 RELAÇÃO ENTRE ÍNDICE SPAD E ESCALA DE NOTAS PARA AVALIAÇÃO DA SEVERIDADE DO PAPAYA RINGSPOT VIRUS-P EM MAMOEIRO (*Carica papaya* L.) 6
3.1.1 INTRODUÇÃO 6
3.1.2 REVISÃO 8
3.1.2.1 Aspectos gerais da cultura do mamoeiro 8
3.1.2.2 A doença da mancha-anelar 10
3.1.2.3 Avaliações por escalas visuais, problemáticas e alternativas 11
3.1.3 MATERIAL E MÉTODOS 14
3.1.3.1 Material genético 14
3.1.3.2 Condições experimentais 14
3.1.3.3 Isolado do PRSV-P e inoculação nas plantas 15
3.1.3.4 Avaliação da severidade da doença 16
3.1.3.5 Avaliação do teor de clorofila 17

3.1.3.6 Análises estatísticas 17
3.1.4 RESULTADOS 18
3.1.5 DISCUSSÃO 24
3.1.5 CONCLUSÕES 30
3.2 EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA EM GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.) CONTRASTANTES QUANTO À RESISTÊNCIA AO PRSV-P 31
3.2.1 INTRODUÇÃO 31
3.2.2 REVISÃO 33
3.2.2.1 Aspectos gerais 33
3.2.2.2 Avaliação da eficiência fotoquímica por meio da fluorescência da clorofila *a* 34
3.2.2.3 Respostas morfofisiológicas à infecção viral 38
3.2.3 MATERIAL E MÉTODOS 39
3.2.3.1 Material genético 39
3.2.3.2 Condições experimentais 39
3.2.3.3 Marcação das folhas 40
3.2.3.4 Obtenção e inoculação do isolado do PRSV-P nas plantas 41
3.2.3.5 Avaliação da severidade da doença 42
3.2.3.6 Avaliações da eficiência fotoquímica das folhas 42
3.2.3.7 Avaliações morfofisiológicas 42
3.2.3.8 Avaliação do Índice SPAD de todas as folhas da planta 43
3.2.3.9 Última avaliação da eficiência fotoquímica das folhas e avaliação morfofisiológica 43
3.2.3.10 Coleta das plantas e obtenção do peso seco 44
3.2.3.11 Análises estatísticas 45
3.2.4 RESULTADOS 46
3.2.4.1 Avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas iniciais 46
3.2.4.1.1 Diferenças significativas para interação 46
3.2.4.1.2 Diferenças significativas para genótipo 50
3.2.4.1.3 Diferenças significativas para tratamento 52
3.2.4.2 Avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas finais 53
3.2.4.2.1 Diferenças significativas para interação 53
3.2.4.2.2 Diferenças significativas para genótipo 56
3.2.4.2.3 Diferenças significativas para tratamento 57

3.2.4.3 Avaliação do índice SPAD de todas as plantas.....58
3.2.4.4 Avaliação fotoquímica e morfofisiológica final.....60
3.2.4.4.1 Avaliação fotoquímica.....62
3.2.4.4.1.1 Diferenças significativas para interação.....62
3.2.4.4.1.2 Diferenças significativas para genótipo.....63
3.2.4.4.1.3 Diferenças significativas para tratamento.....64
3.2.4.4.2 Avaliação morfofisiológica.....64
3.2.4.4.3 Partição da massa seca (%).....66
3.2.5 DISCUSSÃO.....67
3.2.5.1 Impactos da infecção sobre a eficiência fotoquímica das folhas (0 a 58 dias após a inoculação).....67
3.2.5.2 Impactos da infecção no crescimento e desenvolvimento das plantas (0 a 58 dias após a inoculação).....71
3.2.5.3 Avaliação do índice SPAD de todas as plantas.....72
3.2.5.4 Avaliação fotoquímica e morfofisiológica final.....74
3.2.5.5 Partição da biomassa seca (%).....78
3.2.6 CONCLUSÕES.....78
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....88
APÊNDICES.....102

RESUMO

BARCELOS, Rachel Klitzke Silva; M.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; agosto 2026; Fenotipagem baseada em Índices SPAD e eficiência fotoquímica na avaliação de genótipos de mamoeiro contrastantes quanto à resistência ao Papaya ringspot virus-P; Orientadora: D.Sc. Helaine Christine Cancela Ramos; Conselheiros: D.Sc. Roberto Ramos Sobrinho e Ph.D. Messias Gonzaga Pereira.

A doença da mancha-anelar, causada pelo Papaya ringspot virus-P (PRSV-P), é mundialmente conhecida como a virose de maior importância econômica na cultura do mamoeiro (*Carica papaya* L.). Tendo em vista a subjetividade das avaliações visuais que, comumente, são utilizadas no manejo da doença, esse trabalho teve como objetivos validar a escala de severidade do PRSV-P, por meio do índice SPAD (índice associado à concentração de clorofilas nas folhas), e caracterizar a eficiência fotoquímica e de características morfofisiológicas em genótipos contrastantes à infecção viral, a fim de subsidiar o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro. O primeiro experimento, para validação da escala de notas, foi realizado em casa de vegetação na UENF. Para tanto, foram selecionados três genótipos suscetíveis ao PRSV-P. O delineamento foi inteiramente casualizado, com quatro tratamentos e dez repetições. Os três genótipos selecionados foram inoculados com o PRSV-P e um dos acessos foi utilizado como o controle não inoculado do experimento. Foram realizadas as análises visuais dos sintomas, por meio da escala de notas, e a avaliação do índice SPAD foi feita por meio do medidor portátil de clorofilas SPAD-502. As avaliações ocorreram a cada quatro dias. Os dados obtidos foram submetidos ao teste de

correlação de Spearman a 1%, à análise de regressão linear, à análise de variância e ao teste de Tukey a 5%. Com base nos resultados de correlação, observou-se uma forte associação negativa entre a severidade e o índice de clorofila (ρ = -0,897), com a regressão linear evidenciando uma relação inversa entre as variáveis. O índice SPAD mostrou ser uma ferramenta de fenotipagem mais precisa e objetiva quando comparada à acuidade visual, sendo capaz de detectar danos na maquinaria fotossintética mesmo em plantas visualmente assintomáticas. Já no segundo experimento, foram avaliadas a eficiência fotoquímica e as respostas morfofisiológicas dos genótipos BAG17 (suscetível) e BAG89 (resistente). O BAG17 apresentou alta suscetibilidade, demonstrando dano severo no fotossistema II (PSII) após a infecção viral, com declínio da eficiência fotoquímica máxima do PSII (F_v/F_m) para valores abaixo de 0,70. Também foi observada a redução abrupta no índice SPAD, inibição do crescimento e redução crítica na alocação de biomassa para as raízes, resultando em um baixo Índice de Qualidade de Dickson (IQD). Em contrapartida, o genótipo BAG89 demonstrou notável resistência. Mesmo sob infecção viral, manteve a eficiência fotoquímica estável, com valores de F_v/F_m próximos a 0,75, além de adequada preservação do teor de clorofila das folhas. Em geral, o BAG89 não teve alterações significativas nas características biométricas avaliadas e apresentou um valor adequado de IQD. Portanto, as características fisiológicas estudadas, como o índice de clorofilas SPAD e a emissão da fluorescência da clorofila, se apresentaram como ferramentas de fenotipagem objetivas e capazes de detectar precocemente alterações nas plantas. Devido aos mecanismos de manutenção funcional e de crescimento frente à infecção, o genótipo BAG89 se apresentou como um material promissor para integrar o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro na busca por cultivares resistentes ao PRSV-P.

Palavras-chave: *Carica papaya*; mancha-anelar; fluorescência da clorofila; fotossíntese; melhoramento de plantas.

ABSTRACT

BARCELOS, Rachel Klitzke Silva; M.Sc.; State University of the North Fluminense Darcy Ribeiro; August 2026; Phenotyping based on SPAD Indices and photochemical efficiency in the evaluation of papaya genotypes contrasting for resistance to Papaya ringspot virus-P; Advisor: D.Sc. Helaine Christine Cancela Ramos; Committee members: D.Sc. Roberto Ramos Sobrinho and Ph.D. Messias Gonzaga Pereira.

Papaya ringspot disease, caused by Papaya ringspot virus-P (PRSV-P), is widely recognized as the most economically important viral disease affecting papaya (*Carica papaya* L.) worldwide. Given the subjectivity of visual assessments commonly used for disease evaluation and management, this study aimed to validate the PRSV-P severity rating scale using the SPAD index, a proxy for leaf chlorophyll concentration, and to characterize photochemical efficiency and morphophysiological traits in genotypes contrasting in their responses to viral infection, thereby providing support for the Papaya Breeding Program. The first experiment, conducted to validate the severity rating scale, was carried out in a greenhouse at the State University of the North Fluminense Darcy Ribeiro (UENF). Three PRSV-P-susceptible genotypes were selected. The experiment was arranged in a completely randomized design with four treatments and ten replicates. The three selected genotypes were inoculated with PRSV-P, while one accession was maintained as the non-inoculated control. Disease symptoms were visually assessed using the severity rating scale, and the SPAD index was determined using a portable SPAD-502 chlorophyll meter. Evaluations were performed at four-day

intervals. The data were subjected to Spearman's rank correlation test at the 1% significance level, linear regression analysis, analysis of variance, and Tukey's test at the 5% significance level. A strong negative association was observed between disease severity and the SPAD index ($\rho = -0.897$), while linear regression confirmed an inverse relationship between the variables. The SPAD index proved to be a more precise and objective phenotyping tool than visual assessment, enabling the detection of damage to the photosynthetic machinery even in plants without visible symptoms. In the second experiment, photochemical efficiency and morphophysiological responses were evaluated in the BAG17 (susceptible) and BAG89 (resistant) genotypes. BAG17 exhibited high susceptibility to PRSV-P, showing severe impairment of photosystem II (PSII) following viral infection, as indicated by a decline in the maximum quantum yield of PSII photochemistry (F_v/F_m) to values below 0.70. A marked reduction in the SPAD index, growth inhibition, and a critical decrease in biomass allocation to the roots were also observed, resulting in a low Dickson Quality Index (DQI). In contrast, BAG89 exhibited remarkable resistance to PRSV-P. Despite viral infection, this genotype maintained stable photochemical efficiency, with F_v/F_m values close to 0.75, as well as adequate preservation of leaf chlorophyll levels. Overall, BAG89 showed no significant changes in the biometric traits evaluated and exhibited an adequate DQI. Therefore, the physiological traits evaluated, particularly the SPAD index and chlorophyll fluorescence emission, proved to be objective phenotyping tools capable of detecting early physiological alterations in plants. Given its ability to maintain photosynthetic function and growth under viral infection, BAG89 represents a promising genetic resource for incorporation into the Papaya Breeding Program aimed at developing PRSV-P-resistant cultivars.

Keywords: *Carica papaya*; papaya ringspot disease; chlorophyll fluorescence; photosynthesis; plant breeding.

1. INTRODUÇÃO

O mamão é um dos frutos tropicais mais comercializados no mundo, sendo este sucesso atrelado ao alto valor nutricional, à produtividade da espécie, à disponibilidade de sementes e à facilidade de cultivo (Vincent *et al.*, 2019). Dentre os países produtores de mamão, a Índia, a Indonésia, a República Dominicana, o México e o Brasil se destacam como os maiores produtores mundiais deste fruto, com um total de 10,3 milhões de toneladas (Atlas Big, 2025). Além disso, com base nas projeções mais recentes da Organização das Nações Unidas para a Alimentação e Agricultura (FAO) em conjunto com a Organização para a Cooperação e Desenvolvimento Econômico (OECD) (2026), a produção global de mamão deve aumentar para 18 milhões de toneladas até 2035, representando uma taxa média de crescimento anual de 2,1%.

Todavia, apesar das projeções de crescimento da produção do mamoeiro, a cultura enfrenta diversos desafios relacionados a pragas e doenças. Dentre as doenças de maior importância econômica, estão a meleira (Papaya meleira virus – PMeV), o amarelo-letal (Papaya lethal yellowing virus - PLYV) e a mancha-anelar (Papaya ringspot virus – PRSV-P) (Oliveira *et al.*, 2011). Entretanto, a doença da mancha-anelar é reconhecida mundialmente por possuir maior importância econômica e distribuição geográfica, sendo extremamente prejudicial à cultura, uma vez que diminui a produtividade e a qualidade dos frutos (Umer *et al.*, 2022).

O Papaya ringspot virus tipo P (PRSV-P) pertence à família *Potyviridae*, espécie *Potyvirus papayanuli* (ICTV, 2021). É uma partícula viral alongada e

flexuosa, não envelopada, cujo genoma é constituído por RNA de fita simples de sentido positivo (Yeh *et al.*, 1992; Gonsalves *et al.*, 2010). Seu genoma possui aproximadamente 10.326 nucleotídeos e codifica uma poliproteína, a qual é clivada em diferentes proteínas funcionais (Verma *et al.*, 2013; Mishra *et al.*, 2016; Wylie *et al.*, 2017). A transmissão ocorre de forma não persistente e em curto período de tempo (Gonsalves *et al.*, 2010), por meio de diferentes espécies de afídeos (Tripathi *et al.*, 2008; Azad *et al.*, 2014; Desbiez e Lecoq, 2021; Umer *et al.*, 2022). Entre os sintomas característicos, destacam-se mosaico, clorose, distorção e bolhosidade nas folhas, estrias oleosas encharcadas de água nos pecíolos e no tronco, e manchas oleosas em formato de anéis nos frutos (Rezende e Fancelli, 1997; Ventura *et al.*, 2004; Tripathi *et al.*, 2008; Gonsalves *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011; Hamim *et al.*, 2018; Umer *et al.*, 2022).

Devido à rápida transmissão do vírus e à necessidade de combater a doença na lavoura, técnicas como o *roguing* são utilizadas pelos produtores para eliminar as plantas doentes e evitar a disseminação do PRSV-P (Ventura *et al.*, 2015). Para a identificação das plantas infectadas, normalmente são avaliados os sintomas morfológicos nas plantas. Para isso, é comum a utilização de escalas de notas para a avaliação da severidade dos sintomas. Contudo, por depender da precisão e da acuidade visual de cada avaliador, esse método é subjetivo e sujeito a erros. Além disso, fatores como o genótipo do mamoeiro, a variabilidade do isolado viral e as condições ambientais podem influenciar a expressão e a intensidade dos sintomas, resultando em heterogeneidade fenotípica entre plantas infectadas pelo PRSV-P (Gonsalves, 1993) e, consequentemente, impactando a avaliação visual da doença. Dessa forma, a utilização de métodos complementares de fenotipagem pode contribuir para a obtenção de avaliações mais objetivas e precisas. Para tanto, algumas análises fisiológicas tornam-se ferramentas importantes, pois permitem mostrar as alterações que ocorrem na maquinaria fotossintética de plantas submetidas a estresses bióticos.

Avaliações relacionadas à fotossíntese já vêm sendo utilizadas em diferentes estudos de fitoviroses em mamoeiro, uma vez que a infecção viral pode ocasionar alterações na estrutura e no funcionamento dos cloroplastos, comprometendo o desempenho do aparato fotossintético (Zhao *et al.*, 2016). Nesse contexto, a quantificação dos pigmentos fotossintéticos possibilita avaliar alterações nos teores de clorofilas e carotenoides em plantas infectadas por vírus.

Estudos realizados com plantas de mamoeiro infectadas e não infectadas pelo PRSV apresentaram menores teores de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides nas folhas com sintomas da doença (Rahman *et al.*, 2008; Mederos *et al.*, 2009; Singh e Shukla, 2009). De forma semelhante, foram observadas reduções significativas nos teores de clorofilas totais e na relação entre carotenoides e clorofilas em plantas de mamoeiro infectadas pelo Papaya mosaic virus (PMV). A redução da razão carotenoides/clorofila pode estar relacionada a um menor potencial de proteção das células contra o estresse oxidativo em resposta à infecção viral (Nanda e Biswal, 2008).

Além das alterações nos pigmentos fotossintéticos, a interação entre vírus e cloroplasto pode ocasionar a redução da pigmentação de clorofila, alterações na fluorescência da clorofila e no acúmulo de fotoassimilados, além de comprometer a eficiência dos fotossistemas (Zhao *et al.*, 2016). Por exemplo, na avaliação da mandioca sob infecção do Cassava common mosaic virus (CsCMV), as alterações na estrutura dos cloroplastos foram acompanhadas pela redução do teor de clorofila e da taxa de assimilação líquida de CO_2 (Zanini *et al.*, 2021). Já em *Noccaea ochroleucum*, o Turnip yellow mosaic virus (TYMV) interrompeu o complexo antena do fotossistema II (PSII), reduziu a eficiência do transporte de elétrons e inativou os centros de reação (Morina *et al.*, 2020). Em plantas de mamoeiro suscetíveis ao PRSV-P, a infecção viral ocasionou a redução da condutância estomática e da taxa de assimilação líquida de CO_2 à medida que a severidade dos sintomas aumentava (Vincent *et al.*, 2022). Também foram descritas alterações no desempenho fotossintético, com a perda gradual da eficiência fotoquímica máxima do PSII com a progressão e a severidade dos sintomas (Medeiros *et al.*, 2025). Similarmente, Braga *et al.* (2025b) observaram alterações nos pigmentos fotossintéticos, no fluxo de energia e na inativação dos centros de reação de genótipos com maiores índices de doença.

Apesar dos resultados promissores, pesquisas relacionadas aos efeitos da infecção do mamoeiro pelo PRSV-P sobre a eficiência fotoquímica ainda são limitadas, especialmente quando associadas a avaliações morfofisiológicas. Além disso, não foram descritas cultivares comerciais naturalmente resistentes ao PRSV-P até o momento. Porém, cultivares transgênicas foram obtidas por meio da engenharia genética (Pang e Sanford, 1988; Fitch *et al*., 1992; Souza Júnior *et al*., 2005), sendo elas SunUp e Rainbow, ambas originárias do Havaí, as quais já são

comercializadas nos Estados Unidos. Entretanto, a comercialização e a utilização de cultivares modificadas geneticamente são restritas a algumas regiões, devido às leis vigentes e à aceitação pelos consumidores de alimentos transgênicos (Gonsalves, 2013).

Diante desse cenário, o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro da UENF/CALIMAN, uma parceria entre a Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e a empresa Caliman Agrícola S.A., iniciou uma linha de pesquisa direcionada à resistência do mamoeiro à doença da mancha-anelar. Recentemente, foi realizada a caracterização de diferentes acessos do Banco Ativo de Germoplasma da UENF/CALIMAN quanto à infecção pelo PRSV-P, além do uso da eficiência da maquinaria fotoquímica, por meio da emissão da fluorescência da clorofila, como mais uma ferramenta de avaliação das respostas das plantas à ação do PRSV-P (Braga *et al.*, 2025a; Braga *et al.*, 2025b).

Portanto, avaliações da eficiência fotoquímica em plantas de mamoeiro infectadas pelo PRSV-P, por meio da análise da emissão da fluorescência da clorofila a, são necessárias para ampliar o conhecimento acerca das respostas fisiológicas de folhas de mamoeiro ao estresse ocasionado pela mancha-anelar. Em conjunto com as análises fotoquímicas, torna-se importante avaliar as alterações morfofisiológicas para verificar como as alterações na eficiência fotoquímica interferem no crescimento das plantas infectadas pelo PRSV-P. Assim, o presente estudo visa subsidiar o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro da UENF/CALIMAN, por meio da fenotipagem fisiológica e de avaliações da eficiência fotoquímica associadas à biometria, na busca por métodos mais eficientes para avaliação e seleção de genótipos resistentes ao PRSV-P.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Realizar a fenotipagem dos sintomas do PRSV-P em mamoeiro por meio do índice de clorofila SPAD e caracterizar as respostas fotoquímicas e morfofisiológicas de genótipos contrastantes quanto à sensibilidade à infecção viral, a fim de subsidiar o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro da UENF.

2.2 Objetivos específicos

- Avaliar os valores dos índices de clorofilas SPAD em plantas infectadas pelo PRSV-P e correlacionar esses valores com a escala de notas de severidade;
- Caracterizar os efeitos do PRSV-P em genótipos contrastantes quanto à doença sobre a eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII);
- Avaliar o impacto da infecção sobre a biometria em genótipos contrastantes.

3. CAPÍTULOS

3.1 RELAÇÃO ENTRE ÍNDICE SPAD E ESCALA DE NOTAS PARA AVALIAÇÃO DA SEVERIDADE DO PAPAYA RINGSPOT VIRUS-P EM MAMOEIRO (*Carica papaya* L.)

3.1.1 INTRODUÇÃO

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma frutífera originária da América tropical que se adaptou muito bem ao clima brasileiro. Como resultado, o país se tornou um dos maiores produtores mundiais, com produção de, aproximadamente, 1,15 milhão de toneladas ano^{-1} (IBGE, 2025), além de ser um dos principais países exportadores do fruto (Fontes *et al.*, 2012). A produção de mamão ocorre em todos os estados brasileiros; entretanto, o Espírito Santo e a Bahia se destacam por serem os maiores produtores do país. Juntos, os estados somam mais de 60% de toda a produção nacional (IBGE, 2025).

Todavia, o manejo da cultura está sujeito a diversos problemas fitossanitários, gerando impactos negativos no mercado produtor. Dentre esses problemas, a doença da mancha-anelar, ocasionada pelo Papaya ringspot virus tipo P (PRSV-P), é considerada a virose mais destrutiva e devastadora que acomete a cultura (Castro *et al.*, 2023). O vírus é transmitido por afídeos de maneira

não persistente, ocasionando sintomas como mosaico, clorose, bolhas e redução da área foliar, além de estrias oleosas encharcadas de água nos pecíolos e no caule, e anéis oleosos nos frutos (Rezende e Fancelli, 1997; Ventura *et al.*, 2004; Tripathi *et al.*, 2008; Gonsalves *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011; Hamim *et al.*, 2018; Umer *et al.*, 2022).

Pelo fato de a maioria dos fitovírus se apresentar de forma sistêmica nas plantas (Samuel, 1934; Matthews, 2012; Hull, 2013), é comum a utilização de escalas de notas para a avaliação da severidade de fitoviroses em diversas culturas, como é o caso do PRSV-P em mamoeiro. Todavia, esse método de avaliação é subjetivo por depender da precisão e da acuidade visual dos avaliadores. Estudos fitopatométricos clássicos e contemporâneos confirmam que estimativas visuais introduzem um elevado viés de avaliação, afetando diretamente a acurácia e a reprodutibilidade dos dados estatísticos (Nutter Jr. e Schultz, 1995; Bock *et al.*, 2022). Essa limitação é ainda mais severa no caso de fitoviroses sistêmicas, cujos sintomas de mosaico e clorose progressiva carecem de barreiras visuais nítidas, dificultando a quantificação precisa pelo olho humano (Madden *et al.*, 2007; Bock *et al.*, 2016).

Nesse contexto, o uso de uma instrumentação com precisão adequada torna-se importante para a validação das escalas de notas, que, no caso do mamoeiro, é uma alternativa para tornar as avaliações da severidade da mancha-anelar mais precisas e objetivas. Tais ações podem complementar ou substituir o uso das escalas visuais nas avaliações da severidade do PRSV-P. Por exemplo, métodos como a fotografia digital e a análise de imagens e, mais recentemente, imagens baseadas em sensores têm demonstrado maior objetividade na avaliação da severidade de doenças (Bock *et al.*, 2010; Bock *et al.*, 2020). No entanto, apesar do avanço dessas tecnologias, as escalas visuais continuam sendo amplamente utilizadas devido ao baixo custo, à maior agilidade, à praticidade e à facilidade de aplicação em campo e em ambientes controlados.

Outrossim, as análises fisiológicas, que podem ser realizadas por meio de equipamentos que permitem uma avaliação rápida, precisa e não destrutiva, notadamente a determinação do índice de clorofilas SPAD, constituem uma alternativa importante. Além da economia de tempo, espaço e recursos, essa análise fisiológica instrumental supracitada permite estimar, indiretamente, a capacidade fotossintética das folhas. Portanto, este trabalho teve como objetivo

relacionar os valores do índice de clorofila SPAD à escala de notas utilizada na avaliação da severidade do PRSV-P em mamoeiro, a fim de subsidiar o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro da UENF/CALIMAN.

3.1.2 REVISÃO

3.1.2.1 Aspectos gerais da cultura do mamoeiro

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma planta semiperene tropical de grande importância econômica. A espécie pertence à família Caricaceae, a qual é dividida em seis gêneros, totalizando 35 espécies no total, sendo: *Carica* (uma espécie), *Horovitzia* (uma espécie), *Jarilla* (três espécies), *Jacaratia* (oito espécies), *Vasconcellea* (20 espécies) e *Cylicomorpha* (duas espécies) (Burns *et al.*, 2023). Os primeiros cinco gêneros são originários do continente americano, enquanto o último tem origem africana (Van Droogenbroeck *et al.*, 2004; Embrapa, 2009; Burns *et al.*, 2023). Em relação ao centro de origem de *C. papaya*, estudos apontam a região do sul do México e da América Central (Agarwal *et al.*, 2016; Rimberia *et al.*, 2018) e parte norte da América do Sul (Embrapa, 2009; Agarwal *et al.*, 2016) como regiões de origem do mamoeiro comercial.

A espécie *C. papaya* é diploide, com 2n=2x=18 cromossomos (Damasceno Junior *et al.*, 2009; Burns *et al.*, 2023) e trioica, ou seja, possui três formas sexuais: feminina, masculina e hermafrodita (Ming *et al.*, 2007; Araújo *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2012; Kumar *et al.*, 2013), com genoma apresentando, aproximadamente, 372 Mb (Arumuganathan e Earle, 1991; Ming *et al.*, 2008). Em relação à determinação do sexo no mamoeiro, esta ocorre por um par de cromossomos sexuais (X/Y) (Liu *et al.*, 2004; Ming *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2012; Burns *et al.*, 2023), no qual as plantas femininas são homogaméticas (XX), enquanto as masculinas e hermafroditas são heterogaméticas (XY e XY_h, respectivamente) (Liu *et al.*, 2004; Burns *et al.*, 2023).

O mamoeiro, por ser uma frutífera tropical, possui temperaturas ótimas para o adequado crescimento e desenvolvimento entre 22ºC e 26ºC (Dantas *et al.*, 2013). Por esse motivo, se adaptou muito bem ao clima brasileiro (Morais *et al.*, 2007; Ramos *et al.*, 2008). Segundo o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística

(IBGE), em 2025, o Brasil produziu cerca de 1,15 milhão de toneladas de mamão, correspondendo a um valor total de 2,51 bilhões de reais. O maior produtor foi o estado do Espírito Santo (33,30%), seguido pelos estados da Bahia (27,54%), Ceará (10,27%) e Rio Grande do Norte (8,86%) (IBGE, 2025), os quais se configuram como os maiores produtores do país. Já em escala global, o Brasil ocupa o segundo lugar de maior produção, atrás apenas da Índia, que produz cerca de 5,5 milhões de toneladas ano^{-1} (Atlas Big, 2025).

Comercialmente no Brasil, as cultivares de mamoeiro mais exploradas são classificadas em dois grupos, que têm como base o tipo de fruto, sendo o grupo ‘Solo’ e o grupo ‘Formosa’ (Dantas, 2000). As cultivares do grupo ‘Solo’ produzem frutos menores, com peso médio variando de 350 g a 700 g, sendo destinados ao mercado interno e externo. Já as cultivares do grupo ‘Formosa’ produzem frutos maiores, com um peso médio que varia entre 800 g e 1.100 g. Por esse motivo, os frutos não são apreciados pelo mercado externo, sendo – assim – destinados majoritariamente ao mercado interno.

O mamão é conhecido por possuir diversos valores nutricionais e medicinais (Tripathi *et al.*, 2011; Vij e Prashar, 2015; Agarwal *et al.*, 2016; Basalingappa *et al.*, 2018; Koul *et al.*, 2022), podendo ser consumido *in natura*, incorporado em saladas ou em sobremesas (Ujjan *et al.*, 2025). A polpa possui alto teor de vitaminas A, B e C (Koul *et al.*, 2022; Burns *et al.*, 2023), proteínas, carboidratos, minerais e fibras (Vij e Prashar, 2015; Basalingappa *et al.*, 2018; Burns *et al.*, 2023), além de papaína (Koul *et al.*, 2022; Ujjan *et al.*, 2025) e carotenoides (Vij e Prashar, 2015; Koul *et al.*, 2022; Burns *et al.*, 2023; Ujjan *et al.*, 2025), bem como possui propriedades antimicrobianas, antiamebianas (Vij e Prashar, 2015; Bandgar e Bhintade, 2024), antifúngicas e antivirais (Vij e Prashar, 2015; Basalingappa *et al.*, 2018). Contudo, apesar de a polpa do fruto ser a mais consumida, as sementes e a casca, além de outras partes da planta, como flores, folhas, caules e raízes, também podem ser utilizadas para consumo (Basalingappa *et al.*, 2018).

Todavia, o manejo da cultura do mamoeiro enfrenta diversos desafios relacionados a pragas e doenças, bem como desafios relacionados aos fatores ambientais infraótimos e supraótimos, que interferem diretamente na produção e na qualidade dos frutos (Campostrini e Glenn, 2007; Martins e Ventura, 2007; Rodríguez *et al.*, 2013). Dentre esses problemas, as viroses estão entre as

principais doenças que acometem o mamoeiro, ocasionando dificuldades no controle dessas patologias (Oliveira *et al.*, 2011), a migração constante das zonas produtoras (Lima *et al.*, 2001; Oliveira *et al.*, 2011), além da elevada perda da produção de frutos (Lima *et al.*, 2001; Martins e Ventura, 2007). Existem várias doenças causadas por vírus, mas as de maior importância são o amarelo-letal, a meleira e a mancha-anelar. Esta última doença é considerada a mais destrutiva (Martins e Ventura, 2007; Tennant *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2011; Castro *et al.*, 2023), possuindo ampla distribuição geográfica e importância econômica (Lima *et al.*, 2001).

3.1.2.2 A doença da mancha-anelar

A doença da mancha-anelar, também conhecida popularmente como mosaico do mamoeiro, é causada pelo Papaya ringspot virus – P (PRSV-P), sendo um vírus pertencente à família *Potyviridae*, gênero *Potyvirus*, espécie *P. papayanuli* (ICTV, 2021). Este vírus é uma partícula alongada e flexuosa, não envelopada, com comprimento médio entre 760 e 800 nm e 12 nm de diâmetro (Gonsalves *et al.*, 2010). O genoma do PRSV-P é composto por uma fita simples de RNA de sentido positivo (+ ssRNA), com 10.326 nucleotídeos, e possui apenas uma região de leitura aberta (ORF) que codifica uma poliproteína (Yeh *et al.*, 1992). A poliproteína sofre clivagem a partir de três proteases codificadas pelo vírus, gerando dez proteínas funcionais, sendo: a P1-Pro (protease da proteína um), HC-Pro (protease do componente auxiliar), P3 (proteína três), 6K1 (proteína putativa um), CI (proteína de inclusão citoplasmática), 6K2 (proteína putativa dois), VPg (proteína viral ligada ao genoma), NIa-Pro (protease de inclusão nuclear A), NIb (proteína de inclusão nuclear B) e CP (proteína de revestimento) (Verma *et al.*, 2013; Mishra *et al.*, 2016; Wylie *et al.*, 2017). Além disso, há uma pequena ORF no cistron em P3, a qual traduz um peptídeo adicional (P3N-PIPO) (Chung *et al.*, 2008). Em cada extremidade do genoma, o material genético do vírus possui regiões não traduzidas (UTRs) (Verma *et al.*, 2013), sendo que, na região 5’ UTR, há uma VPg ligada covalentemente e, na região 3’ UTR, ocorre a presença de uma cauda poli-A (Mishra *et al.*, 2016; Wylie *et al.*, 2017).

O PRSV possui dois tipos: o tipo-W (PRSV-W) que infecta apenas espécies da família Cucurbitaceae, enquanto o tipo-P (PRSV-P) pode infectar espécies das famílias Caricaceae e Cucurbitaceae (Tripathi *et al.*, 2008; Azad *et al.*, 2014; Basso

et al., 2016; Umer *et al.*, 2022). Ambos os tipos possuem como vetores diversas espécies de pulgões (Tripathi *et al.*, 2008; Azad *et al.*, 2014; Umer *et al.*, 2022), entre as quais *Aphis gossypii*, *A. craccivora* e *Myzus persicae*, que são as espécies mais eficientes na transmissão do vírus (Desbiez e Lecoq, 2021). A transmissão ocorre de forma não persistente (Gonsalves *et al.*, 2010; Umer *et al.*, 2022); nessa modalidade, o vírus não se multiplica no vetor e é transmitido em um curto período de tempo (Gonsalves *et al.*, 2010). Ainda, segundo Gonsalves *et al.* (2010), o ciclo de transmissão se inicia quando o afídeo se alimenta do mamoeiro infectado, adquirindo o vírus, e, em curto espaço de tempo, já se torna capaz de infectar plantas saudáveis.

A doença se manifesta com sintomas que incluem mosaico, clorose, distorção e bolhas nas lâminas foliares, estrias oleosas encharcadas de água nos pecíolos e no tronco, e manchas oleosas em formato de anéis nos frutos (Rezende e Fancelli, 1997; Ventura *et al.*, 2004; Tripathi *et al.*, 2008; Gonsalves *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011; Hamim *et al.*, 2018; Umer *et al.*, 2022). O PRSV-P não apenas ocasiona a redução na produção dos frutos, mas também pode reduzir as concentrações de açúcar do fruto em 50% ou mais (Umer *et al.*, 2022), afetando o mercado consumidor.

O primeiro registro do PRSV ocorreu no Havaí (Jensen, 1949), sendo relatado, posteriormente, em diversos outros países do mundo, como Estados Unidos, México, Japão, Austrália, Índia, China, Taiwan e Brasil (Ventura *et al.*, 2004; Azad *et al.*, 2014; Cheng *et al.*, 2017; Umer *et al.*, 2022). No Brasil, na década de 1970, a doença da mancha-anelar foi o maior problema fitossanitário no estado de São Paulo, o qual era o maior produtor de mamão do país (Ventura *et al.*, 2004). Por esse motivo, o cultivo do mamoeiro migrou para outros estados brasileiros e hoje possui grande destaque nos estados do Espírito Santo e da Bahia. Todavia, o PRSV-P já foi registrado em todas as regiões brasileiras produtoras de mamão (Dantas *et al.*, 2006), tornando-se uma doença de grande importância para os produtores. Dessa forma, a fim de combater a doença na lavoura, técnicas como o *roguing* são utilizadas pelos produtores (Ventura *et al.*, 2015).

3.1.2.3 Avaliações por escalas visuais, problemáticas e alternativas

A utilização de escalas de avaliação é fundamental para a caracterização e padronização fenotípica de determinadas características em estudo (Patel e

Mahatma, 2022). Em programas de melhoramento genético voltados à resistência a doenças, escalas de avaliação bem elaboradas podem contribuir para aumentar a precisão e a confiabilidade da caracterização fenotípica, favorecendo a identificação e a seleção de genótipos resistentes (Patel e Mahatma, 2022; Shum *et al.*, 2025).

Comumente, a severidade de fitoviroses em diferentes culturas é avaliada visualmente, por meio de escalas de notas em um formato ordinal da progressão dos sintomas (Schoonhoven e Pastor-Corrales, 1987; Beserra-Júnior *et al.*, 2006; Lehrer e Komor, 2008; Rodríguez *et al.*, 2011; Flores-Bautista *et al.*, 2019; Sósol-Reyes *et al.*, 2020; Braga *et al.*, 2025a; Rochsar *et al.*, 2026). A escolha por este método de avaliação, que considera a intensidade da infecção, é ideal, pois a grande maioria dos fitovírus se apresenta de forma sistêmica nas plantas (Samuel, 1934; Matthews, 2012; Hull, 2013). Especificamente sobre a avaliação do PRSV-P em mamoeiro, são encontradas na literatura escalas de notas que consideram os sintomas em toda a planta (Hernández-Castro *et al.*, 2003; Rodríguez *et al.*, 2011; Rodríguez *et al.*, 2013; Cabrera-Mederos *et al.*, 2019; Flores-Bautista *et al.*, 2019; Haireen *et al.*, 2019) ou apenas nas folhas (Alviar *et al.*, 2012; Braga *et al.*, 2025a). Também existem as escalas diagramáticas, as quais são utilizadas para avaliar doenças em que o patógeno fica localizado em uma área da planta, como, por exemplo, na maioria das doenças ocasionadas por fungos e bactérias (Agrios, 2005).

Entretanto, as avaliações visuais, sejam elas por meio de escalas de notas ou escalas diagramáticas, são consideradas subjetivas, uma vez que a acurácia e a precisão dos resultados estão atreladas aos avaliadores e à correta comparação das características descritas nas escalas com os sintomas apresentados nas plantas (Nutter Jr. e Schultz, 1995; Bock *et al.,* 2022). No caso de fitoviroses sistêmicas, a problemática é intensificada, pois os sintomas de mosaico e clorose dificultam a quantificação precisa por meio do olho humano (Madden *et al.*, 2007; Bock *et al.*, 2016).

Tendo em vista esses problemas, a validação das escalas se torna uma alternativa a fim de minimizar os erros e aumentar a acurácia e precisão das avaliações, tornando-as mais objetivas. Como exemplos, alguns trabalhos elaboraram e validaram escalas diagramáticas para a avaliação da severidade de doenças em diferentes culturas, como no milho infectado pela mancha branca

(Malagi *et al.*, 2011; Sachs *et al.*, 2011) e pela queima foliar (Vieira *et al.*, 2014), e em videiras infectadas pela mancha foliar de *Isariopsis clavispora* (Lenz *et al.*, 2009). Nesses estudos, a validação das escalas demonstrou maior precisão e acurácia na quantificação da severidade das doenças. Para fitovírus, González-Concha *et al.* (2023) desenvolveram e validaram uma escala de severidade dos sintomas do Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) infectando folhas e folíolos do tomateiro, obtendo-se maior precisão na avaliação da doença. Há, também, a utilização de abordagens mais avançadas, como o desenvolvimento e a validação de uma ferramenta de fenotipagem de alto rendimento, integrada à geolocalização por RTK-GPS e à análise de imagens por aprendizado de máquina, para a quantificação da severidade do Tomato spotted wilt virus (TSWV) no amendoim (Clohessy *et al.*, 2021).

Para fitopatologias em mamoeiro, existem trabalhos publicados relacionados à validação de escalas diagramáticas (Vivas *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2011; Francelino *et al.*, 2023). No entanto, para a validação de escalas de notas, a literatura é escassa, reforçando a necessidade de buscar alternativas que complementem ou substituam o uso dessas escalas, uma vez que alternativas adicionais de validação podem conferir maior confiabilidade aos resultados. Assim, tendo em vista os sintomas do PRSV-P nas folhas do mamoeiro, como a formação de mosaicos, clorose e redução da área foliar, a fenotipagem por meio dos índices de clorofila se torna uma opção promissora para a validação das escalas de notas baseadas nos sintomas apresentados nas folhas.

As clorofilas são pigmentos fotossintéticos que absorvem a luz solar e, a partir da excitação dos elétrons, convertem a energia luminosa em energia química potencial, na forma de ATP e NADPH (Cooper, 2000). Desse modo, estão diretamente relacionadas à eficiência fotossintética das plantas (Jesus e Marenco, 2008). Para tanto, o uso de medidores portáteis de clorofila, como exemplo o SPAD-502 (KONICA MINOLTA, Japão), tem sido utilizado em diversas pesquisas relacionadas ao estresse hídrico, ao teor de nitrogênio, ao efeito da severidade de doenças e às relações entre os valores de leitura do equipamento e a concentração de clorofilas extraídas (Argenta *et al.*, 2001; Torres-Netto *et al.*, 2002; Rosyara *et al.*, 2007; Uddling *et al.*, 2007; Jesus e Marenco, 2008; Castro *et al.*, 2014; Rodríguez *et al.*, 2014; Qian *et al.*, 2023; Alabi *et al.*, 2024; Medeiros *et al.*, 2025). Além disso, o SPAD-502 avalia, de maneira rápida, precisa e não destrutiva, o

índice SPAD das folhas, e as avaliações podem ser realizadas em condições de (Argenta *et al.*, 2001; Torres-Netto *et al.*, 2002; Jesus e Marenco, 2008; Fonseca *et al.*, 2012).

3.1.3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1.3.1 Material genético

Três acessos de *C. papaya* oriundos do Banco Ativo de Germoplasma da UENF/CALIMAN, anteriormente avaliados como suscetíveis ao PRSV-P, foram selecionados (Braga *et al.*, 2025a). Os acessos selecionados foram o BAG03, BAG12 e BAG30. O acesso BAG12 também foi utilizado como testemunha não inoculada, atuando como controle do experimento. A escolha desse genótipo ocorreu devido ao seu curto período de incubação (5,43 dias) e por apresentar índice de doença de 54% (Braga, 2024). Foram selecionados apenas genótipos suscetíveis para garantir a observação de toda a amplitude da escala de severidade durante o período experimental.

3.1.3.2 Condições experimentais

O experimento foi realizado em casa de vegetação localizada na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), em Campos dos Goytacazes – RJ (21°45'40.76"S e 41°17'14.03"W), contendo tela anti-afídeo, no período de abril a agosto de 2025, com temperatura e umidade médias de 23,5ºC e 79,8% (déficit de pressão de vapor do ar médio = 0,58 kPa), respectivamente (Figura 1). Os acessos selecionados foram semeados em vasos plásticos de 7 L contendo substrato comercial (Vida Verde), adubado com fertilizante Basacote Plus 9M (N - 16%, P_2O_5 - 8%, K_2O - 12%), seguindo a proporção de 20 g de fertilizante por quilo de substrato. Além disso, para refletir a radiação solar e evitar o aquecimento do substrato, os vasos foram envoltos por papel alumínio. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com quatro tratamentos (BAG03 – inoculado; BAG12 – inoculado; BAG30 – inoculado; e BAG12 – não inoculado) e dez repetições. Em cada vaso, foram semeadas cinco sementes e, 14 dias antes da inoculação, realizou-se o desbaste, mantendo-se

apenas uma planta por vaso. A irrigação utilizada foi automática, por meio de gotejadores, em ciclos programados para manter o substrato próximo à capacidade de campo (Figura 2).

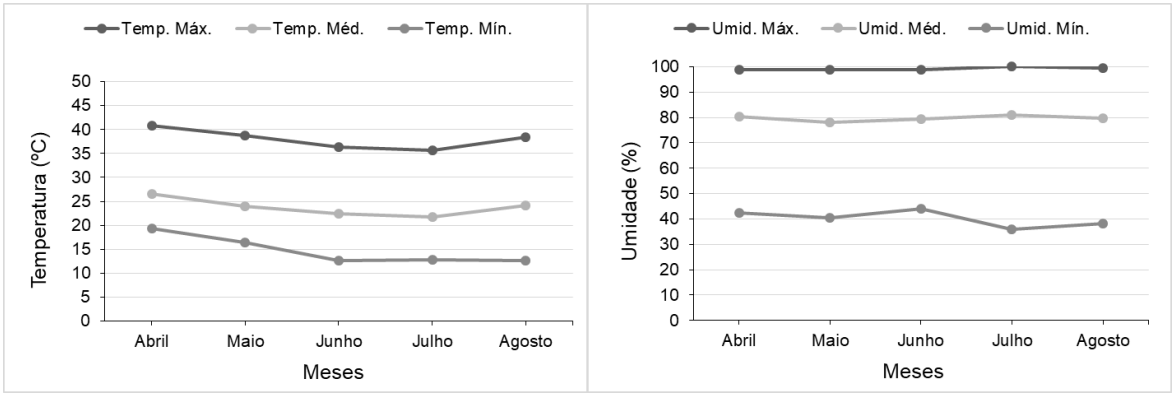


Figura 1. Dados de temperatura e umidade da casa de vegetação durante os meses de abril a agosto de 2025, período de duração do experimento. Fonte: Datalogger (Modelo AK172 mini).

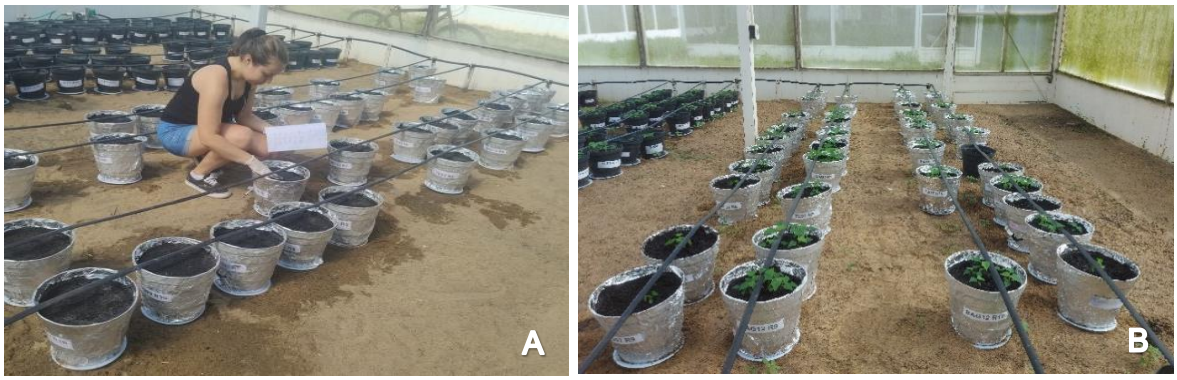


Figura 2. Disposição dos vasos no delineamento experimental inteiramente casualizado, com o sistema de irrigação por gotejamento. (A) Dia do plantio das sementes diretamente nos vasos. (B) Plantas após 30 dias da semeadura.

3.1.3.3 Isolado do PRSV-P e inoculação nas plantas

O isolado PRSV-P/UENF01 foi obtido de plantas de mamoeiro afetadas pela mancha-anelar, cultivadas em gaiola na casa de vegetação. Para isso, foram coletadas, um dia antes da inoculação, folhas que apresentavam sintomas característicos e mais severos da doença. Após a coleta, as folhas foram mantidas

sob refrigeração até o momento do preparo do extrato, a fim de preservar a integridade do inóculo.

A inoculação do PRSV-P nas plantas ocorreu 91 dias após a semeadura, de forma mecânica. O extrato contendo o inóculo foi composto por uma mistura de 1 g de folhas infectadas maceradas em 13 mL de tampão fosfato de potássio dibásico e sulfato de sódio (pH = 7,0) e 0,7 g de carboneto de silício (Carborundum), este último com função abrasiva. Para a inoculação mecânica, o extrato foi esfregado, com o auxílio de um pano multiuso, na parte abaxial das duas folhas mais jovens e completamente expandidas, contadas a partir do ápice, de cada planta dos tratamentos inoculados, conforme descrito por Braga (2024). O tratamento contendo as testemunhas não foi inoculado com o vírus.

3.1.3.4 Avaliação da severidade da doença

Para as avaliações morfológicas dos sintomas da virose, foi utilizada uma escala de notas que varia de 0 a 5, estabelecida por Braga (2024). Os sintomas de cada nota estão descritos na Tabela 1. A primeira avaliação foi realizada quatro dias após a inoculação, seguida de avaliações em intervalos de quatro dias. Em cada avaliação, foi avaliada a folha mais jovem completamente expandida, contada a partir do ápice de cada planta. A avaliação foi finalizada quando todas as plantas dos tratamentos inoculados atingiram a nota 5 na escala de severidade, totalizando 14 avaliações.

Tabela 1. Escala de notas dos sintomas do PRSV-P em mamoeiro, estabelecida por Braga (2024), com as notas variando de 0 a 5, e os respectivos sintomas apresentados nas folhas.

Escala de Severidade	
Nota	**Sintomas**
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

3.1.3.5 Avaliação do teor de clorofila

Para as avaliações do índice de cor verde das plantas (índice SPAD) de todos os tratamentos, foi utilizado o medidor portátil de clorofilas (MPC) SPAD-502 Plus (KONICA MINOLTA, Japão). O equipamento quantifica a absorção de fótons com comprimento de onda de 650nm pelo mesófilo foliar, e a quantidade de fótons absorvida é proporcional à concentração de clorofilas totais da folha.

Antes da inoculação, aos 91 DAS, foi realizada a primeira avaliação do índice SPAD (representada como nota = - 1). Após a inoculação, as avaliações foram realizadas em intervalos de quatro dias, ou seja, nos mesmos dias das avaliações de severidade. Tal como nas avaliações morfológicas, foram avaliadas as folhas mais jovens completamente expandidas das plantas, contadas a partir do ápice. As avaliações do índice SPAD foram feitas pela manhã, antes das 9 h, a fim de minimizar os possíveis efeitos da intensidade luminosa sobre o movimento dos cloroplastos (Xiong *et al.*, 2015). Foram realizadas três medições ao redor do limbo central de cada folha, obtendo-se uma média, que foi armazenada pelo MPC. Durante as avaliações com o MPC, foram evitadas leituras sobre as nervuras das folhas. Além disso, a avaliação do índice SPAD foi finalizada no mesmo dia da avaliação de severidade.

3.1.3.6 Análises estatísticas

Para as análises estatísticas, somente os tratamentos inoculados foram analisados, uma vez que as testemunhas não inoculadas permaneceram na nota 0 durante todo o experimento. Para tanto, com base no objetivo do trabalho, foram selecionadas apenas as avaliações em que os tratamentos e repetições apresentavam a mesma nota, ou seja, as avaliações do índice SPAD consideradas foram aquelas em que os três genótipos inoculados estavam com a mesma nota. Também foram considerados os valores de SPAD antes da inoculação (nota = - 1).

Inicialmente, os dados foram submetidos ao teste de correlação de Spearman (Spearman, 1904) a 1% de probabilidade e ao teste de regressão linear a 0,1%. Também foram realizados testes das premissas de normalidade e homogeneidade, por meio dos testes de Shapiro-Wilk (Shapiro e Wilk, 1965) e Bartlett (Snedecor e Cochran, 1980), respectivamente, seguidos pela análise de variância unifatorial (*One-way* ANOVA) (Fisher, 1925) e pelo Teste de Tukey (Tukey, 1949) a 5%. Todas as análises estatísticas descritas e os gráficos de

regressão linear e *boxplot* foram realizados no *software* R, versão 4.5.3 (R Core Team, 2026). Já os gráficos de temperatura e umidade foram feitos no Microsoft Excel (2013).

3.1.4 RESULTADOS

Por meio da análise de correlação de Spearman, observou-se uma forte associação negativa entre as variáveis de severidade e teor de clorofila, com valor de $\rho = -0,897$ ($p = 1,80421 \times 10^{-25}$ **), com significância a 1% de probabilidade. A forte correlação negativa demonstra que a progressão da severidade está diretamente associada à redução do conteúdo relativo de clorofila, evidenciando que o índice SPAD constitui um indicador fisiológico robusto da evolução da infecção pelo PRSV-P. Portanto, o resultado demonstra que, conforme ocorre a evolução dos sintomas do PRSV-P nas folhas e, consequentemente, o aumento da escala de notas, os valores de SPAD diminuem. Essa dinâmica decrescente foi modelada por meio de análises de regressão linear, que confirmaram o declínio do conteúdo relativo de clorofila com o avanço dos sintomas visuais, apresentando coeficientes de determinação R^2 de 0,726 (BAG12), 0,720 (BAG30) e 0,683 (BAG03) (Figura 3).

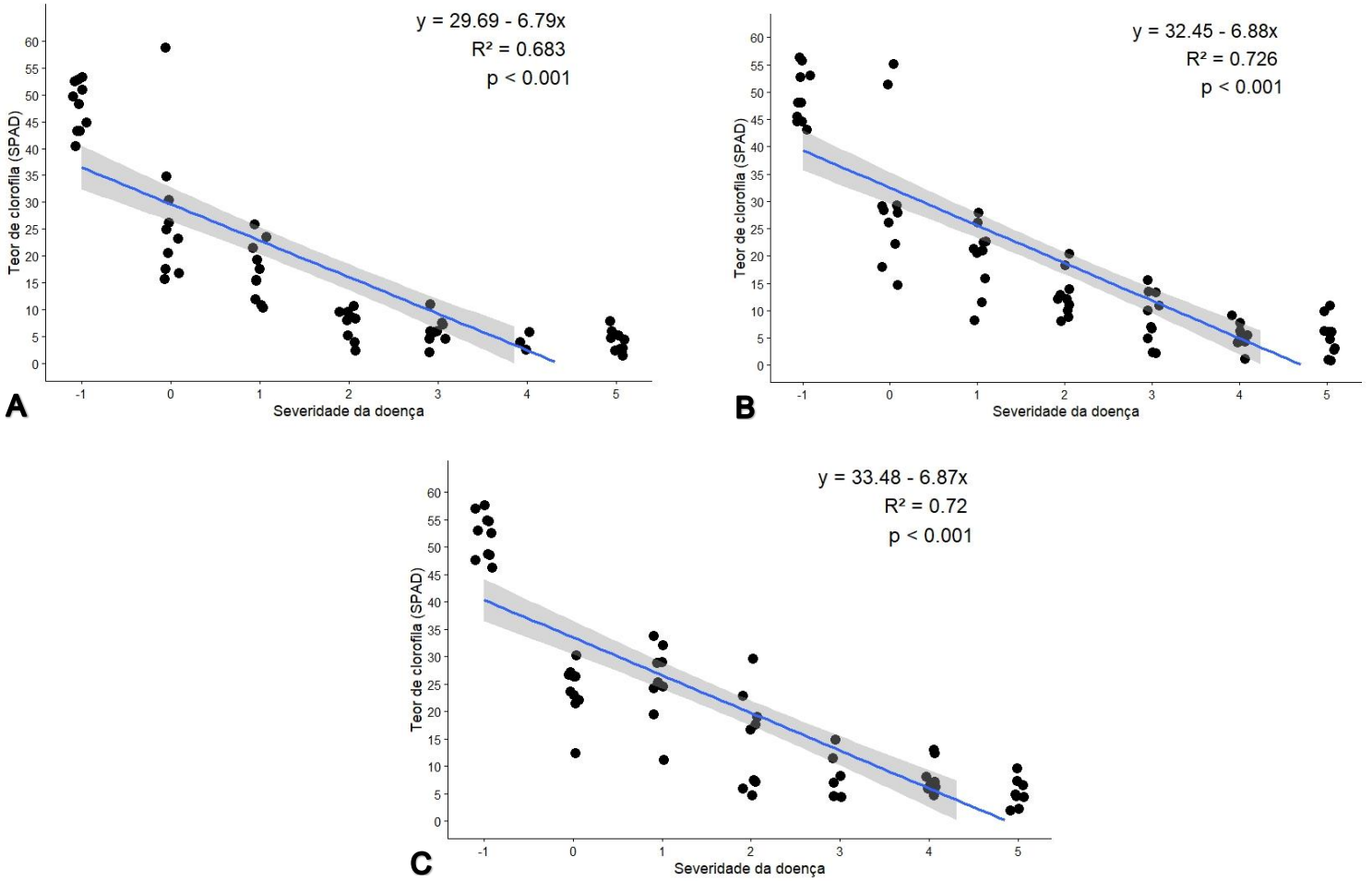


Figura 3. Modelagem da dinâmica decrescente entre as variáveis analisadas, nos três tratamentos inoculados, por meio de regressão linear, em que -1 foi utilizado para representar os valores antes da inoculação. (A) BAG03, (B) BAG12 e (C) BAG30.

Em relação à análise de variância, não houve diferença significativa no valor de SPAD entre os genótipos antes da inoculação nem nas notas 0, 3, 4 e 5 ($p < 0,05$). Entretanto, as notas 1 e 2 indicaram diferença estatisticamente significativa (Tabela 2). As médias do índice SPAD foram submetidas ao teste de Tukey ($p < 0,05$), que demonstrou as diferenças significativas obtidas nas notas 1 e 2. Para ambas as notas, o BAG30 diferiu estatisticamente do BAG03, enquanto o BAG12 não apresentou diferença estatística em relação ao BAG30 e ao BAG03 (Tabela 3).

Tabela 2. Resumo da análise de variância (ANOVA) entre os três tratamentos inoculados em cada nota da escala de severidade.

FV	QM							F						
	NI	N0	N1	N2	N3	N4	N5	NI	N0	N1	N2	N3	N4	N5
Tratamento	45,991	97,477	163,958	129,704	16,909	21,452	4,153	2,21ns	0,81ns	4,35*	4,17*	1,11ns	3,24ns	0,56ns
Resíduo	20,773	119,729	37,721	31,125	15,211	6,626	7,474							

NI = Não Inoculado, N0 = Nota 0, N1 = Nota 1, N2 = Nota 2, N3 = Nota 3, N4 = Nota 4, N5 = Nota 5, * = significativo a 5% de probabilidade, ns = não significativo a 5% de probabilidade.

Tabela 3. Médias do índice SPAD antes da inoculação e em cada nota da escala de severidade, nos três tratamentos inoculados, demonstrando as diferenças entre os genótipos nas notas 1 e 2.

Acessos	NI	N0	N1	N2	N3	N4	N5
BAG03	47,87 a	26,85 a	17,19 b	7,46 b	6,08 a	4,13 a	3,98 a
BAG12	49,14 a	30,17 a	19,7 ab	12,71 ab	8,58 a	5,43 a	5,12 a
BAG30	52,05 a	23,93 a	25,36 a	14,51 a	8,35 a	7,96 a	5,11 a

NI = Não Inoculado, N0 = Nota 0, N1 = Nota 1, N2 = Nota 2, N3 = Nota 3, N4 = Nota 4, N5 = Nota 5. Médias das colunas, seguidas pela mesma letra, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Já os valores obtidos para o índice SPAD antes da inoculação e em cada nota de severidade, foram apresentados em gráficos *boxplot* (Figura 4). Nestes gráficos, é possível observar que, antes da inoculação (NI), os três genótipos apresentavam valores médios considerados altos, variando entre 47 e 53 unidades SPAD, com o BAG30 apresentando valor superior. A partir da progressão dos sintomas e, consequentemente, do aumento da escala de notas, os valores de SPAD diminuíram, corroborando o resultado obtido na correlação de Spearman, que foi negativa ($\rho = -0,897$). Ainda, é possível observar que, na nota máxima (N5), os valores observados para os três genótipos estavam abaixo de 8 unidades SPAD, muito inferiores aos índices que foram observados antes da inoculação.

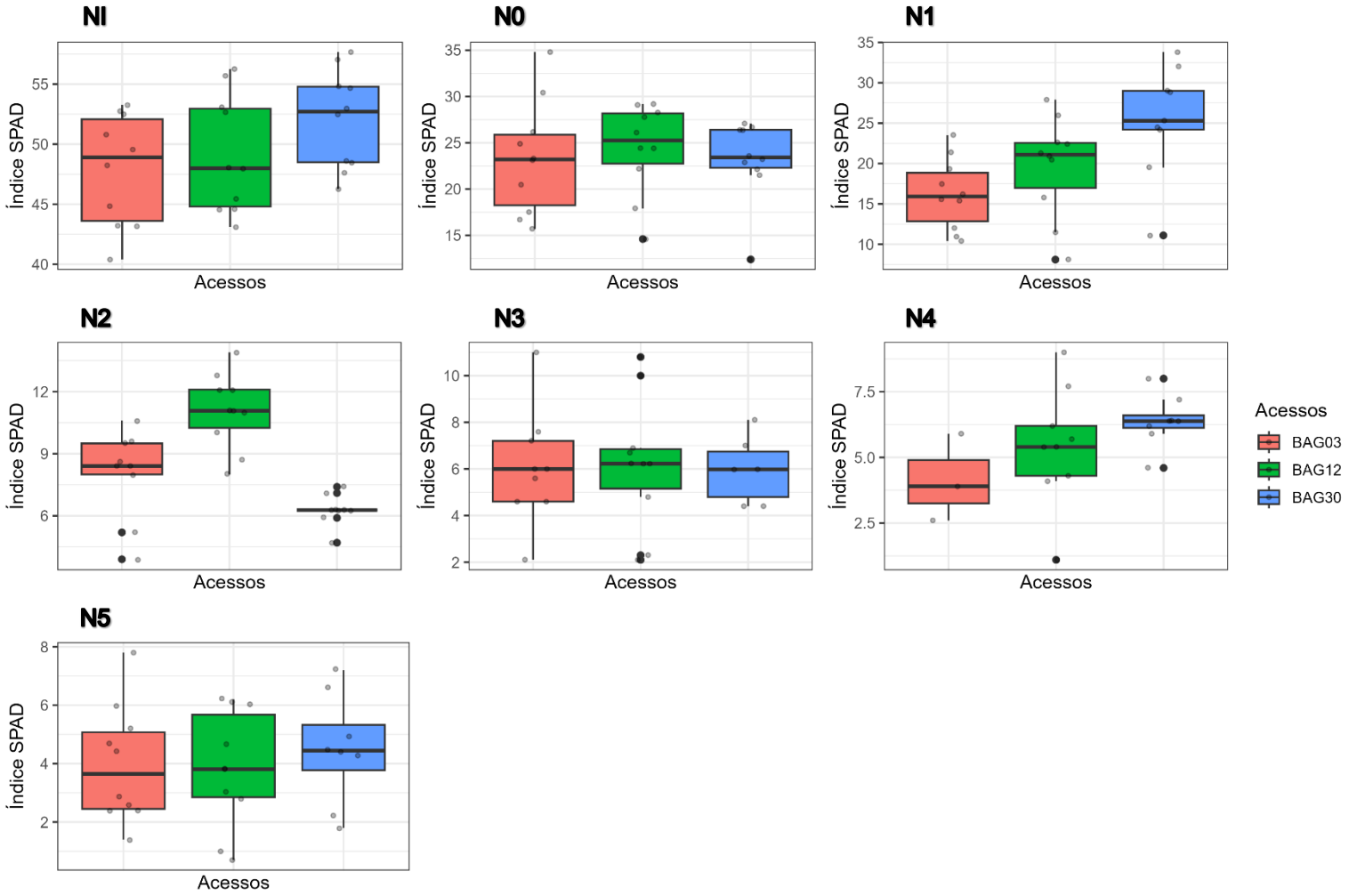


Figura 4. *Boxplot* da dispersão dos dados da análise de variância dos tratamentos inoculados dentro da escala de notas. NI = Não Inoculado, N0 = Nota 0, N1 = Nota 1, N2 = Nota 2, N3 = Nota 3, N4 = Nota 4 e N5 = Nota 5.

3.1.5 DISCUSSÃO

Nos programas de melhoramento genético voltados à resistência a doenças, é comum a utilização de escalas de severidade para a avaliação de fitopatologias. No entanto, a subjetividade inerente às avaliações visuais pode comprometer a obtenção de resultados precisos. Em fitoviroses sistêmicas, essa problemática é ainda mais desafiadora, reforçando a importância da utilização de ferramentas complementares às escalas visuais para avaliações mais objetivas.

Nesse contexto, a forte correlação negativa (ρ = - 0,897), obtida neste trabalho, entre os índices de clorofila SPAD e as notas atribuídas por meio da escala visual, demonstraram a diminuição nos valores de SPAD ao longo da progressão dos sintomas do PRSV-P. De forma semelhante, Sims *et al.* (2017) avaliaram plantas de mandioca infectadas pelos vírus causadores da Cassava brown streak disease (CBSD) e Cassava mosaic disease (CMD) e também observaram uma correlação de Spearman negativa entre a severidade dos sintomas e os valores de SPAD, entretanto divergiu ao obter coeficientes (ρ) relativamente fracos, de - 0,35 (infecção pelo CBSD) e - 0,33 (infecção pelo CMD).

Em outro estudo, que avaliou macieiras infectadas pelo Apple mosaic virus (ApMV), foi observado o decréscimo do valor de SPAD ao passo que os sintomas das folhas eram mais severos (Ban *et al.*, 2019). Ainda, os autores obtiveram índices de SPAD superiores a 50 em folhas menos afetadas pelo ApMV, enquanto folhas com sintomas mais severos apresentaram valores de SPAD menores. Essa redução dos índices de clorofila SPAD também foi observada no presente estudo, conforme demonstrado na Figura 3, em que, antes da inoculação (severidade= -1), os três acessos apresentaram valores superiores a 40 unidades SPAD, enquanto na última nota (severidade= 5) os valores foram inferiores a 15 unidades. Há, também, outros trabalhos na literatura que verificaram a diminuição nos valores de SPAD com base na progressão da escala de severidade de doenças causadas por vírus, em culturas de pepino (Berdugo *et al.*, 2014), trigo (Choudhury *et al.*, 2019), pimenta (Ibrahim e Sabr, 2025) e maracujá (Bezerra *et al.*, 2025).

Portanto, pode-se observar que, independentemente do patógeno viral, a relação entre a severidade dos sintomas e os valores do índice SPAD tende a apresentar uma correlação negativa. Essa associação pode estar relacionada à diminuição da coloração verde das folhas e, consequentemente, do índice relativo

de clorofila, devido aos sintomas comuns de clorose e mosaico apresentados nas folhas, principalmente em estádios mais avançados da doença. Além disso, a redução do teor de clorofila pode estar relacionada a alterações no aparato fotossintético, ocasionadas pelos patógenos (Moutinho-Pereira *et al.*, 2012; Bezerra *et al.*, 2025; Ibrahim e Sabr, 2025; Medeiros *et al.*, 2025).

Ademais, a comparação dos valores de SPAD entre os genótipos, em cada nota da escala de severidade, bem como da avaliação realizada antes da inoculação (NI), apresentou diferenças estatisticamente significativas apenas nas notas 1 e 2, conforme demonstrado pela ANOVA e teste de Tukey (Tabelas 2 e 3). Nota-se que as diferenças significativas dos índices de clorofila SPAD ocorreram nas notas iniciais da manifestação dos sintomas do PRSV-P nas folhas, diferindo dos resultados obtidos por Medeiros *et al.* (2025). Os autores avaliaram o índice SPAD em mamoeiros infectados pelo PRSV-P e PMeV (vírus causador da meleira) e não observaram diferenças significativas nos valores de SPAD nas fases iniciais e intermediárias da infecção viral. Por outro lado, Medeiros *et al.* (2025) observaram diferenças significativas apenas no estádio mais severo da infecção, enquanto, neste trabalho, não foram observadas diferenças significativas entre os acessos nas notas de maior severidade.

A divergência observada entre os genótipos, no presente estudo, restrita às notas 1 e 2, sugere que o índice relativo de clorofila pode atuar como um biomarcador discriminatório durante os estádios iniciais da manifestação dos sintomas da doença. Portanto, essas diferenças nos valores do índice SPAD podem estar relacionadas a diferentes respostas genotípicas quanto à capacidade de manutenção da clorofila. Assim, genótipos que mantêm valores de SPAD superiores nas notas 1 e 2, podem demonstrar maior resiliência fisiológica imediata à infecção sistêmica pelo PRSV-P.

Outrossim, os valores do índice SPAD entre os genótipos na nota 0 também merecem destaque. Antes da inoculação (NI), a média geral do índice de clorofilas SPAD foi de 49,69 unidades; entretanto, na nota 0, esse valor apresentou uma queda considerável, passando para uma média de 26,98 unidades SPAD (Tabela 3). Esse declínio demonstra que a interação vírus-cloroplasto pode desencadear diversas alterações fisiológicas na planta antes mesmo da manifestação visual dos sintomas, corroborando outros autores (Balachandran *et al.*, 1994; Hamida e Suhara, 2013; Rys *et al.*, 2014; Medeiros *et al.*, 2025).

Ao infectar a planta, o vírus se direciona ao cloroplasto com o auxílio de proteínas funcionais, como a proteína do capsídeo (CP) (Zhao *et al.*, 2016). A presença da partícula viral na célula vegetal estimula diversas alterações na maquinaria molecular, como o redirecionamento de recursos energéticos para a sua replicação e montagem. Além disso, a síntese de ácidos nucleicos e proteínas virais ocorre por meio da utilização da maquinaria biossintética da planta (Jiang e Zhou, 2023). Adicionalmente, a infecção viral é capaz de promover a ação da enzima clorofilase, ocasionando a degradação das moléculas de clorofila (Penfield e Campbell, 1990; Rahman *et al.*, 2008), utilizar a maquinaria de silenciamento do hospedeiro para degradar transcritos essenciais à síntese de pigmentos, bloquear a transcrição de genes de proteínas fotossintéticas e causar danos estruturais aos cloroplastos (Zhao *et al.*, 2016; Tseliou *et al.*, 2021). Concomitantemente, a planta responde ao estresse por meio da reprogramação de suas vias metabólicas e dos padrões de expressão gênica (Jiang e Zhou, 2023). Entretanto, o acúmulo de partículas virais inibindo a síntese de pigmentos e promovendo a ação da clorofilase, associado aos danos ultraestruturais nos cloroplastos, ocasiona a diminuição dos teores de clorofila e alterações na eficiência fotoquímica e, consequentemente, o aparecimento dos sintomas visíveis de clorose e mosaico (Rahman *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2016; Tseliou *et al.*, 2021; Sran *et al.*, 2023; Cao *et al.*, 2024; Shamshiri *et al.*, 2024; Puthanveed *et al.*, 2025).

Por outro lado, nos estádios mais tardios (notas 3, 4 e 5), a ausência de diferenças significativas entre os acessos pode estar relacionada à intensificação dos sintomas provocados pelo vírus, atingindo um platô de degradação homogêneo entre os genótipos (Tabela 3). Essa estabilização do índice SPAD em valores reduzidos, com médias de 7,67 (nota 3), 5,84 (nota 4) e 4,74 unidades SPAD (nota 5), resulta da combinação de um limite biológico de degradação dos pigmentos fotossintéticos e de uma limitação física de medição pelo SPAD-502.

O equipamento SPAD-502 quantifica o índice relativo de clorofilas por meio da relação de absorbância de radiação nos comprimentos de onda de 650 nm (absorvida pelas clorofilas) e 940 nm (referência para compensações) (Monje e Bugbee, 1992; Uddling *et al.*, 2007; Ling *et al.*, 2011; Parry *et al.*, 2014). No entanto, o SPAD-502 não consegue detectar transmitâncias muito baixas (Coste *et al.*, 2010) e, assim, as medições em folhas com sintomas mais severos, como nas notas 4 e 5 (Figura 5), se aproximam do limite mínimo de detecção pelo MPC. Além

disso, a desorganização estrutural do mesófilo e a desidratação relacionadas à clorose do tecido alteram a reflexão interna e o espalhamento de luz (*light scattering*), superestimando a medição pelo SPAD-502 (Monje e Bugbee, 1992; Markwell *et al.*, 1995; Uddling *et al.*, 2007). Portanto, o efeito platô observado nos valores de SPAD nos estádios finais da infecção pode decorrer das reduções expressivas na absorbância a 650 nm, devido à escassez severa de pigmentos, as quais atingem o limite inferior de detecção do MPC.

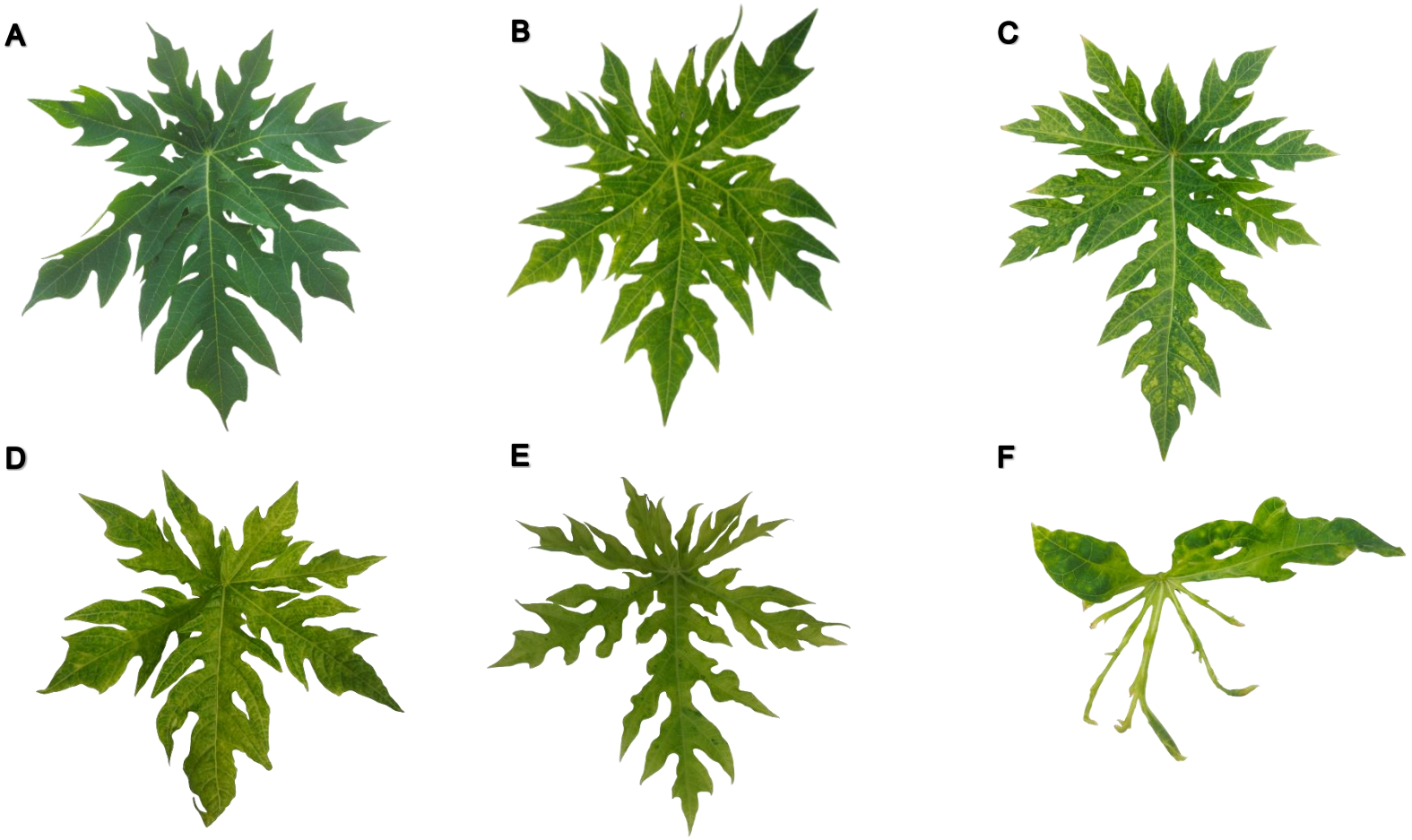


Figura 5. Avaliação visual da severidade dos sintomas do PRSV-P realizada em folhas de mamoeiro; como exemplo, o genótipo BAG12, sendo: (A) Nota 0 (sem sintomas), (B) Nota 1, (C) Nota 2, (D) Nota 3, (E) Nota 4 e (F) Nota 5.

Em relação à limitação biológica, o bloqueio da síntese de clorofilas e a estimulação da clorofilase para degradá-las, ocasionados pela infecção viral (Penfield e Campbell, 1990; Rahman *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2016; Tseliou *et al.*, 2021), geram um esgotamento dos pigmentos fotossintéticos e consequentes danos à eficiência fotoquímica (Torres-Netto *et al.*, 2002; Castro *et al.*, 2014). Ademais, a escala de severidade avalia a progressão dos sintomas ao redor de todo o limbo foliar, enquanto o SPAD-502 limita-se a medições de pequenas áreas de, somente, 12,57 mm^2 (Torres-Netto *et al.*, 2002). Por isso, devido às limitações biológica e física, não é possível detectar a diferenciação genotípica nas notas finais apenas pelo SPAD-502. Para tanto, o uso de técnicas destrutivas, como a extração espectrofotométrica, é importante para complementar ou validar os resultados obtidos pelo índice SPAD nos estádios avançados (Markwell *et al.*, 1995).

De maneira complementar às análises de correlação e de variância, a apresentação da distribuição dos valores do índice SPAD por meio dos gráficos *bloxplot* (Figura 4) permitiu a visualização das variações entre os três genótipos em cada estádio de infecção. Também foi possível observar como ocorreram as variações dos índices SPAD em cada genótipo ao longo do avanço da severidade. Já a Figura 5 demonstra a progressão dos sintomas e a avaliação visual realizada com o genótipo BAG12, indicando as notas que foram atribuídas nas avaliações. É possível observar a redução da área foliar já na nota 2 e, consequentemente, da área fotossintética efetiva (Li *et al.*, 2022), além do avanço do mosaico e da clorose.

Em suma, o uso do índice SPAD pode ser considerado uma ferramenta mais objetiva na avaliação dos sintomas do PRSV-P. Por meio do índice SPAD, foi possível visualizar a correlação na redução do valor dos índices de clorofila SPAD com o aumento da severidade. Além disso, demonstrou maior sensibilidade nos estádios iniciais de infecção, no qual foi observado uma redução no índice SPAD em plantas visualmente assintomáticas (nota 0). No entanto, o SPAD-502 apresenta limitações na avaliação de folhas com sintomas mais severos de mosaico e clorose, necessitando de outras ferramentas de avaliação para complementar os resultados apresentados pelo MPC.

3.1.6 CONCLUSÕES

A avaliação dos sintomas do PRSV-P em mamoeiro, por meio do índice SPAD, apresentou maior objetividade, principalmente nos estádios iniciais, em comparação ao método de avaliação visual por escalas de notas. Mesmo em plantas visualmente sem sintomas (nota 0), os valores do índice SPAD reduziram, demonstrando que o vírus já causava algum tipo de dano às células vegetais. Apesar das limitações do equipamento utilizado (SPAD-502), o índice SPAD apresentou-se como uma ferramenta reprodutível e promissora para a avaliação da severidade do PRSV-P, contribuindo para maior precisão na fenotipagem e maior eficiência na seleção de genótipos no Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro.

3.2 EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA EM GENÓTIPOS DE MAMOEIRO (*Carica papaya* L.) CONTRASTANTES QUANTO À RESISTÊNCIA AO PRSV-P

3.2.1 INTRODUÇÃO

O mamão (*Carica papaya* L.) é um fruto originário da América tropical muito conhecido pelo alto teor de vitaminas, fibras, carboidratos e proteínas (Koul *et al.*, 2022). O Brasil é um dos maiores produtores do mundo, com produção estimada de 1,15 milhão de toneladas ano^{-1} (IBGE, 2025). A nível nacional, os estados do Espírito Santo e da Bahia se destacam por somarem mais de 60% de toda a produção do país (IBGE, 2025). Todavia, o manejo da cultura está sujeito a problemas fitossanitários que geram grandes prejuízos na produção e na qualidade dos frutos. Dentre esses problemas, a doença da mancha-anelar possui grande destaque e é considerada a virose mais destrutiva da cultura (Castro *et al.*, 2023).

A doença da mancha-anelar, causada pelo Papaya ringspot virus - P (PRSV-P), é transmitida por diferentes espécies de afídeos, sendo *Aphis gossypii*, *A. craccivora* e *Myzus persicae* as mais eficientes na transmissão do vírus (Desbiez e Lecoq, 2021). A transmissão ocorre de forma não persistente, sem a multiplicação viral no vetor e em um curto período de tempo (Gonsalves *et al.*, 2010). Assim como a maioria dos fitovírus, o PRSV-P se apresenta de maneira sistêmica nas plantas (Samuel, 1934; Matthews, 2012; Hull, 2013), e pode ocasionar sintomas como mosaico, clorose e perda da área foliar, além de anéis oleosos nos caules, pecíolos

e frutos (Rezende e Fancelli, 1997; Ventura *et al.*, 2004; Tripathi *et al.*, 2008; Gonsalves *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011; Hamim *et al.*, 2018; Umer *et al.*, 2022).

No entanto, os efeitos da infecção viral não se restringem às manifestações visuais, envolvendo uma cascata de alterações fisiológicas e celulares, especialmente nos cloroplastos, que podem comprometer o aparato fotossintético e contribuir para o surgimento dos sintomas iniciais de clorose e mosaico (Zhao *et al.*, 2016). Estudos prévios sobre a infecção do mamoeiro por fitoviroses demonstraram que as plantas infectadas podem apresentar redução nos teores de pigmentos fotossintéticos (Nanda e Biswal, 2008; Rahman *et al.*, 2008; Mederos *et al.*, 2009; Singh e Shukla, 2009), redução da condutância estomática e da taxa de assimilação líquida de CO_2 (Vincent *et al.*, 2022), diminuição gradual da eficiência quântica máxima do fotossistema II (Medeiros *et al.*, 2025), além de alterações no fluxo de energia e na inativação dos centros de reação (Braga *et al.*, 2025b). Entretanto, ainda são escassos os estudos voltados à compreensão dos efeitos fisiológicos e fotoquímicos ocasionados pelo PRSV-P em mamoeiro, destacando-se os trabalhos de Braga *et al.* (2025b) e Medeiros *et al.* (2025).

Nesse contexto, novos estudos relacionados à fluorescência da clorofila constituem uma ferramenta valiosa para compreender como a planta responde à infecção, uma vez que infecções virais podem induzir alterações na cinética da fluorescência da clorofila e, assim, ocasionar danos ao aparato fotossintético da planta (Lecco e Amengual, 2023). Além disso, avaliar características morfológicas em conjunto com as análises fisiológicas é importante, pois o estresse biótico também pode afetar o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Berger *et al.*, 2007).

Desse modo, o presente trabalho teve como objetivo caracterizar os efeitos ocasionados pelo PRSV-P em genótipos de mamoeiro contrastantes quanto à resistência à infecção viral, por meio da avaliação da eficiência fotoquímica do fotossistema II e dos impactos sobre a biometria das plantas, visando a subsidiar o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro da UENF/CALIMAN.

3.2.2 REVISÃO

3.2.2.1 Aspectos gerais

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma fruteira semiperene tropical que possui grande importância econômica. No Brasil, as cultivares mais exploradas pertencem aos grupos ‘Solo’ e ‘Formosa’ (Dantas, 2000), com a maior parte da produção concentrada nos estados do Espírito Santo e da Bahia (IBGE, 2025). No entanto, a cultura está sujeita a diversos problemas fitossanitários e desafios relacionados aos fatores ambientais infraótimos e supraótimos, afetando a produção e a qualidade dos frutos (Campostrini e Glenn, 2007; Martins e Ventura, 2007; Rodríguez *et al.*, 2013). Dentre essas problemáticas, a doença da mancha-anelar se destaca por ser considerada a virose mais destrutiva e devastadora do mamoeiro (Castro *et al.*, 2023). Esta doença é causada pelo Papaya ringspot virus-P (PRSV-P), sendo o vírus transmitido por diferentes espécies de afídeos de maneira não persistente em um curto espaço de tempo (Gonsalves *et al.*, 2010; Umer *et al.*, 2022), sendo *Aphis gossypii*, *A. craccivora* e *Myzus persicae* as espécies mais eficientes na transmissão do vírus (Desbiez e Lecoq, 2021). Dentre os sintomas da doença, destacam-se o mosaico, clorose, distorção, bolhas e filiformidade na área foliar, estrias oleosas encharcadas de água nos pecíolos e caules, e manchas oleosas nos frutos (Tripathi *et al.*, 2008; Gonsalves *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011; Umer *et al.*, 2022).

Devido à severidade dos sintomas e à ausência de genótipos naturalmente resistentes ao PRSV-P, várias pesquisas têm sido realizadas a fim de encontrar um genótipo que seja resistente ou tolerante ao vírus, por meio da caracterização de bancos de germoplasma (Braga *et al.*, 2025a; Sósol-Reyes *et al*., 2026), do melhoramento genético clássico e molecular (Sánchez-Noriega *et al.*, 2025; Silva, 2025) e do estudo do processo fotoquímico de folhas, por meio da emissão da fluorescência da clorofila (Braga *et al.*, 2025b).

No entanto, estudos relacionados às respostas fotoquímicas de genótipos de mamoeiro infectados pelo PRSV-P ainda são escassos. Além do trabalho de Braga *et al.* (2025b), que realizou a caracterização de acessos por meio da fluorescência da clorofila a, Medeiros *et al.* (2025) realizaram o monitoramento da eficiência fotossintética de um genótipo suscetível ao PRSV-P, em coinfecção com o vírus da meleira (PMeV). Assim, com base nos achados, as avaliações

relacionadas à eficiência fotoquímica, em especial por meio da fluorescência da clorofila *a*, apresentam-se como uma ferramenta importante para compreender e monitorar os efeitos causados pelo estresse viral sobre a eficiência fotossintética das plantas. Além disso, o método de avaliação *in vivo* por meio da fluorescência da clorofila é rápido, preciso e não destrutivo (Krause e Weis, 1991; Kalaji *et al.*, 2017), podendo detectar alterações fotoquímicas mesmo antes do aparecimento dos primeiros sintomas da doença (Berger *et al.*, 2007; Grishina *et al.*, 2024; Medeiros *et al.*, 2025).

3.2.2.2 Avaliação da eficiência fotoquímica por meio da fluorescência da clorofila *a*

As moléculas de clorofila e os carotenoides são pigmentos fotossintéticos que estão localizados nas membranas dos tilacoides dos cloroplastos. Esses pigmentos são responsáveis por absorver a energia luminosa que é utilizada no processo de fotossíntese, transformando a energia da luz em energia química potencial (Cooper, 2000; Campostrini, 2001; Streit *et al.*, 2005). Enquanto a clorofila *a* atua no processo fotoquímico, a clorofila *b* e os demais pigmentos acessórios auxiliam na absorção da luz e na transferência da energia para os centros de reação (Streit *et al.*, 2005).

Assim, por meio da radiação fotossinteticamente ativa (*Photosynthetically Active Radiation* - PAR) compreendida entre 400 e 700 nm, as moléculas de clorofila absorvem os fótons e entram em estado de excitação. A partir do estado excitado, a energia é dissipada na via de desexcitação fotoquímica, sendo representada pelo *quenching* fotoquímico (qP), e utilizada nos processos fotoquímicos da fotossíntese. Além dessa via, parte da energia também é dissipada na forma de calor (*quenching* não fotoquímico) ou por emissão da fluorescência (Campostrini, 2001; Streit *et al.*, 2005). Entretanto, esses três processos competem entre si. Caso haja alterações nas taxas fotossintéticas, também ocorrerão alterações na dissipação de calor e na emissão da fluorescência. Ou seja, o aumento da fluorescência está associado à menor utilização da energia absorvida nos processos fotoquímicos (Maxwell e Johnson, 2000; Campostrini, 2001; Murchie e Lawson, 2013).

Desse modo, alterações ambientais ou fatores bióticos, como a presença de patógenos nas plantas, podem afetar o centro de reação do fotossistema II (PSII)

e, consequentemente, ocasionar mudanças na emissão da fluorescência da clorofila (Xia *et al.*, 2023). Em alguns patossistemas, a alteração da fluorescência da clorofila pode ser detectada antes mesmo da manifestação dos sintomas nas plantas (Rolfe e Scholes, 2010; Pérez-Bueno *et al.*, 2019). Para tanto, o uso do parâmetro F_v/F_m é ideal para essas avaliações, uma vez que representa a eficiência quântica máxima do PSII, podendo ser avaliado de maneira rápida a partir de folhas previamente adaptadas ao escuro (Rolfe e Scholes, 2010). Além disso, a relação F_v/F_m é altamente sensível às alterações na eficiência fotoquímica do PSII, sendo um importante indicador do estado funcional da planta (Maxwell e Johnson, 2000; Baker, 2008; Murchie e Lawson, 2013; Kalaji *et al.*, 2017). Assim, para avaliações de estresse em plantas, é comum avaliar a relação F_v/F_m (Murchie e Lawson, 2013).

Em plantas C3, como o mamoeiro, foi descrito que o valor ideal de F_v/F_m em folhas saudáveis, sem estresse e adaptadas ao escuro é de, aproximadamente, 0,832, no qual a redução desse valor pode indicar um comprometimento no PSII (Björkman e Demmig, 1987; Maxwell e Johnson, 2000; Murchie e Lawson, 2013). Entretanto, Castro *et al*. (2014) avaliaram duas cultivares de mamoeiro e observaram que valores entre 0,75 e 0,85 indicaram uma eficiência adequada na conversão de energia pelas plantas.

A fluorescência da clorofila *a* pode ser mensurada por meio de fluorímetros modulados e não modulados. Os fluorímetros modulados baseiam-se na tecnologia de modulação da amplitude de pulso (*Pulse-Amplitude Modulation* - PAM), a qual foi desenvolvida para superar as limitações dos fluorímetros não modulados, sendo possível realizar as medições e obter dados precisos mesmo na presença de luz ambiente (Schreiber *et al.*, 1986). Para tanto, em avaliações realizadas após a adaptação da planta ao escuro, o fluorímetro PAM emite pulsos rápidos de luz modulada de baixa intensidade para excitar suavemente as moléculas de clorofila a, sendo insuficientes para “fechar” os centros de reação, induzindo apenas a fluorescência mínima (F_o) (Schreiber *et al.*, 1986; Maxwell e Johnson, 2000; Campostrini, 2001; Schreiber, 2004; Baker, 2008). Na sequência, o equipamento emite um pulso de luz intenso e de curta duração que “fecha” os centros de reação e impede que a luz absorvida seja utilizada no processo fotoquímico. Assim, a maior parte é emitida como fluorescência, obtendo-se a fluorescência máxima (F_m) (Campostrini, 2001; Schreiber, 2004). Então, a partir desses parâmetros, é possível

obter a fluorescência variável (F_v), calculada pela diferença entre F_m e F_o, e a eficiência quântica máxima do PSII, por meio da razão F_V/F_M.

Já em condições de luz natural ou sob uma fonte de luz actínica, a planta está com parte dos centros de reação “abertos” e com o transporte de elétrons e os mecanismos de dissipação ativos (Maxwell e Johnson, 2000; Baker, 2008). Assim, com a emissão de um pulso de luz modulada de baixa intensidade, a fluorescência contínua da folha é emitida, obtendo-se a fluorescência estacionária (F_s) (Schreiber, 2004). Na sequência, o equipamento emite um pulso de luz saturante de alta intensidade, promovendo o “fechamento” temporário dos centros de reação e direcionando a maior parte da energia absorvida para a emissão da fluorescência, obtendo-se, assim, a fluorescência máxima na luz (F'_m) (Campostrini, 2001; Baker, 2008).

Alguns fluorímetros modulados também determinam a fluorescência mínima na luz (F'_o), por meio da fraca emissão de um pulso de luz vermelho-distante (Campostrini, 2001). Desse modo, a partir dos parâmetros F_s, F'_m e, quando disponível, F'_o, é possível calcular outros parâmetros fotoquímicos, como a eficiência quântica efetiva do PSII (ΦII), o coeficiente de *quenching* fotoquímico (qP) e o *quenching* não fotoquímico (NPQ), os quais são amplamente utilizados nas avaliações da eficiência fotoquímica e dos mecanismos de dissipação da energia.

Entre os fluorímetros modulados portáteis, o MultispeQ V 2.0 (PhotosynQ, USA) é descrito por possuir alto rendimento em fenotipagens (Kuhlgert *et al*., 2016). Esse equipamento realiza as medições em segundos, de forma não destrutiva, emitindo um LED laranja pulsado (emissão máxima de 605 nm) e utilizando um detector de infravermelho (acima de 700 nm) para a detecção da fluorescência, com base no princípio da PAM. Por meio do MultispeQ, é possível obter diversos parâmetros baseados na fluorescência, tais como a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), a eficiência quântica efetiva do PSII (ΦPSII), o rendimento quântico da dissipação regulada (ΦNPQ) e da dissipação não regulada (ΦNO), o fluxo linear de elétrons (LEF), o *quenching* não fotoquímico (NPQ), o coeficiente do *quenching* fotoquímico (qL), o coeficiente de extinção fotoquímica (Qp), dentre outros (Kuhlgert *et al*., 2016; Ferreira *et al.*, 2023). Além das variáveis de fluorescência, o equipamento também fornece variáveis baseadas na absorbância (como vH^+, gH^+ e ECSt), nos parâmetros da folha (espessura, temperatura, ângulo e direção) e em fatores microclimatológicos (temperatura e umidade do ambiente, pressão

barométrica e altitude). Além disso, por dispor de um sensor espectrofotométrico, permite estimar o teor de clorofilas totais das folhas (equivalente ao índice SPAD) (Ferreira *et al.*, 2023).

Por estar diretamente relacionada aos processos fotoquímicos da fotossíntese, a fluorescência da clorofila tem sido utilizada para avaliar as alterações fisiológicas decorrentes de infecções virais. Pérez-Clemente *et al.* (2015) avaliaram a infecção do limão pelo Citrus tristeza virus (CTV) e observaram que o vírus reduziu a capacidade fotossintética, causando declínio progressivo em F_v/F_m e ΦPSII. O declínio nos dois parâmetros também foi observado na infecção do Cucumber mosaic virus-M (CMV-M) em *Nicotiana tabacum* (Lei *et al.*, 2017). Ainda em *N. tabacum*, porém em plantas infectadas pelo Pepper mild mottle virus (PMMoV), a interação entre o vírus e a planta ocasionou a queda da ΦPSII e o aumento no NPQ (Pineda *et al.*, 2011). Esse mesmo padrão de declínio em ΦPSII e aumento no NPQ foi observado na interação da batata-doce em coinfecção pelo Sweet potato feathery mottle virus (SPFMV) e Sweet potato chlorotic stunt virus (SPCSV), além do decréscimo em qP (Wang *et al.*, 2019).

Já na interação entre videira e Grapevine leafroll-associated virus (GLRaV), ocorreu o declínio em F_v/F_m e alterações no aparato fotossintético (Bertamini *et al.*, 2004). No estudo de Zanini *et al.* (2021) com plantas de mandioca infectadas pelo Cassava common mosaic virus (CsCMV), foram observadas diversas alterações, como modificações na estrutura dos cloroplastos, redução no teor de clorofila e queda na fixação de CO_2. Outra característica interessante foi observada por Almási *et al.* (2000), em que a infecção pelo Barley stripe mosaic virus (BSMV) em plantas de cevada acelerou a senescência e inibiu ou retardou a biossíntese de clorofila.

Entretanto, pesquisas relacionadas à eficiência fotoquímica na infecção do mamoeiro pelo PRSV-P são limitadas. Contudo, trabalhos recentes obtiveram resultados promissores para novos estudos utilizando a fluorescência da clorofila como método de avaliação. Braga *et al.* (2025b) utilizaram variáveis de fluorescência da clorofila para avaliar dez genótipos infectados pelo PRSV-P e, em nove, observaram declínios na fluorescência inicial e máxima e nos fluxos fenomenológicos, em conjunto com os sintomas severos e altos índices de doença. Tais características observadas indicaram danos aos pigmentos fotossintéticos e à cadeia de transporte de elétrons, bem como a inativação dos centros de reação do

PSII (Braga *et al.*, 2025b). Todavia, os autores observaram que um dos genótipos, o BAG89, apresentou resistência, com alto período de incubação e baixo índice de doença, além de eficiência fotoquímica mais estável durante o período de infecção pelo PRSV-P. Já Medeiros *et al*. (2025) avaliaram as respostas da cultivar Aliança aos efeitos do PRSV-P e PMeV, e observaram que a coinfecção diminuiu a força eletromotriz dentro do PSII, desacelerou a transferência múltipla de elétrons do PSII e diminuiu a eficiência das reações redox do fotossistema I (PSI). Além disso, os autores observaram alterações no PSII ocorrendo de maneira precoce e aumentando de acordo com a progressão dos sintomas.

Embora Braga *et al.* (2025b) e Medeiros *et al*. (2025) tenham utilizado a fluorescência da clorofila *a* com objetivos diferentes, ambos demonstraram que o aumento da severidade do PRSV-P compromete a maquinaria fotoquímica das folhas do mamoeiro. Além disso, Medeiros *et al*. (2025) observaram alterações fotoquímicas em plantas que ainda se apresentavam assintomáticas, enquanto, no trabalho de Braga *et al.* (2025b) os danos precoces não foram observados, à exceção do parâmetro de fluorescência relativa (V_I) no BAG89. Esses resultados, em conjunto com a escassez de estudos na literatura, evidenciam a necessidade de ampliar as pesquisas relacionadas ao efeito da infecção pelo PRSV-P sobre a eficiência fotoquímica em folhas de mamoeiro.

3.2.2.3 Respostas morfofisiológicas à infecção viral

Os estresses bióticos ocasionados por fitopatógenos, além de comprometerem a eficiência fotoquímica do PSII, podem afetar o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Berger *et al.*, 2007). Siddique *et al.* (2015) avaliaram os efeitos causados pelo Cotton leaf curl burewala virus (CLCuBuV) em genótipos de algodoeiro suscetíveis e tolerantes ao vírus, e observaram que o CLCuBuV afetou o crescimento das plantas, o número de folhas e a área foliar nos genótipos suscetíveis, quando comparados aos mesmos genótipos não inoculados. Além disso, observaram que os genótipos tolerantes inoculados não tiveram alterações significativas nas características avaliadas. Em outro trabalho, no qual foram avaliadas as respostas de genótipos de trigo ao Barley yellow dwarf virus (BYDV), observaram-se impactos significativos nas características morfológicas de área foliar e biomassa seca, sendo esses impactos maiores para os genótipos

suscetíveis quando comparados ao único genótipo resistente testado (Choudhury *et al.*, 2019).

Em relação à infecção do mamoeiro pelo PRSV-P, Nogueira *et al.* (2019) observaram que a taxa de crescimento absoluto dos acessos inoculados foi menor do que a dos acessos não inoculados. Já Castelán-Estrada *et al.* (2024) observaram que a infecção viral reduziu a altura das plantas, o diâmetro do caule e o número de folhas, flores e frutos, além de ter reduzido o ganho de biomassa e ocasionado o encurtamento do ciclo de vida das plantas.

Portanto, a avaliação conjunta de características morfofisiológicas e da emissão da fluorescência da clorofila é fundamental para compreender as respostas à infecção do mamoeiro pelo PRSV-P e, assim, verificar se as alterações na eficiência fotoquímica estão comprometendo o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Ademais, a avaliação da emissão da fluorescência da clorofila pode ser uma importante ferramenta a ser utilizada na escolha de genótipos de mamoeiro resistentes ou tolerantes ao PRSV-P.

3.2.3 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.3.1 Material genético

Para o experimento, foram utilizados dois acessos de *C. papaya* oriundos do Banco Ativo de Germoplasma da UENF/CALIMAN, o BAG17 e BAG89, considerados suscetível e resistente, respectivamente, ao PRSV-P (Braga *et al.*, 2025a; Braga *et al.*, 2025b).

3.2.3.2 Condições experimentais

O experimento foi realizado em casa de vegetação localizada na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), em Campos dos Goytacazes – RJ (21°45'40.76"S e 41°17'14.03"W), contendo tela anti-afídeo, de outubro de 2025 a março de 2026. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com quatro tratamentos (BAG17 – inoculado; BAG17 – não inoculado; BAG89 – inoculado; BAG89 – não inoculado) e dez repetições (Figura 1). Os acessos foram semeados em vasos plásticos de 7 L contendo substrato comercial

(Vida Verde), adubados com fertilizante Basacote Plus 9M (N - 16%, P_2O_5 - 8%, K_2O - 12%), seguindo a proporção de 20 g de fertilizante por quilo de substrato. Foram semeadas cinco sementes em cada vaso e, 14 dias antes da inoculação, realizou-se o desbaste, mantendo-se apenas uma planta por vaso. Além disso, todos os vasos foram envoltos com papel alumínio, a fim de refletir a radiação solar e evitar o aquecimento do solo. Já a irrigação das plantas ocorreu por meio de gotejadores, em ciclos programados para manter o substrato próximo à capacidade de campo.



Figura 1. Disposição dos vasos no delineamento inteiramente casualizado, com irrigação por meio de gotejadores. Plantas aos 36 dias após a semeadura.

3.2.3.3 Marcação das folhas

Para a realização das avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas iniciais, foi marcada, com o auxílio de um barbante e antes da inoculação, uma folha de cada planta. Para tanto, nos quatro tratamentos, foram contadas, a partir do ápice, a 1ª e a 2ª folhas mais jovens e completamente expandidas, sendo marcada a folha localizada logo abaixo (3ª folha completamente expandida, contada a partir do ápice).

Devido ao fato de os sintomas aparecerem, em geral, nas folhas mais novas que surgem após a inoculação, aos 42 dias após a inoculação (DAI) foi

realizada uma nova marcação de folhas para as avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas finais. Assim, foi selecionada e marcada a 3ª folha mais jovem e completamente expandida, contada a partir do ápice, de todas as plantas, nos quatro tratamentos. Com a nova marcação, objetivou-se avaliar os parâmetros de eficiência fotoquímica e morfofisiológicos em folhas que apresentavam sintomas visíveis do PRSV-P nos tratamentos inoculados.

3.2.3.4 Obtenção e inoculação do isolado do PRSV-P nas plantas

O isolado PRSV-P/UENF01 foi obtido de plantas de mamoeiro afetadas pela mancha-anelar, cultivadas em gaiola na casa de vegetação. Aos 66 dias após a semeadura (DAS), as folhas que apresentavam sintomas visíveis mais severos da doença foram coletadas e mantidas sob refrigeração até o momento do preparo do extrato de inoculação, a fim de preservar a integridade do inóculo.

A inoculação do PRSV-P ocorreu de forma mecânica, aos 67 DAS (Figura 2). O extrato contendo o inóculo foi composto pela mistura de 1 g de folhas infectadas maceradas em 13 mL de tampão fosfato de potássio dibásico e sulfato de sódio (pH = 7,0) e 0,7 g de carboneto de silício (Carborundum), este último com função abrasiva. Para tanto, o extrato foi esfregado, com o auxílio de um pano multiuso, na parte abaxial das duas folhas mais jovens e completamente expandidas (1ª e 2ª folhas) contadas a partir do ápice, conforme descrito por Braga (2024), em todas as plantas dos tratamentos BAG17 e BAG89 inoculados.



Figura 2. Preparo do extrato e inoculação mecânica do PRSV-P nos acessos BAG17 e BAG89 de mamoeiro, aos 67 dias após a semeadura.

3.2.3.5 Avaliação da severidade da doença

Para as avaliações morfológicas dos sintomas da doença, foi utilizada uma escala de notas, estabelecida por Braga (2024), que varia de 0 a 5, sendo: 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 avaliações ocorreram a cada dois dias após a inoculação do vírus, sendo sempre avaliada a folha mais jovem completamente expandida, contada a partir do ápice, nas plantas dos quatro tratamentos. A avaliação foi finalizada quando todas as plantas do tratamento BAG17 – inoculado atingiram a nota 5 da escala de severidade, em fevereiro de 2026 (58 DAI).

3.2.3.6 Avaliações da eficiência fotoquímica das folhas

As avaliações da eficiência fotoquímica das plantas de cada tratamento foram feitas por meio do fluorímetro modulado modelo MultispeQ V 2.0 (PhotosynQ, USA), com o qual foram avaliadas as folhas marcadas (conforme descrito no item 3.2.3.3), utilizando o protocolo Photosynthesis RIDES 2.1. Foi realizada uma avaliação antes da inoculação (t = 0) e, após a inoculação, a cada dois dias, sempre antes do amanhecer, entre 3h e 5h. Para tanto, foram considerados apenas os parâmetros F_V/F_M e SPAD.

Para a utilização do *software*, foi necessário instalar o aplicativo PhotosynQ (https://www.photosynq.com/software) em um *tablet* (modelo S6 Lite, Samsung). Além disso, as avaliações com o equipamento foram finalizadas no mesmo dia das avaliações de severidade, aos 58 DAI (125 dias após a semeadura).

3.2.3.7 Avaliações morfofisiológicas

Assim como nas avaliações da eficiência fotoquímica e de severidade, as avaliações morfofisiológicas ocorreram a cada dois dias. Além disso, também foi realizada uma avaliação antes da inoculação (t = 0). Para tanto, foram avaliadas as seguintes características:

- Altura da planta (AP), determinada a partir da região do coleto até a parte apical da planta, medida por meio de uma fita milimetrada;
- Diâmetro do caule (DC), determinado a cerca de 5 centímetros acima da região do coleto, medido por meio de um paquímetro digital Digimess;
- Comprimento da nervura central (CNC) das folhas marcadas, medido da base da nervura central, junto ao pecíolo, até o final da nervura do lóbulo foliar central, por meio de uma régua;
- Número de folhas (NF), determinado por meio de contagem simples das folhas nas plantas.

As avaliações morfofisiológicas foram finalizadas aos 58 DAI, assim como as avaliações da eficiência fotoquímica e de severidade.

3.2.3.8 Avaliação do índice SPAD de todas as folhas da planta

Aos 89 dias após a inoculação (DAI) (156 dias após a semeadura), foi realizada uma avaliação do índice SPAD de todas as folhas das plantas, utilizando o medidor portátil de clorofilas (MPC) SPAD-502 Plus (KONICA MINOLTA, Japão). Para tanto, foram feitas avaliações em todas as folhas de cada repetição, nos quatro tratamentos. Além disso, para cada folha, foram realizadas cinco medições, obtendo-se a média pelo próprio equipamento. Durante as medições, foram evitadas as avaliações sobre as nervuras das folhas.

3.2.3.9 Última avaliação da eficiência fotoquímica das folhas e avaliação morfofisiológica

Uma última avaliação da eficiência fotoquímica foi realizada aos 90 e 94 DAI (157 e 161 dias após a semeadura, respectivamente), entre 7h-8h30, com o MultispeQ (protocolo Photosynthesis RIDES 2.1). Para esta etapa, as variáveis utilizadas foram: o índice SPAD, que mede o teor relativo de clorofilas (Uddling *et al.*, 2007; Kuhlgert *et al.*, 2016); o rendimento quântico efetivo do PSII (ΦII), que representa a eficiência com que a energia luminosa absorvida pelo PSII é utilizada na fotoquímica (Kuhlgert *et al.*, 2016); o rendimento quântico da dissipação regulada (ΦNPQ), representando a parte da energia de excitação que é dissipada, principalmente, na forma de calor (Kuhlgert *et al.*, 2016); o rendimento quântico da dissipação não regulada (ΦNO), que representa a parte da energia excitada que é

perdida pelos processos de dissipação não regulada, associados à fluorescência e à dissipação de energia (Kuhlgert *et al.*, 2016); o *quenching* não fotoquímico (NPQt), que quantifica o desvio da energia de excitação para processos não fotoquímicos, principalmente na forma de calor (Kuhlgert *et al.*, 2016; Tietz *et al.*, 2017); o fluxo linear de elétrons (LEF), que representa um valor estimado do transporte linear de elétrons através do aparato fotossintético, principalmente pelo PSII (Baker *et al.*, 2007; Baker, 2008); a umidade relativa do ar (U_A) e a temperatura do ambiente (T_A); a temperatura da folha (T_F); a diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar ($\Delta T_{leaf} = T_{leaf} - T_{air}$); e a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente sobre a folha no momento da avaliação (Baker, 2008).

Já na avaliação morfofisiológica, também realizada aos 90 e 94 DAI (157 e 161 dias após a semeadura, respectivamente), foram considerados a altura da planta (AP), o diâmetro do caule (DC) e o número de folhas (NF), utilizando-se o mesmo protocolo de medição e contagem das folhas descrito no tópico 3.2.3.7.

3.2.3.10 Coleta das plantas e obtenção do peso seco

Ao final do experimento, quando as avaliações fotoquímicas, morfofisiológicas e de severidade já haviam sido finalizadas aos 90 e 94 DAI (157 e 161 dias após a semeadura, respectivamente), foi realizada a finalização do experimento em que foram coletados o sistema radicular e a parte aérea das plantas. Devido ao número de plantas e ao espaço disponível na estufa, foi necessário realizar esta etapa em dois dias. Para tanto, as plantas das repetições R1 a R5, de todos os tratamentos, foram coletadas aos 90 DAI, enquanto as demais plantas (R6 a R10) foram coletadas aos 94 DAI. Todavia, as avaliações e demais processos foram os mesmos, conforme descritos nos parágrafos seguintes.

Assim, após as avaliações, foram coletadas as raízes, folhas, pecíolos e caules de todas as plantas. Inicialmente, as folhas coletadas foram levadas ao medidor de área foliar de bancada modelo LI-3100 Area Meter (Li-Cor, Inc., Lincoln, Nebraska, USA) para a obtenção da área foliar total. Depois, as folhas, pecíolos, caules e raízes foram acondicionados separadamente em sacos de papel, devidamente identificados, e levados à estufa de circulação forçada de ar a 70ºC por 72 horas. Os materiais secos foram pesados utilizando uma balança digital Toledo (modelo Prix 9094 Plus), obtendo-se assim, a massa seca das folhas (MS_F),

a massa seca dos pecíolos (MS_P), a massa seca do caule (MS_C) e a massa seca das raízes (MS_R). A massa seca total (MS_T) foi determinada conforme a Equação 1. Ainda, por meio desses valores, foi possível obter as relações entre a MS_F/MS_T, MS_P/MS_T, MS_C/MS_T e MS_R/MS_T, que representam a partição de fotoassimilação (%) para folhas, pecíolo, caule e raiz, respectivamente.

$$MS_{T\,(g)} = MS_{F\,(g)} + MS_{P\,(g)} + MS_{C\,(g)} + MS_{R\,(g)} \qquad (Eq.\ 1)$$

Além disso, com base nos dados biométricos obtidos, foi calculado o Índice de Qualidade de Dickson (IQD) (Dickson *et al.*, 1960), utilizado para avaliar a qualidade das plantas em função da massa seca total (MS_T), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), massa seca da parte aérea (MS_{PA}) e massa seca das raízes (MS_R), conforme a seguinte equação:

$$IQD = MS_{T(g)} / (AP_{(cm)} / DC_{(mm)}) + (MS_{PA(g)} / MS_{R(g)}) \qquad (Eq.\ 2)$$

Por integrar diferentes parâmetros morfológicos, como o vigor e a distribuição da biomassa nas partes da planta, o IQD é considerado um bom indicador de qualidade das plantas (Fonseca *et al.*, 2002).

3.2.3.11 Análises estatísticas

Para todas as avaliações do experimento, foram realizados os testes das premissas de normalidade e homogeneidade, por meio dos testes de Shapiro-Wilk (Shapiro e Wilk, 1965) e Bartlett (Snedecor e Cochran, 1980), respectivamente. Depois, foram realizadas análises de variância fatorial de dois fatores (*Two-way* ANOVA) (Fisher, 1925), considerando o genótipo (BAG17 e BAG89) e o tipo de inoculação (Inoculado ou Não inoculado). Para os testes de média, foi utilizado o teste de Tukey (Tukey, 1949) a 5% de probabilidade.

Todas as análises estatísticas foram realizadas pelo *software* R versão 4.5.3 (R Core Team, 2026). Já os gráficos foram feitos pelo *software* R versão 4.5.3 (R Core Team, 2026) e no Microsoft Excel (2013).

3.2.4 RESULTADOS

3.2.4.1 Avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas iniciais

Para as avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas iniciais, foram consideradas as avaliações que ocorreram antes da inoculação (t = 0) até 40 DAI. Para tanto, foram realizadas análises de variância fatorial para os parâmetros de eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), índice SPAD, altura da planta, diâmetro do caule, número de folhas e comprimento da nervura central.

A seguir, serão apresentados apenas os gráficos das variáveis e avaliações que obtiveram diferenças significativas para genótipo, tratamento e/ou interação, com os respectivos testes de média. A Tabela contendo o resumo da ANOVA fatorial se encontra nos Apêndices (Tabela 1A), assim como a Tabela contendo os testes de Tukey (Tabela 1B).

3.2.4.1.1 Diferenças significativas para interação

Para a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) (Figura 3A), observou-se diferença significativa entre os quatro tratamentos aos 2 DAI. No momento aos 2 DAI, as plantas inoculadas estavam no período de incubação e não apresentavam sintomas visíveis da doença. Para esta avaliação, o BAG17 não inoculado (BAG17NI) e o BAG17 inoculado (BAG17I) foram significativamente diferentes entre si. Já o BAG89 inoculado (BAG89I) e não inoculado (BAG89NI) foram semelhantes entre si e com BAG17NI e BAG17I. Depois, nos dias 16, 20, 24, 26, 28, 30, 32, 34, 36, 38 e 40 DAI, a diferença significativa entre os tratamentos foi a mesma: BAG17NI, BAG89NI e BAG89I foram significativamente semelhantes, entretanto diferiram do BAG17I. Além disso, o declínio de F_v/F_m no BAG17I iniciou-se aos 16 DAI, mantendo a menor média entre os quatro tratamentos e permanecendo com valores entre 0,60 e 0,70 até o final das avaliações. Já para os outros tratamentos, a média de F_v/F_m foi de aproximadamente 0,75.

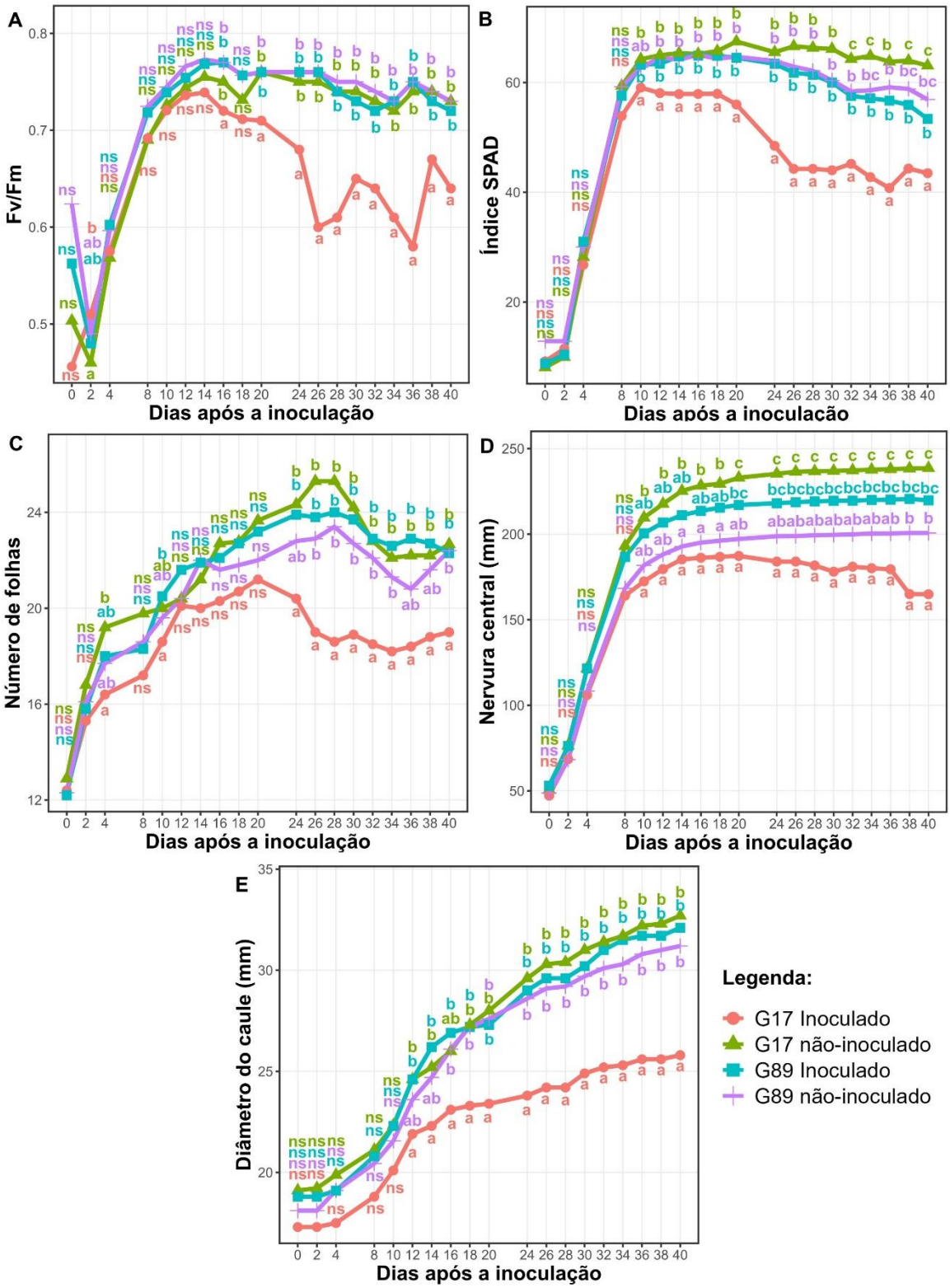


Figura 3. Variação temporal das análises da eficiência fotoquímica e morfofisiológicas iniciais de plantas inoculadas e não inoculadas dos genótipos BAG17 e BAG89. (A) F_v/F_m, (B) índice SPAD, (C) número de folhas, (D) nervura central e (E) diâmetro do caule. Os pontos representam as médias dos tratamentos em cada época de avaliação. Letras diferentes no mesmo dia de avaliação indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Para o índice SPAD (Figura 3B), as diferenças significativas apareceram a partir de 10 DAI. Nesta avaliação, o BAG17I foi significativamente semelhante ao BAG89NI e diferente dos outros dois tratamentos. O BAG89I foi semelhante ao BAG17NI e ao BAG89NI, com o tratamento BAG89NI sendo significativamente igual aos outros três tratamentos. Nas avaliações aos 12, 14, 16, 18, 20, 24, 26, 28 e 30 DAI, o BAG17I continuou sendo significativamente diferente dos outros três tratamentos, com os menores valores de SPAD. Além disso, a partir dos 18 DAI, o índice SPAD teve uma redução abrupta, ficando com valores próximos de 45 unidades SPAD. No entanto, os outros tratamentos mantiveram valores variando entre 56 e 68, com uma queda significativa sendo observada nos tratamentos BAG89NI e BAG89I a partir de 20 DAI. Já o BAG17NI manteve os maiores valores de SPAD até o final das avaliações, com as médias permanecendo próximas a 65 unidades SPAD.

Já aos 32 DAI, todos os tratamentos diferiram significativamente entre si, com exceção do BAG89I e do BAG89NI que foram semelhantes entre si. Na avaliação com 34 DAI, o BAG89NI foi significativamente semelhante ao BAG89I e ao BAG17NI, diferindo do BAG17I. Os tratamentos BAG89I, BAG17I e BAG17NI foram diferentes estatisticamente. Aos 36 DAI, o teor relativo de clorofila para o BAG17I ficou próximo de 40 unidades SPAD e continuou apresentando diferença estatística significativa em relação aos demais tratamentos. Enquanto isso, os outros três tratamentos apresentaram-se significativamente semelhantes. Por fim, nas avaliações aos 38 e 40 DAI, o BAG17I continuou sendo significativamente diferente dos demais tratamentos. Já o BAG89NI foi significativamente semelhante ao BAG17NI e ao BAG89I, porém BAG89I e BAG17NI diferiram entre si.

Em relação ao número de folhas dos tratamentos (Figura 3C), as diferenças já puderam ser observadas aos 4 DAI. Para essa avaliação, BAG17I e BAG17NI diferiram estatisticamente, enquanto o BAG89I e BAG89NI foram semelhantes entre si e com os outros dois tratamentos. A nova diferença foi observada aos 10 DAI, quando BAG17I passou a se apresentar significativamente diferente do BAG89I, enquanto BAG89NI e BAG17NI foram semelhantes entre si e aos tratamentos inoculados. Já aos 24 DAI, o BAG17I apresentou semelhança significativa com BAG89NI, mas foi diferente dos outros dois tratamentos, enquanto BAG89I, BAG89NI e BAG17NI foram significativamente semelhantes entre si. Nas avaliações aos 26, 28, 30, 32 e 34 DAI, o padrão entre os tratamentos foi o mesmo:

BAG89I, BAG89NI e BAG17NI foram significativamente semelhantes, porém diferiram do BAG17I. Aos 36 e 38 DAI, BAG17NI e BAG89I continuaram apresentando semelhança significativa entre si e diferença em relação ao BAG17I. Todavia, o BAG89NI se apresentou significativamente semelhante aos outros três tratamentos. Para a última avaliação (40 DAI), BAG89I, BAG89NI e BAG17NI foram significativamente semelhantes entre si e diferentes do BAG17I.

De maneira geral, o número de folhas do BAG17 inoculado foi inferior ao dos demais tratamentos em todas as avaliações, com médias aproximadas de 18 folhas. Já o BAG17 não inoculado, o BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado ficaram com quantidades variando entre 20 e 25 folhas.

Para o comprimento da nervura central (Figura 3D), as diferenças significativas apareceram a partir de 10 DAI. Nas avaliações aos 10 e 12 DAI, o BAG17I se apresentou significativamente diferente do BAG17NI, enquanto BAG89I e BAG89NI foram significativamente semelhantes entre si e com os tratamentos com o BAG17. Aos 14, 16 e 18 DAI, o BAG17I continuou apresentando diferenças significativas em relação ao BAG17NI, mas foi significativamente semelhante ao BAG89NI. Já o BAG89I foi significativamente semelhante a todos os tratamentos. Aos 20 DAI, é possível observar que o BAG17I continua se diferenciando do BAG17NI e sendo significativamente semelhante ao BAG89NI, mas passou a diferir significativamente do BAG89I. No entanto, o BAG89I se apresentou estatisticamente semelhante ao BAG89NI e ao BAG17NI.

Nas avaliações aos 24, 26, 28, 30, 32, 34 e 36 DAI, o BAG17I foi significativamente semelhante ao BAG89NI, mas diferiu dos outros dois tratamentos. O BAG89I apresentou semelhança estatística significativa com o BAG89NI e o BAG17NI. Nas últimas duas avaliações (38 e 40 DAI), o BAG17I foi significativamente diferente dos outros tratamentos, além de ter sofrido um declínio considerável na média do CNC, apresentando valores muito mais baixos do que os demais. Enquanto o BAG89NI foi significativamente diferente do BAG17NI, o BAG89I apresentou semelhança significativa com o BAG89NI e o BAG17NI.

A partir dos resultados obtidos, o BAG17NI apresentou os maiores valores para o CNC, seguido pelo BAG89I. Ainda, pode-se observar que, a partir da avaliação aos 24 DAI, os valores obtidos para o BAG89 inoculado e BAG89 não inoculado e para o BAG17NI foram praticamente constantes, permanecendo entre 200 e 240 mm. Entretanto, o BAG17I apresentou valores mais baixos do que os

demais, além da tendência de queda das médias obtidas durante todas as avaliações.

Para o diâmetro do caule (Figura 3E), as diferenças estatísticas significativas começaram a aparecer a partir de 12 DAI. Aos 12 e 14 DAI, o BAG17I se apresentou significativamente semelhante ao BAG89NI, porém diferiu do BAG89I e do BAG17NI. Já o BAG89I e o BAG17NI foram estatisticamente semelhantes entre si e também com o BAG89NI. Aos 16 DAI, o BAG17I apresentou semelhança significativa com o BAG17NI e diferença em relação aos dois tratamentos com o BAG89. Já o BAG89I e o BAG89NI foram significativamente semelhantes entre si e com o BAG17NI.

A partir dos 18 DAI e até a última avaliação, aos 40 DAI, todos os tratamentos apresentaram as mesmas características: o BAG17I diferiu significativamente de todos os tratamentos, enquanto o BAG89I, BAG89NI e BAG17NI foram significativamente semelhantes. Além disso, os tratamentos que obtiveram semelhança significativa entre si apresentaram médias que foram aumentando gradativamente ao longo das avaliações, alcançando valores superiores a 30 mm aos 40 DAI. Já o BAG17I apresentou as menores médias do DC durante todas as avaliações, apresentando pequeno crescimento a cada avaliação e alcançando cerca de 25 mm aos 40 DAI. Em suma, o BAG17I apresentou as menores médias para DC, enquanto o BAG89I se apresentou significativamente semelhante aos genótipos não inoculados.

3.2.4.1.2 Diferenças significativas para genótipo

Entre os genótipos, as médias de F_v/F_m diferiram significativamente na avaliação antes da inoculação (Figura 4A), com o BAG17 apresentando valor abaixo de 0,5 e o BAG89 com média superior, próxima de 0,60. Aos 4, 8, 10 e 12 DAI, os dois genótipos apresentaram um aumento gradativo em suas médias, porém mantiveram-se significativamente diferentes. Aos 12 DAI, a média de F_v/F_m se apresentou superior a 0,70 em ambos os genótipos. A última diferença significativa observada entre eles ocorreu aos 18 DAI, quando o BAG17 apresentou um pequeno decréscimo no valor, mas ambos permaneceram acima de 0,70.

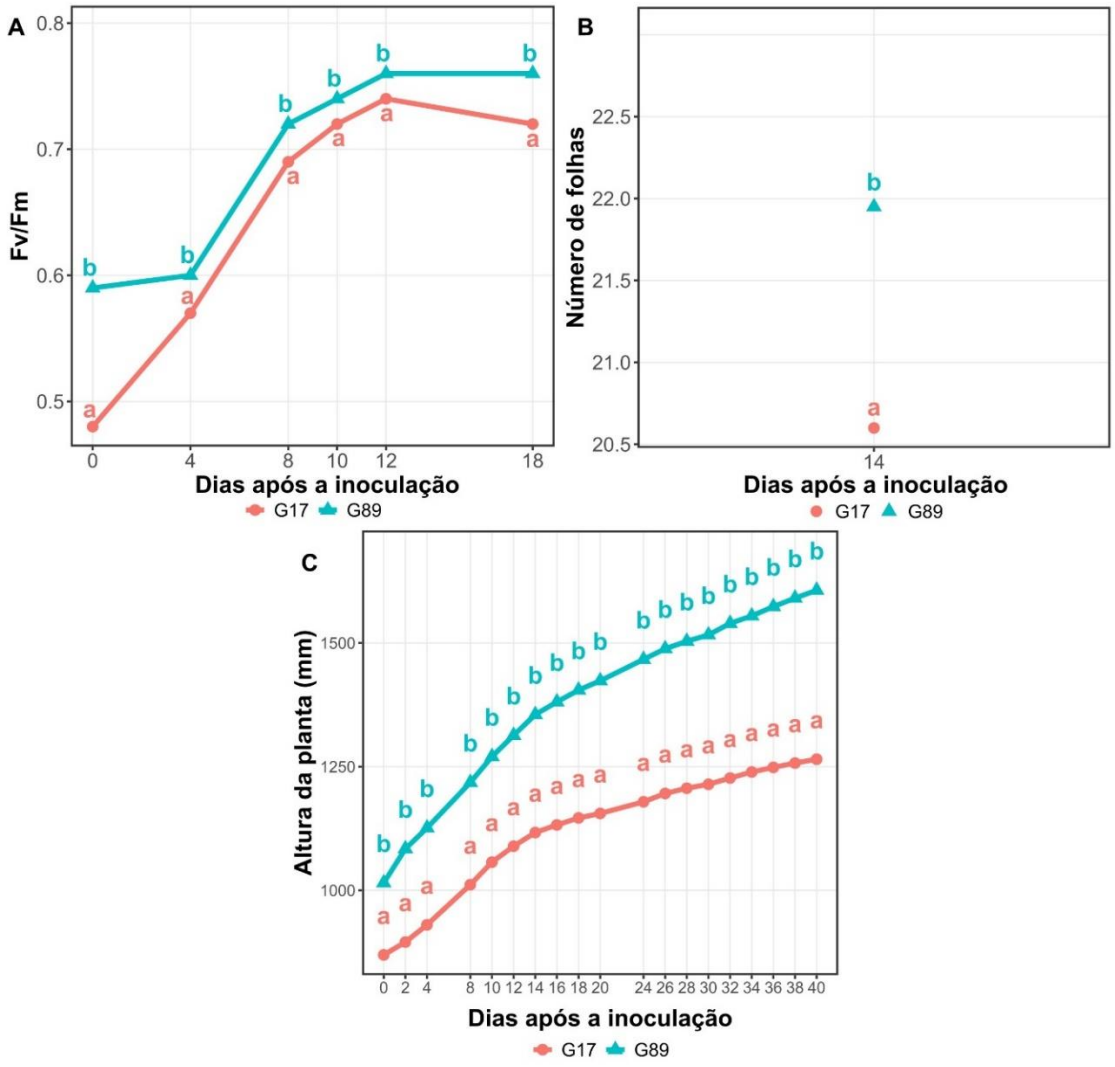


Figura 4. Variação temporal das análises da eficiência fotoquímica e morfofisiológicas iniciais em plantas dos genótipos BAG17 e BAG89. (A) F_v/F_m, (B) número de folhas e (C) altura da planta. Os pontos representam as médias em cada época de avaliação. Letras diferentes no mesmo dia de avaliação indicam diferenças significativas entre os grupos comparados pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Para o número de folhas (Figura 4B), a única diferença significativa entre os genótipos ocorreu aos 14 DAI, com o BAG17 apresentando média próxima de 20,5 e o BAG89 com média aproximada de 22 folhas. Já para a altura da planta (Figura 4C), houve diferença significativa entre os genótipos em todas as avaliações. Pode-se observar que a média da AP para o BAG89 foi superior e aumentou gradativamente, com valor inicial próximo de 1.000 mm e alcançando mais de 1.500 mm aos 40 DAI. Já o BAG17 apresentou médias inferiores, mas também com crescimento gradativo, iniciando com média abaixo de 1.000 mm e ficando próxima de 1.250 mm aos 40 DAI.

3.2.4.1.3 Diferenças significativas para tratamento

Entre os tratamentos, observou-se apenas uma diferença significativa para F_v/F_m (Figura 5A). Aos 14 DAI, os tratamentos inoculados apresentaram a média de F_v/F_m próxima de 0,75, enquanto para os tratamentos não inoculados, a média foi um pouco superior e ficou acima de 0,76.

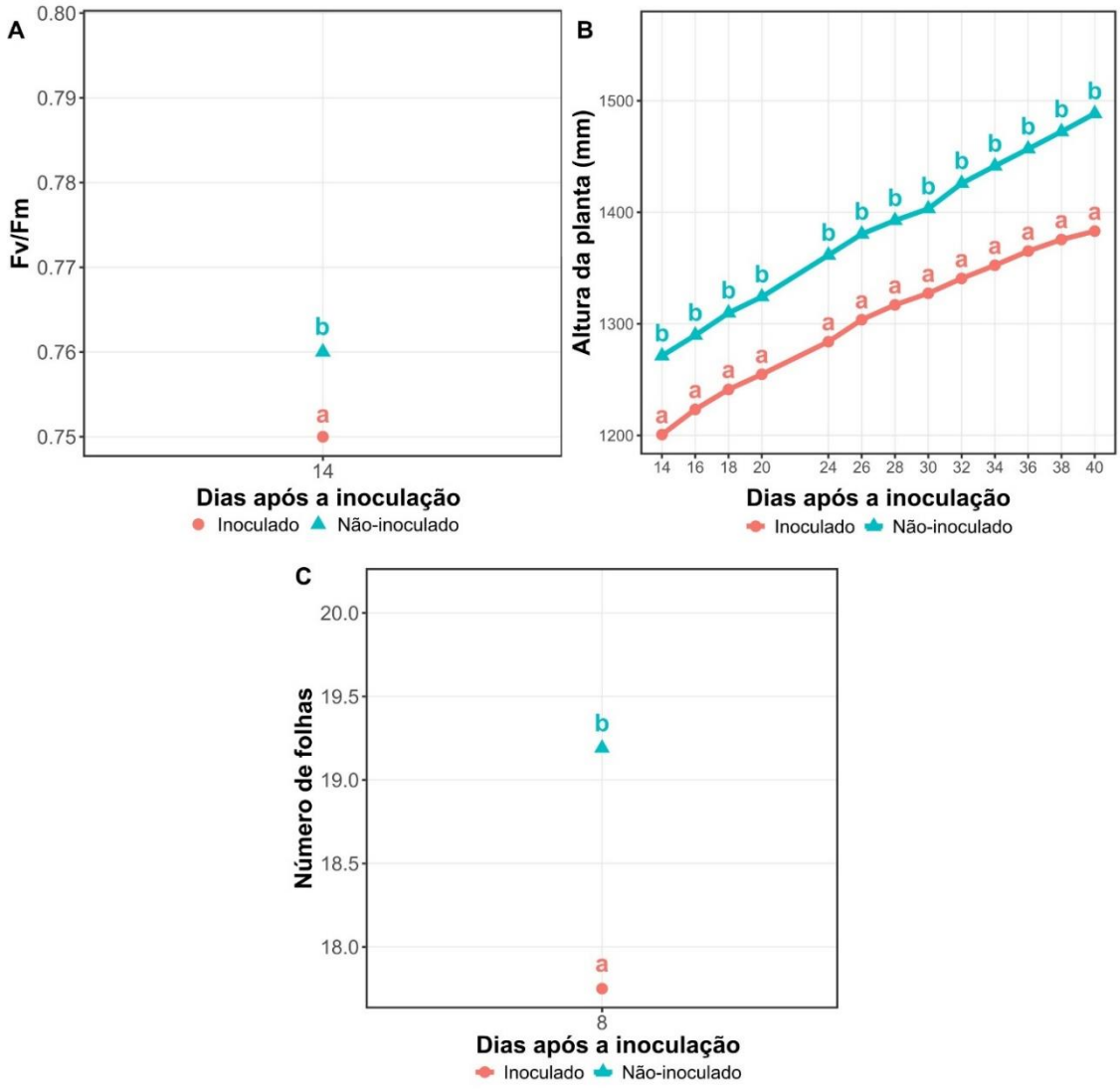


Figura 5. Variação temporal das análises da eficiência fotoquímica e morfofisiológicas iniciais entre os tratamentos (inoculado x não inoculado). (A) F_v/F_m, (B) altura da planta e (C) número de folhas. Os pontos representam as médias em cada época de avaliação. Letras diferentes no mesmo dia de avaliação indicam diferenças significativas entre os grupos comparados pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Para a altura da planta (Figura 5B), as diferenças significativas observadas foram aos 14, 16, 18, 20, 24, 26, 28, 30, 32, 34, 36, 38 e 40 DAI. Para todas essas avaliações, os tratamentos inoculados apresentaram médias menores quando comparados aos tratamentos não inoculados. Ambos obtiveram valores que aumentaram de maneira gradativa, com a AP, aos 14 DAI, próxima de 1.200 mm e 1.300 mm para os tratamentos inoculados e não inoculados, respectivamente. Aos 40 DAI, os tratamentos inoculados apresentaram média próxima de 1.380 mm, enquanto, para os não inoculados a média ficou próxima de 1.500 mm.

Já para o número de folhas (Figura 5C) houve apenas uma média entre os tratamentos que diferiu significativamente, aos 8 DAI. Os tratamentos inoculados apresentaram uma média próxima de 16, enquanto os não inoculados apresentaram um valor superior a 19 folhas.

3.2.4.2 Avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas finais

Para as avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas finais, foram consideradas as avaliações que ocorreram de 42 a 58 DAI. Para tanto, também foram realizadas análises de variância fatorial, considerando as mesmas variáveis das avaliações iniciais.

Ainda, de maneira semelhante, apenas os gráficos das variáveis e avaliações que obtiveram diferenças significativas para genótipo, tratamento e/ou interação serão apresentados, com os respectivos testes de média. A Tabela contendo o resumo da ANOVA fatorial se encontra nos Apêndices (Tabela 1C), assim como a Tabela contendo os testes de Tukey (Tabela 1D).

3.2.4.2.1 Diferenças significativas para interação

Para a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), ocorreram diferenças estatísticas significativas aos 42 DAI (Figura 6A). O BAG89I apresentou a menor média e diferiu significativamente do BAG17I, que apresentou a maior média da avaliação. Já os tratamentos não inoculados (BAG17 e BAG89) foram significativamente semelhantes entre si e com os tratamentos inoculados. Aos 44 DAI, o BAG89I apresentou diferença significativa em relação ao BAG17I e também ao BAG89NI, sendo significativamente semelhante ao BAG17NI. Já o BAG17I e o BAG89NI foram significativamente semelhantes entre si e com o BAG17NI.

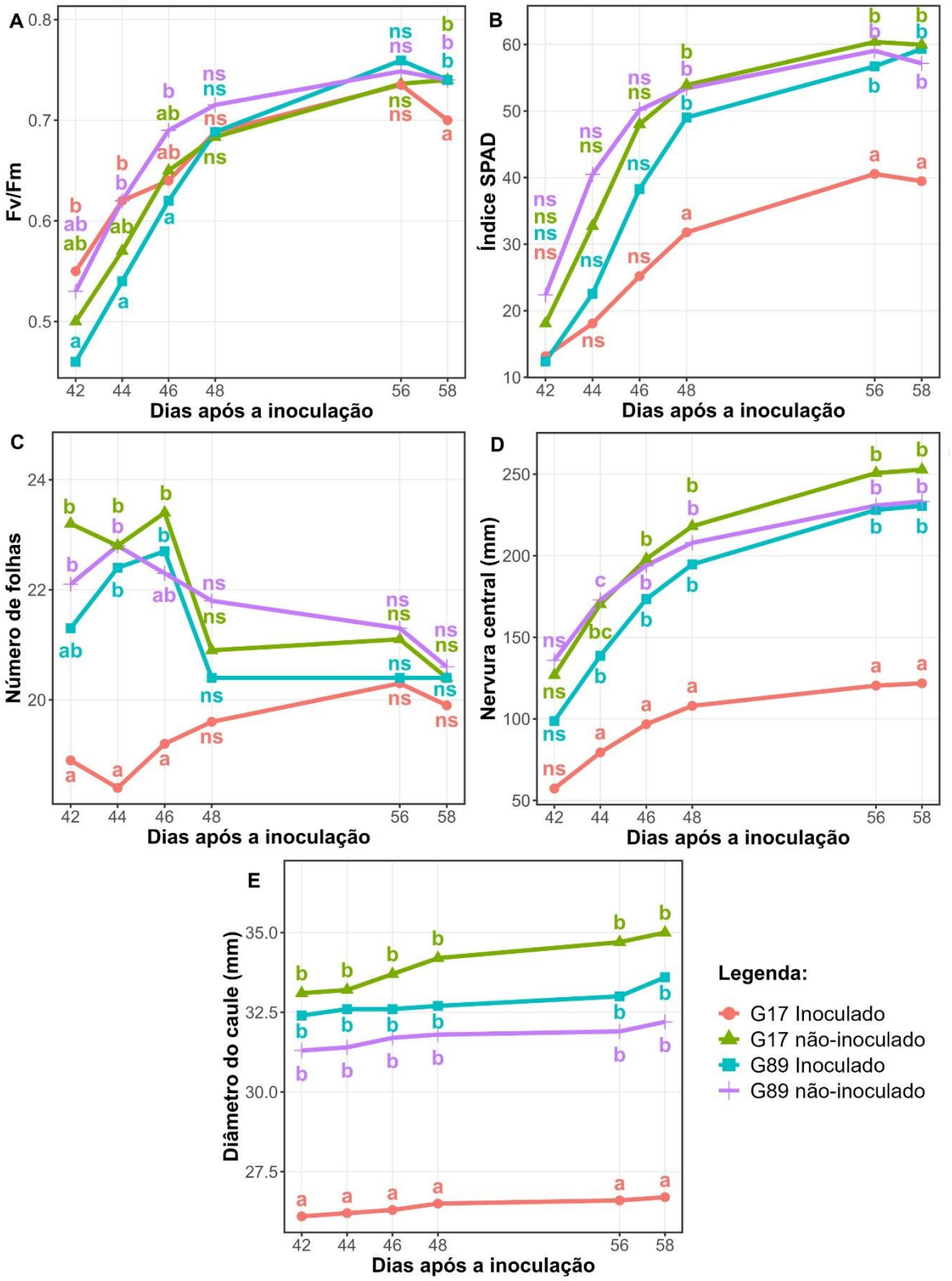


Figura 6. Variação temporal das análises da eficiência fotoquímica e morfofisiológicas finais de plantas inoculadas e não inoculadas dos genótipos BAG17 e BAG89. (A) F_v/F_m, (B) índice SPAD, (C) número de folhas, (D) nervura central e (E) diâmetro do caule. Os pontos representam as médias em cada época de avaliação. Letras diferentes no mesmo dia de avaliação indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Aos 46 DAI, o BAG89I continuou apresentando a menor média e diferiu significativamente do BAG89NI. Entretanto, foi significativamente semelhante ao BAG17I e ao BAG17NI. Já o BAG17NI e o BAG17I foram significativos entre si e com o BAG89NI. A última diferença estatisticamente significativa entre os quatro tratamentos ocorreu aos 58 DAI. Nesta avaliação, o BAG17I passou a apresentar a menor média de F_v/F_m, com valor abaixo de 0,70, e diferiu significativamente dos outros três tratamentos. Já o BAG89I, BAG89NI e BAG17NI foram significativamente semelhantes, com médias para F_v/F_m de 0,74.

Para o índice SPAD (Figura 6B), ocorreram diferenças significativas entre os quatro tratamentos aos 48, 56 e 58 DAI. Aos 48 e 56 DAI, o BAG17I apresentou as menores médias (entre 30 e 40 unidades SPAD), sendo estatisticamente diferente dos outros tratamentos. Já o BAG89I, BAG89NI e BAG17NI foram significativamente semelhantes, com valores de SPAD mais altos (entre 48 e 60 unidades). Aos 58 DAI, o BAG17I continuou apresentando média significativamente diferente das médias do BAG17NI, BAG89I e BAG89NI, com índice SPAD inferior a 40.

Já para o número de folhas (Figura 6C), ocorreram diferenças significativas aos 42 DAI. Nesta avaliação, o BAG17I apresentou semelhança significativa com o BAG89I, porém diferiu dos tratamentos BAG17 e BAG89 não inoculados. O BAG89NI e o BAG17NI apresentaram médias significativas entre si e com o BAG89I. Aos 44 DAI, o BAG17I diferiu significativamente de todos os tratamentos, enquanto o BAG89I, BAG89NI e BAG17NI foram significativamente semelhantes, com média superior a 22. Aos 46 DAI, o BAG17I foi significativamente semelhante ao BAG89NI, mas diferente do BAG89I e do BAG17NI. Já o BAG89I e o BAG17NI foram significativamente semelhantes entre si e com o BAG89NI. No geral, o BAG17I apresentou as menores médias para NF, com valores abaixo de 20, enquanto os demais tratamentos obtiveram médias variando entre 21 e 24 folhas.

Em relação ao comprimento da nervura central (Figura 6D), aos 44 DAI, o BAG17I foi estatisticamente diferente dos demais tratamentos, com média abaixo de 100 mm. Já o BAG89I foi significativamente semelhante ao BAG17NI, mas diferiu do BAG89NI. Ainda, o BAG89NI apresentou média significativamente semelhante à do BAG17NI. Nas avaliações aos 46, 48, 56 e 58 DAI, o BAG17I continuou diferindo significativamente dos outros três tratamentos, enquanto o BAG89I, BAG89NI e BAG17NI foram significativamente semelhantes. Além disso,

esses três tratamentos apresentaram médias mais altas de CNC em comparação com o BAG17I.

Para o diâmetro do caule (Figura 6E), foram observadas diferenças significativas em todas as avaliações (42, 44, 46, 48, 56 e 58 DAI). No geral, o BAG17I diferiu significativamente dos outros tratamentos e apresentou médias para o DC abaixo de 27,5 mm. Os tratamentos BAG89NI, BAG89I e BAG17NI foram significativamente semelhantes, apresentando médias de DC superiores a 30 mm, com destaque para o BAG17NI, que obteve as maiores médias entre os tratamentos.

3.2.4.2.2 Diferenças significativas para genótipo

As diferenças significativas entre os genótipos ocorreram apenas em F_v/F_m e altura da planta (Figura 7).

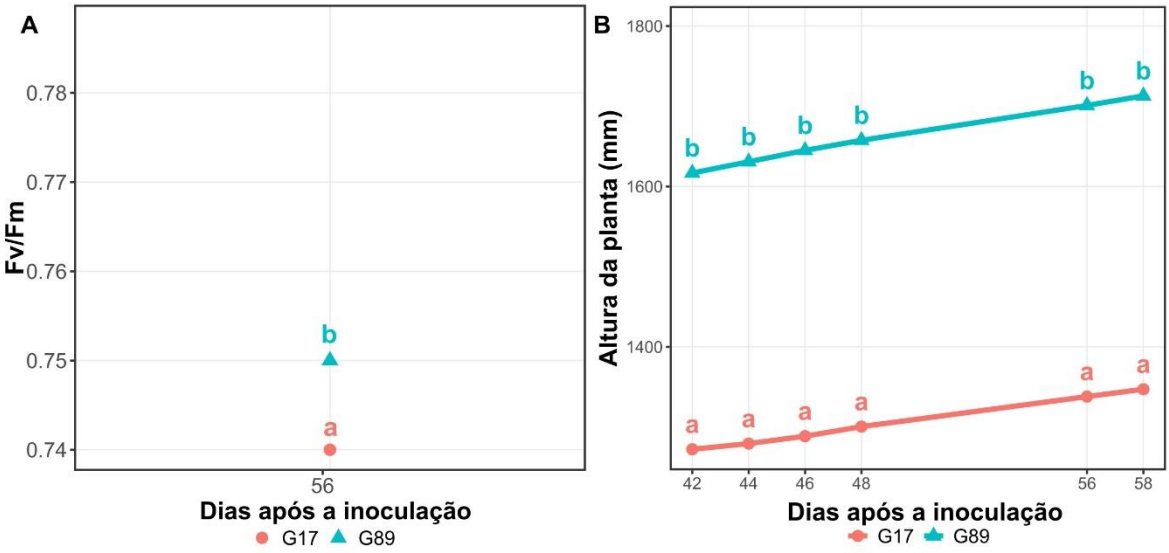


Figura 7. Variação temporal das análises da eficiência fotoquímica e morfofisiológicas finais em plantas dos genótipos BAG17 e BAG89. (A) F_v/F_m e (B) altura da planta. Os pontos representam as médias em cada época de avaliação. Letras diferentes no mesmo dia de avaliação indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Para o F_v/F_m (Figura 7A), a única diferença significativa ocorreu aos 56 DAI, em que o BAG17 apresentou a menor média (aproximadamente 0,74), enquanto a

média foi um pouco maior para o BAG89 (aproximadamente 0,75). Já para a altura da planta (Figura 7B), foram observadas diferenças significativas em todas as avaliações (42, 44, 46, 48, 56 e 58 DAI). Para tanto, o BAG17 apresentou as menores médias, variando entre 1.300 e 1.400 mm, enquanto o BAG89 apresentou médias superiores, que variaram entre 1.600 e 1.700 mm.

3.2.4.2.3 Diferenças significativas para tratamento

As diferenças significativas entre os tratamentos ocorreram no índice SPAD, na altura da planta e no número de folhas (Figura 8).

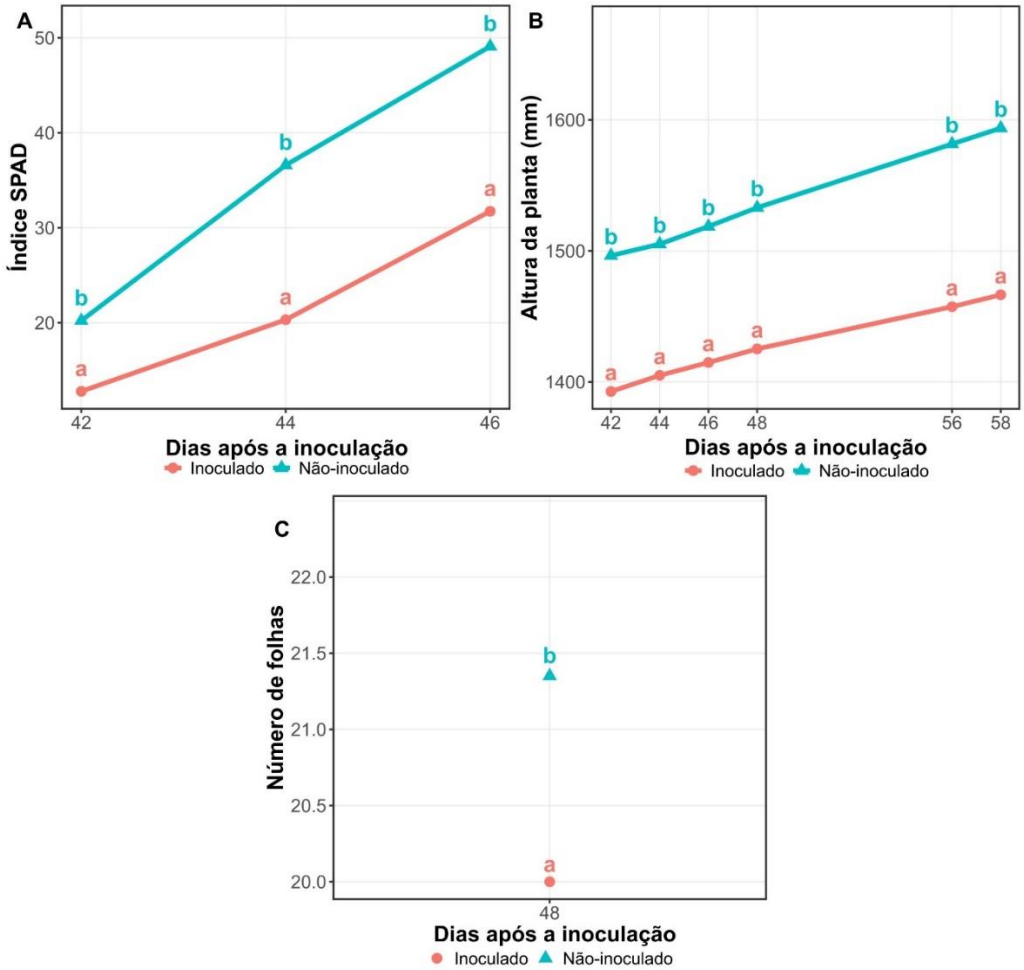


Figura 8. Variação temporal das análises da eficiência fotoquímica e morfofisiológicas finais entre os tratamentos (inoculado x não inoculado). (A) índice SPAD, (B) altura da planta e (C) número de folhas. Os pontos representam as médias em cada época de avaliação. Letras diferentes no mesmo dia de avaliação indicam diferenças significativas entre os grupos comparados pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Para o índice SPAD (Figura 8A), as diferenças significativas entre os tratamentos ocorreram aos 42, 44 e 46 DAI. Os tratamentos não inoculados apresentaram médias superiores, que variaram entre 20 e 50 unidades SPAD, enquanto os tratamentos inoculados obtiveram médias variando entre 10 e 30 unidades SPAD.

Em relação à altura da planta (Figura 8B), obteve-se diferença significativa em todas as avaliações (42, 44, 46, 48, 56 e 58 DAI). Os dois tratamentos apresentaram um aumento gradativo das médias, porém os inoculados obtiveram valores menores (abaixo de 1.500 mm) do que os não inoculados (entre 1.500 e 1.600 mm).

Por fim, o número de folhas (Figura 8C) apresentou diferenças significativas entre os tratamentos apenas aos 48 DAI, com média inferior para os inoculados (aproximadamente 20) e superior para os não inoculados (aproximadamente 21,5).

3.2.4.3 Avaliação do índice SPAD de todas as plantas

Aos 89 dias após a inoculação, foi realizada a avaliação do Índice SPAD em todas as plantas do experimento (Figura 9). Por meio dessa avaliação, foi possível verificar a distribuição espacial do SPAD ao longo do dossel e identificar em quais folhas ocorreram alterações no teor relativo de clorofila. Para tanto, foram consideradas apenas as avaliações da primeira à décima primeira folha, contadas a partir do ápice da planta.

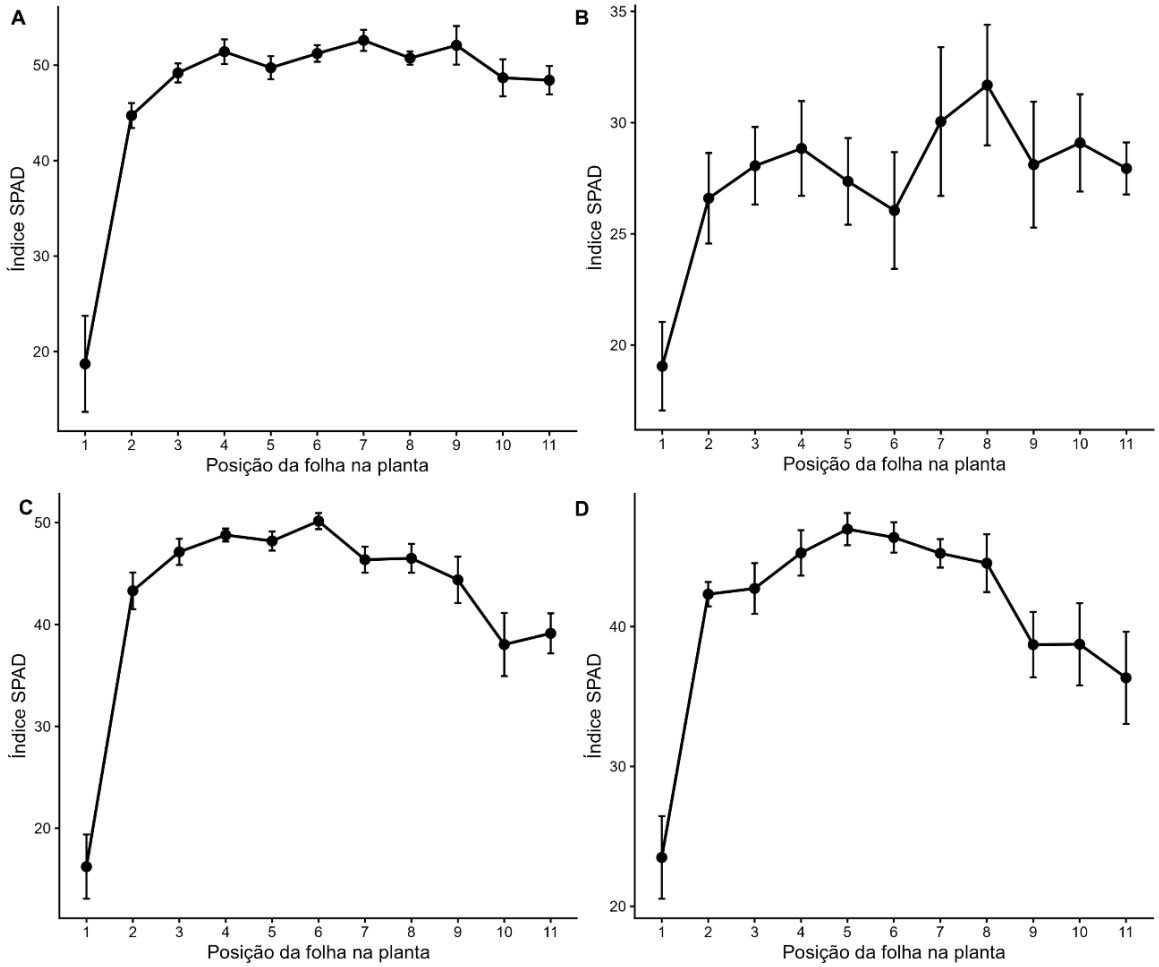


Figura 9. Índice SPAD determinado da primeira à décima primeira folha da planta aos 89 dias após a inoculação (DAI). (A) BAG17 não inoculado, (B) BAG17 inoculado, (C) BAG89 não inoculado e (D) BAG89 inoculado. Os pontos representam a média ± erro-padrão.

O BAG17 não inoculado (Figura 9A) apresentou, inicialmente, uma média inferior a 20 unidades e passou para mais de 40 unidades SPAD na segunda folha, além de pequenos aumentos na 3ª e na 4ª folha. Ainda, observou-se que as folhas intermediárias mantiveram um valor praticamente constante (próximo de 50 unidades) e sem alterações significativas, até mesmo nas folhas mais basais.

Já no BAG17 inoculado (Figura 9B), é possível observar que o índice SPAD não ultrapassou 35 unidades. Além disso, o erro-padrão foi bem maior para esse tratamento, indicando que houve uma grande variabilidade entre as plantas inoculadas. Ainda, pode-se observar que o valor de SPAD nas folhas intermediárias ficou concentrado entre 25 e 30 unidades.

No BAG89 não inoculado (Figura 9C), apesar de também ter iniciado com um valor abaixo de 20 unidades na 1ª folha, a 2ª folha superou 40 unidades SPAD. Também foram observados pequenos acréscimos do índice SPAD na 3ª e na 4ª folha, tal como ocorreu no BAG17NI. A partir da 6ª folha, o índice começou a sofrer declínio, porém manteve valores superiores a 40 unidades SPAD. Já na 10ª folha, é possível observar que a média do SPAD ficou abaixo de 40 unidades, provavelmente relacionada à senescência foliar.

Por fim, o BAG89 inoculado (Figura 9D) não apresentou alterações significativas no índice SPAD quando comparado ao BAG89 não inoculado, à exceção da presença de maior heterogeneidade entre as plantas inoculadas. Além disso, apresentou valores de SPAD acima de 40 unidades nas folhas intermediárias.

3.2.4.4 Avaliação fotoquímica e morfofisiológica final

A partir das variáveis obtidas pelo fluorímetro modulado MultispeQ e das avaliações morfofisiológicas (ver tópico 3.2.3.9) aos 90 e 94 DAI, foram realizadas análises de variância fatorial (Tabelas 1 e 2). No entanto, serão apresentados apenas os gráficos com as variáveis que obtiveram diferenças significativas para genótipo, tratamento e/ou interação, com os respectivos testes de média realizados pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Tabela 1. Resumo da análise de variância (ANOVA) fatorial realizada para as variáveis obtidas na avaliação final, sendo: índice SPAD, radiação fotossinteticamente ativa (PAR), rendimento quântico da dissipação não regulada de energia (ΦNO), transporte linear de elétrons (LEF), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (ΦII), umidade do ambiente (UA), temperatura do ambiente (TA), coeficiente de extinção fotoquímica (NPQt), temperatura da folha (Leaf Temp), diferença entre a temperatura da folha e a temperatura do ar (Leaf Temp Dif) e rendimento quântico da dissipação regulada de energia (ΦNPQ).

FV	GL	Quadrado Médio										
		SPAD	PAR	ΦNO	LEF	ΦII	UA	TA	NPQt	Leaf Temp	Leaf Temp Dif	ΦNPQ
Genótipo	1	1081,04**	3489,52ns	0,01ns	289,29ns	0,00*	0,01ns	0,03ns	0,01ns	0,11ns	0,02ns	0,00ns
Inoculação	1	1877,62**	886,14ns	0,00ns	86,78ns	0,00ns	13,49*	2,05ns	0,05ns	0,89ns	0,24ns	0,00ns
Genótipo x Inoculação	1	1167,79**	8388,53*	0,00**	750,58*	0,00ns	0,18ns	0,64ns	0,04ns	0,19ns	0,14ns	0,00ns
Resíduo	36	47,95	1622,21	0.00	138,42	0,00	3,11	3,93	0,01	5,67	1,41	0,00

* = significativo a 5% de probabilidade, ** = significativo a 1% de probabilidade, ns = não significativo a 5% e a 1% de probabilidade.

Tabela 2. Resumo da análise de variância (ANOVA) fatorial realizada para as variáveis obtidas na avaliação final, sendo: massa seca da parte aérea (MS_{PA}), relação massa seca de raízes/massa seca da parte aérea (MS_R/MS_{PA}), Índice de Qualidade de Dickson (IQD), área foliar total, altura da planta, diâmetro do caule e número de folhas.

FV	GL	Quadrado Médio						
		MS_{PA}	MS_R/MS_{PA}	Área Foliar Total	Diâmetro do Caule	IQD	Altura da Planta	Nº de Folhas
Genótipo	1	23210,72**	0,04ns	28011260,80**	36,67*	56,34ns	15233,41**	4,90ns
Inoculação	1	20490,56**	0,15**	73622492,29**	171,81**	1787,18**	2220,10**	1,60ns
Genótipo x Inoculação	1	16501,88**	0,08*	41933476,39**	241,57**	1225,67**	469,23ns	6,40ns
Resíduo	36	343,35	0,02	850633,08	8,58	56,16	159,91	2,86

* = significativo a 5% de probabilidade, ** = significativo a 1% de probabilidade, ns = não significativo a 5% e a 1% de probabilidade.

3.2.4.4.1 Avaliação fotoquímica

3.2.4.4.1.1 Diferenças significativas para interação

Para a interação, observaram-se diferenças significativas para as variáveis de índice SPAD, rendimento quântico da dissipação não regulada (ΦNO), fluxo linear de elétrons (LEF) e radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (Figura 10).

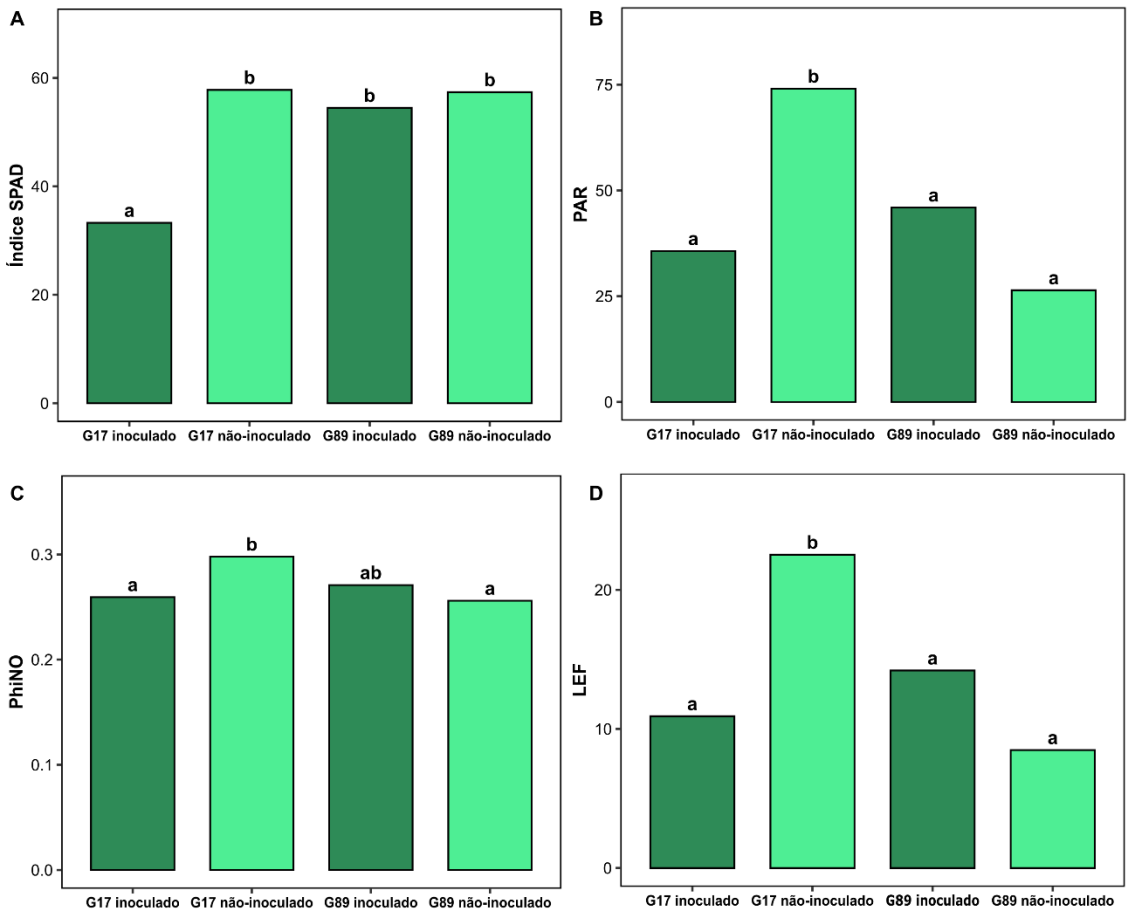


Figura 10. Avaliação final para variáveis fisiológicas. (A) índice SPAD, (B) radiação fotossinteticamente ativa (PAR), (C) PhiNO e (D) fluxo linear de elétrons (LEF). Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Em relação ao índice SPAD (Figura 10A), o BAG17 inoculado apresentou média significativamente diferente das médias dos demais tratamentos. Além disso, o valor de SPAD ficou abaixo de 40 unidades, como observado anteriormente. Já o BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado e o BAG17 não inoculado não diferiram estatisticamente entre si, com médias do índice SPAD próximas de 60.

Apesar de o BAG89I ter apresentado a média um pouco menor, não diferiu significativamente dos tratamentos não inoculados.

Já os gráficos da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (Figura 10B) e do fluxo linear de elétrons (LEF) (Figura 10D) apresentaram o mesmo padrão: BAG17 inoculado, BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado foram significativamente semelhantes entre si e diferiram do BAG17 não inoculado, que se apresentou estatisticamente superior.

Para ΦNO (Figura 10C), o BAG17I apresentou média estatisticamente semelhante às médias do BAG89I e do BAG89NI. No entanto, apenas o BAG89I apresentou semelhança significativa com BAG17NI, o qual diferiu estatisticamente do BAG17I e do BAG89NI.

3.2.4.4.1.2 Diferenças significativas para genótipo

Para os genótipos, observou-se diferença significativa apenas para a altura da planta (Figura 11A) e o rendimento quântico efetivo do PSII (ΦII) (Figura 11B). Para ambas as variáveis, o genótipo BAG89 apresentou média superior à do BAG17.

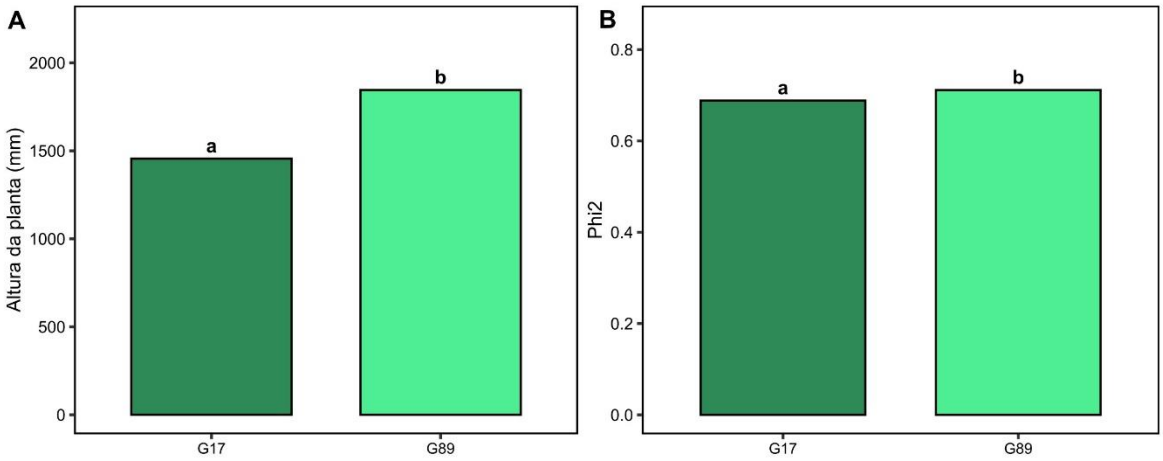


Figura 11. Variáveis significativas para os genótipos BAG17 e BAG89. (A) altura da planta, (B) rendimento quântico efetivo do PSII (Phi2). Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

3.2.4.4.1.3 Diferenças significativas para tratamento

Para as diferenças significativas entre os tratamentos, observou-se variação apenas para a altura da planta, com a maior média para os tratamentos não inoculados (Figura 12).

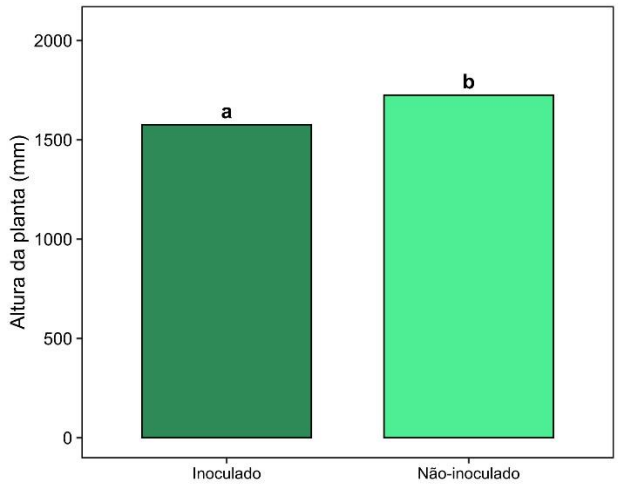


Figura 12. Variável ‘Altura da Planta’ significativa para os tratamentos (inoculado x não inoculado). Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

3.2.4.4.2 Avaliação morfofisiológica

Em relação às variáveis morfofisiológicas, foram observadas diferenças significativas, entre os tratamentos, para a massa seca da parte aérea (MS_{PA}), a relação entre massa seca da raiz e massa seca da parte aérea (MS_R/MS_{PA}), a área foliar total (AF_T), o diâmetro do caule (DC) e o Índice de Qualidade de Dickson (IQD) (Figura 13).

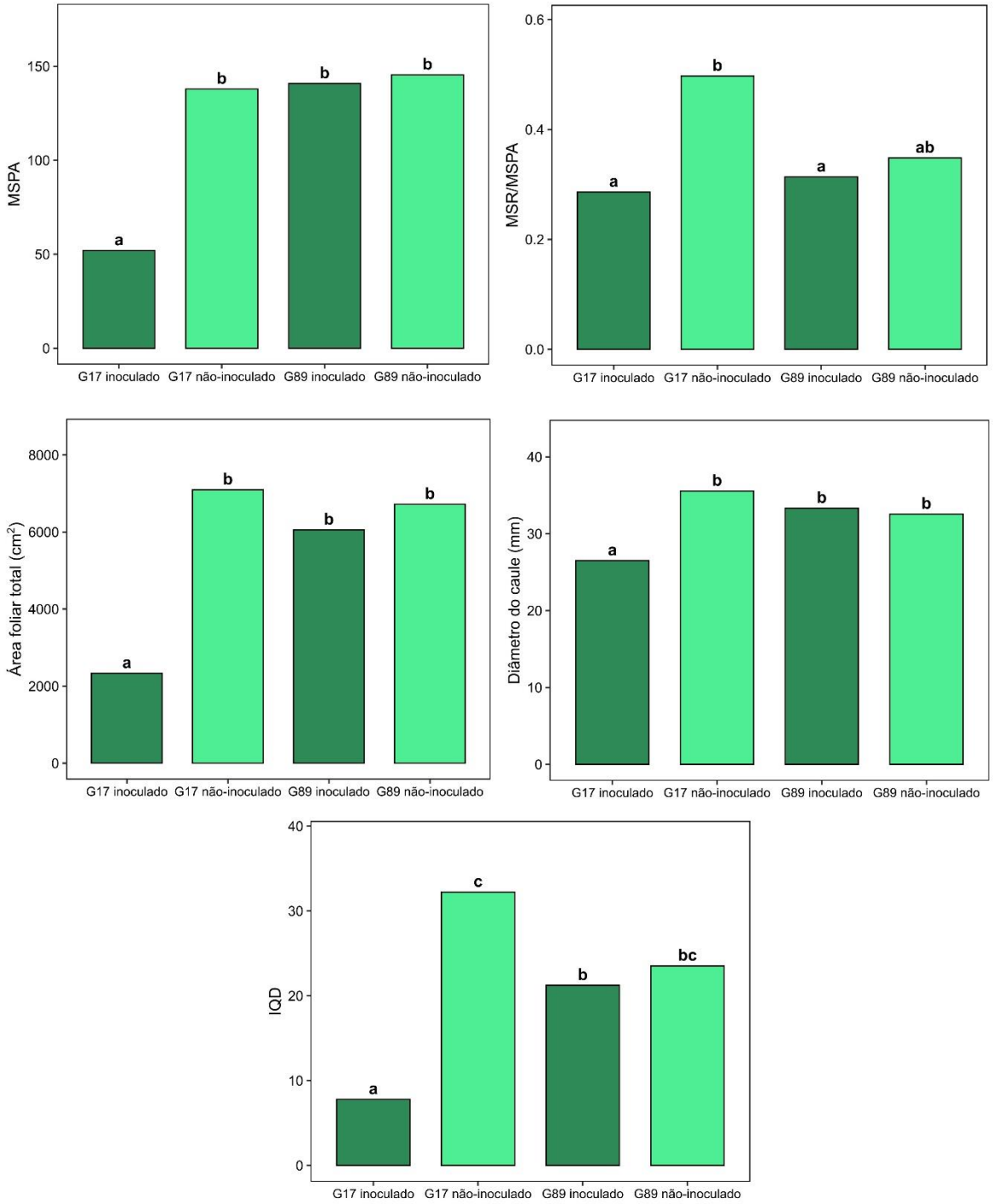


Figura 13. Avaliação final para variáveis morfofisiológicas. (A) massa seca da parte aérea (MS_{PA}), (B) relação massa seca da raiz/massa seca da parte aérea (MS_R/MS_{PA}), (C) área foliar total, (D) diâmetro do caule e (E) Índice de Qualidade de Dickson (IQD). Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Para a massa seca da parte aérea (Figura 13A), o BAG17 inoculado diferiu significativamente dos outros tratamentos, apresentando a menor média entre eles (aproximadamente 50 g). Já o BAG17 não inoculado, o BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado não diferiram significativamente entre si e apresentaram médias altas, com valores próximos de 150 g.

Quanto à relação massa seca da raiz e massa seca da parte aérea (MS_R/MS_{PA}) (Figura 13B), os tratamentos inoculados apresentaram semelhanças significativas entre si, com as médias mais baixas, mas diferiram significativamente do BAG17NI. Já o BAG89NI apresentou semelhança significativa com os tratamentos inoculados e com o BAG17NI.

Em relação à área foliar total (Figura 13C), o padrão nos valores significativos das médias é similar ao observado na Figura 13A. Para tanto, o BAG17I apresentou o menor valor e diferiu estatisticamente dos demais tratamentos. Já o BAG17 não inoculado, o BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado não diferiram entre si e apresentaram médias quase três vezes maiores do que a do BAG17I.

Para o diâmetro do caule (Figura 13D), o BAG17I apresentou a menor média e diferiu significativamente dos demais tratamentos. Já o BAG17 não inoculado, o BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado não diferiram entre si e apresentaram médias superiores a 30 mm.

No Índice de Qualidade de Dickson (IQD) (Figura 13E), é possível observar que o BAG17I apresentou a menor média, com um valor abaixo de 10, e diferiu significativamente de todos os tratamentos. Enquanto isso, o BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado foram significativamente semelhantes entre si, com médias superiores a 20. Já o BAG17NI apresentou a melhor média (acima de 30) e foi significativamente semelhante ao BAG89 não inoculado.

3.2.4.4.3 Partição da massa seca (%)

Por fim, na partição da massa seca (%) (Figura 14), observou-se que a parte com maior incremento de fotoassimilados, nos quatro tratamentos, foi o caule, seguido pela raiz. No BAG17I, a alocação de massa no caule foi maior (55,8%), quando comparada à dos outros tratamentos. Já a menor porcentagem de alocação observada, para todos os tratamentos, foi destinada aos pecíolos.

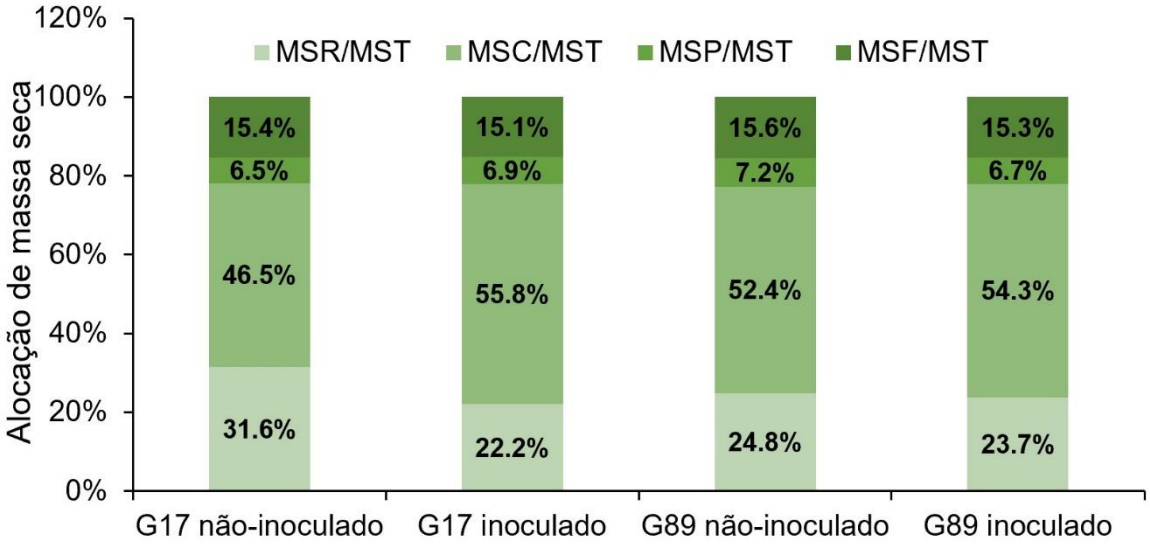


Figura 14. Alocação percentual da massa seca entre raízes (MS_R), caule (MS_C), pecíolos (MS_P) e folhas (MS_F) em plantas dos genótipos BAG17 e BAG89 sob condições de inoculação e não inoculação.

3.2.5 DISCUSSÃO

Por meio dos resultados obtidos no presente estudo, pode-se observar que a interação vírus-planta induziu diferentes alterações fisiológicas, bioquímicas e morfofisiológicas nos genótipos de mamoeiro infectados pelo PRSV-P, sobretudo no acesso suscetível (BAG17). No entanto, o genótipo resistente (BAG89) demonstrou maior resiliência aos efeitos da interação, apresentando melhor capacidade de preservação da integridade do aparato fotossintético sob a infecção viral.

3.2.5.1 Impactos da infecção sobre a eficiência fotoquímica das folhas (0 a 58 dias após a inoculação)

Nas avaliações da eficiência fotoquímica nas folhas selecionadas, a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) apresentou alterações significativas tanto na interação genótipo x tratamento (inoculado ou não inoculado) (Figuras 3A e 6A), quanto entre os genótipos (Figura 4A e 7A) e entre os tratamentos (Figura 5A).

Pode-se observar que, para os resultados de interação neste parâmetro, a infecção pelo PRSV-P no BAG17 impactou diretamente a eficiência fotoquímica do genótipo, principalmente a partir de 16 DAI, quando se iniciou uma drástica redução nos valores de F_v/F_m neste acesso (Figura 3A). O declínio de F_v/F_m para valores abaixo de 0,70 pode estar relacionado a prováveis danos nos centros de reação do PSII, provavelmente por fotoinibição, comum em plantas sob algum tipo de estresse (Goltsev *et al.*, 2016; Cheaib e Killiny, 2025).

Estudos prévios relacionados à interação planta-patógeno identificaram a presença de proteínas do capsídeo (CP) e proteases de vírus pertencentes ao gênero *Potyvirus* dentro dos cloroplastos, e descobriram que elas interagem diretamente com proteínas do centro de reação do PSII, podendo ocasionar alterações no fluxo linear de elétrons e, consequentemente, reduzir a taxa fotossintética das plantas sob os efeitos da infecção viral (Gunasinghe e Berger, 1991; Tu *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2016; Bhattacharyya e Chakraborty, 2018). Ademais, o comprometimento no transporte de elétrons pode favorecer o estresse oxidativo, por meio do acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ROS), e ocasionar danos graves à organela e a morte celular (Kariola *et al.*, 2005), afetando diretamente a eficiência fotossintética do PSII.

Não obstante, alterações em F_v/F_m também foram relatadas em outros trabalhos que avaliaram plantas de mamoeiro sob infecção por diferentes vírus. Nanda e Biswal (2008) avaliaram a infecção do mamoeiro pelo Papaya mosaic virus (PMV) e observaram valores para F_v/F_m abaixo de 0,70 nas plantas infectadas, enquanto as plantas saudáveis apresentaram valores superiores a 0,80. Similarmente, Soni *et al.* (2022) observaram valores de F_v/F_m menores em plantas de mamoeiro infectadas pelo Papaya leaf curl virus (PaLCuV), enquanto Medeiros *et al.* (2025) observaram que a queda em F_v/F_m está relacionada à progressão da doença e à severidade dos sintomas apresentados em plantas infectadas pelo PRSV-P e PMeV (Papaya meleira virus). Há, ainda, trabalhos em outras culturas, também sob infecção viral, que obtiveram o decréscimo e menores valores no parâmetro F_v/F_m em plantas infectadas, corroborando os dados obtidos no presente estudo (Rahoutei *et al.*, 2000; Ryšlavá *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2019).

Em contrapartida, o BAG89 inoculado não apresentou diferenças significativas em relação aos tratamentos não inoculados. Além disso, na maior parte das avaliações, apresentou valores médios para F_v/F_m próximos de 0,75, tal

como os tratamentos não inoculados. Esses valores demonstram que, provavelmente, nos três tratamentos, a eficiência fotoquímica não estava comprometida, já que valores entre 0,75 e 0,85 indicam uma adequada eficiência na conversão de energia em plantas de mamoeiro (Castro *et al.*, 2014). Outrossim, a média de F_v/F_m para o BAG89I, neste estudo, foi próxima à observada por Braga *et al.* (2025b), que, após 30 DAI, obtiveram o valor de 0,77 para o mesmo genótipo BAG89 sob infecção pelo PRSV-P.

A manutenção dos valores de F_v/F_m do BAG89I, semelhante aos tratamentos não inoculados, pode estar associada à capacidade do genótipo de limitar os efeitos da infecção viral sobre o aparato fotossintético. Uma possível explicação para esse comportamento pode estar relacionada a mecanismos de defesa antiviral, mediados por silenciamento de RNA, processo fundamental na resposta da planta ao vírus (Lopez-Gomollon e Baulcombe, 2022). Outra hipótese pode estar relacionada à presença de fatores de restrição e à tradução e multiplicação viral. Sabe-se que os potyvírus dependem dos fatores de iniciação da tradução eucariótica da planta, em especial do eIF4E/eIF(iso)4E, para realizar a interação com a proteína viral VPg ou Nla e, assim, serem capazes de estabelecer a infecção (Diaz-Pendon *et al.*, 2004; Maule *et al.*, 2007; Wang e Krishnaswamy, 2012; Sanfaçon, 2015). No entanto, alterações, mutações ou deleções em genes que codificam os fatores de iniciação da tradução eucariótica podem resultar em mecanismos de resistência recessiva do hospedeiro à infecção viral (Diaz-Pendon *et al.*, 2004; Robaglia e Caranta, 2006; Maule *et al.*, 2007; Charron *et al.*, 2008; Wang e Krishnaswamy, 2012; Zlobin e Taranov, 2023). Diferentes tipos de manifestações dessa redução de suscetibilidade foram relatados, como a inibição da multiplicação do vírus dentro das células, do movimento célula a célula e da movimentação sistêmica de longa distância (Zlobin e Taranov, 2023). Diante desse contexto, é possível que o BAG89 apresente, naturalmente, alguma dessas condições que limitem a utilização dos fatores eIF4E/eIF(iso)4E pelo PRSV-P. No entanto, para confirmação, são necessários estudos moleculares que possibilitem a caracterização de genes potencialmente associados à resistência recessiva do BAG89 à infecção viral.

Já na relação entre os genótipos (Figura 4A), os resultados obtidos entre o BAG17 e o BAG89 apresentaram diferenças estatisticamente significativas em determinados dias após a inoculação, contrapondo-se aos resultados encontrados

por Braga *et al.* (2025b), em que os autores não observaram diferenças significativas entre os genótipos suscetíveis e o resistente BAG89 para esta variável.

Para o índice SPAD, as diferenças significativas foram predominantes na interação entre os quatro tratamentos (Figuras 3B e 6B). Tal como no parâmetro F_v/F_m, o BAG17 inoculado apresentou médias inferiores, diferindo significativamente do BAG89 inoculado e do BAG89 não inoculado e do BAG17 não inoculado. Já nos primeiros dias após a inoculação (Figura 3B), é possível observar que o índice SPAD do BAG17I se manteve abaixo de 60 unidades, com decréscimo severo dos valores à medida que os sintomas visuais progrediam, atingindo valores abaixo de 40 unidades SPAD no período final da infecção (Figura 6B). Segundo Torres-Netto *et al.* (2002), valores de índice SPAD inferiores a 40 unidades em folhas de mamoeiro estão associados ao início das alterações nos processos fotossintéticos e ao comprometimento da eficiência fotoquímica.

No entanto, os valores do índice SPAD no BAG89 inoculado, apesar de terem apresentado uma queda após a inoculação, apresentaram-se estatisticamente semelhantes ao BAG89NI e ao BAG17NI e permaneceram entre 65 e 50 unidades na maior parte das avaliações. Desse modo, o BAG89 demonstrou maior capacidade de preservação dos pigmentos fotossintéticos do que o BAG17 sob os efeitos da infecção pelo PRSV-P.

De forma semelhante ao que foi obtido no presente estudo com o BAG17I, Bezerra *et al.* (2025) avaliaram a infecção do maracujazeiro pelo Cowpea aphid-borne mosaic virus (CABMV) e observaram que os valores de SPAD foram significativamente menores em plantas infectadas. O mesmo foi observado em plantas de açafrão inoculadas com o Cucumber mosaic virus (CMV) e o Turnip mosaic virus (TuMV), que apresentaram diminuição significativa nos valores de SPAD em comparação com o tratamento controle (Shamshiri *et al.*, 2025). Já Choudhury *et al.* (2019) avaliaram a infecção de três genótipos de trigo suscetíveis e um resistente ao Barley yellow dwarf virus (BYDV), e observaram que a queda no teor de clorofila foi maior nos genótipos suscetíveis, com valores que variaram entre 24 e 38%, enquanto, para o genótipo resistente, a queda variou de 10 a 16%.

A explicação para a redução nos índices de clorofila SPAD está relacionada à interação vírus-cloroplasto, a qual é responsável por desencadear diversas alterações fisiológicas nas plantas. A presença do vírus nos cloroplastos promove

alterações na maquinaria molecular e biossintética do hospedeiro e, por meio da inibição da síntese de pigmentos, do estímulo à ação da clorofilase e de danos estruturais aos cloroplastos, pode ocasionar a redução dos teores de clorofila e alterações na eficiência fotoquímica (Rahman *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2016; Shamshiri *et al.*, 2024). Portanto, a redução dos parâmetros índice SPAD e F_v/F_m no genótipo suscetível inoculado está intimamente relacionada, sendo possível observar que, além de afetar a eficiência fotoquímica, a infecção pelo PRSV-P também ocasionou danos severos ao aparato fotossintético das plantas do BAG17I.

3.2.5.2 Impactos da infecção no crescimento e desenvolvimento das plantas (0 a 58 dias após a inoculação)

Infecções ocasionadas por fitovírus podem contribuir para alterações na alocação dos recursos metabólicos, ocasionando efeitos no crescimento e no desenvolvimento das plantas, principalmente em infecções precoces (Nazarov *et al.*, 2020).

No presente estudo, as avaliações morfofisiológicas apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos desde as primeiras avaliações após a inoculação (Figuras 3C-E e 6C-E). De modo geral, o número de folhas, o comprimento da nervura central e o diâmetro do caule apresentaram menores médias no tratamento BAG17 inoculado, indicando que a infecção viral ocasionou limitações em seu crescimento. Esses resultados corroboram os de Thirugnanavel *et al.* (2015), que na avaliação de cultivares de mamoeiro infectadas pelo PRSV-P, também observaram reduções na altura, no diâmetro do caule e no número de folhas em plantas sob infecção viral. Castelán-Estrada *et al.* (2024) também observaram a redução gradativa na AP, no DC, no NF e na biomassa de plantas de mamoeiro infectadas pelo PRSV-P. Além disso, os autores relacionaram a redução da área foliar e da produtividade fotossintética à menor disponibilidade de fotoassimilados destinados ao crescimento e ao desenvolvimento das plantas.

Similarmente, Nogueira *et al.* (2019) observaram alterações nas taxas de crescimento de genótipos de mamoeiro infectados pelo PRSV-P, enquanto Castro *et al.* (2019) avaliaram a área foliar em plantas inoculadas com o vírus. Os resultados de Nogueira *et al.* (2019) e Castro *et al.* (2019), em conjunto com o comportamento apresentado pelo BAG17I no presente estudo, sugerem que a infecção pelo PRSV-P pode ocasionar alterações no crescimento e

desenvolvimento das plantas, provavelmente relacionadas a um comprometimento no aparato fotossintético dos genótipos infectados. Ainda, no presente estudo, essa relação pode ser sustentada pela redução concomitante da eficiência fotoquímica, conforme apresentada no tópico 3.2.5.1.

Em contrapartida, o BAG89I demonstrou melhor manutenção das taxas de crescimento, especialmente para DC e CNC, cujas médias apresentaram uma tendência de crescimento ao longo das avaliações após a inoculação (Figuras 3D e 6D), assemelhando-se estatisticamente aos tratamentos não inoculados. Tal observação também pode ser atribuída aos dados obtidos para F_v/F_m e índice SPAD apresentados no tópico 3.2.5.1, sugerindo que a maior capacidade de preservação do funcionamento do aparato fotossintético pode estar relacionada a menores impactos sobre o crescimento e o desenvolvimento vegetal.

Comparações entre genótipos com diferentes níveis de resistência ou tolerância à infecção viral, bem como entre tipos de tratamento (inoculado ou não inoculado), também têm sido realizadas em outras culturas na avaliação das alterações nas características biométricas promovidas pelo vírus. Por exemplo, Siddique *et al.* (2015) avaliaram genótipos suscetíveis e tolerantes de algodoeiro infectados pelo Cotton leaf curl Burewala virus (CLCuBuV) e também observaram diferenças significativas no NF, na área foliar e na AP, com valores menores sendo apresentados nos genótipos suscetíveis inoculados. Já Souza Soares *et al.* (2026) compararam o maracujazeiro inoculado e não inoculado pelo Cowpea aphid-borne mosaic virus (CABMV) e observaram que as plantas infectadas apresentaram AP 10,75% menor do que as plantas saudáveis. Também foram observadas reduções significativas na área foliar de plantas de açafrão inoculadas pelo Cucumber mosaic virus (CMV) e pelo Turnip mosaic virus (TuMV), demonstrando os efeitos ocasionados pela infecção viral quando comparados com as plantas controle sem inoculação (Shamshiri *et al.*, 2025).

3.2.5.3 Avaliação do índice SPAD de todas as plantas

A avaliação da distribuição do SPAD ao longo do dossel das plantas, realizada aos 89 DAI (Figura 9), foi importante para observar como o conteúdo relativo de clorofila varia de acordo com a idade e a posição das folhas na planta, permitindo comparar não apenas os tratamentos, mas também as diferenças entre os genótipos sob infecção viral ou não.

De maneira geral, todos os tratamentos apresentaram índices SPAD reduzidos na 1ª folha, sendo esses valores os menores que cada tratamento apresentou em comparação com o restante das folhas do dossel. Esse menor valor do índice SPAD na 1ª folha pode estar relacionado à posição, à idade e à área foliar, sendo que Wang *et al.* (2014) demonstraram que essas características influenciam a concentração de clorofila e a assimilação líquida de CO_2 em mamoeiro. Já a partir da 2ª folha e até a 5ª – 6ª folhas, os valores de SPAD aumentaram consideravelmente, passando a obter valores entre 40 e 50 unidades para o BAG17 não inoculado e para o BAG89 inoculado e não inoculado. Entretanto, o mesmo padrão não foi observado para o genótipo BAG17 inoculado, o qual apresentou um aumento nos valores, porém estes permaneceram abaixo de 35 unidades SPAD. Assim, esses valores abaixo de 35 para o BAG17I sugerem que a infecção viral pode estar comprometendo a eficiência fotossintética das plantas (Torres-Netto *et al.*, 2002).

Outro dado importante a ser destacado é a maior dispersão dos valores de SPAD observados no BAG17I, podendo indicar maior heterogeneidade na resposta à infecção pelo PRSV-P.

No BAG89 inoculado e no BAG89 não inoculado, pode-se observar que o valor de SPAD começa a reduzir por volta da 7ª folha e, a partir da 9ª – 10ª folhas, passa a apresentar valores abaixo de 40 unidades. Essa redução do índice SPAD nas folhas mais basais possivelmente está relacionada ao processo de envelhecimento devido à senescência foliar (Wang *et al.*, 2014).

Especificamente em relação ao BAG89I, este genótipo demonstrou que, apesar da infecção pelo PRSV-P, conseguiu manter os índices de clorofila SPAD acima de 40 unidades nas folhas intermediárias do dossel, indicando provável preservação dos pigmentos. Esse resultado corrobora os de Braga *et al.* (2025b), que observaram menor severidade da doença e a manutenção da atividade fotoquímica no BAG89 em infecção pelo PRSV-P. Além disso, Medeiros *et al.* (2025) verificaram que a redução do teor de clorofila estava relacionada aos estádios mais avançados de infecção do mamoeiro pelo PRSV-P e PMeV.

Desse modo, a manutenção dos valores de SPAD no BAG89I ao longo do dossel, em conjunto com a preservação da eficiência fotoquímica apresentada no tópico 3.2.5.1, sugere que este genótipo apresentou menor comprometimento fisiológico em resposta à infecção pelo PRSV-P do que o BAG17I.

3.2.5.4 Avaliação fotoquímica e morfofisiológica final

Na última avaliação da eficiência fotoquímica realizada aos 90 e 94 DAI, observaram-se diferenças significativas para interação, genótipo e tipo de tratamento.

As diferenças estatísticas significativas para interação, obtidas pela ANOVA fatorial, ocorreram apenas para parâmetros relacionados com a eficiência fotoquímica (Figura 10).

No índice SPAD (Figura 10A), novamente, foi apresentado o mesmo padrão observado nas avaliações anteriores: o BAG17I apresentou médias significativamente diferentes das dos demais tratamentos, e o BAG17NI, BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado não diferiram estatisticamente entre si, com médias superiores a 50 unidades SPAD. Assim, o BAG17 apresentou grande comprometimento na eficiência fotossintética sob infecção pelo PRSV-P, com média para o índice SPAD abaixo de 40 (Torres-Netto *et al.*, 2002), enquanto o BAG89I reforçou sua resiliência na preservação dos pigmentos fotossintéticos e na eficiência fotoquímica, como observado anteriormente.

Para a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (Figura 10B) e o fluxo linear de elétrons (LEF) (Figura 10D), o BAG17I, BAG89I e BAG89NI foram estatisticamente semelhantes e diferiram do BAG17NI, que apresentou a maior média entre os tratamentos. Entretanto, a variável PAR mensurada pelo MultispeQ correspondeu à intensidade luminosa do ambiente que, na maioria das avaliações, registrou valores abaixo de 100 µmol $m^{-2}s^{-1}$. Assim, as diferenças significativas observadas em LEF podem estar relacionadas à infecção viral, mas também é possível que os valores de PAR tenham interferido diretamente nos valores de LEF, já que não foram observadas diferenças significativas no ΦII, e ambas as variáveis estão relacionadas ao fluxo linear de elétrons, conforme descrito por Kuhlgert *et al*. (2016):

$$LEF = \Phi II \times PAR \times Abs \times 0{,}5 \qquad \textit{(Eq. 3)}$$

Em que:

ΦII: rendimento quântico efetivo do PSII;

PAR: radiação fotossinteticamente ativa incidente;

Abs: absorção foliar estimada;

0,5: valor considerado assumindo que metade da luz é absorvida pelo PSII.

De maneira semelhante, é possível que as diferenças significativas observadas para ΦNO (Figura 10C), novamente com valor superior para o BAG17 não inoculado, também estejam relacionadas, indiretamente, aos valores de PAR. Como não foram observadas diferenças significativas para ΦII nem para ΦNPQ, e a maior média significativa de ΦNO ocorreu no tratamento que recebeu maior quantidade de PAR, é possível que esse tratamento não tenha conseguido utilizar o excesso de energia luminosa nas vias do ΦII e ΦNPQ, resultando em valores maiores para esta via de dissipação (Kramer *et al.*, 2004).

Variações de características entre genótipos suscetíveis e resistentes/tolerantes também foram observadas por Siddique *et al.* (2015). Os autores avaliaram genótipos de algodão suscetíveis e tolerantes à infecção pelo CLCuBuV, e observaram que a altura da planta apresentou valores significativamente menores nos genótipos suscetíveis. Já Belludi *et al.* (2025) avaliaram genótipos de batata infectados pelo Potato virus Y (PVY) e observaram maior eficiência fotossintética em genótipos resistentes ao vírus.

Semelhantemente, na avaliação do maracujazeiro infectado pelo CABMV, as plantas não inoculadas também apresentaram altura maior do que as plantas inoculadas (Souza Soares *et al.*, (2026). Ainda, na cultura do trigo, o crescimento das plantas é impactado quando estão sob a infecção do Wheat streak mosaic virus (WSMV) (Pradhan *et al.*, 2015).

Já as diferenças estatísticas significativas para genótipo ocorreram apenas na altura da planta e no rendimento quântico efetivo do PSII (ΦII) (Figura 11). A maior média de ΦII para o BAG89 indica que este genótipo apresentou maior eficiência na utilização da energia absorvida pelo PSII. Assim, esse resultado, em conjunto com a estabilidade observada nos parâmetros de Fv/Fm e SPAD e nas características morfofisiológicas, reforça a caracterização do BAG89 como um genótipo mais eficiente na preservação do aparato fotossintético e no desempenho morfológico durante o processo de infecção viral pelo PRSV-P.

Para a única diferença significativa que houve para tratamento (Figura 12), a AP no tratamento não inoculado apresentou média superior à do tratamento inoculado, reforçando que a presença do vírus ocasiona danos ao crescimento das plantas.

As avaliações morfofisiológicas apresentaram diferenças significativas em algumas das características avaliadas (Figura 13). Para a massa seca da parte aérea (MS_{PA}) (Figura 13A), o BAG17I diferiu dos demais tratamentos, apresentando a menor média; já o BAG17NI, BAG89I e BAG89NI foram estatisticamente semelhantes e apresentaram médias próximas de 150 g de biomassa seca. Resultados parecidos foram obtidos em estudos realizados com outras culturas, como o de Pradhan *et al.* (2015), que avaliaram o trigo sob infecção do Wheat streak mosaic virus (WSMV) e obtiveram menor peso seco do caule e da biomassa seca da parte aérea. Também em trigo, Choudhury e*t al.* (2019) observaram um decréscimo significativo na MS_{PA} para genótipos suscetíveis ao Barley yellow dwarf virus (BYDV), enquanto, no genótipo tolerante, a redução da biomassa foi menor. Na relação massa seca da raiz e massa seca da parte aérea (MS_R/MS_{PA}) (Figura 13B), a infecção viral ocasionou prejuízos na alocação da biomassa para as raízes, enquanto o BAG17NI apresentou a maior média.

As infecções virais, além de poderem ocasionar danos ao aparato fotossintético (Zhao *et al.*, 2016), podem promover alterações no metabolismo primário e na relação fonte-dreno do hospedeiro. Durante o processo de infecção, além dos danos ocasionados ao metabolismo molecular e bioquímico da planta, os locais onde estão ocorrendo replicações virais podem aumentar a demanda por carbono, nitrogênio e energia, a fim de auxiliar nos processos de replicação, atuando, assim, como drenos metabólicos. De maneira conjunta com as alterações metabólicas, pode ocorrer a redução da atividade fotossintética e alterações na respiração, ocasionando modificações na distribuição e na utilização dos fotoassimilados na planta (Llave, 2016).

Já para a área foliar, o BAG17I apresentou diferença significativa em relação aos demais tratamentos, enquanto o BAG17NI, BAG89I e BAG89NI foram estatisticamente semelhantes entre si e apresentaram médias quase três vezes superiores à média obtida no BAG17I. Esses valores vão ao encontro dos resultados anteriores obtidos para o NF, CNC e AP, pois a redução da área foliar, ocasionada pela infecção, representa uma menor área fotossinteticamente ativa e, consequentemente, reduz a assimilação de carbono, impactando diretamente o crescimento e o desenvolvimento da planta.

É possível encontrar na literatura outros estudos que também observaram a redução da área foliar após a infecção viral. Shamshiri *et al.* (2025) avaliaram a

área foliar do açafrão infectado pelo CMV e pelo TuMV, e obtiveram valores significativamente menores nas plantas infectadas em comparação com as plantas não infectadas. Na avaliação da batata-doce sob infecção e coinfecção pelos vírus Sweet potato feathery mottle virus (SPFMV) e Sweet potato chlorotic stunt virus (SPCSV), Wang *et al.* (2019) observaram um decréscimo acentuado na área foliar total das plantas em coinfecção, além da queda na altura das plantas e, também, na biomassa. Essa redução da área foliar também foi observada no trigo sob infecção pelo BYDV, em que os genótipos suscetíveis apresentaram uma redução maior do que o genótipo resistente (Choudhury e*t al.*, 2019).

Para o diâmetro do caule, novamente os tratamentos BAG17NI, BAG89NI e BAG89I apresentaram semelhanças entre si e diferiram estatisticamente do BAG17I, o qual apresentou a menor média (Figura 13D). A redução no DC em plantas de mamoeiro infectadas pelo PRSV-P também foi observada por Thirugnanavel *et al.* (2015) e Castelán-Estrada *et al.* (2024).

No Índice de Qualidade de Dickson (IQD) (Figura 13E), por integrar diferentes parâmetros morfológicos, como características de crescimento, vigor e distribuição da biomassa, é considerado um bom indicador de qualidade das plantas (Fonseca *et al.*, 2002). Com base no gráfico, é possível observar que o BAG17I apresentou a menor média, com um valor abaixo de 10, e diferiu significativamente de todos os tratamentos. Enquanto isso, o BAG89 inoculado e o BAG89 não inoculado foram significativamente semelhantes entre si, com médias superiores a 20, demonstrando que a infecção nesse genótipo não alterou o IQD. Já o BAG17NI apresentou a melhor média (acima de 30) e foi significativamente semelhante ao BAG89 não inoculado.

Portanto, com base nos parâmetros morfofisiológicos e de eficiência fotoquímica que foram avaliados, pode-se verificar que o genótipo BAG17 se apresenta como o material mais vigoroso na ausência de infecção pelo PRSV-P. Entretanto, caso seja infectado, é o mais acometido por danos em seu aparato fotossintético. Já o BAG89 inoculado, para diversos parâmetros, costuma se apresentar estatisticamente semelhante ao seu genótipo não inoculado, reafirmando sua capacidade de resiliência à infecção pelo PRSV-P.

3.2.5.5 Partição da biomassa seca (%)

Para a partição da biomassa seca, observou-se que a maior parte foi alocada no caule, nos quatro tratamentos, seguida pelas raízes, com a menor alocação destinada aos pecíolos. Em relação à alocação da biomassa para o caule, o BAG17I apresentou a maior porcentagem, de 55,8%. Sabe-se que a partição de biomassa não é fixa para uma determinada área da planta, podendo variar em diferentes respostas a estresses bióticos e abióticos e refletir-se na distribuição de recursos pelas partes da planta (Poorter *et al.*, 2012; Eziz *et al.*, 2017).

A fragilidade do BAG17 na presença do vírus pode ser observada a partir da elevada redução na alocação dos fotoassimilados para as raízes neste genótipo, após a inoculação com o PRSV-P. Essa redução pode ser respaldada pelas Figuras 13B, 13D e 13E, nas quais esse genótipo, sob infecção viral, apresentou as menores médias para a relação MS_R/MS_{PA}, e para o diâmetro do caule, além do menor IQD.

No entanto, o BAG89 apresentou comportamento contrário ao demonstrado pelo BAG17. O genótipo resistente manteve, em grande parte das avaliações, o mesmo padrão para os parâmetros antes e após a inoculação. A partir dos resultados obtidos, relacionados à fotoassimilação, à relação MS_R/MS_{PA} e ao IQD, o BAG89 inoculado apresenta poucas alterações quando comparado ao BAG89 não inoculado. Assim, o BAG89 demonstra uma qualidade de muda superior à do BAG17, quando ambos estão sob infecção viral.

3.2.6 CONCLUSÕES

Em conclusão, a partir da avaliação da eficiência fotoquímica e das características morfofisiológicas dos genótipos contrastantes quanto à resistência ao PRSV-P, verificou-se a alta suscetibilidade do BAG17. Após a infecção viral, o genótipo suscetível apresentou comprometimento severo no fotossistema II, evidenciado pelo declínio de F_v/F_m para valores abaixo de 0,70. Além disso, a infecção pelo PRSV-P também ocasionou redução abrupta e precoce do índice SPAD, e a avaliação do dossel demonstrou redução no teor de clorofila em todas as folhas. Também foram observados danos morfofisiológicos, como alterações na

altura, no diâmetro do caule, na área foliar total e na MS_{PA}, além da crítica redução na alocação de massa para as raízes e do baixo IQD.

Por outro lado, o BAG89 demonstrou grande resistência mesmo sob infecção pelo PRSV-P. O genótipo manteve eficiência fotoquímica adequada, com valores de F_v/F_m próximos de 0,75 e preservação do teor de clorofila nas folhas intermediárias, semelhante ao BAG89 sem inoculação. Ainda, o BAG89 não sofreu alterações significativas nos dados biométricos que foram avaliados, além de apresentar valor adequado de IQD, mesmo sob estresse decorrente da infecção viral.

Assim, devido aos mecanismos de manutenção frente à infecção pelo PRSV-P, o BAG89 apresenta-se como um material promissor para a utilização em novas caracterizações fotoquímicas e biométricas de genótipos de mamoeiro, a fim de subsidiar o Programa de Melhoramento Genético do Mamoeiro na busca por materiais resistentes ao PRSV-P.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agarwal, A., Vyas, S., Agarwal, D. P., Pradesh, M., & Pradesh, U. (2016) Therapeutic benefits of *Carica papaya* leaf extracts in dengue fever patients. *Sch. J. Appl. Med. Sci*, 4:299-302.

Agrios, G. N. (2005) *Plant Pathology*. 5. ed. Elsevier, 952p.

Alabi, O. J., Stevens, K., Oladokun, J. O., Villegas, C., Hwang, M. S., Al Rwahnih, M., ..., Jifon, J. L. (2024) Discovery and Characterization of Two Highly Divergent Variants of a Novel *Potyvirus* Species Infecting Madagascar Periwinkle (*Catharanthus roseus*). *Plant Disease*, 108:2494-2502.

Almási, A., Apatini, D., Bóka, K., Böddi, B., Gáborjányi, R. (2000) BSMV infection inhibits chlorophyll biosynthesis in barley plants. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 56:227-233.

Alviar, A. N., Sta. Cruz, F. C., Hautea, D. M. (2012) Assessing the responses of tolerant papaya (*Carica papaya* L.) varieties to Papaya ringspot virus (PRSV) infection and establishment of symptom severity rating scale for resistance screening. *Journal of Crop Science,* 37:20-28.

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.

Argenta, G., Silva, P. R. F. D., Bortolini, C. G., Forsthofer, E. L., Strieder, M. L. (2001) Relação da leitura do clorofilômetro com os teores de clorofila extraível e de nitrogênio na folha de milho. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13:158-167.

Arumuganathan, K., Earle, E. D. (1991) Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant molecular biology reporter*, 9:208-218.

Atlas Big. (2025) *Produção mundial de mamão por país.* https://br.atlasbig.com/paises-por-producao-de-mamao.

Azad, M. A. K., Amin, L., Sidik, N. M. (2014) Gene technology for Papaya ringspot virus disease management. *The Scientific World Journal*, 2014:768038.

Baker, N. R. (2008) Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59:89-113.

Baker, N. R., Harbinson, J., Kramer, D. M. (2007) Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30:1107–1125. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01680.x

Balachandran, S., Osmond, C. B., Daley, P. F. (1994) Diagnosis of the earliest strain-specific interactions between tobacco mosaic virus and chloroplasts of tobacco leaves *in vivo* by means of chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology*, 104:1059-1065.

Ban, S., Tian, M., Chang, Q. (2019) Estimating the severity of apple mosaic disease with hyperspectral images. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*, 12:148-153.

Bandgar, R. D., Bhintade, C. P. (2024) Medicinal uses of *Carica papaya*. *International Journal of Humanities Social Science and Management (IJHSSM)*, 4:1011–1016.

Basalingappa, K. M., Anitha, B., Raghu, N., Gopenath, T. S., Karthikeyan, M., Gnanasekaran, A., Chandrashekrappa, G. K. (2018) Medicinal uses of *Carica papaya*. *Journal of Natural & Ayurvedic Medicine*, 2:000144.

Basso, M. F., Lima, J. D. A., Deguchi, M., Galdeano, D. M., Amaral, L. D. S., Fernandes, P. M. B. (2016) Papaya viral diseases: recent advances and perspectives. *Advances in Genetics Research*, 16:135-150.

Belludi, R., Sharma, A., Sharma, S. P., Ramesh, G. V., Gudi, S. (2025) Leveraging chlorophyll fluorescence uncovers potato virus Y resistance in potato and its validation through viral quantification and yield loss studies. *Plant Cell Reports*, 44:100.

Berdugo, C. A., Zito, R., Paulus, S., Mahlein, A. K. (2014) Fusion of sensor data for the detection and differentiation of plant diseases in cucumber. *Plant pathology*, 63:1344-1356.

Berger, S., Sinha, A. K., Roitsch, T. (2007) Plant physiology meets phytopathology: plant primary metabolism and plant–pathogen interactions. *Journal of experimental botany*, 58:4019-4026.

Bertamini, M. A. S. S. I. M. O., Muthuchelian, K., Nedunchezhian, N. (2004) Effect of grapevine leafroll on the photosynthesis of field grown grapevine plants (*Vitis vinifera* L. cv. Lagrein). *Journal of Phytopathology*, 152:145-152.

Beserra-Júnior, J. E. A., Maluf, W. R., Figueira, A. R., Barguil, B. M. (2006) Herança da resistência ao Watermelon mosaic virus em melancia (*Citrullus lanatus* L.). *Fitopatologia Brasileira*, 31:302-305.

Bezerra, L. B. S., Viana, A. P., Bernado, W. P., Mendes, D. S., Campostrini, E., Silva, F. A. (2025) Viral infection by CABMV-cowpea aphid-borne mosaic virus-reduces gas exchange in passion fruit leaves. *European Journal of Plant Pathology*, 172:105-121.

Bhattacharyya, D., Chakraborty, S. (2018) Chloroplast: the Trojan horse in plant–virus interaction. *Molecular Plant Pathology*, 19:504-518.

Björkman, O., Demmig, B. (1987) Photon yield of O2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:489-504.

Bock, C. H., Poole, G. H., Parker, P. E., Gottwald, T. R. (2010) Plant disease severity estimated visually, by digital photography and image analysis, and by hyperspectral imaging. *Critical reviews in plant sciences*, 29:59-107.

Bock, C. H., Hotchkiss, M. W., Wood, B. W. (2016) Assessing disease severity: Accuracy and reliability of rater estimates in relation to number of diagrams in a standard area diagram set. *Plant Pathology*, 65:261–272. https://doi.org/10.1111/ppa.12403

Bock, C. H., Barbedo, J. G., Del Ponte, E. M., Bohnenkamp, D., Mahlein, A. K. (2020) From visual estimates to fully automated sensor-based measurements of plant disease severity: status and challenges for improving accuracy. *Phytopathology Research*, 2:9.

Bock, C. H., Chiang, K. S., Del Ponte, E. M. (2022) Plant disease severity estimated visually: a century of research, best practices, and opportunities for improving methods and practices to maximize accuracy. *Tropical Plant Pathology*, 47:25-42.

Braga, C. S. (2024) *Banco de germoplasma de mamoeiro UENF/CALIMAN: Caracterização da resistência ao PRSV-P e respostas da eficiência fotoquímica à infecção viral* [Tese de doutorado, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro]. https://pgmp.uenf.br/dissertacoes-e-teses-defendidas

Braga, C. S., Ramos, H. C. C., Santos, J. S., Rodrigues, A. S., Santa-Catarina, R., Bispo, R. B., da Silva, R. P., Boechat, M. S. B., da Silveira, S. F., Pereira, M. G. (2025a) Effect of Papaya ringspot virus infection in Brazilian *Carica papaya* accessions under controlled conditions*. Genetic Resources and Crop Evolution*, 72:7223–7233.

Braga, C. S., Ramos, H. C. C., Santos, J. S., Souza, G. A. R., Rodrigues, A. S., Pereira, M. G., Campostrini, E. (2025b) Papaya ringspot virus type P affects photochemical efficiency (JIP test parameters) in young papaya plants. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 140:1-10.

Burns, P., Saengmanee, P., Doung-Ngern, U. (2023) Papaya: The Versatile Tropical Fruit. *In:* Khan, M. S. (eds.) *Tropical Plant Species and Technological Interventions for Improvement.* Londres: IntechOpen, p. 117-130.

Cabrera-Mederos, D., Giolitti, F., Torres, C., Portal, O. (2019) Distribution and phylodynamics of Papaya ringspot virus on *Carica papaya* in Cuba. *Plant Pathology*, 68:239-250.

Campostrini, E. (2001) *Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas*. UENF, Rio de janeiro.

Campostrini, E., Glenn, D. M. (2007) Ecophysiology of papaya: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19:413-424.

Cao, X., Gao, B., Lu, J., Wang, H., Zhao, R., Huang, X. (2024) *Areca palm velarivirus* 1 infection caused disassembly of chloroplast and reduction of photosynthesis in areca palm. *Frontiers in microbiology*, 15:1424489.

Castelán-Estrada, M., Villanueva-Jiménez, J. A., Osorio-Acosta, F., Medina-Sánchez, T. (2024) Análisis del crecimiento de *Carica papaya* L. bajo infección por PRSV-P. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 27:1-13.

Castro, A. M. P. B. de, Nogueira, M. A., Meissner Filho, P. E., Almeida, A. T. de, Ledo, C. A. S. (2019) Área foliar de mudas de acessos de mamoeiro não inoculadas e inoculadas com Papaya ringspot virus (PRSV-P). *In:* Anais do 26º Congresso Brasileiro de Fruticultura. Sociedade Brasileira de Fruticultura.

Castro, A. M. P. B. de, Conceição, J. Q. da, Nogueira, M. A., Ledo, C. A. da S., Conceição, A. L. da S., Meissner Filho, P. E. (2023) *Incidência da mancha anelar em acessos de mamoeiro sob infecção natural* (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, No. 150), Embrapa Mandioca e Fruticultura. https://www.embrapa.br/

Castro, F. A., Campostrini, E., Netto, A. T., De Menezes De Assis Gomes, M., Ferraz, T. M., Glenn, D. M. (2014) Portable chlorophyll meter (PCM-502) values are related to total chlorophyll concentration and photosynthetic capacity in papaya (*Carica papaya* L.). *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 26:201-210.

Charron, C., Nicolaï, M., Gallois, J. L., Robaglia, C., Moury, B., Palloix, A., Caranta, C. (2008) Natural variation and functional analyses provide evidence for co-evolution between plant eIF4E and potyviral VPg. *The Plant Journal*, 54:56-68.

Cheaib, A., Killiny, N. (2025) Photosynthesis responses to the infection with plant pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 38:9-29.

Cheng, D. J., Huang, X. D., Zhang, J. W., Tian, Y. P., Wang, X. Y., Li, X. D. (2017) First Report of Papaya ringspot virus Associated With a Ringspot Disease of Zucchini in Northern China. *Plant Disease*, 101:847.

Choudhury, S., Larkin, P., Meinke, H., Hasanuzzaman, M. D., Johnson, P., Zhou, M. (2019) Barley yellow dwarf virus infection affects physiology, morphology, grain yield and flour pasting properties of wheat. *Crop & Pasture Science*, 70:16-25.

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.

Clohessy, J. W., Sanjel, S., O'Brien, G. K., Barocco, R., Kumar, S., Adkins, S., ... Small, I. M. (2021) Development of a high-throughput plant disease symptom severity assessment tool using machine learning image analysis and integrated geolocation. *Computers and Electronics in Agriculture*, 184:106089.

Cooper, G. M. (2000) *The cell: A molecular approach*. 2. ed. Sinauer Associates. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK9839/

Coste, S., Baraloto, C., Leroy, C., Marcon, É., Renaud, A., Richardson, A. D., ..., Hérault, B. (2010) Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science*, 67:607-607.

Damasceno Junior, P. C., da Costa, F. R., Pereira, T. N. S., Neto, M. F., Pereira, M. G. (2009) Karyotype determination in three Caricaceae species emphasizing the cultivated form (*C. papaya* L.). *Caryologia*, 62:10-15.

Dantas, J. L. L. (2000) Cultivares. *In:* Trindade, A. V. (org.) *Mamão: Produção: aspectos técnicos*. Embrapa Comunicação Para Transferência de Tecnologia, p. 15.

Dantas, J. L. L., Junghans, D. T., de Lima, J. F. (2013) *O produtor pergunta, a Embrapa responde*. Embrapa: Brasília.

Dantas, L. L. B., Macedo, F. P., Junior, R. S., Marinho, P. (2006) Caracterização e diagnóstico molecular das viroses do mamoeiro causadas pelos agentes PRSV, PMEV e PMV. *Anais da 58ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência.* Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina. https://www.sbpcnet.org.br/livro/58ra/jnic/RESUMOS/resumo_3727.html

Desbiez, C., Lecoq, H. (2021) Papaya ringspot virus (*Potyviridae*). *In:* Bamford, D.H., Zuckerman, M. (eds.) *Encyclopedia of virology*. Academic Press, p. 520–527.

Diaz-Pendon, J. A., Truniger, V., Nieto, C., Garcia-Mas, J. O. R. D. I., Bendahmane, A., Aranda, M. A. (2004) Advances in understanding recessive resistance to plant viruses. *Molecular plant pathology*, 5:223-233.

Dickson, A., Leaf, A. L., Hosner, J. F. (1960) Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. *The Forestry Chronicle*, 36:10-13.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) (2009) *A cultura do mamão*. 3. ed. rev. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 119p.

Eziz, A., Yan, Z., Tian, D., Han, W., Tang, Z., Fang, J. (2017) Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis. *Ecology and evolution*, 7:11002-11010.

Ferreira, A. L., Duarte, H. M., Zandonadi, D. B., Santos, M. P. (2023) *Manual simplificado de uso do fluorímetro MultispeQ V 2.0 (PhotosynQ)*. NUPEM/UFRJ – Instituto de Biodiversidade e Sustentabilidade. https://nupem.ufrj.br/manual-simplificado-de-uso-do-fluorimetro-multispeq/

Fisher, R. A. (1925) *Statistical Methods for Research Workers.* 1. ed. London: Oliver and Boyd, 239p.

Fitch, M. M. M., Manshardt, R. M., Gonsalves, D., Slightom, J. L., Sanford, J. C. (1992) Virus resistant papaya plants derived from tissues bombarded with the coat protein gene of Papaya ringspot virus. *Bio/Technology*, 10:1466–1472.

Flores-Bautista, R., Ávila-Reséndiz, C., Villanueva-Jiménez, J. A., Nava-Díaz, C., Becerra Leor, E. N. (2019) Comportamiento de accesiones nativas de *Carica papaya* inoculadas con PRSV-P mediante *Aphis nerii*. *Revista mexicana de fitopatología*, 37:147-158.

Fonseca, É. D. P., Valéri, S. V., Miglioranza, É., Fonseca, N. A. N., Couto, L. (2002) Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L.) Blume, produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. *Revista árvore*, 26:515-523.

Fonseca, P. R. B., Fernandes, M. G., Dutra, F., de Souza, T. A., Pontim, B. C. A. (2012) Uso do SPAD-502 na avaliação dos teores foliares de clorofila, em híbridos de milho, *Zea mays* L., Bt e isogenico. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*, 7:16.

Fontes, R. V., Viana, A. P., Pereira, M. G., Oliveira, J. G. D., Vieira, H. D. (2012) Manejo da cultura do híbrido de mamoeiro (*Carica papaya* L.) do grupo 'Formosa' UENF/CALIMAN: 01 para melhoria na qualidade do fruto com menor aplicação de adubação NPK. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 34:143-151.

Francelino, H. D. O., Vivas, M., Moraes, R. D., Saluci, J. C. G., Vivas, J. M. S., Cruz, D. P. D., Gravina, G. A., Silveira, S. F. D. (2023) Diagrammatic scale for the quantification of black spot severity in papaya leaves. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 45:60970.

Goltsev, V. N., Kalaji, H. M., Paunov, M., Bąba, W., Horaczek, T., Mojski, J., ..., 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. (1993) Papaya ringspot virus (P-strain). Crop Knowledge Master, University of Hawai'i at Mānoa, College of Tropical Agriculture and Human Resources. https://cms.ctahr.hawaii.edu/ckm/Home/Plant-Disease-Pathogens/Viruses/Papaya-Ringspot-Virus-P

Gonsalves, D., Tripathi, S., Carr, J. B., Suzuki, J. Y. (2010) Papaya ringspot virus. *The Plant Health Instructor*, 10:1094.

Gonsalves, D. (2013) Hawaii's transgenic papaya story 1978–2012: a personal account. *Genetics and genomics of papaya*, 115-142.

González-Concha, L. F., Ramírez-Gil, J. G., Mora-Romero, G. A., García-Estrada, R. S., Carrillo-Fasio, J. A., Tovar-Pedraza, J. M. (2023) Development of a scale for assessment of disease severity and impact of *tomato brown rugose fruit virus* on tomato yield. *European Journal of Plant Pathology*, 165:579-592.

Grishina, A., Sherstneva, O., Mysyagin, S., Brilkina, A., Vodeneev, V. (2024) Detecting plant infections: Prospects for chlorophyll fluorescence imaging. *Agronomy*, 14:2600.

Gunasinghe, U. B., Berger, P. H. (1991) Association of potato virus Y gene products with chloroplasts in tobacco. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 4:452–457. https://doi.org/10.1094/MPMI-4-452

Haireen, M. R., Zulkhairi, A. M., Razali, M., Rogayah, S., Shukri, M. A., Azhar, H. M., Ain, A. N. (2019) Screening of PRSV-P resistance and profiling of defensive secondary metabolites in *Carica papaya* and interspecific hybrid of *Vasconcellea*. AJBGE, 2:1-11.

Hamida, R., Suhara, C. (2013) Pengaruh infeksi Cucumber mosaic virus (CMV) terhadap morfologi, anatomi, dan kadar klorofil daun tembakau Cerutu. *Indonesian Ministry of Agriculture*, 5:11-19.

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.

Hernández-Castro, E., Riestra-Díaz, D., Villanueva-Jiménez, J. A., Mosqueda-Vázquez, R. (2003) Análisis epidemiológico del virus de la mancha anular del papayo bajo diferentes densidades, aplicación de extractos acuosos de semillas de nim (*Azadirachta indica* A. Juss.) y eliminación de plantas enfermas del cv. Maradol roja. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 9:55-68.

Hull, R. (2013) *Plant virology.* 5. ed. Academic Press, 1118p.

Ibrahim, S. A., Sabr, L. J. (2025) Study on the Susceptibility of Three Chili Pepper Varieties to Chili Leaf Curl Virus under Greenhouse Conditions. *FishTaxa-Journal of Fish Taxonomy*, 36:47-57.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) (2025) *Produção de mamão.* https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/mamao/br

International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV). (2021) *Potyviridae*. *In:* ICTV report on virus classification and taxon nomenclature. Estados Unidos: ICTV Report Chapters. https://ictv.global/report/chapter/potyviridae/potyviridae/potyvirus.

Jensen, D. D. (1949) Papaya virus diseases with special reference to Papaya ringspot. *Phytopathology*, 39, 191–211.

Jesus, S. V. D., Marenco, R. A. (2008) O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. *Acta amazônica*, 38:815-818.

Jiang, T., Zhou, T. (2023) Unraveling the mechanisms of virus-induced symptom development in plants. *Plants*, 12:2830.

Kalaji, H. M., Schansker, G., Brestic, M., Bussotti, F., Calatayud, A., Ferroni, L., ..., Bąba, W. (2017) Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynthesis research*, 132:13-66.

Kariola, T., Brader, G., Li, J., Palva, E. T. (2005) Chlorophyllase 1, a damage control enzyme, affects the balance between defense pathways in plants. *The Plant Cell*, 17:282-294.

Koul, B., Pudhuvai, B., Sharma, C., Kumar, A., Sharma, V., Yadav, D., Jin, J. O. (2022) *Carica papaya* L.: a tropical fruit with benefits beyond the tropics. *Diversity*, 14:683.

Kramer, D. M., Johnson, G., Kiirats, O., Edwards, G. E. (2004) New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis research*, 79:209-218.

Krause, A. G., Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual review of plant biology*, 42:313-349.

Kuhlgert, S., Austic G., Zegarac R., Osei-Bonsu I., Hoh D., Chilvers M.I, Roth M.G., Bi K., TerAvest D., Weebadde P., Kramer D.M. (2016) MultispeQ Beta: a tool for large-scale plant phenotyping connected to the open PhotosynQ network. *Royal Society open science*, 3:160592.

Kumar, P.K.A., Bhattacharya, A., Dutta, O.P., Chatterjee, M. (2013) Allele Discovery Platform (ADP) in Papaya (*Carica papaya* L.). *In:* Ming, R., Moore, P. (eds.) *Genetics and Genomics of Papaya. Plant Genetics and Genomics*: Crops and Models, Springer: New York, p. 409-421.

Lecco, C. C., Amengual, P. C. (2023) Characterization of Cabernet Sauvignon from Maipo Valley (Chile) Using Fluorescence Measurement. *RIVAR (Santiago)*, 10:13-25.

Lehrer, A. T., Komor, E. (2008) Symptom expression of yellow leaf disease in sugarcane cultivars with different degrees of infection by Sugarcane yellow leaf virus. *Plant Pathology*, 57:178-189.

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 reports*, 36:327-341.

Lenz, G., Costa, I. D., Balardin, R. S., Marques, L. N., Arrué, A., Stefanelo, M. S., Zemolin, C. R. (2009) Elaboração e validação de escala diagramática para quantificação da mancha de *Isariopsis* da videira. *Ciência Rural*, 39:2301–2308. https://doi.org/10.1590/S0103-84782009000800005

Li, J., Hu, W., Lu, Z., Meng, F., Cong, R., Li, X., ..., Lu, J. (2022) Imbalance between nitrogen and potassium fertilization influences potassium deficiency symptoms in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) leaves. *The Crop Journal*, 10:565-576.

Lima, R. C., Lima, J. A. A., Souza Júnior, M. T., Pio-Ribeiro, G., Andrade, G. P. (2001) Etiologia e estratégias de controle de viroses do mamoeiro no Brasil. *Fitopatologia Brasileira*, 26:689-702.

Ling, Q., Huang, W., Jarvis, P. (2011) Use of a SPAD-502 meter to measure leaf chlorophyll concentration in *Arabidopsis thaliana*. *Photosynthesis research*, 107:209-214.

Liu, Z., Moore, P. H., Ma, H., Ackerman, C. M., Ragiba, M., Yu, Q., …, Ming, R. (2004) A primitive Y chromosome in papaya marks incipient sex chromosome evolution. *Nature*, 427:348-352.

Llave, C. (2016) Dynamic cross-talk between host primary metabolism and viruses during infections in plants. *Current Opinion in Virology*, 19:50-55.

Lopez-Gomollon, S., Baulcombe, D. C. (2022) Roles of RNA silencing in viral and non-viral plant immunity and in the crosstalk between disease resistance systems. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 23:645-662.

Madden, L. V., Hughes, G., van den Bosch, F. (2007) *The study of plant disease epidemics*. St. Paul: The American Phytopathological Society, 432p.

Malagi, G., Santos, I. dos, Camochena, R. C., Moccellin, R. (2011) Elaboração e validação da escala diagramática para avaliação da mancha branca do milho. *Revista Ciência Agronômica*, 42:797–804. https://doi.org/10.1590/S1806-66902011000300028

Markwell, J., Osterman, J. C., Mitchell, J. L. (1995) Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynthesis research*, 46:467-472.

Martins, D. S., Ventura, J. A. (2007) Vetores de doenças do mamoeiro: monitoramento e controle. *In:* Martins, D.S., Costa, A. N., Costa, A. F. S. (eds.) *Papaya Brasil: manejo, qualidade e mercado do mamão.* Vitória: Incaper.

Matthews, R. C. (2012) *Plant virology*. 3. ed. Elsevier, 864p.

Maule, A. J., Caranta, C., Boulton, M. I. (2007) Sources of natural resistance to plant viruses: status and prospects. *Molecular plant pathology*, 8:223-231.

Maxwell, K., Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51:659-668.

Medeiros, W. P., Quadros, O. D. F., Broetto, S. G., Ventura, J. A., Silva, D. M. (2025) Studies on the Differentiation of Transient Chlorophyll a Fluorescence Signals in Papaya Plants Showing Symptoms and Without Symptoms in the Presence of PRSV-P and PMeV Viruses. *Plants*, 14:3208.

Mederos, D. C., Martínez, R. S., Villafaña, O. P., Alfonso, Y. A., Ramírez, J. E. G., Pérez, R. H. (2009) Alterations induced by Papaya ringspot potyvirus on chlorophyll content in papya (*Carica papaya* L.) leaves. *Fitosanidad,* 13:125–126.

Microsoft Corporation. (2013) Microsoft Excel: versão 15.0.4420.1017 [S. l.]: Microsoft Corporation, Software.

Ming, R., Hou, S., Feng, Y., Yu, Q., Dionne-Laporte, A., Saw, J. H., ..., Alam, M. (2008) The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*, 452:991-996.

Ming, R., Yu, Q., Moore, P. H. (2007) Sex determination in papaya. *Seminars in cell & developmental biology*, 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. K., Petrov, N. M., Patil, B. L., Stoyanova, M. I. (eds.) *Plant viruses: Evolution and management*. Singapore: Springer Singapore, p. 189-203.

Monje, O. A., Bugbee, B. (1992) Inherent limitations of nondestructive chlorophyll meters: a comparison of two types of meters. *HortScience*, 27:69-71.

Morais, P. L. D. D., Silva, G. G. D., Menezes, J. B., Maia, F. E. N., Dantas, D. J., Sales Júnior, R. (2007) Pós-colheita de mamão híbrido UENF/Caliman 01 cultivado no Rio Grande do Norte. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 29:666-670.

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*. *Frontiers in Plant Science*, 11:739. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00739

Moutinho-Pereira, J., Correia, C. M., Gonçalves, B., Bacelar, E. A., Coutinho, J. F., Ferreira, H. F., ..., Cortez, M. I. (2012) Impacts of leafroll-associated viruses (GLRaV-1 and-3) on the physiology of the Portuguese grapevine cultivar 'Touriga N acional'growing under field conditions. *Annals of Applied Biology*, 160:237-249.

Murchie, E. H., Lawson, T. (2013) Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of experimental botany*, 64:3983-3998.

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

Nazarov, P. A., Baleev, D. N., Ivanova, M. I., Sokolova, L. M., Karakozova, M. V. (2020) Infectious plant diseases: etiology, current status, problems and prospects in plant protection. *Acta naturae*, 12:46.

Nogueira, M. A., Castro, A. M. P. B. de, Conceição, J. Q. da, Meissner Filho, P. E., Ledo, C. A. da S. (2019) Taxa de crescimento absoluto e relativo de acessos de mamoeiro não inoculadas e inoculadas com Papaya ringspot virus. *In: Foco e valor: Resumos da XIII Jornada Científica da Embrapa Mandioca e Fruticultura*, Embrapa Mandioca e Fruticultura, p. 99.

Nutter Jr., F. W., Schultz, P. M. (1995) Improving the accuracy and precision of disease assessments: selection of methods and use of computer-aided training programs. *Canadian Journal of plant pathology*, 17:174-184.

OECD/FAO. (2026) *OECD-FAO Agricultural Outlook 2026-2035*. OECD Publishing. https://doi.org/10.1787/47874669-en.

Oliveira, A. A. R., Santos Filho, H. P., Meissner Filho, P. E. (2011) Manejo de doenças do mamoeiro. *In:* Anais do V Simpósio do Papaya Brasileiro: Inovação e sustentabilidade. Porto Seguro, BA: Embrapa Mandioca e Fruticultura.

Pang, S. Z., Sanford, J. C. (1988) Agrobacterium-mediated gene transfer in papaya. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 113:287–291.

Parry, C., Blonquist Jr, J. M., Bugbee, B. (2014) *In situ* measurement of leaf chlorophyll concentration: analysis of the optical/absolute relationship. *Plant, cell & environment*, 37:2508-2520.

Patel, H. P., Mahatma, L. (2022) Disease rating scale for the resistant screening against begomoviruses causing yellow mosaic disease in different crops. *Geminivirus: Detection, Diagnosis and Management*, 561-574.

Penfield, M. P., Campbell, A. M. (1990) Chapter 14 - Fruits and Vegetables. *In*: *Experimental food science*. 3. ed. Academic Press, p. 294-330.

Pérez-Bueno, M. L., Pineda, M., Barón, M. (2019) Phenotyping plant responses to biotic stress by chlorophyll fluorescence imaging. *Frontiers in plant science*, 10:1135.

Pérez-Clemente, R. M., Montoliu, A., Vives, V., López-Climent, M. F., Gómez-Cadenas, A. (2015) Photosynthetic and antioxidant responses of Mexican lime (*Citrus aurantifolia*) plants to Citrus tristeza virus infection. *Plant pathology*, 64:16-24.

Pineda, M., Olejníčková, J., Cséfalvay, L., Barón, M. (2011) Tracking viral movement in plants by means of chlorophyll fluorescence imaging. *Journal of plant physiology*, 168:2035-2040.

Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L. (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New phytologist*, 193:30-50.

Pradhan, G. P., Xue, Q., Jessup, K. E., Hao, B., Price, J. A., Rush, C. M. (2015) Physiological responses of hard red winter wheat to infection by Wheat streak mosaic virus. *Phytopathology*, 105:621-627.

Puthanveed, V., Sajeevan, R. S., Siddique, A. B., Alexandersson, E., Joshi, P., Snell, P., ..., Kvarnheden, A. (2025) Transcriptomic responses of beet to infection by beet mild yellowing virus. *BMC Plant Biology*, 25:1406. https://doi.org/10.1186/s12870-025-07514-6

Qian, X. I. A. N. G., Zai-qiang, Y. A. N. G., Lei, W. U., Jian-Jian, Z. H. A. N. G., Wei, W. E. I. (2023) Hyperspectral Estimation Model for SPAD Value of Tomato Leaf under Virus Disease Infection. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 44:707.

R Core Team. (2026) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: https://www.r-project.org/.

Rahman, H., Alam, M. M., Bhyan, S. B., Akanda, A. M. (2008) Alteration of cellular pigments of papaya leaves infected with seven symptomatic isolates of PRSV-P. *Journal of Plant Sciences*, 3:69–76. https://doi.org/10.3923/jps.2008.69.76

Rahoutei, J., García-Luque, I., Barón, M. (2000) Inhibition of photosynthesis by viral infection: Effect on PSII structure and function. *Physiologia Plantarum*, 110:286-292.

Ramos, N. F., Nascimento, A. K., Gonçalves, M. F. B., Lima, J. A. A. (2008) Presença dos vírus da mancha anelar e do amarelo letal em frutos de mamoeiro comercializados. *Tropical Plant Pathology*, 33:449-452.

Rezende, J. A. M., Fancelli, M. I. (1997) Doenças do mamoeiro. *In: Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas*. São Paulo: Agronômica Ceres.

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.

Robaglia, C., Caranta, C. (2006) Translation initiation factors: a weak link in plant RNA virus infection. *Trends in plant science*, 11:40-45.

Rochsar, E., Smith, E., Bandel, K., Klap, C., Bakelman, E., Koren, A., ..., Dombrovsky, A. (2026) Breeding Tm-1-based tomato rootstocks, resistant to tomato brown rugose fruit virus, to impede soil-mediated viral infections. *Frontiers in Plant Science*, 17:1815342.

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 Phytopathologica*, 39:24-27.

Rodríguez, D., Alonso, M., Valero, L., Peña, I., Figueira, A. R., 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.

Rodríguez, G., Schaffer, B., Basso, C., Vargas, A. (2014) Efecto del tiempo de inundación del sistema radical sobre algunos aspectos fisiológicos y desarrollo del cultivo de lechosa (*Carica papaya* L.). *Rev. Fac. Agron.(UCV)*, 40:89-98.

Rolfe, S. A., Scholes, J. D. (2010) Chlorophyll fluorescence imaging of plant–pathogen interactions. *Protoplasma*, 247:163-175.

Rosyara, U. R., Duveiller, E., Pant, K., Sharma, R. C. (2007) Variation in chlorophyll content, anatomical traits and agronomic performance of wheat genotypes differing in spot blotch resistance under natural epiphytotic conditions. *Australasian Plant Pathology*, 36:245-251.

Rys, M., Juhász, C., Surówka, E., Janeczko, A., Saja, D., Tóbiás, I., ..., Gullner, G. (2014) Comparison of a compatible and an incompatible pepper-tobamovirus interaction by biochemical and non-invasive techniques: Chlorophyll a fluorescence, isothermal calorimetry and FT-Raman spectroscopy. *Plant Physiology and Biochemistry*, 83:267-278.

Ryšlavá, H., Müller, K., Semorádová, Š., Synková, H., Čeřovská, N. (2003) Photosynthesis and activity of phospho enol pyruvate carboxylase in *Nicotiana tabacum* L. Leaves Infected by Potato virus A and Potato virus Y. *Photosynthetica*, 41:357-363.

Sachs, P. J. D., Neves, C. S. V. J., Canteri, M. G., Sachs, L. G. (2011) Escala diagramática para avaliação da severidade da mancha branca em milho. *Summa Phytopathologica*, 37:202–204. https://doi.org/10.1590/S0100-54052011000400007

Samuel, G. (1934) The movement of tobacco mosaic virus within the plant. *Annals of Applied Biology*, 21:90-111.

Sánchez-Noriega, L. M., Kirchmayr, M. R., Rodríguez-Garay, B., Navarro-López, D. E., Gutiérrez-Mora, A. (2025) Evaluation of Papaya Plants Tolerant to PRSV Obtained Through Conventional Genetic Improvement. *Stresses*, 5:51.

Sanfaçon, H. (2015) Plant translation factors and virus resistance. *Viruses*, 7:3392-3419.

Santos, P. H. D. D., Vivas, M., Silveira, S. F. D., Silva, J. M., Terra, C. E. P. D. S. (2011) Elaboração e validação de escala diagramática para avaliação da severidade de oídio em folhas de mamoeiro. *Summa Phytopathologica*, 37:215-217.

Schoonhoven, A. V., Pastor-Corrales M. A. (eds.) (1987) *Standard system for the evaluation of bean germplasm*. Cali, CO: The International Center for Tropical Agriculture (CIAT), 53.

Schreiber, U. (2004) Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview. *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*, 279-319.

Schreiber, U. S. C. H. L. I. W. A., Schliwa, U., Bilger, W. (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis research*, 10:51-62.

Shamshiri, M., Ayyari, M., Mokhtassi-Bidgoli, A., Shams-Bakhsh, M. (2024) Effect of viral-inoculation on the morphology, physiology, and phytochemistry of parsley (*Petroselinum crispum*). *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 134:102477.

Shamshiri, M., Sánchez, C., Rico, S., Mokhtassi-Bidgoli, A., Ayyari, M., Rezadoost, H., Shams-Bakhsh, M. (2025) Molecular, Metabolic, and Physiological Responses to Progressive Biotic Stress Caused by *Cucumber mosaic virus* and *Turnip mosaic virus* in Saffron. *Horticulturae*, 11:96.

Shapiro, S. S.; Wilk, M. B. (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52:591-611.

Shum, C., McFadden-Smith, W., El Kayal, W., Subramanian, J. (2025) Black knot unraveled: phenotypic characterization of disease resistance in Japanese plums. *Horticulturae*, 11:482.

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*, 97:483-490

Silva, R. P. (2025) *Caracterização molecular de genótipos de mamoeiro (Carica papaya L.) via marcadores SSR-EST e sua relação com a resistência ao* Papaya ringspot virus [Dissertação de mestrado, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro]. https://pgmp.uenf.br/dissertacoes-e-teses-defendidas/

Sims, N. C., De Barro, P., Newnham, G. J., Kalyebi, A., Macfadyen, S., Malthus, T. J. (2017) Spectral separability and mapping potential of cassava leaf damage symptoms caused by whiteflies (*Bemisia tabaci*). *Pest Management Science*, 74:246-255.

Singh, V., Shukla, K. (2009) Effect of PRSV Infection on Pigment Content and Assimilation of Carbohydrate in *Carica papaya* L. *Annals of Plant Protection Sciences*, 17:152-156.

Snedecor, G. W.; Cochran, W. G. (1980) *Statistical Methods.* 7. ed. Ames: Iowa State University Press, 523p.

Soni, S. K., Mishra, M. K., Mishra, M., Kumari, S., Saxena, S., Shukla, V., Tiwari, S., Shirke, P. (2022) Papaya leaf curl virus (PaLCuV) Infection on Papaya (*Carica papaya* L.) *Plants Alters Anatomical and Physiological Properties and Reduces Bioactive Components*. Plants, 11:579.

Sósol-Reyes, D., Villanueva-Jiménez, J. A., Osorio-Acosta, F., Noa-Carrazana, J. C. (2020) Radial graphics to characterize PRSV-P symptoms in *Carica papaya*. *Revista mexicana de fitopatología*, 38:280-292.

Sósol-Reyes, D., Villanueva-Jiménez, J. A., Soto-Estrada, A., López-Romero, G., Hernández-Castro, E. (2026) Papaya (*Carica papaya* L.) accessions native to Mexico with resistance to Papaya ringspot virus pathotype papaya (PRSV-P). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 73:13.

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. *Fitopatologia Brasileira*, 30:357-365.

Souza Soares, P. P., Leitão, C. A. E., Mesquita, N. L. S., Matsumoto, S. N., de Jesus, O. N., de Novaes, Q. S. (2026) Biometric, anatomical and physiological changes in passion fruit plants infected by cowpea aphid borne-mosaic virus. *Journal of Plant Pathology*, 1-11.

Spearman, C. (1904) The proof and measurement of association between two things. *The American Journal of Psychology*, 15:72-101.

Sran, T. S., Jindal, S. K., Sharma, A., Chawla, N. (2023) Genetics of novel leaf curl virus disease resistant pepper genotypes and antioxidative profile analysis of their progenies. *Scientia Horticulturae*, 308:111563.

Streit, N. M., Canterle, L. P., Canto, M. W. D., Hecktheuer, L. H. H. (2005) As clorofilas. *Ciência Rural*, 35:748-755.

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.

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. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 85:1069-1073.

Tietz, S., Hall, C. C., Cruz, J. A., Kramer, D. M. (2017) NPQ(T): A chlorophyll fluorescence parameter for rapid estimation and imaging of non-photochemical quenching of excitons in photosystem-II-associated antenna complexes. *Plant, Cell & Environment*, 40:1243–1255. https://doi.org/10.1111/pce.12924

Torres-Netto, A., Campostrini, E., Oliveira, J. G. D., Yamanishi, O. K. (2002) Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and the possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya* L. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 14:203-210.

Tripathi, S., Suzuki, J. Y., Carr, J. B., McQuate, G. T., Ferreira, S. A., Manshardt, R. 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. *Molecular plant pathology*, 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. *Journal of plant physiology*, 267:153542.

Tu, Y., Jin, Y., Ma, D., Li, H., Zhang, Z., Dong, J., Wang, T. (2015) Interaction between PVY HC-Pro and the NtCF1β-subunit reduces the amount of chloroplast ATP synthase in virus-infected tobacco. *Scientific Reports*, 5:15605.

Tukey, J. W. (1949) Comparing individual means in the analysis of variance. *Biometrics*, 5:99-114.

Uddling, J., Gelang-Alfredsson, J., Piikki, K., Pleijel, H. (2007) Evaluating the relationship between leaf chlorophyll concentration and SPAD-502 chlorophyll meter readings. *Photosynthesis research*, 91:37-46.

Ujjan, P. A., Soomro, M. A., Ibupoto, S. A., Solangi, S. P., Juno, R. A., Abbasi, S., Gaad, A. G. (2025) Exploring the phytochemical composition, nutritional value, and biomedical applications of *Carica papaya*. *Insights-Journal of Life and Social Sciences*, 3:114–122.

Umer, M., Mubeen, M., Iftikhar, Y., Haider, A., Zafar-ul-Hye, M., Asghar, R., ..., He, Y. (2022) Papaya ringspot virus: an understanding of a severe positive-sense single stranded RNA viral disease and its management. *Phyton*, 91:2099.

Van Droogenbroeck, B., Kyndt, T., Maertens, I., Romeijn-Peeters, E., Scheldeman, X., Romero-Motochi, J. P., ..., Gheysen, G. (2004) Phylogenetic analysis of the highland papayas (*Vasconcellea*) and allied genera (Caricaceae) using PCR-RFLP. *Theoretical and Applied Genetics*, 108:1473-1486.

Ventura, J. A., Costa, H., Tatagiba, J. D. S. (2004) Papaya diseases and integrated control. *In:* Naqvi, S. A. M. H. (eds.) *Diseases of Fruits and Vegetables: Diagnosis and Management*. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 201-268.

Ventura, J. A., Martins, D. D. S., Ferreguetti, G. (2015) Eficiência do *Roguing* como estratégia de manejo da meleira e mosaico do mamoeiro. *Anais do VI Simpósio do Papaya Brasileiro*, Vitória: Incaper.

Verma, R. K., Mishra, R., Sharma, P., Choudhary, D. K., Gaur, R. K. (2013) Systemic infection of *Potyvirus*: A Compatible interaction between host and viral proteins.

In: Sharma, P., Gaur, R. K. (eds.) *Approaches to plant stress and their management.* New Delhi: Springer India, p. 353-363.

Vieira, R. A., Mesquini, R. M., Silva, C. N., Hata, F. T., Tessmann, D. J., Scapim, C. A. (2014) A new diagrammatic scale for the assessment of northern corn leaf blight. *Crop Protection*, 56:55–57. https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.04.018

Vij, T., Prashar, Y. (2015) A review on medicinal properties of *Carica papaya* Linn. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*, 5:1-6.

Vincent, L., Soorianathasundaram, K., Shivashankara, K. S. (2019) Correlation of leaf parameters with incidence of Papaya ringspot virus in cultivated papaya and its wild relatives. *Journal of Horticultural Sciences*, 14:130-136.

Vincent, L., Soorianathasundaram, K., Dinesh, M. R., Shivashankara, K. S. (2022) Change in physiological parameters and partitioning of sugar upon *Papaya ringspot virus* infection in *Carica papaya* and its wild relatives. *South African Journal of Botany*, 151:466-474.

Vivas, M., Terra, C. E. P. D. S., Silveira, S. F. D., Fontes, R. V., Pereira, M. G. (2010) Escala diagramática para avaliação da severidade da pinta-preta em frutos de mamoeiro. *Summa Phytopathologica*, 36:161-163.

Wang, A., Krishnaswamy, S. (2012) Eukaryotic translation initiation factor 4E-mediated recessive resistance to plant viruses and its utility in crop improvement. *Molecular plant pathology*, 13:795-803.

Wang, J., Na, J. K., Yu, Q., Gschwend, A. R., Han, J., Zeng, F., ..., Ming, R. (2012) Sequencing papaya X and Yh chromosomes reveals molecular basis of incipient sex chromosome evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109:13710-13715.

Wang, L., Poque, S., Valkonen, J. P. (2019) Phenotyping viral infection in sweetpotato using a high-throughput chlorophyll fluorescence and thermal imaging platform. *Plant methods*, 15:116.

Wang, R. H., Chang, J. C., Li, K. T., Lin, T. S., Chang, L. S. (2014) Leaf age and light intensity affect gas exchange parameters and photosynthesis within the developing canopy of field net-house-grown papaya trees. *Scientia Horticulturae*, 165:365-373.

Wylie, S. J., Adams, M., Chalam, C., Kreuze, J., López-Moya, J. J., Ohshima, K., ..., ICTV Report Consortium. (2017) ICTV virus taxonomy profile: *Potyviridae*. *Journal of General Virology*, 98:352-354.

Xia, Q., Tang, H., Fu, L., Tan, J., Govindjee, G., Guo, Y. (2023) Determination of Fv/Fm from chlorophyll a fluorescence without dark adaptation by an LSSVM model. *Plant Phenomics*, 5:0034.

Xiong, D., Chen, J., Yu, T., Gao, W., Ling, X., Li, Y., ..., Huang, J. (2015) SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environmental factors and crop leaf characteristics. *Scientific reports*, 5:13389.

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.

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 pathology*, 70:195-205.

Zhao, J., Zhang, X., Hong, Y., Liu, Y. (2016) Chloroplast in plant-virus interaction. *Frontiers in Microbiology*, 7:1565. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01565

Zlobin, N., Taranov, V. (2023) Plant eIF4E isoforms as factors of susceptibility and resistance to potyviruses. *Frontiers in Plant Science*, 14:1041868.

APÊNDICES

Tabela 1A. Resumo das análises de variância (ANOVA) fatorial realizadas com as avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas iniciais, do dia 0 (antes da inoculação) até 40 dias após a inoculação.

FV	Quadrado Médio - 0 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,1285*	48,2285ns	2116,8795***	0,0062ns	0,4040ns	1,6000ns
Inoculação	0,0296ns	22,0018ns	367,7816ns	0,0314ns	0,0185ns	0,9000ns
Genótipo x Inoculação	0,0005ns	67,1587ns	13,4676ns	0,1562ns	1,4364ns	0,3900ns
Resíduo	0,0239	22,6474	113,3036	0,0437	2,0448	1,3000

FV	Quadrado Médio - 2 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	3,5999ns	7,8766ns	3558,5049***	0,0038ns	0,0067ns	0,0999ns
Inoculação	0,0031ns	2,0894ns	148,6102ns	0,0378ns	0,0000ns	8,0999ns
Genótipo x Inoculação	0,0085**	39,8322ns	151,0099ns	0,1703ns	6,3361ns	3,5999ns
Resíduo	0,0009	39,8620	56,7654	0,0439	3,7827	2,7278

FV	Quadrado Médio - 4 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0077*	91,4518ns	3834,5472***	0,0172ns	0,1299ns	0,0249ns
Inoculação	0,0004ns	0,4381ns	229,5368ns	0,1428ns	0,1416ns	15,6250ns
Genótipo x Inoculação	6,2499ns	13,8792ns	171,2304ns	0,1404ns	20,6209ns	24,0250*
Resíduo	0,0017	86,6152	61,2247	0,0469	6,8846	4,5583

FV	Quadrado Médio - 8 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0093**	31,5329ns	4272,9024***	0,0442ns	0,1189ns	0,0148ns
Inoculação	0,0001ns	126,4691*	252,2048ns	0,0951ns	2,8302ns	20,6928*
Genótipo x Inoculação	0,0002ns	37,4829ns	112,1580ns	0,1782ns	56,1216**	12,9618ns
Resíduo	0,0012	23,8067	81,7116	0,0629	7,1777	3,9904

FV	Quadrado Médio - 10 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0035**	18,1724ns	4550,7556***	0,0511ns	0,0011ns	5,6249ns
Inoculação	0,0003ns	55,2367*	300,9071ns	0,0555ns	8,6026ns	0,6250ns
Genótipo x Inoculação	3,9999ns	79,4422*	77,7016ns	0,2205*	78,3720**	13,2250*
Resíduo	0,0004	11,8535	85,7332	0,0525	6,8040	1,9805

FV	Quadrado Médio - 12 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0041**	59,7827ns	5023,4257***	0,0731ns	0,1254ns	5,6250ns
Inoculação	0,0009ns	160,5645**	334,1996ns	0,0648ns	9,4868ns	2,0249ns
Genótipo x Inoculação	0,0001ns	84,0623*	65,3825ns	0,3404**	80,2022**	5,6250ns
Resíduo	0,0004	15,0993	91,5420	0,0416	6,7521	1,5583

FV	Quadrado Médio - 14 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0057***	81,0854**	5683,2176***	0,2839*	1,1391ns	18,2249**
Inoculação	0,0011*	117,6456***	497,3776*	0,0469ns	11,7831ns	4,2250ns
Genótipo x Inoculação	0,0003ns	162,0666***	50,6475ns	0,4906**	85,1181***	3,0250ns
Resíduo	0,0002	7,6392	94,9265	0,0504	5,6668	2,4028

FV	Quadrado Médio - 16 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0110***	114,8735**	6186,6613***	0,3822*	0,8673ns	1,2249ns
Inoculação	0,0028**	136,9074**	442,6241*	0,1113ns	14,0541ns	9,0250ns
Genótipo x Inoculação	0,0020**	128,0996**	53,6849ns	0,3404*	92,0819***	21,0250*
Resíduo	0,0002	11,3860	90,2389	0,0596	5,7731	3,9861

Tabela 1A. Cont.

FV	Quadrado Médio - 18 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0125***	76,4357*	6681,1910***	0,3648*	0,5244ns	2,6163ns
Inoculação	0,0009ns	132,0959**	470,3216*	0,4040*	13,7124ns	3,4633ns
Genótipo x Inoculação	0,0009ns	172,5405**	109,0320ns	0,3960*	96,0380***	22,1563*
Resíduo	0,0003	15,8649	88,3911	0,0637	5,7867	4,2043

FV	Quadrado Médio - 20 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0087***	82,2399*	7189,6378***	0,2993*	0,8940ns	0,2889ns
Inoculação	0,0069***	339,9531***	481,1503*	0,5905**	16,6668ns	3,9690ns
Genótipo x Inoculação	0,0070***	319,4906***	163,7416ns	0,4709*	107,5184***	33,4890*
Resíduo	0,0003	14,9828	85,7104	0,0696	5,8768	5,7001

FV	Quadrado Médio - 24 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0177***	445,9034**	8289,7926***	0,4326*	0,1464ns	9,7022ns
Inoculação	0,0118***	773,4323***	601,5554*	0,7182**	25,5680*	20,0222ns
Genótipo x Inoculação	0,0122***	684,3922***	207,7536ns	0,9734**	124,6796***	63,2522**
Resíduo	0,0006	40,3109	88,0654	0,0867	5,5829	7,4695

FV	Quadrado Médio - 26 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0669***	475,8861*	8557,0876***	0,4431*	0,2117ns	14,4000ns
Inoculação	0,0529**	1374,6038***	589,7472*	0,7868**	26,7159*	72,9000**
Genótipo x Inoculação	0,0528**	1126,3046***	260,8656ns	1,0857***	130,7184***	129,6000***
Resíduo	0,0048	72,4477	92,1279	0,0730	5,5965	7,7389

FV	Quadrado Médio - 28 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,04631**	418,4343*	8823,2762***	0,4452*	0,0007ns	30,6250ns
Inoculação	0,0447**	1297,6969***	573,6548*	0,8468**	31,2759*	93,0250**
Genótipo x Inoculação	0,0358*	1138,4356***	259,6922ns	1,0824***	140,2128***	133,2250***
Resíduo	0,0056	80,5535	94,0682	0,0722	5,7515	7,6917

FV	Quadrado Médio - 30 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0229**	262,0211ns	9128,8579***	0,3940*	0,3901ns	27,2249ns
Inoculação	0,0338***	1264,9051***	574,1093*	0,7756**	37,9276*	46,2250*
Genótipo x Inoculação	0,0137**	1179,7869***	233,8689ns	1,0989***	155,3542***	99,2250***
Resíduo	0,0018	75,2170	94,3085	0,0824	5,8077	7,0749

FV	Quadrado Médio - 32 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0204***	105,0084*	9773,7517***	0,5085*	0,0336ns	34,2250*
Inoculação	0,0286***	993,2713***	726,4153*	0,7049**	33,5256*	30,6250*
Genótipo x Inoculação	0,0116***	834,0438***	243,7397ns	1,2567***	144,5520***	65,0250**
Resíduo	0,0006	19,9326	102,3940	0,0691	5,7092	5,4417

FV	Quadrado Médio - 34 dias					
	Fv/Fm	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0440***	164,7223*	9959,3892***	0,5929**	0,1716ns	32,3999*
Inoculação	0,0292***	1384,8818***	791,8330**	0,6734**	36,1380*	16,9000ns
Genótipo x Inoculação	0,0241***	1062,5486***	222,9256ns	1,4175***	148,7644***	67,6000***
Resíduo	0,0012	31,0130	106,4927	0,0741	5,6959	4,5277

Tabela 1A. Cont.

FV	Quadrado Médio - 36 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0772**	316,9296*	10558,2754***	0,5476*	0,2465ns	24,0250ns
Inoculação	0,0732**	1622,0952***	838,5981**	0,8066**	37,5197*	7,2250ns
Genótipo x Inoculação	0,0633**	1061,9405***	273,1630ns	1,4138***	153,1157***	87,0250***
Resíduo	0,0071	60,4611	101,3309	0,0788	5,6861	6,6250

FV	Quadrado Médio - 38 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0106***	103,7001*	11118,8902***	0,5760*	7,9834ns	27,2249*
Inoculação	0,0150***	1273,9975***	936,0562**	0,9000**	71,4760**	13,2250ns
Genótipo x Inoculação	0,0073**	701,8502***	338,1422ns	1,3690***	217,7622***	50,6250**
Resíduo	0,0007	24,1959	109,8678	0,0796	6,2580	5,8250

FV	Quadrado Médio - 40 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0145***	34,1695ns	11668,3728***	0,5808**	7,2250ns	22,9522ns
Inoculação	0,0236***	1339,3433***	1111,9702**	0,9060**	74,5290**	35,5322*
Genótipo x Inoculação	0,0119**	646,4803***	289,5516ns	1,5132***	215,5745***	31,8622*
Resíduo	0,0010	30,4709	110,3934	0,0734	6,4636	6,2361

F_v/F_m = eficiência quântica máxima do PSII, SPAD = índice de clorofila, AP = altura da planta, DC = diâmetro do caule, CNC = comprimento da nervura central e NF = número de folhas, * = significativo a 5% de probabilidade, ** = significativo a 1% de probabilidade, *** = significativo a 0,01% de probabilidade, ns = não significativo a 5%, 1%, 0,01% de probabilidade.

Tabela 1B. Teste de média das avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas iniciais, do dia 0 (antes da inoculação) até 40 dias após a inoculação, significativo a 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

DAI	SPAD			
	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
0	8,64 a	8,64 a	10,83 a	10,83 a
2	10,74 a	10,74 a	11,62 a	11,62 a
4	27,49 a	27,49 a	30,51 a	30,51 a
8	56,64 a	56,64 a	58,42 a	58,42 a
10	59,07 a	64,24 b	63,24 b	62,77 ab
12	58,07 a	64,98 b	63,41 b	64,52 b
14	57,90 a	65,35 b	64,77 b	64,18 b
16	57,92 a	65,20 b	64,89 b	65,01 b
18	57,94 a	65,73 b	64,86 b	64,34 b
20	55,99 a	67,47 b	64,51 b	64,69 b
24	48,46 a	65,53 b	63,41 b	63,93 b
26	44,26 a	66,60 b	61,78 b	62,89 b
28	44,27 a	66,33 b	61,41 b	62,13 b
30	44,01 a	66,11 b	59,99 b	60,37 b
32	45,18 a	64,28 c	57,55 b	58,38 b
34	42,76 a	64,84 c	57,13 b	58,59 bc
36	40,77 a	63,81 b	56,70 b	59,13 b
38	44,32 a	63,98 c	55,92 b	58,83 bc
40	43,48 a	63,09 c	53,37 b	56,90 bc

DAI	Fv/Fm			
	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
0	0,48 a	0,48 a	0,59 b	0,59 b
2	0,51 b	0,46 a	0,48 ab	0,49 ab
4	0,57 a	0,57 a	0,60 b	0,60 b
8	0,69 a	0,69 a	0,72 b	0,72 b
10	0,72 a	0,72 a	0,74 b	0,74 b
12	0,74 a	0,74 a	0,76 b	0,76 b
14	0,75 a	-	-	0,76 b
16	0,72 a	0,75 b	0,77 b	0,77 b
18	0,72 a	0,72 a	0,76 b	0,76 b
20	0,71 a	0,76 b	0,76 b	0,76 b
24	0,68 a	0,75 b	0,76 b	0,76 b
26	0,60 a	0,75 b	0,76 b	0,76 b
28	0,61 a	0,74 b	0,74 b	0,75 b
30	0,65 a	0,74 b	0,73 b	0,75 b
32	0,64 a	0,73 b	0,72 b	0,74 b
34	0,61 a	0,72 b	0,73 b	0,73 b
36	0,58 a	0,74 b	0,75 b	0,75 b
38	0,67 a	0,74 b	0,73 b	0,74 b
40	0,64 a	0,73 b	0,72 b	0,73 b

Tabela 1B. Cont.

DAI	Diâmetro do Caule			
	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
0	1,82 a	-	-	1,85 a
2	1,83 a	-	-	1,85 a
4	1,87 a	-	-	1,91 a
8	2,00 a	-	-	2,06 a
10	2,01 a	2,23 a	2,23 a	2,16 a
12	2,19 a	2,46 b	2,46 b	2,36 ab
14	2,23 a	2,52 b	2,62 b	2,47 ab
16	2,31 a	2,60 ab	2,69 b	2,61 b
18	2,33 a	2,73 b	2,72 b	2,72 b
20	2,34 a	2,80 b	2,73 b	2,76 b
24	2,38 a	2,96 b	2,90 b	2,86 b
26	2,42 a	3,03 b	2,96 b	2,91 b
28	2,42 a	3,04 b	2,96 b	2,92 b
30	2,49 a	3,10 b	3,02 b	2,97 b
32	2,52 a	3,14 b	3,10 b	3,01 b
34	2,53 a	3,17 b	3,15 b	3,03 b
36	2,56 a	3,22 b	3,17 b	3,08 b
38	2,56 a	3,23 b	3,17 b	3,10 b
40	2,58 a	3,27 b	3,21 b	3,12 b

DAI	Comprimento da Nervura Central			
	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
0	5,01 a	4,97 a	5,01 a	4,97 a
2	7,23 a	7,23 a	7,23 a	7,23 a
4	11,38 a	11,49 a	11,38 a	11,49 a
8	16,41 a	19,31 a	18,67 a	16,83 a
10	17,24 a	20,97 b	20,05 ab	18,18 ab
12	17,96 a	21,77 b	20,68 ab	18,82 ab
14	18,53 a	22,53 b	21,11 ab	19,28 a
16	18,62 a	22,84 b	21,36 ab	19,51 a
18	18,68 a	22,95 b	21,55 ab	19,62 a
20	18,73 a	23,30 c	21,71 bc	19,72 ab
24	18,40 a	23,53 c	21,81 bc	19,88 ab
26	18,40 a	23,65 c	21,87 bc	19,89 ab
28	18,17 a	23,68 c	21,92 bc	19,94 ab
30	17,81 a	23,70 c	21,95 bc	19,96 ab
32	18,10 a	23,73 c	21,96 bc	19,99 ab
34	18,01 a	23,77 c	22,00 bc	20,04 ab
36	17,95 a	23,80 c	22,02 bc	20,04 ab
38	16,50 a	23,84 c	22,06 bc	20,07 b
40	16,49 a	23,86 c	21,98 bc	20,07 b

Tabela 1B. Cont.

DAI	Número de Folhas			
	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
0	12,30 a	12,60 a	12,30 a	12,60 a
2	15,55 a	16,45 a	15,55 a	16,45 a
4	16,40 a	19,20 b	18,00 ab	17,70 ab
8	17,75 a	19,19 b	17,75 a	19,19 b
10	18,60 a	20,00 ab	20,50 b	19,60 ab
12	20,85 a	20,40 a	20,85 a	20,40 a
14	20,60 a	20,60 a	21,95 b	21,95 b
16	20,30 a	22,70 a	22,10 a	21,60 a
18	20,70 a	22,78 a	22,70 a	21,80 a
20	21,20 a	23,66 a	23,20 a	22,00 a
24	20,40 a	24,33 b	23,90 b	22,80 ab
26	19,00 a	25,30 b	23,80 b	22,90 b
28	18,60 a	25,30 b	24,00 b	23,40 b
30	18,90 a	24,20 b	23,70 b	22,70 b
32	18,50 a	22,80 b	22,90 b	22,10 b
34	18,20 a	22,10 b	22,60 b	21,30 b
36	18,40 a	22,20 b	22,90 b	20,80 ab
38	18,80 a	22,20 b	22,70 b	21,60 ab
40	19,00 a	22,67 b	22,30 b	22,40 b

Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tabela 1C. Resumo da análise de variância (ANOVA) das avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas finais, dos dias 42 a 58 após a inoculação.

FV	Quadrado Médio - 42 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0076ns	30,6215ns	11868,0250***	0,5062*	63,7562**	4,2249ns
Inoculação	0,0004ns	554,0271*	1075,3690**	0,8702**	284,6222***	65,0250**
Genótipo x Inoculação	0,0386**	64,3738ns	297,0250ns	1,6402***	26,0822ns	30,6250*
Resíduo	0,0033	119,8921	114,5583	0,0756	8,1441	6,9305

FV	Quadrado Médio - 44 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0012ns	373,7916ns	12348,1960***	0,5290*	95,7902***	40,0000*
Inoculação	0,0037ns	2649,1957***	1004,0040**	0,8410**	391,2502***	57,6000**
Genótipo x Inoculação	0,0431***	26,9140ns	362,4040ns	1,6810***	80,3722**	40,0000*
Resíduo	0,0032	132,5972	117,3737	0,0794	7,2299	7,5000

FV	Quadrado Médio - 46 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0009ns	581,6960*	12702,0960***	0,4622*	132,1322***	14,3999ns
Inoculação	0,0144**	3013,2447***	1079,5209**	1,0562**	371,4902***	36,1000*
Genótipo x Inoculação	0,0084*	297,4939ns	356,4089ns	1,7222***	162,8122***	52,9000*
Resíduo	0,0016	114,2133	111,6411	0,0829	5,9996	7,2833

FV	Quadrado Médio - 48 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0025ns	701,1466***	12744,9000***	0,3610*	146,3062***	7,2249ns
Inoculação	0,0012ns	1756,0358***	1162,0840**	1,1560***	380,0722***	18,2250*
Genótipo x Inoculação	0,0025ns	787,5941***	363,6090ns	1,8490***	234,7402***	0,0249ns
Resíduo	0,0009	35,0227	112,6996	0,0811	5,6544	3,7583

FV	Quadrado Médio - 56 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0034**	549,7926*	13176,9000***	0,3240ns	192,7210***	0,2249ns
Inoculação	0,0002ns	1226,8442**	1542,5640**	1,2250***	442,2250***	7,2250ns
Genótipo x Inoculação	0,0004ns	763,8236**	375,7690ns	2,1160***	407,0440***	0,0249ns
Resíduo	0,0004	100,4196	124,2424	0,0793	5,6086	3,3194

FV	Quadrado Médio - 58 dias					
	F_v/F_m	**SPAD**	**AP**	**DC**	**CNC**	**NF**
Genótipo	0,0030*	728,8891**	13380,9640***	0,4202*	199,3622***	1,2249ns
Inoculação	0,0028*	840,0272**	1617,9840***	1,1902***	446,8922***	1,2250ns
Genótipo x Inoculação	0,0039*	1284,0969***	379,4560ns	2,3522***	411,5222***	0,2250ns
Resíduo	0,0006	97,4686	117,9914	0,0728	5,6255	4,2250

F_v/F_m = eficiência quântica máxima do PSII, SPAD = índice de clorofila, AP = altura da planta, DC = diâmetro do caule, CNC = comprimento da nervura central e NF = número de folhas, * = significativo a 5% de probabilidade, ** = significativo a 1% de probabilidade, *** = significativo a 0,01% de probabilidade, ns = não significativo a 5%, 1%, 0,01% de probabilidade.

Tabela 1D. Teste de média das avaliações fotoquímicas e morfofisiológicas finais, dos dias 42 a 58 após a inoculação, significativo a 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

	SPAD			
DAI	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
42	12,78 a	20,22 b	12,78 a	20,22 b
44	20,32 a	36,60 b	20,32 a	36,60 b
46	31,74 a	49,10 b	31,74 a	49,10 b
48	31,77 a	53,90 b	49,02 b	53,40 b
56	40,55 a	60,37 b	56,71 b	59,04 b
58	39,46 a	59,95 b	59,33 b	57,16 b

	Fv/Fm			
DAI	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
42	0,55 b	0,50 ab	0,46 a	0,53 ab
44	0,62 b	0,57 ab	0,54 a	0,62 b
46	0,64 ab	0,65 ab	0,62 a	0,69 b
48	0,69 a	0,70 a	0,69 a	0,70 a
56	0,74 a	0,74 a	0,75 b	0,75 b
58	0,70 a	0,74 b	0,74 b	0,74 b

	Diâmetro do Caule			
DAI	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
42	2,61 a	3,31 b	3,24 b	3,13 b
44	2,62 a	3,32 b	3,26 b	3,14 b
46	2,63 a	3,37 b	3,26 b	3,17 b
48	2,65 a	3,42 b	3,27 b	3,18 b
56	2,66 a	3,47 b	3,30 b	3,19 b
58	2,67 a	3,50 b	3,36 b	3,22 b

	Comprimento da Nervura Central			
DAI	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
42	-	-	-	-
44	7,94 a	17,03 bc	13,87 b	17,29 c
46	9,67 a	19,80 b	17,34 b	19,40 b
48	10,80 a	21,81 b	19,47 b	20,79 b
56	12,04 a	25,07 b	22,81 b	23,08 b
58	12,18 a	25,28 b	23,06 b	23,33 b

Tabela 1D. Cont.

DAI	Número de Folhas			
	BAG17		BAG89	
	Inoculado	Não inoculado	Inoculado	Não inoculado
42	18,90 a	23,20 b	21,30 ab	22,10 b
44	18,40 a	22,80 b	22,40 b	22,80 b
46	19,20 a	23,40 b	22,70 b	22,30 ab
48	-	21,35 b	20,00 a	-
56	20,35 a	21,20 a	20,35 a	21,20 a
58	20,15 a	20,50 a	20,15 a	20,50 a

Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).