



UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS  
CAMPUS DE ENGENHARIAS E CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA  
PRODUÇÃO VEGETAL



LENNON KLEDSON DOS SANTOS SILVA

**TOLERÂNCIA DE *ZIZIPHUS JOAZEIRO* MART. AO DÉFICIT HÍDRICO  
INDUZIDO EM CASA DE VEGETAÇÃO E À SECA SAZONAL EM  
COMUNIDADES NATURAIS**

Rio Largo – AL  
2021

LENNON KLEDSON DOS SANTOS SILVA

TOLERÂNCIA DE *ZIZIPHUS JOAZEIRO* MART. AO DÉFICIT HÍDRICO INDUZIDO EM CASA DE VEGETAÇÃO E À SECA SAZONAL EM COMUNIDADES NATURAIS

Tese de doutorado apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Agronomia: Produção Vegetal, CECA/UFAL, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Costa Justino  
Co-orientador: Prof. Dr. Laurício Endres

Rio Largo – AL  
2021

**Catálogo na fonte**  
**Universidade Federal de Alagoas**  
**Biblioteca do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias**  
Bibliotecária Responsável: Myrtes Vieira do Nascimento

S586t Silva, Lennon Kledson dos Santos  
Tolerância de *Ziziphus joaneiro* Mart. ao déficit hídrico induzido em casa de vegetação e à seca sazonal em comunidades naturais. / Lennon Kledson dos Santos Silva – 2021.  
105 f.; il.

Tese (Doutorado em Agronomia: Produção vegetal) - Universidade Federal de Alagoas, Campus de Engenharias e Ciências Agrárias. Rio Largo, 2021.

Orientação: Prof. Dr. Gilberto Costa Justino  
Coorientação: Prof. Dr. Laurício Endres

Inclui bibliografia

1.Déficit hídrico. 2.Enzimas antioxidantes. 3.Trocas gasosas.  
I. Título.

CDU: 54

## TERMO DE APROVAÇÃO

**Lennon Kledson dos Santos Silva**  
(Matrícula 17140077)

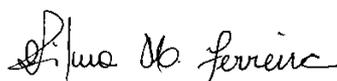
**“Tolerância de *Ziziphus joazeiro* Mart. ao Déficit Hídrico Induzido em Casa de Vegetação e à Seca Sazonal em Comunidades Naturais”**

Tese apresentada e avaliada pela Banca Examinadora em quinze de abril de 2021, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Agronomia, área de concentração em Produção Vegetal do Programa de Pós-graduação em Agronomia (Produção Vegetal) do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS.



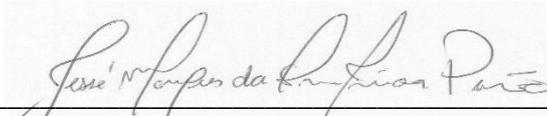
---

Prof. Dr. Gilberto Costa Justino  
Presidente



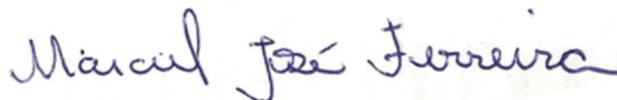
---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Vilma Marques Ferreira  
Membro



---

Prof. Dr. Jessé Marques da Silva Júnior Pavão  
Membro



---

Prof. Dr. Marciel José Ferreira  
Membro

Aos meus amados pais, Francisca dos Santos e José Lenildo da Silva por todo apoio e incentivo;

À minha esposa Maria da Conceição de Jesus Ferro, por todo amor, carinho, companheirismo e dedicação todos estes anos.

Enfim, a toda minha família e amigos.

Dedico.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela vida, proteção diária, saúde e forças para lutar em busca de meus objetivos.

Aos meus pais e familiares, por todos os ensinamentos, educação, apoio e incentivo.

À minha esposa, por todo amor incondicional, carinho, companheirismo e dedicação todos estes anos.

À Universidade Federal de Alagoas, pela oportunidade, honra e realização do sonho em me tornar Doutor em Agronomia.

A Coordenação de Pessoal de Ensino Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao orientador Prof. Dr. Gilberto Costa Justino, pelos ensinamentos, orientações, apoio, paciência, oportunidade concedida e por ter dividido comigo um pouco de sua sabedoria.

Ao co-orientador Prof. Dr. Laurício Endres, pelos ensinamentos, acolhimento, receptividade e disponibilidade de pesquisar no Laboratório de Fisiologia Vegetal.

A pesquisadora Dra. Claudiana Moura, por todas as contribuições, ensinamentos e apoio dispensado.

Ao pesquisador Dr. Sebastião de Oliveira Maia Júnior, por todas as contribuições, ensinamentos e experiências compartilhadas sobre o IRGA e demais equipamentos.

Aos técnicos do laboratório de Fisiologia Vegetal, Isabela Cardoso e Paulo França, pelas contribuições nas análises e por todo auxílio prestado.

Aos amigos de Laboratório de Fisiologia Vegetal que contribuíram na instalação, condução dos experimentos e análises laboratoriais, Arthur Gomes, Jayne Silva, Janyne Diniz, Nataliana Souza, Juliana Pinheiro, Dayse Marques, Joicy Barbosa, Marcelo Hipólito, Sandra, Wanilla, Caroline e Jônatas Vieira. Gratidão a todos!

Aos demais colegas e companheiros do Laboratório de Fisiologia Vegetal por compartilharem comigo momentos de sociabilidade, Sebastião, Paulo, Rafael, Elenilton, André, Polyana, Julyana, Jhulyanne e Jailma.

Aos amigos de morada, Jônatas Vieira, Wellington Santos, Ricardo Rafael e Ricardo Barros pelo tempo de convívio no decorrer dessa jornada.

Aos colegas mestrandos e doutorandos que compartilharam conhecimentos comigo bons momentos durante o curso das disciplinas.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia do CECA/UFAL, em especial àqueles com quem tive a honra de cursar disciplinas, por contribuírem para minha formação e conhecimento científico.

Por fim, a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

**Muito Obrigado!**

“Quando penso que cheguei ao meu limite, descubro que  
tenho forças para ir além”

(Ayrton Senna)

## ESTRUTURA DA TESE

A tese foi organizada em quatro capítulos. O primeiro refere-se à introdução geral e a revisão bibliográfica dos diferentes temas deste estudo. O segundo capítulo corresponde ao primeiro experimento, intitulado “Desempenho fotossintético de *Ziziphus joazeiro* Martius ao déficit hídrico e reidratação” no qual objetivou-se avaliar a eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante de *Ziziphus joazeiro* em resposta a diferentes tipos de solo associados ao déficit hídrico e à reidratação em condições de casa de vegetação. O terceiro capítulo corresponde ao segundo experimento realizado durante a seca sazonal na floresta tropical, intitulado “O controle da abertura estomática foliar e a eficiência quântica do fotossistema II são fundamentais para a sobrevivência de *Ziziphus joazeiro* Martius durante a estação seca, em que o objetivo foi avaliar como *Ziziphus joazeiro* tolera períodos de secas sazonais em seu habitat natural e identificar quais mecanismos fisiológicos estão envolvidos neste processo. O quarto capítulo corresponde ao terceiro experimento realizado em duas regiões muito próximas geograficamente, mas com características edafoclimáticas bastantes distintas, intitulado “Variação sazonal das trocas gasosas e respostas bioquímicas de comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* Mart. nas regiões tropical úmida e semiárida do nordeste, Brasil, no qual objetivou-se avaliar as respostas fisiológicas, eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante em comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* em duas condições ambientais, tropical úmida e semiárida nas estações seca e chuvosa no Nordeste do Brasil.

## RESUMO

*Ziziphus joazeiro* Martius é uma espécie arbórea que possui grande potencial econômico, medicinal, agroindustrial e fitoquímicos. É uma planta com ocorrências confirmadas nos domínios fitogeográficos do Cerrado, Mata Atlântica e da Caatinga, e predominantemente, distribuída geograficamente em ambiente semiárido. Devido a isto, passa por períodos de seca temporária durante o ano. Assim, entender como *Ziziphus joazeiro* altera o funcionamento de sua fisiologia e bioquímica é importante para identificar quais mecanismos são utilizados por esta espécie quando submetida à deficiência hídrica em diferentes ambientes. Além disso, conhecer as respostas fisiológicas durante períodos de estiagem. Nesse sentido, esse estudo se propôs a investigar os efeitos do déficit hídrico sobre *Ziziphus joazeiro*, com os seguintes objetivos: i) avaliar a eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante de *Ziziphus joazeiro* em reposta a diferentes tipos de solo associados ao déficit hídrico e à reidratação em condições de casa de vegetação, ii) avaliar como *Ziziphus joazeiro* tolera períodos de secas sazonais em seu habitat natural e identificar os mecanismos fisiológicos envolvidos nesse processo e iii) avaliar as respostas fisiológicas, eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante em comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* em duas condições ambientais, tropical úmida e semiárida, nas estações seca e chuvosa no Nordeste do Brasil. O experimento I foi realizado em casa de vegetação. Os tratamentos foram constituídos de: I) solo franco-argiloarenoso, II) solo franco-arenoso e III) solo arenoso, *versus* 1) plantas sempre irrigadas de acordo com a capacidade de campo de cada solo e 2) plantas sem hidratação (até a taxa fotossintética líquida das plantas atingirem valores próximos de zero) e, posteriormente reidratadas. Nesse estudo, foi constatado que *Ziziphus joazeiro* tem capacidade de alterar suas características fisiológicas e bioquímicas no período de deficiência hídrica e reidratação. Os mecanismos fisiológicos e bioquímicos utilizados por esta espécie sob déficit hídrico estão associados ao aumento da atividade de enzimas antioxidantes como a ascorbato peroxidase e catalase, menor peroxidação de lipídeos e manutenção de pigmentos fotossintéticos, amenizando a fotoinibição do fotossistema II. Os altos conteúdos de malondialdeído e de peróxido de hidrogênio são indicadores de estresse oxidativo em plantas de *Ziziphus joazeiro* sob estresse hídrico. Solos mais arenosos são propícios para o desempenho fotossintético de *Ziziphus joazeiro* sob deficiência hídrica. O experimento II foi realizado utilizando 20 matrizes adultas de *Ziziphus joazeiro*, localizadas em ambiente de floresta tropical úmida. No período estudado, constatamos que *Ziziphus joazeiro* têm mecanismos compensatórios de tolerância à seca temporária em seu ambiente natural, o que pode ser observado pela diminuição da condutância estomática, mas mantendo boa capacidade fotoquímica e assimilação de CO<sub>2</sub>, o que permite à planta sobreviver em seu ambiente por longos períodos com baixa precipitação. No experimento III vinte matrizes adultas de *Ziziphus joazeiro* foram selecionadas aleatoriamente em seu ambiente natural nas regiões tropical úmida e semiárida. A partir dos resultados obtidos, sugerimos que o mecanismo do fechamento estomático e a manutenção do potencial hídrico foliar ao longo da sazonalidade ambiental, podem ser considerados estratégias adaptativas utilizadas por *Ziziphus joazeiro* Mart. Um aparato fotossintético eficiente e uma maior eficiência no uso da água de *Ziziphus joazeiro*, são estratégias funcionais responsáveis pela ausência de fotoinibição em períodos de seca sazonal em regiões semiáridas. Nestas condições, a atividade da enzima antioxidante ascorbato peroxidase, associada a enzima catalase é um eficiente sistema de defesa antioxidante na eliminação das espécies reativas de oxigênio e controle do estresse oxidativo nas comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* crescendo nas regiões tropical úmida e semiárida.

**Palavras-chave:** Déficit hídrico. Enzimas antioxidantes. EROs. Fotossíntese. Floresta tropical. Fluorescência da clorofila *a*. Seca sazonal. Semiárido. Rhamnaceae. Trocas gasosas.

## ABSTRACT

*Ziziphus joazeiro* Martius is an arboreal species of great economic, medicinal, agro-industrial, and phytochemical potential. It occurs in the phytogeographic domains of the Cerrado, Atlantic Forest, and it is predominantly distributed in semiarid environments as Caatinga, where it faces periods of temporary drought during the year. Thus, to identify which are the physiological and biochemical responses of *Z. joazeiro* during periods of drought is crucial to identify which mechanisms are used by this species when it is subjected to water deficiency in different environments. The aim of this study was to investigate the effects of water deficit in *Z. joazeiro*, with the following objectives: i) evaluate the efficiency of the photosynthetic apparatus and antioxidant system of *Z. joazeiro* in response to different types of soil, associated with water deficit and subsequent rehydration under greenhouse conditions; ii) identify and evaluate the physiological mechanisms used by *Z. joazeiro* to tolerate periods of seasonal droughts in its natural habitat; and iii) evaluate the physiological responses, the efficiency of the photosynthetic apparatus and antioxidant system in natural communities of *Z. joazeiro* in two environmental conditions: humid tropical and semiarid in the dry and rainy seasons, in the Northeastern Brazil. Experiment I was carried out in a greenhouse. The treatments consisted of: I) loam-clay soil, II) loam-sandy soil and III) sandy soil, versus 1) plants always irrigated according to the field capacity of each soil and 2) plants with suspended irrigation until the net photosynthetic rate of these plants reached values close to zero. Subsequently, plants were rehydrated until the recovery of the net photosynthetic rate. In this study, *Z. joazeiro* was able to adjust its physiological and biochemical characteristics during the period of water deficiency and rehydration. The physiological and biochemical mechanisms used under water deficit are associated with increased activity of antioxidant enzymes such as ascorbate peroxidase and catalase. They reduce lipid peroxidation, prevent the degradation of photosynthetic pigments and alleviate the photoinhibition of photosystem II. The high content of malondialdehyde and hydrogen peroxide are indicators of oxidative stress in *Z. joazeiro* plants under water stress. Sandier soils are favorable to the photosynthetic performance of *Ziziphus joazeiro* under water deficit. Experiment II was carried out using 20 adult matrices of *Z. joazeiro*, located in a humid tropical forest environment. During the period of study, *Z. joazeiro* was able to use compensatory mechanisms such as the reduction of stomatal conductance in order to tolerate temporary drought. Although, it maintained a good photochemical capacity and CO<sub>2</sub> assimilation, which allows the plant to survive in environments with long periods of low precipitation rates. In experiment III, 20 mother trees of *Z. joazeiro* were randomly selected in their natural environment in the humid and semiarid tropical regions. From the results obtained, we suggest that the stomatal closure mechanism and the maintenance of leaf water potential can be considered adaptive strategies used by *Z. joazeiro* aiming to save water during the periods when the soil has low water availability. In addition, an efficient photosynthetic apparatus and the ability to increase the water use efficiency are functional strategies that are likely to prevent photoinhibition in *Z. joazeiro* during periods of seasonal drought in semiarid regions. An increase in the antioxidant activity of the enzyme ascorbate peroxidase, associated with the enzyme catalase is an efficient defense system to control the reactive oxygen species content and mitigate the oxidative stress in the natural communities of *Z. joazeiro* growing in tropical humid and semiarid regions.

**Keywords:** Water deficit. Antioxidant enzymes. ROS. Photosynthesis. Tropical forest. Chlorophyll *a* fluorescence. Seasonal dry. Semiarid. Rhamnaceae. Gas exchange.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

### CAPÍTULO I

- Figura 1.** Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart. nos Biomas brasileiros.....26
- Figura 2.** Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart. em relação a precipitação anual do Brasil.....26
- Figura 3.** Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart. em relação a temperatura média anual do Brasil.....27
- Figura 4.** Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart. no Estado brasileiro de Alagoas.....27
- Figura 5.** Esquema simplificado da percepção do sinal e efeitos do déficit hídrico nas plantas. Adaptado de Taiz e Zeiger (2017).....30

### CAPÍTULO II

- Figura 1.** (a) Temperatura média e umidade relativa média do ar, (b) radiação média incidente e déficit de pressão de vapor do ar durante o período de estresse hídrico e reidratação entre as 8:00 e 13:00 horas.....42
- Figura 2.** Monitoramento do teor de umidade no solo (%) durante o período dos tratamentos hídricos: controle, estresse e reidratação. Solos: franco-argiloarenoso (FrArg), franco-arenoso (FrAre), arenoso (Are). A linha pontilhada representa reidratação.....43
- Figura 3.** Potencial hídrico foliar na antemã (a, d, g), potencial hídrico foliar ao meio dia (b, e, h) e teor relativo de água (c, f, i) de *Ziziphus joazeiro* cultivada sob irrigação constante

(plantas irrigadas) e restrição hídrica (plantas estressadas) e depois reidratada. FrArg: franco-argiloarenoso; FrAre: franco-arenoso; Are: arenoso. \*\* significativo a  $p < 0,01$  e <sup>ns</sup> não significativo.....47

**Figura 4.** Taxa fotossintética líquida ( $A$ ) (a), condutância estomática ( $g_s$ ) (b) e transpiração ( $E$ ) (c) de *Ziziphus joazeiro* cultivada sob irrigação constante (plantas irrigadas) e restrição hídrica até a fotossíntese se aproximar zero (plantas estressadas) e depois reidratada. FrArg: franco-argiloarenoso; FrAre: franco-arenoso; Are: arenoso. \*\* significativo a  $p < 0,01$  e <sup>ns</sup> não significativo.....48

**Figura 5.** Eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) (a, c, e) e eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II ( $\phi_{PSII}$ ) (b, d, f) de *Ziziphus joazeiro* cultivada sob irrigação constante (plantas irrigadas) e restrição hídrica (plantas estressadas) e depois reidratada. FrArg: franco-argiloarenoso; FrAre: franco-arenoso; Are: arenoso. \*, \*\* significativo a  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  e <sup>ns</sup> não significativo.....49

**Figura 6.** Teores de pigmentos fotossintéticos: clorofila  $a$  (a), clorofila  $b$  (b), clorofila total (c) intensidade de verde (SPAD) (d) e conteúdo de peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) (e) em *Ziziphus joazeiro* sob diferentes tipos de solos: franco-argiloarenoso (FrArg), franco-arenoso (FrAre) no estresse máximo e reidratação. \*\* e \* significativo a  $p < 0,01$  e  $p < 0,05$ , respectivamente entre dois tipos de solo.....50

**Figura 7.** Atividades da enzima antioxidante ascorbato peroxidase (APX) e conteúdo de malondialdeído (MDA) em *Ziziphus joazeiro* sob diferentes tipos de solos: franco-argiloarenoso (FrArg), franco-arenoso (FrAre) no estresse máximo e reidratação. \*\* e \* significativo a  $p < 0,01$  e  $p < 0,05$ , respectivamente entre dois tipos de solo.....51

**Figura 8.** Análise de componentes principais (PCA) das variáveis fisiológicas de *Ziziphus joazeiro* em resposta a diferentes tipos de solos (FrArg: franco-argiloarenoso; FrAre: franco-arenoso; Are: arenoso) associados ao déficit hídrico no estresse máximo e reidratação. PC1 e PC2 representam a projeção das variáveis e a distribuição dos tratamentos durante o estresse

hídrico e reidratação. PC1 e PC2: o primeiro e segundo componente principal, respectivamente.....54

### CAPÍTULO III

**Figure 1.** a) Precipitação histórica ao longo da série de dados de 30 anos (mm), precipitação anual (mm), temperatura mínima e máxima (°C), b) capacidade de água disponível no solo (mm) e c) evapotranspiração real (mm) na região de Igreja Nova – Alagoas. Setas indicam período de avaliação.....67

**Figura 2.** a) Condutância estomática versus taxa fotossintética líquida, b) transpiração e c) concentração interna de carbono e d) taxa fotossintética líquida versus eficiência intrínseca de carboxilação de *Ziziphus joazeiro* na estação seca da floresta tropical Mata Atlântica.....72

**Figura 3.** a) Curvas de luz da taxa fotossintética líquida, b) taxa transportadora de elétrons (ETR), c) coeficiente de extinção não fotoquímico (NPQ) e d) coeficiente de extinção fotoquímico (PQ) em diferentes pulsos progressivos de fótons fotossintéticos (PPFP) (n=4).....74

### CAPÍTULO IV

**Figura 1.** Caracterização e localizações das áreas de estudo.....82

**Figura 2.** a) Precipitação durante o ano de 2018 nas áreas de estudo (mm) na estação seca, b) precipitação durante o ano de 2019 nas áreas de estudo (mm) na estação chuvosa e c) precipitação histórica ao longo da série de dados de 30 anos nas regiões tropical úmida e semiárida (mm). (\*) Asteriscos indicam os períodos de avaliações.....88

**Figura 3.** a) Taxa transportadora de elétrons (ETR) na estação seca, b) coeficiente de extinção não fotoquímico (qN) na estação seca, c) coeficiente de extinção fotoquímico (qP) na estação seca, d) eficiência fotoquímica efetiva do PSII na seca, e) taxa transportadora de elétrons (ETR) na estação chuvosa, f) coeficiente de extinção não fotoquímico (qN) na estação

chuvosa, g) coeficiente de extinção fotoquímico (qP) na estação chuvosa e h) eficiência fotoquímica efetiva do PSII na estação chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiárida sob diferentes pulsos progressivos de fótons fotossintéticos (PPFP) (n=3).....91

**Figura 4.** Análise de componentes principais (PCA) das variáveis fisiológicas de *Ziziphus joazeiro* nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiárida. PC1 e PC2: o primeiro e segundo componente principal, respectivamente.....94

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO II

**Tabela 1.** Caracterização físico-química dos solos utilizado no experimento.....41

**Tabela 2.** Resumo dos resultados da análise de componentes principais (PCA) no estresse máximo e reidratação de *Ziziphus joazeiro*.....52

### CAPÍTULO III

**Tabela 1.** Caracterização físico-químicas e hídricas do solo da área de estudo.....68

**Tabela 2.** Médias, desvio padrão da média (DP), erro padrão da média (EP) e coeficiente de variação (CV) do potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), taxa fotossintética líquida (A), transpiração (E), concentração interna de carbono (Ci), eficiência do uso da água (A/E), eficiência intrínseca no uso da água (A/ $g_s$ ), eficiência intrínseca de carboxilação (EiC), intensidade de verde (SPAD), eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) e eficiência fotoquímica efetiva máxima do fotossistema II ( $\phi_{PSII}$ ) e déficit de pressão de vapor foliar (DPV) de *Ziziphus joazeiro* em ambiente natural sob condições de seca sazonal (n=20).....70

**Tabela 3.** Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis de trocas gasosas (A,  $g_s$ , E, Ci, A/E, A/ $g_s$ ,  $T_{foliar}$  e  $DPV_{folha-ar}$ ) de *Ziziphus joazeiro* na estação seca da floresta tropical Mata Atlântica.....71

### CAPÍTULO IV

**Tabela 1.** Caracterização físico-química dos solos das áreas de estudo.....83

**Tabela 2.** Potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ) e trocas gasosas das folhas de *Ziziphus joazeiro* nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiáridas.....89

**Tabela 3.** Eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II e teores de pigmentos fotossintéticos de *Ziziphus joazeiro* nas estações nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiárida.....90

**Tabela 4.** Atividades das enzimas antioxidantes ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), conteúdo de malondialdeído (MDA) e conteúdo de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) em *Ziziphus joazeiro* nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiárida.....92

**Tabela 5.** Resumo dos resultados da análise de componentes principais (PCA) das variáveis fisiológicas de *Ziziphus joazeiro* nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiárida.....93

## LISTA DE APÊNDICES

### CAPÍTULO II

**Apêndice 1.** Resumo da análise de variância dos parâmetros fisiológicos e bioquímicos de *Ziziphus joazeiro* Mart. em resposta a diferentes tipos de solos (franco-argiloarenoso e franco-arenoso) associados ao déficit hídrico (controle e estresse) no estresse máximo.....63

## LISTA DE SIGLAS E SÍMBOLOS

Sigla/símbolo	Descrição	Unidade
A	Taxa fotossintética	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Are	Solo arenoso	
$^1\text{O}_2$	Oxigênio singlete	
$^3\text{Chl}^*$	Clorofilas no estado tripleto	
APX	Ascorbato peroxidase	U mg proteína <sup>-1</sup>
ATP	Adenosina trifosfato	
CAD	Capacidade de água disponível no solo	%
Carot	Carotenoides	nmol g <sup>-1</sup> MF
CAT	Catalase	U mg proteína <sup>-1</sup>
Chl <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>	mg g <sup>-1</sup> MF
Chl <i>b</i>	Clorofila <i>b</i>	mg g <sup>-1</sup> MF
Chl <i>t</i>	Clorofila <i>t</i>	mg g <sup>-1</sup> MF
Ci	Concentração intracelular de CO <sub>2</sub>	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
CO <sub>2</sub>	Dióxido de carbono	
CRAD	Centro de Referência em Recuperação de Áreas Degradadas do Baixo São Francisco	
DPV <sub>folha-ar</sub>	Déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar	KPa
<i>E</i>	Transpiração	mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
<i>EiUA</i>	Eficiência intrínseca no uso da água	$\mu\text{mol mol}^{-1}$
<i>EUA</i>	Eficiência instantânea no uso da água	$\mu\text{mol mmol}^{-1}$
<i>EiC</i>	Eficiência instantânea de carboxilação	$\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$
EROs	Espécies reativas de oxigênio	
F <sub>m</sub>	Fluorescência máxima	Unidade relativa
FrAre	Solo franco-arenoso	
FrArg	Solo franco-argiloarenoso	
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Eficiência fotoquímica máxima do PSII	Unidade relativa
<i>g<sub>s</sub></i>	Condutância estomática	mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	Peróxido de hidrogênio	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{MF}$
IRGA	(infrared gas analyzer) analisador de gás por infravermelho	
MDA	Ácido malondialdeído	nmol g <sup>-1</sup> MF
O <sub>2</sub> <sup>-•</sup>	Íon superóxido	
OH <sup>*</sup>	Radical hidroxila	
PAM	(Portable Chlorophyll Fluorometer)	
PAR	Radiação fotossinteticamente ativa	$\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$
PCA	Análise de componentes principais	
PSII	Fotossistema II	
QA	Quinona A	
qN	Coefficiente de extinção não fotoquímico	Unidade relativa
qP	Coefficiente de extinção fotoquímico	Unidade relativa
SOD	Superóxido dismutase	U mg proteína <sup>-1</sup>
SPAD	(Soil Plant Analysis Development); indica a Intensidade de verde	Unidade relativa
TRA	Teor relativo de água	%

$\Phi_{PSII}$   
 $\Psi_w$

Eficiência fotoquímica efetiva do PSII  
Potencial hídrico da folha

Unidade relativa  
MPa

## SUMÁRIO

CAPÍTULO I.....	22
1. INTRODUÇÃO GERAL .....	22
2. OBJETIVOS .....	23
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	24
3.1 Aspectos gerais e importância econômica de <i>Ziziphus joazeiro</i> Martius .....	24
3.2 Distribuição geográfica de <i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.....	25
3.3 Efeitos da sazonalidade da precipitação na fisiologia de plantas arbóreas.....	28
3.4 Estresse por déficit hídrico.....	29
3.5 Espécies reativas de oxigênio (EROs) .....	31
3.6 Sistema antioxidante .....	32
3.7 Potencialidades de tolerância à seca de <i>Ziziphus joazeiro</i> Martius .....	33
REFERÊNCIAS .....	34
CAPÍTULO II.....	39
1. INTRODUÇÃO .....	39
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	41
2.1 Material vegetal, condições de crescimento e tratamentos .....	41
2.2 Análises fisiológicas .....	45
2.2.1 <i>Status</i> hídrico foliar .....	45
2.2.2 Trocas gasosas das folhas.....	45
2.2.3 Eficiência quântica máxima e efetiva.....	45
2.3 Intensidade de verde (SPAD).....	46
2.4 Conteúdo de pigmentos fotossintetizantes.....	46
2.5 Extração e quantificações enzimáticas .....	46
2.6 Peróxido de hidrogênio (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ) e peroxidação de lipídeos .....	47
2.7 Análise estatística .....	48
3. RESULTADOS .....	48
3.1 <i>Status</i> hídrico foliar.....	48
3.2 Trocas gasosas das folhas .....	49
3.3 Eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II .....	50
3.4 Pigmentos fotossintéticos, intensidade de verde e conteúdo de peróxido de hidrogênio (H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ) .....	51
3.5 Enzimas antioxidantes .....	52
3.6 Análise de componentes principais (PCA) .....	53

4. DISCUSSÃO .....	56
4.1 Limitações estomáticas e não estomáticas para a fotossíntese de <i>Ziziphus joazeiro</i> afetada pelo estresse hídrico .....	56
4.2 Mecanismos antioxidantes de <i>Ziziphus joazeiro</i> em resposta ao estresse hídrico .....	58
4.3 Estratégias funcionais da planta conforme determinado pelo estresse hídrico e pelas condições do solo .....	60
5. CONCLUSÕES .....	60
REFERÊNCIAS .....	61
Arquivo Suplementar .....	65
CAPÍTULO III .....	67
1. INTRODUÇÃO .....	67
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	68
2.1 Caracterização da área de estudo .....	68
2.2 Seleção dos indivíduos.....	70
2.3 Análises fisiológicas .....	70
2.3.1 Potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ) e intensidade de verde (SPAD).....	70
2.3.2 Trocas gasosas das folhas.....	70
2.3.3 Eficiência quântica máxima e efetiva.....	71
2.4 Análises estatística .....	71
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	72
4. CONCLUSÕES.....	76
REFERÊNCIAS .....	78
CAPÍTULO IV .....	81
1. INTRODUÇÃO .....	82
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	84
2.1 Caracterização da área de estudo .....	84
2.2 Seleção dos indivíduos.....	85
2.3 Análises fisiológicas .....	86
2.3.1 Potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ) .....	86
2.3.2 Trocas gasosas das folhas.....	86
2.3.3 Eficiência quântica máxima e efetiva.....	86
2.4 Intensidade de verde (SPAD).....	87
2.5 Conteúdo de pigmentos fotossintetizantes.....	87
2.6 Extração e quantificação da atividade enzimática .....	87
2.7 Peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e peroxidação de lipídeos .....	88
2.8 Análises estatística .....	89

3. RESULTADOS.....	89
3.1 Caracterização Climatológica .....	89
3.2 Variação do potencial hídrico e das trocas gasosas .....	90
3.3 Fluorescência da clorofila e teores de pigmentos fotossintéticos .....	91
3.4 Enzimas antioxidantes, conteúdo de malondialdeído e peróxido de hidrogênio .....	94
3.5 Análise de componente principal (PCA) .....	94
4. DISCUSSÃO.....	96
5. CONCLUSÕES.....	100
REFERÊNCIAS .....	101

## CAPÍTULO I

### 1. INTRODUÇÃO GERAL

*Ziziphus joazeiro* Martius, conhecida popularmente como juazeiro, é considerada uma das espécies mais importantes das regiões semiáridas, por apresentar propriedades medicinais, econômicas e biológicas (CARTAXO et al. 2010; RIBEIRO et al. 2013; BRITO et al. 2015; NASCIMENTO et al. 2011; SOUSA et al. 2016), além de seus frutos terem propriedades nutricionais que podem, inclusive, ser utilizados para alimentação humana (DANTAS et al. 2014). Esta espécie é distribuída principalmente na região Nordeste do Brasil, onde ocorre variações climáticas ao longo do ano, principalmente de fatores como precipitação e temperatura (SOUZA FILHO, 2011).

A sazonalidade climática tem grande influência sobre os ecossistemas, distribuição da vegetação e formação das paisagens de uma região. Variáveis como precipitação e temperatura atuam de maneira direta na configuração da sua natureza (GONÇALVES; BACK, 2018). Na região Nordeste, as espécies vegetais deparam-se com alguns fatores ambientais limitantes para seu desenvolvimento, crescimento e sobrevivência. Entre eles, destaca-se a deficiência hídrica no solo como o principal fator predominante no condicionamento da vegetação, ocasionado pela alta variabilidade espacial e temporal da precipitação, aliada a alta temperatura (MOURA et al. 2013), o que pode acarretar até 100 dias de estresse hídrico nestas regiões ao longo do ano (NOBRE et al. 2011).

A deficiência de água no solo é, talvez, o fator mais limitante para o crescimento e distribuição natural das espécies (LARCHER, 2006; TAIZ; ZEIGER, 2017). É condicionada não somente pela irregularidade da precipitação, mas também pelas características físicas dos solos (NOBRE et al. 2011). Solos de textura mais argilosa retém maior quantidade de água e possui maior capacidade de água disponível para as plantas em condições de capacidade de campo (ZAFFAR; LU et al. 2015). Entretanto, em condições de deficiência hídrica a água fica adsorvida às partículas do solo, ficando indisponível às plantas (CARDUCCI et al. 2011).

Nesse contexto, a deficiência hídrica é um fator de estresse que promove alterações de vários aspectos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos nas plantas (SANCHES; SILVA, 2013; CAMPELO et al. 2015; SILVA-PINHEIRO et al. 2016). Assim, estudos referentes à deficiência hídrica em plantas são fundamentais para a compreensão de mecanismos envolvidos na tolerância à seca pelas espécies vegetais (TROVÃO et al. 2007; SANTOS et al. 2015; SILVA et al. 2019).

Algumas características fisiológicas e fotoquímicas foram descritas para discriminar tolerância ou sensibilidade ao déficit hídrico em espécies arbóreas. Por exemplo, a eficiência do uso da água em mudas de *H. impetiginosus* (DOMBROSKI et al. 2014), longevidade, massa foliar, investimento de carbono e capacidade fotossintética em espécies decíduas e sempre verdes tropicais sob seca (SOUZA et al. 2015), condutância estomática, taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, transpiração e eficiência quântica efetiva do fotossistema II em *Crataeva tapia*, *Erythrina mulungu*, *Handroanthus impetiginosus*, *Tabebuia aurea* e *Ziziphus joazeiro* quando submetidas a períodos de baixa disponibilidade hídrica do solo (SILVA et al. 2019) e condutância estomática, taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e transpiração em plantas jovens e adultas de *Eucalyptus grandis* nas savanas brasileiras durante as estações seca e úmida (REIS et al. 2019). O déficit hídrico também pode promover alterações no índice SPAD e potencial hídrico foliar (SILVA-PINHEIRO et al. 2016), nas trocas gasosas (SANCHES; SILVA, 2013) e eficiência fotoquímica do fotossistema II (CAMPELO et al. 2015).

Dessa forma, reduções na disponibilidade de água no solo podem reduzir as trocas gasosas, fotossíntese e causar danos ao aparato fotossintético das plantas. Entre as possíveis causas da redução da fotossíntese estão o fechamento estomático e inibição fotoquímica, mas estudos são desconhecidos para atestar estas hipóteses em *Ziziphus joazeiro* Martius quando submetida a diferentes tipos de solos associados ao déficit hídrico e em resposta à seca temporária da floresta tropical úmida e semiárida em seu ambiente natural nas estações seca e chuvosa.

## 2. OBJETIVOS

- ✓ Avaliar a eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante de *Ziziphus joazeiro* em resposta a diferentes tipos de solo associados ao déficit hídrico e à reidratação;
- ✓ Avaliar como *Ziziphus joazeiro* tolera períodos de secas sazonais em seu habitat natural e identificar os mecanismos fisiológicos envolvidos nesse processo;
- ✓ Avaliar as respostas fisiológicas, eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante em comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* Mart. em duas condições ambientais, tropical úmida e semiárida nas estações seca e chuvosa no Nordeste do Brasil.

### 3. REVISÃO DE LITERATURA

#### 3.1 Aspectos gerais e importância econômica de *Ziziphus joazeiro* Martius

*Ziziphus joazeiro* Martius é uma árvore da família Rhamnaceae, pertencente ao gênero *Ziziphus*, nativa e classificada como endêmica do Brasil (REFLORA, 2019). A família Rhamnaceae compreende 14 gêneros que ocorrem no Brasil, distribuídos em áreas tropicais, subtropicais e temperadas (LIMA; GIULIETTI, 2014). No Brasil, a família Rhamnaceae é constituída por 47 espécies em 14 gêneros, representando sete tribos, caracterizada por possuir espécies lenhosas, herbáceas e escandentes (LIMA; GIULIETTI, 2014; GBIF, 2019).

*Ziziphus joazeiro* é considerada uma planta lenhosa de crescimento lento, perenifólia, heliófita, com raízes pivotantes (TROVÃO et al. 2007; DANTAS et al. 2014). Seu caule é espinhoso, possuindo cor cinza-escuro, com pouco desenvolvimento do ritidoma, variando de 30 a 50 centímetros. A espécie tem folhas de consistência membranácea, levemente coriácea, com formato ovalado e alongado. As flores são diclamídeas de coloração amarelo-esverdeada, com inflorescência do tipo tirso congesto e frutos indumento glabro, amarelos e carnosos de casca fina que recobre uma polpa farinácea no meio da qual estão as sementes envolvidas por uma mucilagem transparente (LORENZI, 2009; DANTAS et al. 2014, REFLORA, 2019). A reprodução é feita através das sementes, porém a viabilidade é bastante influenciada pelas diferenças existentes entre plantas matrizes e pelas condições de armazenamento, uma vez que mesmo atingindo a maturidade fisiológica a semente continua dependendo de condições adequadas para sua germinação (COSTA et al. 2016).

*Z. joazeiro* tem grande utilidade na medicina popular por possuir atividades antioxidantes, antimicrobianas e antifúngicas (RIBEIRO et al. 2013), sendo indicada para doenças como dermatite, reumatismo, gripe, febre e problemas no estômago (CARTAXO et al. 2010). Além de ser uma espécie promissora para o desenvolvimento de novos compostos antibióticos para controlar doenças infecciosas (BRITO et al. 2015). No extrato das folhas de *Z. joazeiro* também foi encontrada a presença de flavonóides, fenóis, taninos e saponinas (BRITO et al. 2015). Outro atributo importante desta espécie é o potencial agroindustrial, por possuir alta relação açúcar *versus* acidez, o que revela o balanço entre os açúcares e a acidez nos frutos e pode estar associado a um sabor agradável, característica importante para comercialização dos frutos intactos (NASCIMENTO et al. 2011). Ademais, suas folhas e frutos constituem valiosos recursos alimentares para homens e animais, podendo ser utilizados para obtenção de farinha (CAVALCANTI et al. 2011). Em adição, as flores de *Z. joazeiro* são importantes fontes de recurso alimentar para abelhas sem ferrão da tribo *Meliponini*, as quais são utilizadas na meliponicultura. Os méis provenientes das folhas de *Z.*

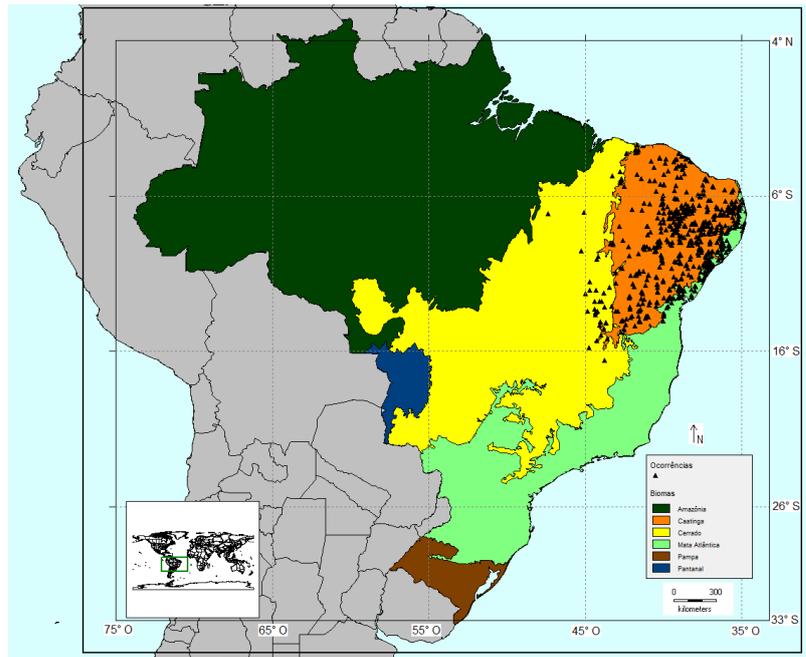
*joazeiro* são constituídos de ácidos trans-cinâmico, elágico e ferúlico, bem como de catecina, rutina, hesperetina e crisina, o que mostra a importância da fonte floral sobre o perfil polifenólico, bem como sobre as propriedades antioxidantes e antimicrobianas dos méis de Meliponini (SOUSA et al. 2016).

### **3.2 Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart.**

As ocorrências de *Ziziphus joazeiro* Mart. foram confirmadas no Nordeste brasileiro, com distribuição nos domínios fitogeográficos do Cerrado, Mata Atlântica e, predominantemente, da Caatinga (REFORA, 2019). São georreferenciados 710 indivíduos de ocorrência natural de *Z. joazeiro* no Brasil (SPECIESLINK, 2019). A partir dos dados das coordenadas geográficas de cada indivíduo foi realizada a distribuição geográfica da espécie nos Biomas brasileiros (Figura 1), distribuição em relação a precipitação anual (Figura 2) e em relação a temperatura média anual do Brasil (Figura 3), além das ocorrências no Estado de Alagoas (Figura 4).

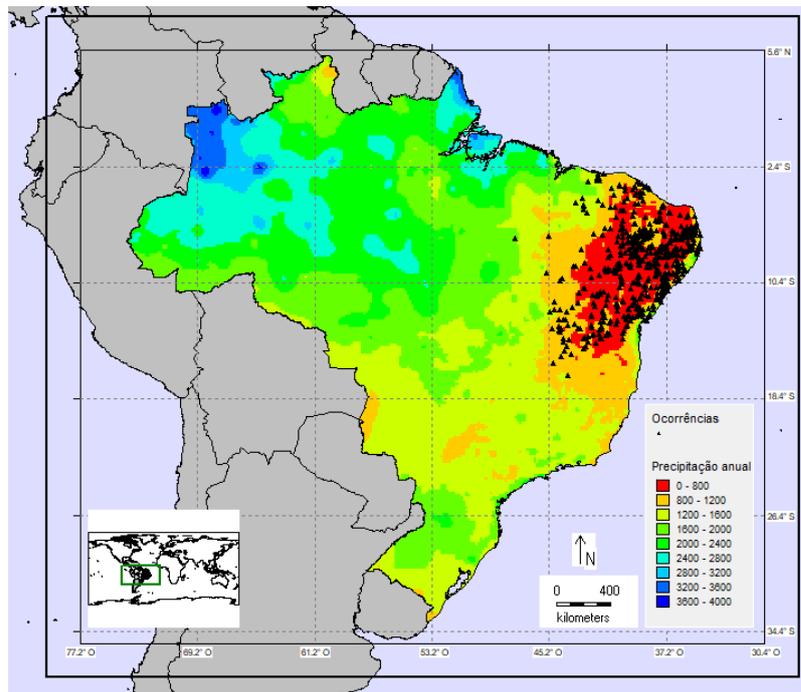
A maior ocorrência de *Ziziphus joazeiro* foi verificada no domínio fitogeográfico da Caatinga (Figura 1), onde ocorrem baixos índices pluviométricos (Figura 2) e altas temperaturas (Figura 3). Este bioma é caracterizado por possuir evapotranspiração potencial alta, temperaturas elevadas (médias anuais entre 20 e 30 °C) e umidade relativa do ar baixa (média anuais entre 40 e 60%) (REDDY, 1983). A precipitação anual é baixa, oscilando entre 300 a 1000 mm ano<sup>-1</sup>, como média histórica. Com isso, a relação da precipitação *versus* evapotranspiração fica abaixo de 0,65, o que caracteriza os climas subúmidos e semiáridos (SAMPAIO; FREITAS, 2017).

Por outro lado, *Ziziphus joazeiro* também ocorre nos domínios fitogeográficos do Cerrado e Mata Atlântica (Figura 1), onde a precipitação varia entre 800 e 2400 mm ano<sup>-1</sup> (Figura 2) e temperatura média anual entre 15 e 26 °C (Figura 3). Estes dois biomas são considerados *hotspots* mundiais de biodiversidade (BRASIL, 2019; MOURA, 2006).



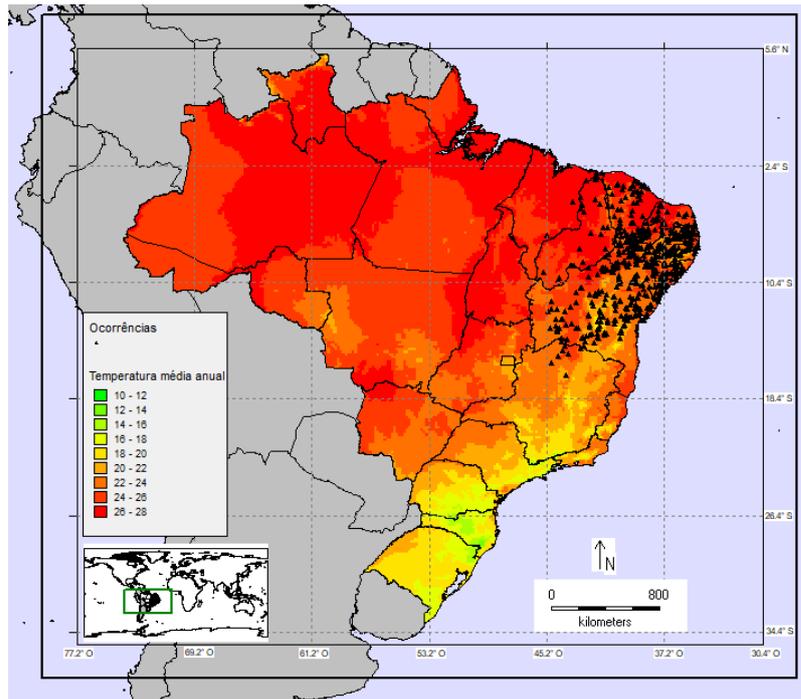
Fonte: Autor, 2021.

**Figura 1.** Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart. nos Biomas brasileiros.



Fonte: Autor, 2021.

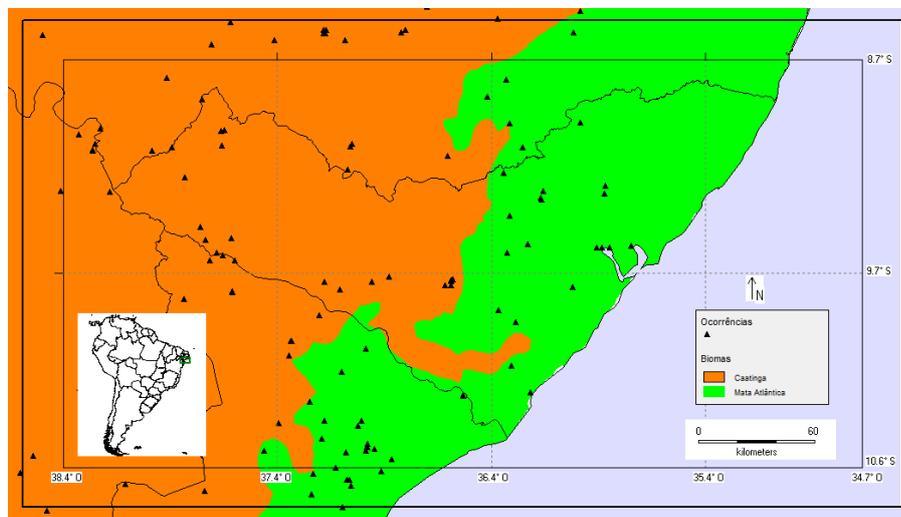
**Figura 2.** Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart. em relação a precipitação anual do Brasil.



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 3.** Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart. em relação a temperatura média anual do Brasil.

No estado de Alagoas, *Ziziphus joazeiro* tem ocorrência registrada nos biomas Caatinga e Mata Atlântica (Figura 4). O domínio da Caatinga ocupa todo o clima árido e semiárido de Alagoas (SEMARH, 2019). Já a Mata Atlântica ocupa toda a região costeira do litoral alagoano, incluído os climas tropical úmido, subúmido seco e subúmido úmido, além da área atualmente conhecida como Zona da Mata (SEMARH, 2019; COSTA; SILVA, 2006).



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 4.** Distribuição geográfica de *Ziziphus joazeiro* Mart. no Estado brasileiro de Alagoas.

### 3.3 Efeitos da sazonalidade da precipitação na fisiologia de plantas arbóreas

A variação sazonal da precipitação e temperatura, em escala global, são consideradas fatores climáticos como preditores importantes para diminuição da fotossíntese e mortalidade de plantas vasculares, podendo afetar, direta ou indiretamente, a densidade de muitos grupos de plantas (SCHNITZER, 2005; SANTOS et al. 2018). Estas variáveis afetam diretamente a distribuição da vegetação, formação das paisagens e ecossistemas de uma região, atuando de maneira mais direta na configuração da natureza (GONÇALVES; BACK, 2017).

De acordo com Moura et al. (2013) a alta variabilidade espacial e temporal da precipitação, aliada à alta temperatura, contribuem para caracterizar a baixa disponibilidade de água como a principal variável biofísica que determina a sobrevivência das plantas, uma vez que estes fatores são adversos ao crescimento vegetal, o que tornam imprescindíveis os estudos sobre o uso da água por espécies arbóreas (SANCHES; SILVA, 2013, ZHOU et al. 2019). Aliado a isto, Zhou et al. (2019) constataram que as mudanças climáticas globais aumentarão a duração e a intensidade da seca em certas regiões, e que modelos baseados em estudos experimentais de espécies nativas devem ser realizados para determinar a resiliência destas plantas e ecossistemas a diferentes climas.

Em estudos realizados para constatar o impacto das variações interanuais e sazonais nas condições climáticas em florestas tropicais, foi verificado que a variação sazonal da precipitação tem efeito direto na evapotranspiração e produtividade dos ecossistemas, uma vez que cada ecossistema deve ajustar os fluxos de CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O para reduzir o uso da água quando a disponibilidade de água no solo é limitada (AGUILOS et al. 2018). É importante salientar que o fluxo de CO<sub>2</sub> atmosférico é essencial para o processo fotossintético das plantas, porém em elevadas concentrações (2000 ppm) interfere diretamente na condutância estomática da planta, prejudicando na detecção e sinalização das mudanças ambientais. Da mesma forma, causa um efeito físico na abertura e fechamento dos estômatos, aumentando a vulnerabilidade das plantas ao déficit hídrico e a altas temperaturas (HAWORTH et al. 2016).

Em condições de baixa disponibilidade de água no solo da Amazônia Central, na forte seca de 2015 (El Niño), Santos et al. (2018) constataram que as plantas do dossel florestal e sub-bosque diminuíram a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> neste ano, quando comparado com a estação seca climaticamente normal do ano seguinte do El Niño. Estes autores sugeriram que a redução na fotossíntese ocorreu devido ao fechamento estomático em resposta a condições extremas de seca e alta temperatura neste ambiente. Em adição, Cunha et al. (2013)

verificaram que *Swietenia macrophylla* King. e *Khaya ivorensis* A. Chev. reduziram a abertura estomática, transpiração, potencial hídrico foliar e teor relativo de água na folha no período seco em virtude da deficiência hídrica no solo, quando comparado com a época chuvosa.

Por outro lado, Santos et al. (2015) constataram que a sazonalidade da precipitação, umidade relativa do ar e temperatura no período seco e chuvoso, não resultaram em estresse nas plantas de *Ziziphus joazeiro*, as quais não tiveram fotoinibição do aparato fotossintético mesmo em períodos secos. Ademais, Silva et al. (2019) evidenciaram que as plantas de *Z. joazeiro* sem tratamento hídrico, no período de baixa precipitação da região semiárida, tiveram valores semelhantes de taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, condutância estomática, transpiração e eficiência no uso da água em plantas tratadas com hidrogel, esterco bovino e hidrogel mais esterco bovino aos 120 dias após o transplante.

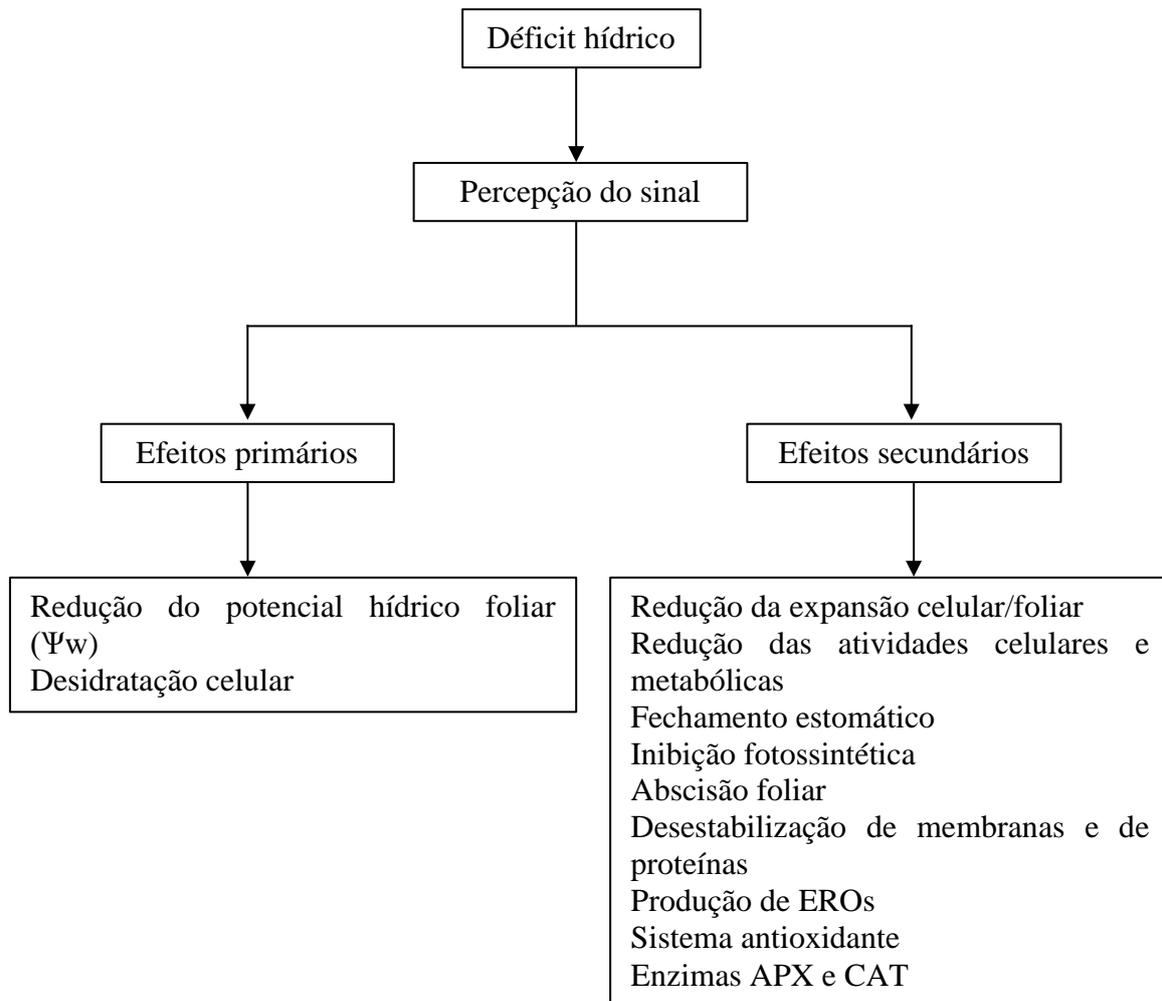
Estudos em florestas sazonais apontam que o efeito das variações anuais, principalmente da precipitação, pode afetar de forma diferenciada as diferentes comunidades de plantas, sendo necessário estudos que comprovem como as plantas nativas conseguem tolerar períodos curtos e longos de estiagem (NASCIMENTO et al. 2011).

### **3.4 Estresse por déficit hídrico**

A disponibilidade de água no solo é um fator crucial que impulsiona o crescimento e sobrevivência das plantas nos ambientes em que estão inseridas (TAIZ; ZEIGER, 2017). Devido a isto, as respostas morfofisiológicas das espécies à deficiência hídrica são fundamentais para discriminar estratégias que possam estar envolvidas na tolerância das plantas ao déficit hídrico (SILVA et al. 2019).

A redução da disponibilidade hídrica causou efeitos diretos na capacidade fotossintética de *Swietenia macrophylla* King., *Calophyllum brasiliense* Cambess. e *Handroanthus serratifolius* Vahl., afetando as reações fotoquímicas, com isto reduzindo as trocas gasosas e eficiência fotoquímica do fotossistema II (CAMPELO et al. 2015). Silva-Pinheiro et al. (2016) constataram que reduções na umidade do solo diminuem as trocas gasosas, índice SPAD e potencial hídrico foliar de *Bauhinia monandra* e *Tabebuia aurea* em condições de seca. Ademais, Sanches e Silva (2013) verificaram que reduções na disponibilidade hídrica do solo causam diminuição nas trocas gasosas de *Bauhinia forficata*. Entretanto, quando a disponibilidade de água no solo foi restabelecida, estas espécies recuperaram rapidamente as taxas fotossintéticas.

O estresse hídrico impacta adversamente muitos aspectos da fisiologia das plantas, especialmente a capacidade fotossintética. Se o estresse for prolongado, o crescimento da planta e a produtividade são severamente diminuídos. As plantas selecionaram adaptações fisiológicas e bioquímicas complexas para se ajustar e se adaptar a uma variedade de estresses ambientais, uma vez que a atividade estomática, que é afetada por estresses ambientais, pode influenciar a absorção de  $\text{CO}_2$  e, assim, impactar a fotossíntese e o crescimento das plantas. Em resposta a um estresse de déficit hídrico, os sistemas de transporte de íons e água através das membranas funcionam para controlar as alterações da pressão de turgescência nas células guarda e estimular o fechamento estomático (OSAKABE et al. 2013). Em adição, o déficit hídrico também pode induzir a acumulação de ácido abscísico (ABA), que promove o fechamento estomático, reduzindo as trocas gasosas e inibindo a fotossíntese. Como consequência da inibição da taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$ , os elétrons livres produzidos pelos centros de reação não são transferidos para  $\text{NADP}^+$ , levando à geração de espécies reativas de oxigênio (EROs), podendo causar danos às estruturas celulares e mesmo acarretar a morte da planta (CAVERSAN et al. 2012; BARBOSA et al. 2014; TAIZ; ZEIGER, 2017), como pode ser visto na Figura 5.



**Figura 5.** Esquema simplificado da percepção do sinal e efeitos do déficit hídrico nas plantas. Adaptado de Taiz e Zeiger (2017).

### 3.5 Espécies reativas de oxigênio (EROs)

As espécies reativas de oxigênio (EROs) são formas parcialmente reduzidas do oxigênio atmosférico ( $O_2$ ), no qual organismos aeróbios utilizam o  $O_2$  comoceptor de elétron terminal durante a respiração celular, em eventos metabólicos que ocorrem, principalmente, nas mitocôndrias, cloroplastos e peroxissomos (CARVALHO, 2008; BARBOSA et al. 2014).

As EROs foram inicialmente reconhecidas como subprodutos tóxicos do metabolismo aeróbio. Os principais membros da família EROs incluem radicais livres como  $O_2^{\cdot-}$ ,  $OH^{\cdot}$  e não radicais como  $H_2O_2$  e  $^1O_2$  (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014). Essas moléculas podem ser geradas como resultado de excitação, formando oxigênio singleto ( $^1O_2$ ), ou de sucessivas adições de elétrons ao  $O_2$ , reduzindo-o ao radical aniônico superóxido ( $O_2^{\cdot-}$ ), radical

hidroperoxila ( $\text{HO}_2^{\cdot}$ ) ou peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) e radical hidroxila ( $\text{OH}^{\cdot}$ ) (BARBOSA et al. 2014).

Quando as plantas são expostas a condições ambientais estressantes, a produção de EROs pode aumentar e causar danos significativos às células. Laxa et al. (2019) verificaram que o aumento de EROs como o  $\text{H}_2\text{O}_2$  induzem a peroxidação de lipídeos, dando origem ao malondialdeído (MDA) como um indicador de danos à membrana, especialmente durante o déficit hídrico. Por outro lado, podem desempenhar um importante papel de sinalização nas plantas, controlando processos como o crescimento, o desenvolvimento e, principalmente, a resposta a estímulos ambientais bióticos e abióticos (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014). Em baixa concentração, as EROs, como o  $\text{H}_2\text{O}_2$ , podem atuar como uma molécula sinalizadora de processos biológicos e fisiológicos (CARVALHO, 2008; SOFO et al. 2015), e sinalização do fechamento estomático induzido pelo ácido abscísico (SIERLA et al. 2016).

### 3.6 Sistema antioxidante

Em resposta ao estresse oxidativo, as plantas produzem defesas antioxidantes que podem desintoxicar as EROs (HASANUZZAMAN et al. 2020). As plantas são dotadas de enzimas metabolizadoras de  $\text{H}_2\text{O}_2$ , como a superóxido dismutase (SOD - EC 1.15.1.1), catalases (CAT - EC 1.11.1.6), ascorbato peroxidases (APX - EC 1.11.1.11), algumas peroxirredoxinas, glutationa/tiorredoxina peroxidases e glutationa sulfo-transferases. No entanto, as enzimas mais notáveis são CAT e APX, uma vez que as primeiras ocorrem principalmente em peroxissomos e não requerem um redutor para catalisar uma reação de dismutação. Em particular, o APX tem maior afinidade por  $\text{H}_2\text{O}_2$  e o reduz a  $\text{H}_2\text{O}$  em cloroplastos, citosol, mitocôndrias e peroxissomos, bem como no espaço apoplástico (SOFO et al. 2016).

A enzima ascorbato peroxidase (APX) é um componente integral do ciclo Ascorbato Glutationa (ASC-GSH). Enquanto a CAT remove predominantemente  $\text{H}_2\text{O}_2$  nos peroxissomos, a APX desempenha a mesma função no citosol e no cloroplasto. A APX reduz o  $\text{H}_2\text{O}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$  e dehidroascorbato (DHA), usando ácido ascórbico (AA) como agente redutor (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014). Um dos principais sistemas de desintoxicação do peróxido de hidrogênio nas células vegetais é o ciclo ascorbato-glutationa, no qual as enzimas ascorbato peroxidase (APX) desempenham um papel fundamental, catalisando a conversão de  $\text{H}_2\text{O}_2$  em  $\text{H}_2\text{O}$ , usando o ascorbato como doador de elétrons específico (SOFO et al. 2016).

Diferentes isoformas de APX estão presentes em compartimentos subcelulares distintos, como cloroplastos, mitocôndrias, peroxissomo e citosol. A expressão dos genes para

APX é regulada em resposta a estresses bióticos e abióticos, bem como durante o desenvolvimento da planta. As respostas da APX estão diretamente envolvidas na proteção das células vegetais contra as condições ambientais adversas (CAVERSAN et al. 2012; BARBOSA et al. 2014).

Já a catalase (CAT) é uma enzima tetramérica responsável por catalisar a dismutação de  $H_2O_2$  em  $H_2O$  e  $O_2$ . Possui alta afinidade para  $H_2O_2$ , mas menor especificidade para peróxidos orgânicos. Tem uma taxa de renovação muito alta e é única entre as enzimas antioxidantes que não necessitam de agente redutor (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014). A CAT é uma das principais enzimas responsáveis pela eliminação do  $H_2O_2$  gerado durante a fotorrespiração e a  $\beta$ -oxidação dos ácidos graxos. Atua nos peroxissomos e glioxissomos e pode ser encontrada também em mitocôndrias (BARBOSA et al. 2014).

### **3.7 Potencialidades de tolerância à seca de *Ziziphus joazeiro* Martius**

Espécies sempre verdes, como é o caso da espécie *Z. joazeiro*, possuem características peculiares que potencializam tolerância à seca em determinadas regiões de floresta seca, tais como longevidade foliar e fluxo transpiracional durante todo o ano (SOUZA et al. 2015), além de baixa condutância estomática e fechamento estomático quando sujeitas a alta demanda evaporativa e baixa disponibilidade de água no solo (SILVA et al. 2019).

Souza et al. (2015) com o propósito de avaliar as divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais, incluindo *Z. joazeiro*, verificaram que as espécies sempre verdes são mais conservativas no uso da água do que as decíduas, além de apresentarem maior longevidade e massa foliar. Os autores constataram que estes traços funcionais são importantes regras na limitação de água em ambientes semiáridos e áridos, sendo considerados estratégias de tolerância a estes ambientes.

Trovão et al. (2007) avaliando as variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga comprovaram que a espécie *Z. joazeiro* não alterou a eficiência quântica do fotossistema II no período chuvoso e de estiagem. Esta espécie também tem potencial para crescer em diferentes ambientes edáficos (COSTA et al. 2016). Além disso, *Z. joazeiro* tem um aparato fotossintético eficiente, não apresentando fotoinibição mesmo em períodos de baixa disponibilidade hídrica no solo (SANTOS et al. 2015; SILVA et al. 2019).

## REFERÊNCIAS

- AGUILOS, M.; STAHL, C.; BURBAN, B.; HÉRALT, B. COURTOIS, E.; COSTE, S.; WAGNER, F.; ZIEGLER, C.; TAKAGI, K.; BONAL, D. Interannual and seasonal variations in ecosystem transpiration and water use efficiency in a tropical rainforest. **Forest**. v. 10, n. 14, p. 1-19, 2018.
- BARBOSA, M. R.; SILVA, M. M. A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Plant generation and enzymatic detoxification of reactive oxygen species. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 44, p. 453-460, 2014.
- BRASIL. **Ministério do meio ambiente: o bioma Cerrado**. Acesso em: 22 agosto de 2019. Disponível em: <https://www.mma.gov.br/biomas/cerrado.html>
- BRITO, S. M. O.; COUTINHO, H. D. M.; TALVANI, A.; CORONEL, C.; BARBOSA, A. G. R.; VEGA, C.; MENEZES, I. R. A. Analysis of bioactivities and chemical composition of *Ziziphus joazeiro* Mart. using HPLC–DAD. **Food Chemistry**, v. 186, p. 185–191, 2015.
- CAMPELO, D. H.; LACERDA, C. F.; SOUSA, J. A.; CORREIA, D. BEZERRA, A. M. E.; ARAÚJO, J. D. M.; NEVES, A. L. R. Trocas gasosas e eficiência do fotossistema II em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. **Revista Árvore**, v.39, n.5, p.973-983, 2015.
- CARDUCCI, C. E.; OLIVEIRA, G. C.; SEVERIANO, E. C.; ZEVIANI, W. M. Modelagem da curva de retenção de água de latossolos utilizando a equação duplo van genuchten. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 35, p. 77-86, 2011.
- CARVALHO, M. H. C. Drought stress and reactive oxygen species. **Plant Signaling & Behavior**, v. 3, n. 3, p. 156-165, 2008.
- CARTAXO, S. L.; SOUZA, M. M. A.; ALBUQUERQUE, U, P. Medicinal plants with bioprospecting potential used in semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 131, p. 326–342, 2010.
- CAVALCANTI, M. T.; SILVEIRA, D. C.; FLORÊNCIO, I. M.; FEITOSA, V. A.; ELLER, S. C. W. S. Obtenção da farinha do fruto do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Mart.) e caracterização físico-química. **Revista Verde**, v. 6, n. 1, p. 220-224, 2011.
- CAVERZAN, A.; PASSAIA, G.; ROSA, S. B.; RIBEIRO, C. W.; LAZZAROTTO, F.; PINHEIRO, M. M. Plant responses to stresses: Role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, p. 1011-1019, 2012.
- COSTA, A. S.; SILVA, A. C. M. A biodiversidade da Mata Atlântica alagoana: flora. In: Moura, F. B. P. **A Mata Atlântica em Alagoas**. Maceió: EDUFAL. 2006. p. 39-46.
- COSTA, J. D. S.; SILVA, J. A. B.; COELHO, D. S.; SANTOS, I. E. A.; SEABRA, T. X. Methods for overcoming seed dormancy and the initial growth of *Ziziphus joazeiro* Mart. in different soils. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 29, p. 441 – 449, 2016.
- CUNHA, R. L. M.; SANTOS FILHO, B. G. S.; COSTA, R. C. L.; VIÉGAS, I. J. M. Physiological assessment in young Brazilian and African mahogany plants during the dry and

rainy seasons in northeastern Para state, Brazil. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 56, n. 3, p. 255-260, 2013.

DANTAS, F. C. P.; TAVARES, M. L. R.; TARGINO, M. S.; COSTA, A. P.; DANTAS, F. O. *Ziziphus joazeiro* Mart. - Rhamnaceae: características biogeoquímicas e importância no bioma Caatinga. **Revista Principia**, v. 25, p. 51-57, 2014.

DAS, K.; ROYCHOUDHURY A Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in Environmental Science**, v. 2, p. 1-13, 2014.

DOMBROSKI, J. L. D.; FREITAS, R. M. O.; TOMCZAK, V. E.; PINTO, J. R. S.; FARIAS, R. M. Ecophysiology of water stressed *Handroanthus impetiginosus* (Mart. Ex. DC) Mattos) seedlings. **Scientia Forestalis**, v. 42, n. 101, p. 155-163, 2014.

GBIF. **Global Biodiversity Information Facility**. Acesso em: 25 de agosto 2019. Disponível em: <https://www.gbif.org/pt/search?q=Ziziphus%20joazeiro>

GONÇALVES, F. N.; BACK, A. J. Análise da variação espacial e sazonal e de tendências na precipitação da região sul do Brasil. **Sociedade de Ciências Agrárias de Portugal**. v. 41, n. 3, p. 592-602, 2018.

HASANUZZAMAN, M.; BHUYAN, M. H. M. B.; ZULFIQAR, F.; RAZA, A.; MOHSIN, S. M.; AL MAHMUD, J.; FUJITA, M.; FOTOPOULOS, P. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. **Antioxidants**, v. 9, n. 681, p. 2-52, 2020.

HAWORTH, M.; KILLI, D.; MATERASSI, A.; RASCHI, A.; CENTRITTO, M. Associated with reduced photosynthetic physiology in crop species grown at elevated [CO<sub>2</sub>]. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1-13, 2016.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima. 2006, 531p.

LAXA, M.; LIEBTHAL M.; TELMAN W.; CHIBANI, KAMEL.; DIETZ, K. J. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. **Antioxidants**, v. 8, p. 1-31, 2019.

LIMA, R. B.; GIULIETTI, A. M. Synonymies and typification of the Rhamnaceae of Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, n. 3, p. 376-381, 2014.

LORENZI, H.E. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 5. ed., v.1. Nova Odessa, Instituto Plantarum. 2009.

MOURA, F. B. P. Introdução: Conceitos, abrangências, e principais ameaças à Mata Atlântica brasileira. In: Moura, F. B. P. **A Mata Atlântica em Alagoas**. Maceió: EDUFAL. 2006. p. 7-17.

MOURA, F. B. P.; MALHADO, M. A. C.; LADLE, R. J. Nursing the Caatinga back to health. **Journal of Arid Environments**. v. 90, p. 67-68, 2013.

NASCIMENTO, V. T., DE MOURA, N. P., SILVA VASCONCELOS, M. A., MACIEL, M. I. S., ALBUQUERQUE, U. P. Chemical characterization of native wild plants of dry seasonal forests of the semi-arid region of northeastern Brazil. **Food Research International**, v. 44, p. 2112–2119, 2011.

NOBRE, P.; OYAMA, M. D.; OLIVIERA, G. S.; TOMASELLA, J. Impactos de mudanças climáticas globais na hidrologia do semiárido do Nordeste brasileiro para o final do século XXI. *In*: MEIDEIROS, S. S.; GHEYI, H. R.; GALVÃO, C. O.; PAZ, V. P. S. **Recursos hídricos em regiões semiáridas**. Campina Grande: IJUSA. 2011. p. 423-439.

OSAKABE, Y.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K.; TRAN, L. S. P. ABA control of plant macroelement membrane transport systems in response to water deficit and high salinity. **New Phytologist**, v. 202, p.35–49, 2013.

REDDY, S. J. Climatic classification: the semi-arid tropics and its environment – a review. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 18, n. 8, p. 23-847, 1983.

REFLORA. **Rhamnaceae in Flora do Brasil 2020 em construção**. Acesso em: 28 de agosto 2019. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/FichaPublicaTaxonUC/FichaPublicaTaxonUC.do?id=FB20675>

REIS, M. G.; RIBEIRO, A.; ALVES, E. E. N.; RODY, Y. P.; LOOS, R. A.; VASCONCELOS, A. A.; ARAÚJO, W. L. Maximum CO<sub>2</sub> assimilation in young Eucalyptus plantations is higher than in Brazilian savanna trees during dry field seasons. **Trees**, v. 33, n. 2, p. 543-556, 2019

RIBEIRO, B. D.; ALVIANO, D. S.; BARRETO, D. W.; COELHO, M. A. Z. Functional properties of saponins from sisal (*Agave sisalana*) and juá (*Ziziphus joazeiro*): Critical micellar concentration, antioxidant and antimicrobial activities. **Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects**, v. 436, p. 736-743, 2013.

SAMPAIO, E. V. S. B.; FREITAS, A. D. Caatinga: descrição geral. *In*: Moura, F. B. P. Silva, J. V. **Restauração na Caatinga**. Maceió: EDUFAL. 2017. p. 15-38.

SANCHES, R. F. E.; SILVA, E. A. Changes in leaf water potential and photosynthesis of *Bauhinia forficata* Link under water deficit and after rehydration. **Hoehnea**, v. 40, n. 1, p. 181-190, 2013.

SANTOS, L. M. J.; SILVA, E. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Avaliação comparativa da ecofisiologia do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Martius) em duas ecorregiões do estado de Sergipe em resposta à sazonalidade. **Revista de Biologia Neotropical**, v. 12, p. 8 – 19, 2015.

SANTOS, V. A. H. F.; FERREIRA, M. J.; RODRIGUES, J. V. F. C.; GARCIA, M. N.; CERON, J. V. B.; NELSON, B. W.; SALESKA, S. R. Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. **Global Change Biology**. v. 24, p. 4266-4279.

SCHNITZER, S. A. A mechanistic explanation for global patterns of Liana abundance and distribution. **The American Naturalist**, v. 166, n. 2, 2005.

SEMARH. **Secretaria de estado do meio ambiente e dos recursos hídricos**. Acesso em: 28 agosto 2019. Disponível em: <http://dados.al.gov.br/dataset/mapas-de-caracterizacao-territorial/resource/751f58cf-8429-4289-89ae-854ecc05e473>

SILVA, L. K. S.; ALVES, M. C. J. L.; COSTA, R. N.; SILVA, D. M. R.; SANTOS, J. C. C.; MOURA, F. B. P.; SILVA-JUNIOR, J. M.; SILVA, J. V. Gas exchange and photochemical efficiency of Caatinga plants submitted to different water management strategies. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, p. 1-16, 2019.

SILVA-PINHEIRO, J.; LINS, L.; SOUZA, F. C.; SILVA, C. E. M.; MOURA, F. B. P.; ENDRES, L.; JUSTINHO, G. C. Drought-stress tolerance in three semi-arid species used to recover logged areas. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, p. 1031-1038, 2016.

SOFO, A.; SCOPA, A.; NUZZACI, M.; VITTI, A. Ascorbate peroxidase and catalase activities and their genetic regulation in plants subjected to drought and salinity stresses. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 16, 2015.

SOUSA, J. M.; MARQUES, E. S. G.; MEIRELES, B.; CORDEIRO, A.; GILLÓN, B.; PINTADO, M. M.; MAGNANI, M. Polyphenolic profile and antioxidant and antibacterial activities of monofloral honeys produced by *Meliponini* in the Brazilian semiarid region. **Food Research International**. v. 84, p. 61-68, 2016.

SOUZA FILHO, F. A. A política nacional de recursos hídricos: desafios para sua implantação no semiárido brasileiro. *In*: MEIDEIROS, S. S.; GHEYI, H. R.; GALVÃO, C. O.; PAZ, V. P. S. **Recursos hídricos em regiões semiáridas**. Campina Grande: IJUSA. 2011. p. 2-26.

SOUZA, B. C.; OLIVEIRA, R. S.; ARAÚJO, F. S.; LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia**, v. 66, p. 21–32, 2015.

SOUZA, B. C.; OLIVEIRA, R. S.; ARAÚJO, F. S.; LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Functional divergences and strategies of resistance to drought between tropical deciduous and evergreen species. **Rodriguésia**, v. 66, p. 21-032, 2015.

SPECIESLINK. *Ziziphus joazeiro* Martius. Acesso em: 23de agosto 2019. Disponível em: <http://www.splink.org.br/index?lang=pt>

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017, 858p.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; NETO J. D. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, p. 307-311, 2007.

ZAFFAR, M.; LU, SHENG-GAO. Pore size distribution of clayey soils and its correlation with soil organic matter. **Pedosphere**, v. 25, n. 2, p. 240-249, 2015.

ZHOU, SHUANG-XI.; PRENTICE, I. C.; MRDLYN, B. e. Dridging drought experiment and modeling: representing the differential sensitivities of leaf gas exchange to drought. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1-12, 2019.

## CAPÍTULO II

### DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE *ZIZIPHUS JOAZEIRO* MARTIUS AO DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO

**RESUMO:** As respostas funcionais à deficiência hídrica controlada têm sido investigadas para um grande número de espécies florestais. Entretanto, os mecanismos fisiológicos de recuperação após a reidratação e a influência das condições edáficas de crescimento têm recebido menor atenção. *Ziziphus joazeiro* Martius é uma espécie florestal de relevante importância socioeconômica e possui ampla distribuição na região Nordeste do Brasil. O objetivo deste trabalho foi avaliar a eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante de *Ziziphus joazeiro* em resposta a diferentes tipos de solo associados ao déficit hídrico e à reidratação em condições de casa de vegetação. O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados, em arranjo fatorial 3x2 (tipos de solos *versus* manejos hídricos), com oito repetições por tratamento. Os tratamentos testados foram: solo franco-argiloarenoso, solo franco-arenoso e solo arenoso, *versus* plantas sempre irrigadas de acordo com a capacidade de campo de cada solo e plantas sem hidratação (até a taxa fotossintética líquida das plantas atingirem valores próximos de zero) e, posteriormente, reidratadas. Os mecanismos fisiológicos e bioquímicos utilizados por *Ziziphus joazeiro* sob déficit hídrico estão associados ao aumento da atividade de enzimas antioxidantes como a ascorbato peroxidase e catalase, menor peroxidação de lipídeos e manutenção de pigmentos fotossintéticos, fazendo com que haja menores taxas de fotoinibição do fotossistema II. Os altos conteúdos de malondialdeído e de peróxido de hidrogênio são indicadores de estresse oxidativo em plantas de *Ziziphus joazeiro* sob estresse hídrico. Plantas de *Ziziphus joazeiro* quando submetidas à deficiência hídrica em solos argilosos e arenosos responderam com intensidade diferente aos estresses quando se analisou a atividade fotossintética das plantas e o sistema de defesa antioxidante desencadeado pelas enzimas ascorbato peroxidase e catalase, bem como a manutenção da integridade das membranas, o que indicou melhor desempenho da espécie vegetal em solos arenosos. De acordo com nossos resultados, *Ziziphus joazeiro* apresentou plasticidade fisiológica ao estresse hídrico modulado pelas condições do solo.

**Palavras-chave:** Enzimas antioxidantes, espécies reativas de oxigênio, estresse hídrico, fotossíntese, fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas, tipos de solos.

#### 1. INTRODUÇÃO

A disponibilidade de água no solo é um fator crucial que impulsiona o crescimento e sobrevivência das plantas nos ambientes em que estão inseridas (SILVA-PINHEIRO et al. 2016). Devido a isto, as respostas morfofisiológicas das espécies à deficiência hídrica são fundamentais para discriminar estratégias que possam estar envolvidas na tolerância das plantas ao déficit hídrico (SILVA et al. 2019).

Dentre as espécies que modificam sua morfofisiologia quando submetidas a períodos de baixa disponibilidade hídrica destaca-se *Ziziphus joazeiro* Mart. por ser uma espécie distribuída geograficamente em locais de alta intensidade luminosa, temperaturas altas, baixa

umidade relativa do ar e regime de chuvas marcado pela escassez, irregularidade e concentração das precipitações em um curto período, como é o caso do semiárido brasileiro (LIMA, 2015). Esta espécie vegetal pertencente à família Rhamnaceae, é nativa e endêmica do Brasil (BRASIL, 2019), tem grande utilidade na medicina popular, fabricação de cosméticos e aplicações fitoquímicas (CARTAXO et al. 2010; BRITO et al. 2014), além de ser usada na alimentação animal e agroindustrial (NASCIMENTO et al. 2011).

Entre os processos fotossintéticos e bioquímicos que são afetados pela seca a curto prazo destacam-se a redução da taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, fechamento estomático, transpiração e baixa concentração interna de CO<sub>2</sub> (LAWSON; BLATT, 2014; ZHOU et al. 2019). Além disso, ocorre diminuição nos pigmentos fotossintéticos (LI et al. 2018), redução na eficiência quântica máxima do fotossistema II e potencial hídrico foliar (SILVA-PINHEIRO et al. 2016) e, conseqüentemente, aumento na eficiência do uso da água (HAWORTH et al. 2016, NADAL; FLEXAS, 2019).

Além disso, sob condições de deficiência hídrica, as plantas aumentam a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), como oxigênio singleto (<sup>1</sup>O<sub>2</sub>), superóxido (O<sub>2</sub><sup>•-</sup>), peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) e radical hidroxila (OH<sup>•</sup>) (CAVERSAN et al. 2012). Essas EROs, especificamente, o H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> em baixas concentrações podem desempenhar um papel importante de sinalização em plantas sob estresse hídrico, controlando processos como crescimento, desenvolvimento (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014; SOFO et al. 2015; MARUTA; ISHIKAWA, 2017) e, sinalização do fechamento estomático induzido pelo ácido abscísico (SIERLA et al. 2016). Por outro lado, em altas concentrações alteram o estado redox nos cloroplastos, desencadeando o estresse oxidativo que causa efeitos negativos sobre o metabolismo das plantas, na forma de degradação de biomoléculas como pigmentos fotossintéticos, proteínas, lipídios e carboidratos (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014), podendo induzir a peroxidação de lipídeos dando origem ao malondialdeído (MDA) (LAXA et al. 2019) e, conseqüentemente, afetando a atividade das enzimas antioxidantes, como catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) (BARBOSA et al. 2014).

As plantas possuem enzimas antioxidantes que metabolizam o H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> protegendo o aparato fotossintético, como a CAT e APX. As primeiras ocorrem principalmente em peroxissomos e não requerem um redutor para catalisar uma reação de dismutação. Por outro lado, a APX tem maior afinidade pelo H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e o reduz a H<sub>2</sub>O nos cloroplastos, citosol, mitocôndrias e peroxissomos, bem como no espaço apoplástico, utilizando o ascorbato como doador de elétrons específico (BARBOSA et al. 2014; SOFO et al. 2015; MARUTA; ISHIKAWA, 2017).

Diante disso, alguns mecanismos fisiológicos podem estar relacionados à tolerância em períodos de baixa disponibilidade hídrica no solo em *Ziziphus joazeiro*. Dentre os mecanismos, pode-se destacar controle eficiente da abertura estomática (SILVA et al. 2019), maior capacidade de manutenção na fixação de CO<sub>2</sub> (SANTOS et al. 2015), eficiência do aparato fotossintético e manutenção do *status* hídrico foliar (TROVÃO et al. 2007), além de possuir alto potencial de crescimento em diferentes ambientes edáficos (COSTA et al. 2016). Esses resultados são promissores, entretanto, informações sobre experimentos para compreender os mecanismos fisiológicos e bioquímicos de *Ziziphus joazeiro* e suas interações com fatores edafoclimáticos sob diferentes tipos de texturas dos solos associados ao déficit hídrico e à reidratação são escassos.

Diante disso, as hipóteses a serem testadas neste trabalho foram: devido à maior retenção de água nos solos franco-argiloarenoso e franco-arenoso a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, condutância e transpiração diminuem mais rapidamente nas plantas cultivadas em solo arenoso; reduções na disponibilidade de água nos diferentes tipos de solos podem causar dano fotoinibitório ao fotossistema II das plantas no estresse máximo, sem recuperação na reidratação, causando estresse oxidativo; e a maior redução nas trocas gasosas das plantas em solo arenoso retarda os seus mecanismos de recuperação após a reidratação. Desvendar os mecanismos de tolerância utilizados por *Ziziphus joazeiro* quando submetidas à deficiência hídrica em diferentes locais é crucial para identificar quais mecanismos utilizados por esta espécie estão envolvidos na proteção do aparato fotossintético e do estresse oxidativo por esta espécie.

Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi avaliar a eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante de *Ziziphus joazeiro* em resposta a diferentes tipos de solo associados ao déficit hídrico e à reidratação.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Material vegetal, condições de crescimento e tratamentos**

O estudo foi realizado no *Campus* de Engenharias e Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas, Brasil (9° 28' 0,32'' S, 35° 49' 34,08'' W, 131 m de altitude), em condições de casa de vegetação. Neste estudo foram utilizadas mudas de *Ziziphus joazeiro* Mart. com dois anos de idade proveniente do Centro de Referência em Recuperação de Áreas Degradadas do Baixo São Francisco (CRAD). Para a produção das mudas, foram coletadas sementes de matrizes da espécie no município de Igaci – Alagoas (09°30'05,2'' S; 36°38'58,7'' W).

As mudas obtidas no CRAD foram repicadas para vasos de 20 L, preenchidos com 20 kg de solo, e transferidas para casa de vegetação, onde passaram 60 dias de aclimação e adaptação ao ambiente de estudo e aos diferentes tipos de solo. Os solos foram mantidos próximos à capacidade de campo durante todo este período até a imposição do déficit hídrico. Os solos para condução do experimento foram coletados onde a espécie ocorre naturalmente, nos municípios alagoanos de Igreja Nova (10°09'32,19" S; 36°33'22,15' W), Santana do Ipanema (09°24'15,9" S; 37°14'14,9" W) e Olho D'água do casado (09°29'34,6" S; 37°48'22,6" W), os quais foram classificados como franco-argiloarenoso, franco-arenoso e arenoso, respectivamente (Tabela 1) (QUOOS, 2019; USDA, 2019).

**Tabela 1.** Caracterização físico-química dos solos utilizado no experimento.

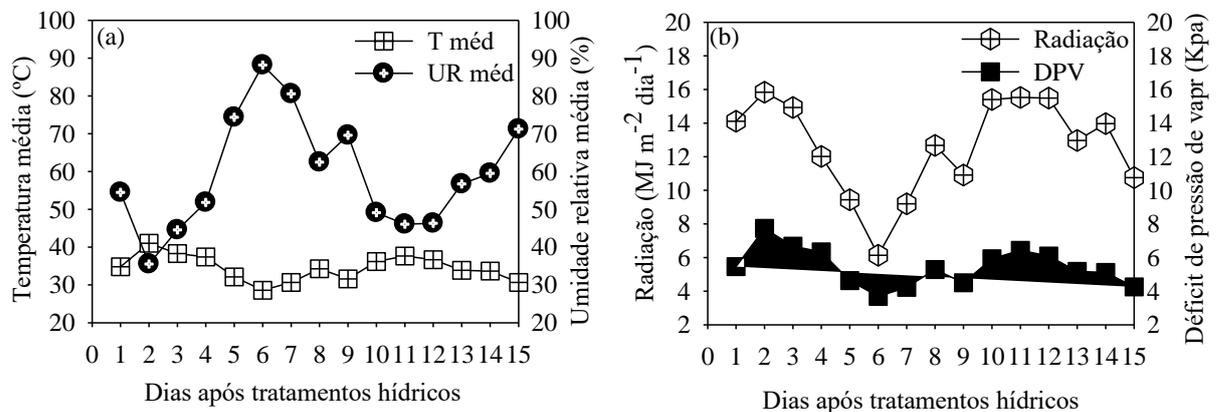
<b>Franco-Argiloarenoso (Igreja Nova)</b>											
Características químicas											
pH	MO	P <sub>resina</sub>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	H+Al	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	CTC <sub>efetiva</sub>	V	m
CaCl <sub>2</sub>	g/Kg	-----mg/dm <sup>-3</sup> -----			-----cmol <sub>c</sub> /dm <sup>-3</sup> -----					%	%
5,3	21,6	9,0	230	15,0	0,08	4,03	3,42	1,13	5,29	56,0	2,0
Características físicas											
Areia grossa		Areia fina		Silte		Argila		Classificação textural			
-----g/Kg-----											
570		60		130		240		<b>Franco-Argiloarenosa</b>			
CC (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		PM (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		SS (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		TD (cm/h)					
0,24		0,15		0,46		0,45					
<b>Franco-Arenoso (Santana do Ipanema)</b>											
Características químicas											
pH	MO	P <sub>resina</sub>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	H+Al	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	CTC <sub>efetiva</sub>	V	m
CaCl <sub>2</sub>	g/Kg	-----mg/dm <sup>-3</sup> -----			-----cmol <sub>c</sub> /dm <sup>-3</sup> -----					%	%
6,5	25,9	73,0	180	20,0	0,05	1,79	12,21	3,54	16,35	90,0	0,0
Características físicas											
Areia grossa		Areia fina		Silte		Argila		Classificação textural			
-----g/Kg-----											
280		390		170		160		<b>Franco-Arenosa</b>			
CC (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		PM (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		SS (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		TD (cm/h)					
0,21		0,11		0,44		1,15					
<b>Arenoso (Olho D'água do Casado)</b>											
Características químicas											
pH	MO	P <sub>resina</sub>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	H+Al	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	CTC <sub>efetiva</sub>	V	m
CaCl <sub>2</sub>	g/Kg	-----mg/dm <sup>-3</sup> -----			-----cmol <sub>c</sub> /dm <sup>-3</sup> -----					%	%
5,4	2,9	13,0	50	15,0	0,05	1,54	1,99	0,77	3,01	66	2,0
Características físicas											
Areia grossa		Areia fina		Silte		Argila		Classificação textural			
-----g/Kg-----											
830		120		20		30		<b>Areia</b>			
CC (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		PM (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		SS (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		TD (cm/h)					
0,11		0,04		0,32		13,26					

Fonte: Autor, 2021.

pH: potencial hidrogeniônico; MO: matéria orgânica; P: fósforo; Al<sup>3+</sup>: alumínio trocável; H<sup>+</sup>: hidrogênio; Ca<sup>2+</sup>: cálcio; Mg<sup>2+</sup>: magnésio; CTC: capacidade de troca catiônica; Na<sup>+</sup>: sódio; V: saturação por bases; m: saturação por alumínio; CC: capacidade de campo do solo; PM: ponto de murcha permanente do solo; SS: saturação do solo; TD: taxa de drenagem do solo.

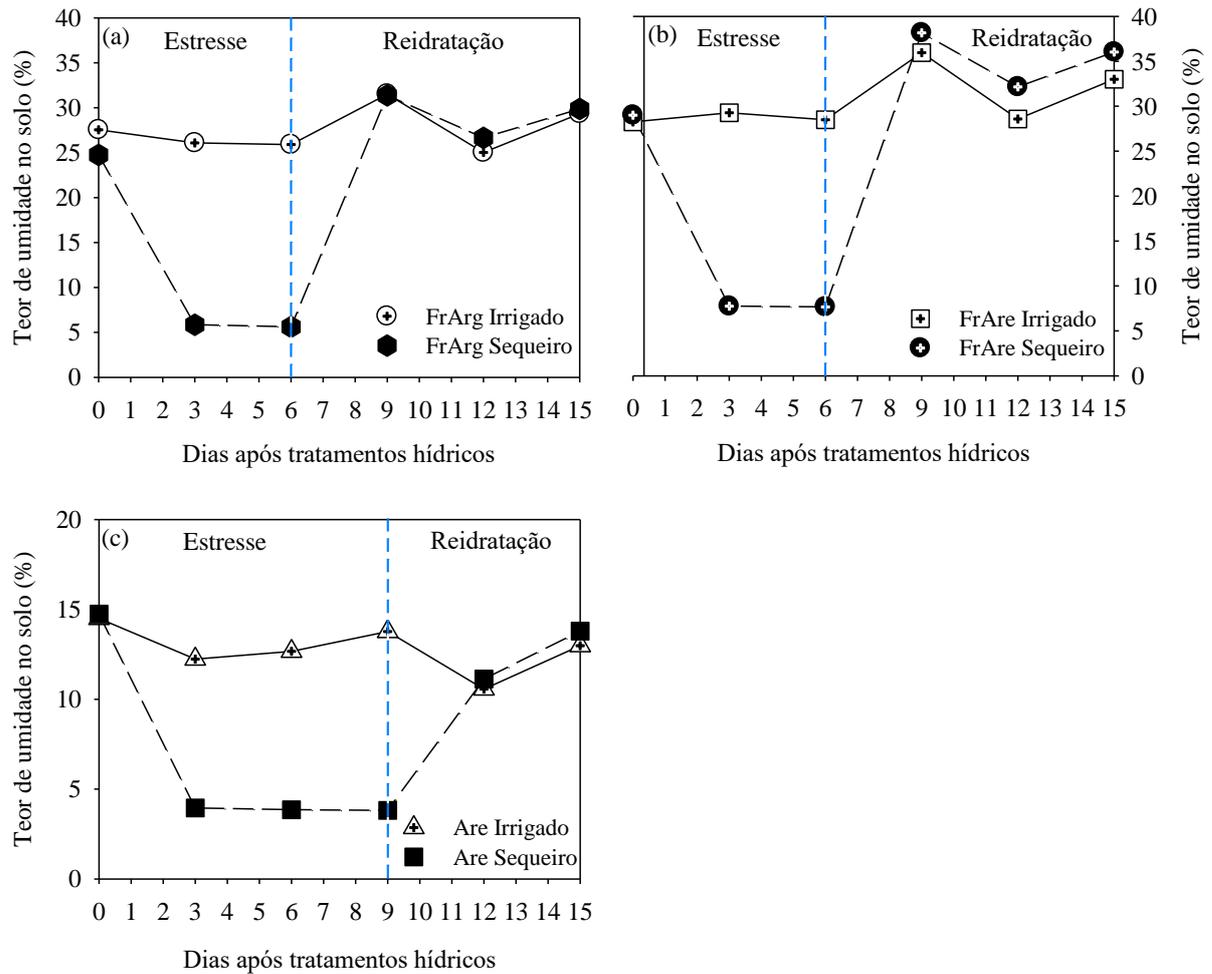
O delineamento experimental utilizado foi em blocos casualizados (DBC), em arranjo fatorial 3x2 (tipos de solos x manejos hídricos), com oito repetições por tratamento. Os tratamentos foram constituídos de: I) solo franco-argiloarenoso, II) solo franco-arenoso e III) solo arenoso, *versus* 1) plantas sempre irrigadas de acordo com a capacidade de campo de cada solo e 2) plantas não irrigadas (até a taxa fotossintética líquida das plantas atingirem valores próximos de 0 (zero) ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), caracterizado como o período de estresse máximo. Quando as plantas não irrigadas atingiram valores próximos de zero da taxa fotossintética líquida, estas foram reidratadas até a taxa fotossintética ficar equivalente à das plantas irrigadas, caracterizando como período de reidratação.

Após 60 dias de aclimação das plantas, a irrigação foi suspensa nos tratamentos com déficit hídrico, enquanto os solos das plantas do controle continuaram sendo irrigados. As condições microclimáticas da casa de vegetação (Figura 1) foram registradas por uma estação meteorológica automática (DELTA-T Devices, Cambridge – England). A umidade dos solos foi monitorada a cada 3 dias a partir do início do déficit hídrico até a reidratação (Figura 2), utilizando o sensor de umidade modelo SM200 (Delta T Device, England) a 10 cm de profundidade.



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 1.** (a) Temperatura média e umidade relativa média do ar, (b) radiação média incidente e déficit de pressão de vapor do ar durante o período de estresse hídrico e reidratação entre as 8:00 e 13:00 horas.



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 2.** Monitoramento do teor de umidade no solo (%) durante o período dos tratamentos hídricos: controle, estresse e reidratação. Solos: Franco-Argiloarenoso (FrArg), Franco-Arenoso (FrAre), Arenoso (Are). Linha pontilhada representa reidratação.

Diariamente, a partir do início do experimento, as trocas gasosas de *Ziziphus joazeiro* foram avaliadas para determinar a taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ), que era utilizada para monitorar o experimento, uma vez que esta variável foi utilizada como critério de determinação do estresse máximo. Por outro lado, as análises destrutivas e não destrutivas foram realizadas nos períodos de estresse máximo e reidratação das plantas nos diferentes tipos de solos. As folhas de *Ziziphus joazeiro* foram coletadas, acondicionadas em papel alumínio, imersas em nitrogênio líquido ( $\text{N}_2$ ) e armazenados no freezer à  $-80^\circ\text{C}$  para posteriores análises.

## 2.2 Análises fisiológicas

### 2.2.1 Status hídrico foliar

A determinação do potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ) e o teor relativo de água da folha (TRA) foram mensurados no período de estresse máximo e reidratação das plantas nos diferentes tipos de solos. O  $\Psi_w$  foi determinado através da bomba de pressão do tipo Scholander, modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA), na antemã e ao meio dia (SCHOLANDER et al. 1965).

O TRA foi determinado como descrito por Zhang et al. (2014). Dez discos de folhas de 0,6 cm de diâmetro foram retirados das folhas. Inicialmente, foi determinada a massa fresca (MF) e, em seguida, os discos foram submersos em água destilada durante 24 horas afim de obter a saturação. A massa túrgida (MT) foi então obtida, e os discos foliares foram colocados em estufa com circulação de ar com temperatura constante de 65 °C durante 24 h, para determinação da massa seca (MS). O teor relativo de água foi calculado por:  $TRA (\%) = [(MF-MS)/(MT-MS)] \times 100$ .

### 2.2.2 Trocas gasosas

As trocas gasosas foram mensuradas nas folhas totalmente expandidas entre 8:00 e 12:00 horas, utilizando um analisador de gases por infravermelho (IRGA - Modelo LI6400XT, LICOR, Lincoln, USA), com concentrações de  $CO_2$  em 400 ppm e uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) saturante de 1600  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , de acordo com curva de luz previamente realizada. Foram quantificadas a taxa fotossintética líquida ( $A$ ,  $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), concentração interna de carbono ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol } CO_2 \text{ mol}^{-1}$ ) e eficiência do uso da água ( $A/E$ ,  $\mu\text{mol } CO_2 \text{ mmol}^{-1} H_2O$ ) (OSMOND et al. 1980).

### 2.2.3 Eficiência quântica efetiva e máxima

A eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II (PSII) foi quantificada com fluorômetro PAM-2500 (Walz, Alemanha) por meio da avaliação da fluorescência da clorofila  $a$  nas mesmas folhas escolhidas para análise de trocas gasosas. A eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) foi determinada após a adaptação das folhas ao escuro por 30 minutos por meio de clips foliares especiais. As medidas foram realizadas após pulsos de luz saturantes de 8000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante um segundo, para promover o fechamento dos centros de reações do PSII, de acordo com o método descrito por (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

### 2.3 Intensidade de verde (SPAD)

A estimativa do conteúdo de clorofila via leitura SPAD (índice SPAD) foi estimado utilizando o SPAD-502 medidor portátil de clorofila (Minolta Corporation, Ramsey, NJ, EUA). O índice SPAD corresponde ao teor de cor verde na folha, e seu valor é equivalente à quantidade de luz transmitida pela folha em duas regiões de comprimento de onda vermelho e infravermelho (TORRES NETTO et al. 2005).

### 2.4 Conteúdo de pigmentos fotossintetizantes

Os conteúdos de clorofila *a*, *b*, e os carotenoides foram quantificados utilizando 50 mg da MF das folhas. A MF foi picotada e acondicionada em tubos de vidro protegidos com papel alumínio contendo 5 mL de acetona a 80%, acondicionados ao abrigo da luz a 4 °C durante 48 horas. Posteriormente, foram feitas as leituras de absorvância dos extratos a 480, 645, 663 nm de comprimento de onda, em espectrofotômetro. Os níveis de clorofila *a*, *b*, e os carotenoides foram calculados como descrito por Lichtenthaler (1987), e expressos em mg g<sup>-1</sup> MF. Em seguida, foi calculado o conteúdo de clorofila total (*a+b*).

### 2.5 Extração e quantificações enzimáticas

Os extratos para quantificação da atividade das enzimas ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT), e de proteínas solúveis foram obtidos através da maceração a frio com auxílio de almofariz, pistilo e N<sub>2</sub>. Cerca de 0,2 g de tecido foliar foi submetido a extração em solução contendo 50 mM de tampão fosfato de sódio Na-P (pH 7,0), 2g de Polivinilpolipirrolidona (PVPP), 0,1 mM de ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA) e 2 mM de ácido ascórbico, perfazendo um volume final de 2000 µL. O extrato foi centrifugado a 10000 x g, por 40 minutos, a 4 °C.

A quantificação de proteínas foi realizada em espectrofotômetro a 595 nm, conforme o protocolo de Bradford (1976), utilizando-se albumina de soro bovino como padrão. A atividade da APX foi obtida seguindo a metodologia de Nakano; Asada (1981), com modificações. Para a medida de atividade, foi utilizado 50 µL de extrato adicionado a 1350 µL de tampão fosfato de potássio (K-PO<sub>4</sub>) 50 mM (pH 7,0), 200 µL de ascorbato de sódio 5 mM (dissolvido em 30 mL de K-PO<sub>4</sub>), 200 µL de EDTA 1 mM (dissolvido em 100 mL de K-PO<sub>4</sub>), 200 µL de peróxido de hidrogênio 1 mM (diluído em 100 mL de K-PO<sub>4</sub>). A atividade da enzima foi determinada pelo acompanhamento da oxidação do ascorbato, a cada 10 segundos, durante dois minutos. A reação oxidativa foi monitorada em espectrofotômetro a

290 nm, em triplicata. A unidade da atividade da APX foi definida como a conversão de 1  $\mu\text{M}$  de ácido ascórbico em monodehidroascorbato durante dois minutos. O coeficiente de extinção molar ( $\epsilon$ ) utilizado nos cálculos para esta enzima foi  $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ , e expressa em unidade  $\text{mg}^{-1}$  de proteína.

A atividade da CAT foi quantificada segundo Havir; Mchale (1987), com modificações. Alíquotas de 30  $\mu\text{L}$  do extrato enzimático foram adicionados a 2595  $\mu\text{L}$  de tampão fosfato de potássio ( $\text{K-PO}_4$ ) 50 mM (pH 7,5) e 375  $\mu\text{L}$  de peróxido de hidrogênio 100 mM (dissolvido em 10 mL  $\text{K-PO}_4$ ). A atividade da enzima foi determinada em espectrofotômetro, pela redução da absorbância a 240 nm, por um minuto, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio, em triplicata. Uma unidade da atividade da CAT foi definida como a degradação de 1  $\mu\text{M}$  de  $\text{H}_2\text{O}_2$  durante um minuto. O coeficiente de extinção molar ( $\epsilon$ ) utilizado nos cálculos para esta enzima foi  $36 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ , e expressa como unidade  $\text{mg}^{-1}$  de proteína.

## 2.6 Peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) e peroxidação de lipídeos

O conteúdo de peróxido de hidrogênio foi determinado de acordo com Velikova et al. (2000). Foi macerado cerca de 0,1 g de material fresco congelado, em solução ácida composta por 2000  $\mu\text{L}$  de TCA (ácido tricloroacético) a 0,1% (m/v) e centrifugados a 10000 x g por 10 minutos, a 4 °C. Em tubos de ensaio contendo 900  $\mu\text{L}$  de tampão fosfato de potássio 10 mM (pH 7,0) e 1000  $\mu\text{L}$  de iodeto de potássio 1 M, foram adicionados 100  $\mu\text{L}$  do sobrenadante e a mistura incubada por 10 min a 30 °C. Posteriormente, a absorbância foi realizada a 390 nm, em triplicata, e o conteúdo de  $\text{H}_2\text{O}_2$  foi calculado por meio de uma curva padrão de peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) estabelecida previamente, expresso em  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MF.

A peroxidação lipídica foi determinada pela quantificação das espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), como descrito por Cakmak; Horst (1991) com pequenas modificações. Foi macerado cerca de 0,1 g com 2000  $\mu\text{L}$  de TCA 0,1%. O homogeneizado foi então centrifugado a 10000 x g por 10 minutos a 4 °C. Alíquotas de 200  $\mu\text{L}$  do sobrenadante foram adicionadas a 1800  $\mu\text{L}$  do meio de reação composto por ácido tiobarbitúrico (TBA) 0,5% (m/v) e TCA 10% (m/v), e incubados a 90 °C por 60 minutos com interrupção da reação pelo rápido resfriamento em banho de gelo. Os extratos foram novamente centrifugados sob mesma rotação e tempo anteriores, para clareamento e ausência de interferentes. A absorbância da amostra foi determinada a 532 nm, em triplicata, e para se obter os valores de absorbância líquida, o valor foi descontado da absorbância inespecífica a 600 nm. A peroxidação de lipídeos através da quantificação de MDA foi expressa em  $\text{nmol g}^{-1}$  MF.

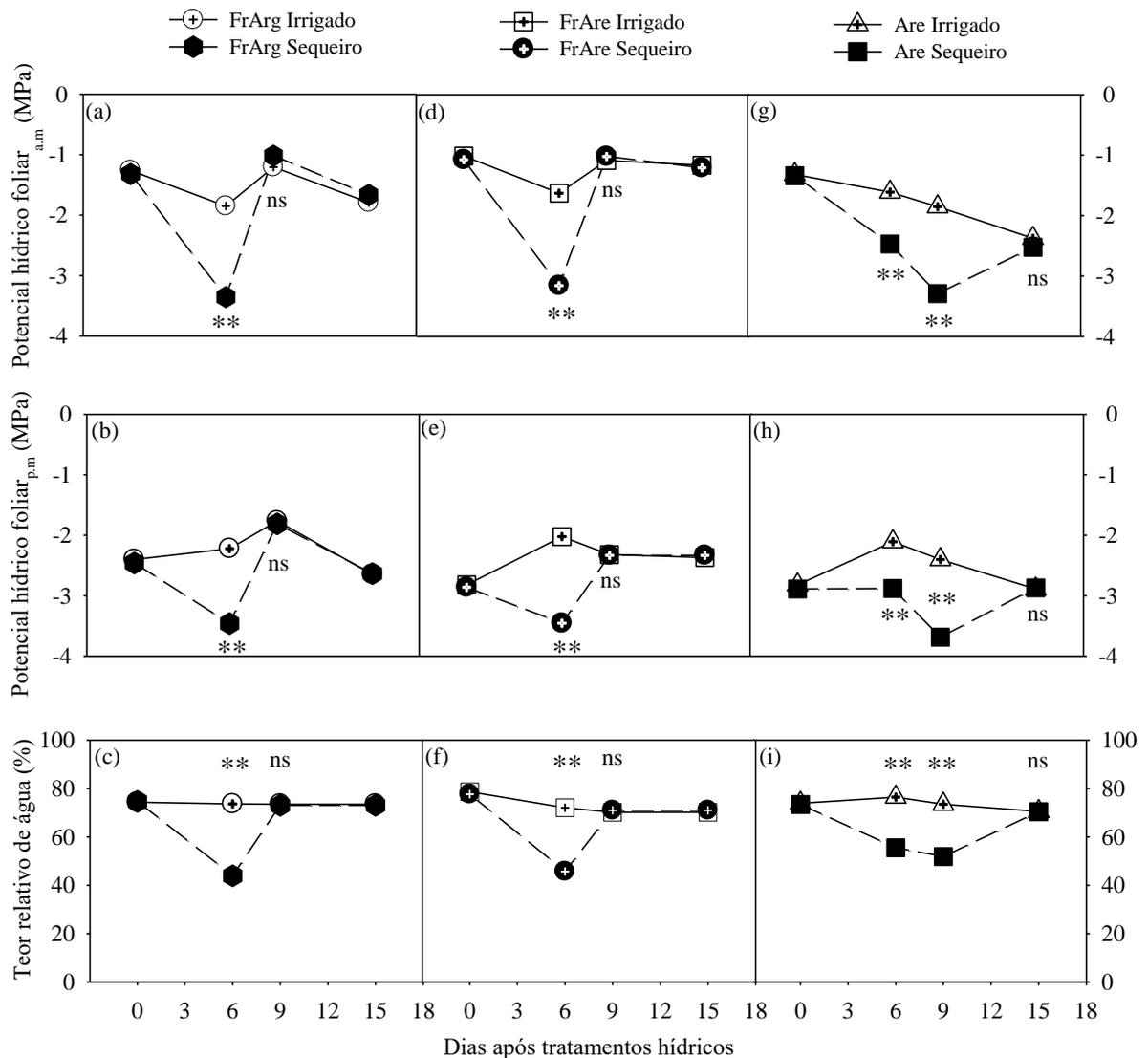
## 2.7 Análises estatísticas

Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey a  $p < 0,05$  de probabilidade, utilizando o programa estatístico SISVAR, versão 5.6 build 86 (FERREIRA, 2014). Para realizar a análise de componente principal (PCA) utilizamos o software Paleontological Statistics-PAST, versão 3.18.

## 3. RESULTADOS

### 3.1 Status hídrico foliar

As plantas de *Ziziphus joazeiro* foram mais sensíveis à deficiência hídrica quando submetidas aos solos franco-argiloarenoso (FrArg) e franco-arenoso (FrAre) (sexto dia) do que ao solo arenoso (Are) (nono dia) (Figura 3). Ao sexto dia após a suspensão da irrigação foram constatadas reduções no  $\Psi_{w_{am}}$ ,  $\Psi_{w_{pm}}$  e TRA nas plantas sem irrigação em 45, 36 e 40%, respectivamente, quando comparadas com as plantas irrigadas submetidas ao solo FrArg (Figura 3a, b e c). Quando as plantas sem irrigação foram submetidas ao solo FrAre o  $\Psi_{w_{am}}$ ,  $\Psi_{w_{pm}}$  e TRA foram reduzidos em 48, 41 e 37%, respectivamente (Figura 3d, e, f). Enquanto que, ao nono dia ocorreu decréscimo no  $\Psi_{w_{am}}$  (44%),  $\Psi_{w_{pm}}$  (35%) e TRA (29%) nas plantas submetidas à deficiência hídrica no solo arenoso em comparação com as plantas irrigadas (Figura 3g, h e i).



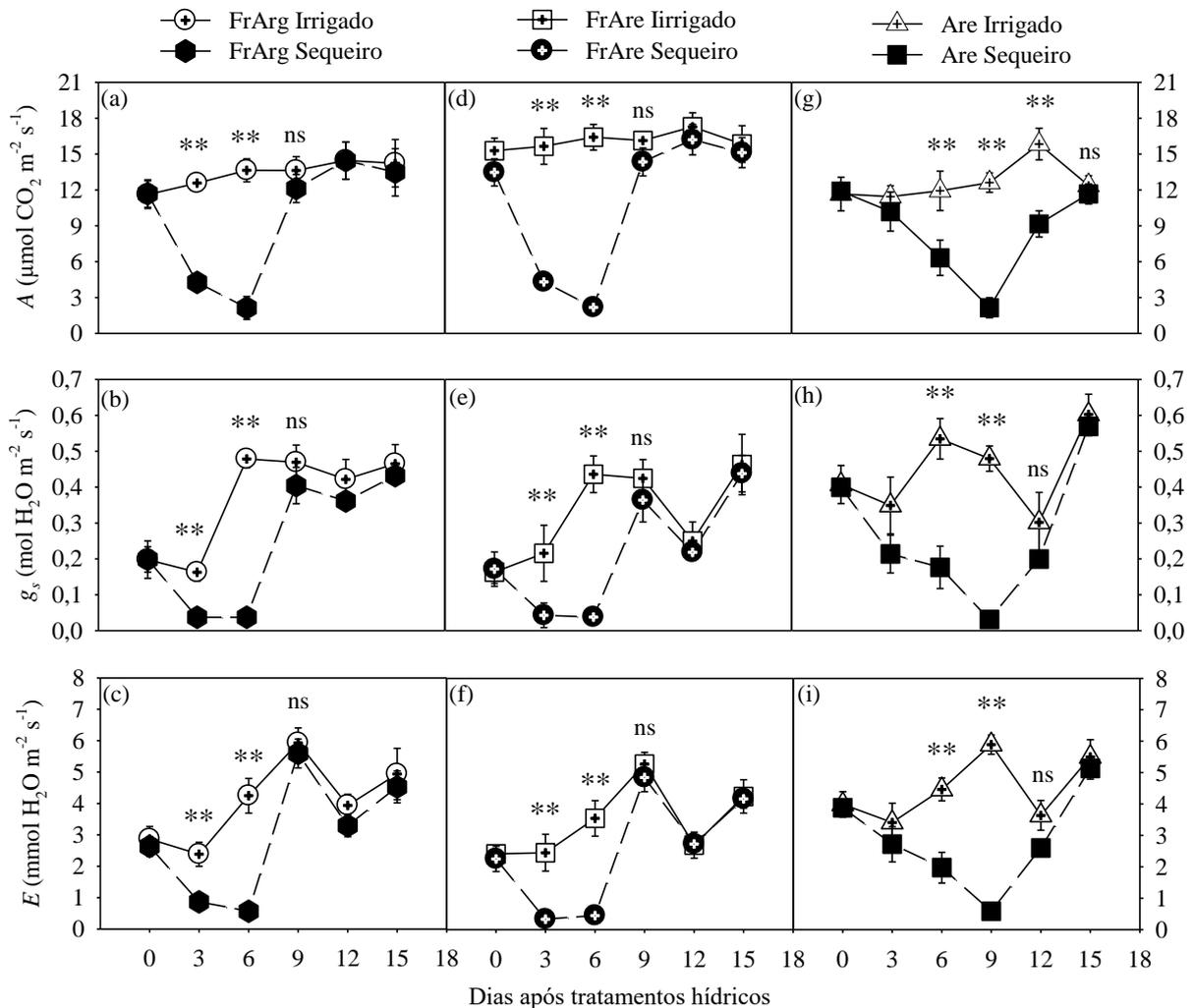
Fonte: Autor, 2021.

**Figura 3.** Potencial hídrico foliar na antemã (a, d, g), potencial hídrico foliar ao meio dia (b, e, h) e teor relativo de água (c, f, i) de *Ziziphus joazeiro* cultivada sob irrigação constante (plantas irrigadas) e restrição hídrica (plantas estressadas) e depois reidratadas. FrArg: Franco-Argiloarenoso; FrAre: Franco-Arenoso; Are: Arenoso. \*\* significativo a  $p < 0,01$  e <sup>ns</sup> não significativo.

### 3.2 Trocas gasosas das folhas

A suspensão da irrigação reduziu as trocas gasosas de *Z. joazeiro* a partir do terceiro dia de estresse quando submetidas aos solos FrArg e FrAre (Figura 4), entretanto, no sexto dia nas plantas do solo arenoso. A fotossíntese, condutância e transpiração diminuíram para cerca de zero após seis dias de suspensão da irrigação nas plantas do tratamento sequeiro nos solos FrArg e FrAre (Figura 4a, b, c, d, e, f). Nas plantas submetidas à deficiência hídrica do solo arenoso, valores próximos de zero da fotossíntese, condutância e transpiração foram observados somente no nono dia após suspensão da irrigação (Figura 4g, h e i). No entanto,

após a reidratação, a recuperação da fotossíntese ocorreu após três dias nas plantas dos solos FrArg e FrAre (Figura 4a e d), e seis dias nas plantas do solo arenoso (Figura 4g).



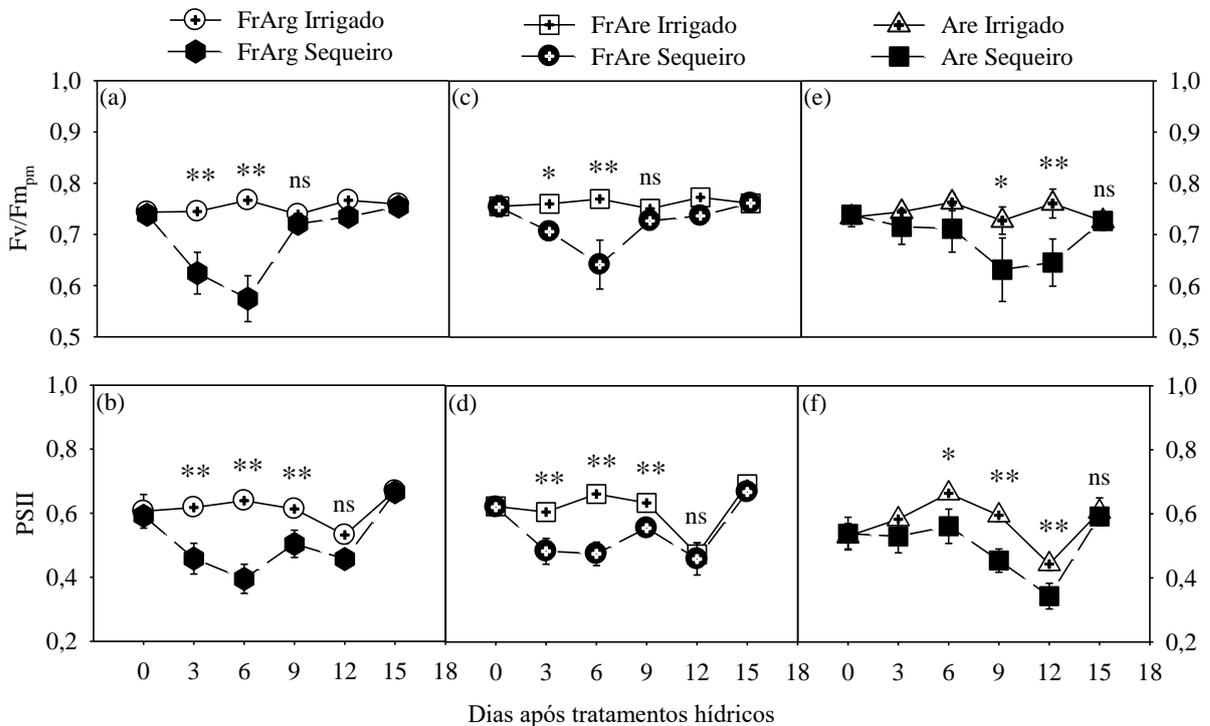
Fonte: Autor, 2021.

**Figura 4.** Taxa fotossintética líquida (A) (a), condutância estomática ( $g_s$ ) (b) e transpiração (E) (c) de *Ziziphus joazeiro* cultivada sob irrigação constante (plantas irrigadas) e restrição hídrica até a fotossíntese se aproximar zero (plantas estressadas) e depois reidratadas. FrArg: Franco-Ariloarenoso; FrAre: Franco-Arenoso; Are: Arenoso. \*\* significativo a  $p < 0,01$  e <sup>ns</sup> não significativo.

### 3.3 Eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II

As eficiências quânticas máxima próxima ao meio dia ( $F_v/F_{m_{pm}}$ ) e efetiva (PSII) do fotossistema II de *Z. joazeiro* variaram durante o período de estresse hídrico em todos os tipos de solos. Em plantas submetidas a suspensão da irrigação nos solos FrArg e FrAre apresentaram diferenças a partir do terceiro dia (Figura 5a, b, c, d). Contudo, nas plantas do solo arenoso foram constatadas diferenças somente aos seis dias (Figura 5f). Após a

reidratação, constatamos que as plantas dos solos FrArg e FrAre recuperaram mais rápido a  $Fv/Fm_{pm}$  (três dias) (Figura 5a, c) do que as plantas do solo arenoso (seis dias) (Figura 5e).



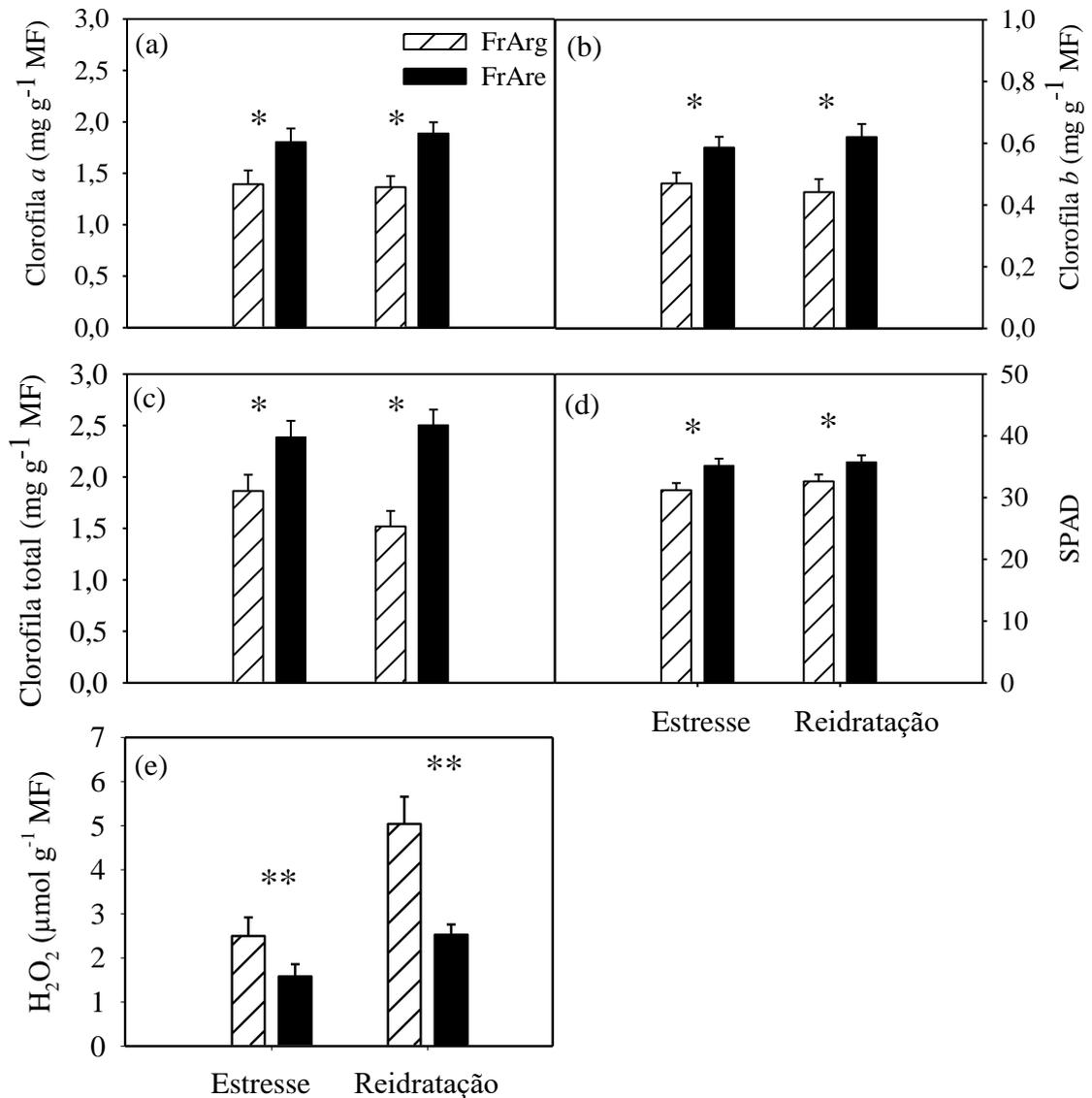
Fonte: Autor, 2021.

**Figura 5.** Eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $Fv/Fm$ ) (a, c, e) e eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II ( $\phi$ PSII) (b, d, f) de *Ziziphus joazeiro* cultivada sob irrigação constante (plantas irrigadas) e restrição hídrica (plantas estressadas) e depois reidratadas. FrArg: Franco-Argiloarenoso; FrAre: Franco-Arenoso; Are: Arenoso. \*, \*\* significativo a  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  e <sup>ns</sup> não significativo.

### 3.4 Pigmentos fotossintéticos, intensidade de verde e conteúdo de peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ )

Os teores de pigmentos fotossintéticos, intensidade de verde e conteúdo de  $H_2O_2$  de *Z. joazeiro* foram influenciados pelos tipos de solos no estresse e reidratação (Figura 6). Pôde-se constatar que no estresse os conteúdos de Chl *a*, Chl *b*, Chl *t* e SPAD das plantas submetidas ao solo FrAre foram superiores em 29, 20, 22 e 11%, respectivamente, quando comparadas com as plantas irrigadas submetidas ao solo FrArg (Figura 6a, b, c, d). Na reidratação verificamos efeito similar, incrementos de 28, 29, 39, e 9% nas plantas do solo FrAre, respectivamente, em comparação com as plantas do solo FrArg (Figura 6a, b, c, d). O conteúdo de  $H_2O_2$  aumentou 37% nas plantas cultivadas em solo FrArg sob restrição hídrica e 50% na fase de reidratação, em relação às plantas do FrAre (Figura 6e). É interessante

observar que o conteúdo de  $H_2O_2$  teve efeito contrário a Chl *a*, Chl *b*, Chl *t* e SPAD sob estresse e reidratação (Figura 6).



Fonte: Autor, 2021.

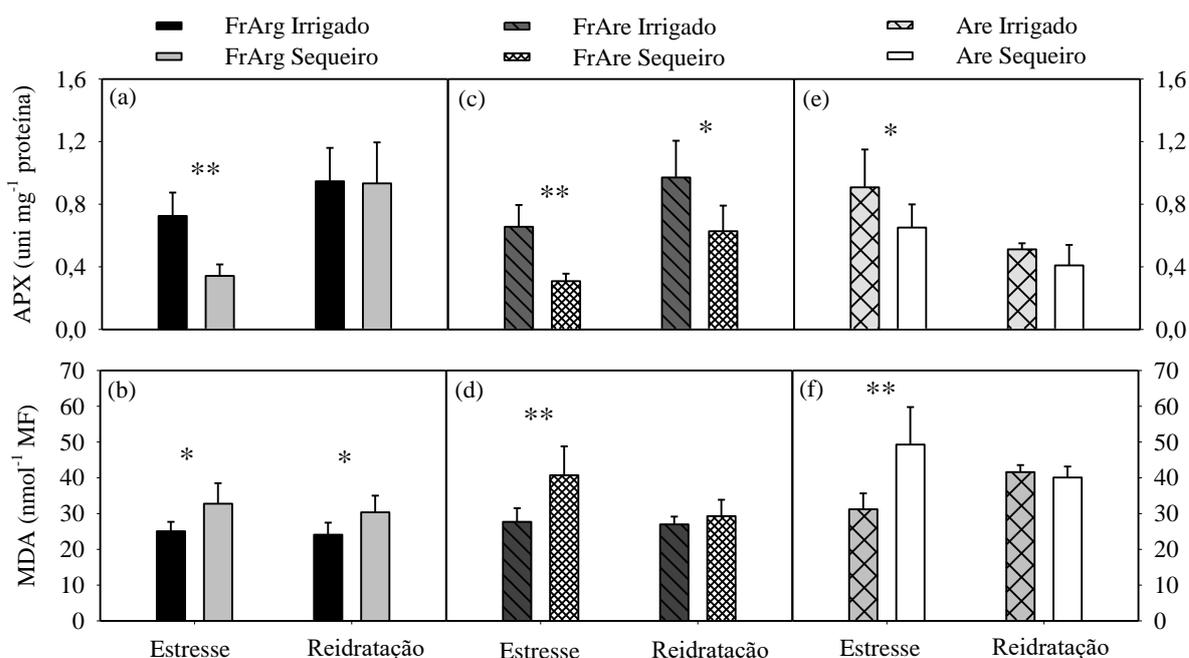
**Figura 6.** Teores de pigmentos fotossintéticos: clorofila *a* (a), clorofila *b* (b), clorofila total (c) intensidade de verde (SPAD) (d) e conteúdo de peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) (e) em *Ziziphus joazeiro* sob diferentes tipos de solos: franco-argiloarenoso (FrArg), franco-arenoso (FrAre) no estresse máximo e reidratação. \*\* e \* significativo a  $p < 0,01$  e  $p < 0,05$ , respectivamente entre dois tipos de solo.

### 3.5 Enzimas antioxidantes

No estresse, as plantas submetidas ao solo FrArg irrigado tiveram aumento da atividade de APX de 53%, em relação as plantas do solo FrArg sequeiro (Figura 7a). Do mesmo modo, as plantas do solo FrAre irrigado aumentaram a atividade de APX de 53%, em

comparação as plantas do solo FrAre sequeiro (Figura 7c). Efeito semelhante ocorreu com as plantas do solo arenoso irrigado, aumentando a atividade de APX de 28%, quando comparado com as plantas do solo arenoso sequeiro (Figura 7e). Por outro lado, na reidratação, ocorreu efeito somente nas plantas submetidas ao solo FrAre (Figura 7c).

Diferente da atividade da APX, o conteúdo de MDA (malondialdeído), no estresse e reidratação, foi superior nas plantas dos solos sob condições de sequeiro (Figuras 7b, d, f). No estresse e reidratação, as plantas submetidas ao solo FrArg sequeiro aumentaram o conteúdo de MDA em 23 e 21%, respectivamente, quando comparadas com as plantas do solo FrArg irrigado (Figura 7b). Efeito parecido foi observado nas plantas do solo FrAre sequeiro, no estresse, aumentando em 32% o conteúdo de MDA em relação as plantas do solo FrAre irrigado (Figura 7d). Da mesma forma que ocorreu incremento no conteúdo de MDA nas plantas do solo arenoso em comparação com as plantas do solo arenoso irrigado (Figura 7f).



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 7.** Atividades da enzima antioxidante ascorbato peroxidase (APX) e conteúdo de malondialdeído (MDA) em *Ziziphus joazeiro* sob diferentes tipos de solos: franco-argiloarenoso (FrArg), franco-arenoso (FrAre) no estresse máximo e reidratação. \*\* e \* significativo a  $p < 0,01$  e  $p < 0,05$ , respectivamente entre dois tipos de solo.

### 3.6 Análise de componente principal (PCA)

O conjunto completo de dados fisiológicos foi submetido a uma análise multivariada via PCA e os dois primeiros componentes explicaram a maior variância; especificamente, PC1 e PC2 que explicaram 88,99 e 80,38% da variância total sob estresse hídrico e

reidratação, respectivamente (Tabela 2; Figura 8). As dimensões dos dados foram, portanto, reduzidas de cinco para dois componentes para o processamento de dados (Figura 8).

Sob estresse hídrico, o PC1 estava associado positivamente ao  $\Psi_{w_{am}}$ ,  $\Psi_{w_{pm}}$ , TRA, Fv/Fm<sub>am</sub>, Fv/Fm<sub>pm</sub>, PSII, A,  $g_s$ , E, SPAD e APX, e negativamente ao Car e MDA (Tabela 2); enquanto o PC2 estava relacionado positivamente a Ci, APX, CAT e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, e negativamente com a A/E, Clor a, Clor b e Clor t (Tabela 2). Esses resultados indicam que as plantas submetidas aos solos FrArg irrigado e arenoso irrigado estão agrupadas e fortemente relacionadas ao  $\Psi_{w_{am}}$ ,  $\Psi_{w_{pm}}$ , TRA, Fv/Fm<sub>am</sub>, Fv/Fm<sub>pm</sub>, PSII, A,  $g_s$ , E, Ci, APX e CAT (Figura 8a, b), e as plantas submetidas ao solo FrAre irrigado estavam média e fortemente relacionadas a A/E, Clor a, Clor b, Clor t e SPAD (Figura 8a, b); enquanto que as plantas do solo arenoso sequeiro se relacionaram fortemente com Car, MDA e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Figura 8a, b).

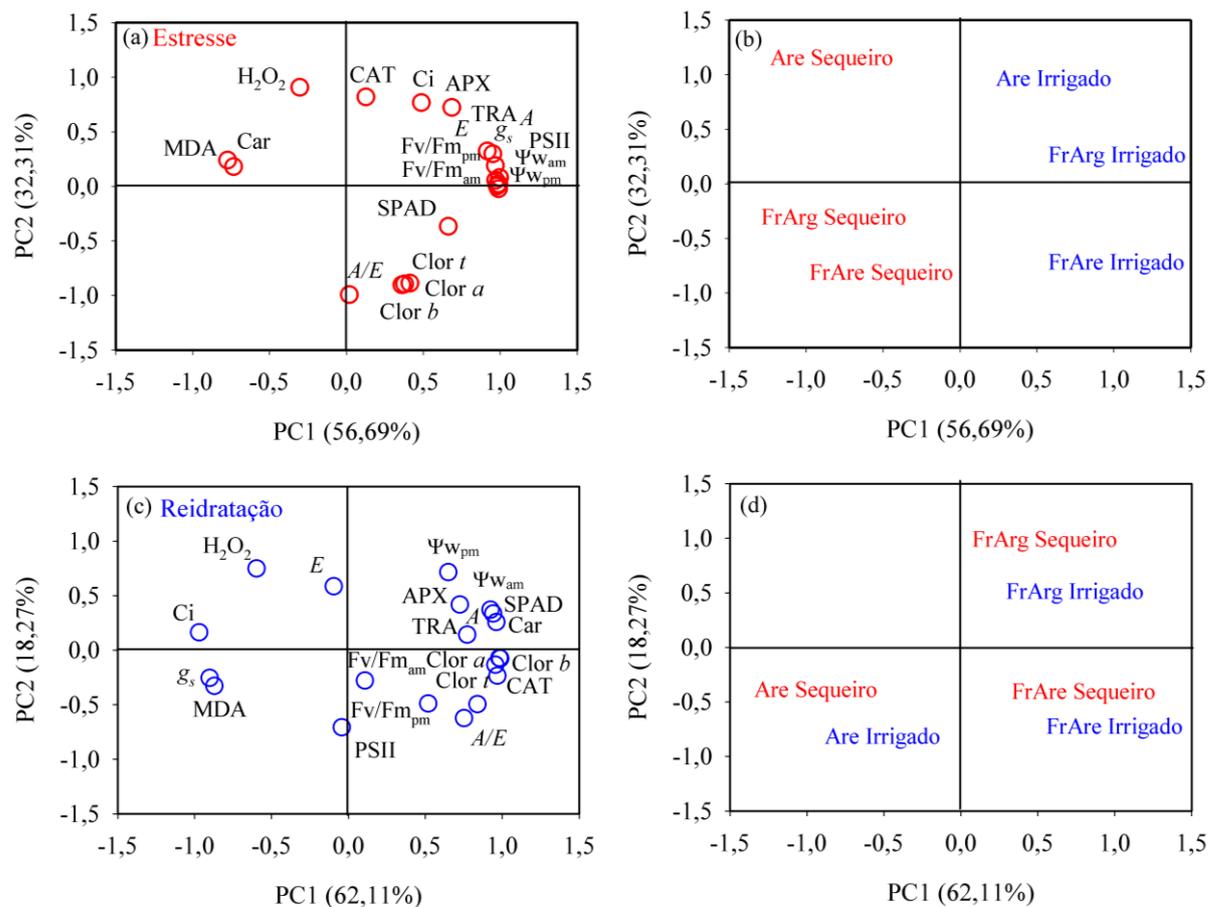
Na reidratação, o PC1 estava associado positivamente ao  $\Psi_{w_{am}}$ ,  $\Psi_{w_{pm}}$ , TRA, Fv/Fm<sub>pm</sub>, A, A/E, Clor a, Clor b, Clor t, Car, SPAD, APX e CAT, e negativamente  $g_s$ , Ci, MDA e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Tabela 2); enquanto o PC2 estava relacionado positivamente ao  $\Psi_{w_{am}}$ ,  $\Psi_{w_{pm}}$ , TRA, E, APX e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, e negativamente Fv/Fm<sub>pm</sub>, PSII, A, A/E, APX e MDA (Tabela 2). Esses resultados indicam que as plantas submetidas aos solos FrArg irrigado e sequeiro estão agrupadas, média e fortemente relacionadas com  $\Psi_{w_{am}}$ ,  $\Psi_{w_{pm}}$ , TRA, A, Car, SPAD e APX (Figura 8c, d), e as plantas submetidas aos solos FrAre irrigado e sequeiro estão agrupadas, média e fortemente relacionadas com A/E, Fv/Fm<sub>am</sub>, Fv/Fm<sub>pm</sub>, PSII, Clor a, Clor b, Clor t e CAT (Figura 8c, d); enquanto que as plantas do solo arenoso irrigado e sequeiro agrupadas, média e fortemente relacionadas com  $g_s$  e MDA (Figura 8c, d).

**Tabela 2.** Resumo dos resultados da análise de componentes principais (PCA) no estresse máximo e reidratação de *Ziziphus joazeiro*.

		Correlação com variáveis fisiológicas				
Variáveis fisiológicas		PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
Estresse máximo	$\Psi_{w_{am}}$	0,996	0,080	-0,031	0,029	0,001
	$\Psi_{w_{pm}}$	0,989	-0,024	-0,124	0,051	-0,055
	TRA	0,952	0,297	-0,006	-0,028	-0,064
	Fv/Fm <sub>am</sub>	0,980	0,003	-0,012	-0,152	0,127
	Fv/Fm <sub>pm</sub>	0,971	0,056	0,155	-0,146	-0,095
	PSII	0,984	0,020	0,131	-0,086	-0,079
	A	0,991	0,019	-0,067	0,092	-0,071
	$g_s$	0,968	0,190	-0,157	-0,034	0,016
	E	0,916	0,322	-0,182	-0,027	0,155
	A/E	0,019	-0,994	0,102	0,004	0,045
	Ci	0,487	0,767	-0,251	0,315	0,110

	Clor <i>a</i>	0,413	-0,888	0,054	0,187	0,051
	Clor <i>b</i>	0,361	-0,904	0,013	0,203	-0,108
	Clor <i>t</i>	0,378	-0,896	0,099	0,208	-0,025
	Car	-0,733	0,180	-0,499	0,425	-0,006
	SPAD	0,662	-0,367	0,590	0,243	0,142
	APX	0,685	0,723	0,083	0,033	0,014
	CAT	0,126	0,819	0,456	0,304	-0,115
	MDA	-0,772	0,239	0,584	-0,027	0,070
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	-0,303	0,906	0,281	0,085	-0,023
Variância explicada (%)		56,690	32,307	7,194	3,131	0,679
	Variáveis fisiológicas	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
Reidratação	Ψ <sub>w<sub>am</sub></sub>	0,941	0,335	-0,029	-0,007	0,025
	Ψ <sub>w<sub>pm</sub></sub>	0,650	0,715	0,234	-0,080	-0,076
	TRA	0,923	0,370	0,048	-0,081	-0,039
	Fv/Fm <sub>am</sub>	0,107	-0,279	0,925	0,224	0,070
	Fv/Fm <sub>pm</sub>	0,519	-0,489	0,652	-0,251	0,060
	PSII	-0,043	-0,707	0,681	-0,068	-0,174
	<i>A</i>	0,839	-0,495	0,221	-0,036	0,038
	<i>g<sub>s</sub></i>	-0,902	-0,255	0,326	0,122	-0,005
	<i>E</i>	-0,095	0,586	0,783	0,187	0,003
	<i>A/E</i>	0,751	-0,623	-0,216	-0,027	-0,014
	<i>Ci</i>	-0,970	0,163	0,178	0,005	0,032
	Clor <i>a</i>	0,981	-0,072	-0,034	0,140	0,105
	Clor <i>b</i>	0,987	-0,076	-0,070	0,123	0,028
	Clor <i>t</i>	0,968	-0,235	-0,074	0,045	0,025
	Car	0,772	0,142	0,023	0,615	-0,069
	SPAD	0,961	0,257	0,022	-0,077	-0,055
	APX	0,724	0,417	0,367	-0,361	0,192
	CAT	0,955	-0,134	-0,156	0,129	0,168
	MDA	-0,872	-0,328	-0,136	0,131	0,311
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	-0,597	0,748	0,268	0,055	0,096
Variância explicada (%)		62,112	18,273	14,559	3,855	1,201

Fonte: Autor, 2021.



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 8.** Análise de componentes principais (PCA) das variáveis fisiológicas de *Ziziphus joazeiro* em resposta a diferentes tipos de solos (FrArg: Franco-Argiloarenoso; FrAre: Franco-Arenoso; Are: Arenoso) associados ao déficit hídrico no estresse máximo e reidratação. PC1 e PC2 representam a projeção das variáveis e a distribuição dos tratamentos durante o estresse hídrico e reidratação. PC1 e PC2: o primeiro e segundo componente principal, respectivamente.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1 Limitações estomáticas e não estomáticas para a fotossíntese de *Ziziphus joazeiro* afetada pelo estresse hídrico

A restrição hídrica associada a diferentes tipos de solos foram fatores limitantes para os parâmetros fisiológicos de *Ziziphus joazeiro* no período de estudo. De acordo com os dados obtidos, as plantas submetidas aos solos FrArg e FrAre tiveram maior dificuldade de absorver água no estresse máximo em comparação com o solo arenoso, uma vez que neste período estes solos se encontravam abaixo do ponto de murcha permanente, aumentando com isso a adsorção da água as partículas do solo. Em consequência disto, houve redução no  $\Psi_{w_{am}}$ ,  $\Psi_{w_{pm}}$ , TRA, A,  $g_s$  e  $E$  (Figura 3 e 4). Este fato, possivelmente, ocorreu pela diminuição da disponibilidade de água no solo, o que causou decréscimo na umidade dos solos para

valores próximos de 6% (Figura 2). Segundo Zaffar e Lu et al. (2015) solos com maior teor de argila, em função da maior retenção de água por adsorção e maior microporosidade, retêm volumes mais elevados de água e possui maior capacidade de água disponível para as plantas em condições de capacidade de campo. Porém, grande parte da água adsorvida às partículas do solo permanece indisponível às plantas devido à forte retenção por adsorção quando o solo está com baixa disponibilidade hídrica (CARDUCCI et al. 2011).

Costa et al. (2016) verificaram que plantas de *Z. joazeiro* quando submetidas aos solos Latossolo, Neossolo e Vertissolo mantidas à capacidade de campo não variaram a fotossíntese ao longo de 120 dias após o transplântio das mudas, o que caracterizou que as propriedades químicas e físicas específicas de cada solo, como textura, estrutura, porosidade, pH e disponibilidade de nutrientes, não foram suficientes para interferir na produção de assimilados e, conseqüentemente, alterar o crescimento das plantas.

Independentemente dos tipos de solos, o potencial hídrico foliar de *Z. joazeiro* na antemanhã e ao meio dia foram próximos de -4,0 MPa, o que indica tolerância a períodos de deficiência hídrica por esta espécie (Figura 3). Entretanto, Trovão et al. (2007) constataram que, durante a estação seca, o potencial hídrico foliar de *Z. joazeiro* foi de -0,70 MPa. Contudo, vale ressaltar que os indivíduos avaliados eram adultos e cresceram em condições ambientais naturais, e, portanto, é possível que eles pudessem absorver água das camadas mais profundas do solo.

A condutância estomática de *Z. joazeiro* apresentou valores próximos de zero no estresse máximo das plantas, quando houve baixa disponibilidade hídrica no solo, indicativo de que as plantas estavam sob deficiência hídrica de moderada a severa nesse período, o que levou à redução da fotossíntese e da transpiração (Figura 4). A redução da fotossíntese e transpiração é uma consequência do fechamento estomático, que é um dos principais mecanismos de tolerância ao déficit hídrico em plantas (LAWSON; BLATT, 2014). Uma vez que, o controle fisiológico da condutância estomática permite que as plantas equilibrem a absorção de CO<sub>2</sub> pela fotossíntese contra a perda de água, otimizando a eficiência do uso da água para evitar danos causados pelo estresse hídrico (HAWORTH et al. 2016). Porém, as plantas podem responder à escassez de água em diferentes períodos de tempo, como verificado nos solos FrArg e FrAre (seis dias) e arenoso (nove dias) (Figura 4).

A fotossíntese foi rapidamente recuperada nas plantas cultivadas nos diferentes solos, embora as plantas submetidas aos solos FrArg e FrAre se recuperaram mais rápido do que as plantas do arenoso (Figura 4). Semelhante aos nossos resultados, depois do estresse hídrico, espécies como *Bauhinia monandra*, *Hymenaea courbaril*, *Tabebuia aurea* (SILVA-

PINHEIRO et al. 2016) e *Bauhinia forficata* (SANCHES; SILVA, 2013) recuperaram rapidamente as taxas fotossintéticas quando a disponibilidade de água no solo foi restabelecida.

Durante o período de suspensão da irrigação as plantas de *Z. joazeiro* submetidas aos solos FrArg e FrAre apresentaram decréscimos na eficiência quântica máxima próxima ao meio dia ( $F_v/F_{m_{pm}}$ ) e efetiva (PSII) do fotossistema II a partir do terceiro dia, apresentando fotoinibição. Os valores mínimos observados foram de 0,57 e 0,39 para  $F_v/F_{m_{pm}}$  e PSII (Figura 5a, b), respectivamente, no estresse máximo. Já nas plantas submetidas ao solo arenoso, no estresse máximo, os valores mínimos de  $F_v/F_{m_{pm}}$  e PSII foram de 0,50 e 0,45 (Figura 5e, f), respectivamente. Entretanto, após a reidratação, as plantas submetidas aos diferentes tipos de solos apresentaram valores próximos de 0,75 para a  $F_v/F_{m_{pm}}$  (Figura 5). Nesse caso, a fotoinibição não deverá ser vista como um dano, mas sim como um mecanismo de proteção que permite dissipar o excesso de energia (TAKAHASHI; BADGER, 2011), já que os fotossistemas se recuperaram na reidratação com valor próximo de 0,75. De acordo a Bolhàr-Nordenkampf et al. (1989) quando uma planta está com seu aparato fotossintético intacto, os valores de  $F_v/F_m$  variam entre 0,75 e 0,85. E valores inferiores a 0,75 indicam situação de estresse, além de reduções no PSII ser um indicativo de baixa proporção de energia absorvida (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Em estudo das trocas gasosas e eficiência fotoquímica de plantas da Caatinga submetidas a diferentes manejos hídricos, Silva et al. (2019) evidenciaram que a  $F_v/F_m$  de *Z. joazeiro* não foi alterada, mantendo valores médios de 0,75, o que indicou que as plantas não sofreram danos fotoquímicos no fotossistema II. Em adição, Trovão et al. (2007) constataram ausência de estresse em *Z. joazeiro* no período seco e chuvoso, com valores de  $F_v/F_m$  próximos de 0,78. Ademais, Santos et al. (2015) verificaram ausência de fotoinibição de *Z. joazeiro* em duas regiões semiáridas no período seco e úmido. É importante salientar que estes estudos foram realizados em campo, o que pode ter contribuído para a espécie ter mantido a  $F_v/F_m$  sem afetar seu aparato fotossintético, mesmo em períodos com baixa disponibilidade hídrica no solo.

#### **4.2 Mecanismos antioxidantes de *Ziziphus joazeiro* em resposta ao estresse hídrico**

Os teores de pigmentos fotossintéticos e intensidade de verde de *Z. joazeiro* foram reduzidos nas plantas submetidas ao solo FrArg quando comparadas com as plantas do solo FrAre, no estresse máximo e reidratação (Figura 6). A diminuição dos pigmentos fotossintéticos sob déficit hídrico é considerada um sintoma típico de estresse oxidativo,

proveniente da fotooxidação e degradação dos pigmentos (FAROOQ et al., 2009), como constatado em nosso estudo pelo aumento do conteúdo de  $H_2O_2$  no solo FrArg, o que pode ter induzido a maior degradação das clorofilas (Figura 6e), além de observarmos que o conteúdo de  $H_2O_2$  teve efeito contrário a Chl *a*, Chl *b*, Chl *t* e SPAD sob estresse e reidratação (Tabela 3). Podemos sugerir então, que maiores concentrações de  $H_2O_2$ , geralmente, são produzidas em condições mais estressantes, e que o  $H_2O_2$  está com uma ação deletéria nas plantas do solo FrArg ou atuando como mensageiro secundário sinalizando o estresse, como sugerido por Barbosa et al. (2014). Em baixa concentração, o  $H_2O_2$  atua como uma molécula sinalizadora de processos biológicos e fisiológicos, como respostas das plantas a estresses bióticos e abióticos (SOFO et al. 2015), e sinalização do fechamento estomático induzido pelo ácido abscísico (SIERLA et al. 2016).

O  $H_2O_2$  é uma espécie reativa de oxigênio (EROs) formado através da dismutação do  $O_2^{\cdot -}$  pela enzima superóxido dismutase (SOD), e pode ser eliminado pela CAT e várias peroxidases, como a APX (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014). Das enzimas antioxidantes avaliadas em nosso estudo, a CAT não se alterou no estresse e reidratação dos diferentes tipos de solo. Por outro lado, a atividade da APX foi superior nas plantas dos solos irrigados no estresse, indicando bom desempenho destes tratamentos contra o estresse oxidativo ocasionado pelo estresse hídrico, como visualizado pela baixa peroxidação de lipídeos. Caversan et al. (2012), sugeriu que as respostas APX estão diretamente envolvidas na proteção de células vegetais contra condições ambientais adversas, uma vez que a enzima desempenha um papel fundamental catalisando a conversão de  $H_2O_2$  em  $H_2O$ , usando ascorbato como um doador de elétrons específico.

Por outro lado, a baixa atividade de APX nos solos sequeiros sob estresse pode ter contribuído para o aumento de danos fotoquímicos, como observado pelo aumento da fotoinibição e do conteúdo de  $H_2O_2$ , o que induziu a maior degradação de clorofilas e peroxidação de lipídeos, principalmente nos solos FrArg e FrAre. Fato que pode ser confirmado pelas correlações inversas entre CAT e APX com  $H_2O_2$  e MDA na PCA. Corroborando ao nosso estudo, Laxa et al. (2019) verificaram que o aumento de EROs como o  $H_2O_2$  induzem a peroxidação de lipídeos, dando origem ao malondialdeído (MDA) como um indicador de danos à membrana, especialmente durante a seca.

### 4.3 Estratégias funcionais da planta conforme determinado pelo estresse hídrico e pelas condições do solo

Observamos correlação entre  $H_2O_2$  e MDA, indicando danos à membrana causados pela produção de  $H_2O_2$  nas plantas dos solos submetidos ao estresse hídrico. Essa relação foi comprovada na análise de componentes principais, que indicou a contribuição de  $H_2O_2$  e MDA no agrupamento das plantas dos solos sequeiro sob deficiência hídrica. Por outro lado, na reidratação verificamos que as plantas dos solos irrigado e sequeiro se agruparam, conseguindo se recuperar após a reidratação. Desse modo, podemos constatar que estas variáveis são indicadores de estresse oxidativo em plantas de *Z. joazeiro* sob estresse hídrico,  $H_2O_2$  como indicador de desequilíbrio redox e MDA como produto de oxidação de lipídios.

Em estudos de déficit hídrico, Silva et al. (2019) verificaram que as variáveis fisiológicas  $g_s$ ,  $A$ ,  $E$  e PSII apresentaram maior poder discriminatório na PC1 de *Crataeva tapia*, *Erythrina mulungu*, *Handroanthus impetiginosus*, *Tabebuia aurea* e *Ziziphus joazeiro* quando submetidas a períodos de baixa disponibilidade hídrica do solo em condições semiáridas. Em adição, Reis et al. (2019) utilizaram o mesmo tipo de análise em plantas jovens e adultas de *Eucalyptus grandis* nas savanas brasileiras durante as estações seca e úmida, verificando que a  $g_s$ ,  $A$  e  $E$  foram as variáveis com maiores cargas positivas na PC1 e eficiência intrínseca no uso da água na PC2, explicando as diferenças existentes entre os diferentes ecossistemas avaliados.

## 5. CONCLUSÕES

Solos mais arenosos são propícios para o desempenho fotossintético de *Ziziphus joazeiro* sob deficiência hídrica.

Os mecanismos fisiológicos e bioquímicos utilizados por *Ziziphus joazeiro* sob déficit hídrico estão associados ao aumento da atividade de enzimas antioxidantes, menor peroxidação de lipídeos e manutenção de pigmentos fotossintéticos, fazendo com que ocorra menor fotoinibição do PSII.

O sistema de defesa antioxidante desencadeado pelas enzimas ascorbato peroxidase e catalase, bem como a manutenção da integridade das membranas e um eficiente aparato fotossintético servem como critérios importantes na avaliação da tolerância à seca desta espécie.

Os altos conteúdos de malondialdeído e de peróxido de hidrogênio são indicadores de estresse oxidativo em plantas de *Ziziphus joazeiro* sob estresse hídrico.

## REFERÊNCIAS

- BARBOSA, M. R.; SILVA, M. M. A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Plant generation and enzymatic detoxification of reactive oxygen species. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 44, p. 453-460, 2014.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; OQUIST, G.; SCHREIBERS, U.; LECHNER, E. G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. **Functional Ecology**, v. 3, p. 497 – 514, 1989.
- BRASIL: **Rhamnaceae in Flora do Brasil 2020 em construção**. Acesso em: 20 de agosto 2019. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB20675>>.
- BRADFORD M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-250, 1976.
- BRITO, S. M. O.; COUTINHO, H. D. M.; TALVANI, A.; CORONEL, C.; BARBOSA, A. G. R.; VEGA, C.; MENEZES, I. R. A. Analysis of bioactivities and chemical composition of *Ziziphus joazeiro* Mart. using HPLC–DAD. **Food Chemistry**, v. 186, p. 185–191, 2014.
- CAKMAK I.; HORST W.J. Effect of aluminum on lipid-peroxidation, superoxide-dismutase, catalase and peroxidase- activities in toor-tips of soybean (*Glycine max*). **Plant Physiology**, v. 83, p. 463-468, 1991.
- CARDUCCI, C. E.; OLIVEIRA, G. C.; SEVERIANO, E. C.; ZEVIANI, W. M. Modelagem da curva de retenção de água de latossolos utilizando a equação duplo van genuchten. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 35, p. 77-86, 2011.
- CARTAXO, S. L.; SOUZA, M. M. A.; ALBUQUERQUE, U, P. Medicinal plants with bioprospecting potential used in semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 131, p. 326–342, 2010.
- CAVERZAN, A.; PASSAIA, G.; ROSA, S. B.; RIBEIRO, C. W.; LAZZAROTTO, F.; PINHEIRO, M. M. Plant responses to stresses: Role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, p. 1011-1019, 2012.
- COSTA, J. D. S.; SILVA, J. A. B.; COELHO, D. S.; SANTOS, I. E. A.; SEABRA, T. X. Methods for overcoming seed dormancy and the initial growth of *Ziziphus joazeiro* Mart. in different soils. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 29, p. 441 – 449, 2016.
- DAS, K.; ROYCHOUDHURY A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in Environmental Science**, v. 2, p. 1-13, 2014.
- FAROOQ M.; WAHID A.; KOBAYASHI N.; FUJITA D.; BASRA S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, p. 185-212, 2009.

FERREIRA, D. F. Sisvar: A Guide for its Bootstrap procedures in multiple comparisons. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 38, p. 109-112, 2014.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v. 84, n. 2, p. 450-455, 1987.

HAWORTH, M.; KILLI, D.; MATERASSI, A.; RASCHI, A.; CENTRITTO, M. Associated with reduced photosynthetic physiology in crop species grown at elevated [CO<sub>2</sub>]. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1-13, 2016.

LAWSON, T.; BLATT, M. R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. **Plant Physiology**, v. 164, p. 1556–1570, 2014.

LAXA, M.; LIEBTHAL M.; TELMAN W.; CHIBANI, KAMEL.; DIETZ, K. J. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. **Antioxidants**, v. 8, p. 1-31, 2019.

LI, YING.; HE, NIANPENG.; HOU, J.; XU, LI.; LIU, CONGCONG.; ZHANG, J.; WANG, QIUFENG.; ZHANG, X.; WU, X. Factors influencing leaf chlorophyll content in natural forests at the biome scale. **Frontiers in Ecology and Evolution**. v. 6, p. 1-10, 2018.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Method Enzymology**, v. 148, 350-382, 1987.

LIMA, R.B. 2015. Rhamnaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB20671>>. BFG. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, v.66, n.4, p.1085-1113. 2015.

MARUTA, T.; ISHIKAWA, T. Ascorbate peroxidases: crucial roles of antioxidant enzymes in plant stress responses. **Ascorbic Acid in Plant Growth, Development and Stress Tolerance**. Springer Nature, p. 111-127, 2017.

MAXWELL, K., JOHNSON G. N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659–668. 2000.

NADAL, M.; FLEXAS, J. Variation in photosynthetic characteristics with growth form in a water-limited scenario: Implications for assimilation rates and water use efficiency in crops. **Agricultural Water Management**, v. 216, p. 457–472, 2019.

NAKANO Y.; ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**, v. 22, n. 05, p.867-880, 1981.

NASCIMENTO, V. T., DE MOURA, N. P., SILVA VASCONCELOS, M. A., MACIEL, M. I. S., ALBUQUERQUE, U. P. Chemical characterization of native wild plants of dry seasonal forests of the semi-arid region of northeastern Brazil. **Food Research International**, v. 44, p. 2112–2119, 2011.

OSMOND, C. B.; BJÖRKMAN, O.; ANDERSON, D. J. **Physiological Processes in Plant Ecology**. Towarda Synthesis whit *Atriplex*. Springer Verlag Heidelberg. 1980. 194p.

QUOOS. Gerador de triângulo textural de solos. Acesso em: 24 julho de 2019. Disponível em: <http://www.quoos.com.br/index.php/geografia/solos/4-triangulo-textural-solos-argila-areia-silte>.

REIS, M. G.; RIBEIRO, A.; ALVES, E. E. N.; RODY, Y. P.; LOOS, R. A.; VASCONCELOS, A. A.; ARAÚJO, W. L. Maximum CO<sub>2</sub> assimilation in young Eucalyptus plantations is higher than in Brazilian savanna trees during dry field seasons. **Trees**, v. 33, n. 2, p. 543-556, 2019.

SANCHES, R. F. E.; SILVA, E. A. Changes in leaf water potential and photosynthesis of *Bauhinia forficata* Link under water deficit and after rehydration. **Hoehnea**, v. 40, n. 1, p. 181-190, 2013.

SANTOS, L. M. J.; SILVA, E. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Avaliação comparativa da ecofisiologia do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Martius) em duas ecorregiões do estado de Sergipe em resposta à sazonalidade. **Revista de Biologia Neotropical**, v. 12, p. 8 – 19, 2015.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; HEMINGSSEN, E. A.; BRADSTREET, E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 51, p. 119-125, 1965.

SIERLA, M.; WASZCZAK, C.; VAHISALU, T.; KANGASJÄRVI, J. Reactive oxygen species in the regulation of stomatal movements. **Plant Physiology**, v. 171, p. 1569-1580, 2016.

SILVA, L. K. S.; ALVES, M. C. J. L.; COSTA, R. N.; SILVA, D. M. R.; SANTOS, J. C. C.; MOURA, F. B. P.; SILVA-JUNIOR, J. M.; SILVA, J. V. Gas exchange and photochemical efficiency of Caatinga plants submitted to different water management strategies. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, p. 1-16, 2019.

SILVA-PINHEIRO, J.; LINS, L.; SOUZA, F. C.; SILVA, C. E. M.; MOURA, F. B. P.; ENDRES, L.; JUSTINHO, G. C. Drought-stress tolerance in three semi-arid species used to recover logged areas. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, p. 1031-1038, 2016.

SOFO, A.; SCOPA, A.; NUZZACI, M.; VITTI, A. Ascorbate peroxidase and catalase activities and their genetic regulation in plants subjected to drought and salinity stresses. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 16, 2015.

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

TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G.; BRESSAN-SMITH R. E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, v. 104, p. 199-209, 2005.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; NETO J. D. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, p. 307-311, 2007.

USDA. **United states department of agriculture**. Natural resources conservation service soils. Acesso em: 20 de agosto 2019. Disponível em: [https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detail/soils/survey/?cid=nrcs142p2\\_054167](https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detail/soils/survey/?cid=nrcs142p2_054167)

VELIKOVA, V.; YORDANOV, I.; EDREVA, A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines. **Plant Science**. V. 151, p. 59-66, 2000.

ZAFFAR, M.; LU, SHENG-GAO. Pore size distribution of clayey soils and its correlation with soil organic matter. **Pedosphere**, v. 25, n. 2, p. 240-249, 2015.

ZHANG, L. X.; LAI, J. H.; LIANG, Z. S.; ASHRAF, M. Interactive effects of sudden and gradual drought stress and foliar-applied glycine betaine on growth, water relations, osmolyte accumulation and antioxidant defense system in two maize cultivars differing in drought tolerance. **Journal Agronomy Crop Science**, v. 200, p. 425-433, 2014.

ZOU, SHUANG-XI.; PRENTICE, I. C.; MRDLYN, B. e. Dridging drought experiment and modeling: representing the differential sensitivities of leaf gas exchange to drought. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1-12, 2019.

## CAPÍTULO II

## Arquivo Suplementar

**Apêndice 1.** Resumo da análise de variância dos parâmetros fisiológicos e bioquímicos de *Ziziphus joazeiro* Mart. em reposta a diferentes tipos de solos (franco-argiloarenoso e franco-arenoso) associados ao déficit hídrico (controle e estresse) no estresse máximo.

Parâmetro fisiológicos	Variáveis	FV	QM	CV
Status hídrico foliar	$\Psi_{\text{wam}}$	S	0,348 <sup>ns</sup>	22,73
		W	18,392 <sup>**</sup>	
		SxW	0,001 <sup>ns</sup>	
	$\Psi_{\text{wpm}}$	S	0,082 <sup>ns</sup>	21,60
		W	14,285 <sup>**</sup>	
		SxW	0,074 <sup>ns</sup>	
	TRA	S	0,088 <sup>ns</sup>	15,76
		W	6303,399 <sup>**</sup>	
		SxW	22,781 <sup>ns</sup>	
Trocas gasosas das folhas	$g_s$	S	0,004 <sup>ns</sup>	31,04
		W	1,419 <sup>**</sup>	
		SxW	0,004 <sup>ns</sup>	
	A	S	15,820 <sup>ns</sup>	27,54
		W	1324,837 <sup>**</sup>	
		SxW	14,851 <sup>ns</sup>	
	E	S	0,955 <sup>ns</sup>	21,80
		W	115,938 <sup>**</sup>	
		SxW	0,791 <sup>ns</sup>	
	A/E	S	8,999 <sup>*</sup>	37,69
		W	1,128 <sup>ns</sup>	
		SxW	0,026 <sup>ns</sup>	
	Ci	S	905,889 <sup>ns</sup>	12,38
		W	1696,240 <sup>ns</sup>	
		SxW	715,932 <sup>ns</sup>	
Eficiência quântica máxima e efetiva	$F_v/F_{\text{mam}}$	S	0,003 <sup>ns</sup>	8,38
		W	0,042 <sup>**</sup>	
		SxW	0,003 <sup>ns</sup>	
	$F_v/F_{\text{mpm}}$	S	0,008 <sup>ns</sup>	12,51
		W	0,204 <sup>**</sup>	

		SxW	0,007 <sup>ns</sup>	
	$\phi$ PSII	S	0,016 <sup>ns</sup>	22,10
		W	0,500 <sup>**</sup>	
		SxW	0,004 <sup>ns</sup>	
Pigmentos fotossintéticos e intensidade de verde	Chl <i>a</i>	S	1,341 <sup>*</sup>	33,31
		W	0,111 <sup>ns</sup>	
		SxW	0,187 <sup>ns</sup>	
	Chl <i>b</i>	S	0,108 <sup>*</sup>	26,78
		W	0,018 <sup>ns</sup>	
		SxW	0,035 <sup>ns</sup>	
	Chl total	S	2,184 <sup>*</sup>	29,75
		W	0,224 <sup>ns</sup>	
		SxW	0,400 <sup>ns</sup>	
	Carotenóides	S	0,043 <sup>**</sup>	19,27
		W	0,072 <sup>**</sup>	
		SxW	0,043 <sup>**</sup>	
SPAD	S	127,201 <sup>*</sup>	13,70	
	W	48,020 <sup>ns</sup>		
	SxW	2,420 <sup>ns</sup>		
Enzimas antioxidantes	APX	S	0,021 <sup>ns</sup>	28,36
		W	1,065 <sup>**</sup>	
	SxW	0,002 <sup>ns</sup>		
CAT	S	0,001 <sup>ns</sup>	25,70	
	W	0,001 <sup>ns</sup>		
	SxW	0,001 <sup>ns</sup>		
Espécie reativa de oxigênio	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	S	6,716 <sup>**</sup>	24,94
		W	0,057 <sup>ns</sup>	
	SxW	0,001 <sup>ns</sup>		
Peroxidação de lipídeos	MDA	S	223,502 <sup>ns</sup>	24,43
		W	859,569 <sup>**</sup>	
	SxW	56,365 <sup>ns</sup>		

Fonte: Autor, 2021.

FV: fontes de variação; QM: quadrados médios; CV: coeficiente de variação; S: tipos de solos, W: manejos hídricos; SxW: tipos de solos *versus* manejos hídricos; \* e \*\* significativo a  $p < 0,05$  e  $< 0,01$ , respectivamente.

### CAPÍTULO III

#### O CONTROLE DA ABERTURA ESTOMÁTICA E EFICIÊNCIA QUÂNTICA DO FOTOSISTEMA II SÃO FUNDAMENTAIS PARA A SOBREVIVÊNCIA DE *ZIZIPHUS JOAZEIRO* MARTIUS DURANTE A ESTAÇÃO SECA

**RESUMO:** *Ziziphus joazeiro* Mart. é uma espécie arbórea com considerável potencial econômico, medicinal, agroindustrial e fitoquímico. Avaliar o desempenho fisiológico desta planta durante a estação seca é fundamental para entender como esta espécie pode tolerar períodos de seca. Assim, nosso objetivo foi avaliar como *Ziziphus joazeiro* tolera períodos de secas sazonais em seu habitat natural e identificar os mecanismos fisiológicos envolvidos nesse processo. Vinte matrizes adultas de *Ziziphus joazeiro* foram localizadas em um habitat de floresta tropical úmida entre as coordenadas geográficas (10°09'32,19" S, 36°33'22,15' W e 10°09'24,42" S, 36°33'18,60" W). *Z. joazeiro* mostra um forte controle estomático das trocas gasosas foliares, refletido em uma correlação positiva entre condutância estomática, taxa fotossintética e transpiração. Durante a estação seca, *Z. joazeiro* atingiu o potencial hídrico foliar de -2,79 MPa. Mesmo assim, as plantas mantêm um  $F_v/F_m$  de 0,75, indicando ausência de fotoinibição. Ao mesmo tempo, a taxa fotossintética foi em média de 10,66  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  no ponto máximo de saturação. Esses resultados sugerem que *Z. joazeiro* pode manter bons níveis fotoquímicos e assimilação de  $\text{CO}_2$  em condições de seca, permitindo que as espécies tolerem períodos prolongados com baixa precipitação em seu habitat natural.

**Palavras-chave:** Deficiência hídrica, fluorescência da clorofila, floresta tropical, fotossíntese, Rhamnaceae, transpiração.

#### 1. INTRODUÇÃO

Florestas tropicais são caracterizadas por possuírem a maior biodiversidade de espécies vegetais do mundo (LIMA et al. 2018). A Mata Atlântica é reconhecida internacionalmente como uma das maiores e mais importante florestas tropicais do continente sulamericano. No Brasil, o bioma abrange uma área de cerca de 15% do total do território, incluindo o Estado de Alagoas (BRASIL, 2019). Entretanto, sua flora encontra-se em situação preocupante, uma vez que restam apenas 16,2 milhões de hectares de florestas nativas preservadas, o equivalente a 12,4% da área remanescente do bioma devido ao desmatamento (SOS MATA ATLÂNTICA, 2019). Entre as espécies encontradas na Mata Atlântica está *Ziziphus joazeiro* Mart., uma espécie nativa e endêmica do Brasil, com distribuição geográfica no Nordeste brasileiro (REFLORA, 2019). *Z. joazeiro* tem grande potencial econômico, sendo utilizada também na medicina popular (CARTAXO et al. 2010), alimentação animal e agroindustrial (NASCIMENTO et al. 2011), além de ter aplicações fitoquímicas e fabricação de cosméticos (BRITO et al. 2014).

Os estudos sobre o desempenho fotossintético das espécies remanescentes da Mata Atlântica são de grande importância para entender o funcionamento desse ecossistema (LAGE-PINTO et al. 2012). Além disso, é igualmente importante compreender como estas plantas conseguem se estabelecer e sobreviver em ambientes com variação sazonal climática, uma vez que na estação seca do Nordeste brasileiro a variação interanual e sazonal da precipitação são um fator crítico para a sobrevivência, crescimento e desenvolvimento das espécies vegetais que compõem a Mata Atlântica.

Os meses de outubro, novembro e dezembro correspondem a um período de baixa precipitação pluvial em toda a região leste do Nordeste, onde as plantas são submetidas a períodos de baixa disponibilidade de água no solo, grandes intensidades luminosas e altas temperaturas. Neste ambiente, é possível que as plantas diminuam a abertura estomática a fim de evitar a perda excessiva de água através da transpiração (OLIVEIRA et al. 2014). Além disso, a redução da assimilação de CO<sub>2</sub> associado às elevadas temperaturas, contribuem para o aumento da atividade oxigenase da rubisco, o que prejudica o aparato fotossintético, reduzindo a eficiência fotoquímica da planta (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Estudos referentes às divergências funcionais de *Z. joazeiro*, bem como variação dos aspectos fisiológicos em virtude das variações sazonais, em campo, foram realizados em condições semiáridas (TROVÃO et al. 2007; SANTOS et al. 2015; SOUZA et al. 2015; SILVA et al. 2019). Contudo, estudos que destaquem as características desta espécie em condições de seca temporária em floresta tropical úmida ainda não foram relatados, o que torna o nosso trabalho de grande relevância.

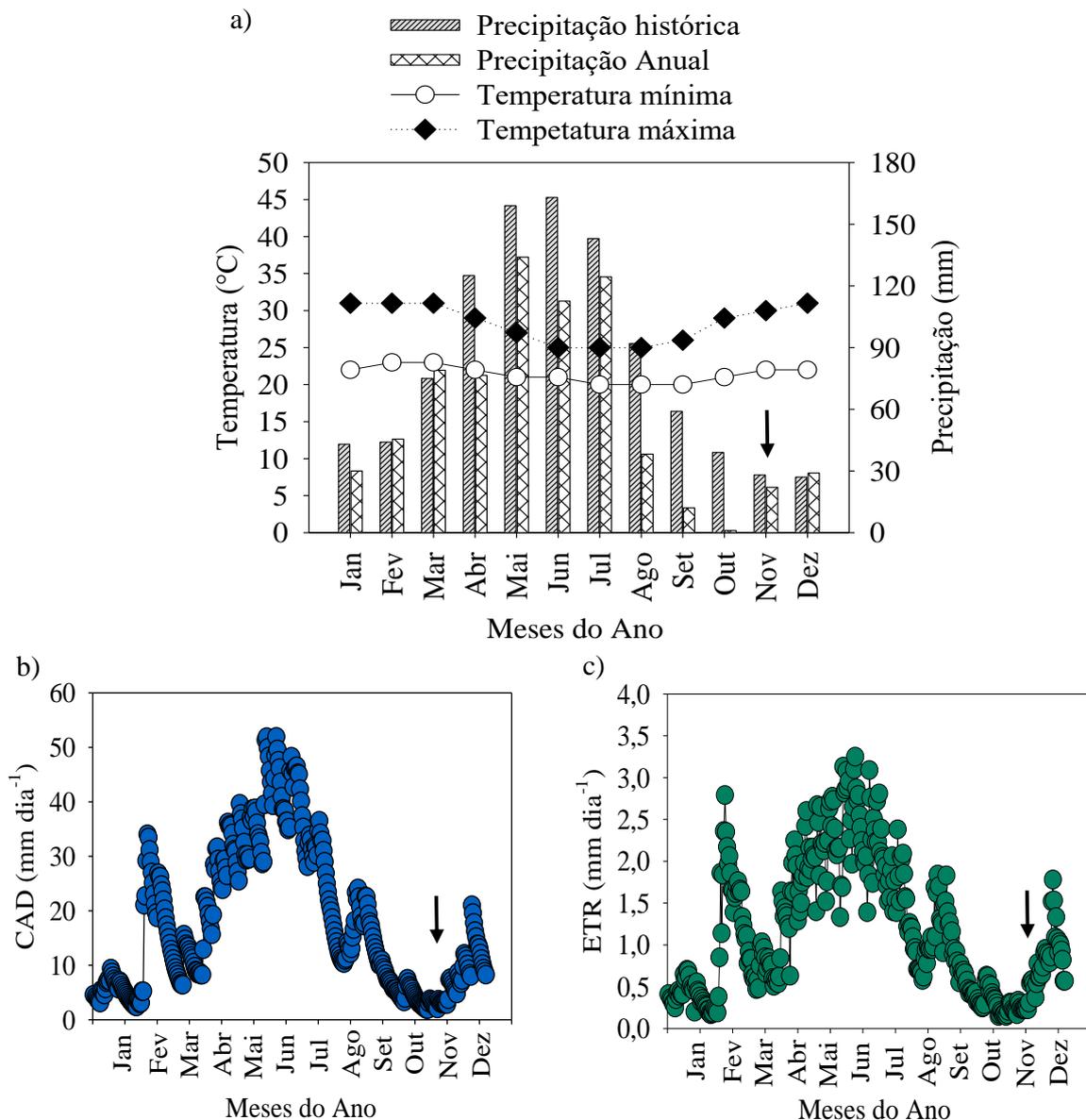
Dessa forma, entender as estratégias fisiológicas de *Z. joazeiro* para tolerar períodos de restrição hídrica em seu ambiente natural é de extrema importância para compreender os mecanismos fisiológicos e suas interações com fatores climáticos e domesticação da espécie para uso comercial. O objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas fisiológicas *in situ* de *Ziziphus joazeiro* Mart às condições ambientais em uma estação seca em floresta tropical úmida.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Caracterização da área de estudo**

O experimento foi realizado na primeira quinzena de novembro de 2018 em 20 matrizes adultas de *Z. joazeiro*, localizadas no município de Igreja Nova, em ambiente de Mata Atlântica no Estado brasileiro de Alagoas (10°09'46" S, 36°33'15" W). O clima local é do tipo (As'), caracterizado como tropical chuvoso com verão seco (KÖPPEN, 1948). A

precipitação da região é em torno de  $1300 \text{ mm ano}^{-1}$ , com o mês mais chuvoso em junho ( $163 \text{ mm}$ ) e menos chuvoso em dezembro ( $27 \text{ mm}$ ) ao longo da série de dados climatológicos de 30 anos e temperatura média anual de  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ . Entretanto, no período e ano de estudo, a precipitação foi somente de  $10 \text{ mm}$  e  $652 \text{ mm ano}^{-1}$ , respectivamente, caracterizando um período de baixa disponibilidade hídrica na região (Figura 1a) (SEMARH, 2019). A região também é caracterizada por possuir maior capacidade de água disponível no solo e evapotranspiração real nos meses de maio e junho e menores entre outubro e novembro (Figura 2b e c) (CPTEC, 2019). O solo da área estudada foi classificado como franco-argiloarenoso a partir da caracterização físico-química (Tabela 1) (USDA, 2019).



**Figure 1.** a) Precipitação histórica ao longo da série de dados de 30 anos (mm), precipitação anual (mm), temperatura mínima e máxima ( $^\circ\text{C}$ ), b) capacidade de água disponível no solo (mm) e c) evapotranspiração real (mm) na região de Igreja Nova – Alagoas. Setas indicam período de avaliação.

**Tabela 1.** Caracterizações físico-químicas e hídricas do solo da área de estudo.

Características químicas											
pH	MO	P <sub>resina</sub>	K	Na	Al <sup>3+</sup>	H+Al	Ca	Mg	CTC <sub>efetiva</sub>	V	m
CaCl <sub>2</sub>	g/Kg	-----mg/dm <sup>-3</sup> -----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
5,3	21,6	9	230	15,0	0,08	4,03	3,42	1,13	5,29	56,0	2,0
Características físicas											
Areia grossa		Areia fina		Silte		Argila		Classificação textural			
-----g/Kg-----											
570		60		130		240		<b>Franco-Argiloarenosa</b>			
Características hídricas											
CC (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		PM (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		SS (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		TD (cm/h)					
0,24		0,15		0,46		0,45					

Fonte: Autor, 2021.

pH: potencial hidrogeniônico; MO: matéria orgânica; P: fósforo; Al<sup>3+</sup>: alumínio trocável; H: hidrogênio; Ca: cálcio; Mg: magnésio; CTC: capacidade de troca catiônica; Na: sódio; V: saturação por bases, m: saturação por alumínio; CC: capacidade de campo do solo; PM: ponto de murcha permanente do solo; SS: saturação do solo; TD: taxa de drenagem do solo.

## 2.2 Seleção dos indivíduos

Neste estudo foram escolhidas 20 matrizes adultas de *Z. joazeiro* selecionadas aleatoriamente em seu ambiente natural. As análises fisiológicas foram mensuradas e padronizadas nas folhas totalmente expandidas dos ramos laterais do terço médio da copa das árvores expostas ao sol pleno.

## 2.3 Análises fisiológicas

### 2.3.1 Potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ) e intensidade de verde (SPAD)

A determinação do potencial hídrico foliar foi feita ao meio dia utilizando uma bomba de pressão do tipo Scholander (Scholander et al. 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA).

A estimativa do conteúdo de clorofila via leitura SPAD (índice SPAD) foi realizada utilizando o SPAD-502 medidor portátil de clorofila (Minolta Corporation, Ramsey, NJ, EUA). O índice SPAD corresponde ao teor de cor verde na folha e seu valor é equivalente à quantidade de luz transmitida pela folha em duas regiões de comprimento de onda vermelho e infravermelho (TORRES NETTO et al. 2005).

### 2.3.2 Trocas gasosas das folhas

As trocas gasosas das folhas foram determinadas entre 8:30 e 11:30 horas, utilizando um analisador de gases a infravermelho (IRGA - Modelo LI6400XT, LICOR, Lincoln, USA),

sob concentrações de CO<sub>2</sub> em 400 ppm e uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) específico de 1600  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , de acordo com curva de luz previamente realizada (Figura 3A). Foram quantificados a taxa fotossintética líquida (A,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a transpiração (E,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a concentração interna de carbono ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ ), a eficiência do uso da água (EUA, (A/E),  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ), a eficiência intrínseca no uso da água (EiUA, (A/ $g_s$ ),  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$ ), a eficiência intrínseca de carboxilação (EiC, (A/ $C_i$ ),  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), temperatura foliar ( $T_{\text{foliar}}$ , °C) e déficit de pressão de vapor folha-ar ( $\text{DPV}_{\text{folha-ar}}$ ) (OSMOND et al. 1980).

### 2.3.3 Eficiência quântica efetiva e máxima

A eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II ( $\phi\text{PSII}$ ) foi determinada com o fluorômetro PAM-2500 (Walz, Alemanha) nas mesmas folhas escolhidas para análise de trocas gasosas. A eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) foi determinada após a adaptação das folhas ao escuro por 30 minutos por meio de clips foliares especiais. As medidas foram realizadas após pulsos de luz saturantes de 8000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante um segundo, para promover o fechamento dos centros de reações do PSII, de acordo com o método descrito por (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Os coeficientes de extinção não fotoquímica (NQP), coeficiente de extinção fotoquímica (PQ) e taxa de transporte de elétrons (ETR) em resposta a curva de saturação de luz também foram quantificados utilizando o fluorômetro PAM-2500 (Walz, Alemanha nas mesmas folhas escolhidas para análise de trocas gasosas) (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Os demais parâmetros da curva foram pré-determinados em curvas teste e consistiram de 21 pulsos progressivos de fótons fotossintéticos (0, 5, 12, 28, 46, 65, 85, 112, 147, 190, 240, 305, 378, 460, 541, 637, 756, 905, 1082, 1303 e 1562  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), com intervalos de 20 segundos entre pulsos e duração média de 4 minutos. Para o cálculo da ETR, um fator de 0,5 foi usado como a fração de fótons que ativam as clorofilas associadas ao PSII e 0,84 como a quantidade de luz absorvida pelas folhas (BAKER et al. 2007).

### 2.4 Análise estatística

A concordância ou exatidão do desempenho da taxa fotossintética líquida (A) observada em campo com o valor estimado (Figura 3a) foi verificada através dos índices estatísticos: coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e índice de concordância de Willmontt (d).

O índice de concordância de Willmontt (1981) indica a exatidão entre os valores observados e estimados, variando de 0 a 1, onde 1 indica máxima concordância (Equação 1).

$$d = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{N'} (ei - oi)^2}{\sum_{i=1}^{N'} (|ei - \bar{oi}| |ei - \bar{oi}|)^2}$$

em que:  $ei$  são valores estimados;  $oi$  são valores observados;  $\bar{oi}$  é a média dos valores observados e  $N'$  é o número de observações.

A estimativa do ponto máximo de saturação da taxa fotossintética líquida foi obtida a partir da primeira derivada da curva de luz previamente realizada para a espécie.

As variáveis de potencial hídrico, trocas gasosas e eficiência quântica também foram submetidas à análise de correlação entre si, utilizando-se a correlação linear de Pearson ( $r$ ) ( $p < 0,05$ ) (BRUSSAB; MORETTIN, 1986).

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

As trocas gasosas são indicadores imprescindíveis para identificar mecanismos envolvidos na manutenção da tolerância as sazonalidades ambientais as quais a espécie *Z. joazeiro* está submetida, uma vez que a melhor compreensão desses mecanismos pode ajudar a entender as estratégias de sobrevivência desta espécie na estação seca em floresta tropical semiúmida do Brasil.

As plantas de *Z. joazeiro* apresentaram potencial hídrico foliar médio de -2,79 MPa, constatando que estavam submetidas a ambientes sob baixa disponibilidade hídrica (Tabela 2), fato evidenciado por Trovão et al. (2007), uma vez que estes autores verificaram  $\Psi_w$  de -0,7 MPa no período de estiagem para a mesma espécie. Além disso foram constatados altos índices de DPV foliar de 4,53 KPa, o que evidencia que a planta estava em condições climáticas de ambiente seco. O DPV próximo de 4,00 KPa também foi verificado em estudo de campo com a mesma espécie (SANTOS et al. 2015).

**Tabela 2.** Médias, desvio padrão da média (DP), erro padrão da média (EP) e coeficiente de variação (CV) do potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), taxa fotossintética líquida (A), transpiração (E), concentração interna de carbono (Ci), eficiência do uso da água (A/E), eficiência intrínseca no uso da água (A/ $g_s$ ), eficiência intrínseca de carboxilação (EiC), intensidade de verde (SPAD), eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) e eficiência fotoquímica efetiva máxima do fotossistema II ( $\phi$ PSII) e déficit de pressão de vapor foliar (DPV) de *Ziziphys joazeiro* em ambiente natural sob condições de seca sazonal (n=20).

Variáveis	$\Psi_w$	$g_s$	A	E	Ci	A/E	A/ $g_s$	EiC	SPAD	$F_v/F_m$	$\phi$ PSII	DPV
Médias	-2,79	0,14	10,53	2,88	343,36	3,65	75,21	0,03	35,30	0,75	0,64	4,53

DP	0,84	0,04	1,93	0,75	29,13	0,86	19,16	0,01	4,87	0,03	0,05	0,28
EP	0,19	0,01	0,43	0,16	6,51	0,19	4,28	0,01	1,09	0,01	0,01	0,06
CV	30,10	28,57	18,32	26,04	8,48	23,56	25,47	33,33	13,79	4,00	7,81	6,18

Fonte: Autor, 2021.

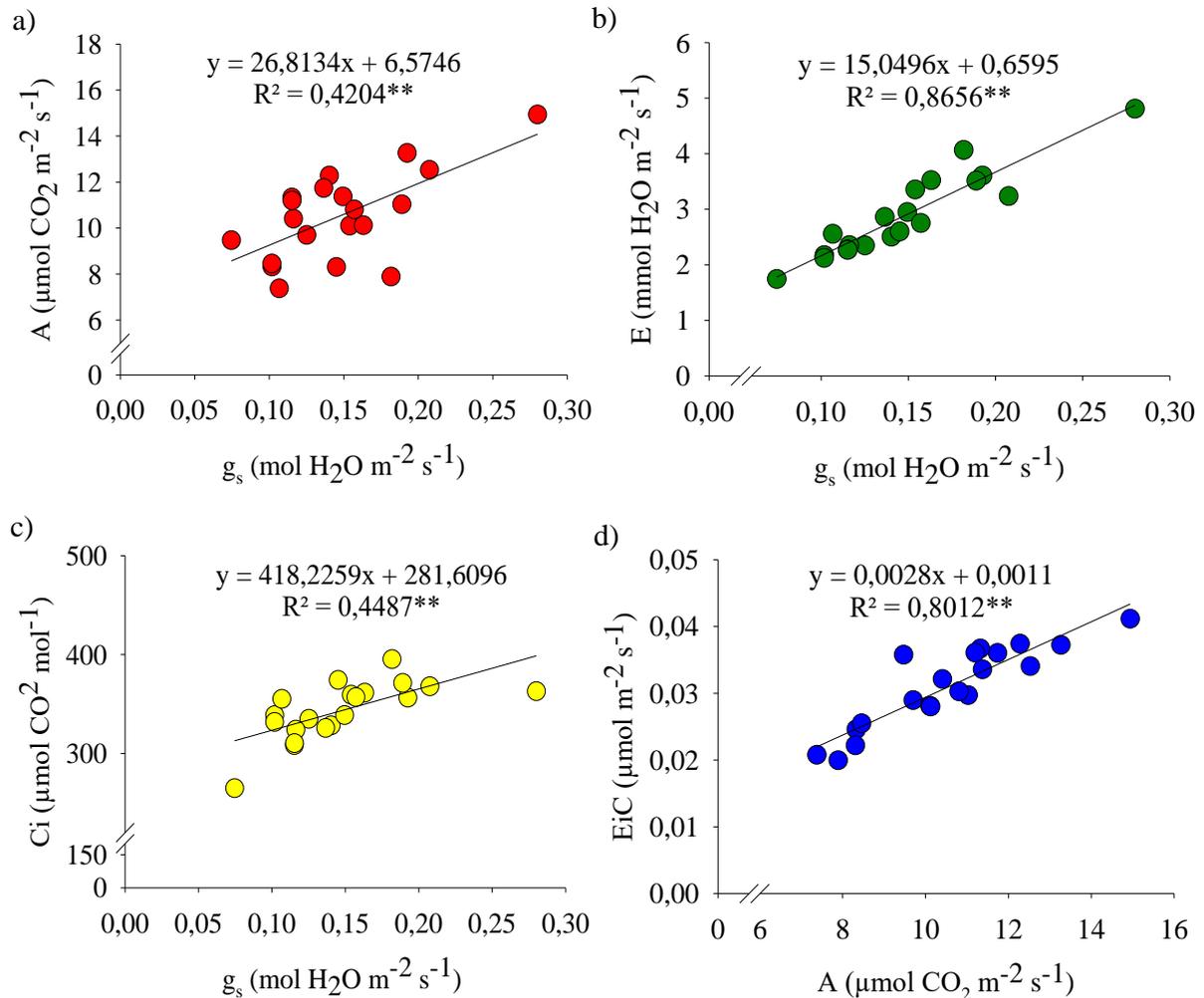
A  $g_s$  de *Z. joazeiro* apresentou correlações positivas com A ( $r = 0,64^*$ ), E ( $r = 0,93^{**}$ ) e Ci ( $r = 0,67^{**}$ ) e inversa com A/ $g_s$  ( $r = -0,73^{**}$ ), demonstrando que estas variáveis sofrem grande influência da regulação estomática (Tabela 3; Figura 2a, b e c). Vale salientar que, mesmo em condições de baixa disponibilidade hídrica (Figura 1b) e baixa condutância estomática ( $0,07 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), as plantas de *Z. joazeiro* apresentaram alta eficiência fotossintética ( $9,47 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Figura 2a), baixa transpiração ( $1,75 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Figura 2b), alta eficiência intrínseca de carboxilação ( $0,03 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Figura 2c), além de uma concentração interna de  $264,86 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  (Figura 2c). Estes resultados corroboram Silva et al. (2019), em que os autores evidenciaram que as plantas de *Z. joazeiro* na ausência de tratamentos hídricos no período de baixa precipitação da região semiárida tiveram valores semelhantes de  $g_s$  ( $0,07 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e A ( $8,89 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Em adição, Costa et al. (2016) constataram que houve decréscimo gradativo na atividade fotossintética das plantas de *Z. joazeiro* quando submetidas a três tipos de solos (Latossolo, Neossolo e Vertissolo), possivelmente esta diminuição está relacionada ao fechamento parcial dos estômatos, uma vez que houve redução na condutância estomática e, conseqüentemente, aumento na temperatura foliar. Deste modo, é notório que a abertura estomática pode causar aumento na concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  e, conseqüentemente, incrementar o valor da fotossíntese (SAIBO et al., 2009). Com isso, uma regulação eficaz da abertura estomática é fundamental para que as plantas possam crescer mesmo em situações de sazonalidade da precipitação

**Tabela 3.** Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis de trocas gasosas (A,  $g_s$ , E, Ci, A/E, A/ $g_s$ ,  $T_{\text{foliar}}$  e  $\text{DPV}_{\text{folha-ar}}$ ) de *Ziziphys joazeiro* na estação seca da floresta tropical Mata Atlântica.

Variáveis	$g_s$	E	Ci	A/E	A/ $g_s$	$T_{\text{leaf}}$	$\text{DPV}_{\text{folha-ar}}$
A	0.64**	0.46*	-0.04	0.89**	-0.03	-0.46*	-0.45*
$g_s$		0.93**	0.67**	0.28	-0.73**	-0.16	-0.15
E			0.72**	0.10	-0.78**	0.18	0.19
Ci				-0.47*	-0.98**	0.14	0.16
A/E					0.41	-0.46*	-0.48*
A/ $g_s$						-0.13	-0.15
$T_{\text{foliar}}$							0.99**

Fonte: Autor, 2021.

(\*) e (\*\*) significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ) ( $n = 20$ ).



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 2.** a) condutância estomática versus taxa fotossintética líquida, b) transpiração e c) concentração interna de carbono e d) taxa fotossintética líquida versus eficiência intrínseca de carboxilação de *Ziziphus joazeiro* na estação seca da floresta tropical Mata Atlântica.

O  $DPV_{\text{folha-ar}}$  influenciou negativamente as trocas gasosas das plantas de *Z. joazeiro*. Nesse experimento, pôde-se verificar que com o aumento do  $DPV_{\text{folha-ar}}$  ocorreu um aumento na temperatura foliar ( $r = 0,99^{**}$ ) e, conseqüentemente, diminuição na fotossíntese ( $r = -0,45^*$ ) e eficiência no uso da água ( $r = -0,48^*$ ) (Tabela 3). O aumento do  $DVP_{\text{folha-ar}}$  e temperatura foliar estão diretamente relacionados ao fechamento estomático, resultando em diminuição da condutância estomática. Períodos de secas prolongadas podem causar fechamento estomático nas plantas, podendo ocorrer aumento da temperatura foliar, uma vez que não há dissipação suficiente por meio do processo transpiratório, o que, no caso de nosso

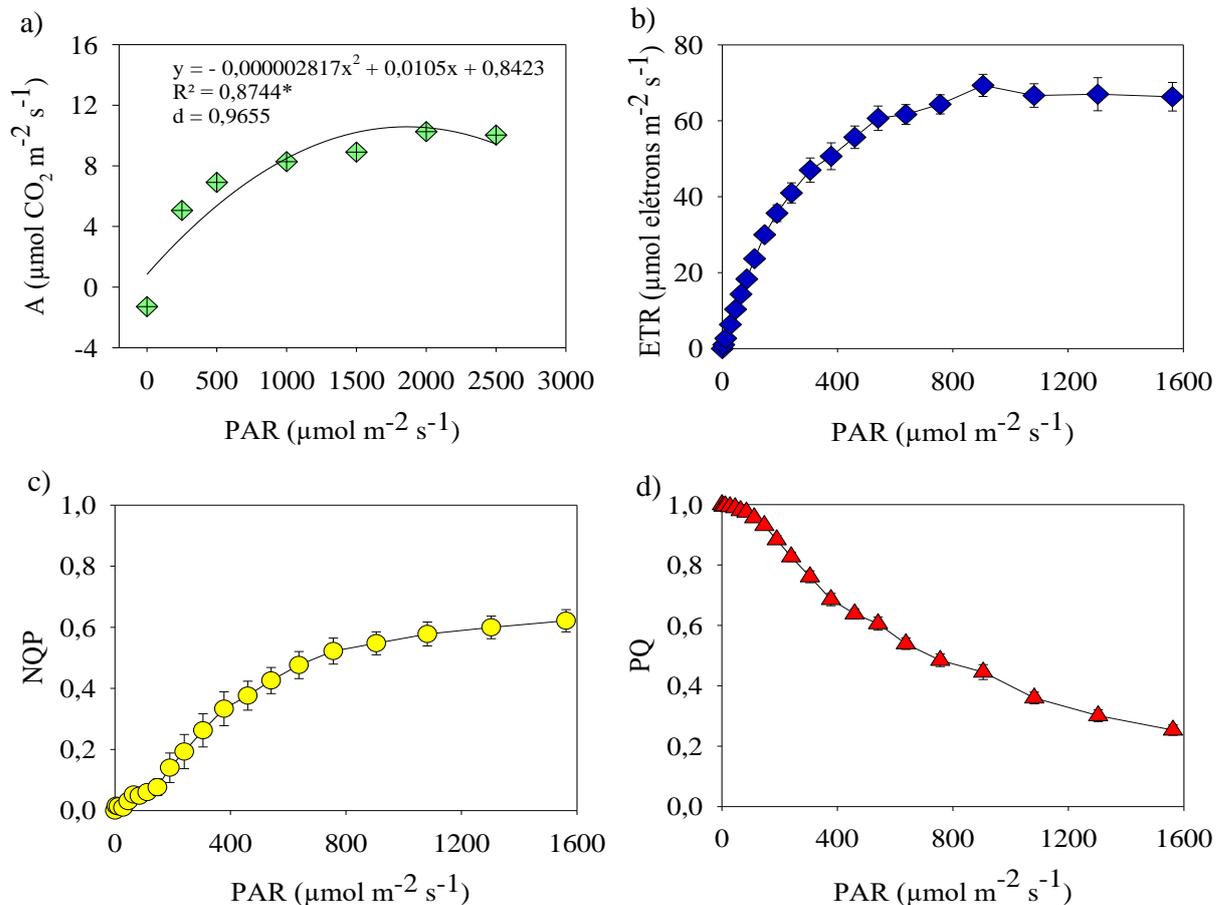
estudo, deve ter sido influenciado pelas elevadas temperaturas e baixa precipitação (Figura 1a e b). É importante salientar que mesmo em situações adversas, a espécie conseguiu ajustar os mecanismos fisiológicos de trocas gasosas para evitar a perda de água pela planta (Tabela 2).

O índice de concordância de Willmontt (d) de 0,96 da estimativa da taxa fotossintética líquida e o coeficiente de determinação igual a 0,87\*\* indicam que os valores estimados da (A) foram próximos dos observados no presente estudo (figura 3a), explicando a acurácia dos resultados obtidos. Ademais, foi observado que o ponto de saturação da fotossíntese ocorre entre 1600-2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) (Figura 3a). Resultados semelhantes foram encontrados por Santos et al. (2015) na mesma espécie, os autores verificaram que a taxa fotossintética líquida foi mais elevada no ponto máximo de radiação fotossinteticamente ativa de 1720  $\mu\text{mol m}^{-1}\text{s}^{-1}$  na ecorregião agreste, no período seco. Em adição, Costa et al. (2016) observaram que a DFFF de até 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  poderiam evitar efeitos de fotoinibição nas plantas jovens de *Z. joazeiro* em altos níveis de radiação. Cabe salientar ainda, que mesmo em níveis excessivos de radiação (até 1600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), não houve dano ao aparato fotossintético nem diminuição na capacidade fotossintética da planta, contribuindo para que não houvesse fotoinibição (Tabela 2).

A curva de resposta a diferentes intensidades de luz também fornece informações fisiológicas importantes para entender a capacidade potencial da fotossíntese, além de informações detalhadas sobre as características do transporte de elétrons, bem como o desempenho fotossintético e fotoquímico das plantas (RALPH; GADEMANN, 2005; WU et al. 2018). Neste trabalho, foi constatado que a ETR e NQP aumentaram com o aumento da luz actínica, saturando entre os valores de 1200-1600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Entretanto, ocorreu decréscimo no PQ (Figura 2b, c e d), evidenciando que com a aplicação de luz de alta intensidade contínua após a saturação, ocorreu redução da energia de excitação capturadas pelos centros de reação do PSII e, conseqüentemente, uma rápida redução de PQ tendendo a zero, uma vez que o PQ é determinado pelo fluxo de elétrons e decresce na proporção em que os centros de reação são fechados, ou seja, redução da quinona *a* (Qa). Neste caso, o PQ está relacionado com a estimativa da disponibilidade de dissipação de energia para o metabolismo do carbono (BOLHÀR-NORDENKAMPF et al. 1989). Rodrigues et al. (2019) estudando a dinâmica sazonal das relações hídricas e eficiência fotoquímicas de *Copaifera langsdorffii* Desf. constataram que a menor dissipação térmica aumentou a excitação dos fotossistemas, resultando na degradação de proteínas do PSII, que está associada ao estresse hídrico.

Foi constatado também que as plantas da espécie *Z. joazeiro* conseguiram assimilar em média 10,66  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  no ponto máximo de saturação, além de transportar 66

$\mu\text{mol}$  de eletros  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para o fotossistema II (Figura 3a e b), indicando que a espécie possui manutenção da capacidade fotossintética para garantir tolerância em períodos de baixa precipitação e sobrevivência nos ambientes onde ocorrem secas sazonais. Em concordância, Silva et al. (2019) verificaram que *Z. joazeiro* possui tolerância a períodos de baixa disponibilidade hídrica, mantendo as atividades fotossintéticas, mesmo no período de baixa disponibilidade de água, garantindo que é importante estudar a fisiologia e estratégias fotoquímicas desta espécie em condições secas para entender como esta espécie sobrevive e se estabelece em diferentes regiões.



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 3.** a) Curvas de luz da taxa fotossintética líquida, b) taxa transportadora de elétrons (ETR), c) coeficiente de extinção não fotoquímico (NPQ) e d) coeficiente de extinção fotoquímico (PQ) em diferentes pulsos progressivos de fótons fotossintéticos (PPFP) ( $n=4$ ).

#### 4. CONCLUSÕES

As estratégias desencadeadas pela espécie *Ziziphys joazeiro* Mart. como diminuição da condutância estomática, manutenção da capacidade fotossintética e eficiente assimilação de  $\text{CO}_2$  são características funcionais de tolerância à seca em seu ambiente natural, o que

permite a planta sobreviver em ambientes por longos períodos de estiagem sem apresentar fotoinibição. Essas características garantem que a planta esteja bem adaptada para sobreviver no ambiente sazonalmente seco do nordeste do Brasil, caracterizado por períodos longos e às vezes intensos de seca.

## REFERÊNCIAS

- BAKER, N. R.; HARBINSON, J.; KRAMER, D. M. Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, p. 1107–1125, 2007.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; OQUIST, G.; SCHREIBERS, U.; LECHNER, E. G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. **Functional Ecology**, v. 3, p. 497 – 514, 1989.
- BRASIL. **Ministério do meio ambiente: Mata Atlântica**. Acesso em: 03 abril 2019. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/informma/item/825-mata-atlantica>.
- BRITO, S. M. O.; COUTINHO, H. D. M.; TALVANI, A.; CORONEL, C.; BARBOSA, A. G. R.; VEGA, C.; MENEZES, I. R. A. Analysis of bioactivities and chemical composition of *Ziziphus joazeiro* Mart. using HPLC–DAD. **Food Chemistry**, v. 186, p. 185–191, 2015.
- BUSSAB, W. O.; MORETTIN P. A. **Estatística básica**. 3 rd. ed. Atual, São Paulo. 1986.
- CARTAXO, S. L.; SOUZA, M. M. A.; ALBUQUERQUE, U, P. Medicinal plants with bioprospecting potential used in semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 131, p. 326–342, 2010.
- COSTA, J. D. S.; SILVA, J. A. B.; COELHO, D. S.; SANTOS, I. E. A.; SEABRA, T. X. Methods for overcoming seed dormancy and the initial growth of *Ziziphus joazeiro* Mart. in different soils. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 29, p. 441 – 449, 2016.
- CPTEC-PROCLIMA. **Programa de monitoramento climático em tempo real da região Nordeste**. Acesso em: 03 de junho 2019. Disponível em: [http://proclima.cptec.inpe.br/balanco\\_hidrico/balancohidrico.shtml](http://proclima.cptec.inpe.br/balanco_hidrico/balancohidrico.shtml).
- KÖPPEN, W. **Climatologia: com um estudio de los climas de latierra**. Fondo de Cultura Economica. México. 1948.
- LAGE-PINTO, F.; BERNINI, E.; OLIVEIRA, J, G.; VITÓRIA, A, P. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative under story of Eucalyptus plantation. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 24, n. 2, p. 95-106, 2012.
- LIMA, N. E.; CARVALHO, A. A.; LIMA-RIBEIRA, M. S.; MANFRIN, M. H. Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. **Rodriguésia**, v. 69, p. 2209-2222, 2018.
- MAXWELL, K., JOHNSON G. N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659–668. 2000.
- NASCIMENTO, V. T., DE MOURA, N. P., SILVA VASCONCELOS, M. A., MACIEL, M. I. S., ALBUQUERQUE, U. P. Chemical characterization of native wild plants of dry seasonal forests of the semi-arid region of northeastern Brazil. **Food Research International**, v. 44, p. 2112–2119, 2011.

OLIVEIRA, M. T.; MATZEK, V.; MEDEIROS, C. D.; RIVAS, R.; FALCÃO, H. M.; SANTOS, M. G. Stress tolerance and ecophysiological ability of an invader and a native species in a seasonally dry tropical forest. **PLoS ONE**, v. 9, p.105-514. 2014.

OSMOND, C. B.; BJÖRKMAN, O.; ANDERSON, D. J. **Physiological in Processes in Plant Ecology**. Towarda Synthesis whit *Atriplex*. Springer Verlag Heidelberg. 1980. 194p.

RALPH, P. J.; GADEMANN, R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity. **Aquatic Botany**, v. 82, p. 222-237, 2005.

REFLORA: **Rhamnaceae in Flora do Brasil 2020 em construção**. Acesso em: 16 de janeiro 2019. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB20675>>.

RODRIGUES, A. L.; DA SILVA BERTHOLDI, A. A.; MANTOAN, L. P. B.; FRANCO, D. M.; HABERMANN, G.; DE ALMEIDA, L. F. R. Seasonal dynamics of the water relations and photochemical efficiency of *Copaifera langsdorffii* Desf. co-occurring in savanna and seasonal forest. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.41, p. 1-12, 2019.

SAIBO, N. J. N.; LOURENC, O, T.; OLIVEIRA, M. M. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. **Annals of Botany**, v. 103, p. 609–623, 2009.

SANTOS, L. M. J.; SILVA, E. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Avaliação comparativa da ecofisiologia do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Martius) em duas ecorregiões do estado de Sergipe em resposta à sazonalidade. **Revista de Biologia Neotropical**, v. 12, p. 8 – 19, 2015.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; HEMINGSSEN, E. A.; BRADSTREET, E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potenciales in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 51, p. 119-125, 1965.

SEMARH: **Secretaria de estado do meio ambiente e dos recursos hídricos**. Acesso em: 03 abril 2019. Disponível em: <http://www.semarh.al.gov.br/tempo-e-clima/banco-de-dados>

SILVA, L. K. S.; ALVES, M. C. J. L.; COSTA, R. N.; SILVA, D. M. R.; SANTOS, J. C. C.; MOURA, F. B. P.; SILVA-JUNIOR, J. M.; SILVA, J. V. Gas exchange and photochemical efficiency of Caatinga plants submitted to different water management strategies. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, p. 1-16, 2019.

SOS MATA ATLÂNTICA. **Atlas da Mata Atlântica**. Acesso em: 05 junho 2019. Disponível em: <https://www.sosma.org.br/projeto/atlas-da-mata-atlantica/dados-mais-recentes/>.

SOUZA, B. C.; OLIVEIRA, R. S.; ARAÚJO, F. S.; LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia**, v. 66, p. 21–32, 2015.

TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G.; BRESSAN-SMITH R. E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, v. 104, p. 199-209, 2005.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; NETO J. D. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, p. 307-311, 2007.

USDA. **United states department of agriculture**. Natural resources conservation service soils. Acesso em: 12 de julho 2019. Disponível em: [https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detail/soils/survey/?cid=nrcs142p2\\_054167](https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detail/soils/survey/?cid=nrcs142p2_054167)

WILLMOTT, C. J. On the validation of models. **Physical Geography**, v. 2, p. 184-194, 1981.

WU, X. H.; WANG, W.; XIE, X. L.; YIN, C. M.; XIE, K. J. Photosynthetic and yield responses of rice (*Oryza sativa* L.) to different water management strategies in subtropical China. **Photosynthetica**, v. 56, p. 1031-1038, 2018.

## CAPÍTULO IV

# VARIAÇÃO SAZONAL DAS TROCAS GASOSAS E RESPOSTAS BIOQUÍMICAS DE COMUNIDADES NATURAIS DE *ZIZIPHUS* *JOAZEIRO* MART. NAS REGIÕES TROPICAL ÚMIDA E SEMIÁRIDA DO NORDESTE, BRASIL

**RESUMO:** Mecanismos funcionais de *Ziziphus joazeiro* foram estudados para entender os mecanismos ecofisiológicos e as respostas bioquímicas dessa espécie crescendo em duas regiões muito próximas geograficamente, mas com características edafoclimáticas bastantes distintas. Nesse sentido, o trabalho teve como objetivo avaliar as respostas fisiológicas, eficiência do aparato fotossintético e sistema antioxidante em comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* em duas condições ambientais, tropical úmida e semiárida nas estações seca e chuvosa no Nordeste do Brasil. Vinte matrizes adultas de *Ziziphus joazeiro* foram selecionadas aleatoriamente em seu ambiente natural em cada área estudada. Os resultados evidenciaram que as plantas de *Ziziphus joazeiro* das regiões tropical úmida e semiárida ( $\leq 600$ ) mm não tiveram influência do déficit de pressão de vapor sobre seus potenciais hídricos nas estações seca e chuvosa. As plantas apresentaram relação inversa do déficit de pressão de vapor, com a fotossíntese, transpiração e concentração interna de carbono nas regiões na estação seca. O aumento do déficit de pressão de vapor apresentou mais efeito nas plantas da região semiárida  $\leq 600$  mm devido a deficiência hídrica do solo, o que induziu ao maior fechamento estomático, para evitar a perda de água. A eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II, pigmentos fotossintetizantes foram maiores na estação chuvosa, porém mesmo no período seco as plantas de *Ziziphus joazeiro* não apresentaram fotoinibição, uma vez que a eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II, representada pela razão  $F_v/F_m$  foi de 0,73. Na estação chuvosa, houve aumento na taxa transportadora de elétrons, diminuição do coeficiente de extinção não fotoquímico e aumento da eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II das plantas de *Z. joazeiro* em todas as regiões quando comparados com a estação seca. O maior conteúdo de peróxido de hidrogênio e maior atividade da enzima ascorbato peroxidase foi verificada na região tropical úmida no período seco. Esses resultados sugerem que o mecanismo do fechamento estomático e a manutenção do potencial hídrico foliar ao longo da sazonalidade ambiental podem ser considerados estratégias adaptativas utilizadas por *Ziziphus joazeiro* Mart. visando limitar a perda de água no solo sob baixa disponibilidade hídrica. Um aparato fotossintético eficiente e uma maior eficiência no uso da água de *Ziziphus joazeiro*, são estratégias funcionais responsáveis pela ausência de fotoinibição em períodos de seca sazonal em regiões semiáridas. A atividade da enzima antioxidante ascorbato peroxidase, associada a enzima catalase é um eficiente sistema de defesa antioxidante na eliminação das espécies reativas de oxigênio e controle do estresse oxidativo nas comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* quando crescidas nas regiões tropical úmida e semiáridas.

**Palavras-chave:** Enzimas antioxidantes, espécies reativas de oxigênio, fotossíntese, Rhamnaceae, seca sazonal.

## 1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas globais possivelmente aumentarão a escassez de água e a intensidade da seca em muitos ambientes, o que tornam necessários estudos relacionados ao uso da água por espécies nativas (ZHOU et al. 2019). Assim, dentre os fatores ambientais, destaca-se à deficiência hídrica como um fator adverso ao crescimento vegetal, tornando-se imprescindíveis os estudos que abordem esta questão (SANCHES; SILVA, 2013). Nos ambientes de terras secas uma característica marcante é a instabilidade climática. Apesar disso, os ecossistemas mantêm sua integridade funcional enquanto se ajustam as variações dos diversos fatores bióticos e abióticos (VANDELEI; MOURA, 2017).

No Brasil, a sazonalidade climática é bastante nítida, principalmente na região do Nordeste. No leste do Nordeste brasileiro, ocorre a sazonalidade e variabilidade interanual da precipitação, caracterizada por uma distribuição de chuvas bastante irregular no período seco, baixos índices de pluviosidade e longos períodos de estiagem (SANTOS et al. 2017). De agosto a fevereiro, o clima nesta região é classificado como seco, semidesértico ou desértico, onde as plantas são submetidas a períodos de baixa disponibilidade de água no solo, grandes intensidades luminosas e altas temperaturas. Por outro lado, nos meses de março a julho, ocorre o período chuvoso, caracterizado por apresentar maiores índices pluviométricos, maior umidade relativa do ar, maior capacidade de água no solo e baixas temperaturas (SANTOS et al. 2017). Entre as ocorrências de espécies confirmadas no nordeste do Brasil está *Ziziphus joazeiro* Mart., uma espécie pertencente à família Rhamnaceae, nativa e endêmica deste país, com distribuição geográfica no semiárido e floresta tropical (REFORA, 2021). A espécie tem grande potencial econômico, usada em indústrias farmacêuticas e cosméticas (BRITO et al. 2014), mas o seu maior interesse econômico é a utilização na medicina popular (CARTAXO et al. 2010), alimentação humana e animal, e uso agroindustrial (NASCIMENTO et al. 2011; CAVALVANTI et al. 2011; SOUSA et al. 2013).

O semiárido nordestino é caracterizado pelo balanço hídrico negativo, com precipitações médias anuais inferiores a 800 mm, insolação média de 2800 h ano<sup>-1</sup> e temperaturas médias anuais entre 23 °C a 27 °C. Estas características induzem a altas taxas de evapotranspiração, configurando déficit hídrico em quase toda a região (SAMPAIO; FREITAS, 2017). Por outro lado, a região de floresta tropical nordestina é caracterizada por ter um clima tropical quente e úmido, elevado teor de umidade, temperaturas médias anuais de 25 °C e índices pluviométricos por volta de 1600 mm ano<sup>1</sup> (KÖPPEN, 1948). Condições ambientais extremas, tais como aumento no déficit de pressão de vapor e altas temperaturas podem afetar a atividade fotossintética nas plantas, induzir o fechamento estomático,

transpiração e diminuir a concentração interna de CO<sub>2</sub> (LAWSON; BLATT, 2014; ZHOU et al. 2019). Como consequência, também pode reduzir o potencial hídrico foliar e induzir um dano fotoquímico ao fotossistema II (SILVA-PINHEIRO et al. 2016).

Além disso, a super excitação dos centros de reação do fotossistema II pode elevar a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), como o peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) nos cloroplastos (CAVERSAN et al. 2012), podendo causar estresse oxidativo e como consequência, degradação de biomoléculas como pigmentos fotossintéticos, proteínas, lipídios e carboidratos (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014) e indução da peroxidação de lipídeos dando origem ao malondialdeído (MDA) (LAXA et al. 2019). Na célula vegetal, enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) são consideradas como integrantes do sistema de defesa, cuja finalidade é proteger o aparato fotossintético (BARBOSA et al. 2014), metabolizando o H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e reduzindo-o a H<sub>2</sub>O nos cloroplastos, citosol, mitocôndrias e peroxissomos, bem como no espaço apoplástico (BARBOSA et al. 2014; SOFO et al. 2015; MARUTA; ISHIKAWA, 2017).

Para entender se *Z. joazeiro* exibiu uma maior capacidade de capturar recursos na região tropical úmida ou uma maior tolerância a períodos de seca sob condições semiáridas, comparamos seu desempenho nas relações hídricas, trocas gasosas, componentes bioquímicos e metabolismo antioxidante ao longo de dois anos de estações chuvosas e secas. Diante disso, as hipóteses a serem testadas neste trabalho foram: 1) na estação seca ocorre aumento de indicadores de estresse, síntese de radicais livres e degradação da membrana (peróxido, malondialdeído); e de enzimas antioxidantes e eficiência do uso da água; 2) na estação seca ocorre diminuição no potencial hídrico foliar; 3) diminuição nas concentrações clorofila *a*, *b*, totais e carotenóides; 4) na estação chuvosa ocorre aumento na taxa fotossintética, condutância estomática, concentração interna de carbono e eficiência fotoquímica em comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* Mart.; 5) As respostas funcionais de *Z. joazeiro* à sazonalidade de precipitação são influenciadas pelo ambiente de crescimento de suas comunidades naturais.

Nesse estudo, é importante desmistificar como os mecanismos fisiológicos e bioquímicos funcionam no *Z. joazeiro* crescendo em duas regiões muito próximas geograficamente, mas com índices pluviométricos bastantes distintos, tropical úmida e semiárida, em períodos das estações seca e chuvosa, a fim de gerar informações sobre as respostas da regulação da perda de água para o ganho de carbono, manutenção da capacidade fotossintética e sistema de defesa antioxidante desta espécie. Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas fisiológicas, eficiência do aparato fotossintético e sistema

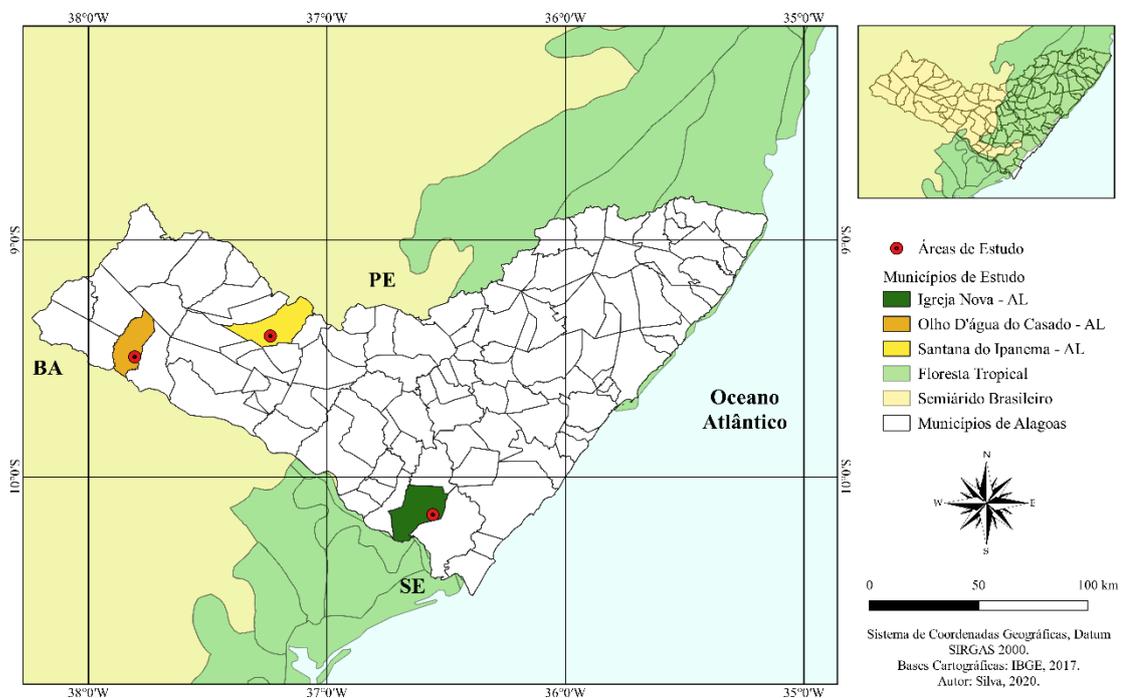
antioxidante em comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* Mart. em duas condições ambientais, tropical úmida e semiárida nas estações seca e chuvosa no Nordeste do Brasil.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Caracterização da área de estudo

Os estudos com *Z. joazeiro* foram conduzidos em duas regiões distintas do Estado de Alagoas nas estações seca e chuvosa nos anos de 2018 e 2019, respectivamente. A primeira região está situada no município de Igreja Nova, Zona da Mata alagoana, no bioma Mata Atlântica (10°09'46" S, 36°33'15" W) (Figura 1). A região se caracteriza por ter um clima tropical quente e úmido, caracterizado como tropical chuvoso com verão seco, com índices pluviométricos por volta de 1.600 mm ano<sup>-1</sup> (KÖPPEN, 1948).

A segunda região de estudo foi nos municípios de Santana do Ipanema (09°24'15,9" S; 37°14'14,9" W) e Olho D'água do casado (09°29'34,6" S; 37°48'22,6" W), no Sertão alagoano, no bioma Caatinga, as quais possui clima do tipo tropical semiárido (Figura 1), com uma estação chuvosa bem definida nos meses de março a julho e um período seco durante os meses de verão, possui escassez de chuvas e grande irregularidade em sua distribuição, variando de 250 mm a 750 mm ano<sup>-1</sup> (KÖPPEN, 1948).



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 1.** Caracterização e localizações das áreas de estudo.

Os solos das áreas estudadas foram classificados como franco-argiloarenoso, franco-arenoso e arenoso, respectivamente, a partir da caracterização físico-química (Tabela 1) (QUOOS, 2021; USDA, 2021).

**Tabela 1.** Caracterização físico-química dos solos utilizado no experimento.

<b>Franco-Argiloarenoso (Igreja Nova)</b>											
Características químicas											
pH	MO	P <sub>resina</sub>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	H+Al	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	CTC <sub>efetiva</sub>	V	m
CaCl <sub>2</sub>	g/Kg	-----mg/dm <sup>-3</sup> -----			-----cmol <sub>c</sub> /dm <sup>-3</sup> -----			-----		%	%
5,3	21,6	9,0	230	15,0	0,08	4,03	3,42	1,13	5,29	56,0	2,0
Características físicas											
Areia grossa		Areia fina		Silte	Argila		Classificação textural				
-----g/Kg-----											
570		60		130	240		<b>Franco-Argiloarenosa</b>				
CC (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )	PM (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )	SS (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		TD (cm/h)							
0,24	0,15	0,46		0,45							
<b>Franco-Arenoso (Santana do Ipanema)</b>											
Características químicas											
pH	MO	P <sub>resina</sub>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	H+Al	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	CTC <sub>efetiva</sub>	V	m
CaCl <sub>2</sub>	g/Kg	-----mg/dm <sup>-3</sup> -----			-----cmol <sub>c</sub> /dm <sup>-3</sup> -----			-----		%	%
6,5	25,9	73,0	180	20,0	0,05	1,79	12,21	3,54	16,35	90,0	0,0
Características físicas											
Areia grossa		Areia fina		Silte	Argila		Classificação textural				
-----g/Kg-----											
280		390		170	160		<b>Franco-Arenosa</b>				
CC (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )	PM (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )	SS (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		TD (cm/h)							
0,21	0,11	0,44		1,15							
<b>Arenoso (Olho D'água do Casado)</b>											
Características químicas											
pH	MO	P <sub>resina</sub>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	H+Al	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	CTC <sub>efetiva</sub>	V	m
CaCl <sub>2</sub>	g/Kg	-----mg/dm <sup>-3</sup> -----			-----cmol <sub>c</sub> /dm <sup>-3</sup> -----			-----		%	%
5,4	2,9	13,0	50	15,0	0,05	1,54	1,99	0,77	3,01	66	2,0
Características físicas											
Areia grossa		Areia fina		Silte	Argila		Classificação textural				
-----g/Kg-----											
830		120		20	30		<b>Areia</b>				
CC (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )	PM (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )	SS (cm <sup>3</sup> /cm <sup>3</sup> )		TD (cm/h)							
0,11	0,04	0,32		13,26							

Fonte: Autor, 2021.

## 2.2 Seleção dos indivíduos

Neste estudo foram escolhidas vinte matrizes adultas de *Z. joazeiro* selecionadas aleatoriamente em seu ambiente natural em cada área estudada. As análises fisiológicas foram mensuradas e padronizadas nas folhas totalmente expandidas dos ramos laterais do terço médio da copa das árvores. As análises fisiológicas foram feitas em duas épocas diferentes, sempre em datas próximas. Na estação seca, as avaliações foram feitas em 11/12/2018 na região tropical úmida e em 04/12/2018 e 13/12/2018 nas regiões semiáridas. Na estação

chuvosa, as avaliações foram feitas em 23/07/2019 na região tropical úmida e em 09/07/2019 e 17/07/2019 nas regiões semiáridas.

## **2.3 Análises fisiológicas**

### **2.3.1 Potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ )**

A determinação do potencial hídrico foliar foi determinada ao meio dia utilizando uma bomba de pressão do tipo Scholander (SCHOLANDER et al. 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA).

### **2.3.2 Trocas gasosas das folhas**

As trocas gasosas das folhas foram determinadas entre 8:30 e 11:30 horas, utilizando um analisador de gases a infravermelho (IRGA - Modelo LI6400XT, LICOR, Lincoln, USA), sob concentrações de  $\text{CO}_2$  em  $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$  e uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) específico de  $1600 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , de acordo com curva de luz previamente realizada. Foram quantificados a taxa fotossintética líquida ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a concentração interna de carbono ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ ), a eficiência do uso da água ( $A/E$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) e o déficit de pressão de vapor folha-ar ( $\text{DPV}_{\text{folha-ar}}$ ) (OSMOND et al. 1980).

### **2.3.3 Eficiência quântica efetiva e máxima**

A eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II (PSII) foi determinada com o fluorômetro PAM-2500 (Walz, Alemanha) nas mesmas folhas escolhidas para análise de trocas gasosas. A eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) foi determinada após a adaptação das folhas ao escuro por 30 minutos por meio de clips foliares especiais. As medidas foram realizadas após pulsos de luz saturantes de  $8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante um segundo, para promover o fechamento dos centros de reações do PSII, de acordo com o método descrito por (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Os coeficientes de extinção não fotoquímica ( $q_N$ ), coeficiente de extinção fotoquímica ( $q_P$ ), taxa de transporte de elétrons (ETR) e a eficiência fotoquímica efetiva do PSII (PSII) em resposta a curva de saturação de luz, também foram quantificados utilizando o fluorômetro PAM-2500 (Walz, Alemanha) nas mesmas folhas escolhidas para análise de trocas gasosas. (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Os demais parâmetros da curva foram pré-determinados em curvas teste e consistiram de 21 pulsos progressivos de fótons

fotossintéticos (0, 5, 12, 28, 46, 65, 85, 112, 147, 190, 240, 305, 378, 460, 541, 637, 756, 905, 1082, 1303 e 1562  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), com intervalos de 20 segundos entre pulsos e duração média de 4 minutos. Para o cálculo da ETR, um fator de 0,5 foi usado como a fração de fótons que ativam as clorofilas associadas ao PSII e 0,84 como a quantidade de luz absorvida pelas folhas (BAKER et al. 2007).

#### **2.4 Intensidade de verde (SPAD)**

A estimativa do conteúdo de clorofila via leitura SPAD (índice SPAD) foi estimado utilizando o SPAD-502 medidor portátil de clorofila (Minolta Corporation, Ramsey, NJ, EUA). O índice SPAD corresponde ao teor de cor verde na folha e seu valor é equivalente à quantidade de luz transmitida pela folha em duas regiões de comprimento de onda vermelho e infravermelho (TORRES NETTO et al. 2005).

#### **2.5 Conteúdo de pigmentos fotossintetizantes**

Os conteúdos de clorofila *a*, *b* e os carotenoides foram quantificados utilizando 12 discos foliares com aproximadamente 50 mg da MF das folhas. Os discos foliares foram acondicionados em tubos de vidro protegidos com papel alumínio contendo 5 mL de acetona a 80%, acondicionados ao abrigo da luz a 4 °C durante 48 horas. Posteriormente, foram realizadas as leituras de absorvância dos extratos a 480, 645, 663 nm de comprimento de onda, em espectrofotômetro. Os níveis de clorofila *a*, *b* e os carotenoides foram calculados como descrito por Lichtenthaler (1987), e expressos em  $\text{mg g}^{-1}$  MF. Em seguida, foi calculado o conteúdo de clorofila total (*a+b*).

#### **2.6 Extração e quantificação enzimática**

Os extratos para quantificação da atividade das enzimas ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT) e de proteínas solúveis foram obtidos através da maceração a frio com auxílio de almofariz, pistilo e  $\text{N}_2$ . Cerca de 0,2 g de tecido foliar foi submetido a extração em solução contendo 50 mM de tampão fosfato de sódio Na-P (pH 7,0), 2 g de Polivinilpolipirrolidona (PVPP), 0,1 mM de ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA) e 2 mM de ácido ascórbico, perfazendo um volume final de 2000  $\mu\text{L}$ . O extrato foi centrifugado a 10000 x g, por 40 minutos, a 4 °C.

A quantificação de proteínas foi realizada em espectrofotômetro a 595 nm, conforme o protocolo de Bradford (1976), utilizando-se albumina de soro bovino como padrão. A atividade da APX foi obtida seguindo a metodologia de Nakano; Asada (1981), com

modificações. Para a medida de atividade, foram utilizados 30  $\mu\text{L}$  de extrato adicionado a 1370  $\mu\text{L}$  de tampão fosfato de potássio ( $\text{K-PO}_4$ ) 50 mM (pH 7,0), 200  $\mu\text{L}$  de ascorbato de sódio 5 mM (dissolvido em 30 mL de  $\text{K-PO}_4$ ), 200  $\mu\text{L}$  de EDTA 1 mM (dissolvido em 100 mL de  $\text{K-PO}_4$ ), 200  $\mu\text{L}$  de peróxido de hidrogênio 1 mM (diluído em 100 mL de  $\text{K-PO}_4$ ). A atividade da enzima foi determinada pelo acompanhamento da oxidação do ascorbato, a cada 10 segundos, durante dois minutos. A reação oxidativa foi monitorada em espectrofotômetro a 290 nm, em triplicata. A unidade da atividade da APX foi definida como a conversão de 1  $\mu\text{M}$  de ácido ascórbico em monodehidroascorbato durante dois minutos. O coeficiente de extinção molar ( $\epsilon$ ) utilizado nos cálculos para esta enzima foi  $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$  e expressa em unidade  $\text{mg}^{-1}$  de proteína.

A atividade da CAT foi quantificada segundo Havar; Mchale (1987), com modificações. Aliquotas de 30  $\mu\text{L}$  do extrato enzimático foram adicionadas a 2595  $\mu\text{L}$  de tampão fosfato de potássio ( $\text{K-PO}_4$ ) 50 mM (pH 7,5) e 375  $\mu\text{L}$  de peróxido de hidrogênio 100 mM (dissolvido em 10 mL  $\text{K-PO}_4$ ). A atividade da enzima foi determinada em espectrofotômetro, pela redução da absorbância a 240 nm, por um minuto, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio, em triplicata. Uma unidade da atividade da CAT foi definida como a degradação de 1  $\mu\text{M}$  de  $\text{H}_2\text{O}_2$  durante um minuto. O coeficiente de extinção molar ( $\epsilon$ ) utilizado nos cálculos para esta enzima foi  $36 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ , e expressa como unidade  $\text{mg}^{-1}$  de proteína.

## **2.7 Peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) e peroxidação de lipídeos**

O conteúdo de peróxido de hidrogênio foi determinado de acordo com Velikova et al. (2000). Foi macerado cerca de 0,1 g de material fresco congelado, em solução ácida composta por 2000  $\mu\text{L}$  de TCA (ácido tricloroacético) a 0,1% (m/v) e centrifugados a 10000 x g por 10 minutos a 4 °C. Em tubos de ensaio contendo 900  $\mu\text{L}$  de tampão fosfato de potássio 10 mM (pH 7,0) e 1000  $\mu\text{L}$  de iodeto de potássio 1 M, foram adicionados 100  $\mu\text{L}$  do sobrenadante e a mistura incubada por 10 min a 30 °C. Posteriormente, a absorbância foi realizada a 390 nm, em triplicata, e o conteúdo de  $\text{H}_2\text{O}_2$  foi calculado por meio de uma curva padrão de peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) estabelecida previamente, expresso em  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ MF}$ .

A peroxidação lipídica foi determinada pela quantificação das espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), como descrito por Cakmak; Horst (1991) com pequenas modificações. Foi macerado cerca de 0,1 g com 2000  $\mu\text{L}$  de TCA 0,1%. O homogeneizado foi então centrifugado a 10000 x g por 10 minutos a 4 °C. Aliquotas de 200  $\mu\text{L}$  do sobrenadante foram adicionadas a 1800  $\mu\text{L}$  do meio de reação composto por ácido tiobarbitúrico (TBA)

0,5% (m/v) e TCA 10% (m/v) e incubados a 90 °C por 60 minutos com interrupção da reação pelo rápido resfriamento em banho de gelo. Os extratos foram novamente centrifugados sob mesma rotação e tempo anteriores, para clareamento e ausência de interferentes. A absorbância da amostra foi determinada a 532 nm, em triplicata, e para se obter os valores de absorbância líquida, o valor foi descontado da absorbância inespecífica a 600 nm. A peroxidação de lipídeos através da quantificação de malondialdeído (MDA) foi expressa em  $\text{nmol g}^{-1} \text{MF}$ .

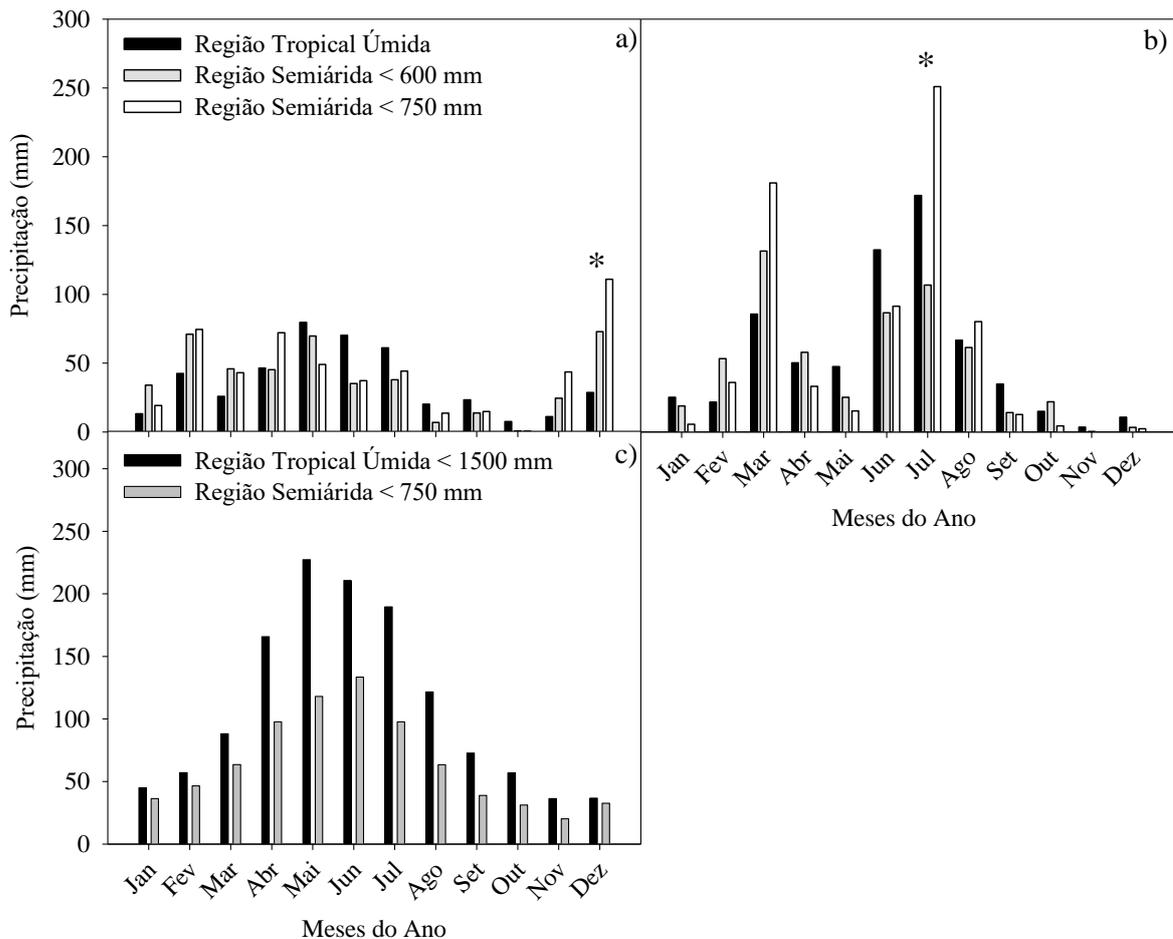
## **2.8 Análise estatística**

Os dados foram submetidos à análise de variância por área experimental utilizando o programa estatístico SISVAR, versão 5.6 build 86. Logo após se procedeu a análise conjunta dos experimentos e as médias comparadas pelo teste de Tukey a  $p < 0,05$  de probabilidade, utilizando o mesmo programa estatístico (FERREIRA, 2014). Para realizar a análise de componente principal (PCA) utilizamos o software Paleontological Statistics-PAST, versão 3.18.

## **3. RESULTADOS**

### **3.1 Caracterização Climatológica**

Nas duas regiões estudadas, tropical úmida e semiárida, pôde-se observar duas estações, uma seca e outra chuvosa durante o período de estudo, dezembro/2018 a julho/2019 (Figura 2). A precipitação acumulada na região tropical úmida (Igreja Nova) no período estudado foi de 429 mm e 665 mm nos anos de 2018 e 2019, respectivamente. Por outro lado, na região semiárida  $\leq 600 \text{ mm ano}^{-1}$  (Santana do Ipanema) a precipitação acumulada foi de 457 mm em 2018 e 581 mm em 2019. Já na região semiárida  $\leq 750 \text{ mm ano}^{-1}$  (Olho D'água do Casado) a precipitação acumulada foi de 522 mm e 713 mm nos anos de 2018 e 2019, respectivamente. (Figura 2a, b). A precipitação do clima tropical úmido, foi bem abaixo da série de dados climatológicos de 30 anos, uma vez que nesta região a precipitação média é de  $1300 \text{ mm ano}^{-1}$ , caracterizando período de baixa disponibilidade hídrica (Figura 2c).



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 2.** a) Precipitação durante o ano de 2018 nas áreas de estudo (mm) na estação seca, b) Precipitação durante o ano de 2019 nas áreas de estudo (mm) na estação chuvosa e c) precipitação histórica ao longo da série de dados de 30 anos nas regiões tropical úmida e semiáridas (mm). (\*) asteriscos indicam períodos de avaliações.

### 3.2 Variação do potencial hídrico e das trocas gasosas

As diferenças de trocas gasosas de *Ziziphus joazeiro* Mart. cultivado na região tropical úmida e semiárida refletiram as variações das condições climáticas do ambiente do local (Tabela 2).

As plantas de *Z. joazeiro* apresentaram potencial hídrico foliar médio de -2,12 MPa, a exceção da região semiárida  $\leq 750$  mm na estação chuvosa (Tabela 2).

O DPV foi maior no período de seca nas regiões semiáridas, apresentando valor máximo de 4,43 KPa na região semiárida  $\leq 600$  mm (Tabela 2). O DPV teve influência negativa sobre as trocas gasosas de *Ziziphus joazeiro*. Quando considerados todos os dados de trocas gasosas na época seca, observou-se uma diminuição na fotossíntese, transpiração e concentração interna de carbono. Por outro lado, na estação chuvosa, plantas mais hidratadas,

com condutância estomática acima de  $0,25 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  o DPV não influenciou a fotossíntese, transpiração, eficiência no uso da água e concentração interna de carbono (Tabela 2).

Os valores de condutância estomática, fotossíntese, transpiração e concentração interna de carbono nas plantas de *Z. joazeiro* foram maiores na estação chuvosa, quando comparado com a estação seca (Tabela 2). Do mesmo modo que, tanto na estação seca quanto na chuvosa, estes valores foram semelhantes nas regiões tropical úmida e semiárida  $\leq 750 \text{ mm}$  (Tabela 2).

A taxa mais baixa de condutância estomática foi verificada na região semiárida  $\leq 600 \text{ mm}$ , apresentando valores próximos de zero ( $0,03 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Esse período foi considerado o mais seco em ambos os locais quando comparado com as demais épocas de estudo, tendo elevado DPV, baixa taxa fotossintética, transpiração e concentração interna de carbono e aumento na eficiência no uso da água nas plantas de *Z. joazeiro* (Tabela 2).

**Tabela 2.** Potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ) e trocas gasosas das folhas de *Ziziphus joazeiro* nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiáridas.

Estações	Regiões	$\Psi_w$ ***	DPV***	$g_s$ **	$A$ **	$E$ *	$A/E$ ***	$C_i$ ***
Seca	Tropical úmida	-2,05 <sup>Aa</sup>	3,91 <sup>Ab</sup>	0,17 <sup>Ba</sup>	8,57 <sup>Bb</sup>	2,33 <sup>Aa</sup>	3,67 <sup>Ac</sup>	282,02 <sup>Aa</sup>
	Semiárida $\leq 600 \text{ mm}$	-2,02 <sup>Aa</sup>	4,43 <sup>Aa</sup>	0,03 <sup>Bc</sup>	6,37 <sup>Bc</sup>	0,60 <sup>Bb</sup>	10,61 <sup>Aa</sup>	149,45 <sup>Bc</sup>
	Semiárida $\leq 750 \text{ mm}$	-2,16 <sup>Aa</sup>	3,95 <sup>Ab</sup>	0,10 <sup>Bb</sup>	10,62 <sup>Ba</sup>	2,02 <sup>Ba</sup>	5,25 <sup>Ab</sup>	211,82 <sup>Bb</sup>
Chuvosa	Tropical úmida	-2,15 <sup>Aa</sup>	3,87 <sup>Aa</sup>	0,30 <sup>Aa</sup>	12,56 <sup>Aa</sup>	2,53 <sup>Aa</sup>	4,96 <sup>Ab</sup>	303,17 <sup>Aa</sup>
	Semiárida $\leq 600 \text{ mm}$	-2,12 <sup>Aa</sup>	3,79 <sup>Bb</sup>	0,11 <sup>Ac</sup>	10,01 <sup>Ab</sup>	1,36 <sup>Ab</sup>	7,36 <sup>Ba</sup>	233,35 <sup>Ab</sup>
	Semiárida $\leq 750 \text{ mm}$	-0,99 <sup>Bb</sup>	3,66 <sup>Bc</sup>	0,25 <sup>Ab</sup>	12,24 <sup>Aa</sup>	2,62 <sup>Aa</sup>	4,67 <sup>Ab</sup>	279,94 <sup>Aa</sup>
CV		20,41	2,55	37,18	20,94	27,67	35,53	14,62

Fonte: Autor, 2021.

<sup>(ns)</sup> não significativo; (\*)  $p < 0,05$ ; (\*\*)  $p < 0,01$ ; (\*\*\*)  $p < 0,001$ ; (CV) coeficiente de variação.

Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as estações (letras maiúsculas) e regiões (letras minúsculas), e os asteriscos denotam interações significativas entre estação e biomas (ANOVA, testes de Tukey,  $P < 0,05$ ).

### 3.3 Fluorescência da clorofila e teores de pigmentos fotossintéticos

A eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II, SPAD, Clorofila *a* e carotenoides nas plantas de *Z. joazeiro* foram maiores na estação chuvosa, quando comparado com a estação seca (Tabela 3). Por outro lado, no período mais seco (semiárida  $\leq 600 \text{ mm}$ ), houve diminuição dos pigmentos fotossintéticos, a exceção do SPAD, em comparação com a região tropical úmida na estação seca (Tabela 3).

Na estação chuvosa, os teores de pigmentos fotossintéticos de *Ziziphus joazeiro* na região semiárida  $\leq 600$  mm foram superiores aos obtidos nas demais regiões, a exceção de carotenoides que não houve efeito (Tabela 3).

**Tabela 3.** Eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II e teores de pigmentos fotossintéticos de *Ziziphus joazeiro* nas estações nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiáridas.

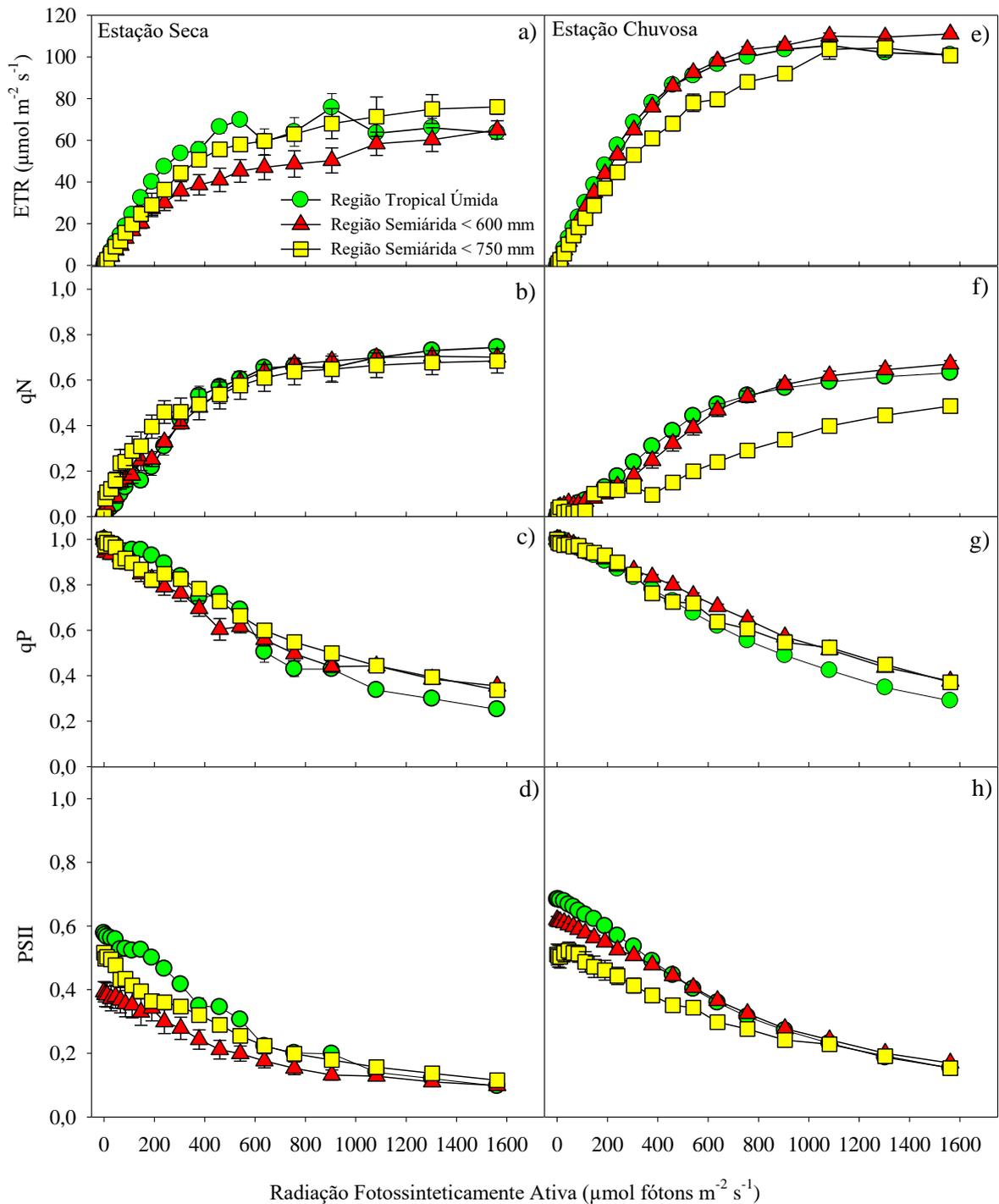
Estações	Regiões	$F_v/F_m$ ***	PSII*	SPAD*	Chl a***	Chl b***	Chl l***	Cart***
Seca	Tropical úmida	0,75 <sup>Ba</sup>	0,59 <sup>Ba</sup>	25,85 <sup>Ba</sup>	0,44 <sup>Ba</sup>	1,12 <sup>Aa</sup>	1,56 <sup>Aa</sup>	0,19 <sup>Aa</sup>
	Semiárida $\leq 600$ mm	0,73 <sup>Ba</sup>	0,53 <sup>Bb</sup>	28,53 <sup>Ba</sup>	0,31 <sup>Bb</sup>	0,07 <sup>Bb</sup>	0,38 <sup>Bb</sup>	0,07 <sup>Bb</sup>
	Semiárida $\leq 750$ mm	0,67 <sup>Bb</sup>	0,49 <sup>Bb</sup>	22,40 <sup>Bb</sup>	0,43 <sup>Bab</sup>	1,13 <sup>Aa</sup>	1,56 <sup>Aa</sup>	0,17 <sup>Aa</sup>
Chuvosa	Tropical úmida	0,79 <sup>Aa</sup>	0,70 <sup>Aa</sup>	38,44 <sup>Ab</sup>	1,13 <sup>Ab</sup>	0,35 <sup>Bb</sup>	1,48 <sup>Bb</sup>	0,17 <sup>Aa</sup>
	Semiárida $\leq 600$ mm	0,77 <sup>Aa</sup>	0,68 <sup>Aab</sup>	41,78 <sup>Aa</sup>	1,26 <sup>Aa</sup>	0,42 <sup>Aa</sup>	1,68 <sup>Aa</sup>	0,15 <sup>Aa</sup>
	Semiárida $\leq 750$ mm	0,77 <sup>Aa</sup>	0,63 <sup>Ab</sup>	35,52 <sup>Ab</sup>	0,92 <sup>Ac</sup>	0,25 <sup>Bc</sup>	1,17 <sup>Bc</sup>	0,17 <sup>Aa</sup>
CV		4,85	14,26	13,23	21,89	26,77	22,70	24,62

Fonte: Autor, 2021.

<sup>(ns)</sup> não significativo; (\*)  $p < 0,05$ ; (\*\*)  $p < 0,01$ ; (\*\*\*)  $p < 0,001$ ; (CV) coeficiente de variação.

Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as estações (letras maiúsculas) e regiões (letras minúsculas), e os asteriscos denotam interações significativas entre estação e biomas (ANOVA, testes de Tukey,  $P < 0,05$ ).

Na estação chuvosa, houve aumento na ETR, diminuição do qN e aumento do PSII das plantas de *Z. joazeiro* em todas as regiões quando comparados com as plantas na estação seca (Figura 3). A baixa disponibilidade de água na estação seca reduziu a ETR das plantas de *Z. joazeiro*, mas foi mais evidente nas plantas da região semiárida  $\leq 600$  mm (Figura 3a), causando com isto aumento no qN (Figura 3b). Desempenho semelhante do qP foi observado nas plantas de *Z. joazeiro* nas diferentes regiões, tanto na estação seca, quanto na chuvosa (Figura 3c, g). Por outro lado, o desempenho do PSII nas plantas de *Z. joazeiro* foi maior na estação chuvosa em todas as regiões, quando comparado com a estação seca (Figura 3d, h).



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 3.** a) taxa transportadora de elétrons (ETR) na estação seca, b) coeficiente de extinção não fotoquímico (qN) na estação seca, c) coeficiente de extinção fotoquímico (qP) na estação seca, d) eficiência fotoquímica efetiva do PSII na seca, e) taxa transportadora de elétrons (ETR) na estação chuvosa, f) coeficiente de extinção não fotoquímico (qN) na estação chuvosa, g) coeficiente de extinção fotoquímico (qP) na estação chuvosa, h) eficiência fotoquímica efetiva do PSII na estação chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiáridas sob diferentes pulsos progressivos de fótons fotossintéticos (PPFP) (n=3).

### 3.4 Enzimas antioxidantes, conteúdo de malondialdeído e peróxido de hidrogênio

Na estação seca, a atividade de APX teve aumento nas plantas de *Z. joazeiro* nas regiões tropical úmida e semiárida  $\leq 750$  mm, quando comparado com a estação chuvosa (Tabela 4). A maior atividade desta enzima foi verificada na região tropical úmida no período seco (Tabela 4). A atividade da enzima CAT não sofreu alteração nas regiões e estações, a exceção da região semiárida  $\leq 750$  mm no período chuvoso (Tabela 4). Por outro lado, o conteúdo de MDA foi maior na estação chuvosa, nas regiões tropical úmida e semiárida  $\leq 750$  mm (Tabela 4). Enquanto que na estação seca, o maior conteúdo de MDA foi verificado na região semiárida  $\leq 600$  mm (Tabela 4). Já para o conteúdo de  $H_2O_2$ , foi constatado aumento na estação seca nas regiões tropical úmida e semiárida  $\leq 600$  mm, com maior conteúdo na região tropical úmida (Tabela 4).

**Tabela 4.** Atividades das enzimas antioxidantes ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), conteúdo de malondialdeído (MDA) e conteúdo de peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) em *Ziziphus joazeiro* nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiáridas.

Estações	Regiões	APX***	CAT***	MDA*	$H_2O_2$ ***
Seca	Tropical úmida	1,25 <sup>Aa</sup>	0,08 <sup>Aa</sup>	38,07 <sup>Ba</sup>	7,82 <sup>Aa</sup>
	Semiárida $\leq 600$ mm	0,44 <sup>Ab</sup>	0,09 <sup>Aa</sup>	42,63 <sup>Aa</sup>	6,27 <sup>Ab</sup>
	Semiárida $\leq 750$ mm	0,52 <sup>Ab</sup>	0,04 <sup>Bb</sup>	26,93 <sup>Bb</sup>	4,07 <sup>Ac</sup>
Chuvosa	Tropical úmida	0,54 <sup>Ba</sup>	0,09 <sup>Aa</sup>	52,23 <sup>Aa</sup>	6,07 <sup>Ba</sup>
	Semiárida $\leq 600$ mm	0,52 <sup>Aa</sup>	0,09 <sup>Aa</sup>	47,92 <sup>Aa</sup>	2,59 <sup>Bc</sup>
	Semiárida $\leq 750$ mm	0,18 <sup>Bb</sup>	0,11 <sup>Aa</sup>	40,83 <sup>Ab</sup>	4,39 <sup>Ab</sup>
CV		30,26	34,29	21,98	33,59

Fonte: Autor, 2021.

<sup>(ns)</sup> não significativo; (\*)  $p < 0,05$ ; (\*\*)  $p < 0,01$ ; (\*\*\*)  $p < 0,001$ ; (CV) coeficiente de variação.

Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as estações (letras maiúsculas) e regiões (letras minúsculas), e os asteriscos denotam interações significativas entre estação e biomas (ANOVA, testes de Tukey,  $P < 0,05$ ).

### 3.5 Análise de componente principal (PCA)

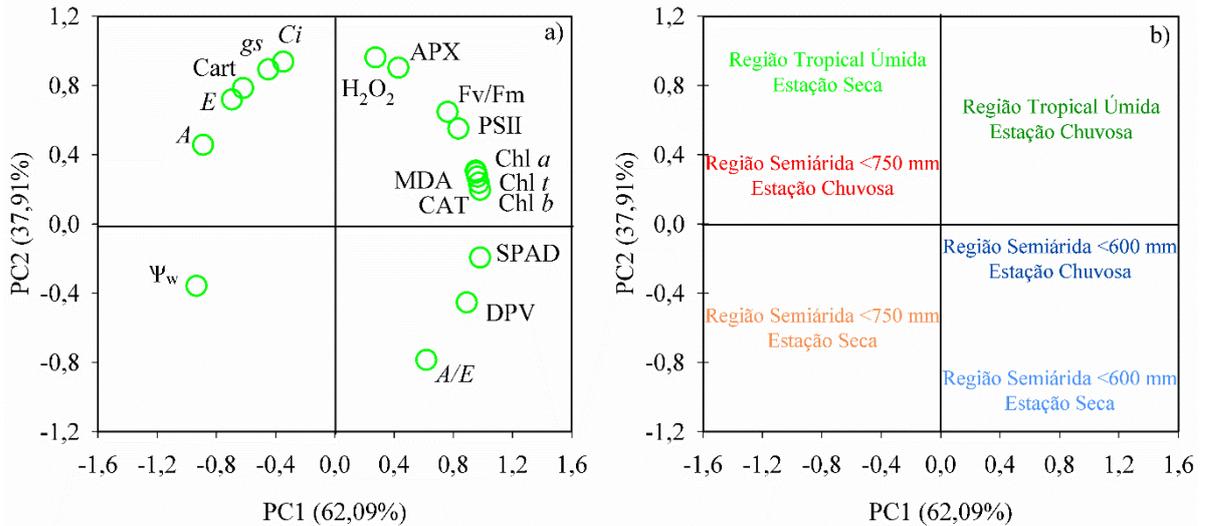
O conjunto completo de dados fisiológicos foi submetido a uma análise multivariada via PCA e os dois primeiros componentes explicaram 100% da variância total em diferentes regiões (Tabela 5; Figura 4). / (Figura 4).

Na estação chuvosa da região tropical úmida, o PC1 estava associado positivamente a Fv/Fm, PSII, Chl *a*, Chl *b*, Chl *t*, APX, CAT e MDA (Tabela 5); enquanto o PC2 estava relacionado positivamente a Fv/Fm, PSII, APX e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Tabela 5). Esses resultados indicam que as plantas de *Z. joazeiro* estavam fortemente relacionadas a estas variáveis (Figura 4). Por outro lado, na estação seca da região tropical úmida e estação chuvosa da região semiárida o PC1 estava relacionado negativamente a *A*, *g<sub>s</sub>*, *E*, *Ci* e *Cart* (Tabela 5); enquanto PC2 relacionado positivamente a estas mesmas variáveis. Estes resultados indicam que estas variáveis foram responsáveis pelo agrupamento das plantas de *Z. joazeiro* nestas diferentes regiões e estações (Figura 4). As variáveis DPV, *A/E* e SPAD foram responsáveis pelo agrupamento das plantas de *Z. joazeiro* na região semiárida  $\leq 600$  mm na estação seca e chuvosa (Tabela 5; Figura 4). Já o  $\Psi_w$  foi a variável com maior poder discriminatório negativamente em PC1, responsável pela separação das plantas de *Z. joazeiro* na região semiárida  $\leq 750$  mm na estação seca (Tabela 5; Figura 4).

**Tabela 5.** Resumo dos resultados da análise de componentes principais (PCA) das variáveis fisiológicas de *Ziziphus joazeiro* nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiáridas.

Variáveis fisiológicas	Correlação com variáveis fisiológicas	
	PC 1	PC 2
DPV	0,89	-0,45
$\Psi_w$	-0,93	-0,35
Fv/Fm	0,76	0,64
PSII	0,83	0,55
<i>A</i>	-0,88	0,45
<i>g<sub>s</sub></i>	-0,44	0,89
<i>E</i>	-0,69	0,71
<i>A/E</i>	0,61	-0,78
<i>Ci</i>	-0,34	0,93
Chl <i>a</i>	0,95	0,30
Chl <i>b</i>	0,98	0,19
Chl <i>t</i>	0,96	0,27
<i>Cart</i>	-0,61	0,78
SPAD	0,98	-0,19
APX	0,42	0,90
CAT	0,97	0,23
MDA	0,95	0,29
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	0,27	0,96
Variância explicada (%)	62,09	37,91

Fonte: Autor, 2021.



Fonte: Autor, 2021.

**Figura 4.** Análise de componentes principais (PCA) das variáveis fisiológicas de *Ziziphus joazeiro* nas estações seca e chuvosa em condições de campo nas regiões tropical úmida e semiáridas. PC1 e PC2: o primeiro e segundo componente principal, respectivamente.

#### 4. DISCUSSÃO

Na estação chuvosa, somente as plantas de *Ziziphus joazeiro* da região Semiárida  $\leq 750$  mm tiveram aumento do potencial hídrico foliar (-0,99 MPa), demonstrando a sensibilidade à variação da capacidade de água disponível no solo, uma vez que o solo se apresentava bastante seco, característico do ambiente e resultante da baixa quantidade de chuvas nos anos anteriores. Entretanto no início de julho de 2019 ocorreu um dos maiores índices pluviométricos já registrados na área de estudo nos últimos 30 anos, 250 mm, de acordo com a Secretaria de Estado do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos de Alagoas (SEMARH, 2014), devido a isto, o suprimento de água no solo atingiu a capacidade de campo, disponibilizando para as plantas toda a água que necessitavam. Resultados semelhantes foram verificados em *Pseudobombax* sp, *Ziziphus joazeiro*, *Bumelia sartorum* e *Schinopsis brasiliensis* na região semiárida (TROVÃO et al. 2007). Estes autores constataram aumento no potencial hídrico foliar na estação chuvosa quando comparado com a seca, em decorrência da maior disponibilidade de água no solo nesta estação.

Na estação seca da região semiárida  $\leq 600$  mm, o aumento do DPV (4,43 MPa) induziu o fechamento estomático, em decorrência disto ocorreu diminuição na fotossíntese, transpiração e concentração interna de carbono, bem como o aumento na eficiência no uso da água. Comportamento semelhante foi encontrado em *Z. joazeiro* no semiárido Nordeste (SANTOS et al. 2015). Estes autores verificaram o DPV mais elevado (7,96 MPa) no período

seco devido à temperatura alta, baixa umidade relativa do ar e baixa disponibilidade hídrica do solo no local. Estes estudos foram realizados durante a estação seca, verificando assim aumento do déficit pressão de vapor no início da tarde, induzindo a redução da condutância estomática para evitar a perda de água pela planta.

As maiores faixas de abertura dos estômatos, taxa fotossintética, transpiração e concentração interna de carbono nas plantas da região tropical úmida na estação chuvosa mesmo com elevado DPV (3,87MPa), quando comparada com as da região semiárida, sugere que as plantas estavam mais hidratadas na primeira região. Estes resultados estão de acordo com os encontrados em *Astronium fraxinifolium* Schott., *Calophyllum brasiliense* Cambess., *Handroanthus serratifolius* Vahl., *Simarouba amara* Aubl., *Swietenia macrophylla* King. (CAMPELO et al. 2015) e *Ziziphus joazeiro* (SILVA et al. 2019), pois os autores observaram relação direta do fechamento dos estômatos, fotossíntese, transpiração e concentração interna de carbono com o período de baixa disponibilidade hídrica do solo. Por outro lado, Silva et al. (2019) não verificaram diferenças significativas nas plantas de *Ziziphus joazeiro* no período seco e chuvoso na região semiárida, constatando que a espécie mantém alta atividade fotossintética mesmo sob baixa condutância estomática e disponibilidade de água no solo.

As plantas de *Ziziphus joazeiro* das regiões tropical úmida e semiárida  $\leq 600$  mm não tiveram influência do DPV sobre seus potenciais hídricos nas estações seca e chuvosa, o que pode estar relacionado com um comportamento isohídrico. Nesse tipo de estratégia, as espécies diminuem a condutância estomática proporcionalmente ao aumento do nível de seca na atmosfera e à redução do potencial hídrico do solo e, assim, mantêm o  $\Psi_w$  de suas folhas relativamente constante ao longo do dia e das estações do ano (FRANKS et al. 2007; MARTÍNEZ-VILALTA et al. 2016). Em adição, o potencial hídrico foliar é afetado por vários atributos da planta que são coordenados entre as espécies, incluindo o comportamento estomático, mas também a arquitetura hidráulica e as propriedades da raiz (MARTÍNEZ-VILALTA et al. 2014). Espécies com sistemas radiculares mais extensos são capazes de acessar fontes de água mais profundas, mitigando assim as mudanças nas condições hidrológicas (JACKSON et al. 2000; OLIVEIRA et al. 2005). Conseqüentemente, as espécies com raízes profundas devem ser capazes de manter potenciais de água menos negativos e mais estáveis (MARTÍNEZ-VILALTA et al. 2016), o que também pode estar relacionado a ausência da influência sobre o potencial hídrico foliar de *Ziziphus joazeiro* nos períodos mais secos de estudo.

Na estação seca, as plantas de *Z. joazeiro* tiveram redução na eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II, o que pode ter contribuído para redução na condutância

estomática, fotossíntese, concentração interna de CO<sub>2</sub>, SPAD e Clorofila *a*. Nesta condição, os valores da eficiência fotoquímica do fotossistema II (Fv/Fm) chegaram a 0,67 na região Semiárida ≤ 750 mm, indicando que *Z. joazeiro* apresentou uma fotoinibição dinâmica, o que deve ter acontecido devido a excitação dos centros de reação do fotossistema II nos fotossistemas em condições de excesso de luz e resposta ao estresse hídrico do ambiente (LONG et al., 1994; PIMENTEL, 2004). Nesse caso, a fotoinibição não deverá ser vista como um dano, mas sim como um mecanismo de proteção que permite dissipar o excesso de energia termal (TAKAHASHI E BADGER, 2011), já que os fotossistemas se recuperaram durante a estação chuvosa com Fv/Fm próximo a 0,80 em ambas as regiões. A combinação da fotoinibição dinâmica e o fechamento estomático sob alta irradiância pode ser um eficiente mecanismo de modulação metabólica em plantas (PINHEIRO; CHAVES, 2011). Nesse caso, a dissipação térmica por diferentes mecanismos, envolvendo o ciclo das xantofilas, proteínas D1 e ciclo água-água, competem com o processo fotoquímico pela energia absorvida e evitam danos no fotossistema II (DEMMIG-ADAMS ET AL., 2006; ROACH; KRIEGER-LISZKAY, 2014).

Em estudos com *Z. joazeiro* crescidas em clima semiárido no período seco e úmido (SANTOS et al. 2015) verificaram pouca variação no curso diário de Fv/Fm, entre 0,77 e 0,80, o que caracterizou ausência de fotoinibição, uma vez que os resultados do estudo estavam dentro da faixa referida, entre 0,75 e 0,85 (MAXWELL & JOHNSON, 2000). Por outro lado, na estação chuvosa, as plantas de *Z. joazeiro* incrementaram a fotossíntese, eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II, SPAD, Clorofila *a* e carotenoides, o que justificou aumento nas curvas de ETR, PSII e diminuição de qN.

O aumento das taxas de ETR e PSII nas plantas de *Z. joazeiro* também é justificado devido ao melhor desempenho do aparato fotossintético na estação chuvosa, contribuindo para que não houvesse fotoinibição. Silva et al. (2015) constataram que o aumento no *pool* de elétrons transportados pelo ciclo de Calvin em *Ziziphus joazeiro* também ocorreu na estação úmida, justificando que as condições ambientais encontradas no Sertão no período seco, influenciaram o fotossistema II de *Z. joazeiro*, diminuindo o número de aceptores de elétrons. Em adição, Gonçalves et al. (2010) utilizaram a curva *OJIP* como indicativo de estresse em duas espécies da Amazônia. Estes autores constataram que apesar da exposição à alta irradiância de ambas as espécies ao estado de estresse, *Carapa guianensis* Aub. apresentou melhores respostas a elevada irradiância quando comparada com *Dipteryx odorata* (Aublet) Willd., exibindo melhor desempenho do fotossistema II. Devido a isto, sob condições semelhantes de estresse lumínico, os autores consideram *C. guianensis* como mais indicada

para plantios de produção ou de recuperação de áreas degradadas na Amazônia. Ademais, Santos et al. (2019) constataram em 45 árvores da Amazônia que os parâmetros de teste *OJIP* relacionados às etapas finais do transporte de elétrons, predizem a variação do desempenho fotossintético das plantas ao longo do perfil vertical da floresta da Amazônia Central.

Por outro lado, na estação seca pode ocorrer na planta uma limitação na fotossíntese induzindo o estresse oxidativo, provocado devido ao excesso de energia, que, se não for dissipada de forma segura, pode causar uma super excitação dos centros de reação do fotossistema II elevando a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), como o peróxido de hidrogênio nos cloroplastos (CAVERSAN et al. 2012; HASANUZZAMAN et al. 2020). O  $H_2O_2$  é uma das espécies reativas de oxigênio (EROs) formado através da dismutação do  $O_2^{\cdot-}$  pela enzima superóxido dismutase (SOD) e pode ser eliminado pela CAT e várias peroxidases, como a APX (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014).

Nas estações seca e chuvosa, foi verificado que em plantas de *Ziziphus joazeiro* crescendo na região tropical úmida houve aumento na produção de  $H_2O_2$  e conteúdo de malondialdeído (MDA), entretanto, não houve efeito deletério nas plantas, uma vez que não houve diminuição na fotossíntese, eficiência quântica e efetiva do fotossistema II e pigmentos fotossintéticos. O peróxido de hidrogênio pode ter atuado como mensageiro secundário sinalizando o estresse, como sugerido por Barbosa et al. (2014), uma vez que em baixas concentrações o  $H_2O_2$  atua como uma molécula sinalizadora de processos biológicos e fisiológicos, como respostas das plantas a estresses bióticos e abióticos (SOFO et al. 2015), e sinalização do fechamento estomático induzido pelo ácido abscísico (SIERLA et al. 2016). Além disso, foi constatado aumento na atividade de APX nestes períodos, o que pode ter contribuído para a proteção das células vegetais contra condições ambientais adversas e controle da peroxidação de lipídeos. Um importante sistema de desintoxicação de peróxido de hidrogênio em células vegetais é o ciclo ascorbato-glutationa, no qual as enzimas ascorbato peroxidase (APX) desempenham um papel chave catalisando a conversão de  $H_2O_2$  em  $H_2O$ , usando ascorbato como doador de elétrons específico (CAVERSAN et al. 2012). De fato, observamos correlação entre as atividades simultâneas das enzimas CAT e APX na desintoxicação das EROs das plantas de *Ziziphus joazeiro*, que, de forma conjunta, atuaram como um eficiente sistema de defesa antioxidante na eliminação das EROs e na redução do dano oxidativo, fato evidenciado na análise de componente principal.

Neste sentido, ao buscar entender os mecanismos ecofisiológicas e as respostas bioquímicas de *Ziziphus joazeiro* nos diferentes períodos sazonais, perguntamos se *Z. joazeiro* exibiu uma maior capacidade de capturar recursos na região tropical úmida ou uma maior

tolerância a períodos de seca sob condições semiáridas. Nossas evidências sugerem que *Z. joazeiro* faz os dois.

## 5. CONCLUSÕES

O mecanismo do fechamento estomático no intuito de restringir a perda de água por transpiração e a manutenção do potencial hídrico foliar ao longo da sazonalidade ambiental, podem ser considerados estratégias adaptativas utilizadas por *Ziziphus joazeiro* Mart. visando limitar a perda de água no solo sob baixa disponibilidade hídrica, o que ajuda no estabelecimento da espécie em regiões seca, como o semiárido do Brasil.

As plantas de *Ziziphus joazeiro* mantêm mecanismos de trocas gasosas semelhantes entre a região tropical úmida e semiárida, o que confirma que essa espécie sobrevive bem em solos com baixa disponibilidade hídrica com o uso de mecanismos compensatório de tolerância à seca sazonal.

A atividade da enzima antioxidante APX, associada a enzima CAT é um eficiente sistema de defesa antioxidante na eliminação das EROs e controle do estresse oxidativo nas comunidades naturais de *Ziziphus joazeiro* quando crescidas nas regiões tropical úmida e semiáridas.

## REFERÊNCIAS

- BAKER, N. R.; HARBINSON, J.; KRAMER, D. M. Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, p. 1107–1125, 2007.
- BARBOSA, M. R.; SILVA, M. M. A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Plant generation and enzymatic detoxification of reactive oxygen species. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 44, p. 453-460, 2014.
- BRADFORD M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-250, 1976.
- BRITO, S. M. O.; COUTINHO, H. D. M.; TALVANI, A.; CORONEL, C.; BARBOSA, A. G. R.; VEGA, C.; MENEZES, I. R. A. Analysis of bioactivities and chemical composition of *Ziziphus joazeiro* Mart. using HPLC–DAD. **Food Chemistry**, v. 186, p. 185–191, 2014.
- CAKMAK I.; HORST W. J. Effect of aluminum on lipid-peroxidation, superoxide-dismutase, catalase and peroxidase- activities in toor-tips of soybean (*Glycine max*). **Plant Physiology**, v. 83, p. 463-468, 1991.
- CAMPELO.; D. HOL.; LACERDA, C. F.; SOUSA, J. A.; CORREIA, D.; BEZERRA, A. M. E.; ARAÚJO, J. D. M.; NEVES, A. L. R. Trocas gasosas e eficiência do fotossistema ii em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. **Revista Árvore**, v.39, n.5, p.973-983, 2015.
- CARTAXO, S. L.; SOUZA, M. M. A.; ALBUQUERQUE, U, P. Medicinal plants with bioprospecting potential used in semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 131, p. 326–342, 2010.
- CAVALCANTI, M. T.; SILVEIRA, D. C.; FLORÊNCIO, I. M.; FEITOSA, V. A.; ELLER, S. C. W. S. Obtenção da farinha do fruto do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Mart.) e caracterização físico-química. **Revista Verde**, v. 6, n. 1, p. 220-224, 2011.
- CAVERZAN, A.; PASSAIA, G.; ROSA, S. B.; RIBEIRO, C. W.; LAZZAROTTO, F.; PINHEIRO, M. M. Plant responses to stresses: Role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, p. 1011-1019, 2012.
- DAS, K.; ROYCHOUDHURY A Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in Environmental Science**, v. 2, p. 1-13, 2014.
- DEMMIG-ADAMS B, ADAMS III WW, MATTOO A, eds. Photoprotection, photoinhibition, gene regulation and environment. **Advances in photosynthesis and respiration**, v. 21. Dordrecht: Springer, 2006.
- FERREIRA, D. F. Sisvar: A Guide for its Bootstrap procedures in multiple comparisons. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 38, p. 109-112, 2014.
- FRANKS, P. J.; DRAKE, P. L.; FROEND, R. H. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism

incorporating variable plant hydraulic conductance. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, p. 19-30, 2007.

GONÇALVES, J. F. C.; SILVA, C. E.; GUIMARÃES, D. G.; BERNARDES, S. Análise dos transientes da fluorescência da clorofila a de plantas jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. **Acta Amazônica**, v. 40, n. 1, p. 89-98, 2010:

HASANUZZAMAN, M.; BHUYAN, M. H. M. B.; ZULFIQAR, F.; RAZA, A.; MOHSIN, S. M.; AL MAHMUD, J.; FUJITA, M.; FOTOPOULOS, P. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. **Antioxidants**, v. 9, n. 681, p. 2-52, 2020.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v. 84, n. 2, p. 450-455, 1987.

JACKSON, R. B.; SPERRY, J. S.; DAWSON, T. E. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. **Trends in Plant Science**, v. 5, p. 482-488, 2000.

KÖPPEN, W. **Climatologia: com um estudio de los climas de latierra**. Fondo de Cultura Economica. México. 1948.

LAWSON, T.; BLATT, M. R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. **Plant Physiology**, v. 164, p. 1556-1570, 2014.

LAXA, M.; LIEBTHAL M.; TELMAN W.; CHIBANI, KAMEL.; DIETZ, K. J. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. **Antioxidants**, v. 8, p. 1-31, 2019.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Method Enzymology**, v. 148, 350-382, 1987.

LONG, S. P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P. G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.45, p.633-662, 1994.

MARTINEZ-VILALTA, J.; POYATOS, R.; AGUADE, D.; RETANA, J.; MENCUCCINI, M.. A new look at water transport regulation in plants. **New Phytologist**, v. 204, p. 105-115, 2014.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; GARCIA-FORNER, N. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. **Plant, Cell & Environment**, p. 1-15, 2016.

MARUTA, T.; ISHIKAWA, T. Ascorbate peroxidases: crucial roles of antioxidant enzymes in plant stress responses. **Ascorbic Acid in Plant Growth, Development and Stress Tolerance**. Springer Nature, p. 111-127, 2017.

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

NAKANO Y.; ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**, v. 22, n. 05, p.867-880, 1981.

NASCIMENTO, V. T., DE MOURA, N. P., SILVA VASCONCELOS, M. A., MACIEL, M. I. S., ALBUQUERQUE, U. P. Chemical characterization of native wild plants of dry seasonal forests of the semi-arid region of northeastern Brazil. **Food Research International**, v. 44, p. 2112–2119, 2011.

OLIVEIRA, R. S.; BEZERRA, L.; DAVIDSON, E. A.; PINTO, F.; KLINK, C. A.; NEPSTAD, D. C.; MOREIRA, A. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology**, v. 19, p. 574–581, 2005.

OSMOND, C. B.; BJÖRKMAN, O.; ANDERSON, D. J. **Physiological in Processes in Plant Ecology**. Towarda Synthesis whit *Atriplex*. Springer Verlag Heidelberg. 1980. 194p.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Rio de Janeiro: Edur, 2004. 191 p.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 869-882, 2011.

QUOOS. Gerador de triângulo textural de solos. Acesso em: 27 março de 2021. Disponível em: <http://www.quoos.com.br/index.php/geografia/solos/4-triangulo-textural-solos-argila-areia-silte>.

REFLORA: **Rhamnaceae in Flora do Brasil 2020 em construção**. Acesso em: 27 março de 2021. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB20675>>.

ROACH, T.; KRIEGER-LISZKAY, A.K. Regulation of Photosynthetic Electron Transport and Photoinhibition. **Current Protein & Peptide Science**, v.15, n.4, p.351-362, 2014.

SAMPAIO, E. V. S. B.; FREITAS, A. D. Caatinga: descrição geral. *In*: Moura, F. B. P. Silva, J. V. **Restauração na Caatinga**. Maceió: EDUFAL. 2017. p. 15-38.

SANCHES, R. F. E.; SILVA, E. A. Changes in leaf water potential and photosynthesis of *Bauhinia forficata* Link under water deficit and after rehydration. **Hoehnea**, v. 40, n. 1, p. 181-190, 2013.

SANTOS, L. M. J.; SILVA, E. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Avaliação comparativa da ecofisiologia do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Martius) em duas ecorregiões do estado de Sergipe em resposta à sazonalidade. **Revista de Biologia Neotropical**, v. 12, p. 8 – 19, 2015.

SANTOS, G. R.; SANTOS, E. M. C.; LIRA, E. S.; GOMES, D. L. SOUZA, M. A.; ARAUJO, K. D. Análise da precipitação pluvial e temperatura do ar de Olho D'Água do Casado, Delmiro Gouveia e Piranhas, Alagoas. **Regne**, v. 3, n. 1, p. 16-27, 201.

SANTOS, W. M.; SOUZA, R. M. S.; SOUZA, E. S.; ALMEIDA, A. Q.; ANTONINO, A. C. D. Variabilidade espacial da sazonalidade da chuva no semiárido brasileiro. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 2, n. 4, p. 368-376, 2017.

SANTOS, V. A. H. F.; NELSON, B. W.; RODRIGUES, J. V. F. C.; GARCIA, M. N.; CERON, J. V. B.; FERREIRA, J. M. Fluorescence parameters among leaf photosynthesis-related traits are the best proxies for CO<sub>2</sub> assimilation in Central Amazon trees. **Brazilian Journal of Botany**, v. 42, p. 239–247, 2019.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; HEMINGSSEN, E. A.; BRADSTREET, E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 51, p. 119-125, 1965.

SEMARH: **Secretaria de estado do meio ambiente e dos recursos hídricos**. 2014. Acesso em: 27 março 2021. Disponível em: <http://www.semarh.al.gov.br/tempo-e-clima/banco-de-dados>.

SIERLA, M.; WASZCZAK, C.; VAHISALU, T.; KANGASJÄRVI, J. Reactive oxygen species in the regulation of stomatal movements. **Plant Physiology**, v. 171, p. 1569-1580, 2016.

SILVA, L. K. S.; ALVES, M. C. J. L.; COSTA, R. N.; SILVA, D. M. R.; SANTOS, J. C. C.; MOURA, F. B. P.; SILVA-JUNIOR, J. M.; SILVA, J. V. Gas exchange and photochemical efficiency of Caatinga plants submitted to different water management strategies. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, p. 1-16, 2019.

SILVA-PINHEIRO, J.; LINS, L.; SOUZA, F. C.; SILVA, C. E. M.; MOURA, F. B. P.; ENDRES, L.; JUSTINHO, G. C. Drought-stress tolerance in three semi-arid species used to recover logged areas. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, p. 1031-1038, 2016.

SOFO, A.; SCOPA, A.; NUZZACI, M.; VITTI, A. Ascorbate peroxidase and catalase activities and their genetic regulation in plants subjected to drought and salinity stresses. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 16, 2015.

SOUSA, F. C.; SILVA, L. M. M. S.; CASTRO, D. S.; NUNES, J. S.; SOUSA, E. P. Propriedades físicas e físico-químicas da polpa de Juazeiro. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 8, p. 68-71, 2013.

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

TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G.; BRESSAN-SMITH R. E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, v. 104, p. 199-209, 2005.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; NETO J. D. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, p. 307-311, 2007.

USDA. **United states department of agriculture**. Natural resources conservation service soils. Acesso em: 27 março 2021. Disponível em: [https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detail/soils/survey/?cid=nrcs142p2\\_054167](https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detail/soils/survey/?cid=nrcs142p2_054167)

VANDERLEI, R. S.; MOURA, F. B. P. Os desafios na restauração de terras seca. *In*: Moura, F. B. P. Silva, J. V. **Restauração na Caatinga**. Maceió: EDUFAL. 2017. p. 27-43.

VELIKOVA, V.; YORDANOV, I.; EDREVA, A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines. **Plant Science**. V. 151, p. 59-66, 2000.

ZOU, SHUANG-XI.; PRENTICE, I. C.; MRDLYN, B. e. Dridging drought experiment and modeling: representing the differential sensitivities of leaf gas exchange to drought. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1-12, 2019.