



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



João Pedro Ferreira Barbosa

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DE PLANTAS DE CAMBUI
(*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) SUBMETIDAS À
CONDIÇÃO DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA

Rio Largo – AL

2022

JOÃO PEDRO FERREIRA BARBOSA

**ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DE PLANTAS DE CAMBUÍ
(*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) SUBMETIDAS À
CONDIÇÃO DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Costa Justino

Rio Largo – AL

2022

Catálogo na Fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Campus de Engenharias e Ciências Agrárias
Bibliotecário Responsável: Erisson Rodrigues de Santana - CRB4 - 1512

B238a Barbosa, João Pedro Ferreira.

Aspectos ecofisiológicos e bioquímicos de plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg.) (Myrtaceae) submetidas à condição de deficiência hídrica. / João Pedro Ferreira Barbosa. – 2022.

60f.: il.

Orientador: Gilberto Costa Justino.

Dissertação (Mestrado em Agronomia – Produção Vegetal) – Programa de Pós - Graduação em Agronomia, Área de concentração em Produção Vegetal, Campus de Engenharias e Ciências Agrárias, Universidade Federal de Alagoas. Rio Largo, 2022.

Inclui bibliografia

1. Metabolismo Antioxidante. 2. Osmorreguladores. 3. Parâmetros Fisiológicos.
I. Título.

CDU: 634.6

TERMO DE APROVAÇÃO

JOÃO PEDRO FERREIRA BARBOSA

(Matrícula 2020101962)

“ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DE PLANTAS DE CAMBUI (Myrciaria floribunda (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) SUBMETIDAS À CONDIÇÃO DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA”

”

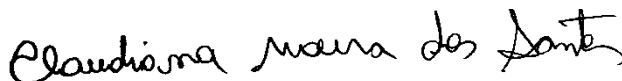
Dissertação apresentada e avaliada pela banca examinadora em oito de fevereiro de 2022, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia, área de concentração em Produção Vegetal do Programa de Pós-Graduação em Agronomia “Produção Vegetal” do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS.

Documento assinado digitalmente
 GILBERTO COSTA JUSTINO
Data: 31/03/2023 17:27:49-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Prof. Dr. Gilberto Costa Justino
Presidente

Documento assinado digitalmente
 LAURICIO ENDRES
Data: 31/03/2023 17:06:27-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Prof. Dr. Laurício Endres
Membro



Dra. Claudiana Moura dos Santos
Membro

Rio Largo – AL
Fevereiro - 2022

AGRADECIMENTOS

Ao Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas através do Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Produção Vegetal) (PPGA) por propiciar a realização do curso de mestrado, juntamente aos professores que tive no PPGA pelos conhecimentos transmitidos, essenciais no decorrer do experimento.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos, totalmente essencial para a realização do curso de mestrado.

Aos meus pais, Manoel Barbosa e Maria Ferreira Barbosa, juntos ao meu irmão, Samuel Ferreira Barbosa, por todo incentivo em continuar meus estudos.

Ao meu tio, Abraão Ferreira Lóz (*In memoriam*), por todo reconhecimento e boa relação.

Ao Prof. Dr. Gilberto Costa Justino, pela orientação.

À banca examinadora, Prof. Dr. Laurício Endres e Dra. Claudiana Moura dos Santos, pelas importantes contribuições.

À equipe do Laboratório de Fisiologia Vegetal, pelo auxílio no decorrer do experimento, especialmente aos meus amigos, Arthur Gomes Lima da Silva, pela grande ajuda nas análises bioquímicas, e Marcelo Hipólito Barbosa de Medeiros, pelas incontáveis colaborações na montagem, desmontagem e manutenção do experimento.

Ao Prof. Dr. Eurico Eduardo Pinto de Lemos, pelo esclarecimento de dúvidas para manutenção das plantas de cambuí.

Ao meu amigo Alverlan da Silva Araújo, por emprestar o notebook para utilização do fluorômetro.

Aos meus colegas e amigos de mestrado, em especial, Tiago Amaral, José Wellington Santos do Nascimento e Brenda Stephanie de Oliveira Chavante, pela boa relação e ajuda mútua no decorrer do curso.

RESUMO

O Nordeste do Brasil possui frutíferas nativas pouco conhecidas, mas com grande potencial para se tornarem importantes comercialmente. Entre estas espécies, pode-se citar a *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg (Myrtaceae), conhecida popularmente como cambuí. Dado o potencial que a planta possui, atualmente, não há dados na literatura sobre respostas da espécie a estresses ambientais, como a deficiência hídrica. Dessa forma, tendo em vista o cenário de baixos índices pluviométricos e a expansão da agricultura para regiões áridas e semiáridas, objetivou-se caracterizar os mecanismos ecofisiológicos e bioquímicos de tolerância à seca de plantas de cambuí. O estudo foi realizado com plantas de aproximadamente 2,5 anos em uma casa de vegetação do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com dois tratamentos, controle (irrigação de acordo com as necessidades da planta) e deficiência hídrica (suspensão total da irrigação), com 10 repetições de uma planta para cada tratamento. A eficiência quântica efetiva do PSII (Φ PSII), eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m), umidade do solo a 20 cm de profundidade e análise visual para sintomas de murcha foram monitorados até 30 dias de imposição ao estresse, onde as plantas sob estresse apresentaram reduções em Φ PSII e F_v/F_m superiores a 25%, umidade do solo próxima a 0% e características bem pronunciadas de murcha, sendo este momento considerado o estresse máximo. No período considerado como estresse máximo, foi quantificado o número de folhas, teor relativo de água, extravasamento de eletrólitos, índice SPAD, clorofilas *a* e *b*, clorofilas totais, razão clorofila *a/b*, teores de proteínas, aminoácidos e açúcares solúveis totais, prolina livre foliar, peroxidação lipídica (conteúdo de Malondialdeído - MDA) e capacidade antioxidante das enzimas Superóxido Dismutase (SOD), Ascorbato Peroxidase (APX) e Catalase (CAT). Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância pelo teste F ($p < 0,05$) no software SISVAR. As plantas sob imposição de deficiência hídrica diminuíram Φ PSII a partir do 21º dia, já o F_v/F_m , a partir do 24º dia. Ademais, a deficiência hídrica promoveu diminuição do teor relativo de água, proteínas solúveis totais e atividade antioxidante da enzima SOD. Por outro lado, a deficiência hídrica induziu o aumento dos teores de aminoácidos solúveis totais, prolina livre foliar e atividade antioxidante das enzimas CAT e APX, onde o aumento de prolina foi de 1.226,66%, o mais pronunciado. O cambuí possui grande tolerância ao estresse por deficiência hídrica, pois mesmo ocorrendo algumas alterações potencialmente deletérias, como a diminuição em Φ PSII, F_v/F_m e atividade enzimática da SOD, houve importantes respostas associadas à tolerância ao estresse, como o aumento dos teores de prolina e da atividade enzimática da CAT e APX, sendo o possível motivo da manutenção dos teores de pigmentos fotossintéticos e peroxidação lipídica.

Palavras-chave: Metabolismo Antioxidante; Osmorreguladores; Parâmetros Fisiológicos.

ABSTRACT

The Brazilian northeast has native fruit trees that are little-known, however, they have a great potential to become commercially important. Among these species, we can name *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg (Myrtaceae), popularly known as *cambuí*. Despite of the potential this plant has, currently, there is not enough data in the literature about the species responses to environmental stresses such as water deficit. Thus, considering a low rainfall scenario and agriculture expansion to arid and semi-arid regions, the objective of this study was to characterize the ecophysiological and biochemical mechanisms of drought tolerance in *cambuí* plants. The study was carried out with plants that were approximately 2.5 years old in a greenhouse at the Campus of Engineering and Agricultural Sciences from the Federal University of Alagoas. The experimental design was completely randomized, with two treatments: control (irrigation according to plant needs) and water deficit (total suspension of irrigation), with 10 replications of one plant for each treatment. The effective quantum efficiency of PSII (Φ_{PSII}), potential quantum efficiency of PSII (F_v/F_m), soil moisture at 20 cm depth and visual analysis for wilt symptoms were monitored up to 30 days of stress imposition. Plants under stress showed reductions in Φ_{PSII} and F_v/F_m greater than 25%, soil moisture was close to 0% and wilting characteristics were very pronounced, being considered the maximum stress. In the period of maximum stress, the number of leaves, relative water content, electrolyte extravasation, SPAD index, chlorophylls *a* and *b*, total chlorophylls, chlorophylls *a/b* ratio, proteins, amino acids and total soluble sugars, foliar free proline, lipid peroxidation (Malondialdehyde - MDA content) and antioxidant capacity of the enzymes Superoxide Dismutase (SOD), Ascorbate Peroxidase (APX) and Catalase (CAT) were quantified. The data obtained was submitted to variance analysis by the F test ($p < 0.05$) in the SISVAR software. The plants under imposition of water deficit decreased Φ_{PSII} from the 21st day, and the F_v/F_m , from the 24th day. In addition, water deficit promoted a decrease in the relative content of water, total soluble proteins, and antioxidant activity of the SOD enzyme. On the other hand, water deficit induced an increase in total soluble amino acids, foliar free proline, and antioxidant activity of CAT and APX enzymes. The increase in proline was 1,226.66%, the most pronounced. *Cambuí* has high tolerance to stress caused by water deficiency, because even with some potentially deleterious changes, such as the decrease in Φ_{PSII} , F_v/F_m and SOD enzymatic activity, there were important responses associated with stress tolerance, such as the increase in proline and enzymatic activity of CAT and APX, being the possible reason for the maintenance of photosynthetic pigments and lipid peroxidation contents.

Keywords: Antioxidant Metabolism; Osmoregulators; Physiological Parameters.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema simplificado de algumas características ecofisiológicas indicadoras de tolerância à deficiência hídrica. Adaptado de Hazrati et al. (2016), Silva et al. (2014), Bianchi, Germino e Silva (2016), Dranski, Malavasi e Malavasi (2017) e Lawlor e Cornic (2002).	16
Figura 2. Mapa de distribuição geográfica do cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg (Myrtaceae) em território brasileiro.	23
Figura 3. Frutos de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg (Myrtaceae). A. Ramos com frutos; B. Frutos com variação de cores.	24
Figura 4. Dados meteorológicos em casa de vegetação, referentes ao período experimental, de 16 de fevereiro a 18 de março de 2021. A. Variação diária de temperatura e umidade relativa do ar; B. variação média ao longo do dia de temperatura e umidade relativa do ar; C. Variação diária de radiação e DPV; D. variação média ao longo do dia de radiação e DPV.....	26
Figura 5. Umidade do solo em vasos para cultivo de plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, durante 30 dias de avaliação. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.	27
Figura 6. Eficiência quântica efetiva do PSII (Φ PSII) (A) e eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) (B) em folhas de plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, durante 30 dias de avaliação. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.	36
Figura 7. Teor relativo de água (%) folhas de plantas de <i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.	37
Figura 8. Teores de proteínas solúveis totais (A), aminoácidos solúveis totais (B) e prolina livre foliar (C) em folhas de plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.	38
Figura 9. Atividade antioxidante das enzimas superóxido dismutase (SOD) (A), catalase (CAT) (B) e ascorbato peroxidase (APX) (C) em folhas de plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.	39

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Resumo da análise de variância para eficiência quântica efetiva do PSII (Φ PSII) e eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) em folhas de plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, durante 30 dias de avaliação.	35
Tabela 2. Resumo da análise de variância do número de folhas (NF), teor relativo de água (TRA) e extravasamento de eletrólitos (EE) em plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento.	36
Tabela 3. Resumo da análise de variância do índice SPAD, clorofila <i>a</i> (Chl <i>a</i>), clorofila <i>b</i> (Chl <i>b</i>), clorofilas totais (Chl T), razão clorofila <i>a/b</i> (R Chl <i>a/b</i>) e carotenoides em plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento.	37
Tabela 4. Resumo da análise de variância dos teores de proteínas, aminoácidos, açúcares solúveis totais e prolina em folhas de plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento.	38
Tabela 5. Resumo da análise de variância do conteúdo de malondialdeído (MDA) e atividade antioxidante das enzimas Superóxido Dismutase (SOD), Catalase (CAT) e Ascorbato Peroxidase (APX) em folhas de plantas de cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, em dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento.	39

LISTA DE SIGLAS E SÍMBOLOS

Descrição	Sigla
Espécies reativas de oxigênio	EROs
Fotossistema II	PSII
Eficiência quântica efetiva do PSII	Φ PSII
Eficiência quântica potencial do PSII	F_v/F_m
Teor relativo de água	TRA
Superóxido dismutase	SOD
Catalase	CAT
Ascorbato peroxidase	APX
Oxigênio singleto	$^1\text{O}_2$
Oxigênio	O_2
Radical hidroperoxila	HO_2
peróxido de hidrogênio	H_2O_2
Radical hidroxila	$\text{OH}^\bullet$
Delineamento inteiramente casualizado	DIC
Malondialdeído	MDA
<i>Soil Plant Analysis Development</i>	SPAD
<i>Portable Chlorophyll Fluorometer</i>	PAM
Tropical chuvoso	Am
Umidade relativa do ar	UR
Déficit de pressão de vapor do ar	DPV
Metanol:clorofórmio:água	MCA
Cianeto de potássio	KCN
Ácido 2-tiobarbitúrico	TBA
Tampão fosfato de potássio	TFK
Nitroblutetrazólio	NBT
Polivinilpirrolidona	PVPP
Número de folhas	NF
Extravasamento de eletrólitos	EE
Clorofila <i>a</i>	Chl <i>a</i>
Clorofila <i>b</i>	Chl <i>b</i>

Clorofilas totais

Chl T

Razão clorofila *a/b*

Chl *a/b*

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 OBJETIVOS	14
2.1 Geral	14
2.2 Específicos	14
3 REVISÃO DE LITERATURA	15
3.1 Aspectos ecofisiológicos das plantas em condições de deficiência hídrica	15
3.2 Aspectos bioquímicos das plantas em condições de deficiência hídrica	18
3.3 Cambuí (<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	22
4 MATERIAL E MÉTODOS	25
4.1 Localização do experimento, obtenção e cultivo das mudas	25
4.2 Condições do experimento e estratégia experimental	25
4.3 Análises ecofisiológicas e bioquímicas	27
4.3.1 Análise da eficiência fotoquímica do PSII	28
4.3.2 Número de folhas	28
4.3.3 Teor relativo de água	28
4.3.4 Extravasamento de eletrólitos	29
4.3.5 Índice SPAD e pigmentos fotossintéticos pelo método destrutivo	29
4.3.6 Extração de osmorreguladores	29
4.3.7 Quantificação de proteínas solúveis totais	30
4.3.8 Quantificação de aminoácidos solúveis totais	31
4.3.9 Quantificação de açúcares solúveis totais	31
4.3.10 Quantificação de prolina livre foliar	31
4.3.11 Avaliação da peroxidação lipídica	32
4.3.12 Avaliação da atividade enzimática antioxidante	32
4.3.12.1 Superóxido Dismutase (SOD)	33
4.3.12.2 Ascorbato Peroxidase (APX)	33
4.3.12.3 Catalase (CAT)	34
4.3.12.4 Quantificação de proteínas do extrato de enzimas	34
4.4 Análise estatística	35
5 RESULTADOS	35
6 DISCUSSÃO	39

7 CONCLUSÃO	46
REFERÊNCIAS	46

1 INTRODUÇÃO

As culturas agrícolas estão expandindo para regiões áridas e semiáridas em todo o globo, com o objetivo de atender às necessidades nutricionais de uma população cada vez maior (PARKASH; SINGH, 2020). Todavia, a escassez de água nas áreas citadas anteriormente, pode limitar a produtividade vegetal (RAI et al., 2011). Devido as culturas agrícolas estarem expostas a diversos estresses que limitam a produtividade ao longo de vários séculos, os programas de melhoramento possuem como objetivo produzir espécies agrícolas com maior produtividade em condições ambientais subótimas (SARAVANAKUMAR et al., 2011).

A produção agropecuária e os recursos hídricos são alguns dos fatores negativamente afetados pelas mudanças climáticas (CARLOS; CUNHA; PIRES, 2019). Acredita-se que as mudanças climáticas irão afetar adversamente as práticas agrícolas, dentre outros fatores, através de alterações dos índices pluviométricos e temperatura (KARIMI; KARAMI, KESHAVARZ, 2018). O estado de Alagoas já possui áreas com baixos índices pluviométricos (SANTOS et al., 2017a), que ainda podem diminuir dadas as alterações climáticas (FERREIRA et al., 2018).

A flora do estado de Alagoas é composta por uma variedade de espécies frutíferas pouco conhecidas, com potencial de se tornarem importantes para a fruticultura (SANTOS et al., 2017b). Entre estas espécies, podemos citar a *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg (Myrtaceae), o cambuí, como é conhecido de forma popular. Esta planta cresce em restingas do litoral sul do estado de Alagoas, a qual produz frutos que podem ser consumidos *in natura* e também podem ser utilizados para a produção de doces ou bebida alcóolica (OLIVEIRA et al., 2018; SANTOS et al., 2018a; GARCÍA et al., 2021a). O cambuí é nativo da América Central e do Sul, com distribuição no Brasil nos biomas da Floresta Amazônica, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica, regiões com características ambientais específicas (ASSIS; THOMAZ; PEREIRA, 2004; MORIM, 2008; FRANCESCHINELLI et al., 2007; NASCIMENTO et al., 2019; LOURENÇO; SANTOS et al., 2020; SOUZA; GARCÍA et al., 2021b), onde o crescimento em condições ambientais distintas sugere alta plasticidade (SILVA et al., 2018).

Dado o vasto potencial que a planta possui, atualmente, verifica-se uma grande escassez de estudos sobre a planta, o que dificulta a coleta de dados para estudos sobre seleção, pré-melhoramento, melhoramento e domesticação (SANTOS et al., 2018b), onde não há pesquisas sobre suas respostas a estresses abióticos, como o estresse por deficiência hídrica. O estresse por deficiência hídrica é o principal fator ambiental que afeta o desenvolvimento vegetal (SANTOS; SILVA; NOGUEIRA, 2017). As plantas absorvem água com o objetivo de

manterem a hidratação e em uma condição de perda constante de água por transpiração, junto com a evaporação, a água disponível no solo pode diminuir drasticamente, sendo que, sob baixos níveis de umidade no solo, ocorrem reduções nas taxas de fotossíntese e absorção de nutrientes, murchamento de folhas, crescimento atrofiado e estresse oxidativo através da produção em larga escala de EROs (WANG et al., 2015; IHUOMA; MADRAMOOTOO, 2017; HAFEZ et al., 2020).

As plantas possuem complexas adaptações fisiológicas e bioquímicas para ajuste e adaptação a uma variedade de pressões ambientais, como o estresse por deficiência hídrica (OSAKABE et al., 2014). Podemos classificar as plantas em três principais categorias: plantas que escapam da seca (detentoras de rápido desenvolvimento fenológico), plantas que toleram à seca com alto potencial hídrico (possuem mecanismos adaptativos que evitam o processo de desidratação) e plantas que toleram à seca com baixo potencial hídrico (detentoras de mecanismos adaptativos para tolerância a desidratação) (VERSLUES et al., 2006). As respostas variam de espécie para espécie, mas podemos citar a fechamento estomático, acúmulo de prolina, manutenção do aparato fotossintético e integridade da membrana celular (BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016; VOLAIRE, 2018). Assim, identificar os mecanismos e características associadas à resistência à seca são essenciais para se entender e prever o impacto de secas generalizadas em muitas áreas terrestres (MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017).

Dado o vasto potencial que o cambuí possui, a espécie deveria receber uma maior atenção de pesquisadores. Logo, é necessário entender as alterações ecofisiológicas e bioquímicas da planta, para assim junto a demais estudos, facilitar seu cultivo e também uma possível domesticação. Com isso, pretendemos responder as seguintes indagações: quais são as estratégias adaptativas ecofisiológicas e bioquímicas que o cambuí ativarà sob deficiência hídrica? Qual é o nível de tolerância do cambuí frente à limitação hídrica? Com isso, devido ao cenário de baixos índices pluviométricos e a expansão da agricultura para regiões áridas e semiáridas, o objetivo deste trabalho foi caracterizar os mecanismos ecofisiológicos e bioquímicos de tolerância à seca em plantas de cambuí.

OBJETIVOS

Geral

Caracterizar os mecanismos ecofisiológicos e bioquímicos de tolerância à seca em plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae).

Específicos

- Analisar a eficiência fotoquímica do PSII sob deficiência hídrica.
- Verificar as possíveis alterações morfológicas em estresse hídrico.
- Avaliar se o estresse hídrico afetará nas concentrações de pigmentos fotossintéticos.
- Analisar se a estabilidade da membrana será afetada pelo estresse hídrico.
- Verificar o ajustamento osmótico em resposta ao estresse.
- Avaliar a ação do mecanismo antioxidante das plantas submetidas a déficit hídrico.

3 REVISÃO DE LITERATURA

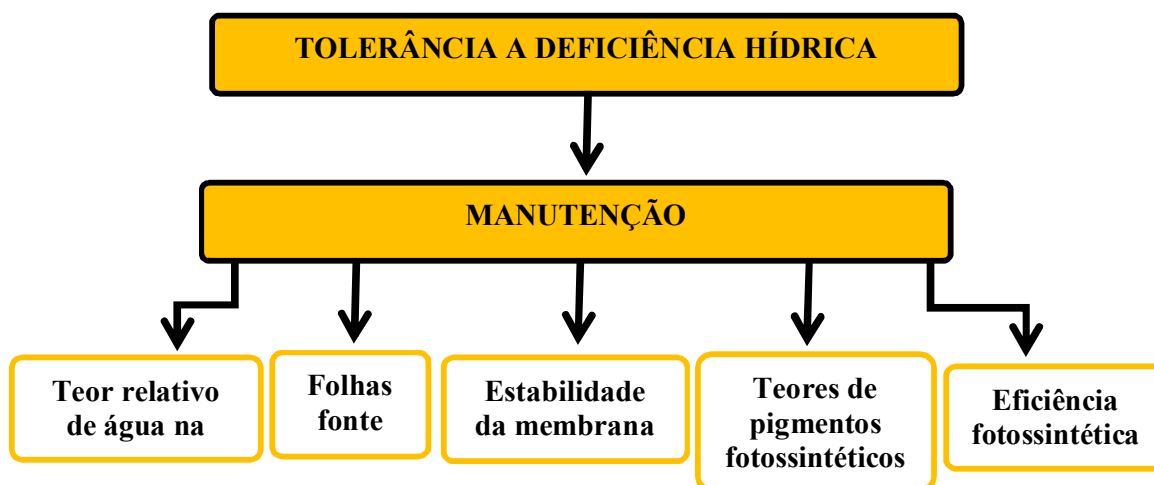
3.1 Aspectos ecofisiológicos das plantas em condições de deficiência hídrica

As alterações das plantas em resposta ao estresse, como deficiência hídrica, possuem alta complexidade e envolvem mudanças adaptativas e/ou efeitos deletérios (LÓPEZ-SERRANO et al., 2017). Em botânica, estresse é definido como uma significativa alteração das condições comuns para o ciclo das plantas (ARAÚJO JÚNIOR et al., 2017). A oferta é determinada pela quantidade de água retida no solo até a profundidade do sistema radicular, e a demanda é definida pela taxa de evapotranspiração, que inclui a transpiração da planta e a evaporação da água no solo (BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016). As mudanças ocasionadas pelo estresse podem ter caráter reversível num princípio, todavia podem também se tornarem permanentes (OLIVEIRA et al., 2020).

As estratégias das plantas sob deficiência hídrica podem ser divididas em escape, retardo e tolerância. Sabe-se que a tolerância possui associação com a capacidade das plantas de manterem suas funções fisiológicas mesmo sob condições de baixa disponibilidade hídrica (VERSLUES et al., 2006). Assim, identificar os mecanismos e características associadas à resistência à seca são essenciais para se entender e prever o impacto de secas generalizadas em muitas áreas terrestres (MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017).

Os aspectos ecofisiológicos são importantes indicadores da tolerância das plantas crescendo sob baixa disponibilidade hídrica (NÓIA JÚNIOR et al., 2020). A capacidade das plantas de manterem a atividade fotoquímica, concentrações de pigmentos fotossintéticos, junto da conservação do teor relativo de água na folha, manutenção de folhas fonte e extravasamento de eletrólitos podem ser indicativos de tolerância ao estresse por deficiência hídrica (figura 1) (HAZRATI et al., 2016; SILVA et al., 2014a; BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016; DRANSKI; MALAVASI; MALAVASI, 2017; LAWLOR; CORNIC 2002).

Figura 1. Esquema simplificado de algumas características ecofisiológicas indicadoras de tolerância a deficiência hídrica.



Fonte: Adaptado de Hazrati et al. (2016), Silva et al. (2014), Bianchi, Germino e Silva (2016), Dranski, Malavasi e Malavasi (2017) e Lawlor e Cornic (2002).

A deficiência hídrica pode ocasionar fotoinibição devido ao aumento da produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), causando danos as membranas dos tilacóides, consequentemente diminuindo a eficiência fotossintética (CINTRA et al., 2020). Estudos mostram que as EROs atuam principalmente na inibição do reparo do fotossistema II (PSII) fotodanificado, e não danificando o PSII diretamente (NISHIYAMA; ALLAKHVERDIEV; MURATA, 2006).

A análise da fluorescência da clorofila tem sido bastante utilizada com o objetivo de descobrir perturbações na eficiência fotossintética ocasionadas pela deficiência de nutrientes, água, salinidade do solo, toxicidade de metais, toxicidade de águas residuais, doenças patogênicas, entre outras condições. Assim, os parâmetros de fluorescência da clorofila podem ser utilizados para avaliar os processos de tolerância e/ou plasticidade fisiológica (KALAJI et al., 2018). Mesmo o PSII sendo amplamente resistente ao estresse por deficiência hídrica, o estresse pode impedir o processo de transferência de elétrons e aumentar a fluorescência da clorofila (ZHANG et al., 2011).

Ademais, parâmetros de fluorescência da clorofila podem refletir a integridade ou o dano fotoinibitório nos centros de reação do PSII (REIS et al., 2020), sendo muito empregados para tais avaliações, os parâmetros de eficiência potencial (F_v/F_m) e efetiva (Φ_{PSII}) do PSII (FORDOEI; BIDGHOLI, 2016; PIMENTEL et al., 2011). A razão F_v/F_m é utilizada para estimar a eficiência quântica máxima do PSII (BAKER; ROSENQVIST, 2004). De forma igual, Φ_{PSII} avalia a atividade fotoquímica, indicando a fração absorvida pela clorofila associada ao

PSII usada na atividade na fotoquímica, assim, analisa a quantidade de elétrons transportados (LICHTENTHALER et al., 2005; AZEVEDO NETO et al., 2011).

Juntamente, as alterações morfológicas em resposta ao estresse por deficiência hídrica vêm sendo bastante estudadas por diversos pesquisadores (NEMESKÉRI; HELYES, 2019). Entre elas, podemos citar a abscisão foliar, resposta que reduz a área foliar, consequentemente, diminui a transpiração, contudo acaba por afetar as taxas fotossintéticas (TAIZ et al., 2017). Todavia, devido a consequente diminuição da fotossíntese, a manutenção de folhas fonte também pode ser um mecanismo de tolerância a baixos níveis de disponibilidade hídrica (BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016).

O teor relativo de água na folha (TRA) é um importante indicador para avaliação do *status* hídrico da planta, pois pode indicar o equilíbrio entre o abastecimento de água nos tecidos foliares e a taxa de transpiração (SOLTYS-KALINA et al., 2015). A variável é bastante importante para avaliação da tolerância ao estresse por deficiência hídrica, estando diretamente relacionada a disponibilidade de água no solo (LAWLOR; CORNIC 2002). O TRA costuma decair devido a diminuição da disponibilidade hídrica, onde, igualmente, há também um decréscimo na estabilidade da membrana celular (KHADEM et al., 2010).

A membrana celular é um dos primeiros alvos do estresse em vegetais, normalmente é aceito que a manutenção de sua integridade e estabilidade é um dos componentes de tolerância à seca (SCOTTI-CAMPOS et al, 1997). O nível de lesão na membrana celular ocasionado pelo estresse por deficiência hídrica pode ser estimado por meio de análise do extravasamento de eletrólitos (BAIJI; KINET; LUTTS, 2001).

Um maior extravasamento de eletrólitos pode ser atribuído ao estresse por deficiência hídrica, devido à ruptura da integridade da membrana celular, que pode ocorrer através da produção de EROs (MARTINS et al., 2018a). A estabilidade da membrana celular é uma variável amplamente utilizada para se avaliar a tolerância à seca (MAGHSOUDI; EMAMA; PESSARAKLI, 2016). A variável foi o caráter mais importante para a triagem de germoplasma de trigo (*Triticum aestivum* L.) tolerante a baixa disponibilidade de água (DHANDA; SETHI; BEHL, 2004).

O estresse por deficiência hídrica também pode afetar os pigmentos fotossintéticos, podendo inibir a fotossíntese (ASHRAF; HARRIS, 2013). A absorção de luz é dependente da concentração dos pigmentos fotossintéticos (PORCAR-CASTELL et al., 2014). Há dois tipos de clorofila nas plantas, clorofila *a* e *b* (KHALEGHI et al., 2012). A clorofila *a* é o pigmento utilizado para realização da etapa fotoquímica, sendo que os demais pigmentos auxiliam na absorção de luz e na transferência da energia radiante para os centros de reação, conhecidos

como pigmentos acessórios (STREIT et., 2005). Podemos citar os carotenoides como importantes pigmentos acessórios. Além do exposto acima, eles atuam como filtro contra a luz ultravioleta, e têm uma função fotoprotetora, desempenhada pelo rápido desaparecimento do estado de excitação da clorofila, por consequente, acaba por reduzir a produção de EROs, com isso, protege as células do processo de foto-oxidação (TAIZ et al., 2017).

A diminuição das concentrações de pigmentos fotossintéticos sob deficiência hídrica pode ser considerada um sintoma típico de estresse oxidativo ocasionado pelo processo de foto-oxidação e degradação dos pigmentos (FAROOQ et al., 2009). Vale ressaltar que o aumento na concentração de carotenoides pode ter associação à tolerância à seca (HAZRATI et al., 2016). Juntamente, os teores de clorofila podem aumentar, indicando tolerância (GAO et al., 2017). A análise da intensidade do verde através do índice SPAD vem sendo usado para detecção de plantas tolerantes as baixas concentrações de água no solo, ademais, é um método não destrutivo e detém leitura instantânea (PEREIRA FILHO et al., 2020; ANDRADE et al., 2018). O equipamento utilizado mede a penetração de luz em dois comprimentos de onda distintos, 650 e 940 nm, que são absorvidos separadamente pela clorofila (FOTOVAT; VALIZADEH; TOORCHI, 2007).

Existem controvérsias nas respostas adaptativas das plantas sob condições de estresse (MENDES et al., 2011). A exemplo das concentrações de pigmentos fotossintéticos, que, além do já citado aumento de suas concentrações, também é sugerido que plantas tolerantes ao estresse podem não apresentar mudanças nas concentrações de pigmentos fotossintéticos (SILVA et al., 2014a). Assim, indica-se que a pouca degradação seria uma estratégia adaptativa (FAROOQ et al., 2009).

3.2 Aspectos bioquímicos das plantas em condições de deficiência hídrica

Normalmente, as respostas nos vegetais ao estresse por deficiência hídrica ocorrem de forma multifacetada, que incluem diversos fatores fisiológicos, bioquímicos, celulares e moleculares (RAZA, 2020). Entre os fatores bioquímicos, podemos citar alterações na concentração de proteínas, aminoácidos, prolina, açúcares e de enzimas antioxidantes, como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) (ZAFAR et al., 2021a; KRASENSKY; JONAK, 2012).

Para superar os impactos prejudiciais relacionados ao estresse por deficiência hídrica, as plantas desenvolveram o mecanismo de ajuste osmótico, por meio do aumento da síntese de osmólitos, que constituem prolina, açúcares, proteínas e aminoácidos solúveis, entre outros. O

aumento na concentração de osmólitos reduz o potencial osmótico, melhorando a capacidade das células vegetais de se manterem túrgidas, totalmente essencial para manutenção de processos biológicos, como a fotossíntese e expansão celular, como também a manutenção da atividade das enzimas (AL HASSAN et al., 2015).

A homeostase osmótica detém um papel com grande importância no processo de manutenção do desenvolvimento vegetal e turgor celular, pois ocasiona a redução do potencial osmótico, resultando em melhor crescimento. O maior acúmulo de osmorreguladores, como proteínas solúveis totais e prolina, induzidos pela diminuição dos níveis de disponibilidade de água, foi eficaz para osmorregulação em plantas de algodão (WU et al., 2015). Todavia, o mecanismo de tolerância ao estresse hídrico nas plantas é específico da espécie (HABIB et al., 2020). Ademais, é ressaltado também que as respostas diferem entre tecidos analisados, duração e intensidade do estresse (SANTOS; LIMA; MORGADO, 2010).

Os aminoácidos são precursores de proteínas e outros demais compostos orgânicos, essas biomoléculas mostram um papel ativo nas respostas das plantas a muitos estresses (KHAN et al., 2020). Mais importante ainda, atuam como precursores de um conjunto bastante diversificado de metabólitos secundários e sendo a forma de transporte e armazenamento para nitrogênio orgânico dentro da planta (HILDEBRANDT, 2018).

As concentrações de aminoácidos e de proteínas possuem relação durante o estresse, devido a degradação ocasionada pela atividade de enzimas proteases, juntamente com a inibição/paralisação da síntese de proteínas ocorrida pela ação do estresse, logo, as concentrações de aminoácidos solúveis tendem a aumentar, enquanto as concentrações de proteínas tendem a diminuir. Apesar de ser considerado um efeito danoso ocasionado pelo estresse devido sua relação com as concentrações de proteínas, o aumento nas concentrações de aminoácidos pode auxiliar na resistência à seca, por desempenhar a já citada função osmoprotetora (KRASENSKY; JONAK, 2012).

Em situações de disponibilidade insuficiente de carboidratos em razão da diminuição nas taxas fotossintéticas que normalmente ocorrem durante condições de estresse, as plantas podem utilizar aminoácidos como um substrato alternativo para a respiração celular (BATISTA-SILVA et al., 2018). Grandes alterações nos teores de aminoácidos solúveis foram vistas em plantas sob condições de estresse, tendo aumento particularmente elevado nas concentrações de aminoácidos específicos, onde o papel do aminoácido prolina como um osmólito compatível durante o estresse por deficiência hídrica já foi bem definido (OBATA; FERNIE, 2012).

A prolina é um aminoácido com grande importância na resistência ao estresse abiótico, visto que, é o soluto compatível com o acúmulo no citosol ou vacúolo mais estudado, devido atuar na manutenção do equilíbrio hídrico, além de também agir no processo de manutenção da integridade de membranas celulares, visto que, atua na diminuição dos níveis de oxidação de lipídios por meio da proteção do potencial redox da célula e na eliminação de radicais livres, além de também atuarem na integridade de enzimas e proteínas (MONTEIRO et al., 2015; SHINDE et al., 2016; JOSEPH; RADHAKRISHNAN; MOHANAN, 2015). Sob condições de estresse, as plantas podem aumentar os teores de prolina em até 100 vezes, comparadas as plantas em condições normais (VERBRUGGEN; HERMANS, 2008). A acumulação de prolina sob estresse é um indicador de lesão celular (KAYA; AKRAM; SONMEZ, 2018). Seu acúmulo é favorecido pelo alto *status* de carboidratos nas folhas e pela iluminação (KUMAR et al., 2020).

A regulação das concentrações de açúcares solúveis nas células vegetais também é uma via importante de adaptação da planta ao estresse por deficiência hídrica, contudo o entendimento da citada via ainda é limitado (YANG et al., 2019). Dentre os açúcares mais eficientes na osmorregulação, encontra-se a trealose, que atua na interação com grupos polares das cadeias fosfolipídicas, logo, acaba por manter uma hidrofiliabilidade da membrana plasmática (BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016). Os níveis alterados de açúcares solúveis em condições de estresse agem como moléculas de sinal para regular a expressão de um número considerável de genes-chave envolvidos nas respostas de defesa das plantas e processos metabólicos, por conseguinte, controlando a resistência das plantas e seu desenvolvimento (ROSA et al., 2009).

Também é de conhecimento que o estresse por deficiência hídrica pode atuar de forma significativa na expressão gênica de açúcares em células vegetais (BARTELS; SUNKAR, 2005). Igualmente como a prolina, o aumento dos níveis de açúcares solúveis é associado com a capacidade de reter água no citosol e atuar no processo de integridade de proteínas e membrana celular, formando um estado viscoso nas células, que acaba por diminuir as EROs (ZAFAR et al., 2021a; BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016).

Sob baixas concentrações, as EROs possuem algumas funções de grande importância no metabolismo vegetal, a exemplo da sinalização celular. Todavia, sob estresse, como o caso de baixos níveis de disponibilidade hídrica, acontece um aumento exacerbado das concentrações de EROs (SHARMA et al. 2012; MARTINS et al., 2018a). As EROs são formas parcialmente reduzidas de oxigênio atmosférico, produzidos em processos vitais, como no caso da fotossíntese, respiração e fotorrespiração. Elas se apresentam como radicais livres e também na forma molecular de um não radical, que podem ser geradas através do processo de excitação,

produzindo oxigênio singlete ($^1\text{O}_2$), ou de consecutivas adições de elétrons ao O_2 , sendo reduzido para o radical aniônico superóxido ($\text{O}_2^\bullet$), radical hidropoxila ($\text{HO}_2^\bullet$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila ($\text{OH}^\bullet$), que pode seriamente reagir com biomoléculas vitais, como lipídios, proteínas, ácidos nucleicos, entre outros, causando peroxidação lipídica, desnaturação de proteínas, mutação e danos na membrana intracelular, diminuição na atividade respiratória nas mitocôndrias, além da perda de fixação de carbono em cloroplastos, entre outros danos (BARBOSA et al., 2014).

Através do aumento das concentrações de EROs, a planta pode entrar em estresse oxidativo, sendo causado por inúmeros fatores, como o estresse hídrico, em que a membrana das células vegetais está sujeita a danos bem pronunciados, que desencadeiam a peroxidação lipídica. Danos a ácidos graxos da membrana celular podem produzir pequenos fragmentos de hidrocarbonetos, como o Malondialdeído (MDA) (MOUSSA; ABDEL-AZIZ, 2008; AMIRJANI, 2012). O MDA é caracterizado como o produto final da peroxidação lipídica da membrana celular e é um sinal importante de lesão do sistema de membrana (MIRZAEI; MOIENI; GHANATI, 2013).

O MDA reage com lipídios, ácidos nucleicos, glicose e proteínas, causando diminuição no conteúdo de ácidos graxos insaturados e na resistência e fluidez da membrana celular, juntamente com um aumento nos teores de extravasamento de eletrólitos. Com isso, a função e a estrutura da membrana celular são danificadas e uma gama de metabolismos são alterados. A concentração de MDA é um indicador de dano oxidativo na membrana celular vegetal induzido pelo estresse, tendo em vista que a concentração de MDA na planta é frequentemente utilizada como um parâmetro para avaliar os danos às células das plantas sob estresse. Espécies vegetais com menores quantidades de MDA em condições de estresse hídrico são geralmente consideradas como mais tolerantes ao estresse (MA et al., 2015).

A peroxidação lipídica é considerada como o melhor indicativo de estresse e danos à membrana celular vegetal (TAULAVUORI et al., 2001). Felizmente, as plantas desenvolveram mecanismos adaptativos para remoção das EROs sob condições de estresse, e consequentemente, diminuir a peroxidação lipídica (ALSCHER; ERTURK; HEATH, 2002; MARKOVIĆ; PETROVIĆ; DJUKIĆ, 2020).

Devido as capacidades citotóxicas das EROs, as plantas desenvolveram eficientes mecanismos adaptativos de defesa enzimáticos e não enzimáticos com capacidade de neutralizar seus danos às células. O sistema antioxidante de defesa se inicia com atuação enzimática, mas envolve também componentes não enzimáticos, nos quais podemos destacar o ascorbato, glutatona, β -caroteno e o α -tocoferol. Os citados antioxidantes podem evitar a

formação de radicais livres, sequestrá-los ou também remover sua degradação (BARBOSA et al., 2014).

Todavia, o equilíbrio entre a produção e a neutralização de EROs pode sofrer alterações, aumentando de forma bastante significativa seus teores dentro das células, acabando por ocasionar o estresse oxidativo (APEL; HIRT, 2004). A regulação da expressão de genes codificantes de enzimas antioxidantes faz parte de mecanismos de resposta ao estresse (CYRNE et al., 2003).

A enzima antioxidante Superóxido Dismutase (SOD) que atua na linha de defesa vegetal contra as EROs é a primeira que age sobre os efeitos tóxicos causados pelas EROs, a referida enzima é presente na maioria dos locais celulares, atuando na eliminação do radical $O_2^{\cdot-}$ por meio de sua dismutação em O_2 e peroxidação de hidrogênio (H_2O_2) (SANTOS et al., 2015). Em seguida, o H_2O_2 é dismutado em H_2O e O_2 , pela ação da enzima Catalase (CAT), especialmente nos peroxissomos (DEDEMO et al., 2013). A enzima Ascorbato Peroxidase (APX) possui a mesma função da enzima CAT, contudo detém uma maior afinidade pelo ácido ascorbato como agente redutor agindo em local distinto, nos cloroplastos e citosol (SANTOS; SILVA, 2015).

Plantas detentoras de alta atividade de enzimas antioxidantes indicam significativa tolerância ao dano oxidativo (GAPINSKA et al., 2008). O sistema antioxidante é considerado um dos principais mecanismos bioquímicos e podem ser fundamentais em relação a tolerância a estresses (COSSANIA et al., 2012; HAFEZ; SELEIMAN, 2017).

A sobrevivência das plantas em condições adversas é resultado da evolução dos mecanismos adaptativos para lidar com estresse. As respostas ao estresse estão sempre associadas a uma série de respostas bioquímicas (MORAIS et al., 2018; MORAIS et al., 2020; OLIVEIRA et al., 2019).

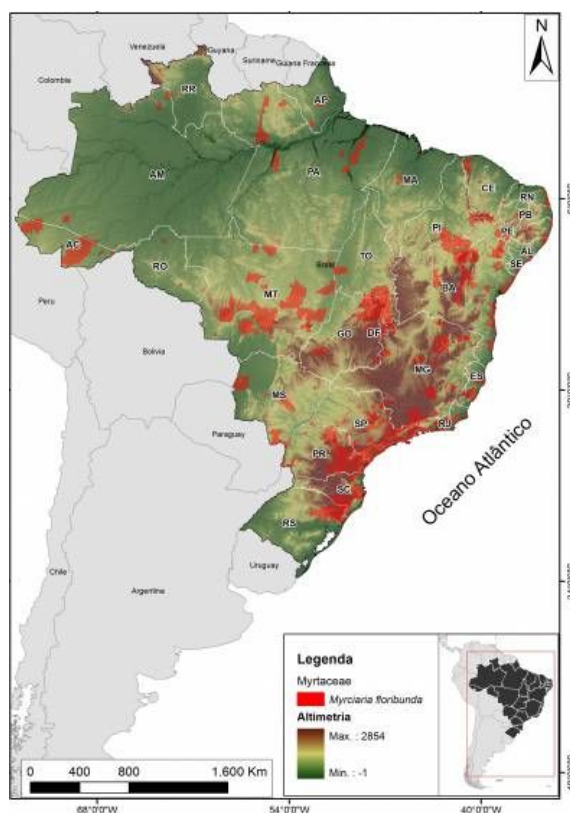
3.3 Cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg

Myrtaceae é uma das famílias botânicas mais importantes da flora do Brasil, incluindo árvores e arbustos com ocorrência nos trópicos úmidos, distribuída em cerca de 132 gêneros e 5.671 espécies (GOVAERTS et al., 2014). O gênero *Myrciaria* pertence à Myrtaceae, com ocorrência na América Tropical, incluindo México, Cuba, Panamá, Venezuela, Brasil, Bolívia, Paraguai e Argentina (BORGES et al. 2014). O gênero inclui cerca de 99 espécies já conhecidas e destas, 22 espécies são nativas do território brasileiro (SOBRAL et al., 2016). Entre as espécies, podemos citar a *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg, conhecida de

forma popular como cambuí. Possui abrangência na América Central e do Sul, sendo fácil de identificar devido sua casca esbranquiçada (FRANCESCHINELLI et al., 2007).

No Brasil, a espécie habita os domínios fitogeográficos dos biomas da Floresta Amazônica, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (figura 2), onde pode ser encontrada nas vegetações de Campo Rupestre, Floresta Ciliar ou Galeria, Floresta de Várzea, Floresta de Terra Firme, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Perenifolia, Floresta Ombrófila (Floresta Pluvial), Floresta Ombrófila Mista e Restinga. Em regiões litorâneas, no Nordeste e Sudeste, encontra-se em restinga arbustiva inundável e não-inundável, na faixa de transição de restinga herbácea para floresta de Mata Atlântica (SOUZA; MORIM, 2008; LOURENÇO; BARBOSA, 2020; LEMOS et al., 2018).

Figura 2. Mapa de distribuição geográfica do cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg (Myrtaceae) em território brasileiro.



Fonte: Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em: <<http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Myrciaria%20floribunda>>. Acesso 26 out. 2021.

O cambuí é facilmente observado no nordeste brasileiro, especificamente nos estados de Sergipe e Alagoas, podendo ser encontrado principalmente no bioma Mata Atlântica (GARCÍA et al., 2021b; SILVA; NASCIMENTO; MUNIZ, 2020). Em Alagoas, pode ser

encontrado crescendo de forma espontânea e nativa nos municípios de Coruripe, Feliz Deserto, Penedo e Piaçabuçu (SALVADOR, 2020).

As folhas da espécie possuem pecíolo glabo, com lâmina elíptica a ovado-lanceolada, cartáceas, glabras nas duas faces, pouco discolor e apresentam nervuras secundárias bem pronunciadas, suas flores são pequenas de cor branca, reunidas em forma de inflorescência cimosas, tendo bractéolas de forma arredondada (SANTOS et al., 2018a). Seus frutos são pequenos e suculentos, do tipo baga globosas, glabras e brilhantes, ricos em vitamina C (106,38 a 170,21 mg de ácido ascórbico/100 g⁻¹ MF) e quando maduros apresentam coloração que varia do laranja ao roxo (PINHEIRO et al., 2011) (figura 3).

Figura 3. Frutos de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg (Myrtaceae). A. Ramos com frutos; B. Frutos com variação de cores.



Fonte: Lemos et al. (2018).

A reprodução do cambuí é determinada pelas condições climáticas, onde a chuva induz a floração e frutificação, enquanto o repouso fisiológico ocorre durante o período de menor precipitação. Sua polinização ocorre principalmente por abelhas, especialmente pelas espécies *Apis melífera* e *Trigona spinipes*, enquanto suas sementes são dispersas principalmente por pássaros (FRANCESCHINELLI et al., 2007; OLIVEIRA et al., 2021).

A espécie possui sua exploração unicamente na forma de extrativismo e sua comercialização e produtos obtidos são feitos de forma artesanal por meio de produtores familiares e comunidades locais, com restrição ao seu local de ocorrência e somente no período de safra (LEMONS et al., 2018). Seus frutos além de consumidos *in natura*, são muito utilizados para o preparo de sucos, sorvetes, licores e doces caseiros, onde mesmo com seu grande potencial, existe uma vasta escassez de dados na literatura sobre a planta, tornando-se dificultosa a coleta de dados para estudos no que se refere a uma seleção, pré-melhoramento, melhoramento e domesticação (SANTOS et al., 2018a).

Entre os estudos já realizados com cambuí, podemos citar morfoanatomia, reprodução, qualidade do fruto, caracterização química, diversidade genética, atividade antioxidante, anti-inflamatória, antimicrobiana e inseticida (FRANCESCHINELLI et al., 2007; TIETBOHL et al., 2012; SILVA; AZEVEDO et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2018; NASCIMENTO; MUNIZ, 2020; SANTOS et al., 2020; GARCÍA et al., 2021a), todavia ainda não há estudos sobre suas respostas a estresses ambientais, como o déficit hídrico.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Localização do experimento, obtenção e cultivo das mudas

O experimento foi conduzido na casa de vegetação do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas, Rio Largo – AL (°29'45"S, 35°49'54"W, altitude de 127 m) de fevereiro a março de 2021.

Os frutos foram coletados do banco de germoplasma de cambuí do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas. A polpa dos frutos foi retirada e as sementes lavadas e, posteriormente, semeadas em bandejas com vermiculita para germinarem. Após a germinação, as plântulas foram colocadas em tubetes de 230 cm³ com substrato Bioplant®. As mudas ficaram em viveiro telado por seis meses e depois transferidas para sacolas plásticas com solo e esterco de curral na proporção 3:1 por mais seis meses e posteriormente plantadas em baldes com capacidade volumétrica de 20 L juntas a um tutor, com três furos na base para facilitação do processo de drenagem.

4.2 Condições do experimento e estratégia experimental.

A classificação climática de acordo com Köppen é tropical chuvoso (Am), tendo verão seco e pluviosidade média anual de 1300 a 1600 mm (ALVARES et al., 2013). Os dados meteorológicos no decorrer do experimento foram registrados por uma estação meteorológica automática modelo WS - GP1 (DELTA-T Devices, Cambridge - England), instalada na casa de vegetação, onde foram registrados dados de temperatura, umidade relativa do ar (UR) e radiação a cada 5 min e a média armazenada a cada 15 minutos em datalog. Calculou-se o déficit de pressão de vapor do ar (DPV) com base nos dados de temperatura e UR, segundo Allen et al. (1998), conforme a equação 1.

$$DPV = es - e = \left[0,6108 \exp \left(\frac{12,27T}{237,3 + T} \right) \right] - \left(\frac{es - UR}{100} \right) \quad (1)$$

Onde:

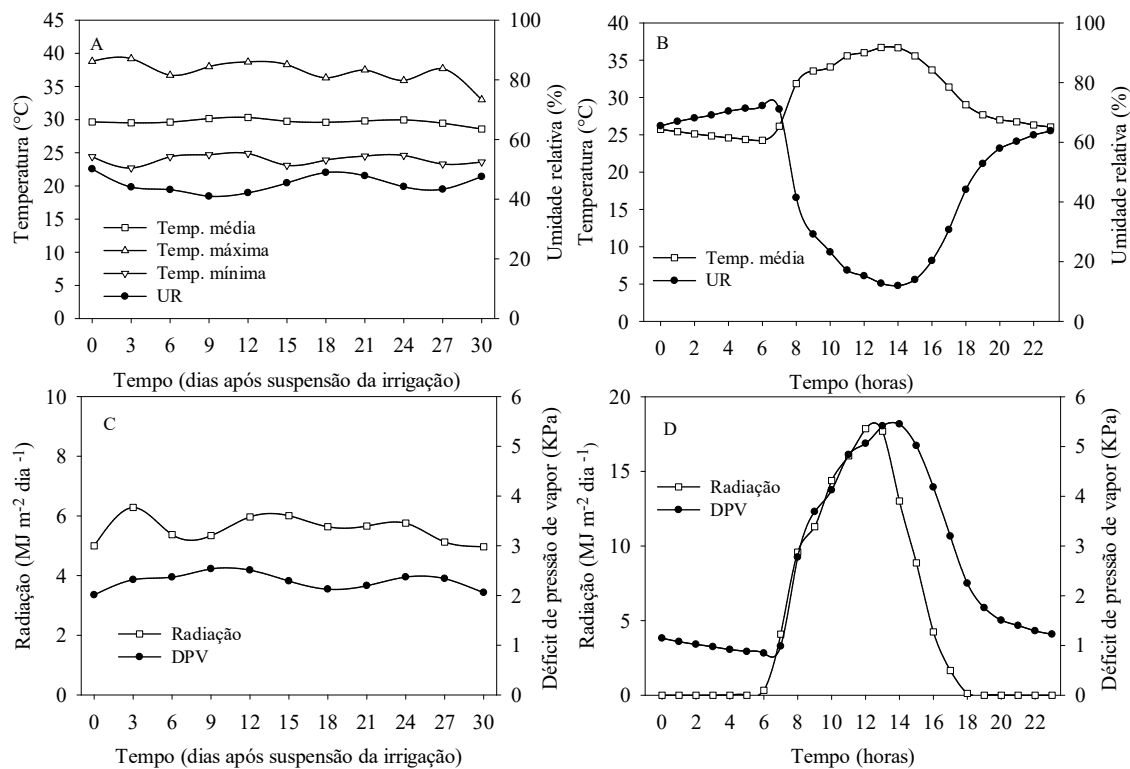
es = Pressão de vapor do ar saturado (kPa)

e = pressão de vapor do ar (kPa)

T = Temperatura (°C)

UR = Umidade relativa (%)

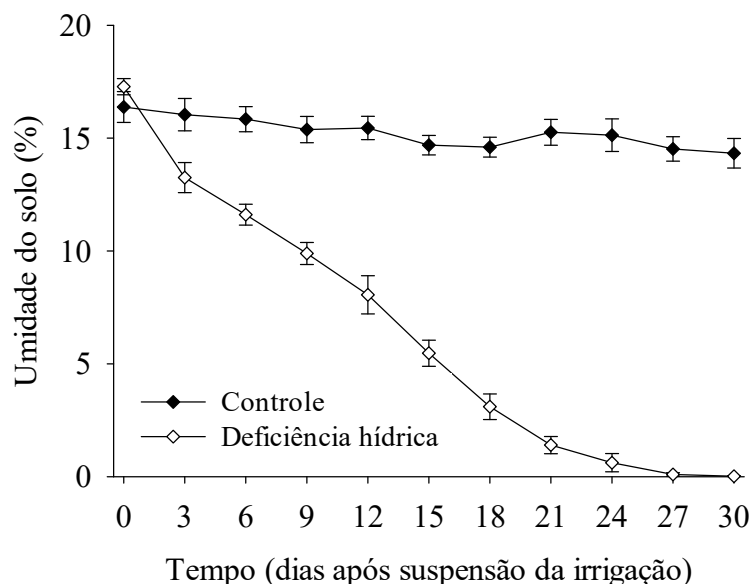
Figura 4. Dados meteorológicos em casa de vegetação, referentes ao período experimental, de 16 de fevereiro a 18 de março de 2021. A. Variação diária de temperatura e umidade relativa do ar; B. variação média ao longo do dia de temperatura e umidade relativa do ar; C. Variação diária de radiação e DPV; D. variação média ao longo do dia de radiação e DPV.



Fonte: Autor, 2022.

As plantas de cambuí possuíam altura de aproximadamente 0,50 m e aproximadamente 2,5 anos de idade. As plantas foram submetidas a dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, o primeiro caracterizado pela irrigação das plantas de acordo com suas necessidades, até atingir a capacidade de campo, enquanto o segundo, houve suspensão total da irrigação. Além disso, ocorreu análise de umidade do solo a 20 cm de profundidade a cada três dias, utilizando a sonda SM-200 (DELTA-T Devices, Cambridge – England) (figura 5).

Figura 5. Umidade do solo em vasos para cultivo de plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, durante 30 dias de avaliação. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.



Fonte: Autor, 2022.

A eficiência quântica efetiva do PSII (Φ_{PSII}), eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m), umidade do solo a 20 cm de profundidade e análise visual para sintomas de murcha foram monitorados até 30 dias de imposição ao estresse, onde as plantas sob estresse apresentaram reduções em Φ_{PSII} e F_v/F_m superiores a 25%, umidade do solo próxima a 0% e sintomas bem pronunciados de murcha, sendo este momento considerado o estresse máximo.

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC). As análises de Φ_{PSII} e F_v/F_m foram em medidas repetidas no tempo (parcela subdividida no tempo), avaliando-se o efeito dos tratamentos hídricos em cada dia de avaliação. Já para as demais variáveis, considerou-se somente o estresse máximo, ou seja, a análise ocorreu apenas aos 30 dias.

4.3 Análises ecofisiológicas e bioquímicas

As folhas do terço médio em bom estado fitossanitário foram utilizadas para todas as avaliações. A coleta de material para avaliação de teor relativo de água, pigmentos fotossintéticos e extravasamento de eletrólitos se deu entre 11:00 e 13:00 horas. Logo após a

coleta, as folhas foram armazenadas em caixa de isopor com gelo, posteriormente, transferidas para o laboratório de Fisiologia Vegetal para posterior avaliação.

O material foliar coletado para as análises de Malondialdeído (MDA) e enzimas antioxidantes ocorreu de acordo com os mesmos pressupostos das coletas anteriores, diferindo somente no armazenamento, onde as amostras foram transferidas para caixa de isopor com nitrogênio líquido. Posteriormente todo o material foi transportado para o laboratório de Fisiologia Vegetal e mantido em freezer -60 °C até respectivas análises.

4.3.1 Análise da eficiência fotoquímica do PSII

A eficiência fotoquímica foi analisada a cada três dias através de medidor de fluorescência modulada PAM-2500 (Walz, Germany). A avaliação da eficiência quântica efetiva do PSII (Φ PSII) ocorreu das 9:00 às 11:00 horas da manhã, avaliando-se três folhas distintas por planta. A eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) foi realizada aproximadamente ao meio dia em uma folha por planta pré-adaptada ao escuro durante aproximadamente 30 minutos através de pinças foliares (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

4.3.2 Número de folhas

O objetivo desta análise foi acompanhar o processo de desfolhação das plantas ao longo do processo de deficiência hídrica. O número total de folhas foi monitorado em todas as plantas do experimento quando as plantas do tratamento em deficiência hídrica apresentaram estresse significativo.

4.3.3 Teor relativo de água

O teor relativo de água (TRA) foi obtido através da pesagem da massa fresca, túrgida e seca, aplicada na equação 2 (BARRS; WHEATERLEY, 1962):

$$TRA = [MF - MS] / (MT - MS) 100 \quad (2)$$

Sendo:

TRA – Teor relativo de água

MF – Massa fresca

MT – Massa túrgida

MS – Massa seca

Para obtenção da massa fresca, túrgida e seca, foram retirados seis discos foliares de aproximadamente 8 mm. Em seguida, foram pesados para obtenção da massa fresca, imersos em água por 24 horas e realizada pesagem para obtenção da massa túrgida. Posteriormente, os discos foram colocados em estufa a 80°C por 24 horas para obter-se a massa seca.

4.3.4 Extravasamento de eletrólitos

Seis discos foliares de 8 mm foram retirados, os quais foram imersos em 10 mL de água Milli-Q em tubos de ensaio por 24 horas. Após, aferiu-se a condutividade inicial do meio usando em condutivímetro de bancada (Tecnopon μ CA-150). Posteriormente, o material foi submetido a banho termostático em temperatura de 100°C, por 60 minutos e, após resfriamento, aferiu-se a condutividade final. O extravasamento de eletrólitos foi analisado conforme a equação 3 (SCOTTI-CAMPOS; THU PHAM THI, 1997).

$$EE = \left(\frac{CIM}{CF} \right) 100 \quad (3)$$

Sendo:

EE – Extravasamento de eletrólitos

CIM – Condutividade inicial do meio

CF – Condutividade final

4.3.5 Índice SPAD e pigmentos fotossintéticos pelo método destrutivo

A intensidade do verde foi avaliada pelo método não destrutivo (índice SPAD), com utilização de clorofilômetro modelo SPAD-502 (Minolta, Japan), em que foi retirada a média de dez leituras em folhas aleatórias de cada planta.

A quantificação dos teores de pigmentos fotossintéticos pelo método destrutivo foi realizada pela metodologia de Hendry e Price (1993), onde foram pesados 100 mg de folhas e transferidos para tubos de ensaio cobertos com papel alumínio e, posteriormente, adicionou-se 10 mL de acetona a 80% (v/v). Após 24 horas, foram realizadas as leituras de absorbâncias em espectrofotômetro, nas faixas de 480, 645, 663 e 710 nm para determinação dos teores de clorofila *a* e clorofila *b*, representados em mg g^{-1} MF, e teores de carotenoides, representados em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF (LICHTENTHALER, 1987). Calculou-se posteriormente os teores de clorofila total (clorofila *a* + clorofila *b*) e a razão clorofila *a/b* (clorofila *a*/clorofila *b*).

4.3.6 Extração de osmorreguladores

Para a quantificação dos teores de aminoácidos solúveis totais, açúcares solúveis totais e prolina foliar livre, foi produzido um extrato a partir de 100 mg de pó de material foliar liofilizado e macerado utilizando um macerador automático, ao qual pipetou-se 10 mL de MCA (metanol:clorofórmio:água) na proporção de 12:5:3, por meio da metodologia de Bielecki e Turner (1966), com modificações de Brandão (2005).

Posteriormente, o material foi transferido para tubos falcon e submetido a agitação vigorosa, em seguida, colocado sob refrigeração durante 24 horas para extração dos compostos citados e, posteriormente, submetido a centrifugação a 4.000 x g, durante 9 minutos. O material precipitado foi guardado para produção posterior do extrato para quantificação de proteínas. Em seguida, o sobrenadante foi transferido para tubos falcon com capacidade para 50 mL, em que para cada 4 mL, adicionou-se 1 mL de clorofórmio e 1,5 mL de água deionizada. Após, os tubos foram submetidos a agitação vigorosa durante 20 segundos e colocados em refrigeração durante 24 horas para separação das fases. Posteriormente, transferiu-se o sobrenadante para tubos de ensaio, que foram colocados em banho termostático sob temperatura de 38 °C para eliminação de resíduos do clorofórmio, durante cerca de 20 horas. Após, foi medido o volume do extrato e em seguida transferido para o freezer sob temperatura de -20°C para sua conservação.

4.3.7 Quantificação de proteínas solúveis totais

A produção do extrato foi realizada através do material foliar precipitado e reservado durante o processo de extração dos osmorreguladores, descrito em 4.8, segundo o método de Brandão (2005). O precipitado foi ressuspenso novamente em 10 mL de NaOH 0,1 N, através de agitação vigorosa com utilização de agitador de tubos e posteriormente foi colocado em refrigeração por 24 horas. Em seguida, o extrato foi submetido a centrifugação a 4.000 x g, durante 9 minutos e, depois, o sobrenadante foi usado para a quantificação das proteínas.

A quantificação de proteínas foi realizada de acordo com a metodologia de Bradford (1976), método de ligação das proteínas ao corante Coomassie Brilliant Blue G-250 da solução Bradford. A preparação da solução ocorreu da seguinte forma: em um balão foram colocados 100 mg do corante Coomassie Brilliant Blue G-250 em 50 mL de álcool etílico a 95%. Logo após, o material foi agitado até o corante ser totalmente diluído e, em seguida, colocou-se 100

mL de ácido fosfórico 85%. Posteriormente, agitou-se novamente, e o volume da solução foi completado para 1 L, utilizando água destilada e em seguida filtrado 5x por meio de papel filtro.

Os teores de proteínas foram determinados através da pipetagem de 30 μ L de extrato em tubos de ensaio, com 370 μ L de água deionizada e 2 mL da solução Bradford. Posteriormente, o material foi submetido a agitação e foram aferidas as absorbâncias em 595 nm em espectrofotômetro zerado com um “branco” feito com água deionizada para substituir o extrato. Em seguida, os dados obtidos foram calculados através de curva padrão de albumina sérica bovina (0, 04, 08, 12, 16, 20, 24, 28 μ g) e representados em mg g^{-1} MS.

4.3.8 Quantificação de aminoácidos solúveis totais

Através da metodologia de Yemm e Cocking (1955), foi realizada a quantificação de aminoácidos solúveis totais, onde 50 μ L de extrato foram transferidos para tubos de ensaio com 450 μ L de água deionizada, 250 μ L de tampão citrato e 500 de KCN 2% (v/v) diluído através de solução de 0,01 M de KCN em água e 100 μ L de ninhidrina 5% (em metil glicol).

Posteriormente, a mistura foi submetida a agitação vigorosa através de agitador magnético durante 10 segundos e colocada em banho termostático durante 20 min a 100°C. Posteriormente, o material foi retirado e interrompeu-se a reação em banho de gelo durante 10 minutos e, após este período, foram colocados 650 μ L de etanol a 60%. Em espectrofotômetro, foram feitas as leituras em absorbância em 570 nm. Os teores de aminoácidos solúveis totais foram analisados usando curva padrão de aminoácidos (pool de aminoácidos (arginina, glicina, ácido glutâmico e fenilalanina) nos teores: 0, 0,025, 0,05, 0,075, 0,1, 0,125, 0,15 μ mol) e os resultados apresentados em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS.

4.3.9 Quantificação de açúcares solúveis totais

Por meio do método de Dubois et al. (1956), foi realizada a quantificação dos açúcares solúveis totais. Uma alíquota com extrato MCA de 350 μ L (diluído em 10x) foi adicionada juntamente com 150 μ L de água deionizada em meio de reação com fenol 5% e ácido sulfúrico concentrado. A solução passou por breve agitação e posteriormente foi colocada em banho de gelo durante 10 minutos, em seguida, as absorbâncias foram determinadas em espectrofotômetro à 490 nm. Os teores de açúcares foram expressos em $\mu\text{g/g}$ MS, através de cálculos realizados utilizando uma reta padrão de glicose (0-54,0 μ g).

4.3.10 Quantificação de prolina livre foliar

Seguindo o método de Rena e Masciotti (1976), com modificações de Marcos (2012) para utilização de extrato MCA para prolina, realizou-se a quantificação de prolina livre foliar. Pipetou-se 300 μL do extrato MCA, 100 μL de glicina 0,13 M e 2,6 mL de água deionizada em tubos de ensaio rosqueáveis, em seguida o material foi submetido a agitação breve. Posteriormente, foram adicionados 2 mL de ácido acético concentrado e 2 mL de uma solução de ninhidrina ácida (600 mg de ninhidrina + 15 mL de ácido acético concentrado + 10 mL de ácido fosfórico 6 M). Os tubos foram fechados e submetidos a agitação vigorosa. Posteriormente, a mistura foi colocada em banho termostático em temperatura de 100 °C com duração de 30 minutos. A reação foi interrompida com um banho de gelo, em seguida pipetou-se 4 mL de tolueno em cada tubo e, posteriormente, foram fechados e agitados vigorosamente durante 15 segundos. O sobrenadante foi coletado e sua absorbância aferida em 515 nm em espectrofotômetro, com “branco” utilizando tolueno concentrado. Os teores de prolina foram representados em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS, e os cálculos foram realizados através de uma reta padrão de prolina (0, 0,1, 0,2, 0,25, 0,5 μmol).

4.3.11 Avaliação da peroxidação lipídica

A quantificação da peroxidação lipídica se deu através das concentrações de substâncias reativas ao ácido 2-tiobarbitúrico (TBA) e representadas em equivalentes de malondialdeído (MDA), seguindo a metodologia de Cakmak e Horst (1991). Para extração, foram pesados 150 mg de material foliar fresco, sendo em seguida macerado com a utilização de nitrogênio líquido e 2 mL de ácido tricloroacético a 0,1% (p/v), posteriormente, submetido a centrifugação a 10.000 rpm durante 15 minutos sob temperatura de 4°C e, em seguida, o sobrenadante foi coletado para análise. Posteriormente, pipetou-se 100 μL do extrato, juntos a 1,9 mL de TBA a 0,5% (p/v) (em ácido tricloroacético a 20%). Os tubos foram transferidos para banho termostático em temperatura de 90 °C durante 20 minutos, onde foi observada a alteração de coloração. A reação foi paralisada através de banho de gelo e a mistura foi clarificada através de centrifugação a 13.000 g durante 5 minutos, sob temperatura de 4°C. As leituras foram feitas em espectrofotômetro em absorbância de 532 nm e os dados obtidos representados em nmol g^{-1} MF.

4.3.12 Avaliação da atividade enzimática antioxidante

4.3.12.1 Superóxido Dismutase (SOD)

De acordo com o método de Giannopolitis e Ries (1977), com algumas modificações, foi analisada a atividade da enzima Superóxido Dismutase (SOD). Para obtenção do extrato vegetal, foram pesados 300 mg de tecido vegetal fresco, sendo o material macerado em 2 mL do meio de extração posteriormente. Foi usado o meio de extração tampão fosfato de potássio (TFK) 300 mM, pH = 7,8. Em seguida, o material passou por centrifugação a 10.000 x g durante 15 minutos em temperatura de 4°C, sendo retirada uma alíquota de 100 µL do extrato. Posteriormente, adicionou-se 2,9 mL do meio de reação composto por TFK 300 mM, pH 7,8, possuindo EDTA a 100 nM, cloreto de azul de nitroblutetrazólio (NBT) (Sigma Chemical Company) a 75 µM, metionina a 13 mM (Sigma Chemical Company) e riboflavina a 2 µM. A reação ocorreu em câmara escura tendo luz fluorescente a 15 W por 9 minutos, aproximadamente. Utilizou-se como “branco” somente TFK e foi observada a formação da formazana azul em tubos em que há meio de reação sem adição de extrato vegetal.

As leituras foram feitas utilizando cubeta de vidro em espectrofotômetro em 560 nm. A atividade da SOD foi determinada, pois esta enzima inibe o processo de fotorredução do cloreto de azul de nitroblutetrazólio (NBT) em exposição a luminosidade, onde a reação é interrompida com o apagar da luz. Os teores de SOD foram calculados através da divisão da absorbância (560 nm) da formazana azul pela absorbância (560 nm) da amostra vegetal. Os resultados foram representados em unidade de SOD mg⁻¹ de proteína.

4.3.12.2 Ascorbato Peroxidase (APX)

A determinação da atividade da enzima Ascorbato Peroxidase (APX) ocorreu através da metodologia de Nakano e Asada (1981), com algumas modificações, em que a absorbância é acompanhada em 290 nm em meio de reação onde o ascorbato sofre o processo de oxidação. Todas as etapas foram realizadas, até o momento de leitura, para que o material ficasse sob temperatura inferior à 4°C. O extrato foi obtido a partir de 150 mg de material foliar fresco, macerado utilizando nitrogênio líquido e 1,5 mL do meio de extração com constituição de tampão fosfato de sódio 50 mM (pH 7,0), polivinilpirrolidona (PVPP) 2%, EDTA 0,1 mM e 2 mM ascorbato de sódio.

Posteriormente, o material foi submetido a centrifugação a 10.000 rpm durante 40 min a 4 °C, em seguida, a reação foi iniciada após a pipetagem de 60 µL da amostra em cubeta de

quartzo, junto a tampão fosfato de potássio 50 mM (pH 7,0), EDTA a 1 mM e ascorbato de sódio a 5 mM, seguido pela adição de H_2O_2 a 1 mM e a reação foi iniciada (volume final 2 mL). Exceto o extrato que foi colocado em gelo sob temperatura de 4°C, as soluções do meio de reação foram colocadas em temperatura de 30°C. Após a adição de H_2O_2 , a solução foi homogeneizada de forma breve e transferida o mais rápido possível para leitura no espectrofotômetro à 290 nm, durante um minuto, onde foi observado a diminuição da concentração de ascorbato no meio de reação. Para os cálculos da atividade da enzima APX, usou-se o coeficiente de extinção do ascorbato de $2,8 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ e os dados da atividade enzimática foram representados em $\text{min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ proteína.

4.3.12.3 Catalase (CAT)

Através da metodologia utilizada por Havir e McHale (1987), acrescida por algumas modificações, determinou-se a atividade da enzima Catalase (CAT). Até o momento da leitura, toda metodologia foi feita para que o material ficasse sob temperaturas inferiores a 4°C. A obtenção do extrato ocorreu através de pesagem de 150 mg de material foliar fresco e macerado posteriormente com nitrogênio líquido e 1,5 mL do meio de extração com tampão fosfato de sódio 50 mM (pH 7,0), polivinilpirrolidona (PVPP) 2%, EDTA 0,1 mM e 2 mM ascorbato de sódio.

Em seguida, o material passou por centrifugação a 10000 rpm durante 40 minutos em temperatura de 4°C. Posteriormente, uma alíquota de 20 μL foi adicionada em cubeta de quartzo com tampão fosfato de potássio 50 mM (pH 7,0), depois foi adicionado H_2O_2 a 12,5 mM dando início à reação (volume final 3 mL). Exceto o extrato que foi mantido em gelo sob temperaturas inferiores a 4°C, as soluções do meio de reação foram mantidas em temperatura de 25 °C. Após a adição de H_2O_2 , a solução foi homogeneizada de forma breve e transferida da forma mais rápida possível para leitura no espectrofotômetro a 240 nm, por 1 minuto, onde foi observado a diminuição na concentração de H_2O_2 . O coeficiente de extinção de H_2O_2 de $39,4 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ foi utilizado para determinação da atividade da CAT, sendo os valores representados em unidades de CAT $\text{min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ proteína.

4.3.12.4 Quantificação de proteínas do extrato de enzimas

Os teores de proteínas do extrato foram quantificados por meio da metodologia de Bradford (1976), descrita em 2.9. Adicionou-se 20 μL de extrato em tubos de ensaio, 380 μL

de água deionizada e 2 mL da solução Bradford. Posteriormente, o material passou por agitação e a aferição das absorbâncias foram realizadas em espectrofotômetro em 595 nm, onde os resultados foram representados em mg g^{-1} MF, por meio de uma curva padrão de proteína albumina do soro bovino.

4.4 Análise estatística

Os dados foram submetidos a análise de variância pelo teste F ($p < 0,05$) através do software SISVAR 5,6 (FERREIRA, 2019) e as médias com resultados significativos foram plotadas.

5 RESULTADOS

A imposição da deficiência hídrica teve interação com os dias de avaliação nos caracteres de eficiência quântica efetiva do PSII (ΦPSII) e eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) (tabela 1).

Tabela 1. Resumo da análise de variância para eficiência quântica efetiva do PSII (ΦPSII) e eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) em folhas de plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, durante 30 dias de avaliação.

Fatores de variação	Quadrados médios	
	ΦPSII	F_v/F_m
Tratamentos hídricos (TH)	0,10**	0,08**
Dias de avaliação (DA)	0,006 ^{ns}	5,64**
TH x DA	0,01*	2,48**
CV1(%)	20,92	17,16
CV2(%)	20,87	13,38

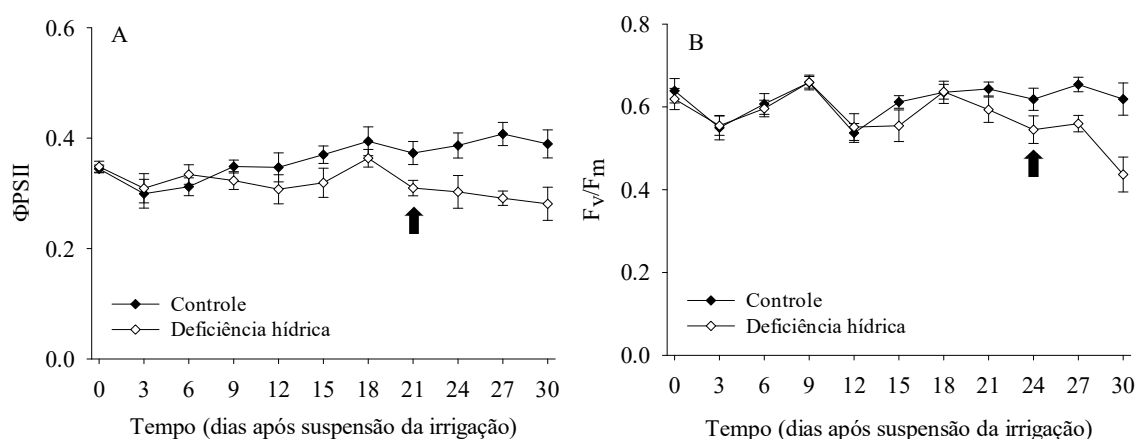
CV1 – Coeficiente de variação da parcela; CV2 – Coeficiente de variação da subparcela.

* e ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente. ^{ns} Não significativo pelo teste F.

Fonte: Autor, 2022.

A partir do 21º dia de suspensão da irrigação, ocorreu decréscimo nas taxas de ΦPSII , onde ao 30º dia suspensão da irrigação, houve redução de 27,83% em relação ao tratamento controle (figura 6). Já para a razão F_v/F_m , houve decréscimo a partir do 24º dia de suspensão da irrigação, tendo uma redução ao 30º de suspensão da irrigação de 29,43% em comparação ao tratamento controle (figura 6).

Figura 6. Eficiência quântica efetiva do PSII (Φ_{PSII}) (A) e eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) (B) em folhas de plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, durante 30 dias de avaliação. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.



As setas indicam o início da diferença entre os tratamentos pelo teste F ($<0,05$).

Fonte: Autor, 2022.

O número de folhas e extravasamento de eletrólitos não diferiram entre os tratamentos, somente houve significância para teor relativo de água (tabela 2), em que com a imposição de deficiência hídrica, o teor relativo de água foi de 67,43%, enquanto no tratamento controle foi de 96,03%, uma diminuição de 29,78% (figura 7).

Tabela 2. Resumo da análise de variância do número de folhas (NF), teor relativo de água (TRA) e extravasamento de eletrólitos (EE) em plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento.

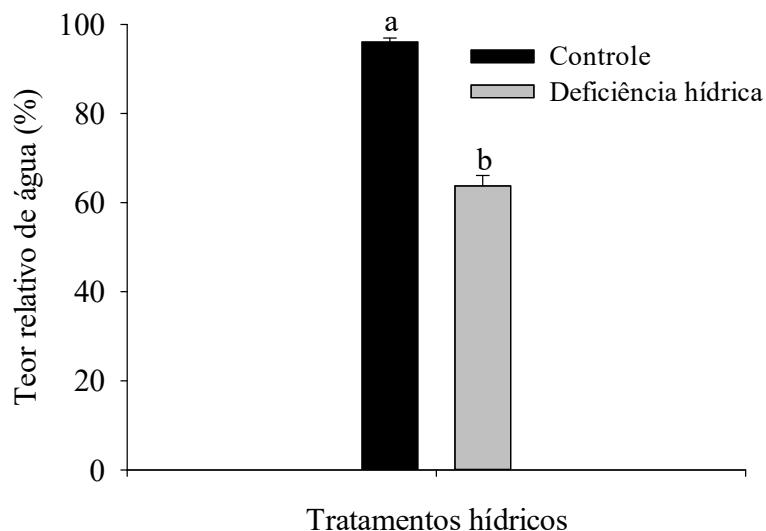
Fonte de variação	Quadrados médios		
	NF	TRA	EE
Tratamentos hídricos	6055,20 ^{ns}	4091,08**	49,41 ^{ns}
CV(%)	27,08	10,38	30,78

CV – Coeficiente de variação.

** Significativo pelo teste F a 1% de probabilidade. ^{ns} Não significativo pelo teste F a 5% de probabilidade.

Fonte: Autor, 2022.

Figura 7. Teor relativo de água (%) folhas de plantas de *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º sob estresse. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.



Média seguida por letra diferente difere estatisticamente pelo teste F ($<0,05$).

Fonte: Autor, 2022.

A imposição da deficiência hídrica não influenciou nos números das variáveis índice SPAD, clorofila *a*, clorofila *b*, clorofilas totais, razão clorofila *a/b* e carotenoides (tabela 3).

Tabela 3. Resumo da análise de variância do índice SPAD, clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*), clorofilas totais (Chl T), razão clorofila *a/b* (R Chl *a/b*) e carotenoides em plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento.

Fonte de variação	Quadrados médios					
	Índice SPAD	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl T	Chl <i>a/b</i>	Carotenoides
Tratamentos hídricos	19,20 ^{ns}	0,05 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,02 ^{ns}
CV(%)	6,15	39,31	42,35	39,73	12,20	27,38

^{ns} Não significativo pelo teste F a 5% de probabilidade.

Fonte: Autor, 2022.

Os teores de proteínas, aminoácidos solúveis totais e prolina livre foliar diferiram entre os tratamentos, enquanto não houve diferença nos teores de açúcares solúveis totais (Tabela 4). Ocorreu diminuição de 15,62% nos teores de proteínas solúveis totais sob deficiência hídrica em comparação ao tratamento controle, enquanto os teores de aminoácidos solúveis totais e prolina livre foliar aumentaram em 33,91% em 1.226,66%, respectivamente, em comparação aos respectivos controles (figura 8).

Tabela 4. Resumo da análise de variância dos teores de proteínas, aminoácidos, açúcares solúveis totais e prolina em folhas de plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento.

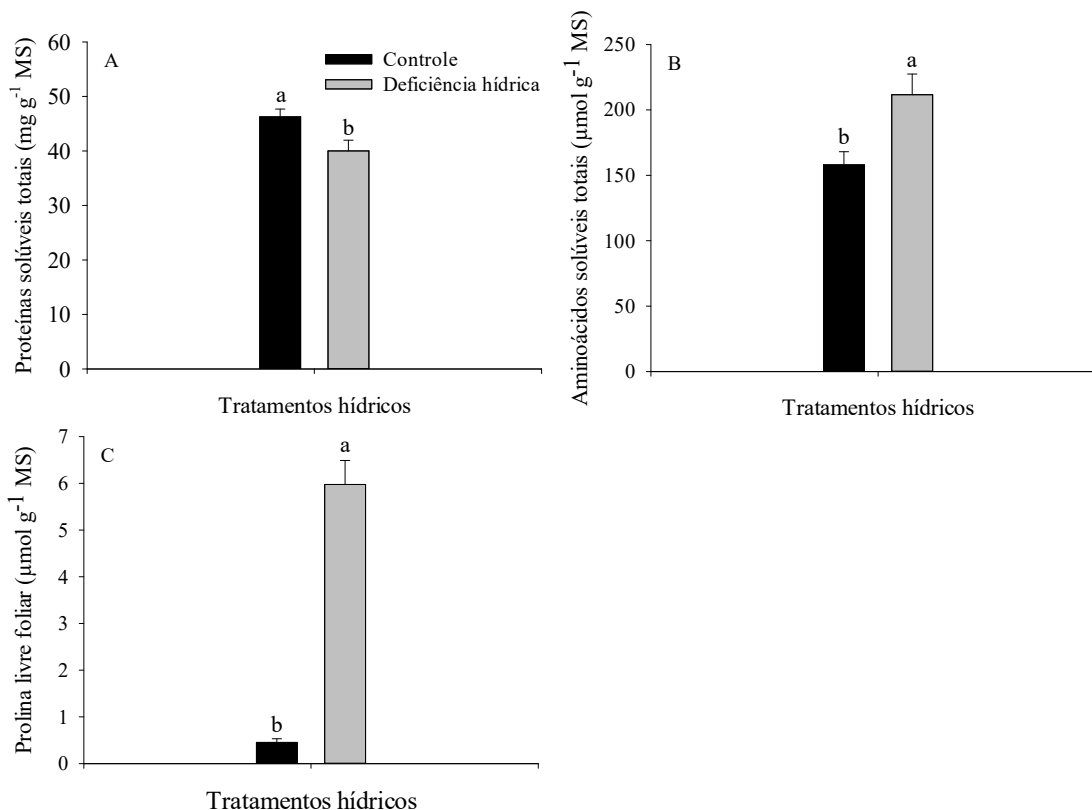
Fonte de variação	Quadrados médios			
	Proteínas solúveis totais	Aminoácidos solúveis totais	Açúcares solúveis totais	Prolina livre foliar
Tratamentos hídricos	195,39*	14361,95*	7548,78 ^{ns}	152,50**
CV(%)	12,55	22,66	20,58	36,22

CV – Coeficiente de variação.

* e ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente. ^{ns} Não significativo pelo teste F.

Fonte: Autor, 2022.

Figura 8. Teores de proteínas solúveis totais (A), aminoácidos solúveis totais (B) e prolina livre foliar (C) em folhas de plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.



Médias seguidas de diferentes letras diferem estatisticamente entre si pelo teste F ($p < 0,05$).

Fonte: Autor, 2022.

O conteúdo de MDA não diferiu quanto aos tratamentos, contudo a atividade antioxidante das enzimas SOD, CAT e APX diferiram (tabela 5). Sob deficiência hídrica, houve decréscimo de 45,51% na atividade antioxidante da enzima SOD, diferentemente, as enzimas CAT e APX aumentaram sua atividade antioxidante em 141,66% e 88,99%, respectivamente (figura 9).

Tabela 5. Resumo da análise de variância do conteúdo de malondialdeído (MDA) e atividade antioxidante das enzimas Superóxido Dismutase (SOD), Catalase (CAT) e Ascorbato Peroxidase (APX) em folhas de plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, em dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento.

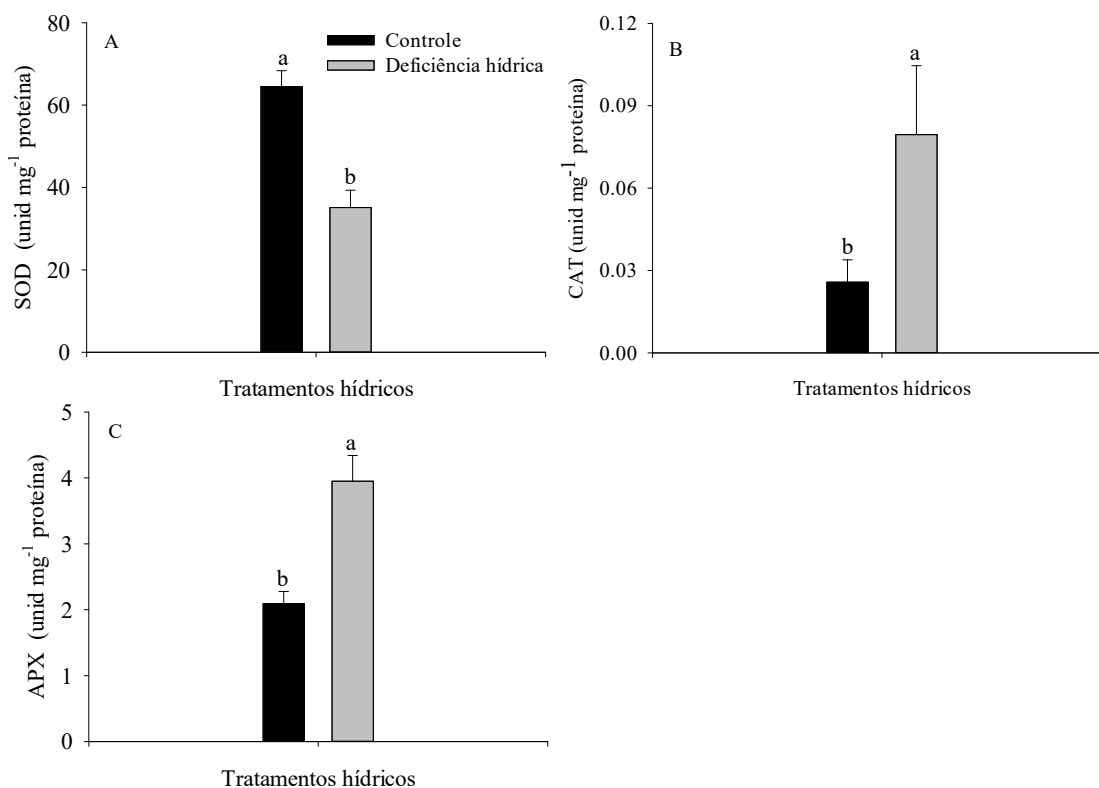
Fonte de variação	Quadrados médios			
	Malondialdeído	Superóxido Dismutase	Catalase	Ascorbato Peroxidase
Tratamentos hídricos	67,46 ^{ns}	4305,80**	0,14**	17,25**
CV(%)	22,27	25,68	28,44	31,91

CV – Coeficiente de variação.

** Significativo pelo teste F a 1% de probabilidade. ^{ns} Não significativo pelo teste F.

Fonte: Autor, 2022.

Figura 9. Atividade antioxidante das enzimas superóxido dismutase (SOD) (A), catalase (CAT) (B) e ascorbato peroxidase (APX) (C) em folhas de plantas de cambuí (*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg) (Myrtaceae) cultivadas sob dois tratamentos hídricos, controle e deficiência hídrica, ao 30º dia do experimento. As linhas verticais indicam o erro padrão da média.



Médias seguidas de diferentes letras diferem estatisticamente entre si pelo teste F ($p < 0,05$).

Fonte: Autor, 2022.

6 DISCUSSÃO

A deficiência hídrica é o maior de todos os fatores que limitam a produtividade das culturas agrícolas (BASNAYKE et al., 2012). A análise da fluorescência da clorofila *a* vem sendo bastante usada para avaliar as perturbações na eficiência fotoquímica ocasionada por estresses abióticos, como a deficiência hídrica (KALAJI et al., 2018), devido seus valores serem de importância para verificação do nível de excitação da energia no sistema de pigmentos que atuam na fotossíntese, disponibilizando meios para estimar a inibição ou o dano na transferência de elétrons do fotossistema II (PSII) (BOLHÀR-NORDENKAMPF et al., 1989). A redução significativa em Φ_{PSII} e na razão F_v/F_m no tratamento deficiência hídrica em comparação ao tratamento controle ocorreu em tempo maior se comparadas as variáveis de eficiência fotoquímica do estudo de Santos et al. (2021) com *Campomanesia xanthocarpa* (Mart.) O. Berg. (Myrtaceae), onde a imposição de níveis decrescentes de disponibilidade de água no solo influenciou negativamente seus níveis aos sete dias de imposição dos tratamentos.

O estresse por deficiência hídrica pode diminuir o transporte de elétrons, assim, acabando por propiciar diminuição na atividade fotoquímica do PSII (MENG et al., 2015). Lin et al. (2017) também observaram que a imposição de deficiência hídrica influenciou negativamente a razão F_v/F_m em *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) em vasos aos nove dias de imposição da restrição hídrica, indicando que o cambuí possa ter maior resistência a deficiência hídrica se comparado a espécie citada, dada uma maior eficiência do sistema fotoprotetor do PSII (SILVA et al., 2006). Segundo Brito et al. (2020), baixos valores na razão F_v/F_m são possivelmente ocasionados pela maior energia fotoquímica na folha do que a capacidade de usá-la para conduzir a fotossíntese. A redução em Φ_{PSII} e na razão F_v/F_m no cambuí ocorreu nos últimos dias de deficiência hídrica, indicando que a planta apresentou intensa fotoinibição, o que deve ter acontecido devido a sobre-excitação dos centros de reação do fotossistema II (LONG et al., 1994; MURATA et al., 2007). O estresse por deficiência hídrica pode causar o processo de fotoinibição através do aumento dos níveis de EROs, com esse aumento, as membranas dos tilacóides acabam por sofrer danos, consequentemente, diminuindo a eficiência fotoquímica (CINTRA et al., 2020). Ademais, é de conhecimento que as enzimas antioxidantes atuam na proteção do PSII quanto a ação de EROs (GUO et al., 2018). Em nosso estudo, 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; BADGER, 2011), já que não foi observada a degradação da membrana celular e de pigmentos fotossintéticos em plantas de cambuí sob deficiência hídrica.

Outro mecanismo importante como meio de tolerar a deficiência hídrica pode ser a manutenção de folhas fonte (BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016). Diferentemente dos dados

encontrados em nossa pesquisa, em estudo de Felício et al. (2016) em mudas de *Eucalyptus urograndis* plantadas em vasos, a deficiência hídrica influenciou na redução do número de folhas. Esposito-Polesi, Rodrigues e Almeida (2011) ao estudarem a anatomia ecológica foliar de *Eugenia glazioviana* Kiaersk (Myrtaceae), constataram que mesmo em situações de estiagem, a espécie não perde suas folhas, que por sua vez, pode economizar energia devido não realizar uma brotação de folhas jovens tão significativa em comparação a plantas que possuem uma abscisão foliar mais pronunciada em razão do estresse hídrico quando reidratadas, além de favorecer uma mais rápida recuperação do sistema fotossintético ocasionada por uma posterior reidratação.

O cambuí apresentou hábito de folha persistente, tendo mecanismos de resposta a condição de baixo nível de disponibilidade de água no solo quanto a questão de abscisão foliar similar a *E. glazioviana*. Além do mais, podemos citar novamente que a redução nos valores de Φ_{PSII} e na razão F_v/F_m ocorreram somente aos 21 e 24 dias após a imposição de deficiência hídrica, respectivamente, que, unindo-se ao hábito de folha persistente, torna-se um ótimo mecanismo de resposta ao estresse hídrico. A abscisão foliar também pode ser um mecanismo de resposta ao estresse hídrico, diminuindo a área foliar, o que ocasiona em menor taxa de transpiração, todavia a fotossíntese é largamente afetada, outro mecanismo importante é a murcha de folhas, além de demonstrar o estado hídrico da planta, diminui a perda de água e exposição ao calor (ARAÚJO JÚNIOR et al., 2019), resposta observada no cambuí.

O teor relativo de água na folha (TRA) é um outro indicador importante do estado da água em plantas, pois reflete o equilíbrio entre o abastecimento de água para o tecido foliar e a taxa de transpiração (SOLTYS-KALINA et al., 2015). As plantas de cambuí apresentaram redução de TRA com a severidade do estresse. Dados semelhantes aos de nosso estudo foram observados por Bartieres et al. (2020) em *C. xanthocarpa*, quando a supressão de irrigação total influenciou drasticamente na diminuição do teor relativo de água. De forma semelhante, Pessoa, Freire e Costa (2017) observaram na espécie florestal *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC Mattos) uma diminuição no teor relativo de água em razão da imposição de estresse por deficiência de água, indicando baixos níveis de água nos tecidos vegetais, ocasionado pelos baixos níveis de água no solo devido a perda constante de água por evapotranspiração (IHUOMA; MADRAMOOTOO, 2017). A diminuição no TRA em plantas em condições de deficiência hídrica ocasiona alterações fisiológicas, como alterações na integridade do aparato fotossintético (ANJUM et al., 2016), como foi observado no decréscimo em variáveis de eficiência fotoquímica do PSII do cambuí.

O cambuí, mesmo submetido ao longo período de deficiência hídrica, não alterou seu extravasamento de eletrólitos nas folhas, o que sugere que as plantas mesmo sob seca mantiveram a integridade das suas membranas células. Com isso, sabe-se que a manutenção dos níveis de extravasamento de eletrólitos pode indicar tolerância (DRANSKI; MALAVASI; MALAVASI, 2017), resposta adaptativa observada no cambuí. Devido a deficiência hídrica, um maior extravasamento de eletrólitos pode ser atribuído ao estresse, que resulta na ruptura da integridade da membrana ocasionada, por exemplo, pela produção EROs (MARTINS et al., 2018b). Dados semelhantes aos de nossa pesquisa quanto ao extravasamento de eletrólitos foram encontrados por Custódio et al. (2017) em mudas de *Eucalyptus urucam* sob condições de casa de vegetação, onde o estresse por deficiência hídrica não influenciou nos valores de extravasamento de eletrólitos. Também em *Syzygium cumini* L. (Myrtaceae), Zafar et al. (2021b) em experimento igualmente com vasos em casa de vegetação constataram que quanto maior o estresse hídrico, maior era o extravasamento de eletrólitos, indicativo de danos à membrana celular (PELOSO et al., 2017).

Igualmente, em condições de estresse, a manutenção da integridade dos teores de pigmentos fotossintéticos é uma ótima resposta adaptativa, sugerindo-se a utilização de meios de proteção do aparato fotossintético (SILVA et al., 2016), como observado em plantas de cambuí. Diferentemente de nosso estudo, Junglos et al. (2016) observaram em *Campomanesia adamantinum* O. Berg (Myrtaceae), igualmente em condições de casa de vegetação, que a supressão da irrigação reduziu o índice SPAD já a partir do 14º dia de supressão da disponibilidade de água. O referido estresse não afetou o pinhão manso (*Jatropha curcas* L.) nos valores do índice SPAD e demais variáveis de pigmentos fotossintéticos nas épocas de avaliação de 60 e 90 dias de deficiência hídrica (MOURA et al., 2016), planta também com grande potencial, em processo de domesticação (CAMPUZANO-DUQUE; RÍOS; CARDEÑO-LÓPEZ, 2016). Igualmente, *Myrceugenia exsucca* (DC.) O. Berg e *Luma chequen* (Molina) A. Gray (Myrtaceae) sob supressão de rega por 10 dias não apresentaram redução nos teores de pigmentos fotossintéticos (BASCUNÁN-GODOY et al., 2015).

Normalmente, o estresse por deficiência hídrica é caracterizado pelo processo de perda de clorofila, onde índice SPAD, juntamente com a avaliação do conteúdo de pigmentos fotossintéticos, são ótimos métodos para diagnosticar a integridade do sistema fotossintético vegetal (SILVA et al., 2014a). A diminuição do conteúdo de pigmentos fotossintéticos pode ocasionar diminuição na eficiência fotoquímica (KIM et al., 2004), enquanto em nosso estudo, devido não haver diminuição em seus teores, os níveis de pigmentos fotossintéticos não influenciaram na diminuição da eficiência fotoquímica. Sob condições de estresse hídrico, a

diminuição no conteúdo de pigmentos fotossintéticos ocorre principalmente devido aos danos ocasionados por EROs (TERZI et al., 2010).

São também observadas alterações bioquímicas em plantas com maior tolerância ao estresse por deficiência hídrica, como mudanças nas concentrações de osmólitos (AL HASSAN et al., 2015; RAZA, 2020; ZAFAR et al., 2021a). Os teores de proteínas e aminoácidos solúveis totais obtidos em nosso estudo indicam relação com a deficiência hídrica, onde o cambuí detém de adaptações bioquímicas para tolerância ao estresse através da diminuição do conteúdo de proteínas solúveis e um aumento no conteúdo de aminoácidos solúveis. Vale ressaltar que os teores de aminoácidos e proteínas possuem relação em condições de estresse, visto que há degradação catalisada por enzimas proteases e ocorre inibição/paralisação da síntese de proteínas, assim, elevando os teores de aminoácidos solúveis e diminuindo os teores de proteínas (KRASENSKY; JONAK, 2012). Tal variação de osmorreguladores pode ser uma adaptação para ajudar as plantas de cambuí a tolerarem ao estresse. De forma semelhante ao nosso estudo, Belo et al. (2015) observaram em *Campomanesia* sp. (Myrtaceae) submetida a supressão de rega sob condições de casa de vegetação a diminuição nos teores de proteínas e o aumento nos teores de aminoácidos. Ademais, ressalta-se que a degradação de proteínas pode ser um indicativo da ação de maiores concentrações de EROs (ABBAS et al., 2014).

Vale ressaltar que o cambuí manteve as concentrações de açúcares solúveis totais sob deficiência hídrica semelhante às plantas hidratadas. Similarmente ao nosso estudo, Bascuñán-Godoy et al. (2015) não observaram alterações no conteúdo de açúcares solúveis totais em *M. exsucca* e *L. chequen* sob condições de estudos já descritas anteriormente. Segundo Habib et al. (2020), as estratégias de tolerâncias ao estresse variam de acordo com a espécie vegetal. Ainda, podemos ressaltar que as estratégias de tolerância diferem de acordo com a intensidade do estresse (SANTOS; LIMA; MORGADO, 2010).

No nosso estudo foi caracterizado um acúmulo bastante pronunciado de prolina em plantas sob deficiência hídrica. De acordo com Verbruggen e Hermans (2008), o grande acúmulo de prolina observado em nosso estudo é um importante mecanismo de tolerância à seca, onde seus teores podem aumentar em até 100 vezes em plantas sob estresse (VERBRUGGEN; HERMANS, 2008). O referido aminoácido atua como osmoprotetor no processo de estabilização de estruturas subcelulares e como antioxidante (HOSSAIN; FUJITA, 2010; SIDDIQUE; KANDPAL; KUMAR, 2018). Sugere-se que o cambuí detém como mecanismo de tolerância ao estresse, o acúmulo de prolina. Shvaleva et al. (2005) caracterizam um aumento na concentração de prolina do clone ST51 de *Eucalyptus globulus* em estresse por deficiência hídrica sob condições de casa de vegetação. Segundo Hayat et al. (2012), a

capacidade de acumular prolina depende do nível de estresse e pode variar de acordo com a espécie. Sofo et al. (2004), consideraram a prolina e MDA como indicadores bioquímicos do estresse por deficiência hídrica.

O MDA é caracterizado como um marcador para avaliação da peroxidação lipídica e danos a membrana celular (ESFANDIARI et al., 2017; YUAN et al., 2010). Diferentemente dos dados obtidos em nosso estudo, Zafar et al. (2021b) em experimento com *S. cumini* já descrito anteriormente, descreveram que o conteúdo de MDA exibiu um aumento sob condições de deficiência hídrica. O MDA é o produto final da peroxidação lipídica e seu conteúdo é considerado como um indicador de estresse oxidativo nas plantas (NXELE; KLEIN; NDIMBA, 2017). Em estudo de Zafar et al. (2021a) foram observados danos na membrana celular através do aumento nos valores de MDA e extravasamento de eletrólitos em plantas de *Conocarpus erectus* L. e *Populus deltoides* L. submetidas a deficiência hídrica em casa de vegetação, diferentemente de (nossa?) pesquisa, onde os valores de MDA e extravasamento de eletrólitos não indicaram danos a membrana celular. Igualmente, Lee et al. (2009) não caracterizam aumento nos níveis de MDA em experimento com plantas de *Trifolium repens* L. em casa de vegetação em período de imposição a deficiência hídrica de sete dias.

A acumulação de aminoácidos e prolina, junto a manutenção de açúcares em cambuí sob estresse hídrico, indicam que esses osmorreguladores podem ter participado na eficiência do ajustamento osmótico, influenciando na menor desidratação das plantas estressadas, o que deve ter ajudado a manter baixo extravasamento de eletrólitos e MDA nas folhas de plantas sob deficiência hídrica, contribuindo com menores danos na membrana celular. Assim, esses solutos podem ter auxiliado na capacitação da planta em tolerar breves períodos de seca. O incremento dos citados solutos no mecanismo de ajuste osmótico, preserva a integridade de proteínas, enzimas e membranas, mantendo o equilíbrio hídrico em condições ambientais desfavoráveis (TAIZ et al., 2017; OZTURK et al., 2020).

Ademais, em cambuí, pode haver um forte sistema de defesa contra a ação das EROs. Visto que a manutenção da integridade da membrana celular pode indicar um forte metabolismo antioxidante (GARCÍA-CAPARRÓS et al., 2020). Em condições de estresse, as plantas sofrem um aumento no conteúdo de EROs, o dano oxidativo surge quando o acúmulo de EROs excede a capacidade de remoção pelo sistema antioxidante (SILVA et al., 2012). O aumento da capacidade enzimática antioxidante é um mecanismo de resposta aos altos níveis de EROs (SHARMA; DUBEY, 2005).

A SOD é a primeira a linha de defesa enzimática contra os efeitos tóxicos ocasionados pela ação das EROs (SANTOS et al., 2015). Esta enzima é capaz de eliminar o poder tóxico

causado pelo radical ânion superóxido, formando-se H_2O_2 (BARBOSA et al., 2014). Em condições de casa de vegetação, ao 28º dia de imposição ao estresse por deficiência hídrica, Toscano et al. (2016) observaram um decréscimo bastante significativo na atividade enzimática da SOD em *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae), resultados análogos aos obtidos em nosso estudo. Resultados diferentes ao de nosso estudo foram obtidos por Nunes et al. (2017) em condições de casa de vegetação na espécie florestal *Schinus terebinthifolius* Raddi submetida a suspensão de irrigação por 41 dias, onde a atividade da SOD aumentou em razão da imposição ao estresse. Uma diminuição na capacidade das enzimas antioxidantes SOD, CAT e APX pode indicar menor tolerância ao estresse (HARB; AWAD; SAMARAH, 2015).

As enzimas antioxidantes CAT e APX são as mais importantes para desintoxicação por H_2O_2 (BHATT; TRIPATHI, 2011). Analogamente ao nosso estudo, Tafreshi et al. (2021) em experimento *in vitro* com *Myrtus communis* L. (Myrtaceae) sob estresse hídrico induzido por polietilenoglicol (PEG) descreveram aumento na atividade das enzimas CAT e APX. Já em estudo de Vieira et al. (2021) com sementes de *C. xanthocarpa* submetidas a dissecação, os autores destacaram uma diminuição na capacidade enzimática da SOD e um aumento considerável na capacidade enzimática de CAT e APX após 24 horas, semelhantemente a nossa pesquisa com plantas de cambuí em deficiência hídrica por 30 dias.

Sabe-se que o aumento nos valores de MDA e extravasamento de eletrólitos são indicativos de estresse oxidativo (DIAS; PINTO; SANTOS, 2011), juntamente com a degradação de pigmentos fotossintéticos (FAROOQ, 2009) e diminuição na eficiência fotoquímica (CINTRA et al., 2020), todavia como já citado anteriormente, em nossa pesquisa com cambuí, não houve influência da imposição de deficiência hídrica nas citadas variáveis, exceto na eficiência fotoquímica, mas em 21 e 24 dias de supressão de irrigação para $\Phi PSII$ e F_v/F_m , respectivamente, um período considerável. Com isso, pode ser sugerido um mecanismo eficiente frente aos efeitos deletérios ocasionados pelas EROs, onde talvez a razão da manutenção dos caracteres citados tenha sido o aumento na atividade das enzimas CAT e APX, juntamente com o aumento bastante considerável nos teores de prolina (CYRNE et al., 2003; SIDDIQUE; KANDPAL; KUMAR, 2018).

Neste trabalho, verificou-se que o cambuí teve boa resistência aos baixos níveis de água no solo, onde tais dados podem ser utilizados para auxiliar no processo de domesticação da planta. Ademais, vale ressaltar novamente que o cambuí ocorre em variados biomas brasileiros, como a Caatinga e até a Floresta Amazônica (ASSIS; THOMAZ; PEREIRA, 2004). Com base em tal abrangência, sugere-se uma alta plasticidade a condições abióticas, como observamos em nossa pesquisa quanto a tolerância à deficiência hídrica. Mais estudos são necessários para

entender-se melhor os mecanismos de respostas à seca, como anatomia foliar e caracteres atuantes nos processos de integridade de membrana, aparatos fotossintéticos e no metabolismo antioxidante.

7 CONCLUSÃO

O cambuí destacou-se uma planta com boa tolerância ao estresse por deficiência hídrica. Através da análise de seus aspectos ecofisiológicos e bioquímicos sob a supressão total de irrigação durante 30 dias, mesmo havendo algumas características deletérias, como a diminuição de Φ_{PSII} , F_v/F_m e atividade enzimática antioxidante da SOD, o cambuí ativou importantes características adaptativas associadas à tolerância à seca, como a manutenção do número de folhas, conteúdo de pigmentos fotossintéticos e estabilidade da membrana celular, aliado ao aumento dos teores de prolina e da atividade enzimática antioxidante da CAT e APX. Sendo assim, tendo em vista ao cenário de baixos índices pluviométricos e expansão da agricultura para regiões áridas e semiáridas, é sugestivo que a espécie possa tolerar períodos consideráveis de estiagem.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, F. R. et al. Selenium protects rice plants from water deficit stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 164, n. 1, p. 562-570, 2018.
- AZEVEDO NETO, A. D. et al. Fluorescência da clorofila como uma ferramenta possível para seleção de tolerância à salinidade em girassol. **Revista Ciência Agronômica**, v. 42, n. 4, p. 893-897, 2011.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. **Photosynthetica**, v. 51, n. 2, p. 163-190, 2013.
- ARAÚJO JÚNIOR, G. N. et al. Estresse hídrico em plantas forrageiras: uma revisão. **Pubvet**, v. 13, n. 1, p. 1-10, 2019.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v.55, n.1, p.373-399, 2004.
- AMIRJANI, M. R. Effects of cadmium on wheat growth and some physiological factors. **International Journal of Forest**, v. 2, n. 1, p. 50-58, 2012.
- AL HASSAN, M. et al. Effects of salt and water stress on plant growth and on accumulation of osmolytes and antioxidant compounds in cherry tomato. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici**, v. 43, n. 1, p. 1-11, 2015.

- ALSCHER, R. G.; ERTURK, N.; HEATH, L. S. Role of superoxide dismutase's (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 372, p. 1331-1341, 2002.
- AZEVEDO, M. M. L. et al. Lupane triterpenoids, antioxidant potential and antimicrobial activity of *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg. **Natural Product Research**, p. 1-10, 2017.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ANJUM, S. A. et al. Drought induced changes in growth, osmolyte accumulation and antioxidant metabolism of three maize hybrids, **Frontiers in Plant Science**, v. 8, n. 69, p. 1-11, 2017.
- ALLEN, R. G. et al. **Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements**. Roma: FAO, 1998. (Irrigation and Drainage Papers n.56).
- ABBAS, S. R. Detection of drought tolerant sugarcane genotypes (*Saccharum officinarum*) using lipid peroxidation, antioxidant activity, glycine-betaine and proline contents. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 14, n. 1, p. 233-243, 2014.
- ASSIS, A. M.; THOMAZ, L. D.; PEREIRA, O. J. Florística de um trecho de floresta de restinga no município de Guarapari, Espírito Santo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, n. 1, p. 191-201, 2004.
- BAIJI, M.; LUTTS, S.; KINET, J. M. Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. **Plant Science**, v. 160, n. 4, p.669-681, 2001.
- BERNINI, C, S. et al. Seleção fenotípica de híbridos de milho para ambientes de baixa altitude e déficit hídrico. **Nativa**, v. 8, n. 2, p. 172-177, 2020.
- BAKER, N. R.; ROSENQVST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 403, p. 1607-1621, 2004.
- BATISTA-SILVA, W. The role of amino acid metabolism during abiotic stress release. **Plant, Cell & Environment**, p. 1-15. 2019.
- BORGES, L. L.; CONCEIÇÃO E. C.; SILVEIRA D. Active compounds and medicinal properties of *Myrciaria* genus. **Food Chemistry**, n. 153, v. 1, p. 224-233, 2014.
- BIANCHI, L.; GERMINO, G. H.; SILVA, M A. Adaptação das plantas ao déficit hídrico. **Acta Iguazu**, v. 5, n. 4, p. 15-32, 2016.
- BARTELS, D.; SUNKAR, R. Drought and salt tolerance in plants. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v, 24, n. 1, p. 23-58, 2005.

BARBOSA, M. R. et al. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, n. 3, p. 453-460, 2014.

BIELESKI, R.L.; TURNER, A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical Biochemistry**, v. 17, p. 278-293, 1966.

BRANDÃO, A. D. **Papel da redutase do nitrato em soja [*Glycine max* (L.) Merr. Cv iac-17] sob condições de hipóxia do sistema radicular**. 2005. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal). Instituto de Biologia Vegetal – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2005.

BRADFORD, M. M. The dye-binding assay for protein. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-254, 1976.

BASNAYAKE, J. et al. Sugarcane for water-limited environments. Genetic variation in cane yield and sugar content in response to water stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 16, p. 6023-6033, 2012.

BARRS, H. D.; P. E. WEATHERLEY. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Australian journal of Biological Science**, 273 v.15, p.413-428, 1962.

BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R. et al. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. **Functional Ecology**, v.3, p. 497-514, 1989.

BARTIERES, E. M. M. et al. Shading as a means of mitigating water deficit in seedlings of *Campomanesia xanthocarpa* (Mart.) O. Berg. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 48, n. 1, p. 234-244, 2020.

BASCUÑÁN-GODOY, L et al. Ecophysiological responses to drought followed by re-watering of two native Chilean swamp forest plants: *Myrceugenia exsucca* (DC.) O. Berg and *Luma chequen* (Molina) A. Gray. **Gayana Botanica**, v. 72, n. 2, p. 203-212, 2015.

BELO, E. S. et al. Impact of drought and flooding stresses on Gabiroba plants. **Amazonian Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 58, n. 4, p. 379-387, 2015.

BRITO, C. F. B. Photochemical efficiency in pineapple plants under saline water irrigation. **Revista Ambiente & Água**, v. 15, n. 5, p. e2564, 2020.

BHATT, I.; TRIPATHI, B.N. Plant peroxiredoxins: catalytic mechanisms, functional significance and future perspectives. **Biotechnology Advances**, v. 29, n. 6, p.850-859, 2011.

CINTRA, P. H. N. et al. Análise de fluorescência da clorofila a em mudas de caféiro sob estresse hídrico. **Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 5, p. 27006-27014, 2020.

CYRNE, L. et al. Regulation of antioxidant enzymes gene expression in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* during stationary phase. **Free Radical Biology & Medicine**, v.34, n. 3, p. 385-393, 2003.

COSSANIA, C. M.; GUSTAVO, A.S.; ROXANA, S. Nitrogen and water use efficiencies of wheat and barley under a Mediterranean environment in Catalonia. **Field Crops Research**, v. 128, n. 1, p. 109-118, 2012.

CARLOS, S. M.; CUNHA, D. A.; PIRES, M. V. Conhecimento sobre mudanças climáticas implica em adaptação? Análise de agricultores do Nordeste brasileiro. **Revista de Economia e Sociologia Rural**, v. 57, n. 3, p. 455-471, 2019.

CAKMAK, I.; HORST, J. H. Effects of aluminium on lipid peroxidation, Superoxide Dismutase, Catalase, and Peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiologia Plantarum**, v. 83, n. 3, 463-468, 1991.

CAMPUZANO-DUQUE, L. F.; RÍOS, L. A.; CARDEÑO-LÓPEZ. Caracterización composicional del fruto de 15 variedades de *Jatropha curcas* L. en el departamento del Tolima, Colombia. **Ciencia y Tecnología Agropecuaria**, v. 17, n. 3, p. 379-390, 2016.

CUSTÓDIO, I. C. et al. Análise de crescimento de plantas de *Eucalyptus urocan* sob déficit hídrico e doses de silício. **Revista Agrotecnologia**, v. 8, n. 2, p. 28-36, 2017.

DRANSKI, J. A. L.; MALAVASI, U. C.; MALAVASI, M. M. Manejo hídrico na rustificação em mudas de *Maytenus ilicifolia* [(Schrad.) Planch.]. **Revista Biotemas**, v. 30, n. 1, p. 45-54, 2017.

DHANDA, S. S.; SETHI, G. S.; BEHL, R. K. Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 190, n. 1, p. 6-12, 2004.

DEDEMO, G. C. et al. Osmoprotection in sugarcane under water deficit conditions. **Plant Stress**, v. 7, n. 1, p. 1-7, 2013.

DAWOOD, M. G. Influence of osmoregulators on plant tolerance to water stress. **Scientia Agriculturae**, v. 13, n. 1, p. 42-58, 2016.

DUBOIS, M. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350-356, 1956.

DIAS, M. C.; PINTO, G.; SANTOS, C. Acclimatization of micropropagated plantlets induces an antioxidative burst: a case study with *Ulmus minor* Mill. **Photosynthetica**, v. 49, n. 2, p. 259-266, 2011.

ESPOSITO-POLESI, N. P.; RODRIGUES, R. R.; ALMEIDA, M. Anatomia ecológica da folha de *Eugenia glazioviana* Kiaersk (Myrtaceae). **Revista Árvore**, v. 35, n. 2, p. 255-263, 2011.

ESFANDIARI, E. et al. Water stress, antioxidant enzyme activity and lipid peroxidation in wheat seedling. **Journal of Food, Agriculture & Environment**, v. 5, n. 1, p. 149-153, 2007.

FOTOVAT, R.; VALIZADEH, M.; TOORCHI, M. Association between water-use efficiency components and total chlorophyll content (SPAD) in wheat (*Triticum aestivum* L.) under

well-watered and drought stress conditions. **Journal of Food, Agriculture & Environment**, v. 5, n. 4, p. 225-227, 2007

FAROOQ, M. et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, p. 185-212, 2009.

FORDOEL, A. R.; BIDGHOLI, R. D. Impact of salinity stress on photochemical efficiency of photosystem II, chlorophyll content and nutrient elements of nitere bush (*Nitraria schoberi* L.) plants. **Journal of Rangeland Science**, v. 6, n. 1, p. 1-9, 2016.

FRANCESCHINELLI, E. V. et al. The genetic diversity of *Myrciaria floribunda* (Myrtaceae) in Atlantic Forest fragments of different sizes. **Journal of Tropical Ecology**, n. 23, n. 1, p. 361-367, 2007.

FELÍCIO, R. et al. Crescimento inicial de eucalipto acondicionadas com hidrogel e submetidas ao déficit hídrico. **Revista Agrotecnologia**, v.7, n.1, p.18-26, 2016.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer analysis system to fixed effects split plot type designs. **Revista Brasileira de Biometria**, v. 37, n. 4, p. 529-535, 2019.

FERREIRA, D. et al. Effects of climate change (precipitation variations), on rice crop yields in alluvial plains of the Tejo and Sado rivers. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v. 30, n. 6, p. 488-495, 2018.

GAO, F. et al. Water stress mitigates the negative effects of ozone on photosynthesis and biomass in poplar plants. **Environmental Pollution**, v. 230, n. 1, p. 268-279, 2017.

GARCÍA, Y. M. et al. Chemical physical characterization and profile of fruit volatile compounds from different accesses of *Myrciaria floribunda* (H. West Ex Wild.) O. Berg through polyacrylate fibe. **Molecules**, n. 26, n. 17, p. 1-13, 2021a.

GARCÍA, Y. M. et al. Optimization of extraction and identification of volatile compounds from *Myrciaria floribunda*. **Revista Ciência Agronômica**, v. 52, n. 3, e20207199, 2021b.

GAPINSKA, M., SKLODOWSKA, M., GABARA, B. Effect of short- and long-term salinity on the activities of antioxidative enzymes and lipid peroxidation in tomato roots. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 30, n. 1, p. 11-18, 2008.

GOVAERTS R. et al. **Word Checklist of Myrtaceae**. Londres: Royal Botanic Gardens, 2014.

GUO, Y. Y. et al. Energy dissipation and antioxidant enzyme system protect photosystem II of sweet sorghum under drought stress. **Photosynthetica**, v. 56, n. 1, p. 861-872, 2018.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases. **Plant Physiology**, v.59, p. 309-314, 1977.

GARCÍA-CAPARRÓS, P. et al. Oxidative stress and antioxidant metabolism under adverse environmental conditions: a review. **The Botanical Review**, p. 1-46, 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.
- HAZRATI, S. et al. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 106, n. 1, p. 141-148, 2016.
- HABIB, N. Use of nitric oxide and hydrogen peroxide for better yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit conditions: growth, osmoregulation, and antioxidative defense mechanism. **Plants**, v. 9, n. 2, p. 1-24, 2020.
- HILDEBRANDT, T. M. Synthesis versus degradation: directions of amino acid metabolism during *Arabidopsis* abiotic stress response. **Plant Molecular Biology**, v. 98, p. 121-135, 2018.
- HAFEZ, E. M.; SELEIMAN, M. F. Response of barley quality traits, yield and antioxidant enzymes to water-stress and chemical inducers. **International Journal of Plant Production**, v. 11, n. 4, p. 477-490, 2017.
- HAFEZ, E. M. et al. Minimizing hazard impacts of soil salinity and water stress on wheat plants by soil application of vermicompost and biochar. **Physiologia Plantarum**, v. 1, p.1-16, 2020.
- HAYAT, S. et al. Role of proline under changing environments. **Plant Signal and Behavior**, v. 11, n. 7, p. 1456-1466, 2012.
- HENDRY, G. A. F.; PRICE, A. H. Stress Indicators: Chlorophylls and Carotenoids. In: HENDRY, G. A. F.; GRIME, J. P. **Methods in Comparative Plant Ecology**, Chapman & Hall, London, UK, 148-152, 1993. 252p.
- HOSSAIN, M. A.; FUJITA, M. Evidence for a role of exogenous glycinebetaine and proline in antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems in mung bean seedlings under salt stress. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 16, n. 1, p. 19- 29, 2010.
- HARB, A.; AWAD, D.; SAMARAH, N. Gene expression and activity of antioxidant enzymes in barley (*Hordeum vulgare* L.) under controlled severe drought. **Journal of Plant Interactions**, v. 10, n. 1, p. 109-116, 2015.
- IHUOMA, S. O.; MADRAMOOTOO, C. A. Recent advances in crop water stress detection. **Computer and Eletronics in Agriculture**, v. 141, p. 267-275, 2017.
- JOSEPH, E. A.; RADHAKRISHNAN, V. V.; MOHANAN, K. V. A study on the accumulation of proline - An osmoprotectant amino acid under salt stress in some native rice cultivars of North Kerala, India. **Universal Journal of Agricultural Research**, v. 3, n. 1, p. 15-22, 2015.
- JUNGLOS, F. S. et al. Recovery of the photosynthetic capacity of *Campomanesia adamantium* (Myrtaceae) after water deficit. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, n. 2, p. 541-546, 2016.

KHADEM, S. A. et al. Effect of animal manure and superabsorbent polymer on corn leaf relative water content, cell membrane stability and leaf chlorophyll content under dry condition. **Australian Journal of Crop Science**, v. 4, n. 8, p. 642-647, 2010.

KALAJI, H. M. et al. Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors. **Photosynthetica**, v. 56, n. 3, p. 953–961, 2018.

KHALEGHI, E. et al. Evaluation of chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters and relationships between chlorophyll *a*, *b* and chlorophyll content index under water stress in *Olea europaea* cv. Dezful. **World Academy of Science, Engineering and Technology**, v. 68, p. 1154- 1157, 2012.

KAYA, C. et al. Exogenous application of humic acid mitigates salinity stress in maize (*Zea mays* L.) plants by improving some key physico-biochemical attributes. **Cereal Research Communications**, v. 46, n. 1, p. 67-78, 2018.

KARIMI, V.; KARAMI, E.; KESHAVARZ, M. Climate change and agriculture: Impacts and adaptive responses in Iran. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 17, n. 1, p. 1-15. 2018.

KRASENSKY, J.; JONAK, C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 4, p. 1593- 1608, 2012.

KHAN, N. Role of sugars, amino acids and organic acids in improving plant abiotic stress tolerance. **Pakistan Journal of Botany**, v. 52., n. 2, p. 355-363, 2020.

KIM, J. et al. Alterations in the photosynthetic pigments and antioxidant machineries of red pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings from gamma-irradiated seed. **Journal of Plant Biology**, v. 47, n. 4, p. 314-321, 2004.

KUMAR, S. et al. Proline accumulation in the leaves of four potato cultivars in response to water stress. **Plant Archives**, v. 20, n. 2, p. 3510-3514. 2020.

LAWLOR, D. W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 1, p. 275-294, 2002.

LICHTENTHALER, H. K. et al. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the PAM fluorometer. **Photosynthetica**, v. 43, n. 3, p. 379- 393, 2005.

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

LÓPEZ-SERRANO, L. et al. Physiological changes of pepper accessions in response to salinity and water stress. **Spanish Journal of Agricultural Research**, v. 15, n. 3, 1-10, 2017.

LOURENÇO, A. R. L.; BARBOSA, M. R. V. Myrtaceae em restingas no limite norte de distribuição da Mata Atlântica, Brasil. **Rodriguésia**, v. 63, n. 2, p. 373-393, 2012.

LEMOS, E. E. P. et al. Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial – plantas para o futuro – região Nordeste. In: CORADIN, L. **Plantas alimentícias**. Ministério do Meio Ambiente: Brasília, 2018.

LIN, T. W. et al. Assessing the physiological responses and shoot growth of potted ‘Jen-Ju-Ba’ guava (*Psidium guajava* L.) plants to drought. **Acta Horticulturae**, v. 1166, p. 173-182, 2017.

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.

LEE, B. R. et al. Water deficit-induced oxidative stress and the activation of antioxidant enzymes in white clover leaves. **Biologia Plantarum**, v. 53, n. 3, p. 505-510, 2009.

MARTIN-STPAUL, N., DELZON, S., & COCHARD, H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. **Ecology Letters**, v. 20, n. 11, p. 1437–1447, 2017.

MONTEIRO, J. G. Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 49, n. 1, p. 18-25, 2014.

MARTINS A. C. et al. Tolerância ao déficit hídrico: adaptação diferencial entre espécies forrageiras. **Iheringia**, v. 73, n. 3, p. 228-239, 2018a.

MARTINS, K. et al. Plant growth, antioxidative enzymes, lipid peroxidation and organic solute contents in mulungu seedlings (*Erythrina velutina*) under different field capacities. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, n. 7, p. 443-454, 2018b.

MAGHSOUDI, K.; EMAM, Y.; PESSARAKLI, M. Effect of silicon on photosynthetic gas exchange, photosynthetic pigments, cell membrane stability and relative water content of different wheat cultivars under drought stress conditions. **Journal of Plant Nutrition**, v. 39, n. 7, p. 1001-1015, 2016.

MA, J. et al. A major locus controlling malondialdehyde content under water stress is associated with *Fusarium* crown rot resistance in wheat. **Molecular, Genetics and Genomics**, v. 290, n. 5, p. 1955-1962, 2015.

MOUSSA, H. R. ABDEL-AZIZ, S. M. Comparative response of drought tolerant and drought sensitive maize genotypes to water stress. **Australian Journal of Crop Science**, v. 1, n. 1, p. 31-36, 2008.

MENDES, B. S. S. et al. Mecanismos fisiológicos e bioquímicos do abacaxi ornamental sob estresse salino. **Revista Caatinga**, v. 24, n. 3, p. 71-77, 2011.

MIRZAEI, M.; MOIENI, A.; GHANATI, F. Effects of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in two canola (*Brassica napus* L.) cultivars. **Journal of Agricultural Science and Technology**, v. 15, n. 3, p. 593-602, 2013.

- MARKOVIĆ, S.; PETROVIĆ, M.; DJUKIĆ, N. Variability of malondialdehyde content and yield elements in *Triticum aestivum* L. under heat stress conditions. **Kragujevac Journal of Science**, v. 42, n. 1, p. 45-54, 2020.
- MORAIS, M. B. et al. Antioxidative metabolism in sugarcane (Poaceae) varieties subjected to water and saline stress. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 24, n. 11, p. 776-782, 2020.
- MURATA, N. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1767, p. 414-421, 2007.
- MORAIS, M. B. et al. Multiple stresses on the oxidative metabolism of sugarcane varieties. **Ciência Rural**, v. 48, n. 8, p. 1-8, 2018.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll Fluorescence - A Practical Guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659-668, 2000.
- MARCOS, F. C. C. **Influência de bactérias endofíticas na fisiologia de plantas de cana-de-açúcar sob restrição hídrica**. 2012. Dissertação (Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical). Instituto Agrônomo, Campinas, 2012.
- MOURA, A. R. et al. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 2, p. 345-354, 2016.
- MENG, L. L. et al. Effects of drought stress on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Plectranthus scutellarioides*. **Photosynthetica**, v. 54, n. 3, p. 414-221, 2015.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, n. 9, p. 405-410, 2002.
- NEMESKÉRI, E.; HELYES, L. Physiological responses of selected vegetable crop species to water stress. **Agronomy**, v. 9, n. 447, p. 1-19, 2019.
- NASCIMENTO, A. L. S. et al. Genetic diversity of cambui trees (*Myrciaria floribunda* (West ex Willd) O. Berg) differentiated by the color of the fruit. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 14, n. 2, e5644, 2019.
- NÓIA JÚNIOR, R. S. et al. Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in *Eucalyptus*. **Journal of Forest Research**, p. 1-10, 2019.
- NISHIYAMA, Y.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; MURATA, N. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1757, n. 7, p. 742-749, 2006.
- NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v.22, n. 5, p.867-880, 1981.
- NUNES, D. P. Photosynthetic and enzymatic metabolism of *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings under water deficit. **Ciência e Agroecologia**, v. 41, n. 6, p. 676-682, 2017.

NXELE, X.; KLEIN, A.; NDIMBA, B. K. Drought and salinity stress alters ROS accumulation, water retention, and osmolyte content in sorghum plants. **South African Journal of Botany**, v. 108, n. 1, p. 261-266, 2017.

OLIVEIRA, J. D. et al. Alterações fisiológicas no crescimento inicial de pinheira (*Annona squamosa* L.) submetida ao stresse hídrico. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 43, n. 1, p.53-63, 2020.

OLIVEIRA, F. F. M. et al. Ecophysiological response of *Lippia gracilis* (Verbanaceae) to duration of salt stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v.178, n. 1, p.202-210, 2019.

OLIVEIRA, L. M. et al. Chemical characterization of *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd) fruit. **Food Chemistry**, v. 248, p. 247-252, 2018.

OBATA T.; FERNIE, A. R. The use of metabolomics to dissect plant responses to abiotic stresses. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 69, n. 9, p. 3225–3243, 2012.

OSAKABE, Y. et al. Response of plants to water stress. **Frontiers in Plant Science**. v. 5, p. 1-8, 2014.

OMAROVA, Z. et al. Evaluation of the physiological state of feijoa (*Feijoa sellowiana* Berg) in subtropical Russia. **Slovak Journal of Food Sciences**, v. 14, n. 1, p. 286-291, 2020.

OZTURK, M. et al. Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. **Physiologia Plantarum**, p. 1-15, 2020.

PEREIRA FILHO, J. V. Physiological responses of lima bean subjected to salt and water stresses. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 23, n. 12, p. 959-965, 2019.

PINHEIRO, L. R.; ALMEIDA, C. S.; SILVA, A. V. C. Diversidade genética de uma população natural de cambuzeiro e avaliação pós-colheita de seus frutos. **Scientia Plena**, v. 7, n. 6, p. 1-5, 2011.

PORCAR-CASTELL, A. et al. Linking chlorophyll a fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: mechanisms and challenges. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 15, p. 4065–4095, 2014.

PIMENTEL, C. et al. Características fotossintéticas de *Phaseolus vulgaris* L. **Hoehnea**, v. 38, n. 2, p. 273-279, 2011.

PARKASH, V.; SINGH, S. A review on potential plant-based water stress indicators for vegetable crops. **Sustainability**, v. 12, p. 1-28, 2020.

PESSOA, J. L.; FREIRE, A. L. O.; COSTA, A. S. Trocas gasosas de plantas de *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos submetidas ao déficit hídrico e posterior reidratação. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, v.16, n. 3, p. 269-276, 2017.

PELOSO, A. F. et al. Limitações fotossintéticas em folhas de cafeeiro arábica promovidas pelo déficit hídrico. **Coffee Science**, v. 12, n. 3, p. 389-399, 2017.

REIS, L. C. et al. Chlorophyll *a* fluorescence as an indicator of water stress in *Calophyllum brasiliense*. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 48, n. 1, p. 210-220, 2020.

RAZA, A. Eco-physiological and biochemical responses of rapeseed (*Brassica napus* L.) to abiotic stresses: consequences and mitigation strategies. **Journal of Plant Growth Regulation**, 2020.

ROSA, M. et al. Soluble sugars – Metabolism, sensing and abiotic stress. **Signaling & Behavior**, v. 4, n. 5, p. 388-393, 2009.

RENA, A. B.; MASCIOTTI, G. Z. The effect of dehydration on nitrogen metabolism and growth of bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.). **Revista Ceres**, v. 23, p. 288-301, 1976.

RAI, M. et al. Developing stress tolerant plants through in vitro selection: An overview of the recent progress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, p. 89-98, 2011.

SOLTYS-KALINA, D. et al. The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of ‘Katahdin’-derived potato cultivar. **Breeding Science**, v. 66, n. 328–331, 2016.

SCOTTI-CAMPOS, P.; THU PHAN THI, A. Effect of abscisic acid pretreatment on membrane leakage and lipid composition of *Vigna unguiculata* leaf discs subject to ormotic stress. **Plant Science**, v. 130, p. 11-18, 1997.

STREIT, N. M. et al. As clorofilas. **Ciência Rural**, v. 35, n. 3, p. 748-755, 2005.

SANTOS, I. B. S. et al. Antioxidant action and in vivo anti-inflammatory and antinociceptive activities of *Myrciaria floribunda* fruit peels: possible involvement of opioidergic system. **Advances in Pharmacological and Pharmaceutical Sciences**, v. 2020, p. 1-11, 2020.

SANTOS, C. F.; LIMA, G. P. P.; MORGADO, L. B. Tolerância e caracterização bioquímica em feijão-caupi submetido a estresse hídrico na pré-floração. **Naturalia**, v. 33, n. 1, p. 34-44, 2010.

SANTOS, C. M. et al. Physiological changes associated with antioxidant enzymes in response to sugarcane tolerance to water deficit and rehydration. **Sugar Tech**, v. 17, n. 1, p. 291-304, 2015.

SANTOS, C. M.; SILVA, M. A. Physiological and biochemical responses of sugarcane to oxidative stress induced by water deficit and paraquat. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n. 8, p. 172-185, 2015.

SANTOS, E. F. et al. Comportamento fenológico de acessos de cambuizeiro em zona de Tabuleiros Costeiros de Alagoas. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 17, n. 4, p. 492-500, 2018a.

- SANTOS, E. F. et al. Comportamento fenológico de acessos de cambuizeiro em zona de Tabuleiros Costeiros de Alagoas. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 17, n. 4, p. 492-500, 2018b.
- SANTOS, H. R. B.; SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Initial growth and compatible solutes concentration in seedlings of two genotypes of *Psidium araca* Raddi (Myrtaceae) in response to water suppression. **Gaia Scientia**, v. 11, n. 14, p. 45-56, 2017.
- SANTOS, W. M. et al. Variabilidade espacial da sazonalidade da chuva no semiárido brasileiro. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 2, n. 4, p. 368-376, 2017a.
- SANTOS, E. F. et al. Caracterização físico-química, compostos bioativos e atividade antioxidante total de frutos de cambuizeiro. **Revista Ouricuri**, v. 7, n. 1, p. 64-79, 2017b.
- SANTOS, C. C. et al. Hydrogel and water regimes in the chlorophyll-*a* fluorescence and growth of *Campomanesia xanthocarpa* seedlings. **Engenharia Agrícola**, v. 41, n. 3, p. 330-337, 2021.
- SALVADOR, T. L. **Morfometria, desenvolvimento pós-seminal e morfoanatomia de estruturas reprodutivas de cambuí [*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg.]**. 2020. Tese (Doutorado em Agronomia) – Campus de Engenharias e Ciências Agrárias, Universidade Federal de Alagoas, Rio Largo, 2020.
- SILVA, M. A. et al. Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD como descritores de intensidade do estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, p. 173-181, 2014a.
- SILVA, M. A. et al. Relationships between physiological traits and productivity of sugarcane in response to water deficit. **Journal of Agricultural Science**, v. 152, p. 104-118, 2014b.
- SILVA, A. V. C.; NASCIMENTO, A. L. S.; MUNIZ, E. N. Fruiting and quality attributes of cambui (*Myrciaria floribunda* (West ex Willd.) O. Berg in the Atlantic Forest of northeast Brazil. **Revista Agro@mbiente On-line**, v. 14, n. 1, p. 1-13, 2020.
- SILVA, P. S. et al. Germinação e crescimento inicial de capuchinha em diferentes condições de cultivo. **Revista Brasileira de Agroecologia**, v. 13, n. 5, p. 239-246, 2018.
- SILVA, M. M. P. et al. Eficiência fotoquímica de gramíneas forrageiras tropicais submetidas à deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 35, n. 1, p. 67-74, 2006.
- SILVA, J. P. et al. Drought-stress tolerance in three semi-arid species used to recover logged areas. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, n. 4, p. 1031-1038, 2016.
- SILVA, E. N. Coordinate changes in photosynthesis, sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress. **Biomass and Bioenergy**, v. 45, n. 1, p. 270-279, 2012.
- SHINDE, S. et al. Proline coordination with fatty acid synthesis and redox metabolism of chloroplast and mitochondria. **Plant Physiology**, v. 172, n. 2, p. 1074-1088, 2016.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, v. 2012, p. 1-26, 2012.

SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. **Plant Growth Regulation**, v. 46, p. 209-221, p. 2005.

SOBRAL, M. et al. 2015. **Myrtaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:
<<http://reflora.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB10660>>. Acesso em 26 out. 2021.

SOUZA, M. C.; MORIM, M. P. Subtribos Eugeniinae O. Berg e Myrtinae O. Berg (Myrtaceae) na Restinga da Marambaia, RJ, Brasil. **Acta Botânica Brasileira**, v. 22, n. 3, p. 652-683, 2008.

SARAVANAKUMAR, D. et al. Plant growth promoting bacteria enhance water stress resistance in green gram plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 33, 203–209. 2011.

SIDDIQUE, A.; KANPAL, G.; KUMAR, P. Proline accumulation and its defensive role under diverse stress condition in plants: an overview. **Journal of Pure and Applied Microbiology**, v. 12, n. 3, p. 1665-1659, 2018.

SHVALEVA, A. L. et al. Metabolic responses to water deficit in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought sensitivity. **Tree Physiology**, v. 26, p. 239-248, 2005.

SOFO, A. et al. Lipxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress. **Physiologia Plantarum**, v. 121, p. 58-65, 2004.

TAIZ, L. et al. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6 ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TAULAVUORI, E. et al. Comparison of two methods used to analyze lipid peroxidation from *Vaccinium myrtillus* (L.) during snow removal, reclamation and cold acclimation. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 365, p. 2375-2380, 2001.

TIETBOHL, L. A. C. et al. Comparative study and anticholinesterasic evaluation of essential oils from leaves, stems and flowers of *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg. **Latin American Journal of Pharmacy**, v. 4, n. 1, p. 637-41, 2012.

TERZİ, R. et al. Impact of soil drought stress on photochemical efficiency of photosystem II and antioxidant enzyme activities of *Phaseolus vulgaris* cultivars. **Turkish Journal of Botany**, v. 34, p. 1-10, 2010.

TOSCANO, S. et al. Physiological and biochemical responses in two ornamental shrubs to drought stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. 1, p. 1-12, 2016.

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

TAFRESHI, S. A. H. et al. Response of in vitro-regenerated *Myrtus communis* L. shoots to PEG-induced water stress. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 34, n. 1, p. 1-8, 2021.

VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. **Amino Acids**, v.35 n. 4, p.753-759, 2008.

VERSLUES, P.E. et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. **The Plant Journal**, v. 45, p. 523–539, 2006.

VOLAIRE, F. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. **Global Change Biology**, v. 24, p. 2929-2938, 2018.

VIEIRA, P. H. M. Physiological behavior trend of *Campomanesia xanthocarpa* (Myrtaceae) seeds under desiccation and their implication for germplasm conservation. **Trees**, 2021.

WANG, X. et al. Determining the canopy water stress for spring wheat using canopy hyperspectral reflectance data in loess plateau semiarid region. **Spectroscopy Letters**, v. 48, p. 492-498, 2015.

WU, D. et al. A feedback inhibition between nitric oxide and hydrogen peroxide in the heat shock pathway in *Arabidopsis seedlings*. **Plant growth regulation**, v. 75, p. 503–509, 2015.

XU, D. H. et al. Ecophysiological responses of *Caragana korshinskii* Kom. under extreme drought stress: Leaf abscission and stem survives. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 541-548, 2012.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C.; RICKETTS, R. E. The Determination of Amino Acids with Ninhydrin. **The Analyst**, v. 80, p. 209-213, 1955.

YUAN, G. Effect of brassinosteroids on drought resistance and abscisic acid concentration in tomato under water stress. **Scientia Horticulturae**, v. 126, n. 1, p. 103-108, 2010.

ZAZHANG, Y. J. et al. Effect of water stress on leaf photosynthesis, chlorophyll content, and growth of oriental lily. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 58, n. 5, p. 844-850, 2011.

ZAFAR, Z. et al. Foliar application of salicylic acid improves water stress tolerance in *Conocarpus erectus* L. and *Populus deltoides* L. saplings: evidence from morphological, physiological, and biochemical changes. **Plants**, v. 10, n. 1, p. 1-16, 2021a.

ZAFAR, Z. et al. Salicylic acid-induced morpho-physiological and biochemical changes triggered water deficit tolerance in *Syzygium cumini* L. saplings. **Forests**, v. 12, p. 491-506, 2021b.