



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE FUNGOS, ALGAS E
PLANTAS

Grace Francisca Panno dos Santos

**Efeito da variação hídrica na fisiologia de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz
(Nyctaginaceae)**

Florianópolis
2024

Grace Francisca Panno dos Santos

**Efeito da variação hídrica na fisiologia de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz
(Nyctaginaceae)**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito parcial para a obtenção do título de mestra em Biologia de Fungos, Algas e Plantas.

Orientador: Prof. Paulo Tamaso Miotto, Dr.
Coorientadora: Profa. Neusa Steiner, Dra.

Florianópolis

2024

Ficha catalográfica gerada por meio de sistema automatizado gerenciado pela BU/UFSC.
Dados inseridos pelo próprio autor.

dos Santos, Grace Francisca Panno

Efeito da variação hídrica na fisiologia de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) / Grace Francisca Panno dos Santos ; orientador, Paulo Tamaso Mioto, coorientador, Neusa Steiner, 2024.

57 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas, Florianópolis, 2024.

Inclui referências.

1. Biologia de Fungos, Algas e Plantas. 2. Fisiologia vegetal. 3. Estresse hídrico. I. Mioto, Paulo Tamaso. II. Steiner, Neusa. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas. IV. Título.

Grace Francisca Panno dos Santos

**Efeito da variação hídrica na fisiologia de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz
(Nyctaginaceae)**

O presente trabalho em nível de Mestrado foi avaliado e aprovado, em 03 de abril de 2024,
pela banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Profa. Luciane Almeri Tabaldi, Dra.
Universidade Federal de Santa Maria

Prof. José Bonomi Barufi, Dr.
Universidade Federal de Santa Catarina

Certificamos que esta é a versão original e final do trabalho de conclusão que foi julgado
adequado para obtenção do título de Mestra em Biologia de Fungos, Algas e Plantas.

Insira neste espaço a
assinatura digital

Coordenação do Programa de Pós-Graduação

Insira neste espaço a
assinatura digital

Prof. Paulo Tamasso Mioto, Dr.
Orientador

Florianópolis, 2024.

Este trabalho é dedicado à memória do meu amado avô, Arnaldo Francisco Panno, que sempre me incentivou a estudar.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por sempre me conceder proteção, força, persistência, paciência e saúde.

À minha mãe, Claudete Luciani Panno, à minha avó, Olinda Bordin Panno, e minha dinda, Benardete de Fátima Panno, pelo amor incondicional, por todo apoio emocional, financeiro e por todos os conselhos e orações.

A todos da minha família, tias, tios e primos, que me deram força e apoio mesmo à distância para a conclusão deste trabalho. Estar longe de vocês certamente foi um dos maiores desafios.

As minhas amigas Marina, Nathali, Helen e Cassiane, muito obrigada por estarem comigo em vários momentos difíceis e por nunca deixarem eu desistir. Sem vocês, tudo teria sido pior e mais doloroso.

Em especial ao meu amigo e colega de laboratório Talis, obrigada por todos os roles, comidinhas, fofocas e por ir vários dias às 6h da manhã medir a fotossíntese, inclusive nos finais de semana.

Aos meus orientadores Prof. Dr. Paulo Tamasso Mioto e Profa. Dra. Neusa Steiner, pela orientação, paciência e por compartilharem seus conhecimentos.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas, e a todos os professores e funcionários.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo que me foi concedida.

À Universidade Federal de Santa Catarina pelo ensino público, gratuito e de qualidade.

Às minhas colegas do Laboratório de Fisiologia Vegetal, Loïsiana e Danielle, que me acolheram no laboratório e proporcionaram vários momentos de alegria e descontração.

Ao professor Dr. José Bonomi Barufi e ao Laboratório de Ficologia pelo empréstimo de equipamentos e por todo o apoio, conselhos e explicações que me foram disponibilizados.

À minha psicóloga Shaiene, que me ajudou a entender que tudo tem seu tempo e que não devo sofrer antecipadamente.

Aos meus animais de estimação Palmi, Pantufa e Hela, por serem a minha companhia diariamente. Também aos animaizinhos que perdi durante o mestrado, agradeço pelos vários momentos de alegria.

A todas as pessoas que entraram e saíram da minha vida ao longo do mestrado.

Obrigada!

"O futuro pertence àqueles que acreditam na beleza de seus sonhos."
(Eleanor Roosevelt)

RESUMO

As mudanças climáticas estão ocorrendo e causando efeitos catastróficos para a maioria dos seres vivos. As plantas, como organismos sésseis, estão sujeitas diariamente às mudanças nas condições abióticas, muitas vezes estressantes para o seu desenvolvimento e sobrevivência. É notório que as mudanças climáticas intensificarão a intensidade e duração de vários estresses ambientais, como a seca. A falta de água causa alterações nos processos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos nas plantas. Existem espécies vegetais que conseguem tolerar o déficit hídrico, regulando principalmente o metabolismo e ativando o aparato de defesa antioxidante. *Guapira opposita* é uma planta amplamente distribuída nas regiões brasileiras, sobrevivendo em diferentes ecossistemas. Além disso, exerce um papel de facilitadora na restinga, auxiliando o estabelecimento de outras plantas ao seu redor. Vários estudos demonstram o papel importante da *G. opposita* nos diversos ecossistemas em que está inserida. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi contribuir para o conhecimento da fisiologia de *G. opposita* e analisar seu potencial de tolerância diante do déficit hídrico. Para isso, avaliamos os parâmetros de porcentagem de água no solo, biomassa, fluorescência da clorofila *a*, pigmentos fotossintetizantes e poliaminas em plantas de *G. opposita* com irrigação normal e plantas com déficit hídrico. Os resultados foram submetidos ao teste T de Student ($p < 0,05$). A porcentagem de água no solo manteve-se menor no tratamento 4x. Houve redução da massa seca total das folhas e raízes no tratamento 4x, mas essa diferença não foi observada na fluorescência da clorofila *a*. Foi observado aumento significativo nos carotenoides, clorofilas e na poliamina espermidina em resposta ao tratamento de déficit hídrico. Os resultados podem indicar que o aumento da espermidina e dos carotenoides atuaram como antioxidantes, eliminando espécies reativas de oxigênio e protegendo a degradação das clorofilas. Dessa forma, houve uma proteção contra danos oxidativos no fotossistema II e provavelmente a integridade do aparato fotossintético foi mantida, melhorando a tolerância à seca de plantas de *G. opposita*. De maneira geral, nossos resultados sugerem que *G. opposita* é capaz de tolerar o tratamento de déficit hídrico aplicado neste experimento. Salientamos a importância que *G. opposita* desempenha na conservação e sustentação da diversidade dos ecossistemas que ela habita. Assim, mais estudos devem ser conduzidos para analisar seu comportamento frente a outros estresses ambientais.

Palavras-chave: seca; Maria-mole; tolerância.

ABSTRACT

Climate change is forecast for the coming years, with catastrophic effects for the majority of living organisms. Plants, as sessile organisms, are subjected daily to changes in abiotic factors, often becoming stressful for their development and survival. It is well recognized that climate change will exacerbate the intensity and duration of various environmental stresses, such as drought. Water deficit induces alterations in morphological, physiological, and biochemical processes in plants. Certain plant species can tolerate water deficit by primarily regulating metabolism and activating the antioxidant defense system. *Guapira opposita* is a widely distributed plant in Brazilian regions, thriving in diverse ecosystems. Additionally, it is considered a nurse plant in the restinga, helping the establishment of other plants nearby. Several studies demonstrate the importance of *G. opposita* in the maintenance of the ecosystems it inhabits. The objective of this study was to contribute to the understanding of *G. opposita* physiology and assess its potential to tolerate water deficit conditions. To achieve this, we evaluated parameters including soil water percentage, biomass, chlorophyll *a* fluorescence, photosynthetic pigments, and polyamines in *G. opposita* plants under normal irrigation and plants under water deficit conditions. The results were subjected to Student's t-test ($p < 0.05$). The soil water percentage remained lower in the 4x treatment. There was a reduction in total dry mass of leaves and roots in the 4x treatment, although this difference was not observed in chlorophyll *a* fluorescence. A significant increase in carotenoids, chlorophylls, and polyamines was observed under water deficit treatment. The results may indicate that the increase in spermidine and carotenoids acted on the antioxidant system, eliminating ROS and protecting against chlorophyll degradation. Consequently, there was protection against oxidative damage to PSII, likely maintaining the integrity of the photosynthetic apparatus, thereby enhancing drought tolerance in *G. opposita* plants. Overall, our findings suggest that *G. opposita* is capable of tolerating the water deficit treatment applied in this experiment. We emphasize the crucial role that *G. opposita* plays in conserving and supporting the diversity of ecosystems it inhabits. Therefore, further studies should be conducted to analyze its response to other environmental stresses.

Keywords: drought; Maria-mole; tolerance.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Principais características morfológicas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (*Nyctaginaceae*).21
- Figura 2** – Porcentagem de água no solo de plantas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias. Setas pretas indicam os dias de rega no tratamento 8x e setas laranjas no de 4x. Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).28
- Figura 3** – Massa seca total (A, B, C) e porcentagem de água (D, E, F) de plantas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias. A, D = Folha; B, E = Caule; C, F = Raiz. Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).30
- Figura 4** – Eficiência do fotossistema II em folhas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias. A= eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m); B= rendimento quântico efetivo do fotossistema II [$y(II)$]; C= ciclo diário do rendimento quântico efetivo do PSII [$y(II)$]; D= área sob a curva do rendimento quântico efetivo do PSII [$y(II)$ integrado]. Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).35
- Figura 5** – Teores de clorofila a (Cl a), b (Cl b) e carotenoides (Car) em folhas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias. Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).38
- Figura 6** – Conteúdo de poliaminas endógenas em folhas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias A= Espermidina (SPD); B= Espermina (SPM); C= Putrescina (PUT). Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).40

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

APX	Ascorbato Peroxidase
ATP	Adenosina Trifosfato
CAT	Catalase
Cc	Capacidade de Campo
CO ₂	Dióxido de Carbono
MF	Massa Fresca
EROs	Espécies Reativas de Oxigênio
F _v /F _m	Eficiência Quântica Potencial do PSII
MONA	Monumento Natural Municipal da Lagoa do Peri
MS	Massa seca
NADPH	Nicotinamida Adenina Dinucleotídeo Fosfato Reduzido
O ₂	Oxigênio Molecular
PAAs	Poliaminas
PSI	Fotossistemas I
PSII	Fotossistemas II
PUT	Putrescina
SOD	Superóxido Dismutase
SPD	Espermidina
SPM	Espermina
YII	Eficiência quântica efetiva do PSII

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	OBJETIVOS	22
2.1	OBJETIVO GERAL	22
2.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	22
3	MATERIAL E MÉTODOS	23
3.1	LOCAL DE COLETA.....	23
3.2	PROCESSAMENTO DOS FRUTOS E SEMENTES.....	23
3.3	OBTENÇÃO E PREPARO DO SOLO.....	23
3.4	CULTIVO DAS PLANTAS	23
3.5	DELINEAMENTO EXPERIMENTAL	24
3.6	ANÁLISES	24
3.6.1	Porcentagem de água no solo	24
3.6.2	Biomassa e percentual de umidade	25
3.6.3	Eficiência fotossintetizante	25
3.6.4	Pigmentos fotossintetizantes	26
3.6.5	Poliaminas endógenas	26
3.6.6	Análises estatísticas	26
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	27
4.1	PORCENTAGEM DE ÁGUA NO SOLO.....	27
4.2	MASSA SECA E PORCENTAGEM DE ÁGUA	29
4.3	EFICIÊNCIA DO FOTOSSISTEMA II.....	32
4.4	PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES	35
4.5	CONTEÚDO DE POLIAMINAS ENDÓGENAS	38
5	CONCLUSÃO	40
6	PERSPECTIVAS FUTURAS	41
	REFERÊNCIAS	43

1 INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas são consideradas um problema ambiental global, sendo a seca um dos principais efeitos decorrentes dessas mudanças. A seca é um fenômeno natural difícil de monitorar, geralmente não possui um período de tempo específico e depende de múltiplos fatores para ocorrer, como: distribuição das chuvas, temperatura, radiação solar e atividades antrópicas (Dai, 2011; Bonal *et al.*, 2016; Spinoni *et al.*, 2019; Vicente-Serrano *et al.*, 2020). Dada a ampla variedade de efeitos e interações, é difícil ter apenas uma definição para seca (Mishra; Singh, 2010; Lloyd-Hughes, 2014). Ela pode ser classificada em várias categorias, incluindo as perspectivas meteorológica, agrícola, hidrológica, socioeconômica (Wilhite; Glantz, 1985) e ambiental (Vicente-Serrano *et al.*, 2020). No entanto, os diferentes tipos de seca estão intrinsecamente conectados (Vicente-Serrano *et al.*, 2020). A seca é desencadeada quando a disponibilidade de água doce é insuficiente para suprir às necessidades tanto dos seres humanos quanto dos ecossistemas, persistindo ao longo de um período (Balint *et al.*, 2013). Ela é classificada como um tipo de perigo natural, pois afeta negativamente as pessoas e o ambiente (Mishra; Singh, 2010). Eventos frequentes de seca têm sido relatados em várias regiões do mundo (Lesk *et al.*, 2016; Spinoni *et al.*, 2019; Garreaud *et al.*, 2020).

Particularmente no Brasil, foi demonstrado que a maioria das regiões brasileiras sofreu eventos extremos de seca nos últimos dez anos (Cunha *et al.*, 2019; Tomasella *et al.*, 2022). Também foram relatados eventos de secas nos domínios fitogeográficos brasileiros: Pantanal (Marengo *et al.*, 2021; Libonati *et al.*, 2022), Amazônia (Jiménez-Muñoz *et al.*, 2016), Caatinga (Barbosa *et al.*, 2019), Pampa (Tripaldi *et al.*, 2013) e Mata Atlântica (Rocha *et al.*, 2020). As projeções climáticas futuras de aquecimento global apontam para um possível aumento da frequência e severidade da seca (Dai, 2011, 2013; Naumann *et al.*, 2018, Spinoni *et al.*, 2020), o que poderá ocasionar perturbações ambientais que vão além dos limites de resiliência, ou seja, a capacidade de enfrentar perturbações sem sofrer danos duradouros, de algumas espécies vegetais (Allen *et al.*, 2010).

Um dos principais efeitos da seca é a diminuição do conteúdo hídrico do solo, o que interfere diretamente na quantidade de água doce disponível para as plantas (Bhargava; Sawant, 2013; Otkin *et al.*, 2016). Dessa forma, a seca pode causar estresse por déficit hídrico (Sachdev *et al.*, 2021). A falta de água é um dos fatores

ambientais que causa maiores danos nos processos metabólicos e fisiológicos das plantas (Yang *et al.*, 2021 a), visto que o déficit hídrico pode ocasionar redução no crescimento, desenvolvimento e produtividade do vegetal (Akhter Ansari *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2022). O déficit hídrico pode afetar o aparato fotossintético e a defesa das plantas, desencadeando várias reações, como inibição do crescimento do caule e da expansão foliar, redução no acúmulo de biomassa, reduzindo o crescimento da planta, tamanho e número de folhas e até a morte do vegetal (Jaleel *et al.*, 2009). Em virtude disso, há uma maior procura por espécies tolerantes e identificação dos mecanismos utilizados para mitigar os efeitos da seca na sobrevivência e desenvolvimento dessas plantas. As respostas de sobrevivência das plantas às condições de déficit hídrico mudam de acordo com a espécie, cultivar, tempo de exposição, fatores edáficos, entre outros (Hu; Xiong, 2014; Liang *et al.*, 2019). As espécies vegetais que conseguem fazer ajustes metabólicos nas diferentes oscilações de oferta de água, provavelmente serão aquelas que terão maior aptidão para lidar com a escassez hídrica prevista para os próximos anos (Boisvenue; Running, 2006). Dessa forma, entender os mecanismos de tolerância das plantas em relação à seca poderá ajudar nas previsões de como os ecossistemas responderão as mudanças climáticas (Fortunel *et al.*, 2023).

As respostas das plantas ao estresse ambiental têm início com a detecção do estresse, desencadeando vias de sinalização e uma variedade de respostas morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (Dos Santos *et al.*, 2022). Existem diversos mecanismos que podem auxiliar as plantas a suportar a escassez de água, tais como o fechamento dos estômatos nas horas mais quentes do dia, a movimentação das folhas para reduzir a insolação, o aumento da capacidade de absorção de água pelo aprofundamento do sistema radicular, o ajuste osmótico para manter a turgescência, a mobilização de reservas e a eliminação de espécies reativas de oxigênio, (ERO), (Haffani *et al.*, 2014; Hu; Xiong, 2014). Além disso, as plantas podem redirecionar sua energia para mecanismos de defesa, priorizando a sobrevivência em vez do crescimento vegetativo (Dos Santos *et al.*, 2022).

As estratégias para controlar a quantidade de água presente no próprio corpo são importantes para as plantas que crescem em ambientes com restrição hídrica. Uma dessas estratégias é o ajuste da abertura e fechamento dos estômatos, promovendo dessa forma uma maior eficiência do uso da água, pois ocorre a regulação da transpiração foliar (David *et al.*, 2007; Yang *et al.*, 2021b). Os estômatos

quando estão abertos absorvem CO₂, para ser utilizado na fotossíntese, porém nesse processo perdem água para a atmosfera através da transpiração (Sperry *et al.*, 2017). Portanto, o fechamento dos estômatos pode ser considerado um mecanismo eficaz para mitigar a perda de água em situações de estresse hídrico, reduzindo a taxa de transpiração, controlando o fluxo hídrico no sistema solo-planta-atmosfera e preservando o teor de água das plantas (Farooq *et al.*, 2009; Akhter Ansari *et al.*, 2019; Abdalla *et al.*, 2022). Contudo, a limitada absorção de CO₂ pode prejudicar a homeostase do processo fotossintetizante (Lawlor, 2009).

A fotossíntese é um processo crucial adotado por plantas e outros organismos fotossintetizantes para a produção de carboidratos, que são essenciais para o seu crescimento e desenvolvimento. Esse complexo processo ocorre em duas etapas distintas: a fase fotoquímica (ou reações luminosas) e a fase bioquímica (ou reações de carboxilação) (Porcar-Castell *et al.*, 2014). Na fase fotoquímica, a energia luminosa é capturada por pigmentos fotossintetizantes, principalmente a clorofila, permitindo a conversão dessa energia em energia química na forma de adenosina trifosfato (ATP) e nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzido (NADPH) por meio de uma série de reações químicas de transferência de elétrons nos fotossistemas II e I (PSII e PSI) (Stirbet *et al.*, 2020). Essas moléculas de ATP e NADPH acumuladas são utilizadas na fase bioquímica como fonte de energia para a síntese de carboidratos a partir de CO₂ (Cardona; Shao; Nixon, 2018). Como subproduto, a fotossíntese libera oxigênio molecular (O₂) para a atmosfera, desempenhando um papel crucial na manutenção da composição atmosférica da Terra (Barber, 2009; Hitchcock *et al.*, 2022). Desse modo, quando os estômatos estão fechados pode ocorrer um desequilíbrio entre a transferência de elétrons e as reações de carboxilação, prejudicando a fotossíntese e consequentemente o crescimento do vegetal (Raza *et al.*, 2019).

As plantas também podem enfrentar excesso de energia luminosa em condições de seca. A energia luminosa, absorvida pelos pigmentos fotossintetizantes, é normalmente utilizada na fotossíntese, e seu excesso pode ser dissipado como calor ou reemitido como fluorescência (Müller; Li; Niyogi, 2001). Porém, em situações de déficit hídrico, pode acontecer um desequilíbrio entre a assimilação de CO₂ e a utilização ou dissipação dessa energia, resultando em uma regulação negativa da fotossíntese ou até mesmo levando à fotoinibição (inibição da fotossíntese devido ao excesso de luz) (Chaves; Maroco; Pereira, 2003). Tais condições podem ser

evidenciadas pela redução na eficiência quântica do fotossistema II (PSII), uma vez que o PSII é considerado um dos componentes mais sensíveis do processo fotossintético (Jin *et al.*, 2022).

A eficiência quântica é a relação entre a quantidade de fótons absorvidos e utilizados na fase fotoquímica. Essa relação pode ser avaliada de forma não destrutiva através da fluorescência da clorofila *a*. Dois dos parâmetros mais usados na medição da fluorescência são a eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) e a eficiência quântica efetiva do PSII ($Y(II)$). Esses parâmetros são indicadores valiosos do desempenho fotossintetizante instantâneo e da saúde das plantas em resposta a diversos estresses ambientais, incluindo a seca (Jin *et al.*, 2022). A relação F_v/F_m , em que F_v representa a fluorescência variável e F_m a fluorescência máxima, reflete a probabilidade de transferência de elétrons do PSII para a cadeia de transporte de elétrons devido à absorção de fótons (Garrido *et al.*, 2019). Dessa maneira, a diminuição nessa relação pode indicar possíveis danos no PSII (Porcar-Castell *et al.*, 2014). A eficiência quântica efetiva do PSII ($Y(II)$) é uma métrica que fornece informações sobre o rendimento da conversão de luz em energia química durante a fotossíntese. É medida para avaliar como as plantas estão utilizando a energia luminosa para a produção de energia química. A redução no valor de $Y(II)$ pode indicar a inibição da fotossíntese e a presença de estresse nas plantas. Portanto, o monitoramento de F_v/F_m e $Y(II)$ desempenham um papel crucial na avaliação do desempenho fotossintético e na detecção de possíveis danos em plantas sob condições de seca.

Se os mecanismos de dissipação não forem suficientes, o excesso de energia pode causar danos ao PSII, levando à geração de espécies reativas de oxigênio (ERO) (Asada, 2006). Em plantas, a produção de ERO ocorre quando o oxigênio molecular (O_2) é parcialmente reduzido por exposição a alta energia ou reações de transferência de elétrons (Sharma *et al.*, 2012; Waszczak *et al.*, 2018). Exemplos de ERO incluem oxigênio singlete (1O_2), radical ânion superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), radical hidroxila ($\cdot OH$), dentre outros (Krumova; Cosa, 2016). Essas ERO podem ser geradas em vários compartimentos celulares, como cloroplastos, mitocôndrias, peroxissomos, apoplastos e membranas plasmáticas (Hasanuzzaman *et al.*, 2020b). Elas desempenham um papel duplo nas plantas, atuando tanto como agentes nocivos quanto benéficos, dependendo de sua concentração (Sharma *et al.*, 2012).

Em níveis baixos ou moderados as ERO contribuem com os mecanismos de defesa das plantas, auxiliando na cascata de sinalização intracelular, na detecção de estresse abiótico e biótico e no processo de desenvolvimento das plantas. (Mhamdi; Van Breusegem, 2018; Laxa *et al.*, 2019; Mittler *et al.*, 2022). Diversos estresses ambientais, como o déficit hídrico, têm o potencial de aumentar os níveis de ERO, causando danos oxidativos em proteínas, lipídios, carboidratos, DNA e RNA, podendo resultar na morte da planta (Raja *et al.*, 2017; Xie *et al.*, 2019). Dessa forma, pode ocorrer um desequilíbrio entre a produção e eliminação de ERO, resultando em estresse oxidativo (Pandey *et al.*, 2017). O combate ao estresse oxidativo envolve o sistema de defesa antioxidante, composto por componentes enzimáticos e não enzimáticos, os quais atuam na neutralização das ERO e na manutenção da homeostase redox celular (Hasanuzzaman *et al.*, 2020a). Os componentes enzimáticos englobam as enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), entre outras. Foi demonstrado que a superexpressão do gene AhCuZnSOD de *Arachis hypogea* L. aumentou os níveis de atividade da SOD e melhorou a proteção contra danos oxidativos causados por salinidade e estresse hídrico no tabaco (*Nicotiana tabacum* L. cv. Xanthium) (Negi *et al.*, 2015). Os antioxidantes não enzimáticos compreendem ácido ascórbico, glutathione, carotenoides, prolina, poliaminas, entre outros (Noctor; Reichheld; Foyer, 2018; Raychaudhuri *et al.*, 2021). Esses antioxidantes têm a capacidade de impedir a formação de ERO ou facilitar sua degradação, agindo como um mecanismo de prevenção contra possíveis danos às células vegetais (Soares *et al.*, 2019). Dessa forma, o aumento nas concentrações das moléculas antioxidantes pode auxiliar as plantas na tolerância aos estresses abióticos (Jaleel *et al.*, 2009; Gómez *et al.*, 2019).

Os carotenoides, pigmentos naturais lipofílicos, são exemplos de componentes não enzimáticos que ajudam na eliminação das ERO (Sharma *et al.*, 2012). Na fotossíntese, os carotenoides ampliam o espectro de luz ao absorver energia na faixa de 400 a 550 nm e transferir essa energia luminosa absorvida para a clorofila (Chl) (Swapnil *et al.*, 2021). Além disso, esses pigmentos atuam como agentes redutores do excesso de energia capturada na fotossíntese, protegendo o aparato fotossintético de danos oxidativos. A clorofila, ao ser excitada pela absorção de fótons de luz, passa para o estado singleto ($^1\text{Chl}^*$). Porém, quando ocorre excesso de excitação a clorofila passa para o estado tripleto, o qual é mais reativo. Se o excesso de energia não for dissipado, ele pode ser transferido para o O_2 , resultando

na ERO oxigênio singleto ($^1\text{O}_2$), o qual é altamente reativa e causa danos as células (Swapnil *et al.*, 2021). Neste processo, os carotenoides podem eliminar a clorofila tripleto e o oxigênio singleto por mecanismos de transferência de excitação seguido de dissipação térmica do excesso de energia (Beisel *et al.*, 2010; Maoka, 2020; Sachdev *et al.*, 2021). Diversos estudos analisaram que o aumento no conteúdo de carotenoides melhorou a tolerância a estresses abióticos, incluindo a seca, em diferentes espécies de plantas (Zhao *et al.*, 2014; Kang *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2021).

Além dos carotenoides existem outros pigmentos envolvidos no processo de fotossíntese, como as clorofilas *a* e *b*. A clorofila *a* é o principal pigmento envolvido na fotossíntese, pois além de absorver luz ela também pode atuar no centro de reação dando início a fase fotoquímica (Simkin *et al.*, 2022). A clorofila *b* auxilia na absorção de luz e na transferência da energia para o centro de reação, sendo classificada como um pigmento acessório. As clorofilas *a* e *b* absorvem luz em comprimentos de onda distintos, principalmente nas regiões vermelha e azul do espectro eletromagnético (Croft *et al.*, 2014). Além disso, elas refletem a luz verde, contribuindo para a coloração característica das plantas. O teor de clorofila nas folhas reflete o estado fisiológico da planta e está estreitamente ligado à sua função fotossintetizante, evidenciando uma correlação significativa com a capacidade fotossintetizante da planta (Croft *et al.*, 2017). Conforme mencionado anteriormente, a clorofila tripleto pode transferir elétrons para o O_2 , resultando na formação de ERO. Estudos demonstraram que o estresse hídrico tem o potencial de degradar ou inibir a produção de clorofila, acelerando o processo de envelhecimento das folhas (Alamri *et al.*, 2020). Portanto, as plantas capazes de preservar ou aumentar os níveis de clorofila durante períodos de déficit hídrico podem exibir uma maior tolerância à seca (Arunyanark *et al.*, 2008; Guzzo *et al.*, 2021; Elsalahy; Reckling, 2022).

As poliaminas (PAs) também são importantes antioxidantes não enzimáticos (Wang *et al.*, 2011; Raychaudhuri *et al.*, 2021). Elas são uma classe de compostos naturais de baixo peso molecular, presentes em todas as células vivas (Li *et al.*, 2018; Na *et al.*, 2022). As principais poliaminas são espermidina (SPD), espermina (SPM) e putrescina (PUT), esta última serve como substrato para a biossíntese das duas primeiras (Kasukabe *et al.*, 2004; Kusano *et al.*, 2008). Nas plantas, as poliaminas participam dos processos de crescimento, desenvolvimento e defesa frente a vários tipos de estresses ambientais (Steiner *et al.*, 2007; Ebeed; Hassan; Aljaraany, 2017).

Foi demonstrado que níveis elevados de PAs ativam respostas moleculares, bioquímicas e fisiológicas para promover tolerância a uma ampla gama de estresses abióticos em diferentes espécies de plantas (Alcázar; Bueno; Tiburcio, 2020). As PAs podem atuar como antioxidante não enzimático auxiliando na desintoxicação de ERO e protegendo o aparato fotossintético contra estresse oxidativo induzido por fatores ambientais, como seca, alta luminosidade e metais pesados (Seo *et al.*, 2019). Diversos estudos demonstram os benefícios da aplicação exógena de PAs durante a seca (Ebeed; Hassan; Aljaraany, 2017; Zhu *et al.*, 2019; Hassan; Ebeed; Aljaarany, 2020), salinidade (Shu *et al.*, 2013; Parvin *et al.*, 2014; Baniasadi; Saffari; Maghsoudi Moud, 2018) e exposição à metais pesados (Zhao; Yang, 2008; Nahar *et al.*, 2016; Taie *et al.*, 2019). Além disso, a superexpressão de genes biossintéticos de PAs têm a capacidade de atenuar os danos causados por diversos estresses abióticos, inclusive a seca, em várias espécies de plantas (Kasukabe *et al.*, 2004; Wen *et al.*, 2008; Shi *et al.*, 2014; Hasan *et al.*, 2021).

As estratégias adaptativas abordadas anteriormente compreendem um conjunto complexo de respostas morfológicas, fisiológicas e genéticas desenvolvidas por organismos para lidar com a variabilidade ambiental. Estas adaptações podem ser um reflexo da plasticidade fenotípica, um fenômeno importante para a sobrevivência e sucesso ecológico (Mackenzie *et al.*, 2020). Existem muitas terminologias para descrever a plasticidade fenotípica, então aqui usaremos a definição de que a plasticidade fenotípica refere-se à capacidade de um genótipo vegetal produzir diferentes fenótipos em resposta a condições ambientais variáveis (Nicotra *et al.*, 2010).

Guapira opposita (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) é uma planta nativa do Brasil, possui uma ampla distribuição, pois está presente nos domínios fitogeográficos Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Flora do Brasil, 2020). Alguns autores indicam que essa espécie possui plasticidade nos aspectos morfológicos e fisiológicos, devido à sua sobrevivência em ambientes com características abióticas bem diferentes, como os ecossistemas Floresta Ombrófila Densa e restinga (Dos santos *et al.*, 2017; Flora do Brasil, 2020). *Guapira opposita* também é conhecida popularmente como maria-mole, possui hábito arbustivo a arbóreo, folhas simples, opostas cruzadas (**Figura 1**). Seus frutos são do tipo drupa, de cor lilás à vinácea, globosos a oblongos, geralmente elipsoides (Furlan; Giulietti, 2014). *G. opposita* possui uma ampla importância ecológica nos ecossistemas brasileiros, destacando-

se na manutenção das comunidades vegetais e sendo indicada para projetos de restauração ecológica (Almeida e Viani, 2020).

Figura 1. Aspectos morfológicos de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae).



Fonte: Panno, GF. 2022

Na restinga, *G. opposita* é considerada uma espécie facilitadora, pois auxilia o estabelecimento de outras plantas ao seu redor (Dalotto *et al.*, 2018). A restinga, localizada no ambiente costeiro do domínio Mata Atlântica, é considerada um lugar estressante para muitas espécies, devido à baixa disponibilidade de água e nutrientes, solo arenoso, alta luminosidade e spray salino (Scarano, 2002; Castanho *et al.*, 2015). No estudo de Dalotto *et al.* (2018), foi observada uma maior abundância e riqueza de espécies sob a copa de *G. opposita* quando comparadas com áreas abertas de

restinga, salientando a importância dessa espécie para diversidade e regeneração desse ecossistema. A sobrevivência de mudas de *Ternstroemia brasiliensis* foi maior quando elas estavam sob a copa de *G. opposita*, sugerindo que a facilitação foi exercida pelo sombreamento (Castanho; Prado, 2014). Outro mecanismo de facilitação da *G. opposita* pode estar relacionado com o aumento da fertilidade do solo por meio da decomposição de suas folhas, melhorando as condições para o desenvolvimento de plantas jovens (Lugli, 2023).

Em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual foi observada a riqueza florística epifítica sobre indivíduos de *G. opposita*. Foram catalogadas 35 espécies de epífitas pertencentes a nove famílias e 28 gêneros, Polypodiaceae, Orchidaceae e Bromeliaceae foram as famílias mais representativas (Ferreira, 2011). Os achados desta pesquisa evidenciam o papel essencial desempenhado pela *G. opposita* na conservação e sustentação da diversidade da flora epifítica local. Os frutos da *G. opposita* servem de alimento para a avifauna, inclusive para tucanos (Ramphastidae) (Galetti; Laps; Pizo, 2000) e para onze espécies de formigas, sendo *Odontomachus chelifer* e *Pachycondyla striata* as espécies frequentemente mais observadas (Passos; Oliveira, 2004). Vários insetos galhadores também dependem da *G. opposita* para sobreviver. As galhas são modificações morfológicas dos tecidos vegetais, induzidas por alguns insetos, que conferem abrigo, nutrição e proteção para esses herbívoros endofíticos (Shorthouse; Wool; Raman, 2005). *Guapira opposita* destaca-se em várias pesquisas como sendo uma das espécies com maior riqueza de galhas, chegando a apresentar 40 morfotipos de galhas em nível regional (Rodrigues *et al.*, 2014; Grandez-Rios; Pizango; De Araújo, 2020; Maia; Mascarenhas, 2023). Recentemente, evidenciou-se a estreita relação entre a simbiose de *G. opposita* e os fungos ectomicorrízicos encontrados na restinga, destacando-se a associação com a espécie nativa ameaçada de extinção *Austroboletus festivus* (Furtado *et al.*, 2022, 2023).

Considerando todos os exemplos mencionados, é evidente que *G. opposita* desempenha um papel importante na manutenção e sobrevivência dos diversos ecossistemas em que está inserida. Sua interação com organismos vegetais, animais e fungos ressalta seu potencial ecológico. Portanto, analisar os possíveis mecanismos de tolerância dessa planta a vários estresses ambientais, incluindo a seca, é essencial para compreender como ela responderá às mudanças ambientais. Essa compreensão é fundamental para avaliar seu impacto na biodiversidade ao seu redor. Nesse

contexto, este trabalho teve como objetivo contribuir para o conhecimento da fisiologia de *G. opposita* diante do déficit hídrico, fornecendo informações para a conservação e gestão dos ecossistemas onde essa espécie desempenha um papel tão importante.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Investigar as respostas fisiológicas da espécie *Guapira opposita* expostas a condições de déficit hídrico, bem como analisar seu potencial de tolerância por meio da avaliação de parâmetros morfológicos, fisiológicos e bioquímicos específicos.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar a relação entre a porcentagem de água no solo e a resposta fisiológica de *Guapira opposita* ao estresse hídrico;
- Avaliar os impactos do estresse hídrico na biomassa seca total, na distribuição de biomassa e no percentual de umidade em diferentes órgãos de *Guapira opposita*, examinando as alterações morfológicas e fisiológicas induzidas pela escassez de água;
- Investigar o efeito do déficit hídrico na fluorescência da clorofila *a* em *Guapira opposita* como um indicador da eficiência fotoquímica do fotossistema II;
- Analisar as alterações na concentração de pigmentos fotossintéticos, como clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides, em resposta ao estresse hídrico;
- Avaliar os efeitos do déficit hídrico na concentração das poliaminas espermina, espermidina e putrescina em plantas de *Guapira opposita*.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCAL DE COLETA

As coletas de frutos e solo foram realizadas na unidade de conservação Monumento Natural Municipal da Lagoa do Peri (MONA), situado ao sul da ilha de Florianópolis, Santa Catarina, nas coordenadas geográficas 48° 32'10"O e 27° 44'30"S. O MONA abrange uma área de 42,74 km² compreendendo a bacia hidrográfica da Lagoa do Peri e envolve uma importante área de restinga da ilha de Florianópolis (FLORAM, 2019).

3.2 PROCESSAMENTO DOS FRUTOS E SEMENTES

Os frutos de *G. opposita* foram coletados em abril de 2022 de no mínimo 10 indivíduos para garantir a variabilidade genética. Eles foram acondicionados em caixa plástica e mantidos em geladeira a 6°C por no máximo duas semanas. A despolpa foi realizada com auxílio de toalhas de papel descartáveis momentos antes da utilização das sementes. Posteriormente, as sementes foram desinfestadas em álcool 70% por 2 min, lavadas uma vez em água destilada autoclavada, imersas por mais 20 min em hipoclorito de sódio a 2%, agitando-as constantemente, e lavadas quatro vezes em água destilada autoclavada.

3.3 OBTENÇÃO E PREPARO DO SOLO

As coletas de porções de solo de restinga foram feitas a partir de 20 cm de profundidade sob o dossel da mesma população de *G. opposita* que foram coletados os frutos. Em laboratório, o solo foi homogeneizado, peneirado para a retirada de raízes e serapilheira. Em seguida, foi feita uma mistura com solo de restinga e vermiculita 1:1, sendo essa mistura acondicionada em sacos plásticos e esterilizada em autoclave por 45 minutos a 121°C. Os sacos ficaram fechados até o momento em que foram utilizados para o experimento.

3.4 CULTIVO DAS PLANTAS

As sementes foram desinfestadas como descrito no item 3.2 e colocadas para germinar em caixas tipo gerbox com substrato de papel filtro umedecido com 5 mL de água destilada autoclavada a cada dois dias, em germinador tipo B.O.D. com fotoperíodo de 12 horas a 25°C por 15 dias. Ao fim do período de germinação, as plântulas foram transplantadas para vasos de plástico de 725 ml contendo substrato de cultivo autoclavado e realocadas em sala de cultivo com temperatura de aproximadamente 27°C com fotoperíodo de 12 horas e luz branca com intensidade de aproximadamente $80 \mu\text{Mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, proporcionada por painéis de LED. A irrigação foi feita com água destilada autoclavada e semanalmente foi realizada uma irrigação com solução nutritiva. As plantas permaneceram nessas condições até o início do experimento.

3.5 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Após seis meses de cultivo, na sala de crescimento, foram escolhidas oito plantas de *G. opposita* que mantinham uma uniformidade para compor o experimento que durou 30 dias. A sala de cultivo manteve as mesmas condições ambientais (temperatura e fotoperíodo) citadas no item 3.4. Durante o experimento, as plantas foram submetidas a diferentes frequências de rega, mantendo sempre um volume de 25 mL de água destilada autoclavada por planta.

Houve dois níveis de tratamento de seca (**Figura 2**): **1**- plantas que receberam oito regas ao longo dos 30 dias (**8x**); **2**- plantas que receberam quatro regas ao longo dos 30 dias (**4x**). Sendo que no tratamento 8x foram realizadas duas regas por semana e no 4x apenas uma rega semanal. O estresse hídrico foi imposto por meio da retenção de água por 7 dias, seguida de rega (4x) e o controle foi considerado aquele em que as plantas receberam rega a cada 3-4 dias (8x). Além disso, foram estabelecidas quatro réplicas biológicas independentes para cada tratamento de seca.

3.6 ANÁLISES

3.6.1 Teor de água no solo

O teor de água no solo, foi determinado mediante a análise das diferenças entre a massa fresca e seca do solo, sendo quantificado em termos percentuais por

meio do método gravimétrico (Jones, 2006). Durante as duas primeiras semanas de experimento foram coletadas diariamente porções de solo de aproximadamente 0,5g, por réplica e sem perturbar as raízes. Após, essas amostras foram submetidas a secagem em estufa a 105°C durante 24 horas para obtenção dos valores (em gramas) da massa fresca e massa seca. O cálculo do teor de água no solo foi realizado da seguinte forma, em porcentagem:

$$\frac{Massa\ Fresca - Massa\ Seca}{Massa\ Fresca} \times 100$$

3.6.2 Biomassa e percentual de umidade

No último dia do experimento foram separadas e pesadas as raízes, caules e folhas para a obtenção da massa fresca (MF). As folhas foram fragmentadas e aproximadamente 0,2g foi separado para obter a relação entre massa seca e massa fresca e o restante foi congelado em ultrafreezer a -80°C para posteriores análises bioquímicas. A massa seca (MS) das raízes, caules e folhas foi obtida após secagem em estufa a 105°C durante 48 horas. Foi calculado massa seca total e percentual de umidade (%U) nas folhas, caules e raízes, conforme a fórmula descrita abaixo (Jones, 2006):

$$\frac{Massa\ Fresca - Massa\ Seca}{Massa\ Fresca} \times 100$$

3.6.3 Eficiência fotossintetizante

A eficiência do fotossistema II (FSII) foi medida diariamente com um fluorímetro portátil JUNIOR-PAM (Walz Inc.), o que possibilitou determinar a performance fotossintetizante de forma não-invasiva, através da medição da fluorescência da clorofila *a* (Oxborough; Baker, 1997). Foram escolhidas e marcadas duas folhas madura e totalmente expandidas por planta para serem feitas as medições subsequentes, garantindo assim a comparabilidade entre as medições. No 26º do experimento, foi feita a medição da eficiência fotossintetizante a cada 2 horas, do momento que as luzes se acenderam até o momento que elas se apagaram. A fluorescência mínima (F_0) e a máxima (F_m) foram medidas diariamente às 6h, período

que as luzes estavam apagadas, e a fluorescência instantânea (F) e máxima na luz (F_m') foram medidas sempre às 7h, 30 minutos após as folhas serem adaptadas à luminosidade. Com base nesses dados, foram calculadas a fluorescência variável no escuro ($F_v = F_m - F_0$) e na luz ($\Delta F = F_m' - F$) e algumas variáveis fotoquímicas: eficiência quântica máxima (F_v/F_m) e efetiva ($\Delta F/F_m'$) do FSII.

3.6.4 Pigmentos fotossintetizantes

Para determinar os teores de clorofila *a* (Cl *a*) e *b* (Cl *b*) e carotenoides (Car) três amostras de 0,2g de folhas frescas, por tratamento, foram colocados em tubos Falcon® com adição de 5 mL de metanol, mantidos por 14h em ambiente escurecido. Após centrifugação, a absorbância do sobrenadante foi avaliada em espectrofotômetro de 400 a 750 nm, sendo utilizado metanol como padrão interno. Os cálculos da concentração de clorofilas foram realizados conforme Ritchie (2006) e carotenoides conforme Lichtenthaler; Wellburn (1983).

3.6.5 Poliaminas endógenas

Para determinar o conteúdo de poliaminas endógenas putrescina (PUT), espermidina (SPD) e espermina (SPM) foram utilizadas três amostras de 0,3g de folhas frescas, por tratamento. As amostras foram maceradas em 2,1 mL de ácido perclórico a 5% (v/v). As PAs livres foram extraídas, dansiladas e quantificadas, de acordo com Steiner *et al.* (2007). PAs livres foram determinadas diretamente a partir do sobrenadante. Para a derivatização foi utilizado cloreto de dansil e quantificadas por HPLC usando uma coluna de fase reversa C18 de 5 μ m (Shimadzu Shin-Pack CLC ODS). A quantificação das PAs foi realizada utilizando um detector de fluorescência a 340 nm (excitação) e 510 nm (emissão). As áreas de pico e os tempos de retenção foram medidos em comparação com PAs padrão PUT, SPD e SPM, sendo utilizado 1,7-diaminoheptano (DAH) como padrão interno.

3.6.6 Análises estatísticas

O experimento foi realizado em blocos totalmente casualizados. Os dados obtidos foram submetidos ao teste T de Student ($p < 0,05$).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As respostas de *G. opposita* submetidas ao déficit hídrico pelas avaliações do teor de água no solo, massa seca e porcentagem de água nas raízes, caules e folhas, eficiência do fotossistema II, pigmentos fotossintetizantes e conteúdo de poliaminas endógenas estão apresentadas nas **Figuras 2 a 5**.

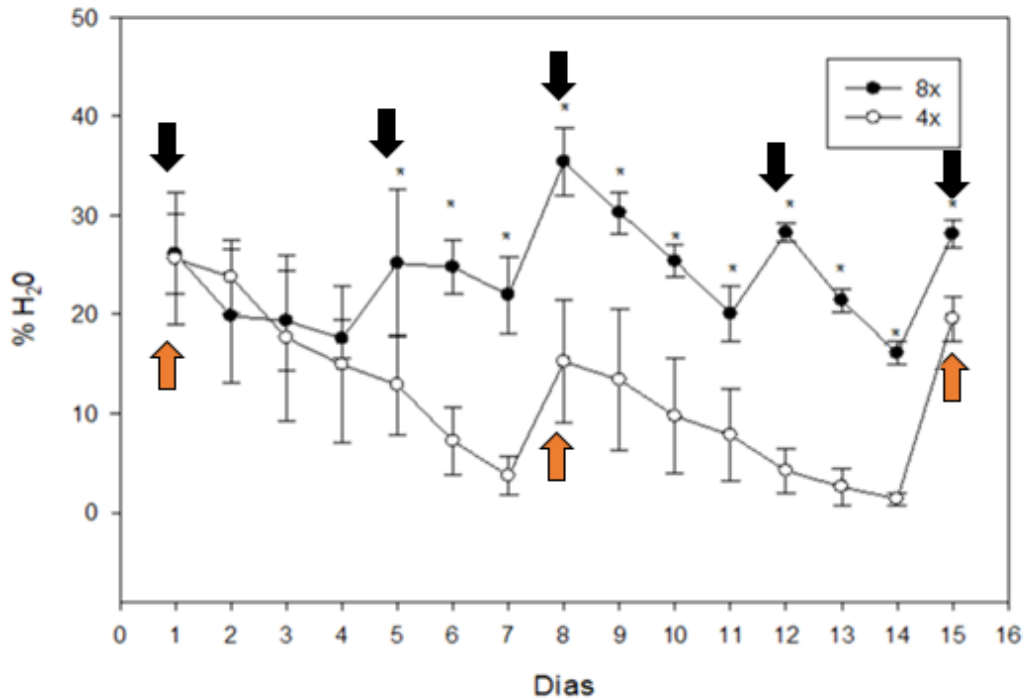
4.1 TEOR DE ÁGUA NO SOLO

Foram medidos os valores do teor de água no solo durante os primeiros 15 dias do experimento para verificar sua dinâmica de perda de água (**Figura 2**). Foram observadas diferenças entre os tratamentos a partir do quinto dia de rega e essa diferença se manteve até o último dia desta avaliação. Assim, foi suposto que essa diferença do teor de água no solo se manteve entre os tratamentos até o final do experimento e foi ocasionada pela mudança na frequência da rega.

Os dois tratamentos receberam a mesma quantia de água (25ml) no primeiro dia de experimento. É possível observar na **Figura 2** que ambos os tratamentos tiveram um declínio gradual da quantia de água no solo até o momento que o tratamento 8x recebeu novamente sua rega. A partir desse momento, o tratamento 4x mostrou porcentagens de água sempre inferiores às do tratamento 8x.

Na **Figura 2** podemos notar que o tratamento 8x recebeu rega no 1º, 5º, 8º, 12º e 15º dia (setas pretas), enquanto o tratamento do déficit hídrico recebeu rega no 1º, 8º e no 15º dia (setas laranjas) de experimento, mantendo o padrão de rega até o final do estudo. Além do mais, é nítido ver que sempre houve um decaimento no teor de água no solo nos dias em que os tratamentos não receberam água. Porém, esse decaimento é mais acentuado no tratamento 4x, chegando a níveis menores que 5% de água no solo. Supomos que um teor tão baixo de água no solo possa ser prejudicial à maioria das espécies vegetais.

Figura 2. Teor de água no solo de plantas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias. Setas pretas indicam os dias de rega no tratamento 8x e setas laranjas no de 4x. Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).



Uma análise fundamental em experimentos voltados para a compreensão dos diversos níveis de irrigação e seus impactos nos tratamentos requer a medição do teor de água no solo e/ou nas plantas. (Jones, 2006). A falta de água no ambiente pode influenciar no crescimento e ocasionar alterações nos processos ecofisiológicos das plantas (Tardieu; Granier; Muller, 2011). Entre os principais efeitos estão a inibição da fotossíntese, decréscimo nas trocas gasosas e diminuição da taxa de divisão celular (Reddy; Chaitanya; Vivekanandan, 2004; Sharma *et al.*, 2020). A duração e a intensidade do estresse hídrico levam as plantas a terem diferentes reações para lidar com a falta de água (Shao *et al.*, 2008).

O solo usado para esse experimento foi o solo de restinga, caracterizado por ser um solo arenoso, com alta lixiviação de água e nutrientes (Falkenberg, 1999). Solos arenosos possuem uma maior quantidade de poros grandes, os quais conferem um baixo potencial de retenção de água e alta permeabilidade (Bonilha *et al.*, 2012). Assim, a porosidade do solo influencia na disponibilidade de água para as plantas.

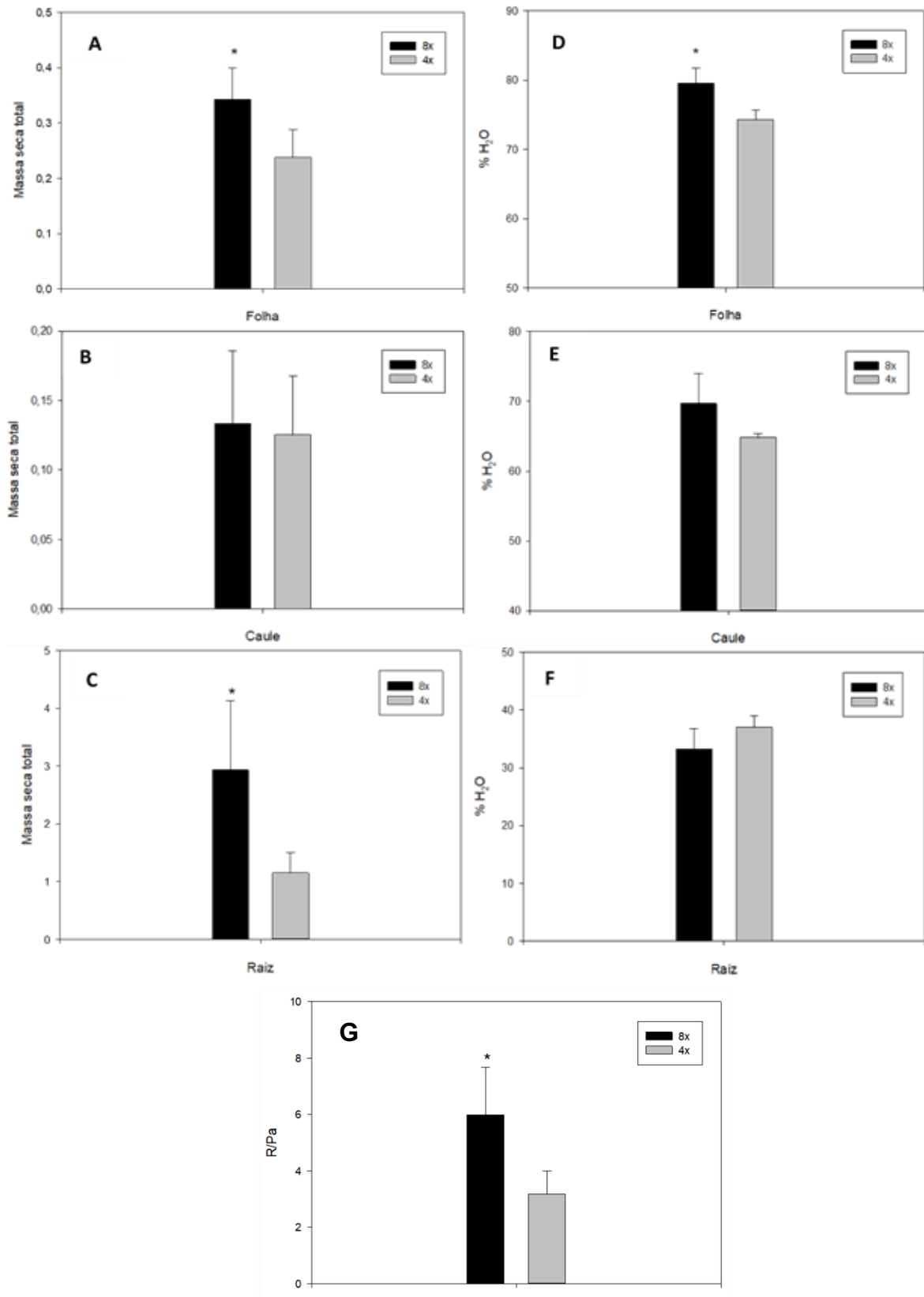
4.2 MASSA SECA E PORCENTAGEM DE ÁGUA

Com a diminuição da umidade do solo (**Figura 2**) e, presumivelmente, um aumento do déficit hídrico do tratamento 4x, houve redução da massa seca total das folhas e raízes e da porcentagem de água na parte foliar (**Figura 3**), partindo do pressuposto que todas as plantas do experimento tinham em média o mesmo tamanho, uma vez que elas vieram do mesmo lote de sementes e foram mantidas nas mesmas condições até o início do experimento. Esses dados podem indicar que as plantas de *G. opposita* submetidas à deficiência hídrica (4x) apresentaram um crescimento menor do que as plantas 8x.

Quando ocorre um déficit hídrico as plantas podem apresentar várias alterações metabólicas, levando a uma inibição do seu crescimento e desenvolvimento (Shao *et al.*, 2008; Zargar *et al.*, 2017). Um dos efeitos da falta de água é a menor produção de biomassa fresca e seca (Farooq *et al.*, 2009). O tratamento 4x apresentou valores 33% e 63% menores na produção de massa seca total da parte foliar (**Figura 3-A**) e radicular (**Figura 3-C**), respectivamente, quando comparado ao tratamento 8x. A produção de massa seca total do caule (**Figura 3-B**) não foi afetada pela disponibilidade de água no solo. Em condições de estresse hídrico a expansão e a divisão celular são reduzidas devido à baixa pressão de turgor das células que ocorre juntamente com a diminuição do potencial hídrico da planta (Jaleel *et al.*, 2009; Sachdev *et al.*, 2021).

No estudo realizado por Ribeiro (2020) também foram observados valores menores de massa seca das raízes e folhas para as plantas de *Erythroxylum paufferrense* quando submetidas ao estresse hídrico, havendo uma redução de 79,3% para a massa seca de folhas e 57,1% para a massa seca das raízes do tratamento mais severo de seca. Também foi observado um declínio de 81,1% em relação a massa seca de caules com déficit hídrico. Esse resultado é diferente do que ocorreu no nosso experimento, que não teve a massa seca dos caules afetada significativamente pela diminuição de rega.

Figura 3. Massa seca total (**A, B, C**), porcentagem de água (**D, E, F**) e relação raiz/parte aérea (R/Pa) (**G**) de plantas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias. **A, D = Folha; B, E = Caule; C, F = Raiz.** Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).



Ao analisar duas cultivares de soja sob estresse hídrico, ambas tiveram uma maior redução da biomassa da parte aérea do que da biomassa da raiz, resultando em maior relação raiz/parte aérea (R/Pa) (Du *et al.*, 2020). Muitos autores relatam o aumento radicular ou a maior proporção R/Pa no déficit hídrico, podendo ser uma forma de tolerância a falta de água, visto que a planta consegue explorar partes mais profundas de solo em busca de água (Xu *et al.*, 2015; Alhoshan *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2022). Contudo, nossos resultados revelaram uma diminuição significativa na relação raiz/parte aérea (R/Pa) no tratamento 4x, conforme ilustrado na **Figura 3-G**. Podemos supor que a espécie *G. opposita*, em ambiente de restinga, otimiza seus recursos energéticos, direcionando-os para o desenvolvimento da parte aérea em detrimento do sistema radicular, visando melhorar o processo fotossintético. Esta alocação diferencial de recursos pode ser interpretada como uma estratégia adaptativa à escassez de nutrientes e água frequentemente encontrada em solos de restinga. As plantas de restinga geralmente apresentam raízes mais superficiais, podendo estar relacionada com as características limitantes desse tipo de solo (Bonilha *et al.*, 2012).

O mecanismo de tolerância das plantas ao estresse hídrico é bastante complexo, sendo controlado por processos genéticos, fisiológicos e bioquímicos (Lebaudy *et al.*, 2008). Acredita-se que as diferentes respostas estejam relacionadas com a intensidade e duração do estresse hídrico, as espécies das plantas testadas e seus estágios de desenvolvimento (Demirevska *et al.*, 2009; Yao *et al.*, 2018). Além disso, é preciso ter um longo período de estresse para que as plantas apresentem alterações na sua morfologia (De Holanda *et al.*, 2014).

Quando a planta está em déficit hídrico, a quantidade de água nas suas células ou tecidos geralmente está abaixo do normal. Uma planta bem hidratada tem seu potencial hídrico elevado e maior pressão de turgor. À medida que o solo se torna mais seco, a planta torna-se menos hidratada, podendo diminuir a porcentagem de água nos seus órgãos. Foi possível observar uma diferença na porcentagem de água nas folhas (**Figura 3-D**). O tratamento 8x teve em média 79% de água nas folhas, enquanto o tratamento 4x teve 74%. Não houve diferença em relação a porcentagem de água no caule (**Figura 3-E**) nem nas raízes (**Figura 3-F**), em relação à quantidade de rega. Ribeiro (2020), ao medir o percentual de umidade nas folhas de *Erythroxylum paufferense*, constatou que os valores máximos observados foram no período de maior disponibilidade hídrica, o que corrobora com os dados encontrados no nosso trabalho (**Figura 3-D**). A redução na quantidade de água nos tecidos foliares à medida

que se intensifica o déficit hídrico sugere que a planta passou por uma desidratação do protoplasma, podendo prejudicar a expansão celular. Isso provavelmente aconteceu no nosso experimento, pois as plantas com menor peso seco são as mesmas que tiveram menor quantidade de água nas folhas.

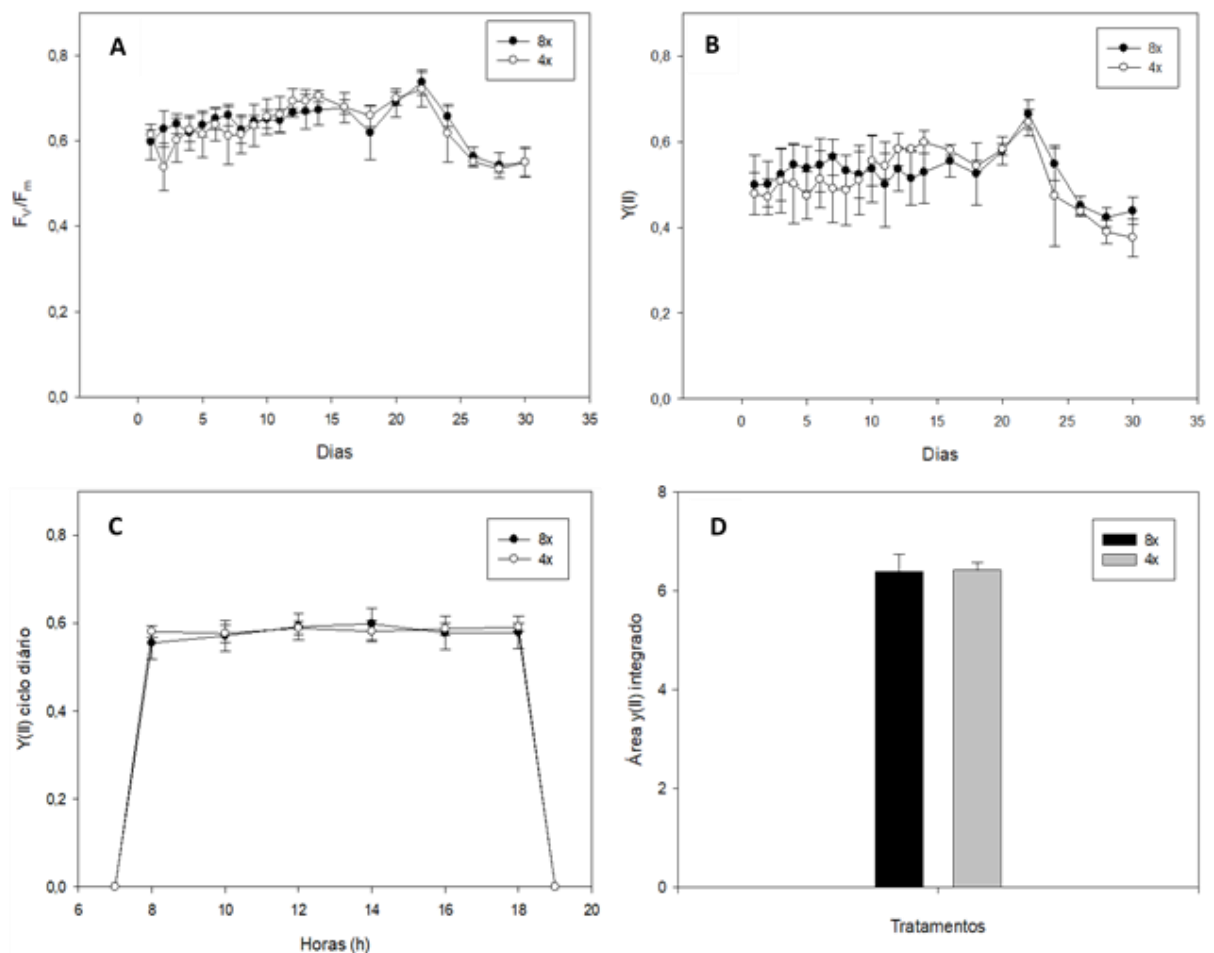
4.3 EFICIÊNCIA DO FOTOSISTEMA II

Vários fatores bióticos e abióticos podem acarretar mudanças no aparato fotossintético e seus efeitos podem ser analisados a partir da fluorescência da clorofila *a* (Murchie; Lawson, 2013). Por meio dessa avaliação, é possível estimar se houve inibição ou dano no processo de transferência de elétrons do fotossistema II (PSII) e consequentemente indicar o desempenho fotossintético da planta (Wang *et al.*, 2013). A eficiência quântica máxima dos centros de reação do PSII (F_v/F_m) pode ser usada como um indicador de danos na estrutura da cadeia de transporte de elétrons do cloroplasto (Stirbet *et al.*, 2018). Os resultados da eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) podem ser observados na **Figura 4-A**. Não houve diferença significativa entre as plantas nas duas condições hídricas (4x e 8x). O maior valor de F_v/F_m foi 0,7 e o menor foi 0,5 para ambos os tratamentos. Esses resultados sugerem que o déficit hídrico aplicado às plantas não foi suficiente para causar danos severos aos fotossistemas, possivelmente porque essa planta é capaz de sobreviver em regiões onde a falta de água é comum, como as restingas. Mesmo assim, um déficit hídrico de longo prazo parece causar um efeito cumulativo no crescimento da planta, conforme pode ser visto na **Figura 3**. Isso indica que, mesmo sem uma redução direta sobre a eficiência da fotossíntese, é possível que as plantas sob déficit hídrico estejam destinando uma porção maior dos seus recursos para a proteção, restringindo assim os recursos para o crescimento. Entre essas formas de proteção estão as poliaminas, conforme será discutido adiante.

O déficit hídrico pode reduzir a eficiência fotossintetizante, através da menor dissipação de energia ou pelo início dos processos de fotoinibição (Murata *et al.*, 2007). No estudo realizado por Shin (2021a) com mudas de alface (*Lactuca sativa*) cultivadas sob tratamentos de estresse hídrico (sem irrigação) e controle (bem irrigado) foram constatadas alterações significativas no rendimento quântico máximo (F_v/F_m) apenas no último dia de avaliação. O tratamento de estresse hídrico no último dia tinha cerca de 8% de teor de água no solo e teve o valor de F_v/F_m diminuído,

supondo dessa forma que quando a deficiência de água atinge seu estado máximo é que ocorre à fotoinibição.

Figura 4. Eficiência do fotossistema II em folhas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias. **A=** eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m); **B=** rendimento quântico efetivo do fotossistema II [$y(II)$]; **C=** ciclo diário do rendimento quântico efetivo do PSII [$y(II)$]; **D=** área sob a curva do rendimento quântico efetivo do PSII [$y(II)$ integrado]. Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).



Ao estudar plantas de *Solanum lycopersicum* (Liang *et al.*, 2019), *Viburnum tinus* (Tribulato *et al.*, 2019) e *Arabidopsis thaliana* (Mishra *et al.*, 2014) os valores de F_v/F_m também foram reduzidos com a severidade do déficit hídrico. Aparentemente, o nosso déficit hídrico pode ser classificado como severo, visto que a porcentagem de água no solo chegou abaixo de 5% em determinados dias. Porém, as plantas não

tiveram redução nos valores de F_v/F_m (**Figura 4**) quando comparados com o tratamento 8x. Dessa forma, nossos resultados indicam uma possível tolerância da *G. opposita* a baixas quantidades de água no solo, visto que a quantidade de 5% de água no solo pode ser considerada um estresse severo para a maioria das plantas (Shin, 2021a).

Plantas que conseguem ativar os processos fisiológicos e bioquímicos, e modificar sua morfologia para lidar com a falta de água, são ditas tolerantes à seca (Toscano *et al.*, 2019). Ao avaliar duas variedades de soja (*Glycine max*), ND-12 (tolerante à seca) e C-103 (suscetível à seca), em condições de déficit hídrico desequilibrado Iqbal *et al.* (2019) obtiveram valores maiores de F_v/F_m na variedade tolerante. Sugerindo que em condições de déficit hídrico desequilibrado, a eficiência do PSII aumentou na cultivar resistente. Segundo Banks (2018) avaliar F_v/F_m pode ser um parâmetro útil de estresse hídrico em espécies sensíveis à seca ou seca severa, mas não seria tão útil em espécies tolerantes à seca ou sob seca moderada. Corroborando com os nossos resultados que não mostraram diferença nesse parâmetro.

Outro parâmetro que pode ser analisado é o rendimento quântico efetivo da conversão de energia fotoquímica do PSII sob condições de luz. Ele fornece a proporção de luz absorvida que foi realmente usado na fase fotoquímica do PSII. Os valores obtidos para o rendimento quântico efetivo do fotossistema II [$y(II)$] podem ser vistos na **Figura 4-B**. Também não houve diferença estatística entre os tratamentos. O maior valor de $y(II)$ foi 0,6 e o menor foi 0,4 para o tratamento 8x. Já para o tratamento 4x os resultados foram 0,6 como maior valor alcançado e 0,3 como menor.

No estudo realizado por Shin (2021a) eles relataram que o $y(II)$ diminuiu significativamente conforme a severidade do estresse. Porém a diminuição de $y(II)$ foi ocasionada dias antes da diminuição do F_v/F_m , sendo assim um parâmetro mais sensível à indução do estresse hídrico em comparação com F_v/F_m . Em outro estudo de Shin (2021b) também foi observado a diminuição de $y(II)$ antes de F_v/F_m no tratamento de mudas de melancia *Citrullus lanatus* estressadas pela seca. Isto não foi observado no nosso experimento, já que os valores do $y(II)$ e F_v/F_m começaram a diminuir a partir do 24º dia. Isso sugere que *Guapira opposita* ainda estava se defendendo bem contra a desidratação.

Uma vez que não tínhamos detectado alterações no $y(II)$ ao longo do período de déficit hídrico, pensamos na possibilidade de que essa redução pudesse estar

ocorrendo em momentos do dia nos quais não estávamos fazendo medições, ou que uma redução pudesse ser detectada de maneira cumulativa nas plantas. Por isso, no 26º dia de experimento foram feitas medições no ciclo diário do rendimento quântico do PSII a cada duas horas (**Figura 4-C**), totalizando seis medidas ao longo do dia. Através desses dados foi calculada a área sob o gráfico para cada um dos experimentos (**Figura 4-D**). Tanto os valores do ciclo diário do rendimento quântico do PSII, quanto o valor da área sob o gráfico não foram significativos entre os tratamentos. Nossos resultados levam a crer que nesse dia não estava ocorrendo dano ao longo das horas, pois os valores não foram significativos. Esses resultados sugerem que, de fato, *G. opposita* não apresentou queda na eficiência fotossintetizante nas condições testadas.

Nossos resultados de F_v/F_m e $y(II)$ corroboram com os dos autores que estudam tolerância a seca. *Guapira opposita* é uma planta que também pode viver na restinga, sendo um lugar de baixa quantidade de água, ela provavelmente é tolerante a esse fator. A falta de água no solo (**Figura 2**) não foi prejudicial para as avaliações do rendimento quântico da clorofila *a* (**Figura 4**), quando comparado com os valores do tratamento 8x. Contudo, a falta de água influenciou na diminuição da massa seca (folhas e raízes) e no teor de água (folhas) das plantas sob déficit hídrico (**Figura 3**). Uma possibilidade é que a perda de turgor dificultou os processos de divisão e crescimento celular e, conseqüentemente, prejudicou a produção de biomassa pela planta, ainda que a fotossíntese estivesse funcionando relativamente bem.

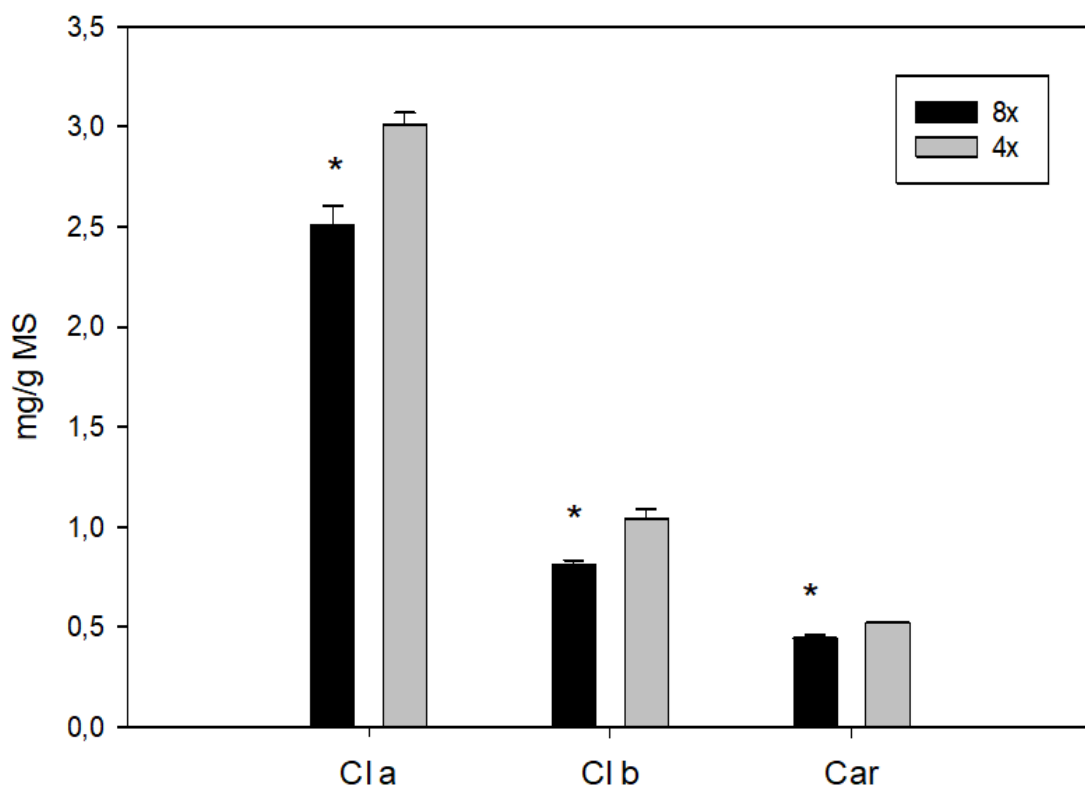
4.4 PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

Ao analisar os resultados dos pigmentos fotossintetizantes (**Figura 5**), foram observadas diferenças significativas nos teores de clorofila *a* e *b*, e carotenoides totais nas folhas de *G. opposita* tratadas com os diferentes regimes de rega. O tratamento de déficit hídrico resultou em um aumento na quantidade de todos os pigmentos analisados. Além dos parâmetros de fluorescência do PSII (**Figura 4**), os pigmentos fotossintetizantes também são importantes para averiguar indiretamente a integridade do aparato fotossintético (Pilon *et al.*, 2018).

As clorofilas e carotenoides são pigmentos fotossintetizantes que auxiliam na absorção, transmissão e transformação da energia luminosa durante a fotossíntese (Simkin *et al.*, 2022). Conforme Farooq *et al.* (2009) as clorofilas *a* e *b* são propensas

a diminuir conforme o ressecamento do solo. Por isso, ter altas concentrações de clorofila é uma característica desejável para lidar com o estresse hídrico e ter um baixo grau de fotoinibição do PSII (Askari; Ehsanzadeh, 2015).

Figura 5. Teores de clorofila *a* (Cl *a*), *b* (Cl *b*) e carotenoides (Car) em folhas de *G opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias. Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).



A clorofila *a* é o principal pigmento dos complexos coletores de energia luminosa para a fase fotoquímica, primeiro estágio do processo fotossintético. O déficit hídrico é normalmente caracterizado por diminuir a quantidade de clorofila e reduzir a capacidade fotossintetizante das plantas. Isto pode ocorrer porque o déficit hídrico aumenta a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) que causam danos nos cloroplastos, degradando a clorofila (Parida *et al.*, 2007; Kumar, *et al.*, 2017; Sachdev *et al.*, 2021). Foi observado que o teor de clorofila total ($a+b$) diminuiu no déficit hídrico moderado e severo nas duas espécies *Thymus vulgaris* e *Thymus kotschyanus* (Ashrafi *et al.*, 2022).

No entanto, é esperado que cultivares que mantenham maiores conteúdos de clorofila sob deficiência hídrica tenham melhor capacidade de tolerar essa condição, devido à relação entre clorofilas, fotossíntese e produtividade (O'Neill *et al.*, 2006). Nove plantas herbáceas foram testadas por Luo *et al.* (2023) sob seca moderada (30% - 40% da Cc) e somente *Poa crymophila* teve o conteúdo de clorofila *a* aumentado significativamente em comparação com o controle. Também foi destacado um aumento no teor de clorofila total (*a+b*) em *Impatiens walleriana* com 5% de teor de umidade do solo (Marija Durić *et al.*, 2020). Os níveis de clorofila *a* não mostraram nenhuma diminuição significativa nas plantas *Nerium oleander* submetidas a 15 dias de estresse hídrico, mas foram reduzidos depois de 30 dias de estresse (Kumar, *et al.*, 2017). No estresse hídrico, o conteúdo de clorofila varia conforme as espécies estudadas (Luo *et al.*, 2023).

A clorofila *b* é considerada um pigmento acessório, pois auxilia na absorção de luz e na transferência da energia luminosa para os centros de reações. Ela é sintetizada a partir da clorofila *a* através de uma enzima chamada clorofila *a* oxigenase (Croft *et al.*, 2014). Também no estudo de Kumar *et al.* (2017) em relação aos níveis de Cl *b* nas folhas de *N. oleander* sob estresse hídrico, houve um aumento em relação ao controle aos 15 dias de tratamento e uma diminuição pela metade após 30 dias. Nossos resultados foram parecidos com os autores citados em relação ao aumento de clorofilas em plantas tolerantes ao estresse hídrico. O aumento ou manutenção dos níveis de clorofila pode ser benéfico para as plantas submetidas ao déficit hídrico, uma vez que a clorofila desempenha papel essencial na fotossíntese e seus recursos podem ser destinados a biossíntese de compostos antioxidantes.

Os carotenoides além de serem pigmentos acessórios que auxiliam na absorção de luz para a fotossíntese, também têm um papel fotoprotetor e antioxidante para as plantas (Zhang *et al.*, 2020). Eles podem eliminar ERO, mantendo o equilíbrio redox na fotossíntese (Sharma *et al.*, 2012). Dessa forma, podem ser bons indicadores para avaliar a resistência das plantas ao estresse hídrico (Farooq *et al.*, 2009). Tal fato pode explicar porque encontramos valores mais altos de carotenoides nas plantas 4x (**Figura 5**). Resultados parecidos também foram observados na espécie *Vatairea macrocarpa*, endêmica do cerrado brasileiro, que sob restrição hídrica teve maior teor de carotenoide, porém houve uma diminuição no conteúdo de clorofila (Vieira *et al.*, 2017). Em contraste, os valores de carotenoides não foram alterados nos diferentes tratamentos de seca, no estudo citado anteriormente, com espécies de *Thymus*

(Ashrafi *et al.*, 2022). Porém, a espécie *Thymus kotschyanus* tinha valores maiores de carotenoides desde o controle e isso pode explicar sua melhor resistência a falta severa de água. Nossos resultados sugerem que o aumento dos teores de clorofila e carotenoides pode ter contribuído para a estabilidade do sistema fotossintético, preservando a eficiência da produção de energia mesmo diante de condições adversas.

No nosso estudo, as plantas que sofreram com o déficit hídrico tiveram os conteúdos de clorofila (*a* e *b*) e carotenóides (**Figura 5**) maiores que as 8x. Uma possível explicação para isso seria que a *Guapira opposita* é uma planta tolerante a seca, corroborando com os autores que também tiveram os pigmentos aumentados em plantas tolerantes ao déficit hídrico. Assim, podemos supor que o aumento nas concentrações de carotenoides ajudou a proteger as clorofilas da degradação. E com o aumento dos pigmentos fotossintetizantes as plantas 4x conseguiram manter o aparato fotossintético estável, quando comparado com o tratamento 8x, como sugerem os valores relativos à eficiência fotossintetizante (**Figura 4**). Foi demonstrada uma correlação positiva significativa entre F_v/F_m e teor total de clorofila (*a+b*) indicando que, possivelmente, o aumento nos teores de clorofila sob déficit hídrico tenha sido um fator importante para a manutenção da taxa fotossintetizante (Zhuang *et al.*, 2020).

4.5 CONTEÚDO DE POLIAMINAS ENDÓGENAS

Nas plantas, as principais poliaminas encontradas são putrescina (PUT), espermidina (SPD) e espermina (SPM) (Kusano *et al.*, 2008). Na **Figura 6** é possível observar o conteúdo endógeno de PUT, SPD e SPM para folhas de *G. opposita* tratadas com os diferentes regimes de rega. Ocorreu diferença significativa apenas no conteúdo de espermidina (**Figura 6-A**). Essa diferença foi cerca de 53% no tratamento exposto ao déficit hídrico.

A concentração de poliaminas geralmente muda sob vários tipos de estresses ambientais, como no estresse hídrico. O aumento na síntese de poliaminas pode ser uma resposta de tolerância a seca (Kasukabe *et al.*, 2004), visto que elas estão envolvidas na eliminação de ERO, ajuste osmótico e estabilização da membrana (Farooq *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2018). Contudo, os três tipos de poliaminas geralmente não aumentam significativamente ao mesmo tempo (Ebeed *et al.*, 2017). Nossos

resultados foram consistentes com essas afirmações, pois houve um aumento apenas na síntese de espermidina nas plantas do déficit hídrico (**Figura 6-A**).

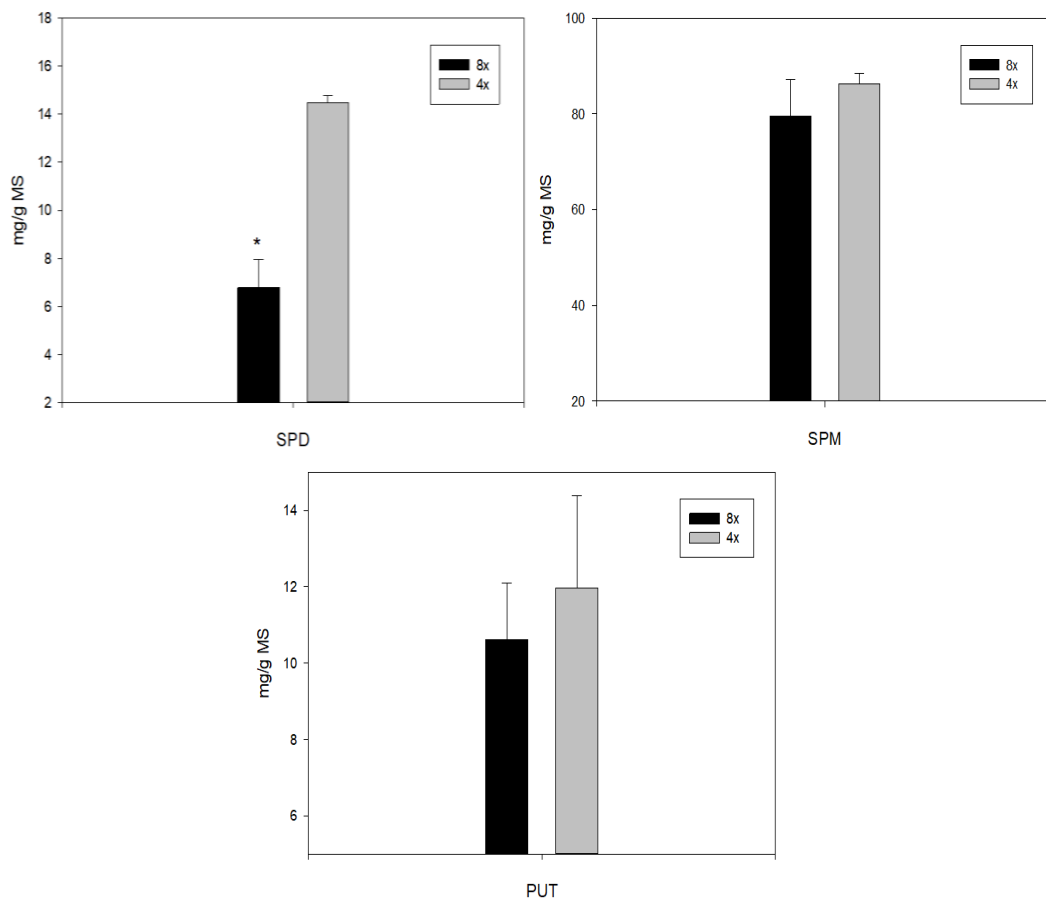
Normalmente, é observado um acúmulo maior de PAs em genótipos tolerantes do que nos sensíveis à seca (Kasukabe *et al.*, 2004), conforme foi observado em um estudo com cultivares de tremoço amarelo (*Lupinus luteus*) tolerantes e sensíveis ao déficit hídrico. A cultivar tolerante apresentou maior teor de SPD nas folhas, quando comparada com PUT e SPM (Juzoń *et al.*, 2017). É interessante lembrar que também encontramos maior valor de espermidina no tratamento sob déficit hídrico (**Figura 6-A**). Porém, os conteúdos de PAs podem diferir por diversos fatores, dentre e entre espécies, estágio de desenvolvimento, órgão da planta e capacidade de tolerância ao estresse (Hura *et al.*, 2015).

Ao analisar o déficit hídrico em *Rosa damascena* foram encontrados teores diferentes de PAs conforme o estresse ocasionado. Os maiores conteúdos de espermidina e espermina foram relatados sob déficit hídrico moderado (50% Cc) e severo (25% Cc), respectivamente (Adamipour, 2020). Normalmente é relatado um aumento no teor de putrescina no início do estresse hídrico, visto que a partir dela é possível sintetizar PAs de maior peso molecular como SPD e SPM (Yang *et al.*, 2007; Adamipour, 2020). Também é descrito a utilização de aplicações de poliaminas exógenas ou sobre-expressão de genes biossintéticos de poliaminas como forma de aumentar a tolerância ao déficit hídrico (Zhu *et al.*, 2019; Hasan *et al.*, 2021).

A espermidina foi aplicada exogenamente em plantas de milho (*Zea mays*) sob déficit hídrico e os resultados sugeriram que ela atuou na prevenção da degradação da clorofila e, assim, na proteção da estrutura do PSII [maior F_v/F_m e $y(II)$] (Li *et al.*, 2018). Desse modo, ela melhorou a eficiência fotossintetizante e a tolerância a seca das mudas de milho. As aplicações exógenas de espermidina e espermina melhoraram significativamente o aparato fotoquímico devido ao aumento dos valores de F_v/F_m e $y(II)$ em *Agrostis stolonifera* (krishnan; Merewitz, 2017) e também aumentaram as concentrações de carotenoides e clorofila total em *Triticum aestivum* cv. Sakha-94 (Hassan; Ebeed; Aljaarany, 2020) e *Valeriana officinalis* (Mustafavi *et al.*, 2016), todos sob déficit hídrico. Em plantas transgênicas de *Arabidopsis thaliana*, a superexpressão do gene PbSPMS, responsável pela produção de espermidina na pera facilitou o acúmulo SPD e SPM, conferindo assim maior resistência à seca das plantas transgênicas do que das plantas do tipo selvagem (jiang *et al.*, 2020).

Analisando todas essas informações citadas, podemos supor que o aumento da espermidina (**Figura 6-A**) e dos carotenoides (**Figura 5**) atuaram no sistema antioxidante eliminado ERO e protegendo a degradação das clorofilas. Dessa forma, o PSII foi devidamente protegido (**Figura 4**) e provavelmente mantiveram a integridade do aparato fotossintético e melhoraram a tolerância à seca de plantas de *G. opposita*.

Figura 6. Conteúdo de poliaminas endógenas em folhas de *G. opposita* submetidas a um regime de oito regas (8x) ou quatro regas (4x) durante 30 dias **A=** Espermidina (SPD); **B=** Espermina (SPM); **C=** Putrescina (PUT). Asteriscos indicam diferença significativa entre os tratamentos segundo o teste T de Student ($p < 0,05$).



5 CONCLUSÃO

Nosso estudo revelou que *G. opposita* provavelmente direcionou mais energia para proteger o aparato fotossintético do que para a produção de biomassa, uma vez

que o crescimento celular provavelmente foi reduzido pela falta de água. Com o aumento dos antioxidantes não enzimáticos, como espermidina e carotenoides, as espécies reativas de oxigênio não foram capazes de degradar as clorofilas, protegendo assim o aparato fotossintético. Isso sugere uma estratégia adaptativa da planta para lidar com o estresse hídrico.

De modo geral, nossos resultados indicam que *G. opposita* é capaz de tolerar o tratamento de déficit hídrico aplicado neste experimento. No entanto, em ambientes naturais, outras condições ambientais podem influenciar a tolerância de *G. opposita*, incluindo variações de temperatura, intensidade luminosa, exposição à radiação ultravioleta e ventos fortes. Esses fatores, tanto individualmente quanto em conjunto, têm o potencial de intensificar o estresse hídrico e, portanto, devem ser considerados ao extrapolar os resultados para o ambiente natural.

Além disso, são necessárias mais investigações sobre como *G. opposita* responde a esses estressores adicionais para compreender de forma abrangente seus mecanismos adaptativos e sua resiliência em ambientes naturais. Essas informações são cruciais para o desenvolvimento de estratégias eficazes de conservação e manejo, especialmente diante das previsões de mudanças climáticas.

6 PERSPECTIVAS FUTURAS

Acreditamos que seja interessante realizar estudos com outros estressores ambientais, os quais também poderão ser agravados com o aquecimento global, como variações de temperatura, luminosidade e radiação ultravioleta. Além disso, é importante considerar que no campo, o estresse hídrico muitas vezes ocorre em conjunto com outros fatores estressantes. Explorar essas interações pode fornecer informações sobre como os diferentes fatores ambientais se combinam para afetar a fisiologia e o desempenho de *G. opposita*.

Sabemos que *G. opposita* habita ecossistemas com características bastante diferentes, como restinga e floresta ombrófila densa. Foi observado que ela apresenta plasticidade morfológica nesses lugares. Estudos podem ser realizados para investigar se as plantas de *G. opposita* também apresentam plasticidade fisiológica e bioquímica impulsionada pelos diferentes ecossistemas. Essas análises também podem ser realizadas no campo, para validar os resultados em condições ambientais mais próximas da realidade.

Também seria interessante conduzir estudos moleculares para compreender os mecanismos específicos pelos quais *G. opposita* responde ao estresse hídrico. Isso pode incluir a identificação de genes responsáveis pela regulação da resposta ao estresse, a análise de vias metabólicas envolvidas na síntese de antioxidantes e outros compostos relacionados à tolerância ao estresse, como as enzimas antioxidantes e o acúmulo de prolina.

Compreender a tolerância ao estresse hídrico de *G. opposita* pode ter várias aplicações práticas, incluindo o desenvolvimento de estratégias de conservação e restauração ecológica. Isso pode incluir a identificação de áreas prioritárias para conservação, como as restingas, e a implementação de mudas de *G. opposita* em projetos de restauração de ecossistemas degradados. Além disso, os resultados desses estudos podem auxiliar no desenvolvimento de culturas agrícolas mais tolerantes à seca.

Essas perspectivas futuras podem contribuir para expandir nosso conhecimento sobre a tolerância ao estresse hídrico em *G. opposita* e informar práticas de conservação e manejo mais eficazes para esta espécie e para os ecossistemas onde ela está presente.

REFERÊNCIAS

ABDALLA, M. et al. Stomatal closure during water deficit is controlled by below-ground hydraulics. **Annals of Botany**, v. 129, n. 2, p. 161–170, 28 jan. 2022.

ADAMIPOUR, N. et al. Role of genes and metabolites involved in polyamines synthesis pathways and nitric oxide synthase in stomatal closure on *Rosa damascena* Mill. under drought stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 148, p. 53–61, mar. 2020.

AKHTER ANSARI, W. et al. Influence of Drought Stress on Morphological, Physiological and Biochemical Attributes of Plants: A Review. **Biosciences, Biotechnology Research Asia**, v. 16, n. 04, p. 697–709, 31 dez. 2019.

ALAMRI, S. et al. Silicon-induced postponement of leaf senescence is accompanied by modulation of antioxidative defense and ion homeostasis in mustard (*Brassica juncea*) seedlings exposed to salinity and drought stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 157, p. 47–59, dez. 2020.

ALCÁZAR, R. et al. Integration of polyamines in the cold acclimation response. **Plant Science**, v. 180, n. 1, p. 31–38, jan. 2011.

ALCÁZAR, R.; BUENO, M.; TIBURCIO, A. F. Polyamines: Small Amines with Large Effects on Plant Abiotic Stress Tolerance. **Cells**, v. 9, n. 11, p. 2373, 29 out. 2020.

ALHOSHAN, M. et al. Effects of water deficit on shoot, root and some physiological characteristics in some greenhouse grown potato cultivars. **Journal of Crop Science and Biotechnology**, v. 23, n. 5, p. 433–444, 10 dez. 2020.

ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 660–684, fev. 2010.

ARUNYANARK, A. et al. Chlorophyll Stability is an Indicator of Drought Tolerance in Peanut. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 194, n. 2, p. 113–125, 6 abr. 2008.

ASADA, K. Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species in Chloroplasts and Their Functions. **Plant Physiology**, v. 141, n. 2, p. 391–396, 1 jun. 2006.

ASHRAFI, M. et al. Physiological and Molecular Aspects of Two *Thymus* Species Differently Sensitive to Drought Stress. **BioTech**, v. 11, n. 2, p. 8, 23 mar. 2022.

ASKARI, E.; EHSANZADEH, P. Drought stress mitigation by foliar application of salicylic acid and their interactive effects on physiological characteristics of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) genotypes. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n. 2, p. 4, 10 fev. 2015.

BALINT, Z. et al. Monitoring Drought with the Combined Drought Index in Kenya. **Developments in earth surface processes**, v. 16, p. 341–356, 2013.

BANIASADI, F.; SAFFARI, V. R.; MAGHSOUDI MOUD, A. A. Physiological and growth responses of *Calendula officinalis* L. plants to the interaction effects of polyamines and salt stress. **Scientia Horticulturae**, v. 234, p. 312–317, abr. 2018.

BANKS, J. M. Chlorophyll fluorescence as a tool to identify drought stress in *Acer* genotypes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 155, p. 118–127, nov. 2018.

BARBER, J. Photosynthetic energy conversion: natural and artificial. **Chem. Soc. Rev.**, v. 38, n. 1, p. 185–196, 2009.

BARBOSA, H. A. et al. Assessment of Caatinga response to drought using Meteosat-SEVIRI Normalized Difference Vegetation Index (2008–2016). **ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing**, v. 148, p. 235–252, fev. 2019.

BEISEL, K. G. et al. Continuous Turnover of Carotenes and Chlorophyll a in Mature Leaves of *Arabidopsis* Revealed by ¹⁴CO₂ Pulse-Chase Labeling. **Plant Physiology**, v. 152, n. 4, p. 2188–2199, abr. 2010.

BHARGAVA, S.; SAWANT, K. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. **Plant Breeding**, v. 132, n. 1, p. 21–32, 12 fev. 2013.

BOISVENUE, C.; RUNNING, S. W. Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. **Global Change Biology**, v. 12, n. 5, p. 862–882, 3 maio 2006.

BONAL, D. et al. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of Forest Science**, v. 73, n. 1, p. 27–44, 1 mar. 2016.

BONILHA, R. M. et al. Characterization of the soil fertility and root system of restinga forests. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 36, n. 6, p. 1804–1813, dez. 2012.

CARDONA, T.; SHAO, S.; NIXON, P. J. Enhancing photosynthesis in plants: the light reactions. **Essays in Biochemistry**, v. 62, n. 1, p. 85–94, 13 abr. 2018.

CASTANHO, C. DE T. et al. A meta-analysis of plant facilitation in coastal dune systems: responses, regions, and research gaps. **PeerJ**, v. 3, p. e768, 12 fev. 2015.

CASTANHO, C. DE T.; PRADO, P. I. Benefit of Shading by Nurse Plant Does Not Change along a Stress Gradient in a Coastal Dune. **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, p. e105082, 15 ago. 2014.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 3, p. 239, 2003.

CHEN, N. et al. Drought propagation in Northern China Plain: A comparative analysis of GLDAS and MERRA-2 datasets. **Journal of Hydrology**, v. 588, p. 125026, set. 2020.

CROFT, H. et al. Leaf chlorophyll content as a proxy for leaf photosynthetic capacity. **Global Change Biology**, v. 23, n. 9, p. 3513–3524, 21 set. 2017.

CROFT, H.; CHEN, J. M.; ZHANG, Y. The applicability of empirical vegetation indices for determining leaf chlorophyll content over different leaf and canopy structures. **Ecological Complexity**, v. 17, p. 119–130, mar. 2014.

CUNHA, A. P. M. A. et al. Extreme Drought Events over Brazil from 2011 to 2019. **Atmosphere**, v. 10, n. 11, p. 642, 24 out. 2019.

DAI, A. Drought under global warming: a review. **WIREs Climate Change**, v. 2, n. 1, p. 45–65, 19 jan. 2011.

DAI, A. Increasing drought under global warming in observations and models. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 1, p. 52–58, 5 jan. 2013.

DALOTTO, C. E. S. et al. Facilitation influences patterns of perennial species abundance and richness in a subtropical dune system. **AoB PLANTS**, v. 10, n. 2, 1 mar. 2018.

DAVID, T. S. et al. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. **Tree Physiology**, v. 27, n. 6, p. 793–803, 1 jun. 2007.

DE HOLANDA, L. A. et al. Variáveis morfológicas da cana-de-açúcar em função do regime hídrico durante o desenvolvimento inicial. **Irriga**, v. 19, n. 4, p. 573, 15 dez. 2014.

DEMIREVSKA, K. et al. Drought stress effects on Rubisco in wheat: changes in the Rubisco large subunit. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 31, n. 6, p. 1129–1138, 2 nov. 2009.

DOS SANTOS, R. et al. Vegetação arbustivo-arbórea em uma restinga de Jaguaruna, litoral sul do Estado de Santa Catarina, Brasil. **Ambiente e Água - An Interdisciplinary Journal of Applied Science**, v. 12, n. 1, p. 99, 1 jan. 2017.

DOS SANTOS, T. B. et al. Physiological Responses to Drought, Salinity, and Heat Stress in Plants. **A Review. Stresses**, v. 2, n. 1, p. 113–135, 16 fev. 2022.

DU, Y. et al. Effect of drought stress on sugar metabolism in leaves and roots of soybean seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 146, p. 1–12, jan. 2020.

DURIĆ, M. et al. Morpho-Physiological and Molecular Evaluation of Drought and Recovery in *Impatiens walleriana* Grown Ex Vitro. **Plants**, v. 9, n. 11, p. 1559, 13 nov. 2020.

EBEED, H. T.; HASSAN, N. M.; ALJARANI, A. M. Exogenous applications of Polyamines modulate drought responses in wheat through osmolytes accumulation, increasing free polyamine levels and regulation of polyamine biosynthetic genes. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 118, p. 438–448, set. 2017.

ELSALAHY, H. H.; RECKLING, M. Soybean resilience to drought is supported by partial recovery of photosynthetic traits. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 20 out. 2022.

FALKENBERG, D. D. B. Aspectos da flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, sul do Brasil. **INSULA Revista de Botânica**, v. 28, p. 01–01, 1999.

FAROOQ, M. et al. Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. In: **Sustainable Agriculture**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. p. 153–188.

FERREIRA, M. T. M. **Composição florística e distribuição vertical de epífitas vasculares sobre indivíduos de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) em um fragmento florestal na Serra da Brígida, Ouro Preto, MG.** 2011. 47f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Biomas Tropicais) - Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, 2011.

FLORA DO BRASIL 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> > Acesso em: 11 fev. 2024.

FORTUNEL, C. et al. Thresholds for persistent leaf photochemical damage predict plant drought resilience in a tropical rainforest. **New Phytologist**, v. 239, n. 2, p. 576–591, 24 jul. 2023.

FURLAN, A.; GIULIETTI, A. M. A tribo Pisonieae Meisner (Nyctaginaceae) no Brasil. **Boletim de Botânica**, v. 32, n. 2, p. 145–268, 4 dez. 2014.

FURTADO, A. N. M. et al. Morpho-anatomical and molecular characterization of a native mycorrhizal *Amanita* species associated with *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in the Brazilian Atlantic Forest. **Mycoscience**, v. 63, n. 2, p. MYC566, 20 mar. 2022.

FURTADO, A. N. M. et al. Guapirioid ectomycorrhiza: a novel fungus-plant subtype is described associated to *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in the Brazilian restinga. **Forest Systems**, v. 32, n. 2, p. e009, 12 jun. 2023.

GALETTI, M.; LAPS, R.; PIZO, M. A. Frugivory by Toucans (Ramphastidae) at Two Altitudes in the Atlantic Forest of Brazil 1. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 842–850, 15 dez. 2000.

GARREAUD, R. D. et al. The Central Chile Mega Drought (2010–2018): A climate dynamics perspective. **International Journal of Climatology**, v. 40, n. 1, p. 421–439, 21 jan. 2020.

GARRIDO, A. et al. Influence of Foliar Kaolin Application and Irrigation on Photosynthetic Activity of Grape Berries. **Agronomy**, v. 9, n. 11, p. 685, 27 out. 2019.

GÓMEZ, R. et al. Manipulation of oxidative stress responses as a strategy to generate stress-tolerant crops. From damage to signaling to tolerance. **Critical Reviews in Biotechnology**, v. 39, n. 5, p. 693–708, 4 jul. 2019.

GRANDEZ-RIOS, J. M.; PIZANGO, C. G. H.; DE ARAÚJO, W. S. Insights into Super-host Plant Species of Gallling Insects in the Neotropical Region. **The Open Biology Journal**, v. 8, n. 1, p. 66–73, 20 nov. 2020.

GUZZO, M. C. et al. Morpho-physiological traits associated with drought responses in soybean. **Crop Science**, v. 61, n. 1, p. 672–688, 5 jan. 2021.

HAFFANI, S. et al. Plant growth, water relations and proline content of three vetch species under water-limited conditions. **Grass and Forage Science**, v. 69, n. 2, p. 323–333, 4 jun. 2014.

HASAN, MD. M. et al. Spermine: Its Emerging Role in Regulating Drought Stress Responses in Plants. **Cells**, v. 10, n. 2, p. 261, 28 jan. 2021.

HASANUZZAMAN, M. et al. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator. **Antioxidants**, v. 9, n. 8, p. 681, 29 jul. 2020a.

HASANUZZAMAN, M. et al. Regulation of ROS Metabolism in Plants under Environmental Stress: A Review of Recent Experimental Evidence. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 22, p. 8695, 18 nov. 2020b.

HASSAN, N.; EBED, H.; ALJAARANY, A. Exogenous application of spermine and putrescine mitigate adversities of drought stress in wheat by protecting membranes and chloroplast ultra-structure. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 26, n. 2, p. 233–245, 2 fev. 2020.

HITCHCOCK, A. et al. Redesigning the photosynthetic light reactions to enhance photosynthesis – the PhotoRedesign consortium. **The Plant Journal**, v. 109, n. 1, p. 23–34, 19 jan. 2022.

HU, H.; XIONG, L. Genetic Engineering and Breeding of Drought-Resistant Crops. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, n. 1, p. 715–741, 29 abr. 2014.

HURA, T. et al. Free and Cell Wall-Bound Polyamines under Long-Term Water Stress Applied at Different Growth Stages of *Triticosecale* Wittm. **Plos One**, v. 10, n. 8, p. e0135002, 6 ago. 2015.

IBÁÑEZ, I. et al. Forest resilience under global environmental change: Do we have the information we need? A systematic review. **Plos One**, v. 14, n. 9, p. 207-222, 12 set. 2019.

IQBAL, N. et al. Drought Tolerance of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) by Improved Photosynthetic Characteristics and an Efficient Antioxidant Enzyme Activities Under a Split-Root System. **Frontiers in Physiology**, v. 10, 3 jul. 2019.

- JALEEL, C. A. et al. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 31, n. 3, p. 427–436, 4 maio 2009.
- JIANG, X. et al. Overexpression of the pear PbSPMS gene in *Arabidopsis thaliana* increases resistance to abiotic stress. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, v. 140, n. 2, p. 389–401, 22 fev. 2020.
- JIMÉNEZ-MUÑOZ, J. C. et al. Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 33130, 8 set. 2016.
- JIN, C. et al. Key stress indicators from chlorophyll fluorescence in five desert plant species. **Ecological Indicators**, v. 145, p. 109679, dez. 2022.
- JONES, H. G. Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 2, p. 119–130, 6 nov. 2006.
- JUZÓN, K. et al. Polyamines in yellow lupin (*Lupinus luteus* L.) tolerance to soil drought. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 9, p. 202, 23 set. 2017.
- KALAJI, H. M. et al. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. **Photosynthesis Research**, v. 132, n. 1, p. 13–66, 4 abr. 2017.
- KANG, C. et al. A lycopene β -cyclase gene, *IbLCYB2*, enhances carotenoid contents and abiotic stress tolerance in transgenic sweetpotato. **Plant Science**, v. 272, p. 243–254, jul. 2018.
- KASUKABE, Y. et al. Overexpression of Spermidine Synthase Enhances Tolerance to Multiple Environmental Stresses and Up-Regulates the Expression of Various Stress-Regulated Genes in Transgenic *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Cell Physiology**, v. 45, n. 6, p. 712–722, 15 jun. 2004.
- KRISHNAN, S.; MEREWITZ, E. B. Polyamine Application Effects on Gibberellic Acid Content in Creeping Bentgrass during Drought Stress. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 142, n. 2, p. 135–142, mar. 2017.
- KRUMOVA, K.; COSA, G. Chapter 1. Overview of Reactive Oxygen Species. In: [s.l.: s.n.]. p. 1–21.
- KUMAR, D. et al. Effects of salinity and drought on growth, ionic relations, compatible solutes and activation of antioxidant systems in oleander (*Nerium oleander* L.). **Plos One**, v. 12, n. 9, p. e0185017, 18 set. 2017.
- KUSANO, T. et al. Polyamines: essential factors for growth and survival. **Plant**, v. 228, n. 3, p. 367–381, 2 ago. 2008.
- LAWLOR, D. W. Musings about the effects of environment on photosynthesis. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 543–549, fev. 2009.

LAXA, M. et al. The Role of the Plant Antioxidant System in Drought Tolerance. **Antioxidants**, v. 8, n. 4, p. 94, 8 abr. 2019.

LEBAUDY, A. et al. Plant adaptation to fluctuating environment and biomass production are strongly dependent on guard cell potassium channels. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 13, p. 5271–5276, abr. 2008.

LESK, C.; ROWHANI, P.; RAMANKUTTY, N. Influence of extreme weather disasters on global crop production. **Nature**, v. 529, n. 7584, p. 84–87, 6 jan. 2016.

LI, L. et al. Exogenously applied spermidine alleviates photosynthetic inhibition under drought stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings associated with changes in endogenous polyamines and phytohormones. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 129, p. 35–55, ago. 2018.

LIANG, G. et al. Effects of drought stress on the photosynthetic physiological parameters of *Populus × euramericana* “Neva.” **Journal of Forestry Research**, v. 30, n. 2, p. 409–416, 17 abr. 2019.

LIBONATI, R. et al. Assessing the role of compound drought and heatwave events on unprecedented 2020 wildfires in the Pantanal. **Environmental Research Letters**, v. 17, n. 1, p. 015005, 1 jan. 2022.

LICHTENTHALER, H. K.; WELLBURN, A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions**, v. 11, n. 5, p. 591–592, 1 out. 1983.

LLOYD-HUGHES, B. The impracticality of a universal drought definition. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 117, n. 3–4, p. 607–611, 19 ago. 2014.

LUGLI, J. A. Impactos positivos da árvore *Guapira opposita* sobre a fertilidade do solo da restinga arbustiva. 2023. 27 f. Trabalho de conclusão de curso (Graduação em Ciências Ambientais) - Instituto de Ciências Ambientais, Químicas e Farmacêuticas, Universidade Federal de São Paulo, Diadema, 2023.

MACKENZIE, S. A.; KUNDARIYA, H. Organellar protein multi-functionality and phenotypic plasticity in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 375, n. 1790, p. 20190182, 20 jan. 2020.

MAIA, V. C.; MASCARENHAS, B. Insect galls of Parque Nacional da Serra dos Órgãos (Rio de Janeiro State, Southeastern Brazil). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 63, p. e202363040, 7 nov. 2023.

MANSOOR, S. et al. Reactive Oxygen Species in Plants: From Source to Sink. **Antioxidants**, v. 11, n. 2, p. 225, 25 jan. 2022.

MAOKA, T. Carotenoids as natural functional pigments. **Journal of Natural Medicines**, v. 74, n. 1, p. 1–16, 1 jan. 2020.

MARENGO, J. A. et al. Extreme Drought in the Brazilian Pantanal in 2019–2020: Characterization, Causes, and Impacts. **Frontiers in Water**, v. 3, 23 fev. 2021.

MARQUES, M. C. M. et al. The Atlantic Forest: An Introduction to the Megadiverse Forest of South America. In: **The Atlantic Forest**. Cham: Springer International Publishing, 2021. p. 3–23.

MHAMDI, A.; VAN BREUSEGEM, F. Reactive oxygen species in plant development. **Development**, v. 145, n. 15, 1 ago. 2018.

MISHRA, A. K.; SINGH, V. P. A review of drought concepts. **Journal of Hydrology**, v. 391, n. 1–2, p. 202–216, set. 2010.

MISHRA, A.; HEYER, A. G.; MISHRA, K. B. Chlorophyll fluorescence emission can screen cold tolerance of cold acclimated *Arabidopsis thaliana* accessions. **Plant Methods**, v. 10, n. 1, p. 38, 2014.

MITTLER, R. et al. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 23, n. 10, p. 663–679, 27 out. 2022.

MÜLLER, P.; LI, X.-P.; NIYOGI, K. K. Non-Photochemical Quenching. A Response to Excess Light Energy. **Plant Physiology**, v. 125, n. 4, p. 1558–1566, 1 abr. 2001.

MURATA, N. et al. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, v. 1767, n. 6, p. 414–421, jun. 2007.

MURCHIE, E. H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 13, p. 3983–3998, out. 2013.

MUSTAFAVI, S. H.; SHEKARI, F.; MALEKI, H. H. Influence of exogenous polyamines on antioxidant defence and essential oil production in valerian (*Valeriana officinalis* L.) plants under drought stress. **Acta agriculturae Slovenica**, v. 107, n. 1, 6 abr. 2016.

NA, C. et al. Exogenously applied Spd and Spm enhance drought tolerance in tea plants by increasing fatty acid desaturation and plasma membrane H⁺-ATPase activity. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 170, p. 225–233, jan. 2022.

NAHAR, K. et al. Physiological and biochemical mechanisms of spermine-induced cadmium stress tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 23, n. 21, p. 21206–21218, 4 nov. 2016.

NAUMANN, G. et al. Global Changes in Drought Conditions Under Different Levels of Warming. **Geophysical Research Letters**, v. 45, n. 7, p. 3285–3296, 16 abr. 2018.

NEGI, N. P. et al. Overexpression of CuZnSOD from *Arachis hypogaea* alleviates salinity and drought stress in tobacco. **Plant Cell Reports**, v. 34, n. 7, p. 1109–1126, 25 jul. 2015.

NICOTRA, A. B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, v. 15, n. 12, p. 684–692, dez. 2010.

NOCTOR, G.; REICHHELD, J.-P.; FOYER, C. H. ROS-related redox regulation and signaling in plants. ***Seminars in Cell & Developmental Biology***, v. 80, p. 3–12, ago. 2018.

O'NEILL, P. M.; SHANAHAN, J. F.; SCHEPERS, J. S. Use of Chlorophyll Fluorescence Assessments to Differentiate Corn Hybrid Response To Variable Water Conditions. ***Crop Science***, v. 46, n. 2, p. 681–687, mar. 2006.

OTKIN, J. A. et al. Assessing the evolution of soil moisture and vegetation conditions during the 2012 United States flash drought. ***Agricultural and Forest Meteorology***, v. 218–219, p. 230–242, mar. 2016.

OXBOROUGH, K.; BAKER, N. R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components – calculation of qP and Fv-/Fm-; without measuring Fo-. ***Photosynthesis Research***, v. 54, n. 2, p. 135–142, 1997.

PANDEY, S. et al. Abiotic Stress Tolerance in Plants: Myriad Roles of Ascorbate Peroxidase. ***Frontiers in Plant Science***, v. 8, 20 abr. 2017.

PARIDA, A. K. et al. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. ***Plant Biotechnology Reports***, v. 1, n. 1, p. 37–48, 20 mar. 2007.

PARVIN, S. et al. Spermidine alleviates the growth of saline-stressed ginseng seedlings through antioxidative defense system. ***Gene***, v. 537, n. 1, p. 70–78, mar. 2014.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. ***Oecologia***, v. 139, n. 3, p. 376–382, 1 maio 2004.

PILON, C. et al. Assessing stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation under progressive drought in peanut (*Arachis hypogaea* L.). ***Journal of Plant Physiology***, v. 231, p. 124–134, dez. 2018.

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, ago. 2014.

RAJA, V. et al. Abiotic stress: Interplay between ROS, hormones and MAPKs. ***Environmental and Experimental Botany***, v. 137, p. 142–157, maio 2017.

RAYCHAUDHURI, S. SEN et al. Polyamines, metallothioneins, and phytochelatin—Natural defense of plants to mitigate heavy metals. In: ***Studies in natural products chemistry***. [s.l.: s.n.]. v. 69p. 227–261.

RAZA, A. et al. Impact of Climate Change on Crops Adaptation and Strategies to Tackle Its Outcome: **A Review. Plants**, v. 8, n. 2, p. 34, 30 jan. 2019.

REDDY, A. R.; CHAITANYA, K. V.; VIVEKANANDAN, M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, n. 11, p. 1189–1202, nov. 2004.

RIBEIRO, J. E. D. S. **Sazonalidade, luminosidade e déficit hídrico sobre aspectos ecofisiológicos em *Erythroxylum paufferense***. 2020. 116f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Federal da Paraíba, Areia-PB, 2020.

RIBEIRO, J. E. DA S. et al. Características morfofisiológicas em plantas de *Erythroxylum paufferense*; Plowman sob estresse hídrico. **Ciência Florestal**, v. 33, n. 2, 7 jun. 2023.

RITCHIE, R. J. Consistent Sets of Spectrophotometric Chlorophyll Equations for Acetone, Methanol and Ethanol Solvents. **Photosynthesis Research**, v. 89, n. 1, p. 27–41, 9 jul. 2006.

ROCHA, S. J. S. S. DA et al. Drought effects on carbon dynamics of trees in a secondary Atlantic Forest. **Forest Ecology and Management**, v. 465, p. 118097, jun. 2020.

RODRIGUES, A. R.; MAIA, V. C.; COURI, M. S. Insect galls of restinga areas of Ilha da Marambaia, Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 58, n. 2, p. 173–197, jun. 2014.

SACHDEV, S. et al. Abiotic Stress and Reactive Oxygen Species: Generation, Signaling, and Defense Mechanisms. **Antioxidants**, v. 10, n. 2, p. 277, 11 fev. 2021.

SALLAM, A. et al. Drought Stress Tolerance in Wheat and Barley: Advances in Physiology, Breeding and Genetics Research. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 13, p. 3137, 27 jun. 2019.

SATHASIVAM, R. et al. An update on biosynthesis and regulation of carotenoids in plants. **South African Journal of Botany**, v. 140, p. 290–302, ago. 2021.

SCARANO, F. R. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517–524, 1 out. 2002.

SEO, S. Y.; KIM, Y. J.; PARK, K. Y. Increasing Polyamine Contents Enhances the Stress Tolerance via Reinforcement of Antioxidative Properties. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, 31 out. 2019.

SHAO, H.-B. et al. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus. Biologies*, v. 331, n. 3, p. 215–225, 31 jan. 2008.

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, 24 abr. 2012.

SHARMA, A. et al. Photosynthetic Response of Plants Under Different Abiotic Stresses: A Review. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 39, n. 2, p. 509–531, 19 jun. 2020.

SHI, H.; CHAN, Z. Improvement of plant abiotic stress tolerance through modulation of the polyamine pathway. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 56, n. 2, p. 114–121, 8 fev. 2014.

SHIN, Y. K. et al. Effect of Drought Stress on Chlorophyll Fluorescence Parameters, Phytochemical Contents, and Antioxidant Activities in Lettuce Seedlings. **Horticulturae**, v. 7, n. 8, p. 238, 10 ago. 2021a.

SHIN, Y. K.; BHANDARI, S. R.; LEE, J. G. Monitoring of Salinity, Temperature, and Drought Stress in Grafted Watermelon Seedlings Using Chlorophyll Fluorescence. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 22 dez. 2021b.

SHORTHOUSE, J. D.; WOOL, D.; RAMAN, A. Gall-inducing insects – Nature’s most sophisticated herbivores. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, n. 5, p. 407–411, out. 2005.

SHU, S. et al. Effects of exogenous spermine on chlorophyll fluorescence, antioxidant system and ultrastructure of chloroplasts in *Cucumis sativus* L. under salt stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 63, p. 209–216, fev. 2013.

SIMKIN, A. J. et al. The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta. **Photosynthesis Research**, v. 152, n. 1, p. 23–42, 22 abr. 2022.

SOARES, C. et al. Plants facing oxidative challenges—A little help from the antioxidant networks. **Environmental and Experimental Botany**, v. 161, p. 4–25, maio 2019.

SPERRY, J. S. et al. Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of photosynthetic gain and hydraulic cost. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 6, p. 816–830, 21 jun. 2017.

SPINONI, J. et al. A new global database of meteorological drought events from 1951 to 2016. **Journal of Hydrology: Regional Studies**, v. 22, p. 100593, abr. 2019.

SPINONI, J. et al. Future Global Meteorological Drought Hot Spots: A Study Based on CORDEX Data. **Journal of Climate**, v. 33, n. 9, p. 3635–3661, 1 maio 2020.

STEINER, N. et al. Polyamine effects on growth and endogenous hormones levels in *Araucaria angustifolia* embryogenic cultures. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v. 89, n. 1, p. 55–62, 8 abr. 2007.

STIRBET, A. et al. Photosynthesis: basics, history and modelling. **Annals of Botany**, v. 126, n. 4, p. 511–537, 14 set. 2020.

STIRBET, A. et al. Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? **Photosynthetica**, v. 56, n. SPECIAL ISSUE, p. 86–104, 1 mar. 2018.

SWAPNIL, P. et al. Vital roles of carotenoids in plants and humans to deteriorate stress with its structure, biosynthesis, metabolic engineering and functional aspects. **Current Plant Biology**, v. 26, p. 100203, jun. 2021.

TAIE, H. A. A. et al. Polyamines modulate growth, antioxidant activity, and genomic DNA in heavy metal–stressed wheat plant. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 26, n. 22, p. 22338–22350, 1 ago. 2019.

TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 3, p. 283–289, jun. 2011.

TOMASELLA, J. et al. Assessment of trends, variability and impacts of droughts across Brazil over the period 1980–2019. **Natural Hazards**, 16 dez. 2022.

TOSCANO, S.; FERRANTE, A.; ROMANO, D. Response of Mediterranean Ornamental Plants to Drought Stress. **Horticulturae**, v. 5, n. 1, p. 6, 14 jan. 2019.

TRIBULATO, A. et al. Effects of Water Stress on Gas Exchange, Water Relations and Leaf Structure in Two Ornamental Shrubs in the Mediterranean Area. **Agronomy**, v. 9, n. 7, p. 381, 16 jul. 2019.

TRIPALDI, A. et al. Geological evidence for a drought episode in the western Pampas (Argentina, South America) during the early–mid 20th century. **The Holocene**, v. 23, n. 12, p. 1731–1746, 8 dez. 2013.

VICENTE-SERRANO, S. M. et al. A review of environmental droughts: Increased risk under global warming? **Earth-Science Reviews**, v. 201, p. 102953, fev. 2020.

WANG, B.-Q. et al. Overexpression of PtADC confers enhanced dehydration and drought tolerance in transgenic tobacco and tomato: Effect on ROS elimination. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 413, n. 1, p. 10–16, set. 2011.

WANG, P. et al. Evidence for a Role of Chloroplastic m-Type Thioredoxins in the Biogenesis of Photosystem II in Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 163, n. 4, p. 1710–1728, 1 dez. 2013.

WASZCZAK, C.; CARMODY, M.; KANGASJÄRVI, J. Reactive Oxygen Species in **Plant Signaling. Annual Review of Plant Biology**, v. 69, n. 1, p. 209–236, 29 abr. 2018.

WEN, X.-P. et al. Over-expression of the apple spermidine synthase gene in pear confers multiple abiotic stress tolerance by altering polyamine titers. **Transgenic Research**, v. 17, n. 2, p. 251–263, 5 abr. 2008.

WILHITE, D. A.; GLANTZ, M. H. Understanding: the Drought Phenomenon: The Role of Definitions. **Water International**, v. 10, n. 3, p. 111–120, 22 jan. 1985.

WU, J. et al. Physiology of Plant Responses to Water Stress and Related Genes: A Review. **Forests**, v. 13, n. 2, p. 324, 16 fev. 2022.

XIE, X. et al. The Roles of Environmental Factors in Regulation of Oxidative Stress in Plant. **BioMed Research International**, v. 2019, p. 1–11, 8 maio 2019.

XU, W. et al. Drought stress condition increases root to shoot ratio via alteration of carbohydrate partitioning and enzymatic activity in rice seedlings. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n. 2, p. 9, 10 fev. 2015.

YANG, X. et al. Response Mechanism of Plants to Drought Stress. **Horticulturae**, v. 7, n. 3, p. 50, 13 mar. 2021a.

YANG, Y. et al. Evolution of stomatal closure to optimize water-use efficiency in response to dehydration in ferns and seed plants. **New Phytologist**, v. 230, n. 5, p. 2001–2010, 24 jun. 2021b.

YAO, J. et al. Phenotyping of Arabidopsis Drought Stress Response Using Kinetic Chlorophyll Fluorescence and Multicolor Fluorescence Imaging. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, 11 maio 2018.

ZARGAR, S. M. et al. Impact of drought on photosynthesis: **Molecular perspective. Plant Gene**, v. 11, p. 154–159, set. 2017.

ZHANG, H. et al. Abiotic stress responses in plants. **Nature Reviews Genetics**, v. 23, n. 2, p. 104–119, 24 fev. 2022.

ZHANG, R.-R. et al. Effects of simulated drought stress on carotenoid contents and expression of related genes in carrot taproots. **Protoplasma**, v. 258, n. 2, p. 379–390, 28 mar. 2021.

ZHAO, H.; YANG, H. Exogenous polyamines alleviate the lipid peroxidation induced by cadmium chloride stress in *Malus hupehensis* Rehd. **Scientia Horticulturae**, v. 116, n. 4, p. 442–447, maio 2008.

ZHAO, Q. et al. Over-expression of Arabidopsis thaliana β -carotene hydroxylase (chyB) gene enhances drought tolerance in transgenic tobacco. **Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology**, v. 23, n. 2, p. 190–198, 12 abr. 2014.

ZHU, X. et al. Effects of exogenous putrescine on the ultrastructure of and calcium ion flow rate in lettuce leaf epidermal cells under drought stress. **Horticulture, Environment, and Biotechnology**, v. 60, n. 4, p. 479–490, 11 ago. 2019.

