

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO - UEMA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROECOLOGIA

FLORINE ALVES DE SOUSA PINHEIRO

EFEITOS DE BRASSINOSTEROIDES SOBRE ASPECTOS FISIOLÓGICOS
EM MUDAS DE AÇAÍ NA INDUÇÃO DE TOLERÂNCIA AO DÉFICIT
HÍDRICO

São Luís – MA

2023

FLORINE ALVES DE SOUSA PINHEIRO

Bióloga

**EFEITOS DE BRASSINOSTEROIDES SOBRE ASPECTOS FISIOLÓGICOS
EM MUDAS DE AÇAÍ NA INDUÇÃO DE TOLERÂNCIA AO DÉFICIT
HÍDRICO**

Dissertação de mestrado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Agroecologia como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de mestre em Agroecologia.

Orientador: Prof. Dr. Tiago Massi Ferraz

Coorientador: Dr. Sebastião de Oliveira Maia

Júnior

São Luís - MA

2023

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO - UEMA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROECOLOGIA
FLORINE ALVES DE SOUSA PINHEIRO

Dissertação de mestrado apresentada ao Pós-Graduação em Agroecologia como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de mestre em Agroecologia.

Orientador: Prof. Dr. Tiago Massi Ferraz

Coorientador: Dr. Sebastião de Oliveira Maia
Júnior

Aprovado em: 31 / 03 / 2023

BANCA EXAMINADORA:



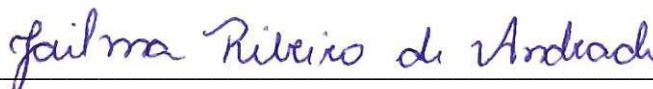
Prof. Dr. Tiago Massi Ferraz – (Orientador)

Universidade Estadual do Maranhão - UEMA



Prof. Dr. Fabrício de Oliveira Reis – (Membro 1)

Universidade Estadual do Maranhão – UEMA



Prof^a. Dr^a Jailma Ribeiro de Andrade (Membro 2)

Universidade Estadual do Maranhão – UEMA

Pinheiro, Florine Alves de Sousa.

Os efeitos de brassinosteroides sobre aspectos fisiológicos em mudas de açaí na indução de tolerância ao déficit hídrico / Florine Alves de Sousa Pinheiro. – São Luís, 2023.

68 f.

Dissertação (Mestrado em Agroecologia) – Universidade Estadual do Maranhão, 2023.

Orientador: Prof. Dr. Tiago Massi Ferraz.

Coorientador: Prof. Dr. Sebastião de Oliveira Maia Júnior.

1. *Euterpe oleracea*. 2. Estresse hídrico. 3. 24 - Epibrassinolideo. Neurose de Transferência. I.Título.

CDU: 82-31.09:159.964.2

Elaborado por Francisca Elany Régia Sousa Lopes - CRB 13/754

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, por ter me dado força e ânimo para prosseguir todos os dias. Sem a graça de Deus jamais teria chegado até aqui.

Ao meu orientador Prof. Dr. Tiago Massi Ferraz, por todos ensinamentos, apoio, conselhos e compreensão nesta etapa tão importante.

Ao professor Dr. Sebastião de Oliveira Maia Júnior pela parceria, ideias e seus ensinamentos que foram essenciais para o desenvolvimento deste trabalho.

A professora Dr^a. Jailma Ribeiro com a contribuição do estudo bioquímico e anatômico. Sua ajuda abrilhantou os resultados desse trabalho.

Aos colegas de laboratório Patrick Silva, Danielle Aguiar e Lorena Campos por toda ajuda na execução das análises e avaliações deste trabalho. Vocês foram essenciais durante todo o processo.

Aos amigos Lukas Allayn, Gabrielly Gonçalves, Suzane Matos, Marcos Texeira, Vitória Karla pela amizade, ajudar, conselhos e parceria nessa jornada

Aos professores Fabrício Reis, Fábio Afonso e professora Antônia Alice pelo empréstimo dos aparelhos para a realização da pesquisa.

A minha querida mãe Lizete Maria, por todo amor, conselho e pela companhia aos finais de semana para as análises do experimento durante todo processo. Aos meus irmãos Naize e Leandro pelo apoio e compreensão.

Ao meu namorado Clarence Júnior, pelo companheirismo, paciência, ajuda e parceria ao longo dessa jornada.

Aos professores do curso de Pós - graduação em Agroecologia da Universidade Estadual do Maranhão, pelos ensinamentos e contribuição na minha carreira acadêmica.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES).

A todos que colaboraram direta ou indiretamente para realização dessa etapa da minha vida.

“Tudo posso naquele que me fortalece”

Filipenses 4:13.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	15
2. OBJETIVOS.....	17
2.1 Objetivo geral	17
2.2 Objetivos específicos	17
3. REVISÃO DE LITERATURA	18
3.1 Aspectos gerais do açai (<i>Euterpe oleracea</i> Mart).....	18
3.2 Efeitos da deficiência hídrica nos vegetais	19
3.3 Trocas gasosas	20
3.4 Fluorescência da clorofila <i>a</i>	21
3.5 Conteúdo relativo de água na folha	22
3.6 Ajustador osmótico: prolina.....	22
3.7 Utilização de indutores de tolerância ao déficit hídrico: brassinosteroides (BRs)	23
4. REFERÊNCIAS	25
5. INTRODUÇÃO	34
6. MATERIAL E MÉTODOS	36
6.1 Localização do Experimento	36
6.2 Delineamento Experimental	37
6.3 Material vegetal e condições de cultivo.....	37
6.4 Instalação e condução do experimento	38
6.5 Imposição dos regimes hídricos.....	39
6.6 Preparo e aplicação do análogo de brassinosteróide.....	40
6.7 Variáveis avaliadas:	40
6.7.1 Trocas gasosas	40
6.7.2 Parâmetros de fluorescência da clorofila <i>a</i>	41
6.7.3 Conteúdo de pigmentos fotossintetizantes	41
6.7.4 Conteúdo relativo de água (CRA)	41
6.7.5 Conteúdo de prolina	42
6.7.6 Análises estatísticas	42
7. RESULTADOS	43
7.1 Trocas gasosas	43
7.2 Déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar, eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência instantânea de carboxilação (EIC)	45

7.3	Fluorescência da clorofila <i>a</i>	48
7.4	Pigmentos fotossintéticos	51
7.5	Conteúdo relativo de água (CRA)	53
7.6	Prolina	54
8.	DISCUSSÃO.....	55
9.	CONCLUSÃO	61
10.	REFERÊNCIAS	62

APÊNDICE I- LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Caracterização física do solo na camada de 0-20 cm do experimento com mudas de açaí em São Luís - MA, 2022. 39
- Tabela 2**- Caracterização química do solo na camada de 0-20 cm do experimento com mudas de açaí São Luís - MA, 2022. 39
- Tabela 3**- Resumo da análise de variância referente a assimilação fotossintética de carbono (A), Condutância estomática (gs), Transpiração (E), concentração interna de CO₂ (Ci), Déficit de pressão de vapor (DPV_{Folha - ar}) e temperatura foliar em plantas de açaí irrigadas e sob déficit hídrico e EBR nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 µM. 43
- Tabela 4** - Análise de variância referente a eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência instantânea de carboxilação (EIC) e temperatura foliar em plantas de açaí irrigadas e sob déficit hídrico e BRs nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 µM de EBR. 47
- Tabela 5**- Análise de variância referente a máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II (Fv/Fm), densidade de centros de reação ativos do FSII (RB/ABS), razão Fv/Fo e índice fotossintético (PI) em plantas jovens de açaí em diferentes regimes hídricos e a aplicações de brassinosteróides nas concentrações de 0,0, 0,05 e 0,010 µM de EBR. 49
- Tabela 6**- Análise de variância referente teor de Clorofila a (CLA), Clorofila b (CLB), Clorofila Total (a+b) e Carotenoides (CAR), conteúdo relativo de água (CRA) e prolina (PRO) em plantas de açaí irrigadas e sob déficit hídrico e aplicações de brassinosteróides nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 µM de EBR. 52
- Tabela 7**- Características estomáticas referente ao diâmetro equatorial abaxial (DEAB), diâmetro equatorial adaxial (DEAD) diâmetro polar abaxial (DPAB), diâmetro polar adaxial (DPAD), densidade estomática abaxial (DEAB) e densidade estomática adaxial (DEAD) em em plantas de açaizeiro pulverizadas com BRs e expostas ao déficit hídrico. **Erro! Indicador não definido.**

APÊNDICE II- LISTA DE IMAGENS

- Figura 1-** Temperatura mínima, média e máxima diárias do ar, umidade relativa do ar (A) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV-ar) (B) na casa de vegetação durante o período de déficit hídrico. As setas correspondem aos dias de avaliação do experimento (0, 6, 12 e 18 dias). ...37
- Figura 2.** Arranjo dos vasos com plantas de açaí na casa de vegetação (área experimental) Universidade Estadual do Maranhão. São Luís -MA, 2022.38
- Figura 3-** Umidade do solo (% da capacidade de campo) nos dias após o déficit hídrico em mudas de açaí.....40
- Figura 4 -**Efeitos de concentrações de brassinosteróide e déficit hídrico sobre a condutância estomática (gs) (A), transpiração (E) (B), concentração interna de CO₂ (Ci) (C) e assimilação fotossintética de carbono (A) (D) em plantas jovens de açaí.44
- Figura 5-** Influência do brassinosteróide e déficit hídrico sobre a concentração de déficit de vapor de pressão- folha-ar (DPV_{folha-ar}) (A), eficiência Instantânea (EUA) (B), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) (C) e eficiência instantânea de carboxilação (EIC) (D).....46
- Figura 6-** Influência do brassinosteróide e do déficit hídrico em plantas jovens de açaí sobre a eficiência fotoquímica máxima do FSII (Fv/Fm) (A), eficiência primária do FSII (Fv/Fo) (B), densidade de centros de reação ativos do FSII (RC/ABS) (C) e Índice fotossintético (PI) (D).50
- Figura 7-**Conteúdos de Clorofila a (CLA), Clorofila b (CLB), Clorofila Total (a+b) e Carotenoides (CAR) em folhas de açaí submetidas a estresse hídrico e a diferentes concentrações de brassinosteróide (0, 0,05 µM e 0,10 µM de EBR).....53
- Figura 8-** Conteúdo relativo de água (CRA) e prolina em folhas de açaí submetidas a diferentes concentrações de 0, 0,05 e 0,10 µM de EBR déficit hídrico. Letras minúsculas não diferem entre plantas irrigadas e sob déficit hídrico para as concentrações de brassinosteróides 0, 0,05 e 0,10 EBR. Letras minúsculas não diferem entre concentrações dentro de cada tratamento hídrico ao nível de 5% de probabilidade, através do teste de Tukey.....54

LISTA DE ABREVIATURAS

- A - Assimilação fotossintética do carbono
- EUA - Eficiência do uso da água
- AIC - Eficiência instantânea de carboxilação
- EIUA - Eficiência intrínseca do uso da água
- ANOVA - Análise de Variância
- BRs - Brassinosteróides
- CO₂ - Gás carbônico
- CAR - Carotenoides
- CLA - Clorofila *a*
- CLB - Clorofila *b*
- CLT - Clorofila Total (*a + b*)
- CRA - Conteúdo Relativo de Água
- DE - Densidade estomática
- DEE - Diâmetro equatorial estomático
- DEAb - diâmetro equatorial abaxial
- DEAd - diâmetro equatorial adaxial
- DPAb - diâmetro polar abaxial
- DPAd- diâmetro polar adaxial
- DEAb - densidade estomática abaxial
- DEAd - densidade estomática adaxial
- DH - Déficit Hídrico
- DPE - Diâmetro polar estomático
- DPV_{folha-ar} - Déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar
- E – Transpiração
- EBR - 24-Epibrassinolídeo
- FE - Funcionalidade estomática
- FSII - Fotossistema II
- Fv/Fm - Eficiência quântica máxima do fotossistema II

F_v/F_o – Eficiência primária do fotossistema II

g - Grama

g_s - Condutância estomática

IRGA- Infra Red Gas Analyzer

PI - Índice fotossintético

Pro- Prolina

RC/ABS - Densidade de centros de reações ativos do FSII.

RESUMO

O déficit hídrico afeta negativamente os aspectos fisiológicos das plantas, como fechamento estomático e diminuição de CO₂ e, conseqüentemente, declínio da assimilação fotossintética de carbono. Contudo, atualmente muitas técnicas de mitigação do déficit hídrico em plantas têm sido investigadas, como o uso de biorreguladores, com a finalidade de minimizar os danos causados. Este trabalho teve como objetivo, identificar os efeitos de brassinosteróides sobre aspectos fisiológicos em mudas de açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) na indução de tolerância ao déficit hídrico. O experimento foi realizado no delineamento em blocos casualizados em esquema fatorial 2x3, correspondendo a duas condições hídricas (plantas irrigadas e sob déficit hídrico) e três concentrações de brassinosteróides (0, 0,05 e 0,10 µM de 24 – epibrassinolideo - EBR), com seis repetições. Mudas com 120 dias foram transplantadas para vasos contendo 14,6 kg de solo. Após o transplântio, as plantas de açaí foram irrigadas uma vez ao dia, mantendo a umidade do solo próxima à capacidade de campo durante 56 dias. Transcorrido esse período, a irrigação foi suspensa gradativamente nas plantas correspondentes ao tratamento de déficit hídrico, até atingir 20% da capacidade de campo. O período sob déficit hídrico foi de até 18 dias, a partir da suspensão da irrigação. O déficit hídrico reduziu as variáveis das trocas gasosas significativamente aos 12 dias, entretanto aos 18 dias ocorreu menor redução dessas variáveis referente às concentrações de 0,05 e 0,10 µM de EBR. A aplicação do EBR na concentração de 0,10 µM de EBR teve melhor desempenho na eficiência do uso da água (EUA), bem como conteúdo de clorofila, carotenoides e conteúdo relativo de água nas plantas de açaí sob déficit hídrico. O teor de prolina em plantas sob déficit hídrico foi maior na concentração de 0,10 µM de EBR, seguido da concentração 0,05 µM de EBR, enquanto baixo teor de prolina foi encontrado nas plantas sem aplicação de BRs. Conclui-se que a aplicação foliar de brassinosteróides em plantas jovens de açaí sob déficit hídrico aumenta o teor de prolina, a taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração e as eficiências no uso da água e da carboxilação, além da eficiência quântica máxima do fotossistema II e a densidade de centros de reação ativos; mantém a concentração dos pigmentos fotossintéticos e o conteúdo relativo de água na folha, contribuindo para a melhorar a tolerância de mudas de açaí a escassez hídrica. A aplicação de brassinosteróides na concentração de 0,10 µM é mais eficiente que a aplicação de 0,05 µM de epibrassinolideo.

Palavras-chave: *Euterpe oleracea*, Estresse hídrico, 24-Epibrassinolideo.

ABSTRACT

Water deficit negatively affects the physiological aspects of plants, such as stomatal closure and CO₂ decrease and, consequently, decline in photosynthetic carbon assimilation. However, currently many techniques for mitigating water deficit in plants have been investigated, such as the use of bioregulators, in order to minimize the damage caused. This work aimed to identify the effects of brassinosteroids on physiological aspects in açai seedlings (*Euterpe oleracea* Mart.) in the induction of tolerance to water deficit. The experiment was carried out in a randomized block design in a 2x3 factorial scheme, corresponding to two water conditions (irrigated plants and under water deficit) and three concentrations of brassinosteroids (0, 0,05 and 0,10 µM of 24 - epibrassinolide - EBR), with six replications. Seedlings with 120 days were transplanted into pots containing 14,6 kg of soil. After transplanting, the açai plants were irrigated once a day, keeping soil moisture close to field capacity for 56 days. After this period, irrigation was gradually suspended in the plants corresponding to the water deficit treatment, until reaching 20% of field capacity. The period under water deficit was up to 18 days, from the suspension of irrigation. The water deficit reduced the gas exchange variables significantly at 12 days, however at 18 days there was a smaller reduction of these variables referring to the concentrations of 0,05 and 0,10 µM of EBR. The application of EBR in açai plants subjected to water deficit conferred better performance in the concentration of 0,10 µM of EBR in water use efficiency (WEU) as well as chlorophyll, carotenoids and relative water content in plants under deficit. The proline content in plants under water deficit was higher in the concentration of 0,10 µM of EBR. followed by the concentration of 0,05 µM of EBR, while a low level was found without application of BRs. It is concluded that the foliar application of brassinosteroids in young açai plants under water deficit increases the proline content, the photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration and the efficiencies in water use and carboxylation, in addition to the maximum efficiency of photosystem II and the density of active reaction centers; maintains the concentration of photosynthetic pigments and the relative water content in the leaf, contributing to improve the tolerance of açai seedlings to water scarcity. The application of brassinosteroids at a concentration of 0,10 µM is more efficient than the application of 0,05 µM of epibrassinolide.

Keywords: *Euterpe oleracea* Mart., Water stress, 24-Epibrassinolide.

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO GERAL

1. INTRODUÇÃO GERAL

O Estado do Maranhão apresenta uma posição geográfica privilegiada, por conter área de transição referente à vegetação e ao domínio climático, onde podem ser encontradas vegetações de florestas tropicais, caatinga e cerrado. Como consequência, é um dos estados em que mais se utiliza a agricultura familiar e o extrativismo como fonte de renda (IBGE, 2018), destacando-se o cultivo do açazeiro (EMBRAPA, 2020). No Maranhão, o açai (*Euterpe oleracea* Mart.) tem papel importante na vegetação de áreas úmidas e terra firme, cooperando para impedir o assoreamento e preservar a qualidade das águas (PEREIRA, et al., 2021). Além disso, essa espécie demonstra grande potencial econômico, por conter matéria prima para diversos produtos e ampla aplicação, sendo colhidos de forma extrativista pelos produtores (NOGUEIRA, et al., 2016).

O açazeiro nativo é encontrado em regiões alagadas e igapós, porém cultivares melhoradas, como Pai D'égua e BRS Pará são de áreas de terra firme e, portanto, pode passar por períodos de limitação ou irregularidade de chuvas. Devido à expansão do açazeiro em áreas de terra firme, essa condição exige maior demanda hídrica, pelo fato de ser uma espécie de regiões úmidas (OLIVEIRA et al., 2007) e requer maior volume de água para suprir os mecanismos fisiológicos da planta, o que diminui a produtividade dessa espécie em ambientes com pouca disponibilidade de água, sendo necessário recursos que possam evitar que a planta tenha o crescimento e desenvolvimento prejudicados (WANG, et al., 2015; SILVESTRE et al., 2016). Portanto, a disponibilidade adequada de água no solo contribui para a sobrevivência, o desenvolvimento e produção das plantas (CALBO & MORAES, 2000; TALAAT & SHAWKY, 2012).

O período de estiagem no Maranhão inicia-se no mês de maio e vai até o final de novembro, causando grandes prejuízos à produção das plantas. Consequentemente, a escassez de água é um dos fatores ambientais que mais limita a produção de alimentos, incluindo o açai, pois o déficit hídrico impacta diretamente sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas e, consequentemente a produtividade dos frutos (FLEXAS et al., 2016; YUAN et al., 2016).

O aquecimento global ocasiona constantes mudanças climáticas, e afeta a produção vegetal devido os extensos períodos de estiagem que causa redução da umidade do solo e aumenta o risco de seca, e essas modificações devido as variações climáticas implicam em danos às plantas. (DAI et al., 2011; HABERMANN et al., 2020).

O déficit hídrico afeta negativamente os aspectos fisiológicos das plantas, como fechamento estomático, diminuição da absorção de CO₂, redução da transpiração, declínio da taxa fotossintética, redução da eficiência quântica máxima do fotossistema II e diminuição da eficiência primária do fotossistema II. Contudo, técnicas de mitigação do estresse em plantas têm sido investigadas, como o uso de biorreguladores com a finalidade de minimizar os danos causados pela deficiência hídrica (AROCA, 2012; COLL et al., 2015). Os biorreguladores são essenciais para as plantas por proporcionarem respostas aos estresses biótico e abiótico, atuando na regulação de crescimento dos vegetais, seja no local da síntese ou transportado para outros locais (PELEG & BLUMWALD, 2011). Os fitormônios como ácido abscísico, giberelina, etileno, auxinas, citocininas e brassinosteroides induzem a tolerância de estresses abióticos por meio de modulação de diversos processos fisiológicos e mecanismos bioquímicos (IQBAL et al., 2014). Portanto, técnicas de produção vegetal, como as que utilizam brassinosteroides (BRs), são bastante utilizadas com o intuito de atenuar os efeitos da escassez hídrica (LOBATO et al., 2017).

Os BRs são classificados como esteróides polihidroxilados que promovem interferências em processos essenciais das plantas, tais como melhorias na eficiência fotoquímica e nas trocas gasosas, apresentando respostas benéficas sobre o sistema antioxidante (YUAN et al., 2010), além de divisão e alongamento celular, diferenciação celular, fotomorfogênese, desenvolvimento reprodutivo, germinação, senescência foliar, modulação da expressão gênica, e indução da tolerância a estresses abióticos (WEI et al., 2015; ALI, 2017). A aplicação de BRs aumenta a produção de compostos antioxidantes que protegem o aparato fotossintético e também confere maior controle estomático das plantas quando submetidas ao déficit hídrico (WU et al., 2022). Em estudos com plantas de arroz (FAROOQ et al., 2009) e plantas de milho (ANJUM et al., 2011), o BR amenizou efeitos negativos do déficit hídrico, melhorando os teores de proteínas, água e prolina nas plantas (BAJGUZ & HAYAT, 2009; LIMA & LOBATO, et al., 2017).

Estudos sobre a utilização de brassinosteroides e aspectos fisiológicos em palmeiras de açaí são de grande importância para aplicações de novas técnicas, principalmente no processo de produção e manejo de mudas (PEREIRA et al., 2021). Diante disso, analisar é de grande importância na compreensão do efeito dos brassinosteroides sobre o crescimento e fisiologia de plantas de açaizeiro sob déficit hídrico.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Identificar os efeitos de brassinosteroides sobre aspectos fisiológicos em mudas de açai (*Euterpe oleracea* Mart.) na indução de tolerância ao déficit hídrico.

2.2 Objetivos específicos

- Avaliar os danos provocados pelo déficit hídrico em plantas de açai.
- Analisar as trocas gasosas e a eficiência fotoquímica em plantas de açai sob déficit hídrico, tratadas com brassinosteróides;
- Avaliar o ajuste osmótico por meio da quantificação de prolina em plantas de açai sob déficit hídrico, tratadas com brassinosteróides.
- Identificar a concentração de brassinosteróides que minimiza os efeitos do déficit hídrico nas plantas de açai.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1 Aspectos gerais do açaí (*Euterpe oleracea* Mart).

O açaizeiro é uma planta monocotiledônea, perene, nativa da região amazônica e pertencente à família *Arecaceae* e ao gênero *Euterpe*, apresentando espécies distribuídas pela América Central e do Sul. Essas espécies são de clima tropical quente e úmido e ocorrem em florestas pluviais tropicais, constantemente encontradas ao longo dos rios (OLIVEIRA & RIOS, 2014).

No Brasil, plantas do gênero *Euterpe* são encontradas com abundância na Amazônia Oriental, principalmente, na região do estuário amazônico abrangendo os estados do Pará, Amapá e Maranhão, e ainda as regiões Norte do Tocantins e Mato Grosso (CYMERYYS & SHANLEY, 2005). Nessas áreas, ocorrem cinco espécies de açaizeiro do tipo touceira e solteiro, porém somente três apresentam potencial econômico, como *E. oleracea*, *E. precatoria* e *E. edulis* (SCARIOT et al., 2015). Essas espécies em touceira e solteiro são facilmente encontradas na Amazônia nas margens de rios e lagos da bacia amazônica e em áreas de terra firme.

A cultivar BRS Pai d'Égua é uma espécie de terra firme obtida por meio de pesquisa com melhoramento genético, sendo muito utilizada pelos produtores, por apresentar frutos menores e com mais polpa, com produção anual equilibrada e a primeira colheita ocorre aos três anos, portanto, bem mais precoce em comparação ao açaí nativo que a colheita inicia a partir dos 5 anos de idade da planta (RIBEIRO et al., 2011; EMBRAPA, 2019; PEREIRA et al., 2021).

O açaizeiro tem papel fundamental na vegetação de áreas úmidas e terra firme, colaborando para evitar o assoreamento e preservar a qualidade das águas (PERREIRA et al., 2021). Essa espécie é explorada comercialmente, por conter matéria prima para diversos produtos e ampla aplicação, sendo colhida de forma extrativista ou por pequenos e médios produtores, geralmente com pouca tecnologia, inclusive sem manejo de irrigação (CORREA & CAVALCANTI., 2019; VIEIRA, et. al., 2018).

As palmeiras de açaí apresentam grande potencial econômico tanto no mercado nacional quanto no internacional, pois são utilizadas várias partes da planta como folhas, caule para a

produção do palmito, frutos como matéria-prima para a obtenção de suco, a polpa para uso in natura, em agroindústrias e para fins cosméticos (HOMMA, et al., 2017).

Atualmente o Brasil é o principal produtor de frutos do açaí e o maior exportador de polpa congelada, e vem consolidando a espécie no mercado internacional. O estado do Pará é o maior produtor nacional da espécie, seguido dos estados do Amazonas e Maranhão. A produção do açaí aumentou entre os anos de 2015 e 2020, com ampla distribuição no território brasileiro. O estado do Maranhão aumentou a extração de açaí em 8,1% nos últimos anos e vem consolidando-se como um dos produtores do fruto no país, com safra durante o primeiro semestre, período de chuva (CONAB, 2022).

Os principais municípios maranhenses com maior taxa de produção e colheita do açaizeiro são Carutapera, Amapá do Maranhão, Cândido Mendes, Godofredo Viana, Boa Vista do Gurupi e Luís Domingues (EMBRAPA, 2020). Segundo Saraiva e Cavalcanti (2019), na região de Maracanã em São Luís - MA, capital do estado, são encontrados os maiores produtores tradicionais de açaí, com grande potencial produtor e centro de consumo de frutos.

Contudo, o estado do Maranhão passa por longo período de estiagem durante o segundo semestre do ano, e conseqüentemente causa danos no desenvolvimento das plantas devido ao déficit hídrico (SANTANA et al., 2018).

3.2 Efeitos da deficiência hídrica nos vegetais

As mudanças climáticas atualmente causam diversos danos às plantações, e por sua vez o aquecimento global agrava os eventos climáticos, aumentando a frequência e intensidade da seca e das inundações, influenciando negativamente o desenvolvimento das culturas agrícolas, como o açaizeiro (HASANUZZAMAN & FUJITA, 2011; SILVENTE, et al., 2012; MAR et al., 2014).

O déficit hídrico é um dos tipos de estresse abiótico que mais causa danos expressivos no desenvolvimento da planta ocasionando alterações e respostas aos níveis de estrutura de um indivíduo (MARINHO et al., 2015). A princípio essas respostas podem ser inalteráveis ou permitir a planta recuperar a condutância estomática e assimilação de carbono após retornar às condições normais, porém, se o estresse for prolongado, os danos podem ser drásticos ou mesmo irreversíveis para as plantas (FAROOQ et al, 2009; GUAN, et al., 2015).

Segundo Taiz et al., (2017), o déficit hídrico é um fator externo, que exerce uma influência negativa sobre as plantas, podendo ser definido como todo o conteúdo de água de

um tecido ou célula que está abaixo do conteúdo de água máximo exibido quando a planta se apresenta no estado de maior hidratação.

Em decorrência do déficit hídrico as espécies podem apresentar modificações na anatomia, fisiologia, bioquímica, desenvolvimento e produtividade com variações de acordo com o grau e duração em que foram expostas (ARAÚJO et al., 2009; BILIBIO et al., 2010).

As principais respostas ao déficit hídrico, geralmente, correspondem ao fechamento estomático, diminuição de área foliar, ajuste osmótico, redução da transpiração, redução nos teores de clorofilas *a*, *b* e carotenoides, por afetar o transporte de elétrons e conseqüentemente redução na taxa fotossintética, além de modificar a partição de assimilados, e alterar a eficiência do uso da água (SHINOZAKI e YAMAGUSHO-SHINOZAKI, 2007; JALEEL et al., 2009; NASCIMENTO et al., 2011). A escassez hídrica no solo e na atmosfera altera processos essenciais nas plantas, causando prejuízos em diversas regiões do mundo (GALMÉS et al., 2011; SILVA et al., 2012).

Nessa perspectiva, os efeitos negativos do déficit hídrico proporcionam dificuldades para produtores rurais, devido aos danos ocasionados na produção agrícola (CAVALCANTE et al., 2009). Porém, a influência desses efeitos provém do grau de intensidade do estresse e da planta cultivada, tendo potencial de desenvolver mecanismos de tolerância ou adaptação a tais condições, e assim amenizar os danos causados (SILVA et al., 2014).

3.3 Trocas gasosas

A restrição de água nas plantas causa estresse e conseqüentemente influencia o potencial hídrico das folhas, modificando as atividades metabólicas e as trocas gasosas devido ao conteúdo total de água das células e dos tecidos vegetais estará abaixo da máxima hidratação (TAIZ et al., 2017). As principais modificações fisiológicas do déficit hídrico nos vegetais, são variações na abertura e fechamento dos estômatos, com alterações nas taxas de transpiração e de assimilação líquida de CO₂ além da atividade de enzimas relacionadas ao Ciclo de Calvin (ASHRAF & HARRIS, 2013; CAMPELO et al., 2015; COSTA et al., 2018).

A planta sob condição de déficit hídrico faz o controle estomático, limitando a perda de água por transpiração, para amenizar o dano em resposta à restrição hídrica, evitando maiores irregularidades ou até mesmo a morte da planta (SCALON et al., 2015). Assim, a condutância estomática responde com eficiência às condições de água na planta, regulando saída de vapor d'água das folhas e a entrada de gás carbônico (FAROOQ et al., 2009; CORDEIRO et al., 2017).

Em contrapartida, a redução da condutância estomática, em plantas sob déficit hídrico, promove o aumento da temperatura foliar, em razão da menor dissipação de calor pela transpiração que pode causar dano severo a planta, quando não ocorre o resfriamento evaporativo, ocorrem falhas no aparato fotossintético e degradação das proteínas e lipídios que estabelecem a membrana das organelas responsáveis pela fotossíntese (MAHAJAN & TUTEJA, 2005; OLIVEIRA et al., 2014).

Respostas referente as trocas gasosas foram observadas em plantas porta-enxertos de citros, que apresentaram redução na A , E e g_s devido ao déficit hídrico e como consequência afetando o crescimento das plantas. (SUASSUNA et al., 2014). Em estudo, avaliando ipê-roxo submetido ao déficit hídrico, durante 10 dias, observou-se uma redução de 95% na condutância estomática, 77% na taxa de transpiração e 88% na assimilação fotossintética de CO_2 , no qual o estresse afetou de maneira rápida e progressiva essas características (PESSOA et al., 2017).

3.4 Fluorescência da clorofila a

O método de avaliação não destrutivo para aferir a eficiência fotoquímica com a fluorescência da clorofila a tem sido muito utilizado pois funciona com simplicidade e rapidez, sendo capaz de identificar danos ao aparato fotossintético em função do efeito do estresse (SOARES, 2017), e demonstrando efeitos de fatores ambientais sobre o metabolismo fotossintético, e aferir grau de tolerância das plantas mediante a estresses abióticos (STIRBET & GOVINDJEE, 2011). Alterações na cinética da emissão de fluorescência da clorofila são consequências das sucessivas modificações na atividade fotossintética, especialmente em referência a eficiência quântica do transporte de elétrons através do FSII (BAKER & ROSENQVIST, 2004; YUSUF et al., 2010).

Análises utilizando a fluorescência da clorofila a apontam que o fotossistema II (FSII) é uma das principais unidades afetadas em plantas submetidas ao déficit hídrico, sendo um importante parâmetro para verificar tecidos saudáveis e danificados (BERTAMINI et al., 2007; BRESTICA et al., 2012; ROUSSEAU et al., 2013). As principais variáveis obtidas através da fluorescência da clorofila a são: fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável (F_v), rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) e índice fotossintético (PI). O PI combina três passos da atividade fotoquímica dos centros de reações do FSII: a absorção da energia luminosa (RC/ABS); a captura da energia de excitação (F_v/F_0) (que representa a contribuição da energia luminosa para a fotoquímica primária) e o

componente relacionado ao transporte de elétrons (ET/TR-ET). Este componente F_v/F_0 representa a “performance” devido à probabilidade de captura da energia luminosa; e o componente (ET/TR-ET) representa a conversão da energia luminosa para o transporte de elétrons no FSII (ET/TR-ET) como por exemplo a contribuição das reações bioquímicas (STRASSER et al., 2000; PAOLETTI et al., 2004).

Em condições de deficiência hídrica, ocorre uma diminuição na eficiência quântica potencial do fotossistema II (FSII), sendo identificada pelo decréscimo da razão entre eficiência fotoquímica máxima do FSII, referente a diminuição da razão F_v/F_m (KRAUSE & WEIS, 1991). A eficiência máxima da luz é absorvida pela antena do FSII e é convertida em energia química (BAKER et al., 2008).

Em pesquisa realizada com plantas de cafeeiro arábica, variedade Tupi, foi observada redução de F_v/F_m nas plantas submetidas ao déficit hídrico com 25% e 50% de água disponível no solo, as quais apresentaram danos no aparato fotossintético das mudas quando submetidas a 61 dias de déficit hídrico, uma vez que as plantas estressadas apresentaram F_v/F_m abaixo de 0,75, e teve seu potencial fotossintético reduzido (CINTRA et al., 2020).

3.5 Conteúdo relativo de água na folha

O conteúdo relativo de água (CRA), representa a quantidade de água no tecido da planta, em determinado instante, comparado com a máxima quantidade de água que pode absorver (CAIRO, 1995). O CRA é um bom indicador para condições hídricas da planta, especificamente em época de seca, apontando que a redução no conteúdo relativo de água nas folhas, conforme a intensificação do déficit hídrico, ocorre a desidratação do protoplasma em consequência à deficiência hídrica, conseqüentemente alterações nas etapas primordiais do crescimento celular (LANGARO et al., 2014). Plantas de cupuaçuzeiros sob déficit hídrico prolongado por 18 dias, teve um CRA de 70%, enquanto as plantas irrigadas tiveram um CRA de 93% (CUNHA et al., 2018).

3.6 Ajustador osmótico: prolina

As plantas quando expostas a algum tipo de estresse apresentam respostas fisiológicas que são influenciadas pelo grau de intensidade ou por fatores genéticos. Quando a planta é submetida ao nível de estresse moderado, dependendo da espécie, pode ocorrer o ajuste

osmótico que conseqüentemente pode agir no controle da turgescência celular (KARATAS et al., 2014; MONTEIRO et al., 2014).

A prolina é um aminoácido que exerce função para reduzir o potencial osmótico, e proporcionar proteção às células contra as espécies reativas de oxigênio (EROs), amenizando os danos nas células causados pela falta de água (BORGIO et al., 2016). Plantas sob estresse hídrico, geralmente apresentam o teor de prolina modificado, e à medida que o estresse se intensifica o teor de prolina geralmente aumenta nas plantas mais tolerantes (ANJUM et al., 2016; SIDDIQUI et al., 2018).

Em uma pesquisa envolvendo deficiência hídrica prolongada em plantas de guandu (*Canajus cajan*) foi observado aumento no teor de prolina nas folhas e raízes nas plantas que foram expostas ao déficit hídrico, nas quais foi atribuído a prolina como ajustador osmótico (MONTEIRO et al., 2014). Em plantas de macieira (*Malus domestica*) variedades Super chefe e Chefe vermelho que receberam aplicação foliar de EBR e sob déficit hídrico durante 15 e 30 dias, tiveram aumento no conteúdo de prolina de 36,70% e 36,95%, onde o aminoácido atuou minimizando os danos causados pelo estresse hídrico às plantas (KUMARI & THAKUR, 2019).

3.7 Utilização de indutores de tolerância ao déficit hídrico: brassinosteroides (BRs)

Os hormônios vegetais são compostos orgânicos sintetizados em partes específicas da planta e direcionados para locais distintos. Diversos hormônios, como por exemplo ácido abscísico, ácido salicílico, etileno, giberelinas e brassinosteroides, são responsáveis por modulações e respostas nas plantas sob estresse bióticos e abióticos e são utilizados para minimizar danos nas plantas, incluindo o déficit hídrico (BAJGUZ & PIOTROWSKA-NICZYPORUK, 2014.; DIVI et al., 2016).

Os brassinosteroides são hormônios esteroides lipossolúveis, polihidroxi-esteroides derivados de terpenos (triterpenos) e foi descoberto em 1970 através do grão de pólen isolado de *Brassica napus*. Os BRs são produzidos em quantidade reduzida nos vegetais, em partes como pólen, botões florais, sementes, frutos, câmbio vascular, folhas, parte aérea e raízes, porém se distribuem com facilidade nas membranas celulares onde são facilmente absorvidos e metabolizados (GROVE et al., 1979; COLL, 2006; ANJUM, et al., 2016). Esse fitormônio é responsável por viabilizar mecanismos de proteção contra estresse oxidativo, estimular o crescimento das plantas, modificação estrutural, favorecer a fotossíntese por meio de melhorias no ciclo de redução do carbono fotossintético, regulação de enzimas específicas na fotossíntese

como a rubisco, além de expansão e divisão celular (XIA et al., 2009; ALI, 2018; VARDHINI, et al., 2016).

Os BRs foram capazes de aumentar tolerância a seca em plantas de soja (*Glycine max* L.) e minimizar as perdas de rendimento através de aplicação no início da floração (ZHANG et al., 2008). Em plantas de milho (*Zea mays*) a aplicação foliar de BRs amenizou os efeitos negativos do estresse, aumentando o teor de proteínas, de água na folha e prolina (ANJUM et al., 2011). Aplicações do BRs em plantas de pinhão manso demonstraram maior crescimento radicular quando submetidas ao estresse hídrico resultante de procedimentos de alongamento celular, diferenciação do xilema, alongamento de raízes e caules, dominância apical e expansão foliar (BAJGUAZ et. al., 2009; OLIVEIRA et. al. 2017). Em plantas de pimenta o BRs melhorou os pesos fresco e seco da parte aérea em 40,5% e 33,8%, respectivamente, a clorofila total em 16,04% e o rendimento quântico máximo do FSII (Fv / Fm) em 26,22%, de maneira que melhorou a tolerância dessas plantas ao déficit hídrico (KAYA et. al., 2019). Sob condições de déficit hídrico a aplicação de BRs em plantas de *Brassica juncea* tiveram aumento da eficiência no uso da água (Fariduddin et al., 2014), *Brassica oleracea conv. Botrytis* aumentaram as taxas fotossintética (Hnilicka et al., 2010), enquanto plantas de *Raphanus sativus* tiveram maior acúmulo de prolina, aumento da germinação e maior taxa de transpiração e condutância estomática (MAHESH et al., 2013).

Os brassinosteroides estimulam atividades antioxidantes quando as plantas estão sob déficit hídrico, proporcionando redução na produção das espécies reativas de oxigênio (EROS), amenizando os danos severos referente ao estresse abiótico (BEHNAMNIA, et al., 2009). O BRs é capaz de incrementar mecanismos para proteger o aparato fotossintético, proporcionando aumento no sistema antioxidante e aos mecanismos de dissipação de energia (AHAM MED et al., 2020; RODRIGUES et al., 2022).

4. REFERÊNCIAS

- AHAMMED, G. J., LI, X., LIU, A., & CHEN, S. Brassinosteroids in plant tolerance to abiotic stress. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 39, n. 4, p.1451-1464, 2020.
- ALI, S.; GANAI, B.A.; KAMILI, A.N.; BHAT, A.A.; MIR, Z.A.; BHAT, J.A.; TYAGI, A.; ISLAM, S.T.; MUSHTAQ, M.; YADAV, P.; et al. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance. **Microbiol.** v. 212–213, p. 29–37, 2018.
- ANJUM, S. A.; TANVEER, M.; ASHRAF, U.; HUSSAIN, S.; SHAHZAD, B.; KHAN, I.; WANG, L.; Effect of progressive drought stress on growth, leaf gas exchange, and antioxidant production in two maize cultivars. **Environmental Science and Pollution Research**, v.23, p. 17132-17141, 2016.
- ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da Fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociência**. v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.
- AROCA, R. Plant Responses to Drought Stress. From Morphological to Molecular Features. Berlin: **Springer-Verlag**, P. 466, 2012.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. **Photosynthetica**, v.51, p.169-190, 2013.
- BAJGUZ, A.; PIOTROWSKA-NICZYPORUK, A. Interactive effect of brassinosteroids and cytokinins on growth, chlorophyll, monosaccharide and protein content in the green alga *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae). **Plant Physiol Biochem**. v.80, p.176-83, 2014.
- BAJGUZ, A.; HAYAT, S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 47, n. 1, p.1-8, 2009.
- BAKER, N. R.; ROSENQVIST E. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p.1607-1621, 2004.
- BAKER, N.R. Chlorophyll fluorescence a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v.59, p.89-113, 2008.
- BAKER, N.R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**. v. 55, n.403, p. 1607–1621, 2004.
- BARBOSA, L. C.; PORTO, S. M.; BERTOLDE, F. Z. Análise estomática de duas espécies arbóreas nativas de mata atlântica. **Revista Pindorama**, n. 8, p. 1-9, 2018.

- BERTAMINI, M.; ZULINI, L.; MUTHUCHELIAN, K.; NEDUNCHEZHIAN, N. Low night temperature effects on photosynthetic performance on two grapevine genotypes. **Biologia Plantarum**, v.51, p.381-385, 2007.
- BILIBIO, C.; CARVALHO, J. DE A.; MARTINS, M.; REZENDE, F. C.; FREITAS, W. A.; GOMES, L. A. A. Função de produção da berinjela irrigada em ambiente protegido. **Irriga**, v.15, p.10-22, 2010.
- BEHNAMNIA, M.; KALANTARI, KH, M.; REZANEJAD, F.; Exogenous application of brassinosteroid alleviates drought-induced oxidative stress in *Lycopersicon esculentum* L. **Gen. Appl. Plant Physiol**, v.35, p.22-34, 2009.
- BRESTICA, M.; ZIVCAK, M.; KALAJ, H. M.; CARPENTIER, R.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; Photosystem II thermostability in situ: environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in *Triticum aestivum*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.57, p.93-105, 2012.
- CAIRO, P. A. R. **Curso básico de relações hídricas de plantas**. Vitória da Conquista, UESB, 32p. 1995.
- COLL, D.M. Novedades acerca del mecanismo de reconocimiento y transducción de la señal brasinoesteroides. **Revista CENIC Ciências Biológicas**, Havana, v.37, n.2, p.67-72, 2006.
- CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. de. Efeito da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica**, v.23, n.3 p.225-230, 2000.
- CAMPELLO, D. H.; LACERDA, C. F.; SOUSA, J. A.; CORREIA, D.; BEZERRA, A. M. E.; ARAÚJO, J. D. M.; NEVES, A. L. R. Trocas gasosas e eficiência do fotossistema II em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. **Revista Árvore**, v. 39, p. 973-983, 2015.
- CARNEIRO, M. M. L. C.; DEUNER, S.; OLIVEIRA, P. V.; TEIXEIRA, S. B.; SOUSA, C. P. et al. Atividade antioxidante e viabilidade de sementes de girassol após estresse hídrico e salino. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 33, n. 4, p.755-764, 2011.
- CAVALCANTE, A. C. R.; CAVALLINI, M. C.; LIMA, N.R.C.B. Estresse por déficit hídrico em plantas forrageiras. **Documentos/Embrapa Caprinos** v.9, p. 50, 2009.
- CINTRA, P. H. N.; MELO, O. F. P.; MENEZES, J. O. S.; PADINHA, R. C.; REZENDE, A. G.; MATOS, E. R. Análise de fluorescência da clorofila a em mudas de cafeeiro sob estresse hídrico. **Brazilian Journal of Development Braz. J. of Develop.**, v. 6, n. 5, p.27006-27014, 2020.
- COLL, Y.; COLL, F.; AMORÓS, A.; PUJOL, M. Brassinosteroids roles and applications: an up-date. **Biologia**. v.70, n.6, p.726-732, 2015.
- CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Boletim da Sociobiodiversidade**, Brasília, DF, v. 6, n. 1, 2022.
- CORDEIRO, Y. E. M.; TAVARES, F. B.; NASCIMENTO, A. W. DE S.; PENA, H. W. A. Aspectos bioquímicos de plantas jovens de açaízeiro (*Euterpe oleracea*) sob dois regimes hídricos na Amazônia Oriental. **Biota Amazônia**, v. 7, n. 3, p. 52-56, 2017.

- CORREIA, G. R.; CAVALCANTI, V. P. Valorizando as potencialidades: um estudo sobre a semente de juçara para fins artesanais. **Revista educação gráfica**, v. 23, p. 420-436, 2019.
- COSTA, S. J.; ERASMO, E. A. L.; TAVARES, T. C. O.; SILVA, J.; Respostas fisiológicas de dendê submetidas ao estresse hídrico em condições do cerrado. **Revista Brasileira de Agropecuária Sustentável (RBAS)**, v.8, n.3, p.92-99, 2018.
- CUNHA, R. L. M.; da GALVÃO, J. R.; ALVES, R. M.; GOMES, V. A.; OLIVEIRA, F. C. de.; FERREIRA, I. V. L. Ecofisiologia de progênie de cupuaçuzeiro submetida a déficit hídrico e reidratação. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, v. 12, n. 2, p. 2500-509, 2018.
- CYMERYS, M.; FERNANDES, N. M. P.; RIGAMONTE-AZEVEDO, O. C. Buriti *Mauritia flexuosa* L.f. In:____. SHANLEY, Patrícia; MEDINA, Gabriel. Frutíferas e plantas úteis na vida Amazônica. Belém: CIFOR, **Imazon**, p.181-187, 2005.
- DAI, A. Drought under global warming: a review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: **Climate Change***, v. 2, n. 1, p. 45-65, 2011.
- DIVI, R. U.; RAHMAN, T.; KRISHNA, P. expressão gênica e análises funcionais na tolerância ao estresse mediada por brassinosteroides. **Plant Biotechnol J**, v.14, p.419-432, 2016.
- EMBRAPA. **Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária**. BRS Pai d'Égua - cultivar de açaizeiro irrigado de terra firme. 2019. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-solucoes-tecnologicas/-/produto-servico/4707/brs-pai-degua-acaizeiro-irrigado-de-terra-firme>. Acesso em: 15/10/2022.
- FARIDUDDIN, Q.; YUSUF, M.; AHMAD, I. Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses. **Biologia Plantarum**, v. 58, n. 1, p.9-17, 2014.
- FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA S. M. A. Plant drought stress: Effects mechanisms and management. **Agronomy for sustainable development**, v. 29, n.1, p. 185-212, 2009.
- FLETA-SORIANO, E.; MUNNÉ-BOSCH, S. Stress Memory and the Inevitable Effects of Drought: A Physiological Perspective. **Front. Plant Sci.** 7:143, 2016.
- GALMÉS J.; RIBAS-CARBÓ, M.; MEDRANO, H.; FLEXAS J. Rubisco activity in Mediterranean species is regulated by the chloroplastic CO₂ concentration under water stress. **Journal of Experimental Botany** 62, 653-665, 2011.
- GUAN, X. K.; SONG, L.; WANT, T. C.; TURNER, N. C.; LI, F. M. Effect of drought on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and yield of six different-era spring wheat cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 201, p.253-266, 2015.
- GROVE, M. D.; SPENCER, G. F.; ROHWEDDER, G. K.; MANDAVA, N.; WORLEY, J. F. WARTHEN JR, J. D.; STEFFENS, G.L.; FLIPPEN-ANDERSON, J.L., CARTER COOK, J., Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. **Nature**. v. 281. p. 216-217, 1979.
- HASANUZZAMAN, M.; FUJITA, M.; Selenium pretreatment upregulates the antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system and confers enhanced tolerance to drought stress in rapeseed seedlings. **Biol. Trace Elem. Res.** v. 143, p.1758–1776, 2011.

- HAYAT, S.; ALI, B.; HASAN, S. A.; AHMAD, A. Brassinosteroid enhanced the level of antioxidants under cadmium stress in *Brassica juncea*. **Environmental And Experimental Botany**, v. 60, n. 1, p.33-41, 2007.
- HABERMANN, E.; CONTIN, D.; OLIVERA-VICIEDO, D.; BARRETO, R.; MORAES, M.; DE OLIVEIRA, E.; MARTINEZ, C. Efeito das Mudanças Climáticas em Plantas Cultivadas e Nativas: Atual Estado das Pesquisas Brasileiras. **Avanços e Atualidades na Botânica Brasileira, Stricto Se**, p.109-124, 2020.
- HOMMA, A. K. O. A terceira natureza da Amazônia. **Revista paranaense de desenvolvimento**, v.38, n. 132. 2017.
- HNILICKA, F.; KOUDELA, M.; MARTINKOVÁ, J.; HNILICHOVÁ, H.; HEJNÁK, V. Effect of water deficit and application of 24-epibrassinolide on gas exchange in cauliflower plants. **Scientia Agriculturae Bohemica**, v.41, p.15 –20, 2010.
- HU, W. H.; YAN, X.H.; XIAO, Y. A.; ZENG, J. J.; QIA, H, J.; OGWENO, J. O.; 24-Epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum annuum*. **Sci Horticulture-Amsterdam** v.150, p.232–237, 2013.
- IQBAL, N.; UMAR, S.; KHAN, N. A.; KHAN, M. I. R. A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: regulation of proline metabolism. **Environ Exp Bot.** v.100, p.34– 42, 2014.
- JALEEL, C. A.; RIADH, K.; GOPI, R.; MANIVANNAN, P.; INES, J.; AL-JUBURI, H. J.; CHANG-XING, Z.; HONG-BO, S.; PANNEERSELVAM, R. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. **Acta Physiology Plant**, v. 31, p. 427–436. 2009.
- KAYA, C.; ASHRAF, M.; WIJAYA, L.; AHMAD, P.; The putative role of endogenous nitric oxide in brassinosteroid-induced antioxidant defence system in pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress, **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 143, p.119-128, 2019.
- KUMARI, S.; THAKUR, A. Morphological and Physio-biochemical Changes in Response to Foliar Application of Brassinosteroid and Water Stress in Apple Plants Under Pot Culture Study. **International Journal of Bioresource and Stress Management**, v.10, n.1, p. 39-45, 2019.
- KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review Plant Physiology. Plant Molecular Biology**, v.42, p.313-349, 1991.
- LANGARO, A. C.; NOHATTO, M. A.; PERBONI, L. T.; TAROUÇO, C. P.; AGOSTINETTO, D. Alterações fisiológicas na cultura do tomateiro devido à deriva simulada de herbicidas. **Revista Brasileira de Herbicidas**, v.13, n.1, p.40-46. 2014.
- LIMA, J.V.; LOBATO A. K. S. Brassinosteroids improve photosystem II efficiency, gas exchange, antioxidant enzymes and growth of cowpea plants exposed to water deficit. **Physiol Mol Biol Plants**, v. 23, n. 1, p.59-72, 2017.
- MAHAJAN, S.; TUTEJA, N. Cold, Salinity and Drought Stresses: An Overview. **Biochem Biophys**, v. 444, p.139-158, 2005.

- MAHESH, K.; BALARAJU, P.; RAMAKRISHNA, B.; RAO, S. S. R. Effect of brassinosteroids on germination and seedling growth of radish (*Raphanus sativus* L.) under PEG-6000 induced water stress. **American Journal of plant sciences**. v.4 n.12, p.9, 2013.
- MAR, C. C.; CONCEIÇÃO, H. E. O.; SANTOS, A. B. R.; VIÉGAS, I. J. M.; SILVA, F. S. N. Produção de massa seca e área foliar do açaizeiro sob déficit hídrico. **Revista Agroecossistemas**, v.5, n.2, p.14-23, 2014.
- MARINHO, J. P.; KANAMORI, N.; FERREIRA, L. C. Characterization of Molecular and Physiological Responses Under Water Deficit of Genetically Modified Soybean Plants Overexpressing the AtAREB1 Transcription Factor. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 34, n.2, p.410-426, 2015.
- MELO, L. A.; MELO, H. C.; DAVIDE, A. C.; CASTRO, E. M.; SANTOS, J. P. Estaquia e efeito da deficiência hídrica ou inundação sobre características morfoanatômicas de *Cestrum axillare* Vell. **Ciência Florestal, Santa Maria**, v. 27, n. 1, p. 325-337, 2017.
- MILLONES-CHANAMÉ, C. E.; DE OLIVEIRA, A. M. S.; DE CASTRO, E. M.; MALUF, W. R. Inheritance of blossom end rot resistance induced by drought stress and of associated stomatal densities in tomatoes. **EUPHYTICA**, v. 215, p. 1-10, 2019.
- MONTEIRO J. G.; CRUZ, F. J. R.; DURVALINA, M. B. N.; SANTOS, M. M. Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v.49, n.1, p.18-25, 2014.
- NASCIMENTO, S. P.; BASTOS, E. A.; ARAÚJO, E. C. E.; FREIRE FILHO, R. R.; SILVA, E.M. Tolerance to water deficit of cowpea genotypes. **Rev Bras Eng Agríc Ambient** v.15, p. 853–860, 2011.
- NOGUEIRA, A. K. M.; SANTANA, A. C. DE.; Benefícios socioeconômicos da adoção de novas tecnologias no cultivo do açaí no Estado do Pará. **Revista Ceres**, v. 63, p. 1-7, 2016.
- OLIVEIRA, L. M.; SILVA, J. N.; COELHO, C. C. R. Pigmentos fotossintetizantes, aminoácidos e proteínas em plantas jovens de graviola submetida ao déficit hídrico. **Revista Agroecossistemas**, v.5, n.1, p.3944, 2014.
- OLIVEIRA, M. S. P.; FARIAS NETO, J. T.; PENA, R. S. Açaí: técnicas de cultivo e processamento. Fortaleza: **Instituto Frutal**, p. 104. 2007.
- OLIVEIRA, M. S. P.; RIOS, S. de A. **Potencial econômico de algumas palmeiras nativas da Amazônia**. In: ENCONTRO AMAZÔNICO DE AGRÁRIAS, 4., 2014, Belém, PA. Atuação das ciências agrárias nos sistemas de produção e alterações ambientais: Anais [...] Belém, PA: UFRA, 2014.
- OLIVEIRA, L. M.; SILVA, J. N.; COELHO, C. C. R. Pigmentos fotossintetizantes, aminoácidos e proteínas em plantas jovens de graviola submetida ao déficit hídrico. **Revista Agroecossistemas**, v.5, n.1, p.3944, 2017.
- PAOLETTI, E.; BUSSOTTI, F.; DELLA ROCCA, G.; LORENZINI, G.; NALI, C.; STRASSER, R. J. Fluorescence transient in ozonated Mediterranean shrubs. **Phyton**, v.44, n.1, p.121-131, 2004.

- PELEG, Z.; BLUMWALD, E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. **Curr Opin Plant Biol**, v.14, p.290–295, 2011.
- PEREIRA, C. R.; COSTA, A. P. M.; SOUSA FILHO, A. C.; ROCHA, C. H. S.; MONTEIRO, G. L.; PINTO, A. V. F.; LEITE, M. J. H.; Comercialização de mudas de açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) no Município de Zé Doca – MA. **Research, Society and Development**, v.10, n.5, p, 141-146, 2021.
- PESSOA, J. L.; FREIRE, A. L. O.; COSTA, A. S. Trocas gasosas de plantas de *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos submetidas ao déficit hídrico e posterior reidratação. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, Lages, v. 16, n. 3, p. 269-276, 2017.
- PIMENTEL, C.; PEREZ, A. J. DE LA. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.35, n.1, p.31-39, 2000.
- RIBEIRO, T. M.; MARTINS, S. V.; LANA, V. M.; SILVA, K. A. Sobrevivência e crescimento inicial de plântulas de *Euterpe edulis* Mart. transplantadas para clareiras e sub-bosque em uma Floresta Estacional Semidecidual. Viçosa, MG. **Revista Árvore**, v.35, n.6, p.1219-1226, 2011.
- RODRIGUES, J. L. C.; LÓPEZ, E. M.; LÓPEZ, D. A. M.; GÓMEZ, M. C. C.; LÓPEZ, H. E. B.; Rol de los brasinoesteroideos em frutales com énfasis em condiciones de estrés abiótico: uma revisión. **Ciencia Y Agricultura**, v. 19, n. 3, p.132-147, 2022.
- ROUSSEAU, C.; BELIN, E.; BOVE, E.; ROUSSEAU, D.; FABRE, F.; BERRUYER, R.; GUILLAUMÉS, J.; MANCEAU, C.; JACQUES, M.A.; BOUREAU, T. High throughput quantitative phenotyping of plant resistance using chlorophyll fluorescence image analysis. **Plant Methods** v.9, p.17, 2013.
- SANTANA, D. S.; DIAS, B. C. C.; RODRIGUES, L. H. S.; TOMAZ, R. B.; SANTOS, A. L. S.; SILVA JUNIOR, C. H. L. **Revista Brasileira de climatologia**. v. 22, nº 14, p. 2866 – 2876, 2018.
- SCALON, S. P. Q.; KODAMA, F. M.; DRESCH, D. M.; MUSSURY, R. M.; PEREIRA, Z. V. Gas exchange and photosynthetic activity in *Hancornia speciosa* Gomes seedlings under water deficit conditions and during rehydration. **Bioscience Journal**, v. 31, n. 1, p. 1124-1132, 2015.
- SCARIOT, A. O. Palmeiras brasileiras botânica, ecologia, usos e conservação. In: LOPES, R; OLIVEIRA, M.S. P.; CAVALLARI, M. M.; BARBIERI, R. L.; CONCEIÇÃO, L. D. H. C. S. **Palmeiras nativas do Brasil**. Embrapa, Brasília-DF, v.1, p. 17- 33, 2015.
- SIDDIQUI, H.; HAYAT, S.; BAJGUZ, A. Regulation of photosynthesis by brassinosteroids in plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 40, n. 59, p. 1–15, 2018.
- SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Gene networks involved in drought response and tolerance. **Journal of Experimental Botany** v.58, p.221 - 227, 2007.
- SILVA, L. de A.; BRITO, M. E. B.; SÁ, F. V. da S.; MOREIRA, R. C. L.; SOARES FILHO; W. dos S.; FERNANDES, P. D. Mecanismos fisiológicos em híbridos de citros sob estresse

salino em cultivo hidropônico. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 18, p. 1–7, 2014.

SILVA, M. R.; MARTIN, T. N.; ORTIZ, S.; BERTONCELLI, P.; VONZ, D. Desempenho agrônomo de genótipos de milho sob condições de restrição hídrica. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 35, n. 1, p. 202-212, 2012.

SILVA, V. A.; SALGADO, S. M. L.; SA, L. A. ; REIS, A. M. ; SILVEIRA, H. R. O. ; MENDES, A. N. G. ; BARBOSA, J. P. R. A. D. ; PEREIRA, A. A. . Uso de características fisiológicas na identificação de genótipos de café arábica tolerantes ao *Meloidogyne Paranaensis*. **Coffee Science**, v. 10, p. 242-250, 2015.

SILVENTE, S.; ANATOLY, P.S.; LARA, M. Metabolite adjustments in drought tolerant and sensitive soybean genotypes in response to water stress. **Plos One**, 2012.

SIMON, N. M. L.; SUGISAKA, J.; HONJO, M. N.; TUNSTAD, S. A.; TUNNA, G.; KUDOH, H., DODD.; A. N. Altered stomatal patterning accompanies atrichome dimorphism in a natural population of *Arabidopsis*. **Plant Direct**, v. 4, n.9, p. 1-6, 2020.

SOARES, B. O.; CHAVES, V. DE V.; TOMAZ, A. C.; KUKI, K. N.; PETERNELLI, L. A.; BARBOSA, M. H. P. Effect of *Mahanarva fimbriolata* (Hemiptera: Cercopidae) Attack on Photosynthetic Parameters of Sugarcane Genotypes of Contrasting Susceptibility. **Journal of economic entomology**, v. 110, p. 2686-2691, 2017.

STIRBET, A.; GOVIND, J. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. **Journal of Photochemistry and Photobiology**. v.104, p. 236–257, 2011.

STRASSER, R. J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI, M. M The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. **Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation**, p. 445-483, 2000.

SUASSUNA, J. F.; FERNANDES, P. D.; BRITO, K. S. A.; NASCIMENTO, R. do; MELO, A. S. de; BRITO, M. E. B.GAS Exchange and growth components in citrus rootstocks under water restriction. **Irriga, Botucatu**, v. 19, n. 3, p. 464-477, 2014.

TAIZ, L. ZEIGER, E. MULER, I. M.; MURPHY, A. Fisiologia e desenvolvimento vegetal. Ed.6. **Artmed**, 2017.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5.ed. p 918. Porto Alegre: Artmed, 2013.

TALAAT, N. B.; SHAWKY, B. T. 24-Epibrassinolide ameliorates the saline stress and improves the productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Environmental and Experimental Botany**, v. 82, p. 80-82, 2012.

VIEIRA, A. H.; RAMALHO, A. R.; NETO, C. R., CARARO, D. C., COSTA, J. N. M.; JÚNIOR, J. R. V.; WADT, P. G. S. SOUZA, V. F. DE (Ed.). **Cultivo do Açaizeiro (Euterpe oleracea Martius) no Noroeste do Brasil**. Porto Velho, RO: EMBRAPA RONDONIA, (Sistema de Produção, 36), p.90, 2018.

- VARDHINI, B. V. Brassinosteroids are potential ameliorators of heavy metal stresses in plants. In: Ahmad P, editor. **Plant metal interaction: emerging remediation techniques**. Amsterdam: Elsevier, p. 209–37, 2016.
- WANG, Z.; ZHENG, P.; MENG, J.; XI, Z. Effect of exogenous 24-epibrassinolide on chlorophyll fluorescence, leaf surface morphology and cellular ultrastructure of grape seedlings (*Vitis vinifera* L.) under water stress. **Acta Physiol Plant** 37:1–12, 2015.
- WEI, L.; DENG, X. G.; ZHU, T.; ZHENG, T.; LI, P. X.; WU, J.-Q.; ZHANG, D. W.; LIN, H. H. Ethylene is involved in brassinosteroids induced alternative respiratory pathway in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings response to abiotic stress. **Front. Plant Sci.** v.6, p. 982, 2016.
- WU, Z., GU, S., GU, H., CHENG, D., LI, L., GUO, X., ... & Chen, J. Physiological and transcriptomic analyses of brassinosteroid function in kiwifruit root. *Environmental and Experimental Botany*, v.194, 104685. 2022.
- XIA, X.; HUANG, L. F.; ZHOU, Y. H.; MAO, W.H. Brassinosteroids promote photosynthesis and growth by enhancing activation of rubisco and expression of photosynthetic genes in *Cucumis sativus*. **Planta**. v. 230, n. 6, p.1185-1196, 2009.
- YU, J.; HUANG, L. F.; HU, W. H.; ZHOU, Y. H. A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus*. **Journal of experimental botany**. v. 55, n. 399, p.1135-1143, 2004.
- YUAN, G. F.; JIA, C. G.; LI, Z.; SUN, B.; ZHANG, L. P.; LIU, N.; WANG, Q. M. Effect of brassinosteroids on drought resistance and abscisic acid concentration in tomato under water stress. **Scientia Horticulturae**, v. 126, n. 2, p. 103-108, 2016.
- YUSUF, M.A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI, R.; STRASSER, R.J.; TSIMILLIMICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N.B. Overexpression of γ -totoopherol methyl transferase gene in transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**. v. 1797, p. 1428- 1438, 2010.
- ZHANG, M.; ZHAI, Z.; TIAN, X.; DUAN, L.; LI, Z. Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.). **Plant Growth Regul.** v.5, n.6, p.257–264, 2008.
- ZOULIAS, N.; BROWN, J.; ROWE, J.; CASSON, S. A. HY5 is not integral to light mediated stomatal development in *Arabidopsis*. **Plos One**, v.15, n.1, p.1-13, 2020.

CAPÍTULO II

EFEITOS DE BRASSINOSTEROIDES SOBRE ASPECTOS FISIOLÓGICOS EM MUDAS DE AÇAÍ NA INDUÇÃO DE TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO

5. INTRODUÇÃO

O açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) é uma palmeira monocotiledônea, perene, pertencente à família Arecaceae e ao gênero *Euterpe*, nativa da Amazônia com extensão nas áreas estuárias amazônicas (VIEGA et al., 2004; CORDEIRO et al., 2017). O Brasil é o principal produtor de açaí e importante consumidor e exportador de produtos derivados, o que traz grande nacional ao cultivo da espécie (PORTINHO et al., 2012; ARAÚJO et al., 2018).

Essa espécie se desenvolve em locais de terra firme, várzea, igapó, com abundância em locais alagados, e por isso necessita de água abundante no solo para seu adequado desenvolvimento, tendo papel importante nas vegetações de áreas úmidas e terra firme, colaborando para evitar o assoreamento e preservar a qualidade das águas (NOGUEIRA et al., 2016; SILVESTRE et al., 2016). Além disso, essa espécie demonstra grande potencial econômico, por conter matéria prima para diversos produtos e ampla aplicação (SILVESTRE et al., 2016). As palmeiras de açaí de terra firme necessitam de boa irrigação para seu melhor desenvolvimento, e quando essas plantas passam por déficit hídrico o seu desenvolvimento é prejudicado, ocorrendo danos fisiológicos e redução da biomassa (MAR et al., 2014; CORDEIRO et al., 2017).

O déficit hídrico é considerado o estresse abiótico que mais influencia negativamente os aspectos fisiológicos das plantas, como condutância estomática, taxa de transpiração e de assimilação de CO₂ (NEVES et al., 2022). Além disso, esse estresse causa alterações na fluorescência da clorofila *a*, diminuindo a eficiência quântica máxima do FSII. Plantas submetidas ao déficit hídrico apresentam redução no conteúdo relativo das folhas, além de apresentarem o teor de prolina modificado, em que à medida que o estresse se intensifica o teor de prolina geralmente aumenta nas plantas mais tolerantes (LANGARO et al., 2014; SIDDIQUI et al., 2015; ANJUM et al., 2016). Dessa maneira, o uso de biorreguladores como os brassinosteroides (BRs) estão sendo utilizados para amenizar os prejuízos causados nas plantas por estresse abiótico (SHARMA et al., 2008; DIVI et al., 2016).

Os biorreguladores são essenciais para as plantas, por proporcionarem respostas aos estresses abióticos, atuando na regulação de crescimento dos vegetais, seja no local da síntese ou transportado para outros locais (PELEG & BLUMWALD, 2011). Atualmente, os

brassinosteroides, são uma boa alternativa para minimizar os danos causados pela restrição hídrica (PELEG & BLUMWALD, 2011; OSAKABE et al., 2014, CHOJNACKA et al., 2015).

Os BRs são hormônios vegetais esteroides que atuam na expansão, divisão e crescimento celular, favorecendo a intensificação de mecanismos de proteção contra estresses oxidativos e na alteração estrutural e permeabilidade das membranas celulares. São capazes de aumentar a resistência ao déficit hídrico, salinidade e altas temperaturas (VARDHINI et al., 2012.; UNTERHOLZNER et al., 2015). Os BRs são sintetizados em pequenas quantidades em diversas partes das plantas como sementes, frutos, folhas, caules e raízes, com importante desempenho no crescimento e reprodução vegetal (GOMES et al., 2011.; ANJUM et al., 2015).

Diante dos diversos benefícios, os BRs têm sido uma alternativa a ser utilizada com mais frequência na produção agrícola, uma vez que estes favorecem mecanismos de tolerância a plantas sob déficit hídrico (BAJGUZ; HAYAT, 2009; WU et al., 2014). Dessa maneira, estudos que envolvam a ação dos brassinosteroides nas características fisiológicas de plantas sob estresse hídrico são de fundamental importância no processo de produção de manejo do açaí (BARROSO et al., 2019).

Perante o exposto, nossa hipótese é que os BRs promovam tolerância ao déficit hídrico, aumentando o ajustamento osmótico com o acúmulo de prolina, e mantendo melhor conteúdo de água nos tecidos foliares e taxa de assimilação de CO₂. Assim, este trabalho teve como objetivo avaliar os efeitos do brassinosteroides sobre aspectos fisiológicos em plantas jovens de açaizeiro sob déficit hídrico.

6. MATERIAL E MÉTODOS

6.1 Localização do Experimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação pertencente ao Programa de Pós-graduação em Agroecologia da Universidade Estadual do Maranhão (PPGA/UEMA), localizado no Campus Paulo VI, no município de São Luís, situado a 2° 59' de latitude S e 44° 21' de longitude W, a 20 m de altitude. As condições ambientais foram monitoradas durante todo o período experimental através de uma estação meteorológica automática modelo WS - GP1 (DELTA-T Devices, Cambridge - England), localizada dentro da casa de vegetação, onde foram registradas a temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) a cada 5 minutos, a média armazenada a cada 30 minutos em datalogger (Figura 1, A- B). De acordo com os dados de temperatura e umidade obtidos foi calculado o DPV-ar (Déficit de Pressão de Vapor do ar) (kPa), por meio de fórmula específica (FAO, 1991):

$$\text{DPV} = e_s - e = 0,6108 \exp:$$

$$e_s = 0,6108 \exp\left(\frac{17,27 \cdot T}{237,3 + T}\right) e = \frac{e_s \cdot \text{UR}}{100}$$

Onde:

e_s : Pressão de vapor do ar saturado

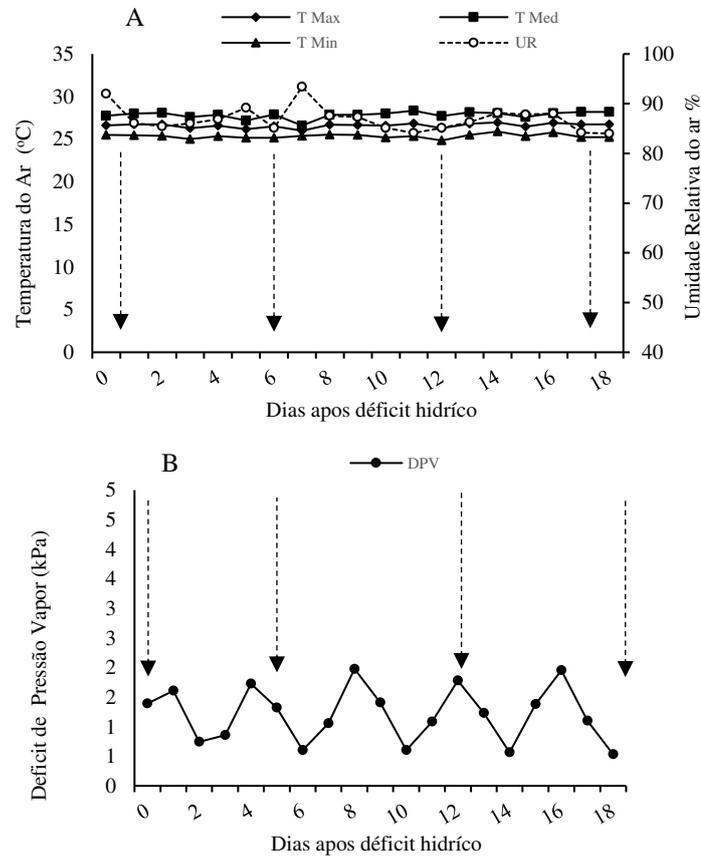
e = Pressão de vapor do ar

T = Temperatura

UR = Umidade relativa

Segundo a classificação climática de Koppen (1900), o clima de São Luís é marcado por clima tropical quente e semi-úmido do tipo Aw, com as chuvas ocorrendo durante o verão-outono sendo o inverno e primavera secos. A temperatura média anual está em torno de 27,4°C a 33°C, sendo a amplitude térmica baixa. O mês com maior índice pluviométrico médio é abril, com média de 430 mm caracterizando a estação chuvosa, e outubro com 6,34 mm na estação seca, ou seja, no primeiro semestre há muita chuva e o segundo semestre é uma época caracterizada com muita estiagem (TRINTA & CAVALCANTE 2021).

Figura 1- Temperatura mínima, média e máxima diárias do ar, umidade relativa do ar (A) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV-ar) (B) na casa de vegetação durante o período de déficit hídrico. As setas correspondem aos dias de avaliação do experimento (0, 6, 12 e 18 dias).



6.2 Delineamento Experimental

O experimento foi realizado no delineamento em blocos casualizados em esquema fatorial 2x3, correspondendo a duas condições hídricas (bem irrigadas e déficit hídrico) e três concentrações de brassinosteroides (0, 0,05 e 0,10 μM), com seis repetições. Assim, o experimento foi constituído por seis tratamentos, totalizando 36 unidades experimentais, com uma planta em cada unidade.

6.3 Material vegetal e condições de cultivo

As mudas de açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) cultivar “Pai d’égua” foram produzidas em viveiro da fazenda escola (UEMA) em sacos de polietileno de 1L, preenchidos com solo + substrato contendo esterco aviário, calcário e fósforo, as quais foram irrigadas duas vezes ao dia. Após 120 dias as mudas foram transplantadas para vasos de plásticos de 20 L preenchidos com solo + substrato orgânico na proporção 4:1 que consistia em 100, 300 e 150 mg/kg com N, P e K respectivamente, e para tanto, foi utilizado ureia, cloreto de potássio e superfosfato simples, respectivamente. As mudas ficaram armazenadas em casa de vegetação da Universidade Estadual do Maranhão (Figura 2).

Figura 2. Arranjo dos vasos com plantas de açaí na casa de vegetação (área experimental) Universidade Estadual do Maranhão. São Luís -MA, 2022.



6.4 Instalação e condução do experimento

O experimento ocorreu no período compreendido entre os meses de setembro a dezembro de 2021. O solo utilizado como substrato para o experimento foi analisado e caracterizado, no laboratório de solo da Universidade Estadual do Maranhão quanto às características físicas e químicas (Tabelas 1 e 2). A princípio, o solo foi seco ao ar de maneira uniforme para todo o material dos vasos, massa do solo seco (ms) = 14,600kg. O solo foi classificado como Franco-arenoso, de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (SBCS).

Tabela 1 - Caracterização física do solo na camada de 0-20 cm do experimento com mudas de açaí em São Luís - MA, 2022.

Granulometria		Relação Silte/Argila		Classificação Textural
Areia		Silte	Argila	
Areia Fina /Areia Grossa				
----- % -----				
29	52	7	12	Franco arenoso

Tabela 2- Caracterização química do solo na camada de 0-20 cm do experimento com mudas de açaí São Luís - MA, 2022.

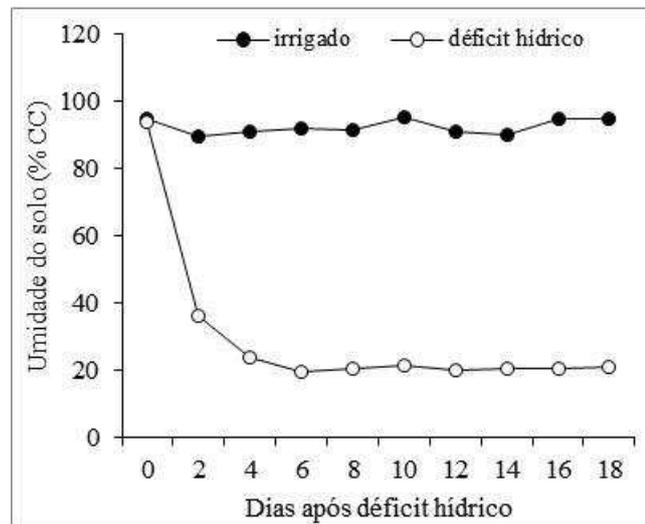
pH	P	K	Ca	Mg	H+ Al	Na	Al	H	C
CaCl ²	Mg/dm ³		mmol _c /dm ³			g/dm ³			
—	7	2,9	15	7	41	4,8	12	29	16,3

6.5 Imposição dos regimes hídricos

Após o transplante, as plantas de açaí foram irrigadas uma vez ao dia, mantendo a umidade do solo próxima à capacidade de campo durante 56 dias. Transcorrido esse período, a irrigação foi suspensa gradativamente nas plantas correspondentes ao tratamento de déficit hídrico, até atingir 20% da capacidade de campo (metade das parcelas do experimento). O período de déficit hídrico foi de 18 dias, a partir da suspensão da irrigação.

O manejo da irrigação foi realizado com base na umidade do solo, a qual foi monitorada com um sensor de umidade modelo Acclima True TDR - 315H (Soil VWC - BEC - Temp Sensor) acoplado ao medidor de umidade modelo ACC-RD1200. Os vasos foram preenchidos com solo seco ao ar livre e foi instalado o sensor TDR - 315H, obtendo-se o peso seco (PS) e leitura do solo (Lps) (MORALES, 2012). Em seguida, os vasos foram saturados e, após o término da percolação foram pesados, obtendo-se o peso úmido (PU) e leitura de umidade de solo (Lpu). A diferença entre PS e PU foi atribuída à capacidade de armazenamento de água no vaso (Cav). Considerou-se que 1,0g equivale a 1 mL da capacidade de armazenamento de água nos vasos. As leituras com o sensor TDR - 315H foram feitas diariamente em cada tratamento.

Figura 3- Umidade do solo (% da capacidade de campo) nos dias após o déficit hídrico em mudas de açaí.



6.6 Preparo e aplicação do análogo de brassinosteróide

O biorregulador vegetal utilizado foi um análogo de brassinosteróides o 24-epibrassinolideo (EBR) da marca comercial Sigma Aldrich® dissolvido em etanol para obter a solução estoque e posteriormente diluído em água ultrapura novamente para obter as concentrações de 0,05 e 0,10 μM de EBR. O biorregulador foi pulverizado nas plantas numa alíquota de 20 mL por vaso, em intervalos de seis dias, totalizando seis aplicações. As pulverizações foram feitas na parte abaxial e adaxial das folhas até o ponto de escorrimento, com o auxílio de pulverizadores manuais às 17:00 h (RODRÍGUEZ et al., 2006), dentro de uma estrutura isolante para evitar contaminação das plantas adjacentes no momento da aplicação. As plantas de açaí que não receberam o biorregulador foram pulverizadas apenas com água destilada.

6.7 Variáveis avaliadas:

6.7.1 Trocas gasosas

As medidas de trocas gasosas foram realizadas utilizando um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) modelo 6400 XT – LI-COR / USA, onde foram obtidos a assimilação fotossintética do carbono (A), a transpiração (E), a condutância estomática (g_s) e a concentração

interna de CO₂ (C_i). Estes parâmetros foram medidos em folíolos da folha mais jovem totalmente expandidas das plantas do açazeiro. A eficiência do uso da água (EUA) foi calculada pela razão A/E, e a eficiência instantânea de carboxilação (EIC) foi calculada pela razão A/C_i. As trocas gasosas foram avaliadas em todas as plantas sob condições constantes de radiação fotossinteticamente ativa de 1.500 μmol m⁻² s⁻¹, fluxo de ar de 400 μmol mol⁻¹ CO₂ e temperatura 28° C entre as 8:00 e 10:00 horas da manhã.

6.7.2 Parâmetros de fluorescência da clorofila *a*

O rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) foi avaliado entre 8:00 e 10:00 hs da manhã, utilizando o fluorímetro modelo Pocket PEA (Hansatech, Norfolk, UK), seguindo os procedimentos propostos por Maxwell e Johnson (2000). Folíolos da folha mais jovem expandida foram adaptados ao escuro durante 30 minutos com o auxílio de cliques específicos colocados na parte intermediária da folha, evitando-se a nervura central. Na ocasião também foram avaliados o índice fotossintético “Photosynthetic Index” (PI), e RC/ABS.

6.7.3 Conteúdo de pigmentos fotossintetizantes

Os conteúdos de clorofila *a*, *b* e os carotenoides foram quantificados aos 18 dias após o déficit hídrico, utilizou-se seis discos de folhas de 0,6 cm de diâmetro. Os discos foram cortados e acondicionados em tubos de vidro protegidos com papel alumínio contendo 5 ml de acetona a 80%, e acondicionado ao abrigo de luz a 4 °C durante 24h. Posteriormente, foram feitas as leituras de absorbância dos extratos a 480, 645 e 663 nm de comprimento de onda, em espectrofotômetro. Os níveis de clorofila *a*, *b* e os carotenoides foram calculados como descrito por Lichtenthaler (1987), e expressos em mg g⁻¹ MF. Posteriormente, foram calculados o conteúdo de clorofila (*a* + *b*).

6.7.4 Conteúdo relativo de água (CRA)

Para avaliar o conteúdo relativo de água (CRA) foi utilizada a metodologia descrita por Zhang et al. (2014) após 18 dias de tratamento. Foram utilizado seis discos de folhas de 0,6 cm de diâmetro retirados do folíolo de uma planta de cada repetição. Os discos foram pesados em balança analítica, e o valor obtido foi denominado de massa fresca (MF). Após essa etapa, o

material foi transferido para recipientes, contendo 250 mL de água destilada e mantido em repouso em temperatura ambiente (26°C), durante 24 horas para obter saturação. Após o tempo decorrido, as partes foram secas em papel toalha e posteriormente pesadas, para quantificar a massa túrgida (MT). Para determinar o valor da massa seca, os discos foram transferidos para sacos de papel e colocados em estufa a 65 °C, durante 24 horas. Em seguida, foram pesados e o valor obtido denominado de massa seca (MS). O conteúdo relativo de água foi calculado através da fórmula: $CRA = (MF - MS) / (MT - MS) \times 100$.

6.7.5 Conteúdo de prolina

Para determinação do conteúdo de prolina, foram utilizadas 0,05 g de massa foliar seca, obtida dos mesmos folíolos que foram realizadas as demais análises fisiológicas. Para obtenção do extrato foi utilizado 2 ml de ácido sulfossalicílico 3%. A concentração de prolina foi determinada segundo metodologia descrita por BATES et al. (1973). Em tubos de ensaio foram colocadas alíquotas de 1 mL do extrato e adicionado 1 mL de reagente de ninhidrina ácida, mais 1 mL de ácido acético glacial (98%). Após homogeneização os tubos foram hermeticamente fechados, agitados em vórtex e levados ao banho-maria por 1 hora a 100 °C. Logo após, a reação foi interrompida imediatamente com banho de gelo. Em seguida, foram adicionados à solução 2 mL de Tolueno (97%) e os tubos foram agitados em vórtex por 20 segundos. O cromóforo contendo tolueno foi aspirado da fase aquosa e realizado a leitura em espectrofotômetro a 520 nm, utilizando tolueno como padrão. A concentração de prolina (mg g^{-1} MS) foi determinada a partir de curva padrão de L-prolina.

6.7.6 Análises estatísticas

Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F sendo as médias dos regimes hídricos e das concentrações de brassinosteroides comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, através do software SISVAR versão 5.6.

7. RESULTADOS

7.1 Trocas gasosas

Todas as plantas de açaizeiro bem irrigadas e sob déficit hídrico, um dia antes da imposição do déficit hídrico, não variaram entre as concentrações de EBR para os parâmetros das trocas gasosas, como assimilação fotossintética de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração interna de CO_2 (C_i), déficit de pressão de vapor entre folha e o ar ($\text{DPV}_{\text{Folha - ar}}$) e temperatura foliar (TF) (Figura 4 e 5).

Tabela 3- Análise de variância referente a assimilação fotossintética de carbono (A), Condutância estomática (g_s), Transpiração (E), concentração interna de CO_2 (C_i), Déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar ($\text{DPV}_{\text{Folha - ar}}$) e temperatura foliar em plantas de açaí irrigadas e sob déficit hídrico e EBR nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM .

Fv	GL	Valor de P					
		A	E	g_s	C_i	DPV- folha-ar	Tf
6 Dias							
EBR	2	0,9425 ^{ns}	0,0010 ^{***}	0,0093 ^{**}	0,0005 ^{***}	0,6074 ^{ns}	0,7160 ^{ns}
RH	1	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{**}	0,0003 ^{***}	0,0002 ^{**}	0,0471 [*]
EBR x RH	2	0,6842 ^{ns}	0,3996 ^{ns}	0,2041 ^{ns}	0,0671 ^{ns}	0,7325 ^{ns}	0,6567 ^{ns}
Cv%	5	17,73	13,94	15,82	11,53	10,11	1,98
12 Dias							
EBR	2	0,4380 ^{ns}	0,9773 ^{ns}	0,9965 ^{ns}	0,0858 ^{ns}	0,9464 ^{ns}	0,9900 ^{ns}
RH	1	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0053 ^{**}	0,0000 ^{***}	0,0012 ^{***}
EBR x RH	2	0,2378 ^{ns}	0,6692 ^{ns}	0,5177 ^{ns}	0,0911 ^{ns}	0,9988 ^{ns}	0,8737 ^{ns}
Cv%	5	19,58	27,10	18,38	8,36	7,56	1,30
18 Dias							
EBR	2	0,8925 ^{ns}	0,3426 ^{ns}	0,1988 ^{ns}	0,9913 ^{ns}	0,4783 ^{ns}	0,2734 ^{ns}
RH	1	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0625 ^{ns}	0,0000 ^{***}	0,005 [*]
EBR x RH	2	0,0027 ^{**}	0,5725 ^{ns}	0,2435 ^{ns}	0,6850 ^{ns}	0,6642 ^{ns}	0,9844 ^{ns}
Cv%	5	14,46	30,04	17,44	11,78	6,90	1,20

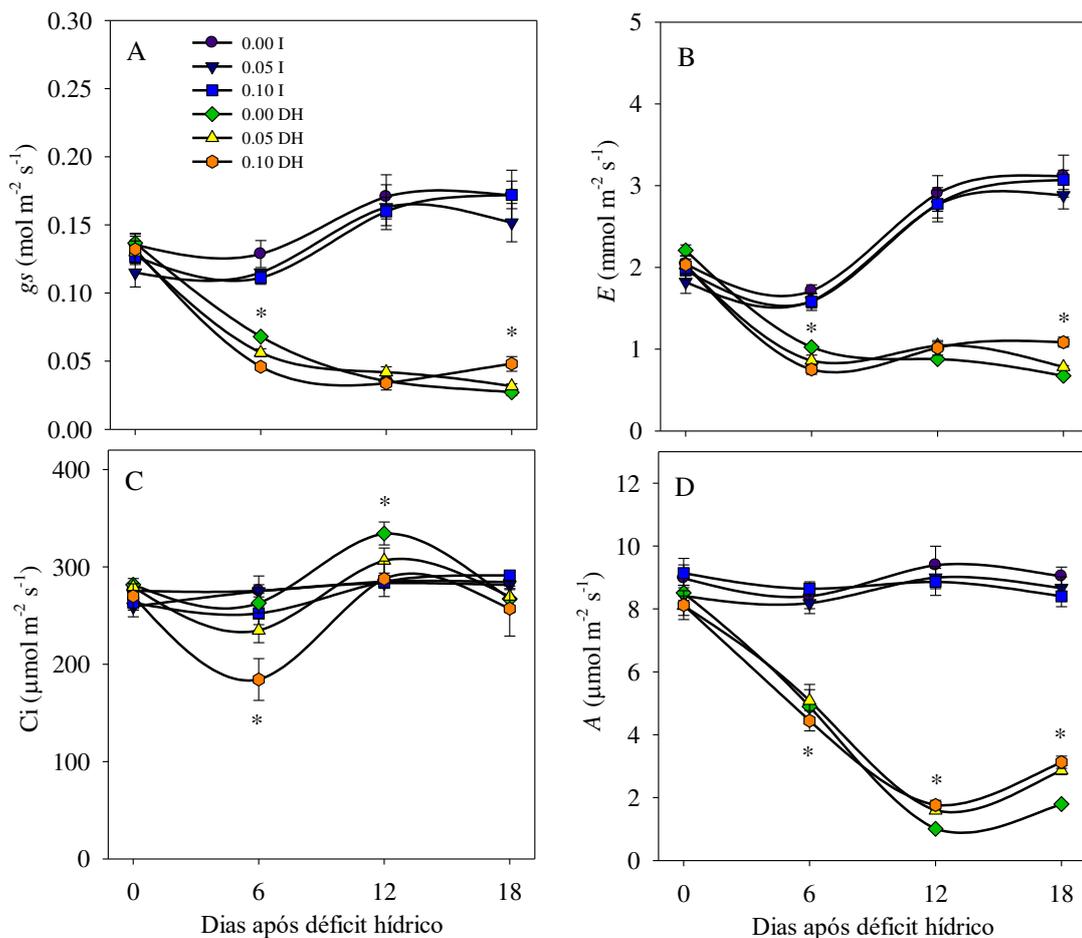
G L. = Graus de Liberdade; CV (%) = Coeficiente de Variação. ns: não significativo; *, ** e *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade, respectivamente

As plantas de açaizeiro bem irrigadas aos 6, 12 e 18 dias não diferiram estatisticamente entre as concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR para os parâmetros de trocas gasosas e

fluorescência da clorofila *a* (Figura 4, 5, 6, 7 e 8). Contudo, todos esses parâmetros foram alterados com o déficit hídrico, variando entre as concentrações de EBR.

Aos seis dias após o déficit hídrico, a condutância estomática reduziu cerca de 43% na concentração de 0 μM de EBR (sem EBR), enquanto reduções de 51% e 63% foram observadas nas concentrações de 0,05 e 0,10 de μM de EBR, respectivamente em comparação às plantas bem irrigadas (Figura 4A). Já aos 12 dias, g_s nas plantas sob déficit hídrico não variou entre as concentrações de EBR, as quais tiveram redução semelhante de 76%, em comparação as plantas bem irrigadas. De outro modo, aos 18 dias as plantas sob déficit hídrico tiveram redução em g_s de 84%, 79% e 72% nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente, em relação às plantas bem irrigadas.

Figura 4 -Efeitos de concentrações de brassinosteroides e déficit hídrico sobre a condutância estomática (g_s) (A), transpiração (E) (B), concentração interna de CO_2 (C_i) (C) e assimilação fotossintética de carbono (A) (D) em plantas jovens de açaí.



0, 0,05 e 0,10 μM de 24-epibrassinolideo; I = plantas irrigadas; DH = plantas sob déficit hídrico.

A transpiração foi reduzida significativamente nas plantas de açazeiros sob déficit hídrico quando comparados às plantas irrigadas. De maneira semelhante, ao que ocorreu com g_s , a transpiração aos 6 dias após o déficit hídrico teve redução de 43%, 51% e 63% nas plantas tratadas com 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação às plantas bem irrigadas (Figura 4B). Aos 12 dias foi possível observar redução semelhante nas plantas sob déficit hídrico nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR de 69%, 62% e 63% em comparação as plantas bem irrigadas. Aos 18 dias sob déficit hídrico, foi possível perceber que houve redução de 78%, 72% e 64% nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação às plantas bem irrigadas (Figura 4B).

Aos seis dias, as plantas submetidas ao déficit hídrico nas concentrações de 0,05 e 0,10 μM de EBR reduziram C_i em 14% e 27%, respectivamente, em relação as plantas irrigadas. Enquanto que nas plantas sem EBR o C_i não diferença estatística entre plantas sob déficit hídrico e irrigadas. Aos 12 dias, não houve diferença de C_i nas plantas sob déficit hídrico em comparação as plantas irrigadas nas concentrações de 0,05 e 0,10 μM de EBR, porém, as plantas sem aplicação de EBR, aumentaram 17%, e em relação as irrigadas, respectivamente. Aos 18 dias sob déficit hídrico não teve diferença significativa em relação as plantas irrigadas (Figura 4C).

Nas plantas sob déficit hídrico, aos seis dias de exposição ao estresse, a assimilação fotossintética de carbono reduziu 40%, 38% e 49% nas plantas tratadas com a concentração de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação às plantas bem irrigadas. (Figura 4D). Já aos 12 dias, foi observado redução semelhante de 89% para as concentrações de 0 e 0,05 μM de EBR e 79% para a concentração de 0,10 μM de EBR, em comparação as plantas bem irrigadas. Da mesma maneira, aos 18 dias de déficit hídrico, foi constatado que plantas submetidas ao estresse tiveram redução semelhante de 80% para as concentrações de 0 e 0,05 μM de EBR, e 62% para concentração de 0,10 μM de EBR de redução da A , em comparação às plantas bem irrigadas.

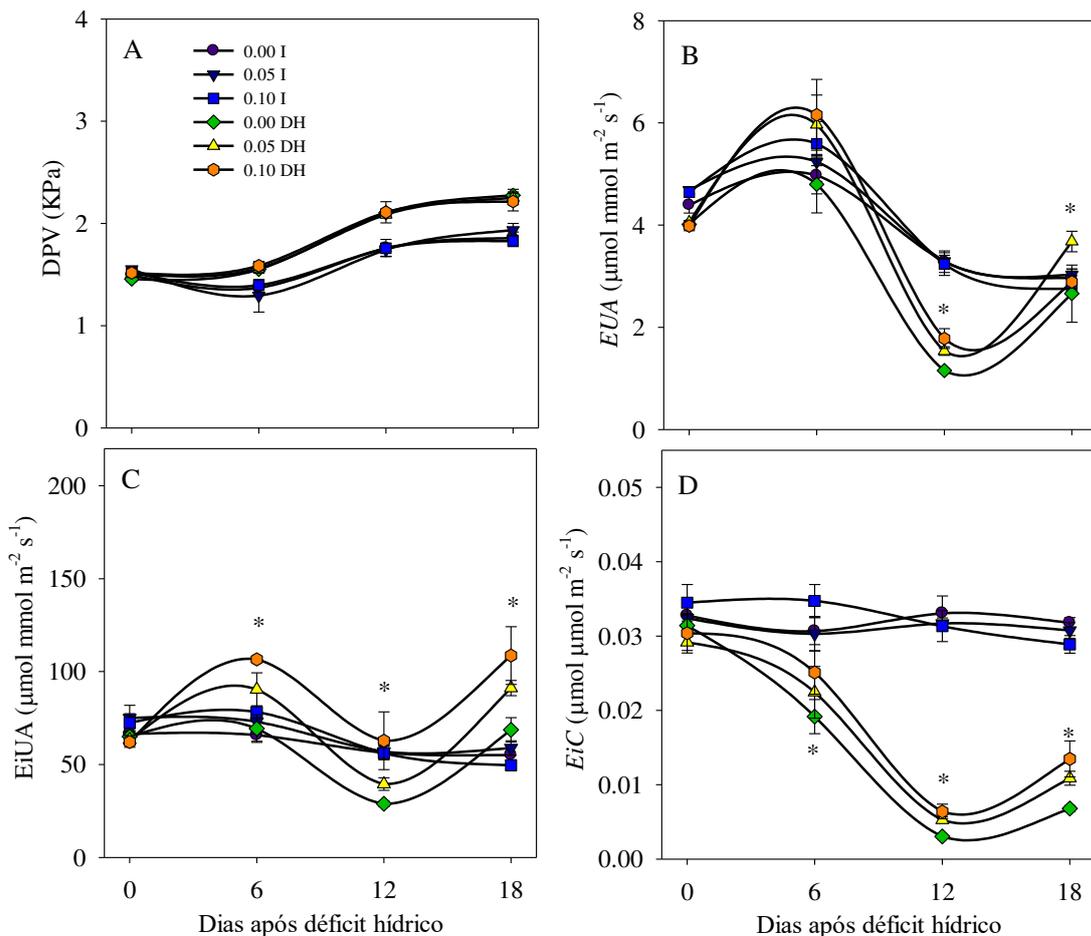
7.2 Déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar, eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência instantânea de carboxilação (EIC)

As plantas de açaí irrigadas, não apresentaram diferenças estatísticas relacionadas ao déficit de pressão vapor entre a folha e o ar ($DPV_{\text{-folha-ar}}$), eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência instantânea de carboxilação (EIC) entre as concentrações de EBR (Figura 5).

No dia 0, ao observar os valores de $DPV_{\text{-folha-ar}}$, não foram encontradas diferenças estatísticas entre as plantas bem irrigadas e as plantas sob déficit hídrico em todas as concentrações de EBR (Figura 5A). No entanto, aos seis dias sob déficit hídrico, as plantas sem EBR e na concentração de $0,05 \mu\text{M}$ de EBR sob déficit hídrico apresentaram aumento de 13% em $DPV_{\text{-folha-ar}}$, e 20% na concentração de $0,10 \mu\text{M}$ em comparação as plantas bem irrigadas.

Aos 12 dias plantas sob déficit hídrico, tiveram redução 19% no $DPV_{\text{-folha-ar}}$ nas concentrações 0 e $0,05 \mu\text{M}$ de EBR, e 20% em $0,10 \mu\text{M}$ de EBR em comparação às plantas bem irrigadas. Durante os 18 dias do experimento, as plantas de açaí sob déficit hídrico tiveram aumento de 22%, 16% e 21% em relação às plantas bem irrigadas.

Figura 5- Influência do brassinosteroides e déficit hídrico sobre o déficit de pressão vapor entre a folha e o ar ($DPV_{\text{-folha-ar}}$) (A), eficiência do uso da água (EUA) (B), eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) (C) e eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (D) em plantas jovens de açaí.



0, 0,05 e 0,10 μM de 24-epibrassinolideo; I = plantas irrigadas; DH = plantas sob déficit hídrico.

Plantas de açaí irrigadas e submetidas ao déficit hídrico e tratadas com brassinosteróides não apresentaram diferença significativa no ponto inicial do déficit hídrico para a eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (Tabela 4) (Figura 5).

Tabela 4 – Análise de variância referente a eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e eficiência instantânea de carboxilação (EiC) e temperatura foliar em plantas de açaí irrigadas e sob déficit hídrico e tratadas com EBR nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR.

Valor de P				
6 Dias				
FV	GL	EUA	EIUA	EIC
EBR	2	0,6508 ^{ns}	0,0046 ^{**}	0,0320 ^{ns}
RH	1	0,3070 ^{ns}	0,0068 ^{**}	0,0000 ^{***}
EBR x RH	2	0,5575 ^{ns}	0,2102 ^{ns}	0,6177 ^{ns}
Cv%		10,29	20,68	16,59
12 Dias				
FV	GL	EUA	EIUA	EIC
EBR	2	0,2064 ^{ns}	0,0732 [*]	0,8405 ^{ns}
RH	1	0,0000 ^{***}	0,0376 [*]	0,0000 ^{***}
EBR x RH	2	0,1387 ^{ns}	0,660 ^{ns}	0,1868 ^{ns}
Cv%		16,39	34,85	18,34
18 Dias				
FV	GL	EUA	EIUA	EIC
EBR	2	0,0010 ^{**}	0,5557 ^{ns}	0,3453 ^{ns}
RH	1	0,1867 ^{ns}	0,0150 [*]	0,0000 ^{***}
EBR x RH	2	0,1050 ^{ns}	0,3905 ^{ns}	0,0061 ^{**}
Cv%		11,84	55,75	16,15

G L. = Graus de Liberdade; CV (%) = Coeficiente de Variação. ns: não significativo; *, ** e *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade, respectivamente.

Aos seis dias, plantas sob déficit hídrico que receberam aplicações de 0,05 e 0,10 μM de EBR apresentaram aumento na EUA de 13% e 10%, respectivamente em comparação às plantas bem irrigadas, enquanto nas plantas sem aplicação de EBR não houve diferença estatística nos valores de EUA (Figura 5B). Já aos 12 dias houve redução nos valores de EUA nas plantas sob déficit hídrico de 64%, 53% e 45% nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente. Aos 18 dias, houve aumento de 21% nos valores de EUA nas plantas sob déficit hídrico tratadas com 0,05 μM de EBR, em relação as bem irrigadas, enquanto nas concentrações de 0 e 0,10 μM de EBR foi semelhante entre plantas estressadas e irrigadas. De maneira semelhante, a EIUA aos seis dias, nas plantas de açaí submetidas ao déficit aumentou em 23% e 36% nas plantas com aplicações de 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente, quando comparadas às plantas bem irrigadas, enquanto não houve variação nas plantas sem EBR (Figura 5C). Aos 12 dias as plantas sob déficit hídrico que receberam 0 e 0,05 μM de EBR tiveram redução de 48% e 30% em comparação às plantas bem irrigadas, enquanto na concentração de 0,10 μM não houve variação. Já aos 18 dias houve aumento da EIUA de 54% quando se aplicou 0,05 e 0,10 μM de EBR, enquanto nas plantas não tratadas com EBR o aumento foi de apenas 24% em relação às bem irrigadas.

As plantas irrigadas não apresentaram diferença significativa entre as concentrações para a eficiência instantânea da carboxilação em nenhuma das épocas avaliadas (Figura 5D). Contudo, aos seis dias, plantas de açaí sob déficit hídrico, tiveram redução nos valores de EiC nas concentrações 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR de 11%, 26% e 28%, respectivamente em comparação as plantas bem irrigadas. Aos 12 dias houve redução de EiC, em 90%, 84% e 80% nas concentrações de EBR de 0, 0,05 e 0,10 μM em relação as plantas bem irrigadas. Já aos 18 dias as reduções nas plantas sob déficit hídrico foram de 78%, 64% e 55% nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação as plantas bem irrigadas.

7.3 Fluorescência da clorofila *a*

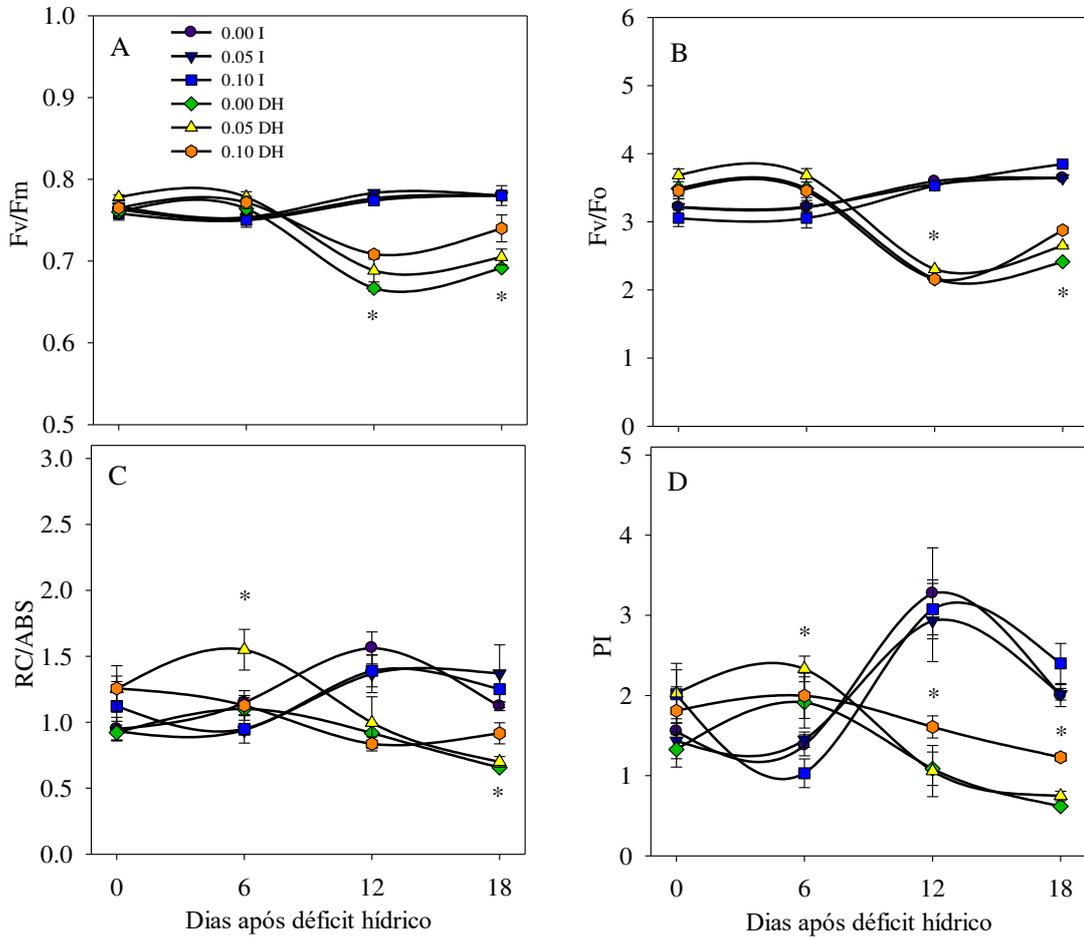
As plantas de açaizeiro bem irrigadas não apresentaram alterações significativas entre as concentrações de EBR para eficiência quântica máxima do FSII (F_v/F_m), eficiência primária do FSII (F_v/F_o), densidade de centros de reação ativos do FSII (RC/ABS) e índice fotossintético (PI) nenhuma das avaliações. Enquanto isso, nas plantas sob déficit hídrico essas características variaram entre as concentrações de EBR (Tabela 5) (Figura 6).

Tabela 5- Análise de variância referente a máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II (Fv/Fm), densidade de centros de reação ativos do FSII (RB/ABS), razão Fv/Fo e índice fotossintético (PI) em plantas jovens de açaí irrigadas e sob déficit hídrico e tratadas com brassinosteroides nas concentrações de 0, 0,05 e 0,010 µM de EBR.

Valor de P					
FV	GL	<i>Fv/Fm</i>	<i>RC/ABS</i>	<i>Fv/Fo</i>	<i>PI</i>
6 DIAS					
EBR	2	0,5771 ^{ns}	0,0895 ^{ns}	0,3561 ^{ns}	0,1801 ^{ns}
RH	1	0,0041 [*]	0,0027 [*]	0,0019 ^{**}	0,0001 ^{***}
EBR x RH	2	0,6939 ^{ns}	0,0044 [*]	0,7728 ^{ns}	0,5257 ^{ns}
Cv%	5	2,45	19,47	9,80	29,01
12 DIAS					
BRs	2	0,0480 [*]	0,5674 ^{ns}	0,9120 ^{ns}	0,9184 ^{ns}
RH	1	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0001 ^{***}
BRs x RH	2	0,0149 [*]	0,5131 ^{ns}	0,8906 ^{ns}	0,5141 ^{ns}
Cv%	5	2,39	24,70	16,53	46,04
18 DIAS					
BRs	2	0,0555 ^{ns}	0,1836 ^{ns}	0,0480 [*]	0,0058 [*]
RH	1	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}	0,0000 ^{***}
BRs x RH	2	0,0555 ^{ns}	0,3014 ^{ns}	0,5445 ^{ns}	0,8091 ^{ns}
Cv%	5	3,13	26,00	9,93	36,80

G L. = Graus de Liberdade; CV (%) = Coeficiente de Variação. ns: não significativo; *, ** e *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade, respectivamente.

Figura 6- Influência do brassinosteróides e déficit hídrico em plantas jovens de açaí sobre a eficiência quântica máxima do FSII (Fv/Fm) (A), eficiência primária do FSII (Fv/Fo) (B), densidade de centros de reação ativos do FSII (RC/ABS) (C) e Índice fotossintético (PI) (D).



0, 0,05 e 0,10 μM de 24-epibrassinolideo; I = plantas irrigadas; DH = plantas sob déficit hídrico.

A eficiência quântica máxima do FSII (Fv/Fm) nas plantas sob déficit hídrico também não variou entre as concentrações de EBR. Contudo, aos 12 dias, as plantas estressadas tiveram redução de 13% e 12% nas concentrações de 0 e 0,05 μM de EBR, enquanto na concentração 0,10 μM de EBR foi observado redução de 8% em relação as plantas bem irrigadas. Aos 18 dias, as plantas submetidas ao déficit hídrico tiveram redução de 11%, 9% e 5% nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação as plantas bem irrigadas (Figura 6A).

A razão Fv/Fo, aos seis dias sob déficit hídrico teve redução de 8%, 14% e 13% nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação as plantas bem irrigadas. Já aos 12 dias plantas sob déficit hídrico tiveram redução de 39%, 35% e 38% nas concentrações 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação as plantas irrigadas.

Aos 18 dias, foi observado redução de 33%, 27% e 25% na razão F_v/F_0 nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 de μM de EBR, respectivamente em plantas sob déficit hídrico em relação as plantas bem irrigadas (Figura 6B).

Aos seis dias, a razão RC/ABS nas plantas sob déficit hídrico teve aumento de 28% na concentração de 0,05 μM de EBR em relação as plantas irrigadas, enquanto nas concentrações de 0 e 0,10 μM de EBR não houve variação entre plantas sob déficit hídrico e irrigadas. Aos 12 dias, as plantas de açaí sob déficit hídrico diminuíram a razão RC/ABS, não diferindo estatisticamente entre as concentrações 0, 0,05 e 0,10 de μM de EBR, em comparação as plantas bem irrigadas. Já aos 18 dias, RC/ABS teve redução de 41%, 48% e 26% em plantas de açaí sob déficit hídrico nas concentrações 0, 0,05 e 0,10 de μM de EBR, respectivamente em comparação as plantas bem irrigadas (Figura 6C).

Para os valores de PI Total foram encontradas diferenças significativas entre as plantas bem irrigadas e sob déficit hídrico durante todo o período avaliado. Aos seis dias, foi observado aumento de 38%, 52% e 80% nas plantas sob déficit hídrico nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 de μM de EBR, respectivamente, em comparação às plantas bem irrigadas (Figura 6D). No entanto, aos 12 dias, os valores de PI reduziram nas plantas sob déficit hídrico, com redução de 66%, 63% e 47%, respectivamente em comparação as plantas irrigadas. Essa resposta permaneceu aos 18 dias, com redução de 69%, 62% e 48% nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação as plantas bem irrigadas (Figura 6D).

7.4 Pigmentos fotossintéticos

Aos 18 dias após o período de déficit hídrico, as plantas que foram irrigadas, não tiveram diferença estatística nos teores de clorofila *a*, *b*, clorofila total (*a* + *b*) e carotenoides (Tabela 6). Contudo, o conteúdo de clorofila *a* nas plantas sob déficit hídrico, na concentração de 0,10 μM de EBR não diferiu estatisticamente em comparação as plantas irrigadas, já nas concentrações de 0 e 0,05 μM de EBR teve redução de 22% e 17%, respectivamente em comparação as plantas bem irrigadas (Figura 7).

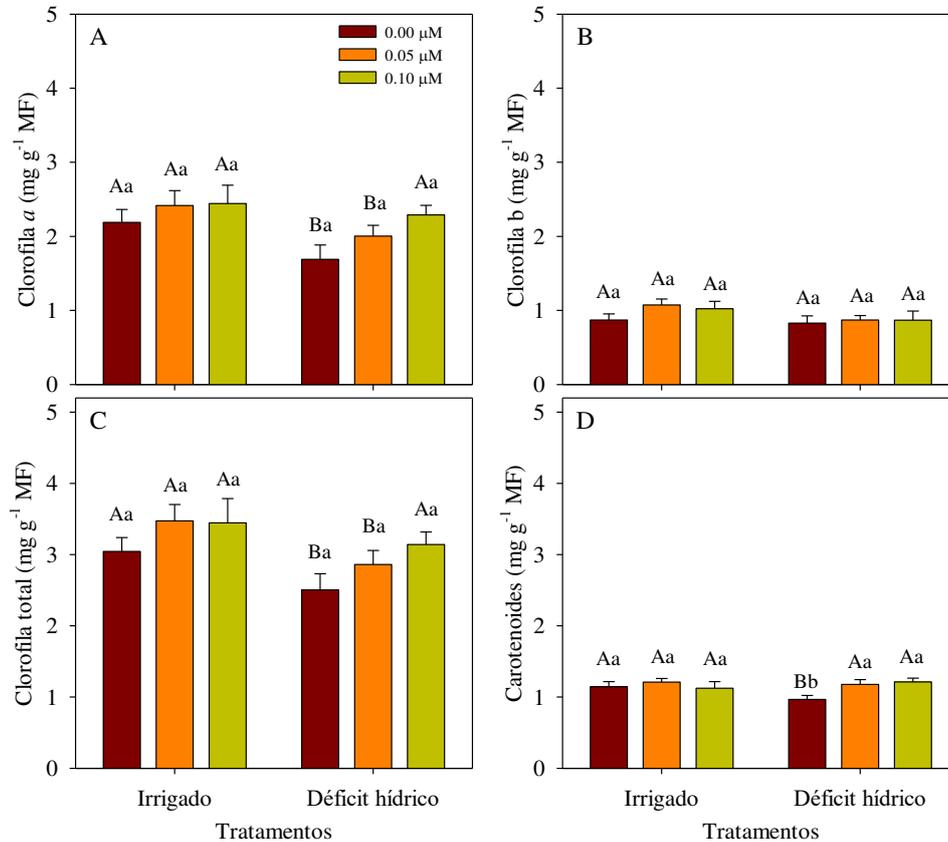
Tabela 6- Análise de variância referente teor de clorofila *a* (CL *a*), clorofila *b* (CL *b*), clorofila total (*a+b*) e carotenoides (*car*), conteúdo relativo de água (CRA) e prolina (Pro) em plantas jovens de açaí irrigadas e sob déficit hídrico e aplicações de brassinosteroides nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR.

Fv	GL	Valor de P					
		Cl <i>a</i>	Cl <i>b</i>	Cl <i>t</i>	Car	CRA	Pro
EBR	2	0,0068*	0,4379 ^{ns}	0,0311*	0,0662 ^{ns}	0,9670 ^{ns}	0,0675 ^{ns}
RH	1	0,0016***	0,1154 ^{ns}	0,0047 ^{ns}	0,4174 ^{ns}	0,003*	0,0000*
EBR x RH	2	0,3560 ^{ns}	0,7122 ^{ns}	0,7074 ^{ns}	0,1042 ^{ns}	0,5974 ^{ns}	0,0365*
Cv%	5	0,001	26,37	0,0089	12,95	7,04	0,1502 ^{ns}

* Médias seguidas de letras maiúsculas não diferem entre o regime hídrico (RH) para as mesmas concentrações. Letras minúsculas nas colunas não diferem entre concentrações de brassinosteróides (0, 0,05, 0,10 μM) dentro de cada tratamento hídrico ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

O conteúdo clorofila *b*, em plantas sob déficit hídrico não diferiu estatisticamente nas concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR em comparação as plantas irrigadas. No entanto, o conteúdo de clorofila *total* nas plantas sob déficit hídrico com as concentrações de 0 e 0,05 μM de EBR tiveram diminuição semelhante de 17%, enquanto a concentração de 0,10 μM de EBR teve redução de 8% em relação as plantas bem irrigadas (Figura 7A). O conteúdo de carotenoides em plantas submetidas ao déficit hídrico sem aplicação do EBR apresentou decréscimo de 14% em relação as plantas bem irrigadas, já nas plantas que receberam aplicações de 0,05 e 0,10 μM de EBR o conteúdo de carotenoides não foi alterado entre as plantas expostas ao déficit hídrico e bem irrigadas (Figura 7D).

Figura 7- Conteúdos de clorofila *a* (Cl *a*), clorofila *b* (Cl *b*), clorofila total (*a*+*b*) e Carotenoides (*car*) em folhas de plantas jovens de açaí submetidas ao déficit hídrico em diferentes concentrações de brassinosteróides após 18 dias de déficit hídrico (0, 0,05 e 0,10 μM de EBR).

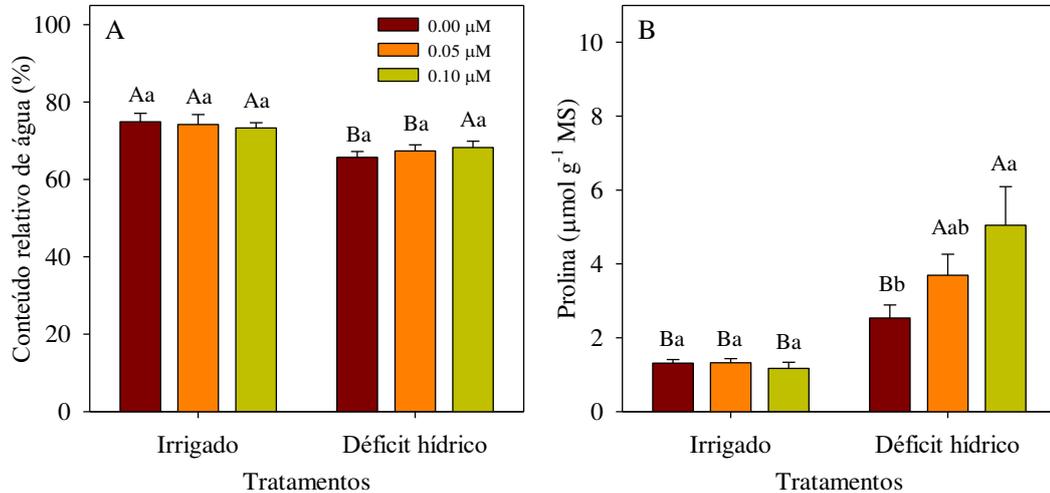


* Médias seguidas de letras maiúsculas iguais não diferem entre plantas irrigadas e sob déficit hídrico para as mesmas concentrações. Letras minúsculas iguais nas colunas não diferem entre concentrações de brassinosteróides (0, 0,05 e 0,10 μM de EBR) dentro de cada tratamento hídrico ao nível de 5% de probabilidade, através do teste de Tukey; 0, 0,05 e 0,10 μM de 24-epibrassinolideo.

7.5 Conteúdo relativo de água (CRA)

O conteúdo relativo de água teve efeito significativo entre as concentrações de brassinosteróides apenas nas plantas sob déficit hídrico (Figura 8A).

Figura 8- Conteúdo relativo de água (CRA) e prolina em folhas de açaí submetidas a diferentes concentrações de 0, 0,05 e 0,10 μM de EBR déficit hídrico.



* Médias seguidas de letras maiúsculas iguais não diferem entre plantas irrigadas e sob déficit hídrico para as mesmas concentrações. Letras minúsculas iguais nas colunas não diferem entre concentrações de brassinosteróides (0, 0,05, 0,10 μM de EBR) dentro de cada tratamento hídrico ao nível de 5% de probabilidade, pelo do teste de Tukey 0, 0,05 e 0,10 μM de 24-epibrassinolideo.

Observou-se que após os 18 dias, o CRA foi menor nas plantas sob déficit hídrico nas concentrações de 0 e 0,05 μM de EBR, em que reduziu 12% e 9%, respectivamente, enquanto nas plantas tratadas com 0,10 μM de EBR o CRA foi estatisticamente igual em comparação às plantas irrigadas, ou seja, nessa concentração de EBR, o CRA das plantas sob déficit hídrico foi mantido (Figura 8A).

7.6 Prolina

Em plantas de açaizeiro foi observado aumento no conteúdo de prolina sob déficit hídrico em comparação as plantas irrigadas (Tabela 6). Nas plantas sob déficit hídrico, o conteúdo de prolina aumentou 64% e 76% nas plantas que receberam a aplicação de 0,05 e 0,10 μM de EBR, respectivamente em comparação as plantas bem irrigadas, enquanto nas plantas que não receberam aplicação de EBR o aumento foi apenas de 48% (Figura 8 B).

8. DISCUSSÃO

As alterações observadas pelas reduções nas trocas gasosas devido ao déficit hídrico também foram observadas em plantas de açaí com 21 dias sob estresse hídrico moderado e severo, como observado por Barbosa et al., (2017). Essas reduções podem estar relacionadas ao fato de plantas jovens de açaí serem mais sensíveis ao déficit hídrico moderado ou severo e consequentemente prejudicando o desenvolvimento da planta (SILVESTRE et al., 2016).

À medida que os valores da condutância estomática reduziram nas plantas de açaí também foram reduzidas as taxas de transpiração devido a redução da turgescência das células guarda, que influencia no fechamento dos estômatos e, como resultado na diminuição da condutância estomática e na perda de água (MACHADO et al., 2009). Resultados semelhantes foram relatados por Carvalho et al., (2017) em plantas de açaí e juçara submetidas ao déficit hídrico durante 60 dias, em que o estresse ocasionou redução no teor de água do solo e consequentemente aumentou o fechamento estomático, e diminuição da taxa de carboxilação, e de transpiração. Isso porque g_s é fortemente influenciada pelo déficit hídrico, sendo a abertura estomática dependente do estado hídrico da folha e da demanda evaporativa da atmosfera o que consequentemente, causa alteração na taxa de transpiração (CORDEIRO et al., 2012). A condutância estomática diminui em resposta ao aumento do déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar, e essa alteração está ligada à taxa de transpiração foliar (KUMAGAI et al., 2015).

A assimilação fotossintética de carbono apresentou menor redução nas concentrações de EBR em plantas de açaí submetidas ao déficit hídrico, em comparação as plantas sem o EBR, enquanto foi acentuada nas plantas sem o EBR à medida que o déficit hídrico se prolongava. Isso foi devido à baixa condutância estomática que afetou diretamente a taxa fotossintética, devido a menor quantidade de CO_2 no processo da carboxilação em plantas exposta ao estresse hídrico (CALBO; MORAES, 2000; PINTO et al., 2014). Esses resultados corroboram com os resultados de Mota et al., (2016) em que a restrição hídrica prolongada também ocasionou um decréscimo na A em plantas coco-de-espinho (*Acrocomia aculeata*).

Resultados semelhantes foram observados em plantas de dendezeiros expostas a deficiência hídrica prolongada, que demonstraram redução na taxa fotossintética, condutância estomática e transpiração observadas quando submetidas sob déficit hídrico (COSTA et al., 2018). Segundo Magalhães Filho et al., (2008), taxa de transpiração e condutância estomática são as primeiras respostas para diminuir a perda de água na planta e como consequência ocasiona decréscimo da fotossíntese.

O aumento nas taxas de C_i na cavidade subestomática em plantas de açaí sob déficit hídrico pode estar relacionada a diminuição da g_s e E que facilitou a entrada de CO_2 por difusão, mediante o déficit hídrico ocorreu o controle das moléculas de água em relação a cada molécula de CO_2 , e conseqüentemente reduzindo A (BRODRIBB, 1996; LAWLOR; CORNIC, 2002). Resultados similares foram relatados por Repellin et al., (1997) em plantas de coqueiro (*Cocos nucifera*), e em plantas de macaúba (Mota et al., 2016) que tiveram aumento nas taxas de C_i submetidos a restrição hídrica.

As plantas de açaí submetidas ao déficit hídrico que receberam o EBR apresentaram menor redução nas taxas de g_s , E , C_i e A em comparação as que não receberam o hormônio, de maneira que o EBR atuou com efeito semelhante ao ácido abscísico e também amenizou os danos severos da deficiência hídrica (HNILYKA et al., 2010). De acordo com Hu et al., (2013), plantas de *Capsicum annuum* quando submetidas ao déficit hídrico e tratadas com EBR tiveram os efeitos negativos do estresse reduzidos, em comparação a plantas que não receberam o hormônio. Semelhantemente, plantas de *Vigna radiata* também tiveram menores reduções nas trocas gasosas das plantas submetidas ao déficit hídrico e tratadas com EBR (AFZAL et al., 2014). Conforme Yu et al., (2004) o EBR ameniza os danos do déficit hídrico em relação a assimilação fotossintética, devido ao hormônio melhorar a eficiência da enzima Rubisco que é incumbido pelo processo de carboxilação de CO_2 .

O $DPV_{\text{folha-ar}}$ aumentou em plantas de açaí submetidas ao déficit hídrico, e aumento na temperatura foliar, pois, houve o fechamento estomático para reduzir a perda de água através das folhas, e a redução da perda de água funciona como sinalizadores de estresse na planta. Portanto, essa associação favorece o aquecimento da superfície foliar e conseqüentemente a perda da capacidade de dissipação térmica afetando as trocas gasosas da planta (ENDRES et al., 2010; SILVA et al., 2013; SARAIVA et al., 2014).

A deficiência hídrica aumentou a eficiência instantânea do uso da água (EUA) em relação as plantas bem irrigadas. As plantas de açaí sob déficit hídrico, apresentaram mecanismo adaptativo referente a diminuição da condutância estomática e transpiração, elevando EUA e EIUA. Devido a essas condições manteve a assimilação fotossintética de carbono, resultados semelhantes foram encontrados em plantas de eucalipto (MENDES, et. al., 2013). A EIUA é um parâmetro fisiológico que evidencia que a redução de água na planta afeta diretamente a abertura estomática, sendo indicada como uma estratégia da planta para reduzir a perda de água para o ambiente (VÍTOLO, et al., 2012).

Ocorreu menor redução da eficiência quântica máximo do fotossistema II (F_v/F_m) nas plantas de açaí sob déficit hídrico que foram tratadas com o EBR em comparação as que não

receberam o hormônio. Plantas de *Incarvillea delavayi* quando exposta a deficiência hídrica e tratadas com EBR tiveram menor redução na razão Fv/Fm, evidenciando que o EBR é capaz de amenizar o processo de fotoinibição ocasionado pela deficiência hídrica (CAI et al., 2010). Isso pode evidenciar que a utilização do EBR foi capaz de aliviar a fotoinibição provocada pelo déficit hídrico e atuou com efeito de proteção sobre a estrutura e função do complexo oxigenador do FSII nestas folhas (LI et al., 2012).

A diminuição da razão de Fv/Fo em açazeiros sob déficit hídrico é um indicativo de danos foto-oxidativos no FSII nas estruturas dos tilacóides, provavelmente estimulado por espécies reativas de oxigênio criadas em decorrência da grande quantidade de energia luminosa que chega no FSII e que não é absorvida durante as reações fotoquímicas (FOYER et al., 2012). Resultados semelhantes foram encontrados em plantas de palma e dendezeiros sob estresse hídrico (SURESH et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2018). Os danos foto-oxidativos ocasionam modificações nas propriedades físicas e químicas das membranas do tilacóide e causam inatividade do transporte de elétrons, o que acarreta em decréscimo no rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), e redução da eficiência da carboxilação (ARAÚJO & DEMINICIS, 2009; KALAJI et al., 2016).

A redução da razão RC/ABS aos 18 dias em plantas de açaí sob déficit hídrico pode estar associada a fatores como alteração no tamanho funcional do sistema antena do FSII, no número desses complexos, ou a inativação dos centros de reação não redutor (EULLAFFROY et al., 2009). Resultados semelhantes foram encontrados em mudas de ameixeira quando submetidas ao déficit hídrico durante 21 dias, apresentando aumento na razão RC/ABS (MARTINAZZO et al., 2013). Essa redução na razão RC/ABS é um indicativo sobre a estabilidade dos centros de reações e sua ligação com os complexos antena de captura de luz onde pode ocorrer reações de forma silenciosa (CHEN et al., 2014). Essa condição explica a menor redução de RC/ABS, aos 18 dias após o déficit hídrica, que ocorreu uma breve inativação de uma parte dos centros de reação ativos transformando-os em não-redutores de QA (YUSUF et al., 2010; REDILLAS et al., 2011).

O índice fotossintético (PI) sofreu reduções aos 12 e 18 dias nas plantas de açaí sob déficit hídrico, com menor redução nas plantas tratadas com EBR. Essa redução ocorreu devido ao prolongamento do estresse, e evidenciando que a deficiência hídrica afetou além do FSII, a atividade do FSI. A menor redução de PI aos seis dias pode estar relacionada à ação do EBR e a baixa capacidade fotossintética ocorrendo a adaptação na fase inicial do déficit hídrico (OUKARROUM et al., 2007). A menor redução referente Fv/Fm, Fv/Fo, razão RC/ABS, índice fotossintético nas plantas de açaí que receberam 0,10 μM de EBR sugere que esse

resultado ocorreu devido a proteção do PSII contra a superexcitação por dissipação de energia nas antenas do PSII sob estresse hídrico (Sanda et al., 2011; Hu et al., 2013).

Os teores de clorofila *a* e total em plantas que receberam 0,10 μM de EBR submetidas ao déficit hídrico não diferiram das plantas bem irrigadas. Já a clorofila *b* e os carotenoides de plantas sob déficit hídrico não apresentaram diferença estatística nas concentrações de 0,05 e 0,10 μM de EBR em comparação às plantas bem irrigadas. Esses resultados indicam que a manutenção dos carotenoides nas plantas sob déficit hídrico que receberam aplicação de EBR foi eficiente na dissipação do excesso de energia luminosa usado pelas plantas mediante as condições em que estavam expostas, além disso, que os carotenoides atuam na fotoproteção das plantas (FAROOQ et al., 2009). Além dessas funções, o EBR é responsável por melhorias no sistema antioxidante que proporcionam proteção ao aparelho fotossintético e conseqüentemente amenizam os danos nas trocas gasosas, proporcionando aumento no teor de clorofila e promove a manutenção da assimilação fotossintética de carbono em condições de estresse hídrico (DESOKY et al., 2021). Os carotenoides também atuam como pigmentos acessórios das clorofilas, pigmentos importantes nas reações fotoquímicas, favorecendo na absorção luminosa, e conversão dessa na produção de fotoassimilados e, dessa forma, em acúmulo de biomassa (PESSOA, et al., 2017). O EBR atenuou os efeitos negativos do déficit hídrico sobre os pigmentos fotossintetizantes, pois sofreram menor efeito referente ao estresse foto-oxidativo nos cloroplastos, devido a clorofila participar do funcionamento do aparato fotossintético, por ser uma molécula que está diretamente ligada no complexo de luz do PSII, sendo 0,10 μM de EBR mais eficiente (FLETA-SORIANO e MUNNÉ-BOSCH 2016; CHEN et al., 2016).

No trabalho com plantas de *Vitis vinifera* L. submetidas a deficiência hídrica e tratadas com EBR, foi observado que o hormônio aliviou a perda de clorofila induzida pelo déficit hídrico quando comparadas com o tratamento controle (WANG et al., 2014). A utilização de EBR nas atividades fotossintéticas foram relatados em plantas de pinhão manso que foram influenciadas positivamente pela aplicação do hormônio (OLIVEIRA et al., 2017). A diminuição da eficiência de produção de fotoassimilados em plantas submetidas ao déficit hídrico é uma evidência dos danos fotoinibitórios, que reduz a eficiência do sistema consumir os elétrons gerados pela radiação luminosa, conseqüentemente produzindo quantidades elevadas de EROs pelo fotossistema II (SNIDER et al., 2014; EL-MAGEER et al., 2016).

O déficit hídrico proporcionou uma redução no conteúdo relativo de água nas folhas de ação sob déficit hídrico nas concentrações 0 e 0,05 μM de EBR devido à menor quantidade de água existente no substrato e pela taxa de transpiração, que induz a planta a perda de água para a atmosfera (CANAVAR, et al., 2014). Sugere-se que o déficit hídrico ocasionou diminuição

na condutância estomática, sendo observado redução significativa até os 18 dias nas plantas. A redução da condutância estomática em resposta ao déficit hídrico está associada ao decréscimo do teor relativo de água e, possivelmente, ao acúmulo de ácido abscísico em folhas (KALAJI, et al., 2016). Porém a concentração 0,10 μM de EBR não diferiu estatisticamente das plantas irrigadas, esse resultado é explicado devido concentração de 0,10 μM de EBR ser capaz de manter o conteúdo relativo de água mesmo sob déficit hídrico, sendo o hormônio capaz de fazer a manutenção da permeabilidade de membrana da planta e também melhorando os potenciais de água, soluto e pressão (FAROOQ, et al., 2009; DESOKY, et al., 2021).

Os brassinosteroides e o ácido abscísico são hormônios vegetais extremamente importantes pois atuam na tolerância a estresses ambientais, como o déficit hídrico. Na presente pesquisa, foi perceptível que os tratamentos com o EBR permitiram uma manutenção da hidratação das células vegetais, sobretudo com 0,10 μM , de EBR, atenuando os efeitos do déficit hídrico nessas plantas sob estresse, pois foi possível observar valores semelhantes de CRA em comparação aos valores das plantas bem irrigadas. Resultados semelhantes aos relacionados à atenuação do estresse foram encontrados em mudas de andiroba, ipê-roxo, seringueira quando submetidas ao déficit hídrico (CHEN et al., 2010; PESSOA et al., 2017).

No presente estudo, ocorreu aumento no teor de prolina em plantas submetidas ao déficit hídrico. Esse acúmulo de prolina é uma estratégia metabólica da planta para amenizar os danos causados pelo déficit hídrico nas folhas e conseqüentemente diminuir os danos oxidativos (SIDDIQUI et al., 2018). A prolina é um osmorregulador que propicia às células vegetais a redução máxima do Ψ_w , facilitando que as células das raízes consigam absorver água do solo mesmo sob restrição hídrica, sendo uma resposta estratégica através das vias metabólicas para amenizar os danos causados à planta (ANJUM et al., 2011). Plantas que acumulam prolina nas folhas em condições de restrição hídrica, geralmente apresentam redução do potencial osmótico e, conseqüentemente, aumento da eficiência no uso da água (JIMÉNEZ et al., 2013).

O açazeiro teve suas condições melhoradas quando submetidas a aplicação do EBR, aumentando o teor de prolina e mantendo o teor relativo de água nas folhas, principalmente nas plantas pulverizadas com 0,10 μM de EBR. Resultados semelhantes foram relatados por Mahesh (2013), em mudas de rabanete em que houve aumento no teor de prolina em plantas submetidas ao déficit hídrico prolongado durante 18 dias. Nesse estudo, as aplicações exógenas de BRs nas concentrações de 1,0 e 2,0 μM de EBR proporcionaram aumento em torno de 80% no teor de prolina em comparação ao controle.

O aumento no teor de prolina é considerado uma estratégia da planta para melhorar a eficiência e manutenção do status hídrico foliar (CORDEIRO et al., 2017). Semelhantemente,

o cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum* Schum), submetido a restrição hídrica por 18 dias, apresentou aumento de 51% no teor de prolina nas plantas sob estresse hídrico, sendo um forte indicativo de ajuste osmótico (CUNHA et al., 2018).

9. CONCLUSÃO

A aplicação foliar de brassinosteroides em plantas jovens de açaí sob déficit hídrico aumenta o teor de prolina, a taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração e as eficiências no uso da água e da carboxilação, além da eficiência máxima do fotossistema II e a densidade de centros de reação ativos; mantém a concentração dos pigmentos fotossintéticos e o conteúdo relativo de água na folha, quando comparada com plantas que não receberam o hormônio, contribuindo para a melhorar a tolerância de mudas de açaí a escassez hídrica. A aplicação de brassinosteroides na concentração de 0,10 μM é mais eficiente que a aplicação de 0,05 μM de epibrassinolídeo.

10. REFERÊNCIAS

- AFZAL, A.; GULZAR, I.; SHAHBAZ, M.; ASHRAF, M. water deficit induced regulation of growth, gas exchange, chlorophyll fluorescence, inorganic nutrient accumulation and antioxidative defense mechanism in mungbean (*Vigna radiata* L.). **J Appl Bot-Angew.** v.87, p.147–156, 2014.
- ANJUM, S. A. XIE, X.Y.; WANG, L. C.; SALEEM, M. F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 9, p. 2026-2032. 2011.
- ANJUM, S. A.; TANVEER, M.; ASHRAF, U.; HUSSAIN, S.; SHAHZAD, B.; KHAN, I.; WANG, L.; Effect of progressive drought stress on growth, leaf gas exchange, and antioxidant production in two maize cultivars. **Environmental Science and Pollution Research**, v.23, p. 17132-17141, 2016.
- ARAÚJO, C. S.; RUFINO, C. P. B.; BEZERRA, J. L. S.; ANDRADE NETO, R. C.; LUNZ, A. M. P. Crescimento de mudas de açaizeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) submetidas a diferentes doses de fósforo. **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, v.5, n.1, p.102-111, 2018.
- ARAÚJO, S. A. do C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da Fotossíntese. **Revista brasileira de Biociências**. v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.
- BAJGUZ, A.; HAYAT, S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. **Plant Physiology And Biochemistry**, v. 47, n. 1, p.1-8, 2009.
- BARBOSA, M. A. M, LOBATO, A. K. S.; PEREIRA, T. S.; VIANA, G. D. M.; BARBOSA, J. R. S.; COELHO, K. N. N. Antioxidant system is insufficient to prevent cell damages in *Euterpe oleracea* exposed to water deficit. **Emir J Food Agric** v.29, p.206–211, 2017.
- BATISTA, L. A. GUIMARÃES, R. J.; PEREIRA, F. J.; CARVALHO, G. R.; CASTRO, E. M. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. **Revista Ciência Agronômica**, v. 41, n. 3, p. 475–481, 2010.
- BRODRIBB, T. Dynamics of changing intercellular CO₂ concentration (c_i) during drought and determination of minimum functional c_i. **Plant Physiol**, v.111, p.179–185, 1996.
- CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. de. Efeito da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açaí). **Revista Brasileira de Botânica**, v.23, n.3 p.225-230, 2000.
- CAI, Y.F., ZHANG, S.B., HU, H., LI, S.Y.: Photosynthetic performance and acclimation of *Incarvillea delavayi* to water stress. - **Biologia Plantarum**, v.54, p. 89-96, 2010.
- CANAVAR, O.; GOTZ, K.; ELLMER, F.; CHMIELEWSKI, F.; KAYNAK, M. A.; Determination of the relationship between water use efficiency, carbon isotope discrimination and proline in sunflower genotypes under drought stress. **Australian Journal of Crop science**, v.8, n.2, p.232-242, 2014.

- CHEN, S. G.; STRASSER, R. J.; QIANG, S. In vivo assessment of effect of phytotoxin. CHOJNACKA, K.; MICHALAK, I.; DMYTRYK, A.; GRAMZA, M.; SŁOWIŃSKI, A.; GÓRECKI, H. Algal extracts as plant growth biostimulants. **Marine algae extracts: processes, products, and applications**, p. 189-212b, 2014.
- CHEN, X.; LI, H.; PANDEY, M. K.; YU, S. Draft genome of the peanut ag genome progenitor (*arachis duranensis*) provides insights into geocarpy, oil biosynthesis, and allergens. **Eviatar Nevo**. v. 113, n.24, p. 6785-6790, 2016.
- CORDEIRO, Y. E. M.; VALE, M. S. V.; SANTOS, B. G.; PENA, H. W. A.; PAULA, M. T. Crescimento e trocas gasosas de plantas jovens de açaí (*Euterpe oleraceae*) submetidas a diferentes estresses hídricos na Amazônia oriental. **Naturalia**, Rio Claro, v. 35, p.7-26, 2012.
- CORDEIRO, Y. E. M.; TAVARES, F. B.; NASCIMENTO, A. W. DE S.; PENA, H. W. A. Aspectos bioquímicos de plantas jovens de açaizeiro (*Euterpe oleraceae*) sob dois regimes hídricos na Amazônia Oriental. **Biota Amazônia**, v. 7, n. 3, p. 52-56, 2017.
- COSTA, S. J.; ERASMO, E. A. L.; TAVARES, T. C. O.; SILVA, J.; Respostas fisiológicas de dendê submetidas ao estresse hídrico em condições do cerrado. **Revista Brasileira de Agropecuária Sustentável**, v.8, n.3, p.92-99, 2018.
- CORNIC, G.; FRESNEAU, C. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. **Ann Bot**, v.89, p. 887–894, 2002.
- CUNHA, R. L. M.; da GALVÃO, J. R.; ALVES, R. M.; GOMES, V. A.; OLIVEIRA, F. C. de.; FERREIRA, I. V. L. Ecofisiologia de progênie de cupuaçuzeiro submetida a déficit hídrico e reidratação. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, v. 12, n. 2, p. 2500-509, 2018.
- DESOKY, E.-S. M.; MANSOUR, E.; ALI, M. M. A.; YASIN, M. A. T.; ABDUL-HAMID, M. I. E.; RADY, M. M.; ALI, E. F. Exogenously Used 24-Epibrassinolide Promotes Drought Tolerance in Maize Hybrids by Improving Plant and Water Productivity in an Arid Environment. **Plants**, v.10, p. 354, 2021.
- DIVI, U.; RAHMAN, T.; KRISHNA, P. Gene expression and functional analyses in brassinosteroid – mediated stress tolerance. **Plant Biotechnol J**. v.14, n.1, p.419-32, 2016.
- EL-MAGEER, T.A.A.; SEMIDA, W.M.; MOHAMED, G.F.; RADY, M.M. Combined effect of foliar-applied salicylic acid and deficit irrigation on physiological-anatomical responses; and yield of squash plants under saline soil. **South African Journal of Botany**, v. 106, p. 8-16, 2016.
- ENDRES, L.; SOUZA, J. L.; TEODORO, I.; MARROQUIM, P. M. G.; SANTOS, C. M.; BRITO, J. E. D. . Alteração troca gasosa causada por déficit hídrico durante a fase reprodutiva feijão. **Revista Brasileira Engenharia Agrícola Ambiental**, v. 14, n. 3, p.11-16, 2010.
- EULLAFFROY, P.; FRANKART, P.; AZIZ, A.; COUDERCHET, M. Energy fluxes and driving forces for photosynthesis in *Lemna minor* exposed to herbicides. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v.90, p.172-178, 2009.

- FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA S. M. A. Plant drought stress: Effects mechanisms and management. **Agronomy for sustainable development**, v. 29, n.1, p. 185-212, 2009.
- FLETA-SORIANO, E.; MUNNÉ-BOSCH, S. Stress Memory and the Inevitable Effects of Drought: A Physiological Perspective. **Front. Plant Sci.** 7:143, 2016.
- FOYER, C.H., NEUKERMANS, J., QUEVAL, G., NOCTOR, G., HARBINSON, J. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 1637-1661, 2012.
- GOMES, M. M. A. Physiological effects related to brassinosteroid application in plants. In: HAYAT, S.; AHMAD, A. Brassinosteroids: a class of plant hormone. New York: **Springer**, p. 119-142, 2011.
- HU, W.H.; YAN, X.H.; XIAO, Y. A.; ZENG, J. J.; QIA, H. J.; OGWENO, J. O.; 24-Epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum annuum*. **Sci Horticulture-Amsterdam** v.150, p.232–237, 2013.
- JIMÉNEZ, S.; DRIDI, J.; GUTIERREZ, D.; MORET, D.; IRIGOYEN, J. J.; MORENO, M. A.; GOGORCENA, I. Physiological, biochemical and molecular responses in four *Prunus* rootstocks submitted to drought stress. **Tree physiology**, v. 33, p. 1061-1075. 2013.
- KALAJI, H. M.; JAJOO, A.; OUKARROUM, A.; BRESTIC, M.; ZIVCAK, M.; SAMBORSKA, I. A.; CETNER, M. D.; LUKASIK, I.; GOLTSEV, V; LADLE, R. J. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 38, n. 4, 2016.
- KUMAGAI, T. O.; MUDD, R. G.; GIAMBELLUCA, T. W.; et al.,. How do rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations behave under seasonal water stress in northeastern Thailand and central Cambodia. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 213, p. 10-22. 2015.
- LANGARO, A. C. Alterações fisiológicas na cultura do tomateiro devido à deriva simulada de herbicidas. **Revista Brasileira de Herbicidas**. v. 13, n. 1, p. 40-46, 2014.
- LI, Y.H.; LIU, Y.J.; XU, X.L.; JIN, M.; NA, L.Z. and ZHANG, H. Effect of 24-epibrassinolide tenuazonic acid on PSII reaction centers. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 84, p. 10–21. 2012.
- LAWLOR, D. W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant Cell Environ**, v.25, p.275–294.
- MACHADO, R.S.; RIBEIRO, R.V.; MARCHIORI, P.E.R.; MACHADO, D.F.S.P.; MACHADO, E.C.; LANDELL, M.G.A. Respostas biométricas e fisiológicas ao déficit hídrico em cana-de-açúcar em diferentes fases fenológicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 12, p. 1575-1582, 2009.
- MAGALHÃES FILHO, J. R.; AMARAL, L. R.; MACHADO, D. F. S. P.; MEDINA, C. L. MACHADO, E. C. O déficit hídrico, trocas gasosas e crescimento de raízes em Orange Tree 'Valência' sobre dois porta-enxertos. **Bragantia**, v. 67, n. 1, p. 75-82, 2008.

- MAHESH, K.; BALARAJU, P.; RAMAKRISHNA, B.; RAO, S. S. R. Effect of Brassinosteroids on Germination and Seedling Growth of Radish (*Raphanus sativus* L.) under PEG-6000 Induced Water Stress. **American Journal of Plant Sciences** v.4, n.12, p. 9, 2013.
- MAR, C. C.; CONCEIÇÃO, H. E. O.; SANTOS, A. B. R.; VIÉGAS, I. J. M.; SILVA, F. S. N. Produção de massa seca e área foliar do açaizeiro sob déficit hídrico. **Revista Agroecossistemas**, v.5, n. 2, p.14-23, 2014.
- MARINHO, J. P.; KANAMORI, N.; FERREIRA, L. C.; Characterization of Molecular and Physiological Responses Under Water Deficit of Genetically Modified Soybean Plants Overexpressing the AtAREB1 Transcription Factor. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 34, n.2, p.410-426, 2015.
- MARTINAZZO, E. G.; PERBONI, A. T.; OLIVEIRA, P. V.; BIANCHI, V. J.; BACARIN, M. A. Atividade fotossintética em plantas de ameixeira submetidas ao déficit hídrico e ao alagamento. **Ciências Rural**, v.43, n.1, p. 35-41, 2013.
- MENDES, H. S. J.; PAULA, N. F.; SCARPINATTI, E. A.; PAULA, R. C. Respostas fisiológicas de genótipos de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* à disponibilidade hídrica e adubação potássica. **Cerne**, v.19, n. 4, 2013.
- MONTEIRO, J. G.; CRUZ, F. J. R.; DURVALINA, M. B. N.; SANTOS, M. M. Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. **Pesq. agropec. bras.**, v.49, n.1, p.18-25, 2014.
- MOTA, C. S.; OLIVA, M. A. Matter accumulation and photosynthetic responses of macaw palm to cyclical drought. **Revista Caatinga**, v. 29, n.4, p. 850-858, 2016
- OLIVEIRA, H. O.; CASTRO, G. L. S.; CORRÊA, L. O.; SILVESTRE, W. V. D. et al. Coupling physiological analysis with proteomic profile to understand the photosynthetic responses of young Euterpe oleracea palms to drought. **Photosynthesis Research**, v. 140, p. 189-205, 2018.
- OLIVEIRA, L. M.; SILVA, J. N.; COELHO, C. C. R. Pigmentos fotossintetizantes, aminoácidos e proteínas em plantas jovens de graviola submetida ao déficit hídrico. **Revista Agroecossistemas**, v.5, n.1, p.3944, 2017.
- OUKARROUM, A.; MADIDI, S. E.; SCHANSKER.; STRASSER, R. J.; Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental Botany**, v.60, p.438-446, 2007.
- OSAKABE, Y.; OSAKABE, K.; SHINOZAKI, K.; TRAN, L. S. P. Response of plants to water stress. **Plant Science**, v.5, 2014.
- PELEG, Z.; BLUMWALD, E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. **Curr Opin Plant Biol**, v.14 p.290–295, 2011.
- PESSOA, J. L.; FREIRE, A. L. O.; COSTA, A. S. Trocas gasosas de plantas de *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos submetidas ao déficit hídrico e posterior reidratação. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, v. 16, n. 3, p. 269-276, 2017.

PINTO, C. M.; TÁVORA, F. J. A. F.; PINTO, O. R. O. Relações hídricas, trocas gasosas em amendoim, gergelim e mamona submetidos a ciclos de deficiência hídrica. **Revista Agropecuária Técnica**, v. 35, n. 1, p. 31-40, 2014.

PORTINHO, J. Á.; ZIMMERMANN, L.M.; BRUCK, M. R. Efeitos benéficos do açaí. **Journal of Nutrology**, v.5, n.1, p.15-20. 2012.

REDILLAS, M. C. F. R.; STRASSER, R. J.; JEONNG, J, S.; The use of JIP test to evaluate drought tolerance of transgenic rice overexpressing OsNAC10. **Plant Biotechnol.** v.5, p. 169-175, 2011.

REPELLIN, A. et al. Relações hídricas e trocas gasosas em jovens coqueiro (*Cocos nucifera* L.) como influenciadas pelo déficit hídrico. **Canadian Journal of Botany**, v. 75, n. 3, p. 18-27, 1997.

SANDA, S.; YOSHIDA, K.; KUWANO, M.; KAWAMURA, T.; MUNEKAGE, YN, AKASHI, K.; YOKOTA, A. Responses of the photosynthetic electron transport system to excess light energy caused by water deficit in wild watermelon. **Physiol. Plant**, v.142, p. 247–264, 2011.

SARAIVA, G. F. R.; ANDRADE, R. S.; SOUZA, G. M. Termografia por infravermelho como ferramenta de diagnóstico precoce de estresse hídrico severo em soja. **Agrarian Academy**, v.1, n. 2, p. 158-169, 2014.

SHARMA, P.; BHARDWAJ, R.; ARORA, N.; ARORA, H. K.; KUMAR, A. Effects of 28-homobrassinolide on nickel uptake, protein content and antioxidative defence system in *Brassica juncea*. **Biologia Plantarum**, v. 52, n. 4, p. 767-70, 2008.

SIDDIQUI, H.; HAYAT, S.; BAJGUZ, A. Regulation of photosynthesis by brassinosteroids in plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 40, n. 59, p. 1–15, 2018.

SILVA, M. R. da; MARTIN, T. N.; ORTIZ, S.; BERTONCELLI, P.; VONZ, D. Desempenho agrônomo de genótipos de milho sob condições de restrição hídrica. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 35, n. 1, p. 202-212, 2013.

SILVA, V. A. ; SALGADO, S. M. L. ; SA, L. A. ; REIS, A. M. ; SILVEIRA, H. R. O. ; MENDES, A. N. G. ; BARBOSA, J. P. R. A. D. ; PEREIRA, A. A. . Uso de características fisiológicas na identificação de genótipos de café arábica tolerantes ao *Meloidogyne Paranaensis*. **Coffee Science**, v. 10, p. 242-250, 2015.

SILVESTRE, W. V. D.; PINHEIRO, H. A.; SOUZA, R. O. R. M.; PALHETA, L. F. Morphological and physiological responses of açaí seedlings subjected to diferente watering regimes. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.20, n.4, p.364-371. 2016.

SNIDER, J. L.; COLLINS, G. D.; WHITAKER, J.; PERRY, C. D.; CHASTAIN, D. R. Electron transport through photosystem II is not limited by a wide range of water deficit conditions in field-grown *Gossypium hirsutum*. **Journal Agronomy & Crop Science**, v. 200, p. 77–82, 2014.

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; KANTHA, D.L.; KUMAR, M.K. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 549-556, 2012.

UNTERHOLZNER, S. J.; ROZHON, W.; PAPACEK, M.; CIOMAS, J.; LANGE, T.; KUGLER, K. G.; MAYER, K. F.; SIEBERER, T.; POPPENBERGER, B. Brassinosteroids Are Master Regulators of Gibberellin Biosynthesis in Arabidopsis. **The Plant Cell**, v. 27, n. 8, p. 2261-2272, 2015.

VARDHINI, B. V. Application of brassinolide mitigates saline stress of certain metabolites of sorghum grown in Karaikal. **Journal of Phytology**, v. 4, n. 4, p. 1-3. 2012.

VIÉGAS, I. J. M.; FRAZÃO, D. A. C.; THOMAZ, M. A. A.; CONCEIÇÃO, H. E. O.; PINHEIRO, E. Limitações nutricionais para o cultivo do açaizeiro em latossolo amarelo textura média, Estado do Pará. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.26, n.2, p.382-384, 2004.

VÍTOLO, H. F.; SOUZA, G. M.; SILVEIRA, J. A. G. Cross-scale multivariate analysis of physiological responses to high temperature in two tropical crops with C3 and C4 metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, v. 80, n. 9, p. 54-62, 2012.

WANG, L. F. Physiological and molecular responses to drought stress in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 83, p. 243-249. 2014.

WU, X.; YAO, X.; CHEN, J.; ZHU, Z.; ZHANG, H.; ZHA, D. Brassinosteroids protect photosynthesis and antioxidant system of eggplant seedlings from high-temperature stress. **Acta Physiol. Plant.** v. 36, n. 2, p.251-261, 2014.

YU, J.; HUANG, L. F.; HU, W. H.; ZHOU, Y, H.; MAO, W. H.; YE, S. F.; NOGUÉS, S. A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus*. **Journal of experimental botany**, v. 55, n. 399, p.1135-1143, 2004.

YUSUF, M.A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI, R.; STRASSER, R.J.; TSIMILLIMICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N.B. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic Brassica juncea plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**. v. 1797, p. 1428- 1438, 2010.