



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
DOUTORADO EM AGRONOMIA

PATRICIA CARDOSO ANDRADE NAVEGANTES

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS EM DUAS CULTIVARES
COMERCIAIS DE AÇAIZEIRO (*Eutерpe oleracea* Mart.) SUBMETIDAS AO
DÉFICIT HÍDRICO**

BELÉM-PA

2023

PATRICIA CARDOSO ANDRADE NAVEGANTES

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS EM DUAS CULTIVARES
COMERCIAIS DE AÇAIZEIRO (*Euterpe oleracea* Mart.) SUBMETIDAS AO
DÉFICIT HÍDRICO**

Tese apresentada à Universidade Federal Rural da
Amazônia, como parte das exigências do
Programa de Pós Graduação em Agronomia, para
obtenção do título de Doutora.

Área de concentração: Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro.

BELÉM-PA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Bibliotecas da Universidade Federal Rural da Amazônia
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

N323r Navegantes, Patricia Cardoso Andrade
RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS EM DUAS CULTIVARES COMERCIAIS DE
AÇAIZEIRO (*Euterpe oleracea* Mart.) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO / Patricia Cardoso Andrade
Navegantes. - 2023.
69 f. : il.

Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Agronomia (PPGA), Campus Universitário de
Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém, 2023.
Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro

1. açaí . 2. ajustamento osmótico. 3. eficiência do uso da água . 4. enzimas antioxidantes . 5.
peroxidação lipídica. I. Pinheiro, Hugo Alves, *orient.* II. Título

CDD 632.1

PATRICIA CARDOSO ANDRADE NAVEGANTES

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS EM DUAS CULTIVARES
COMERCIAIS DE AÇAIZEIRO (*Eutерpe oleracea* Mart.) SUBMETIDAS AO
DÉFICIT HÍDRICO**

Tese apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Programa de Pós Graduação em Agronomia, para obtenção do título de Doutora. Área de concentração: Agronomia.

21/06/2023

Data de aprovação

Banca examinadora

_____ (Orientador)

Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro

Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA

_____ (Membro 1)

Dr. Leandro Dias da Silva

Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - UESB

_____ (Membro 2)

Prof. Dr. Dalton Dias da Silva Júnior

Universidade Federal do Amazonas - UFAM

_____ (Membro 3)

Prof. Dr. Marco Antônio Menezes Neto

Universidade Federal do Pará - UFPA

_____ (Membro 4)

Dr. Marcelo Murad Magalhães

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária– EMBRAPA

AGRADECIMENTOS

A DEUS, por ter sido bondoso e amoroso, bem como por toda a força concedida para que conseguisse chegar até aqui.

À minha família, minha mãe Dinéia, meu pai Lauzeniro e minha irmã Samia pela força, compreensão, oração, torcida e ajuda incondicional ao longo desses anos. Ao meu esposo Rubem Júnior pelo amor, paciência e companheirismo durante essa trajetória, sendo o maior incentivador dos meus estudos.

A minha filha, Luísa Andrade, que mesmo sem entender me deu força, coragem, paciência e um amor que ultrapassa os limites. E que um dia, ela saberá de todo o esforço e dos dias e noites que precisei deixá-la para que conseguisse concluir esta etapa. Te amo, meu amor!

Ao meu orientador Prof. Hugo Alves Pinheiro, por todo ensinamento concedido, pela genialidade em repassar seu conhecimento e por todos os conselhos ao qual sou grata e que levarei para minha vida profissional.

Aos meus amigos, Wagner Lopes, Flávio Rodrigues, Rosane Chaves, Camila Brandão, Lucélia Costa, André Costa, por toda ajuda, pois sem vocês não existiria essa tese. Muito obrigada!

Ao Dr. Roberto Lisboa e Neuza, pelo suporte durante a realização de algumas análises no laboratório de análises de sistemas sustentáveis (LASS). Obrigada!!

Ao professor Cândido Neto e Gustavo, pela disponibilidade em contribuir para que algumas análises fossem realizadas no EBPS. Gratidão!

Aos amigos de convivência diária, Auricilene Moreira, Samara Souza e Beatriz pelas risadas, almoços na salinha e amizade, deixando o dia-a-dia da pós-graduação mais leve.

A Mila Façanha, pela ajuda durante o desenvolvimento da tese, dando suporte para que pudesse executar este trabalho.

Um agradecimento a minha amiga Lucélia Costa, que esteve ali durante esses quatro anos, sempre apoiando, enxugando minhas lágrimas e dando força para que esse ciclo terminasse com êxito. Muito obrigada!

A Dra. Socorro Padilha, pelo apoio e ajuda durante a implantação do experimento. Ao Euclides Ribeiro (*in memoriam*) pela amizade, por toda ajuda, por todos os ensinamentos desde os tempos de graduação e por toda torcida, pois sei que de onde estiveres sempre estará torcendo por mim. Muito obrigada, meu amigo!

Aos professores Mário Lopes e Walter Velasco, pelos conselhos, ajuda e orientações durante o desenvolvimento desta tese. Muito Obrigada!

A UFRA pela formação e titulação concedida. Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia e ao corpo docente, pela oportunidade da realização do doutorado. Bem como a Coordenação

de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brasil) pela bolsa de pós-graduação concedida.

A todas as pessoas que não foram citadas, mas que contribuíram direta ou indiretamente para a realização e conclusão do doutorado. Muito obrigada!

Ninguém ignora tudo. Ninguém sabe tudo. Todos nós sabemos alguma coisa. Todos nós ignoramos alguma coisa. Por isso aprendemos sempre.

(Paulo Freire)

RESUMO

O déficit hídrico é considerado um dos fatores abióticos que afetam o crescimento e desenvolvimento do açaizeiro na região Norte. Nos plantios comerciais da espécie, a cultivar (cv.) BRS-Pará tem sido largamente cultivada, pois apresenta boa aptidão para áreas de terra firme, as quais estão propensas a períodos de deficiência hídrica ao longo do ano. Recentemente, uma nova cv. de açaí, chamada BRS-Pai d'égua, foi desenvolvida para plantios em áreas de terra firme. Embora as respostas da cv. BRS-Pará ao déficit hídrico tenham sido exploradas nos últimos anos, nada se conhece acerca da cv. BRS-Pai d'égua, permitindo estabelecer a hipótese de que essas cultivares de açaizeiro possam diferir na tolerância ao déficit hídrico. Portanto, este trabalho teve por objetivo avaliar a magnitude das alterações nas variáveis fisiológicas e bioquímicas relacionadas à eficiência do uso da água, ao ajustamento osmótico e às respostas fotoquímicas e de defesa antioxidante em plantas das duas cultivares de açaizeiro (BRS-Pará e BRS-Pai d'égua) submetidas ao déficit hídrico. O experimento consistiu em um tratamento controle, em que as plantas foram mantidas sob irrigação plena; e déficit hídrico, em que a irrigação foi suspensa para a indução do estresse. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, em fatorial 2 x 2 (duas cultivares e dois regimes hídricos), com cinco repetições. As avaliações ocorreram quando o potencial hídrico na antemanhã das plantas em déficit hídrico atingiu cerca de - 2,5 MPa. As plantas em déficit hídrico das duas cultivares apresentaram reduções similares na taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*), contudo, os efeitos do déficit hídrico causaram reduções na condutância estomática (*g_s*) e aumento nas eficiências do uso da água instantânea (*A/E*) e intrínseca (*A/g_s*) de forma mais expressiva em plantas em déficit hídrico de BRS-Pai d'égua do que nas plantas de BRS-Pará. A concentração foliar de prolina aumentou nas plantas em déficit hídrico das duas cultivares, enquanto as concentrações de carboidratos solúveis totais e sacarose foram diminuídas. Não houve efeito do estresse na concentração foliar de glicina betaína e não foi observado ajustamento osmótico nas plantas em déficit hídrico de nenhuma das cultivares. As plantas em déficit hídrico da cv. BRS-Pai d'égua demonstraram controle estomático mais eficiente e por isso exibiram maior *A/g_s* que a cv. BRS-Pará. Ao avaliarmos a fluorescência da clorofila *a*, os pigmentos cloroplastídicos, as enzimas antioxidantes e as concentrações de aldeído malônico (MDA) e de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) das plantas sob estresse, foi observada a ocorrência de danos foto-oxidativos ao fotossistema II e aos lipídeos de membrana, indicando que ambas as cultivares demonstraram sensibilidade ao estresse oxidativo mediado pelo déficit hídrico. Conclui-se que a cv. BRS-Pai d'égua relevou menores danos ao estresse oxidativo do que a cv. BRS-Pará, com aumentos de 354% de MDA e 121% de H₂O₂, demonstrando que seu sistema de defesa foi mais eficiente, podendo sugerir que a BRS-Pai d'égua é mais tolerante ao déficit hídrico do que a cv. BRS-Pará.

PALAVRAS-CHAVE: açaí, ajustamento osmótico, eficiência do uso da água, enzimas antioxidantes, estresse oxidativo, peroxidação lipídica, prolina.

ABSTRACT

Water deficit is considered one of the abiotic factors that affect the growth and development of açazeiro in the North region. In commercial plantations of the species, the cultivar BRS-Pará has been widely cultivated, as it has good suitability for terra firme areas, which are prone to periods of water deficiency throughout the year. Recently, a new açai cv. called BRS-Pai d'égua was developed for planting in terra firme areas. Although the responses of cv. BRS-Pará to water deficit have been explored in recent years, nothing is known about cv. BRS-Pai d'égua, allowing to establish the hypothesis that these açai cultivars may differ in tolerance to water deficit. Therefore, this work aimed to evaluate the magnitude of changes in physiological and biochemical variables related to water use efficiency, osmotic adjustment and photochemical and antioxidant defense responses in plants of the two açazeiro cultivars (BRS-Pará and BRS-Pai d'égua) submitted to water deficit. The experiment consisted of a control treatment, in which the plants were kept under full irrigation; and water deficit, in which irrigation was suspended to induce stress. The experimental design was entirely randomized, in a 2 x 2 factorial (two cultivars and two water regimes), with five replications. The evaluations occurred when the water potential in the morning of the plants in water deficit reached about - 2.5 MPa. Water-deficient plants of the two cultivars showed similar reductions in net CO₂ assimilation rate (A), however, the effects of water deficit caused reductions in stomatal conductance (gs) and increased instantaneous (A/E) and intrinsic (A/g_s) water use efficiencies more significantly in water-deficient BRS-Pai d'égua plants than in BRS-Pará plants. The leaf concentration of proline increased in water-deficient plants of both cultivars, while the concentrations of total soluble carbohydrates and sucrose were decreased. There was no effect of stress on the leaf concentration of glycine betaine and no osmotic adjustment was observed in water-deficient plants of either cultivar. Water-deficient plants of cv. BRS-Pai d'égua showed more efficient stomatal control and therefore exhibited higher A/g_s than cv. BRS-Pará. When evaluating chlorophyll *a* fluorescence, chloroplast pigments, antioxidant enzymes and concentrations of malonic aldehyde (MDA) and hydrogen peroxide (H₂O₂) of plants under stress, photo-oxidative damage to photosystem II and membrane lipids was observed, indicating that both cultivars showed sensitivity to oxidative stress mediated by water deficit. It is concluded that cv. BRS-Pai d'égua revealed lower oxidative stress damage than cv. BRS-Pará, with increases of 354% MDA and 121% de H₂O₂, demonstrating that its defense system was more efficient, and may suggest that BRS-Pai d'égua is more tolerant to water deficit than cv. BRS-Pará.

KEYWORDS: assai, osmotic adjustment, water use efficiency, antioxidant enzymes, oxidative stress, lipid peroxidation, proline.

LISTA DE ABREVIATURAS

A - Taxa de assimilação líquida de CO₂

A/E – Eficiência instantânea da água

A/g_s – Eficiência intrínseca do uso da água

APX – Peroxidase do ascorbate

CAT – Catalase

Chl – Clorofila

C_i - Concentração de CO₂ intercelular

DPV – Déficit de pressão de vapor

E - Transpiração

E_iC - eficiência de carboxilação

ETR/A - razão entre taxa de transporte de elétrons (*ETR*) e assimilação líquida de CO₂ (*A*)

g_s - Condutância estomática

GB – Glicina betaína

F₀ - Fluorescência inicial

F_m - Máxima fluorescência

F_s - Fluorescência em estado estacionário

F'_m - Fluorescência máxima adaptada ao claro

F_v/F_m - Eficiência máxima do fotossistema II

F_v'/F_m' - Eficiência máxima do fotossistema II no claro

H₂O₂ – Peróxido de hidrogênio

NPQ - Coeficiente de extinção não fotoquímica

qP - Coeficiente de extinção fotoquímica

PAR - Radiação fotossinteticamente ativa

ΦPSII - Eficiência quântica do fotossistema II

Pro – Prolina

MDA - Aldeído malônico

RWC – Conteúdo relativo de água

SOD – Dismutase do Superóxido

Suc – Sacarose

T_{ar} - Temperatura do ar

TSC – Carboidratos solúveis totais

UR_{ar} - Umidade relativa

Ψ_{pd} – Potencial hídrico na antemanhã

Ψ_s – Potencial osmótico

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

2 WATER-DEFICIT INDUCES DIFFERENTIAL ADJUSTMENTS IN INTRINSIC WATER USE EFFICIENCY IN TWO COMMERCIAL CULTIVARS OF ASSAI PALM (*EUTERPE OLERACEA* MART.)

Fig. 1. Pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}) in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean \pm S.E. ($n = 5$). Asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, $P < 0.001$).....26

Fig. 2. Net CO₂ assimilation rate (A , Fig. 2a), stomatal conductance (g_s , Fig. 2b), and transpiration rate (E , Fig. 2c) in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean \pm S.E. ($n = 5$). In Fig. 2a, asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, $P < 0.001$). In Fig. 2b and 2c, the uppercase letters compare different cultivars within the same watering regime (cultivar effect) and lowercase letters compare each cultivar separately upon different watering regimes (watering regime effect). Means followed by different uppercase and lowercase are statistically different by Tukey's test ($P < 0.05$).....28

Fig. 3. Instantaneous (A/E , Fig. 2a) and intrinsic (A/g_s , Fig. 2b) water use efficiency in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean \pm S.E. ($n = 5$). In Fig. 3a, asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, $P < 0.001$). In Fig. 3b, the uppercase letters compare different cultivars within the same watering regime (cultivar effect) and lowercase letters compare each cultivar separately upon different watering regimes (watering regime effect). Means followed by different uppercase and lowercase are statistically different by Tukey's test ($P < 0.05$).....29

Fig. 4. Foliar concentration of proline (Pro, Fig. 4a), total soluble carbohydrates (TSC, Fig. 4b), and sucrose (Suc, Fig. 4c) in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean \pm S.E. ($n = 5$). In Fig. 4a and 4b, asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, $**P < 0.01$ and $***P < 0.001$). In Fig. 4c, the uppercase letters compare different cultivars within the same watering regime (cultivar effect) and lowercase letters compare each cultivar separately upon different watering regimes (watering regime effect). Means followed by different uppercase and lowercase are statistically different by Tukey's test ($P < 0.05$).....30

Fig. 5. Leaf osmotic potential (Ψ_s , Fig. 5a) and relative water content (RWC, Fig. 5b) in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean \pm S.E. ($n = 5$). Asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, $**P < 0.01$ and $***P < 0.001$).....31

LISTA DE TABELAS

2 WATER-DEFICIT INDUCES DIFFERENTIAL ADJUSTMENTS IN INTRINSIC WATER USE EFFICIENCY IN TWO COMMERCIAL CULTIVARS OF ASSAI PALM (*EUTERPE OLERACEA* MART.)

Table 1. F-test coefficients and significance levels for the effects of cultivar (Cv), watering regime (WR), and Cv x WR interaction on physiological and biochemical variables in two assai plant materials (BRS-PA and BRS-PDE) under two watering regimes (control and water-deficit).....26

3 INDUÇÃO DE DANOS OXIDATIVOS AO FOTOSISTEMA II E LÍPIDEOS DE MEMBRANA EM DUAS CULTIVARES DE AÇAIZEIRO (*Euterpe oleracea* Mart.) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO

Tabela 1 - Alterações na taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*), condutância estomática (*g_s*), concentração subestomática de CO₂ (*C_i*) e eficiência de carboxilação (*EiC*) em duas cultivares comerciais de açaizeiro (BRS-Pará e BRS-Paidégua) submetidos a estresse hídrico progressivo.....49

Tabela 2 - Alterações na eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), eficiência da de energia de excitação dos centros de reação FSII abertos (F'_v/F'_m), , coeficiente de dissipação não-fotoquímica (NPQ), coeficiente de extinção fotoquímica (*qP*), rendimento quântico real do transporte de elétrons do PSII (Φ PSII) e razão entre taxa de transporte de elétrons (*ETR*) e assimilação líquida de CO₂ (*A*) (*ETR/A*).....50

Tabela 3 - Concentrações de clorofila *a* (Chl *a*), clorofilas totais (Chl *a+b*), razão clorofila *a* e clorofila *b* (Chl *a/b*), carotenóides totais (CAR_{Tot}) e razão clorofilas totais e carotenóides totais (Chl *a+b*/CAR_{Tot}) em duas cultivares de açaizeiro (BRS Pará e BRS Pai dégua) submetidas ao déficit hídrico.....50

Tabela 4 – Atividades de superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT) em duas cultivares de açaizeiro (BRS-Pará e BRS-Paidégua) submetidos ao déficit hídrico progressivo.....51

Tabela 5 - Peroxidação lipídica estimada como equivalentes de ácido malônico (MDA) e concentrações de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) em duas cultivares de açaizeiro submetidas ao déficit hídrico..... 51

SUMÁRIO

RESUMO	16
ABSTRACT	17
1 CONTEXTUALIZAÇÃO.....	10
REFERÊNCIAS	14
2 WATER-DEFICIT INDUCES DIFFERENTIAL ADJUSTMENTS IN INTRINSIC WATER USE EFFICIENCY IN TWO COMMERCIAL CULTIVARS OF ASSAI PALM (<i>Euterpe oleracea</i> Mart.)*	17
ABSTRACT	18
2.1 Introduction	19
2.2 Material and methods	21
2.3 Results	25
2.4 Discussion.....	32
2.5 Conclusions	34
REFERENCES	35
3 INDUÇÃO AO ESTRESSE OXIDATIVO DUAS CULTIVARES DE AÇAIZEIRO (<i>Euterpe oleracea</i> Mart.) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO**	41
RESUMO	41
3.1 Introdução.....	42
3.2 Material e Métodos.....	44
3.3 Resultados	48
3.4 Discussão	52
3.5 Conclusão	57
REFERÊNCIAS	58
4. CONCLUSÃO GERAL	65

1 CONTEXTUALIZAÇÃO

O açazeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) é uma palmeira nativa do estuário da floresta Amazônica, com predominância nos Estados do Pará, Amapá, Maranhão, Mato Grosso e Tocantins; e em alguns países da América do Sul como Colômbia, Equador, Guiana, Suriname e Venezuela (YAMAGUCHI et al., 2015; HOMMA et al., 2006). No entanto, as maiores populações naturais dessa espécie são encontradas na Amazônia Oriental, tendo o Rio Amazonas como seu centro de origem, principalmente em áreas de várzea, igapó e terra firme (CAVALCANTE et al., 1991). A diversidade populacional do gênero *Euterpe* não está claramente definida, podendo variar de 30 a 50 espécies. Destas, cinco são naturais do Brasil, sendo três delas de interesse agroindustrial, a saber o açazeiro (*Euterpe oleracea* Mart.), o palmitero (*E. edulis* Mart.) e o açaí do Amazonas (*E. precatoria* Mart.), todas voltadas para a produção de frutos e palmito (HENDERSON, 2000; OLIVEIRA, MOCHIUTTI, FARIAS NETO, 2009).

O açazeiro, pertencente à família Arecaceae, é uma monocotiledônea perene, com reprodução assexuada e sexuada, com predominância da alogamia, devido a incompatibilidade e assincronia floral que a espécie apresenta durante as fases de floração (OLIVEIRA, MOCHIUTTI, FARIAS NETO, 2009). Além disso, possui caule do tipo estipe e hábito de crescimento cespitoso, ou seja, vários perfilhos que formam uma touceira (EMBRAPA, 2008). Esta característica diferencia *E. oleracea* de outras espécies do gênero *Euterpe*, as quais também formam frutos que produzem o “suco de açaí”, mas não perfilham, sendo conhecidos como açaí “solteiro” ou “solitário”, com ocorrência em outras regiões do Brasil (YAMAGUCHI et al., 2015). A planta possui folhas compostas pinadas e sistema radicular fasciculado, lançando raízes do tipo aerênquimas que podem chegar até 40 cm acima do solo (HENDERSON; GALEANO, 1996). A inflorescência do tipo cacho, é formada pela presença de flores masculinas e femininas, estas inseridas em ráquias, que compõe um ráquis. As flores femininas encontram-se entre duas flores masculinas, formando uma tríade. Seus frutos são do tipo drupa globosa, de cor verde brilhante quando estão imaturos e violáceos quando maduros, medindo cerca de 1 a 2 cm de diâmetro (TEIXEIRA 2012; EMBRAPA, 2008).

No Brasil, grande parte da produção de frutos e palmito é originada do extrativismo (PERIS et al. 2018; VIANA et al. 2020). No entanto, o produto principal desta palmeira são os frutos, com produção nacional de 220.489 t no ano de 2020, das quais 149.671 t foram produzidas no Estado do Pará, maior produtor e consumidor nacional de açaí (IBGE, 2022). A

procura crescente pela polpa ou suco do açaí se deve, em partes, às qualidades nutricionais e, por conseguinte, aos benefícios à saúde, devido ao seu alto potencial energético, presença de elevados teores de vitaminas, fibras, sais minerais e antocianinas (ROGEZ, 2000; HOMMA et al. 2006). Com isso, diante do potencial mercadológico desta cultura, a Embrapa Amazônia Oriental iniciou no final da década de 1980 o programa de melhoramento genético do açaizeiro, voltado a atender o aumento da demanda na produtividade de frutos, pois não havia sementes disponíveis para atender o estabelecimento de plantios nacionais por meio do lançamento de cultivares melhoradas (OLIVEIRA; FARIAS NETO, 2004).

A cultivar BRS-Pará, lançada em 2004, é originária de seleção fenotípica realizada em plantas da coleção de germoplasma de açaizeiro localizada na sede da Embrapa Amazônia Oriental, em Belém, Pará. Esta cultivar é proveniente de três ciclos de seleção massal, apresentando como características uma frutificação mais rápida, com produção de frutos a partir do 3º ano pós plantio (antes o primeiro cacho era produzido só a partir do 5º ano pós plantio). Além disso, as plantas apresentam porte mais baixo, facilitando a colheita dos cachos. A produtividade chega a 10 t ha⁻¹ ano⁻¹ no 8º ano pós plantio, apresentando frutos mais homogêneos e rendimento de polpa entre 15 a 25% (OLIVEIRA; FARIAS NETO, 2004). Por ser uma planta de polinização cruzada, há a ocorrência de variação entre as plantas para diversos caracteres e, dessa forma, aos três anos após o plantio as plantas apresentaram altura de 4,2 m; diâmetro do coleto de 58 cm, número de cachos por planta de 4,4 e altura de inserção do primeiro cacho de 112 cm. Apesar de ter apresentado a sua primeira safra de maneira desuniforme, obteve destaque no mercado de polpa (OLIVEIRA; FARIAS NETO, 2004).

Em 2019, foi lançada uma segunda cultivar de açaizeiro, chamada BRS-Pai d'égua (FARIAS NETO, 2019). Esta cultivar foi selecionada por meio de um teste de progênies de meios-irmãos, com 50 progênies provenientes de sementes coletadas em dois municípios localizados no arquipélago do Marajó (Afuá e Chaves) e instaladas no ano de 2003, no campo experimental da Embrapa Amazônia Oriental, localizado no município de Tomé-Açu, Pará (FARIAS NETO, 2019). Posteriormente, durante cinco safras, foram avaliados dados produtivos dessas progênies a fim de selecionar as que possuíam melhores valores genéticos para os caracteres produtividade e peso de frutos. Como diferenciais, a cv. BRS-Pai d'égua destaca-se em relação a BRS-Pará com uma maior produção durante o período da entressafra (janeiro a junho) e safra (julho a dezembro), com 46 e 54% da produção de frutos, respectivamente; rendimento de polpa até 30% maior que em frutos de açaizeiros não melhorados e precocidade de produção de frutos, com a primeira colheita aos três anos e meio após o plantio (FARIAS NETO, 2019).

Como essas duas cultivares foram desenvolvidas para a produção de frutos em áreas de terra firme, as quais estão sujeitas a períodos de deficiência hídrica ao longo do ano, muito se questiona sobre as respostas dessas cultivares ao déficit hídrico. Silvestre et al. (2017), avaliaram a cultivar BRS-Pará e o ecótipo Hideo sob diferentes regimes de irrigação e verificaram que a cultivar BRS-Pará demonstrou um melhor desempenho que o ecótipo Hideo, sob irrigação diária correspondente a 70% da capacidade de campo. Porém, ambos os materiais vegetais apresentaram sensibilidade expressiva ao déficit hídrico mais severo (irrigação diária correspondente a 40% da capacidade de campo). Sob irrigação de 70% da capacidade de campo, a cultivar BRS-Pará apresentou um melhor desenvolvimento radicular e manutenção da fotossíntese (A) de maneira mais satisfatória do que o outro material vegetal (SILVESTRE et al., 2017).

A disponibilidade hídrica é um dos principais fatores que afetam a produtividade do açaizeiro, pois esta espécie precisa de um sistema de irrigação eficiente desde a fase de muda até a fase reprodutiva, característica proveniente do seu habitat de origem que é a área de várzea (EMBRAPA, 2008). Dessa forma, para que possa ser mantido uma alta produtividade dos plantios comerciais desta espécie, é necessário que se tenha a implementação de sistemas de irrigação como forma de minimizar os efeitos do déficit hídrico (HOMMA et al., 2014). No entanto, a utilização da irrigação passa a ser um entrave econômico e técnico, devido aos altos investimentos necessários para a sua implementação (ALVARES et al., 2014). Portanto, verificar o comportamento dessas cultivares comerciais de açaizeiro sob condições de déficit hídrico são de suma importância para que possam contribuir com os programas de melhoramento genético desta espécie, observando a tolerância destes materiais por meio dos efeitos do estresse nas variáveis fisiológicas e bioquímicas.

As principais alterações fisiológicas e bioquímicas causadas pelo déficit hídrico em açaizeiro são a redução na taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e eficiência instantânea do uso da água (WUE), degradação de pigmentos cloroplastídicos e aumento das concentrações de prolina, que pode desencadear um ajustamento osmótico (SILVESTRE et al., 2017). Além disso, alterações nos parâmetros de fluorescência que acarretam danos foto-oxidativos também já foram relatados em estudos realizados com plantas de açaizeiro submetidas ao déficit hídrico (OLIVEIRA et al., 2018; SANTOS et al., 2022).

No entanto, a tolerância ao déficit hídrico não depende exclusivamente das variáveis fisiológicas, mas também dos mecanismos bioquímicos, alterando assim o metabolismo

oxidativo, resultando na oxirredução de alguns componentes celulares e no aumento da produção de espécies reativas de oxigênio (ERO). As ERO, ao se acumularem em níveis altos, provocam toxidez nas plantas, capaz de levar à morte dos tecidos (MITTLER et al., 2002; NOCTOR, et al., 2014). Porém, as plantas podem ativar seu sistema de defesa antioxidante como forma de eliminar/amenizar os efeitos das ERO, por meio de mecanismos enzimáticos e não enzimáticos de defesa. Dentre as principais enzimas antioxidantes pode-se citar a superóxido dismutase (SOD), a peroxidase do ascorbato (APX), a catalase (CAT), dentre outras (SUZUKI et al., 2012). Em palmeiras, alguns trabalhos já foram realizados avaliando-se as alterações no metabolismo antioxidante sob déficit hídrico, relacionando-se uma maior proteção celular ao aumento nas atividades da SOD, APX e CAT e diminuição nas concentrações de aldeído malônico (MDA) e peróxido de hidrogênio (H₂O₂) (SILVA et al., 2016,2017; LOPES FILHO et al., 2021; SANTOS et al., 2022).

Considerando-se a existência de uma melhor resposta ao déficit hídrico na cultivar BRS-Pará que em ecótipos naturais da região de várzea (SILVESTRE, et al., 2016, 2017) e ausência de informações sobre as respostas fisiológicas e bioquímicas da nova cultivar comercial de açazeiro, BRS-Pai d'égua, este trabalho foi desenvolvido a fim de testar a hipótese de que essas cultivares demonstraram diferentes capacidades de tolerar ao déficit hídrico. Isto posto, o objetivo geral deste trabalho foi investigar o desempenho fisiológico e bioquímico de duas cultivares comerciais de açazeiro (BRS-Pará e BRS-Pai d'égua) sob irrigação plena e deficiência hídrica.

REFERÊNCIAS

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. de M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, [s. l.], v. 22, n. 6, p. 711–728, 2014.

CAVALCANTE, P. **Frutas comestíveis da Amazônia**. Belém: CEJUP. 271p. 1991.

EMBRAPA. **Informativo Técnico Rede de Sementes da Amazônia**. 2008.

FARIAS NETO, J. T. de. Cultivar BRS-Pai d'Égua: cultivar de açaí para terra firme com suplementação hídrica. **Belém: Embrapa Amazônia Oriental**. p. 1-7. (Comunicado Técnico, 317). 2019.

HENDERSON, A. The genus *Euterpe* in Brazil. **Sellowia** 49-52: 01-22, 2000.

HENDERSON, A.; GALEANO, G. *Euterpe*, *Prestoea*, and *Neonicholsonia* (Palmae: Euterpeinae). New York: New York Botanical Garden, **Flora Neotropica**, 72. 90p. 1996.

HOMMA, A. K. O.; NOGUEIRA, O. L. MENEZES, A. J. E. A. de; CARVALHO, J. E. U. de; NICOLI, C. M. L.; MATOS, G. B. de Açaí: novos desafios e tendências. **Embrapa Amazônia Oriental-Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 2006.

IBGE. **Censo Agropecuário**. 2020. Disponível em: <<https://www.ibge.gov.br/estatisticas/economicas/agricultura-e-pecuaria/9105-producao-da-extracao-vegetal-e-da-silvicultura.html?=&t=destaques>>. Acesso em: 06 mai. 2023.

LOPES FILHO, W. R. L.; RODRIGUES, F. H. S.; FERREIRA, I. V. L.; CORREA, L. O.; CUNHA, R. L.; PINHEIRO, H. A. Physiological responses of young oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) plants to repetitive water deficit events. **Industrial Crop & Products**. v.172. p.1-10. 2021.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**. v. 7, p.405–410. 2002.

NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C. H. The roles of reactive oxygen metabolism in drought: Not so cut and dried. **Plant physiology**. v. 164, p. 1636-1648. 2014.

OLIVEIRA, H. O.; CASTRO, G. L. S.; CORREA, L. O.; SILVESTRE, W. V. D.; NASCIMENTO, S. V.; VALADARES, R. B. S.; OLIVEIRA, G. C.; SANTOS, R. I. N.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A.; 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, M. do S. P. de; MOCHIUTTI, S.; FARIAS NETO, J. T. de. Domesticação e melhoramento do açaizeiro. In: BORÉM, A.; LOPES, M.T. G.; CLEMENT, C. R. (Ed.).

Domesticação e melhoramento: espécies amazônicas. Viçosa, MG: UFV, Cap. 11, p. 207-236.2009.

OLIVEIRA, M. do S. P. de; FARIAS NETO, J. T. de. Cultivar BRS-Pará: açaizeiro para produção de frutos em terra firme. **Belém: Embrapa Amazônia Oriental.** p. 1-3. (Comunicado Técnico, 114). 2004.

PERIS, C. S.; CAIADO, R. R.; LIMA-FILHO, A. A. S.; RODRIGUES, E. B.; FARAH, M. E.; GONÇALVES, M.B.; ALVES, B. de Q.; URUSHIMA, J. G. P.; RAGAZZI, R.; MAIA, M. Analysis of Anthocyanins Extracted from the Acai Fruit (*Euterpe oleracea*): A Potential Novel Vital Dye for Chromovitrectomy. **Journal of Ophthalmology**, [s. l.], v. 2018, p. 1–9, 2018.

ROGEZ, H. **Açaí: preparo, composição e melhoramento da conservação.** Belém: EDUFPA. 313p. 2000.

SANTOS, R. I. N.; DE CASTRO, G. L. S.; TEIXEIRA, G. I. S.; SILVESTRE, W. V. D.; DA SILVA, G. B.; PINHEIRO, H. A. Leaflet gas exchange and chlorophyll fluorescence evidence the sensitivity of young açai palms to progressive drought. **Acta Physiologiae Plantarum**, 44(3), 1–8. 2022.

SILVA, P. A.; COSME, V. S.; RODRIGUES, K. C. B.; DETMANN, K. S. C.; LEÃO, F. M.; CUNHA, R. L.; FESTUCCI BUSELLI, R. A.; DAMATTA, F. M.; PINHEIRO, H. A. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. **Acta Physiologiae Plantarum.** v. 39, 58. 2017.

SILVA, P. A.; OLIVEIRA, I. V.; RODRIGUES, K. C. B.; COSME, V. S.; BASTOS, A. J. R.; DETMANN, K. S. C.; CUNHA, R. L.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; DAMATTA, F. M.; PINHEIRO, H. A. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees.** v. 30, p. 203–214. 2016.

SILVESTRE, W. V. D.; SILVA, P.A.; PALHETA, L.F.; OLIVEIRA NETO, C. F.; SOUZA, R. O. R. M.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A. Differential tolerance to water deficit in two acai (*Euterpe oleracea* Mart.) plant materials. **Acta Physiologiae Plantarum.** v. 39:4. 2017.

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

SUZUKI, N.; KOUSSEVITZKY, S.; MITTLER, R.; MILLER, G. ROS and redox signaling in the response of plants to abiotic stress. **Plant Cell and Environment**, v. 35, p. 259-270. 2012.

TEIXEIRA, D. H. L.; OLIVEIRA, M. do S. P. de; GONÇALVES, F. M. A; NUNES, J. A. R. Correlações Genéticas e Análise de Trilha para Componentes da Produção de Frutos de Açaizeiro. **Revista Brasileira de Fruticultura.** v. 34. n. 4. p. 1135-1142. 2012.

VIANA, L. F.; HOMMA, A. K. O.; MENEZES, A. J. E. A. de; SANTOS, J. C. dos; FARIAS NETO, J. T. Viabilidade econômica do cultivo de açaizeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) Irrigado no Nordeste paraense. **International Journal of Development Research**, [s. l.], v. 10, n. 08, p. 39177–39182, 2020.

YAMAGUCHI, K. K. D. L.; PEREIRA, L. F. R.; LAMARÃO, C. V.; LIMA, E. S.; VEIGA JÚNIOR, V. F. da. Amazon acai: Chemistry and biological activities: A review. **Food Chemistry**. v. 179, p. 137–151, 2015.

2 WATER-DEFICIT INDUCES DIFFERENTIAL ADJUSTMENTS IN INTRINSIC WATER USE EFFICIENCY IN TWO COMMERCIAL CULTIVARS OF ASSAI PALM (*Euterpe oleracea* Mart.)*

* Artigo submetido em Brazilian Journal of Botany

Patricia Cardoso Andrade Navegantes, Wagner Romulo Lima Lopes Filho, Flávio Henrique Santos Rodrigues, Gabriel Gustavo Tavares Nunes Monteiro, Rosane Patrícia Ferreira Chaves, Candido Ferreira de Oliveira Neto, Roberto Lisboa Cunha, Hugo Alves Pinheiro

ABSTRACT

Assai (*Euterpe oleracea* Mart.) cultivars BRS-Pará (BRS-PA) and BRS-Pai d'égua (BRS-PDE) were genetically selected for cultivation in upland regions of the Amazonian biome. Because assai is very sensitive to drought and considering these cultivars were developed from different progenitors, we hypothesized that BRS-PA and BRS-PDE differ in water-deficit tolerance. Thus, physiological parameters related to plant water status and leaf gas exchange were assessed upon well-watered (control) and water-deficit conditions, the latter marked by pre-dawn leaf water potential of -2.33 MPa. The experiment was set up as a randomized design where water-deficit caused 82% decreases in net CO₂ assimilation rate (A) in both cultivars. Stomatal conductance (g_s) was 5% higher in control plants of BRS-PDE than in BRS-PA and under stress conditions it was decreased by 93% in BRS-PDE and 87% in BRS-PA. Water-deficit caused 86% decrease in transpiration (E) and 42.7% increase on instantaneous water use efficiency (A/E) in both cultivars; however, intrinsic water use efficiency (A/g_s) was more significantly increased in BRS-PDE (193%) than in BRS-PA (33%). The concentration of proline in leaves of plants under water deficit was increased by 44.3% in both cultivars while total soluble carbohydrates was decreased by 27%. Foliar sucrose was more sharply decreased in BRS-PA (53.2%) than in BRS-PDE (16.3%), while glycine betaine remained unchanged regardless watering regimes. No osmotic adjustment was observed in both cultivars and stressed plants showed an average of relative water content 8.55% lower than in control plants. Therefore, stressed plants of BRS-PDE showed more efficient stomatal control and higher A/g_s than BRS-PA and this difference must be an advantageous drought-tolerance mechanism in the former.

Keywords Instantaneous water use efficiency · Intrinsic water use efficiency · Osmotic adjustment · Osmotic potential · Proline concentration · Water status

2.1 Introduction

The Amazon biome extends through different countries in South America, comprising a total area of about 7 million km² (Marengo et al. 2018; Ellwanger et al. 2020). From this total, 5,3 million km² are distributed over different states of north Brazil (Marengo et al. 2018; Ellwanger et al. 2020). This large territorial area is marked by different climatic conditions, particularly in terms of precipitation rate. In the agricultural areas of the Brazilian Amazon, especially those located in the states of Pará, Tocantins, and Mato Grosso, the precipitation rate is significantly higher between November/December and May/June (rainy season) than between June/July to October/November (dry season). Depending on the location, the average of monthly precipitation rate during the dry season can be as low as 90 mm (Alvares et al. 2013; INMET 2022), and because most of crop and tree plantations in the Amazon, either as monoculture or agroforestry system, are not irrigated, thus the soil water-deficit is an important abiotic stress affecting plant growth and yield in those areas.

Several plant species have been cultivated in large scale in the Amazon biome, including assai (*Euterpe oleracea* Mart.) palm, whose fruit pulp is highly nutritive and has medicinal and antioxidant properties (Bonomo et al. 2014). Assai palm is, however, a very drought-sensitive species (Barbosa et al. 2017; Santos et al. 2022; Silvestre et al. 2016; 2017; Oliveira et al. 2019). The vegetative growth of young assai plants; assessed as plant height, stem diameter, number of leaves and leaflets, and total leaf area, was markedly decreased upon irrigation with 45% or 70% of total volume of water demanded to keep the soil near field capacity (Silvestre et al. 2016). It was observed that plants growing under limited irrigation were more sensitive to pathogens, becoming senescent up to 90 days of cultivation from sowing (Silvestre et al. 2016). Beside the effect of water-deficit on growth, the sensitivity of assai palms to drought is also evidenced by the shift decreases in net CO₂ assimilation rate (A), stomatal conductance (g_s), and transpiration (E) as stress development (Calbo and Moraes 2000; Silvestre et al. 2016; 2017; Oliveira et al. 2019). Furthermore, drought impaired photochemical reactions and led to degradation of different proteins associated with biochemical reactions of net photosynthesis, photorespiration, and antioxidant defense system (Oliveira et al. 2019).

In general, plants are able in adjusting morphological, physiological, biochemical, and molecular mechanisms to cope with drought. It is noteworthy that the magnitude of such adjustments and subsequent responses to drought differ among plant species and between genotypes within the same species. Then, this inherent genetic variability allow identification of sensitive- and drought- tolerant genotypes, as observed in *Elaeis guineensis* (Bayona-

Rodriguez and Romero 2019; Suresh et al. 2012), *Vitis vinifera* (Bota et al. 2016), and *Zea mays* (Pires et al. 2020; Shafiq et al. 2019).

Among possible adjustments that contribute to a greater tolerance to water-deficit, several plants species increase water use efficiency and improve plant water status through an osmotic adjustment (OA) in roots and/or leaves. The water use efficiency may be estimated as the quotient between A and E , corresponding to instantaneous water use efficiency (A/E). Moreover, an intrinsic water use efficiency may be estimated from the quotient between A and g_s (i.e., intrinsic water use efficiency, A/g_s) (Liu et al. 2019; Silva et al. 2022). Therefore, the adjustments in A/E and A/g_s depends directly on adjustments in A , g_s , and E during water-deficit progress and in general both water use efficiency parameters reach greater mean values in more drought-tolerant genotypes than in sensitive ones (Bota et al. 2016; Alves et al. 2021; Mesquita et al. 2020; Tezara et al. 2021). On the other hand, the OA estimated as the difference between osmotic potential (Ψ_s) for drought-stressed and well-watered plants (i.e., $OA = \Psi_s (\text{drought-stressed plant}) - \Psi_s (\text{well-watered plant})$) is an important mechanism of drought-tolerance in plants. Because Ψ_s is dependent on cellular concentration of ions (e.g., Na^+ and Cl^-) and/or organic solutes (e.g., proline, glycine betaine, mannitol, trehalose, and galactinol) (Valliyodan and Nguyen 2006; Gomes et al. 2010; Macêdo et al. 2019; Li et al 2020; Ozturk et al. 2020; Traversari et al. 2021)., thus Ψ_s is decreased as the concentration of ions and/or solute increase in response to drought. The lower Ψ_s and subsequent decrease in leaf water potential favor water uptake by the roots and their distribution to leaves, contributing to keep cell turgor as favorable as possible. In this context, an efficient OA mediated by leaf accumulation of proline (Pro), glycine betaine (GB), sucrose, and/or mannitol has been observed in drought-tolerant genotypes of several crops and tree species (Gomes et al. 2010; Tounekti et al. 2018; Gharbi et al. 2019; Macêdo et al. 2019; Shafiq et al. 2019).

In assai, the water-deficit imposed by applying daily irrigation with 40% of the total volume of water needed to keep the soil close to field capacity has induced negligible changes in A/E (Silvestre et al. 2016). By contrast, when irrigation was completely withheld and water-deficit become more severe, the adjustments in A and E led to increased averages of A/E (Santos et al. 2022). On the other hand, an OA in assai was firstly reported in young palms subjected to water-deficit marked by a leaf water potential of around -2.5 MPa, however, the solutes involved in that response were not identified (Calbo and Moraes 2000). It was shown that contents of total soluble carbohydrates, GB, and Pro were differentially increased in assai plants grown under

limited irrigation for 45 days (Silvestre et al. 2017). Taken together, these results indicate that A/E and OA may play an important role in the drought responses in assai.

In this work, we examined the drought responses in two commercial assai cultivars named BRS-Pará (BRS-PA) and BRS-Pai d'égua (BRS-PDE). Both were obtained from genetic improvement programs and selected for planting in the edaphoclimatic conditions of upland areas of the Amazon biome (Oliveira and Farias Neto 2004; Alvares et al. 2013; Farias Neto 2019). These areas are subject to lower precipitation rates between July and November when water deficit events may occur more frequently. Under water-deficit conditions, we previously demonstrated that plants of the BRS-PA cultivar performed slightly better physiologically than Hideo ecotype, a genetically unimproved plant material (Silvestre et al. 2016; 2017). On the other hand, BRS-PDE cultivar is the newest assai cultivar and, therefore, its physiological performance under full irrigation or water-deficit conditions is not yet known. Because these cultivars were developed from different progenitors selected from different areas of the Amazonian biome, we hypothesized that BRS-PA and BRS-PDE may differ in terms of drought-tolerance. Then, this work aimed to compare the physiological performance of the two commercial assai cultivars under full irrigation and water-deficit conditions. The specific aims were to investigate the effects of water-deficit on plant water status, leaf gas exchange, instantaneous and intrinsic water use efficiencies (A/E and A/g_s , respectively). Furthermore, the water-deficit effects on Ψ_s , osmotic adjustment, and foliar concentration of organic solutes related to osmotic adjustment were also aimed. The present work is the first investigation of the physiological performance of BRS-PDE assai cultivar and the present results may support further experiments focusing on assai palm cultivation in field, particularly those related to water management through irrigation during the first years of cultivation, when plants are younger and most vulnerable to water-deficit effects.

2.2 Material and methods

2.2.1 Plant material, growth conditions and treatments

Seedlings of assai (*Euterpe oleracea* Mart.) cultivars BRS-Pará (BRS-PA) and BRS-Pai d'égua (BRS-PDE), were produced exactly as described by Silvestre et al. (2016). After 34 days from sowing, the most uniform seedlings of both cultivars were transferred to 25 × 15 cm (height × diameter) polyethylene bags filled with a mixture of soil (Yellow Latosol) and poultry manure (3:2 v/v) as substrate. The seedlings were placed in a nursery at the Federal Rural University

of the Amazon, in Belém, Brazil (01°27'19" S and 48°26'19" W) and cultivated under full irrigation to keep the soil near field capacity (Silvestre et al 2016). Fertilization of seedlings was performed in 15-days interval by providing 11.1 mL per plant of a 4 g L⁻¹ Complex 151 solution (Nutriplant S.A., São Paulo, Brazil). When seedlings were 180-days old, they were transferred to polyethylene pots (24 × 22 cm, height × diameter) filled with 10 L of the same substrate used in prior step plus 27.4 g dolomitic calcareous per pot. Each pot also received a total of 8 g 18-18-18 NPK, divided in three applications 15-days spaced each other.

When seedlings were 330-days old, we selected the 20 most uniform seedlings from the stand of plants, which were 60 cm high and contained seven leaves regardless of cultivar. Then, the selected plants were distributed over two treatments, named Control, in which the seedlings were continuously irrigated daily at field capacity, and Water-deficit, in which the irrigation was completely withheld. The experiment was set up as a randomized design, in a 2 × 2 factorial scheme (two assai cultivars and two watering regimes), with five replicates per each treatment combination. A single plant per pot was considered as replicate. Treatment comparisons were performed when pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}) of drought-stressed plants reached about – 2.5 MPa.

Physiological assessments and sampling procedures were performed in leaflets from the second leaf from the apices. Samples for predawn leaf water potential (Ψ_{pd}), osmotic potential (Ψ_s), and relative water content (RWC) were collected at predawn (between 4:00 and 5:00 h), while leaf gas exchange determinations and sampling for biochemical assays were performed between 9:00 h and 11:00 h. The averages of air temperature, relative air humidity, photosynthetically active radiation, and vapor pressure deficit in the nursery were respectively 27.7 ± 0.12 °C, $81.5 \pm 0.75\%$, 342 ± 53 $\mu\text{mol photons mol}^{-2} \text{s}^{-1}$, and 0.78 ± 0.03 kPa.

2.2.2 Pre-dawn leaf water potential

Pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}) was determined using a Scholander type pressure chamber (m 670, Pms Instrument Co., Albany, USA) according to Pinheiro et al. (2008).

2.2.3 Leaf gas exchange

Net CO₂ assimilation rate (A), stomatal conductance to water vapor (g_s), and transpiration (E) were determined using a portable infrared gas analyzer (LI-6400 XT; LICOR Biosci. Inc., Nebraska, USA) between 9:00 e 11:00 h. Measurements were performed under CO₂ concentration and PAR set up respectively at 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ and 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Oliveira et al. 2019). Instantaneous WUE (A/E) was estimated as the quotient between A and E , and intrinsic WUE (A/g_s) was estimated as the quotient between A and g_s (Liu et al. 2019; Silva et al. 2022).

2.2.4 Biochemical assays

All biochemical assays were performed from leaf samples collected from the same leaflet used in leaf gas exchange measurements. Samples were fast frozen in N_{Liq} and kept at $-20\text{ }^\circ\text{C}$ until assays.

Foliar proline (Pro) concentration was determined according to Bates et al. (1973). The extraction was performed in distilled water at $100\text{ }^\circ\text{C}$ for 30 min and reaction was performed using acid ninhydrin solution and acetic acid. The mixture was incubated for 1 h at $100\text{ }^\circ\text{C}$, and reaction was stopped under ice bath. Then, a volume of toluene (99.5% grade) was added in each sample, following a vigorous vortex. The cromophore phase was aspired for new tubes and its absorbances (Abs) were determined at 520 nm. Pro content was calculated using a standard Pro curve.

Foliar glycine betaine (GB) was determined according to Grieve and Grattan (1983). Extraction was performed in distilled water at $25\text{ }^\circ\text{C}$, under shaking, for 4 h. After centrifugation, an aliquot of 250 μL supernatant was acidified with same volume of 2 N H₂SO₄ for 1 h under ice bath before reaction with KI-I₂ solution. The mixture was shaken and incubated at $0\text{ }^\circ\text{C}$ for 16 h. After centrifugation, the pellet was washed twice using 1 N H₂SO₄ at $8\text{ }^\circ\text{C}$. After centrifugation, the pellet was dissolved in 1,2-dichloroethane and samples remained at $25\text{ }^\circ\text{C}$ for 2 h before determining their Abs at 365 nm. GB content was calculated using a standard GB curve.

Sucrose content was determined according to van Handel (1968). Extraction was performed in methanol: chloroform: distilled water (12:5:3, v/v/v) at $25\text{ }^\circ\text{C}$ form 30 min. The samples were centrifuged, and the supernatant was mixed with chloroform and distilled water. After centrifugation, the aqueous-methanolic phase was collected and incubated at $35\text{ }^\circ\text{C}$ for 30 min to evaporate residual chloroform. The samples were mixed with 30% KOH and incubated for

10 min at 100 °C. After that, 0.2% anthrone (prepared in H₂SO₄) was added and samples were incubated for 20 min at 40 °C. The reaction was stopped under ice bath and Abs of the samples were obtained at 620 nm. A standard sucrose curve was used for calculations.

Foliar total soluble carbohydrates (TSC) were determined according to Dubois et al. (1956). The extraction was performed by incubating the samples in 80% (v/v) ethanol at 75 °C, under shaking, for 60 min. After centrifugation, an aliquot of the supernatant was mixed with 5% phenol and H₂SO₄ (concentrated). After mixing, the samples were incubated at 25 °C for 20 min before determination of their Abs at 490 nm. TSC concentration was determined using a standard glucose curve.

2.2.5 Osmotic potential and relative water content

Leaf samples (15 leaf discs, 4 mm diameter each) were collected, frozen in N_{Liq} and kept at – 20 °C until assays. For Ψ_s determination, the samples were thawed under ice before being inserted into a C-52 chamber (Wescor Inc., Logan, USA) coupled to an automated dew point microvoltmeter (PSYPRO, Wescor Inc., Logan, USA). Ψ_s values were corrected according to Wilson et al. (1979). RWC was determined in weight of samples consisting of 15 leaf discs (4 mm diameter) per plant (González and González-Vilar 2001).

2.2.6 Statistical analysis

Data of physiological and biochemical parameters were examined for normality (Shapiro-wilk test) and homogeneity of variances was tested by Levene data of E , A/E and A/g_s were transformed using base 10 logarithm. After that the data were subjected to two-way ANOVA considering the 2 × 2 factorial scheme, formed by two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) and two watering regimes (Control and water-deficit), with five replicates per each treatment combination. For variables in which only the independent effect of watering regime was observed, then averages of control and stressed plants were tested for significance by F-test ($P < 0.05$). For variables in which interaction between cultivar and watering regimes was observed,

then mean differences between control and stressed plants of the two cultivars were compared by Tukey's test ($P < 0.05$). All statistical procedures were performed using R (v. 3.4.1; R Core Team 2016).

2.3 Results

2.3.1 Plant water status

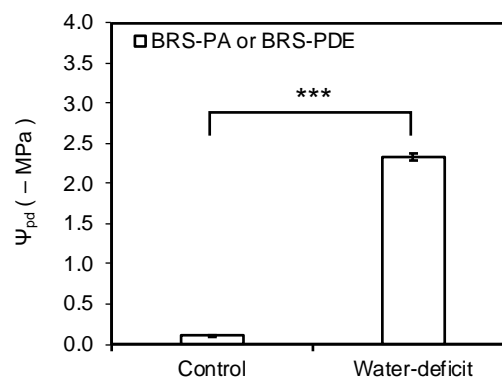
Ψ_{pd} was significantly affected by watering regimes, without any effect of cultivar and their interaction (Table 1). Therefore, the mean of Ψ_{pd} in control plants was -0.10 MPa, while in water-deficit plants it was -2.33 MPa (Fig. 1). This result enforces that stressed plants of the two assai cultivars were physiologically and biochemically compared under the stress conditions.

Table 1. F-test coefficients and significance levels for the effects of cultivar (Cv), watering regime (WR), and Cv x WR interaction on physiological and biochemical variables in two assai plant materials (BRS-PA and BRS-PDE) under two watering regimes (control and water-deficit)

Variable	Factor		
	Cv	WR	Cv x WR
Ψ_{pd}	0.80 ^{ns}	3150.88 ^{***}	0.38 ^{ns}
A	0.06 ^{ns}	1230.74 ^{***}	0.21 ^{ns}
g_s	0.05 ^{ns}	3079.44 ^{***}	9.91 ^{**}
E	15.0 ^{ns}	41.30 ^{***}	18.0 ^{***}
A/E	1.89 ^{ns}	108.08 ^{***}	0.67 ^{ns}
A/ g_s	18.26 ^{***}	84.86 ^{***}	26.75 ^{***}
Pro	0.85 ^{ns}	9.43 ^{**}	0.49 ^{ns}
TSC	2.83 ^{ns}	29.52 ^{***}	0.10 ^{ns}
Suc	1.13 ^{ns}	33.69 ^{***}	11.36 ^{**}
GB	0.39 ^{ns}	0.09 ^{ns}	0.28 ^{ns}
Ψ_s	21.72 [*]	195.46 ^{***}	0.089 ^{ns}
RWC	0.02 ^{ns}	10.89 ^{**}	3.45 ^{ns}

^{ns} non-significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

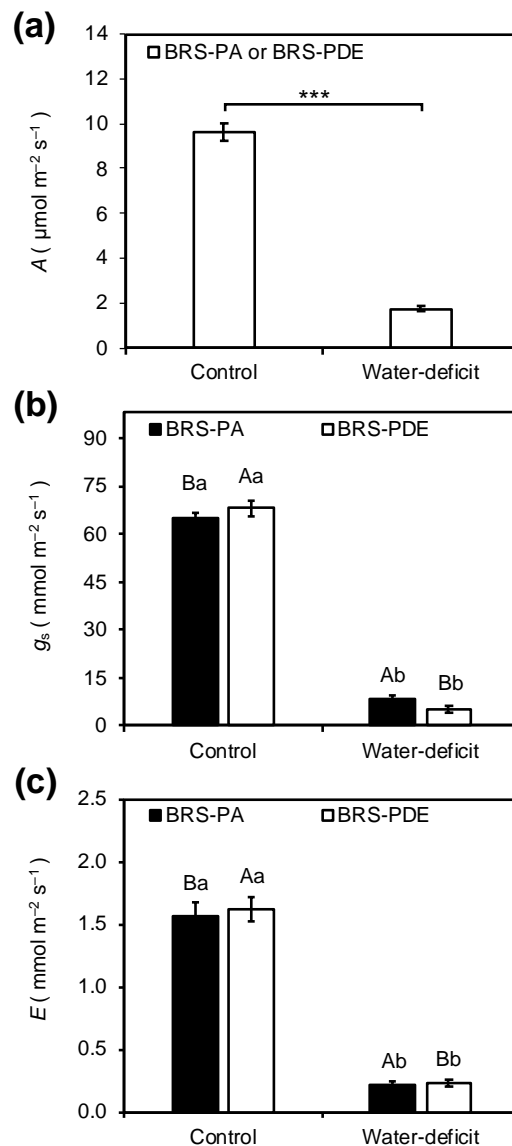
Fig. 1. Pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}) in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean \pm S.E. ($n = 5$). Asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, $P < 0.001$).



2.3.2 Leaf gas exchange

As shown in Table 1, A was only affected significantly by the watering regimes while significant effects of the interaction between cultivar and water regimes were observed for g_s and E . Then, both assai cultivars showed similar averages of A under well-watered ($9.66 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and under water-deficit ($1.74 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) conditions. This represents 82% decrease in A in stressed plants of both cultivars as compared with respective control plants (Fig. 2a). In control plants, g_s was 5% higher in BRS-PDE than in BRS-PA, with mean values respectively of $68.0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and $64.9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 2b). In stressed plants, g_s was 58% lower in BRS-PDE than in BRS-PA, with mean value of $4.97 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in the former and $8.98 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in the latter (Fig. 2b). Therefore, relative to respective control plants, the water-deficit induced more expressive reduction in g_s in BRS-PDE (93%) than in BRS-PA (87%) (Fig. 2b). E was significantly lower (3.2%) in control plants of BRS-PA than in BRS-PDE while in water-deficit plants E was significantly lower (4.5%) in BRS-PA than in BRS-PDE (Fig. 2c). Although these differences between cultivars compared within the same watering regime were statistically significant, the magnitude of such differences in E were very small and, for this reason, the water-deficit induced similar decreases in E (86%) in both plant materials as compared with their respective control plants (Fig. 2c).

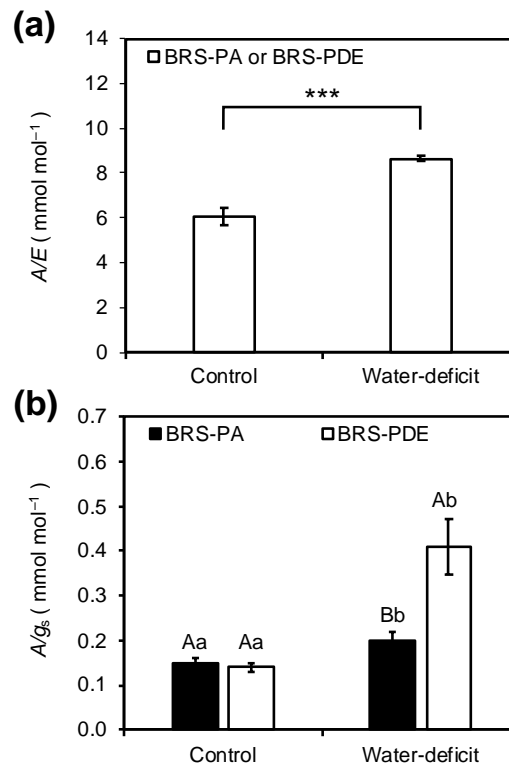
Fig. 2. Net CO₂ assimilation rate (*A*, Fig. 2a), stomatal conductance (*g_s*, Fig. 2b), and transpiration rate (*E*, Fig. 2c) in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean ± S.E. (*n* = 5). In Fig. 2a, asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, *P* < 0.001). In Fig 2b and 2c, the uppercase letters compare different cultivars within the same watering regime (cultivar effect) and lowercase letters compare each cultivar separately upon different watering regimes (watering regime effect). Means followed by different uppercase and lowercase are statistically different by Tukey's test (*P* < 0.05).



2.3.3 Instantaneous and intrinsic water use efficiency

The differential responses of A , g_s , and E between cultivars and watering regimes led to different responses in A/E and A/g_s . While A/E was significantly affected by the watering regimes only, A/g_s was significantly influenced by the interaction between cultivars and watering regimes (Table 1). Thus, relative to control plants, the water-deficit induced 42.7% increases in A/E in both assai cultivars (Fig. 3a). On the other hand, A/g_s was similar ($0.15 \text{ mmol mol}^{-1}$) between control plants of the two assai cultivars, while means of A/g_s were statistically different between stressed plants of BRS-PA ($0.20 \text{ mmol mol}^{-1}$) and BRS-PDE ($0.41 \text{ mmol mol}^{-1}$) (Fig. 3b). Therefore, the water-deficit induced 33% and 193% increases in A/g_s in stressed plants of BRS-PA and BRS-PDE as compared with their respective control plants (Fig. 3b).

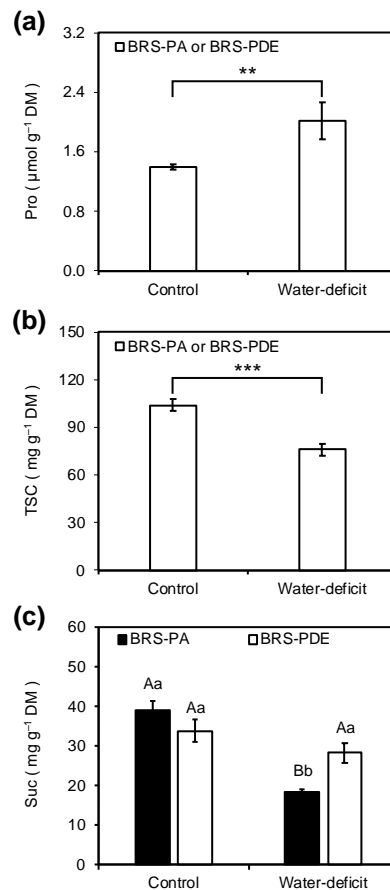
Fig. 3. Instantaneous (A/E , Fig. 2a) and intrinsic (A/g_s , Fig. 2b) water use efficiency in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean \pm S.E. ($n = 5$). In Fig. 3a, asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, $P < 0.001$). In Fig 3b, the uppercase letters compare different cultivars within the same watering regime (cultivar effect) and lowercase letters compare each cultivar separately upon different watering regimes (watering regime effect). Means followed by different uppercase and lowercase are statistically different by Tukey's test ($P < 0.05$).



2.3.4 Foliar concentration of osmotically active solutes

Foliar Pro and TSC concentrations were significantly influenced only by watering regimes, while interaction between cultivars and watering regimes was significant for sucrose concentration (Table 1). Thus, regardless of cultivar, the water deficit induced 44.3% increase in Pro and 27% decrease in TSC in relation to control plants (Fig. 4a,b). Foliar Suc did not differ between control plants of the two assai cultivars, with an average of 36.4 mg Suc g⁻¹ dry matter (DM). Under water-deficit conditions, Suc concentration was significantly decreased in both assai cultivars as compared with respective control plants, however, the observed decreases were more expressive in BRS-PA (53.2%) than in BRS-PDE (16.3%) (Fig. 4c). Foliar concentration of GB was also determined, however, the independent effect of cultivar and watering regime as well as the effect of cultivar and watering regime interaction were non-significant (Table 1). Thus, an average of foliar GB of 29.5 ± 6.6 mg g⁻¹ DM was observed in all examined plants.

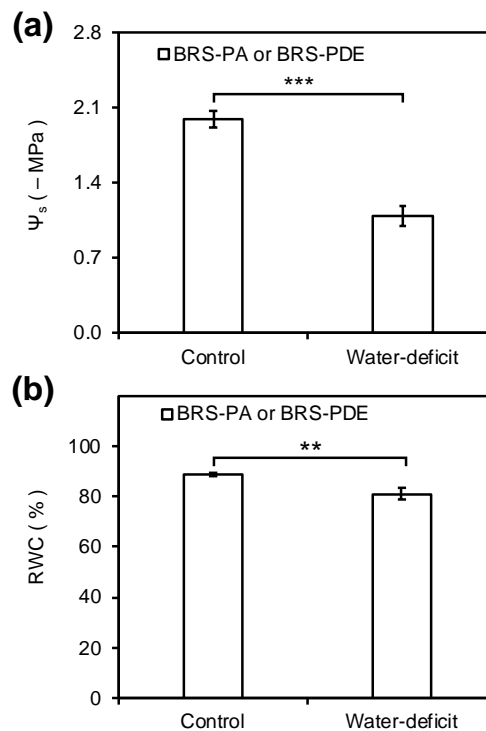
Fig. 4. Foliar concentration of proline (Pro, Fig. 4a), total soluble carbohydrates (TSC, Fig. 4b), and sucrose (Suc, Fig. 4c) in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean ± S.E. ($n = 5$). In Fig. 4a and 4b, asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, ** $P < 0.01$ and *** $P < 0.001$). In Fig 4c, the uppercase letters compare different cultivars within the same watering regime (cultivar effect) and lowercase letters compare each cultivar separately upon different watering regimes (watering regime effect). Means followed by different uppercase and lowercase are statistically different by Tukey's test ($P < 0.05$).



2.3.5 Osmotic potential, relative water content, and osmotic adjustment

Leaf Ψ_s and RWC were similarly affected by water-deficit, without any significant effect of cultivar and interaction between cultivars and watering regimes (Table 1). Thus, the average of Ψ_s in control plants of both cultivars was -2.00 ± 0.03 MPa and in stressed plants it was -1.09 ± 0.03 MPa. Therefore, the water-deficit induced an increase of 45.5% in Ψ_s in relation to control plants (Fig. 5a). Consequently, drought-mediated osmotic adjustment was unobserved in stressed plants of both assai cultivars, which showed similar decreases in RWC (8.55%) in relation to control plants (Fig. 5b).

Fig. 5. Leaf osmotic potential (Ψ_s , Fig. 5a) and relative water content (RWC, Fig. 5b) in two assai cultivars (BRS-PA and BRS-PDE) submitted to well-watered (Control) and water-deficit (Water-deficit) conditions. Data are the mean \pm S.E. ($n = 5$). Asterisks indicate mean difference between control and stressed plants (F-test, ** $P < 0.01$ and *** $P < 0.001$).



2.4 Discussion

Under full irrigation, our results show great similarities between BRS-PA and BRS-PDE cultivars in most of the examined variables. Furthermore, differences in A/E and A/g_s between control plants were also insignificant even if averages of g_s and E had been slightly higher in BRS-PDE than in BRS-PA. Comparatively, few differences in growth and leaf gas exchange variables were reported for different assai plant materials grown under full irrigation for up to 180 days of cultivation in nursery (Silvestre et al. 2016). Taken together, our results indicate that physiological performances of BRS-PA and BRS-PDE plants must be similar under full-irrigation conditions.

Under water-deficit, expressive decreases on A , g_s , and E in both cultivars were observed. In BRS-PA, the present results corroborate with our previous works, in which it was shown that sensitivity of BRS-PA plants to water-deficit were related either to stomatal as biochemical limitations to net photosynthesis (Oliveira et al. 2019; Santos et al. 2022). On the other hand, previous information about the effects of water-deficit in BRS-PDE physiology is unknown, as this cultivar was recently released for field cultivation. Despite the similarities between cultivars in terms of water-deficit responses, it is noteworthy that averages of g_s in stressed plants of BRS-PDE ($4.97 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) were significantly lower than in BRS-PA ($8.98 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), indicating a more expressive stomatal closure in the former. Considering that all plants in this experiment were compared under very flat environmental conditions, including VPD ($\sim 0.78 \text{ kPa}$), then the stomatal closure in both assai cultivars must have been chiefly governed by changes in Ψ_{pd} , possibly in a mechanism involving root-to-shoot hydraulic signaling that culminates in enhanced foliar biosynthesis of abscisic acid (Christmann et al. 2007; Ikegami et al. 2009; McAdam and Brodribb 2018). Differential stomatal closure between plant materials was also observed in other dicotyledons and monocotyledons and a lower g_s and subsequent limitation of excessive water loss through transpiration may be considered a drought-tolerance mechanism (Pinheiro et al. 2005; Silva et al. 2016; Suresh et al. 2012; Dayer et al. 2020). Therefore, drought-tolerant genotypes can present more efficient stomatal closure under drought conditions in relation to stress-sensitive genotypes (Cohen et al. 2021; Lourkisti et al. 2021).

Although A , g_s , and E data are good indicators for genotypic discrimination in response to abiotic stresses, A/E and A/g_s seems to be more appropriated parameters to address differential responses to drought (Bota et al. 2016; Hatfield and Dold 2019; Liu et al. 2019). A/E and A/g_s

generally reach highest values in water-stressed than in non-stressed plants and magnitude of such increases is expected to be more significant in drought-tolerant genotypes than in sensitive ones (DaMatta et al. 2003; Suresh et al. 2012; Bota et al. 2016; Almeida et al. 2016). In assai, it was earlier reported that plants submitted to long-term water-deficit induced by incipient daily irrigation did not induce significant adjustments in A/E (Silvestre et al. 2016). By contrast, the water-deficit in this experiment has induced expressive decreases in A , g_s , and E , leading to increases in A/E and A/g_s . The increases in A/E did not differ significantly between BRS-PA and BRS-PDE stressed plants possibly because A and E were decreased at very close magnitudes. On the other hand, our results indicated a clear distinction between assai cultivars in terms of A/g_s , which was significantly greater in BRS-PDE than in BRS-PA. This result was due to the more expressive decrease in g_s in the former, suggesting higher stomatal sensitivity to ABA in this cultivar. In other plant species, higher A/g_s is commonly observed in drought-tolerant genotypes as compared with sensitive ones (Mashilo et al. 2017; Liu et al. 2019; Silva et al. 2022), then the higher A/g_s in BRS-PDE may be an advantageous mechanism to cope with drought in this cultivar as compared with BRS-PA.

Besides water use efficiency, foliar concentrations of osmotically active solutes (Pro, GB, Suc, and TSC), Ψ_s and RWC were assessed in this experiment to examine possible occurrence of osmotic adjustment in stressed assai plants (Valliyodan and Nguyen 2006; Gomes et al. 2010; Macêdo et al. 2019; Li et al. 2020; Ozturk et al. 2020; Traversari et al. 2021). Our results indicated similar increases in Pro content between stressed plants of both cultivars and this was likely resulting from the *de novo* synthesis of this compound in the cytosol (Koenigshofer and Loeppert 2019; Furlan et al. 2020). By contrast, foliar GB concentration under stress conditions did not differ from control plants, confirming our previous findings for two assai plant materials (Hideo ecotype and BRS-PA cultivar, Silvestre et al. 2017) and indicating that this compound is unrelated to water-deficit responses in assai cultivars, including BRS-PDE. On the other hand, the observed decreases in TSC and Suc concentrations in stressed plants of both cultivars can be related to a lower triose-P synthesis by Calvin cycle, since A in these plants was sharply decreased in relation to control counterparts. Since the increases in foliar concentration of Pro were counterbalanced by the decreases in foliar concentrations of Suc and TSC, the foliar pool of osmotically active solutes must have been decreased, leading to a higher Ψ_s and lower RWC in stressed plants in relation to respective control counterparts. Therefore, the water-deficit imposed in this experiment did not induce osmotic adjustment irrespective assai cultivar. Our results diverge from those reported by Calbo and Moraes (2000), who reported an osmotic

adjustment of 0.29 MPa at zero turgor and 0.36 MPa at full turgor in non-improved assai plant materials subjected to leaf water potential of -2.5 MPa. Considering that assai plants are sensitive to photo-oxidative damages under water-deficit conditions (Oliveira et al. 2019), thus part of the total proline synthesized in water-stressed plants may have played an important role in cell protection against oxidative stress rather than inducing an osmotic adjustment (Szabados and Savouré 2010).

2.5 Conclusions

Our results allow infer that the effects of water-deficit on leaf gas exchange parameters were relatively similar between assai cultivars. However, some particularities in the pattern of decreases in A , g_s , and E between well-watered and stressed plants led to a greater A/g_s in BRS-PDE than in BRS-PA. Furthermore, the higher Pro content concomitant with lower Suc and TSC contents in stressed plants did not trigger osmotic adjustment in both cultivars.

Acknowledgements

Undergraduate scholarship to G.G.T.N. Monteiro and research scholarship to C.F.O. Neto were supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brazil). Graduate scholarships to W.R.L. Lopes Filho were supported by Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas (FAPESPA, Brazil) and graduate scholarships to F.H.S. Rodrigues, P.C.A. Navegantes, and R.P.F. Chaves were supported by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brazil).

Conflict of Interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

REFERENCES

- Almeida JD, Tezara W, Herrera A (2016) Physiological responses to drought and experimental water deficit and waterlogging of four clones of cacao (*Theobroma cacao* L.) selected for cultivation in Venezuela. *Agric Water Manage* 171:80–88
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes Gonçalves JL, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728
- Alves FM, Joshi M, Djidonou D, Joshi V, Gomes CN, Leskovar DI (2021) Physiological and biochemical responses of tomato plants grafted onto *Solanum pennellii* and *Solanum peruvianum* under water-deficit conditions. *Plants* 10:2236. <https://doi.org/10.3390/plants10112236>
- Barbosa MAM, Lobato AKS, Pereira TS, Viana GDM, Barbosa JRS, Coelho KNN (2017) Antioxidant system is insufficient to prevent cell damages in *Euterpe oleracea* exposed to water deficit. *Emir J Food Agric* 29:206–211
- Bates LS, Waldren RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 39:205–207
- Bayona-Rodriguez CJ, Romero HM (2019) Physiological and agronomic behavior of commercial cultivars of oil palm (*Elaeis guineensis*) and OxG hybrids (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) at rainy and dry seasons. *Aust J Crop Sci* 13:424–432
- Bonomo LF, Silva DN, Boasquivis PF, Paiva FA, Guerra JFC, Martins TAF, Torres AGJ, de Paula ITBR, Caneschi WL, Jacolot P, Grossin N, Tessier FJ, Boulanger E, Silva ME, Pedrosa ML, Oliveira RP (2014). Açai (*Euterpe oleracea* Mart.) modulates oxidative stress resistance in *Caenorhabditis elegans* by direct and indirect mechanisms. *PLOS ONE* 9:e89933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089933>
- Bota J, Tomás M, Flexas J, Medrano H, Escalona JM (2016) Differences among grapevine cultivars in their stomatal behavior and water use efficiency under progressive water stress. *Agr Water Manage* 164:91–99
- Calbo MER, Moraes JAPV (2000) Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). *Rev Bras Bot* 23:225–230
- Christmann A, Weiler EW, Steudle E, Grill E (2007) A hydraulic signal in root-to-shoot

- signalling of water shortage. *Plant J* 52:167–174
- Cohen I, Zandalinas SI, Fritschi FB, Sengupta S, Fichman Y, Azad RK, Mittler R (2021) The impact of water deficit and heat stress combination on the molecular response, physiology, and seed production of soybean. *Physiol Plant* 172:41–52
- DaMatta FM, Chaves ARM, Pinheiro HA, Ducatti C, Loureiro ME (2003) Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. *Plant Sci* 164:111–117
- Dayer S, Scharwies JD, Ramesh SA, Sullivan W, Doerflinger FC, Pagay V, Tyerman SD (2020) Comparing hydraulics between two grapevine cultivars reveals differences in stomatal regulation under water stress and exogenous ABA applications. *Front Plant Sci* 11:705. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00705>
- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal Chem* 28:350–356
- Ellwanger JH, Kulmann-Leal B, Kaminski VL, Valverde-Villegas JM, Veiga ABG, Spilki FR, Fearnside PM, Caesar L, Giatti LL, Wallau GL, Almeida SEM, Borba MR, Hora VP, Chies JAB (2020) Beyond diversity loss and climate change: Impacts of Amazon deforestation on infectious diseases and public health. *An Acad Bras Cienc* 92:1–33
- Farias Neto JT (2019) BRS Pai d'Égua cultivar de açaí para terra firme com suplementação hídrica. Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Comunicado Técnico 317
- Furlan AL, Bianucci E, Giordano W, Castro S, Becker DF (2020) Proline metabolic dynamics and implications in drought tolerance of peanut plants. *Plant Physiol Biochem* 151:566–578
- Gharbi F, Guizani A, Zribi L, Ahmed HB, Mouillot F (2019) Differential response to water deficit stress and shade of two wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars: Growth, water relations, osmolyte accumulation and photosynthetic pigments. *Pak J Bot* 51:1179–1184
- Gomes FP, Oliva MA, Mielke MS, Almeida AAF, Aquino LA (2010) Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. *Sci Hortic* 126:379–384
- González L, González-Vilar M (2001) Determination of relative water content. In: Roger MJR (ed) *Handbook of plant ecophysiology techniques*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 207–212

- Grieve CM, Grattan SR (1983) Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds. *Plant Soil* 70:303–307
- Hatfield JL, Dold C (2019) Water-Use Efficiency: advances and challenges in a changing climate. *Front Plant Sci* 10:103. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00103>
- Ikegami K, Okamoto M, Seo M, Koshiha T (2009) Activation of abscisic acid biosynthesis in the leaves of *Arabidopsis thaliana* in response to water deficit. *J Plant Res* 122:235–243
- INMET, 2022. Informativo meteorológico 17. Governo Brasileiro: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. <https://portal.inmet.gov.br/informativos#> Accessed 06 June 2022
- Koenigshofer H, Loeppert HG (2019) The up-regulation of proline synthesis in the meristematic tissues of wheat seedlings upon short-term exposure to osmotic stress. *J Plant Physiol* 237:21–29
- Li W, Wang Y, Zhang Y, Wang R, Guo Z, Xie Z (2020) Impacts of drought stress on the morphology, physiology, and sugar content of Lanzhou lily (*Lilium davidii* var. unicolor). *Acta Physiol Plant* 42:1–11
- Liu B, Liang J, Tang G, Wang X, Liu F, Zhao D (2019) Drought stress affects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Juglans* rootstocks. *Sci Hortic* 250:230–235
- Lourkisti R, Froelicher Y, Herbette S, Morillon R, Giannettini J, Berti L, Santini J (2021) Triploidy in citrus genotypes improves leaf gas exchange and antioxidant recovery from water deficit. *Front Plant Sci* 11:615335. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.615335>
- Macêdo ÉCF, Zonta JH, Melo YL, Melo AS, Silva DC, Andrade WL (2019) Changes in osmoregulatory metabolism of cotton genotypes during water deficit and recovery period. *Rev Bras Eng Agríc Ambient* 23:607–613
- Marengo JA, Souza CM, Thonicke K, Burton C, Halladay K, Betts RA, Alves LM, Soares WR (2018) Changes in climate and land use over the Amazon region: current and future variability and trends. *Front Earth Sci* 6:1–21
- Mashilo J, Odindo AO, Shimelis HA, Musenge P, Tesfay SZ, Magwaza LS (2017) Drought tolerance of selected bottle gourd [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.] landraces assessed by leaf gas exchange and photosynthetic efficiency. *Plant Physiol Biochem* 120:75–87

- McAdam SAM; Brodribb TJ (2018) mesophyll cells are the main site of abscisic acid biosynthesis in water-stressed leaves. *Plant Physiol* 177:911–917
- Mesquita RO, Coutinho FS, Vital CE, Nepomuceno AL, Williams TCR, Ramos HJOR, Loureiro ME (2020) Physiological approach to decipher the drought tolerance of a soybean genotype from Brazilian savana. *Plant Physiol Biochem* 151:132–143
- Oliveira HO, Castro GLS, Correa LO, Silvestre WVD, Nascimento SV, Valadares RBS, Oliveira GC, Santos RIN, Festucci-Buselli RA, Pinheiro HA (2019) Coupling physiological analysis with proteomic profile to understand the photosynthetic responses of young *Euterpe oleracea* palms to drought. *Photosynth Res* 140:189–205
- Oliveira MSP, Farias Neto JT (2004) Cultivar BRS-Pará: Açaizeiro para produção de frutos em terra firme. Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Comunicado Técnico 114
- Ozturk M, Unal BT, García-Caparrós P, Khursheed A, Gul A, Hasanuzzaman M (2020) Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. *Physiol Plant* 172:1321–1335
- Pinheiro HA, Silva JV, Endres L, Ferreira VM, Câmara CA, Cabral FF, Oliveira JF, Carvalho LWT, Santos JM, Santos Filho BG (2008) Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings subjected to salt stress conditions. *Ind Crops Prod* 27:385–392
- Pinheiro HA, Da Matta FM, Chaves ARM, Fontes EPB, Loureiro ME (2005) Drought tolerance compared to protection against oxidative stress in clones of *Coffe canephora* subjected to long-term drought. *Plant Science*, v. 167, p. 1307- 1314.
- Pires MV, Castro EM, Freitas BSM, Lira JMS, Magalhães PC, Pereira MP (2020) Yield-related phenotypic traits of drought resistant maize genotypes. *Environ Exp Bot* 171:1–10
- R Core Team (2016) R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Santos RIN, Castro GLS, Teixeira GIS, Silvestre WVD, Silva GB, Pinheiro HA (2022) Leaflet gas exchange and chlorophyll fluorescence evidence the sensitivity of young açai palms to progressive drought. *Acta Physiol Plant* 44:31. <https://doi.org/10.1007/s11738-022-03362-1>
- Shafiq S, Akram NA, Ashraf M (2019) Assessment of physio-biochemical indicators for drought tolerance in different cultivars of maize (*Zea Mays* L.). *Pak J Bot* 51:1241–1247

- Silva LD, Gomes FP, Araújo RP, Pereira LS, Dalmolin AC, Amaral, J.F.T., 2022. Antioxidative and osmoregulatory responses of *Jatropha curcas* to water stress are genotype dependent. *Aust J Crop Sci* 16:192–200
- Silvestre WVD, Pinheiro HA, Souza RORM, Palheta LF (2016) Morphological and physiological responses of açai seedlings subjected to different watering regimes. *Rev Bras Eng Agríc Ambient* 20:364–371
- Silvestre WVD, Silva PA, Palheta LF, Oliveira Neto CF, Souza RORM, Festucci Buselli RA, Pinheiro HA (2017) Differential tolerance to water deficit in two açai (*Euterpe oleracea* Mart.) plant materials. *Acta Physiol Plant* 39:4. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2301-9>
- Suresh K, Nagamani C, Kantha DL, Kumar MK (2012) Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. *Photosynthetica* 50:549–556
- Szabados L, Savouré A (2010) Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci* 15:89–97
- Tezara W, Domínguez TST, Loyaga DW, Ortiz N, Chila VHR, Ortega MJB (2021) Photosynthetic activity of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid genotypes (*Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis*), and response of hybrids to water deficit. *Sci Hortic* 287:110263. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110263>
- Tounekti T, Mahdhi M, Al-Turki TA, Khemira H (2018) Water relations and photo-protection mechanisms during drought stress in four coffee (*Coffea arabica*) cultivars from southwestern Saudi Arabia. *S Afr J Bot* 117:17–25
- Traversari S, De Carlo A, Traversi ML, Minnocci A, Francini A, Sebastiani L, Giovannelli A (2020) Osmotic adjustments support growth of poplar cultured cells under high concentrations of carbohydrates. *Plant Cell Rep* 39:971–982
- van Handel E (1968) Direct microdetermination of sucrose. **Analytical Biochemistry** 22, 280–283.
- Valliyodan B, Nguyen HT (2006) Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Curr. Opin. Plant Biol* 9:189–195
- Wilson JR, Fisher MJ, Schulze ED, Dolby GR, Ludlow MM (1979) Comparison between

pressure–volume and dew point-hygrometry techniques for determining the water relations characteristics of grass and legume leaves. *Oecologia* 41:77–88

3 INDUÇÃO AO ESTRESSE OXIDATIVO DUAS CULTIVARES DE AÇAIZEIRO (*Euterpe oleracea* Mart.) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO**

** Artigo ainda não submetido à publicação

RESUMO

Os efeitos do déficit hídrico nas trocas gasosas, fluorescência da clorofila e enzimas antioxidantes foram investigados em duas cultivares de açaizeiro (BRS-Pará e BRS-Pai d'égua) com o objetivo de avaliar possíveis diferenças entre as cultivares quanto à tolerância à seca. Para isso, as plantas foram submetidas a um delineamento experimental inteiramente casualizados a dois regimes hídricos: Controle, em que as plantas foram mantidas sob irrigação plena; e Déficit hídrico, em que o estresse foi induzido pela suspensão total da irrigação. As avaliações foram realizadas quando o potencial hídrico na antemanhã das plantas em déficit hídrico atingiu $-2,5$ MPa. Nas plantas em déficit hídrico das duas cultivares, as taxas de assimilação líquida de CO_2 (A), a condutância estomática e a eficiência instantânea de carboxilação foram reduzidas em mais de 90% e as concentrações subestomáticas de CO_2 aumentaram em 86% na BRS-Pará e 112% na BRS-Pai d'égua. Nas plantas em déficit hídrico de ambas as cultivares foram observadas reduções de 6,25% na máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II (FSII), 12% na máxima eficiência fotoquímica do FSII no claro, 31% no coeficiente de extinção fotoquímico e 52% no rendimento quântico real do transporte de elétrons do FSII. Além disso, um aumento de 146% na razão entre a taxa aparente de transporte de elétrons no FSII e A foi observado nas plantas em déficit hídrico, enquanto o coeficiente de extinção não fotoquímico não variou em função do estresse. Em ambas as cultivares, o estresse induziu reduções na clorofila (Chl) a , Chl a/b e Chl $a+b$. As atividades da dismutase do superóxido e peroxidase do ascorbato aumentaram nas plantas em déficit hídrico em 43% e 14%, enquanto a atividade da catalase foi reduzida em 30% nas plantas em déficit hídrico. As concentrações de aldeído malônico e peróxido de hidrogênio aumentaram em 73% e 26% nas plantas em déficit hídrico de ambas as cultivares. Os danos observados ao FSII e aos lipídeos de membrana indicam que as duas cultivares de açaí apresentam similar sensibilidade ao estresse oxidativo induzido pelo déficit hídrico.

Palavras-chave: açaí, BRS-Pará, BRS-Pai d'égua, danos foto-oxidativos, enzimas antioxidantes, peroxidação de lipídeos

3.1 Introdução

O déficit hídrico é considerado um dos mais sérios fatores abióticos que comprometem o crescimento e a produtividade vegetal. Quando as plantas são submetidas ao déficit hídrico do solo, são observadas alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas, tais como alterações na taxa de divisão celular e diminuição do crescimento, redução no potencial hídrico foliar, diminuição nas taxas de assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), alterações em diversas variáveis de fluorescência da clorofila, aumento da fotorrespiração e dissipação de energia na forma de calor e indução de danos oxidativos ao fotossistema II (FSII) e lipídeos de membrana em função do aumento na concentração de espécies reativas de oxigênio (ERO) (SANTOS et al., 2022; VIANA et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2018; SILVA et al., 2016,2017). Esses efeitos poderão ser cada vez mais expressivos uma vez que eventos de déficit hídrico tem se tornado mais frequentes, principalmente em razão das alterações na distribuição das chuvas ao longo do ano no Estado do Pará (TAVARES et al., 2022; ALVARES et al., 2014).

Sob condições de déficit hídrico, é bem compreendido que parte significativa das ERO tem sua origem em sistemas de transporte de elétrons, tais como as cadeias transportadoras de elétrons cloroplastídica e mitocondrial (NOCTOR et al., 2014; MITTLER et al., 2002). Quando o aumento nas ERO é pequeno em relação aos níveis basais celulares, essas moléculas desempenham papel de sinalizadores celulares que disparam os sistemas de defesa (MITTLER et al., 2004; GEORGIU, 2002). Contudo, quando o aumento na produção de ERO suplanta a capacidade de defesa da planta, então o excesso delas pode induzir efeitos oxidativos diversos, tais como degradação de DNA, RNA, proteínas e lipídeos de membrana (SILVA et al., 2016; FOYER et al., 2012; VACCA et al., 2004). Neste contexto, uma maior peroxidação de lipídeos de membrana, evidenciada pelo aumento na concentração de aldeído malônico (MDA) e extravasamento de eletrólitos, tem sido observado em folhas de diversas espécies submetidas ao déficit hídrico, tais como em *Coffea canephora* (POMPELLI et al., 2010; LIMA et al., 2002), *Jatropha curcas* (DA SILVA et al., 2022) e *Elaeis guineenses* (SILVA et al., 2016). Além disso, danos ao aparato fotoquímico em plantas submetidas ao déficit hídrico têm sido evidenciado por reduções significativas na máxima eficiência fotoquímica do FSII (F_v/F_m), máxima eficiência fotoquímica do FSII no claro (F'_v/F'_m) e maior degradação de clorofilas (Chl) a e b (LOPES FILHO et al., 2021; SILVESTRE et al., 2017; SURESH et al., 2010).

Como defesa à ação oxidativa das ERO, as plantas possuem diferentes mecanismos de defesa, dentre os quais se destaca a ação de várias enzimas antioxidantes, tais como dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX) (MITTLER, 2002; MITTLER et al., 2004). A defesa antioxidante de forma eficiente desempenha um papel de grande importância na tolerância de plantas ao déficit hídrico (SEMWAL et al., 2020; SELOTE E KHANNA-CHOPRA, 2006). A SOD atua na dismutação do ânion superóxido ($O_2^{\cdot-}$), o qual é reduzido a peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Dessa forma, um menor risco de formação de radical hidroxil (OH^{\cdot}) via reação por metal do tipo Haber e Weiss é observada (GILL E TUTEJA, 2010). A SOD ocorre em três diferentes isoformas que diferem, dentre outros, nos tipos de cofatores que utilizam. Essas isoformas são a cobre/zinco SOD (Cu/Zn-SOD), a mangânes SOD (Mn-SOD) e a ferro SOD (Fe-SOD), que se localizam em compartimentos celulares diferentes (MITTLER, 2002). A CAT é uma enzima heme tetramérica capaz de dismutar diretamente H_2O_2 em H_2O e O_2 , sendo indispensável para a desintoxicação de ERO durante as condições de déficit hídrico (GARG E MACHANDA, 2009). Suas isoformas estão presentes nos peroxissomos, citosol e mitocôndrias, respondendo de formas diferentes de acordo com a incidência da luz (SKADSEN et al., 1995; WILLEKENS et al., 1994). A APX desempenha um papel fundamental na eliminação de ERO nas células protetoras em plantas, algas e outros organismos. A APX está envolvida na eliminação do H_2O_2 no citosol e nos cloroplastos, utilizando o ascorbato como doador de elétrons para reduzir H_2O_2 em H_2O , fazendo parte do ciclo da ascorbato-glutationa (ASH-GSH) (NOCTOR E FOYER, 1998).

Em muitas espécies vegetais, uma maior tolerância ao déficit hídrico tem sido atribuída a uma maior capacidade de defesa antioxidante. Dessa forma, tem sido considerado mais tolerantes ao estresse os materiais vegetais que conseguem detoxificar de forma mais eficiente as ERO, evitando ou atenuando danos oxidativos, conforme observado em *C. canephora* (LIMA et al., 2002), *Glycine max* (MESQUITA et al., 2020) e *E. guineensis* (SILVA et al., 2016).

O açaizeiro, palmeira endêmica ao bioma amazônico, tem expressiva sensibilidade ao déficit hídrico do solo (SILVESTRE et al., 2016, 2017; OLIVEIRA et al., 2018; SANTOS et al., 2022). Dados de trocas gasosas, bioquímicos e de crescimento de plantas evidenciaram que plantas de açaí da cultivar BRS-Pará tem um desempenho fisiológico melhor que materiais vegetais de açaí não melhorados (SILVESTRE et al., 2016, 2017). Contudo, plantas dessa cultivar submetidas ao déficit hídrico apresentam limitada capacidade de defesa enzimática antioxidante (BARBOSA et al., 2017). Além da BRS-Pará, que foi a primeira e até 2019 a única

cultivar de açaizeiro desenvolvida para plantios em ecossistema de terra firme da Amazônia, uma nova variedade de açaizeiro, BRS-Pai d'égua, foi recentemente desenvolvida visando aumento na produtividade de frutos em plantios manejados nesse mesmo tipo de ecossistema (FARIAS NETO, 2019). O comportamento fisiológico dessa nova cultivar de açaizeiro (BRS-Pai d'égua) em resposta ao déficit hídrico é ainda desconhecido. Assim, é possível hipotetizar que (i) a nova cultivar de açaizeiro (BRS-Pai d'égua) tenha maior tolerância ao déficit hídrico que a cultivar BRS-Pará e que (ii) essa diferente resposta ao estresse estaria relacionada a uma melhor capacidade de defesa antioxidante e atenuação ao estresse oxidativo. Assim, este trabalho foi conduzido com o objetivo de avaliar as respostas fotoquímicas e antioxidantes em plantas de duas cultivares de açaizeiro (BRS-Pará e BRS-Pai d'égua) submetidas ao déficit hídrico. Além disso, a ocorrência de danos oxidativos ao FS II, às clorofilas, aos lipídeos de membrana e ao peróxido de hidrogênio foi também avaliada.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Material vegetal, condições de crescimento e instalação experimental

O experimento foi instalado em casa de vegetação da Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), em Belém-PA (01°27'10.9"S, 48°26'34.3"W), norte do Brasil. Sementes de dois materiais vegetais de açaizeiro (*Euterpe oleracea* Mart.), cultivares BRS-Pará e BRS-Pai d'égua, foram semeadas em bandejas de polietileno preenchidas com substrato fibra de coco (Golden Mix 87, Sococo Agroindústria da Amazônia, Ananindeua, Brasil). Aos 34 dias após a semeadura, as plântulas mais vigorosas foram selecionadas e transferidas para sacos de polietileno (25 cm altura e 15 cm de diâmetro), contendo uma mistura de solo e cama de aviário (proporção de 3:2 v/v) (NASCIMENTO E GATTI, 2020).

A irrigação das mudas foi realizada diariamente entre 7:30 e 8:30 h, até que o substrato atingisse a capacidade de campo, o que foi previamente estimado com base no método gravimétrico (KLAR et al., 1966). A adubação foliar com macro e micronutrientes foi realizada em intervalos de 15 dias utilizando-se por planta 11,1 mL 4 g L⁻¹ de Complex 151 (Nutriplant Fertilizantes especiais; Nutriplant S/A., São Paulo, Brasil; Composição: 5% Nitrogênio, 11 % de P₂O₅, 16 % de K₂O, 5 % de S, 2 % de Ca, 2 % de Mg, 1,5 % de B, 0,5 % Cu, 0,1 % de Fe, 0,5 % de Mn, 0,2 % de Mo e 4 % de Zn).

Quando as plantas atingiram seis meses de idade, foram transferidas para vasos de polietileno (24 cm de altura x 22 cm de diâmetro) contendo 10 L de substrato (Latossolo Amarelo e cama de aviário, proporção 3:2 v/v). Em cada vaso foi misturado ao substrato 27,4 g de calcário dolomítico para correção do pH. A complementação da fertilização foi realizada utilizando-se 8 g de NPK 18-18-18 por vaso, aplicado em três parcelas iguais a cada 15 dias contados após 60 dias do transplantio para os vasos definitivos

Aos 11 meses de idade, as 30 plantas mais uniformes em altura (cerca de 60 cm) e número de folhas (sete folhas) foram selecionadas e divididas em dois grupos: (i) controle, em que as plantas continuaram sendo irrigadas conforme já descrito e (ii) déficit hídrico, em que a irrigação foi suspensa para a indução do estresse. Os tratamentos foram avaliados quando o potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{pd}) das plantas em déficit hídrico atingiu $-2,5 \pm 0,2$ MPa. As avaliações fisiológicas foram realizadas em folíolos centrais da terceira folha composta contada a partir do ápice. Posteriormente, dois folíolos centrais foram coletados, congelados em nitrogênio líquido e mantidos a -20 °C para posteriores análises bioquímicas.

O experimento foi instalado em delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial 2×2 (dois regimes hídricos e dois materiais vegetais). Uma planta por vaso foi considerada como repetição experimental e um total de cinco repetições por tratamento foram avaliadas. Durante as avaliações (entre 3:30 h e 11:00 h), dados de umidade relativa do ar (UR_{ar}), temperatura do ar (T_{ar}) e radiação fotossinteticamente ativa (PAR) no interior da casa de vegetação foram registrados em intervalos de 20 min e o déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado segundo Alvarenga et al. (2014). Durante as avaliações fisiológicas, as médias de UR_{ar} , T_{ar} , PAR e DPV foram respectivamente iguais a 81,48%, 27,68 °C, 341,52 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $0,78 \pm 0,03$ kPa.

3.2.2 Potencial hídrico de antemanhã

O Ψ_{pd} foi determinado por meio uma câmara de pressão (mod. 670, PMS Instrument Co., Corvales, USA) entre 04:00 e 5:00 h seguindo a metodologia de Pinheiro et al. (2008) com modificações.

3.2.3 Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

A taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração subestomática de CO₂ (C_i) foram determinadas por meio de um analisador de gases a infravermelho (LI-6400 XT; LICOR Biosci. Inc., Nebraska, USA), sob concentração ambiente de CO₂ de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e PAR de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (CALBO E MORAES, 2000). A eficiência de carboxilação (E_iC) foi calculada pela razão entre A e C_i , (DA SILVA et al., 2015), simultaneamente às trocas gasosas, foi avaliada a fluorescência da clorofila a utilizando-se um fluorômetro (LI-6400-40; LI-COR Biosci. Inc., Nebraska, USA) acoplado ao analisador de gases. Para isto, as folhas foram adaptadas ao escuro por 30 min. Após a determinação da fluorescência inicial (F_0), foi aplicado um pulso de luz saturante de 6000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 0,8 s para determinar a máxima fluorescência (F_m) e aplicada luz actínia contínua (1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 480 s) para determinar a fluorescência em estado estacionário (F_s). Posteriormente, a fluorescência máxima adaptada ao claro (F'_m) foi determinada por meio de um pulso de luz branca saturante (6000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 0,8 s) e a F_0 adaptada à luz (ou seja, F'_0) foi obtida pela aplicação de um pulso de luz vermelha distante (2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A máxima eficiência fotoquímica do FSII (F_v/F_m) foi calculada como $F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$. A máxima eficiência fotoquímica do FSII no claro (F'_v/F'_m) foi calculada como $[F'_m - F'_0] / F'_m$. O coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ) foi determinado por meio da equação de Stern – Volmer [NPQ = (F_m/F'_m)] conforme descrito por Krause e Weis (1991). O coeficiente de extinção fotoquímica (q_P) foi calculado como $q_P = (F'_m - F_s) / (F'_m - F'_0)$ (KRAMER et al., 2004). O rendimento quântico real do transporte de elétrons do PSII (Φ_{PSII}) foi calculado como $[(F'_m - F'_s) / F'_m]$ (GENTY et al., 1989). A razão entre a taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) e A (isto é, ETR/A) foi calculada como indicador de limitação estomática à fotossíntese e como indicador da taxa de fotorrespiração (BOTA et al., 2004).

3.2.4. Análises bioquímicas

3.2.4.1. Clorofilas e carotenoides totais

30 discos foliares de 0,06 g foram pesados e macerados em 2 mL de acetona 80% mais 0,03 g de CaCO₃ (COSTA et al., 2010). Em seguida, as amostras foram centrifugadas a 12.000 x g por 10 min a 10 °C. O sobrenadante foi transferido para um balão de 25 mL. O resíduo foi submetido a nova extração com 2 mL de acetona 80% por meio de homogeneização

em vórtex. Após centrifugação, o novo sobrenadante foi juntado ao primeiro. Esse procedimento foi repetido mais duas vezes. Ao final da extração o volume final do extrato foi completado para 25 mL com acetona 80%. As concentrações de clorofila *a* e *b* e carotenoides totais foram determinadas de acordo com Lichthenthaler (1987), obtendo-se as absorvâncias do extrato a 663,2 nm; 646,8 nm e 470 nm.

3.2.4.2 Enzimas antioxidantes

A superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) foi estimada por meio da obtenção de um extrato foliar a partir de amostras de 0,15 g de peso fresco (PF) maceradas em 2 mL de meio de extração contendo tampão fosfato de potássio (TFK) 100 mM (pH 7,8), EDTA 0,1 mM, ditioneitol (DTT) 1 mM, β -mercaptoetanol 10 mM, triton X-100 0,1 % (v/v) e polivinilpolipirrolidona (PVPP) 200% p/p. Após centrifugação (15.000 x g por 15 min a 4 °C), o sobrenadante foi coletado para o ensaio de atividade da SOD em 3 mL de meio de reação contendo TFK 52,5 mM (pH 7,8), EDTA 0,1 μ M, azul de nitrotetrazólio 0,075 mM (NBT), metionina 13 mM (pH 7,8), riboflavina 2 μ M e 5 μ L do extrato enzimático. A reação foi realizada na presença de luz, fornecida por lâmpada fluorescente de 20 W por 10 min. Após este tempo, a luz foi interrompida e a absorvância das amostras obtida a 560 nm. A atividade da SOD foi calculada levando-se em conta a capacidade da enzima em inibir a fotorredução do NBT em formazana azul (GIANNOPOLITIS E REIS, 1977).

A atividade da peroxidase do ascorbato (APX, EC 1.11.1.1) foi determinada segundo Nakano e Asada (1981). Amostras foliares de 0,2 g PF foram maceradas em 2 mL de meio de extração contendo TFK 50 mM (pH 7,0), EDTA 2 mM, ascorbato 20 mM, triton X-100 0,1 % (v/v) e PVPP 200% (p/p). Após centrifugação (15000 x g por 15 min a 4 °C), o sobrenadante foi coletado para o ensaio de atividade, realizado em 2 mL do meio de reação contendo 50 mM de TFK pH 7,0, 0,1 mM de H₂O₂, 0,5 mM de ascorbato e 15 μ L do extrato enzimático. A reação foi conduzida a 25 °C por 5 min. A absorvância a 290 nm foi registrada e para os cálculos foi utilizado o coeficiente de extinção molar do ascorbato (2,8 mM⁻¹ cm⁻¹).

Para análise da catalase (CAT, EC 1.11.1.6), foi utilizado o mesmo extrato obtido para atividade da APX. A determinação da atividade da enzima foi realizada segundo Havir e McHale et al. (1987) em 2 mL de um meio de reação contendo 50 mM de TFK pH 7,0 e 12,5 mM de H₂O₂ e 15 μ L de extrato. A reação foi conduzida a 30 °C por 5 min. A absorvância a

240 nm foi registrada e para os cálculos foi utilizado o coeficiente de extinção molar do H_2O_2 ($39,4 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$).

3.2.4.3 Aldeído malônico (MDA)

Amostras foliares de 0,16 g foram maceradas em 2 mL de ácido tricloroacético (TCA) 0,1% p/v e o homogenato foi centrifugado a $10.000 \times g$ por 15 min a 4°C . Em seguida, o sobrenadante foi coletado e uma alíquota de 500 μL foi combinada a 1,5 mL de ácido tiobarbitúrico (TBA) 0,5% p/v preparado em TCA 20 % (p/v). A reação foi realizada a 90°C por 20 min, sendo interrompida com banho de gelo. Após centrifugação a $13.000 \times g$ por 4 min, o sobrenadante foi coletado e a absorbância determinada a 532 e 600 nm (CAKMAK E HORST, 1991). A concentração de MDA foi calculada com base no coeficiente de extração molar dos intermediários reativos ao ácido 2-tiobarbitúrico (TBA) ($155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$).

3.2.4.4 Peróxido de hidrogênio (H_2O_2)

A uma alíquota de 500 μL do extrato utilizado para a determinação de MDA foi adicionado 500 μL de TFK 10 mM (pH 7,0) e 1000 μL de iodeto de potássio (KI) 1 mM, totalizando um volume final de 2000 μL . As amostras foram agitadas em vórtex e a absorbância obtida a 390 nm. Para os cálculos foi utilizada uma curva padrão de H_2O_2 (VELIKOVA et al., 2000).

3.2.4.5 Análise Estatística

A homogeneidade das variâncias foi averiguada pelo teste de Levene e a distribuição normal dos dados conferida pelo teste de Shapiro-Wilk. Apenas os dados de *ETR/A* e *EiC* foram transformados utilizando-se o logaritmo na base 10. Os dados foram submetidos à análise de variância (two-way ANOVA) e as comparações entre médias realizadas pelo Teste Tukey ($P < 0,05$), utilizando-se o software R (v. 4.1.0, 2021).

3.3 Resultados

3.3.1 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

As plantas em déficit hídrico das cultivares BRS-Pará e BRS-Pai d'égua demonstraram reduções significativas de 82% na A em relação às plantas controle (Tabela 1). A diminuição de A foi acompanhada por diminuições significativas na g_s (87 % na BRS-Pará e 93 % na BRS-Pai d'égua, Tabela 1) e aumentos significativos na C_i (86,67% na BRS-Pará e 111,80% na BRS-Pai d'égua, Tabela 1).

Tabela 1 - Alterações na taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (g_s), concentração subestomática de CO_2 (C_i) e eficiência de carboxilação (EiC) em duas cultivares comerciais de açaizeiro (BRS-Pará e BRS-Pai d'égua) submetidos a estresse hídrico progressivo.

Parâmetros	BRS-Pará		BRS-Pai d'égua	
	Controle	Déficit hídrico	Controle	Déficit hídrico
A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	9.77 ± 0.46 Aa*	1.71 ± 0.17 Ab	9.59 ± 0.44 Aa	1.77 ± 0.16 Ab
g_s ($\text{mmol}^{-2} \text{s}^{-1}$)	64.89 ± 1.78 Ba	8.58 ± 0.71 Ab	68.04 ± 2.37 Aa	4.97 ± 1.06 Bb
C_i (mol mol^{-1})	163.01 ± 0.04 Ab	304.3 ± 0.02 Ba	194.89 ± 0.04 Ab	412.78 ± 0.01 Aa
EiC ($\text{mol mol}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	60.98 ± 6.97 Aa	5.45 ± 0.79 Ab	48.06 ± 6.79 Aa	4.36 ± 0.50 Bb

* Os dados são as médias de cinco repetições \pm o erro padrão (EP). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre os materiais vegetais dentro de cada regime hídrico e letras minúsculas denotam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de cada material vegetal.

Nas plantas em déficit hídrico, as médias de F_v/F_m para os dois regimes hídricos foram significativamente reduzidas em 6,25% em relação ao controle. Enquanto reduções de 12% foram observadas na F'_v/F'_m . As plantas estressadas de ambas as cultivares também apresentaram, em relação às plantas controle, reduções significativas de mesma magnitude no q_p (31%) e na ϕ_{PSII} (52%). A razão entre taxa de transporte de elétrons (ETR) e assimilação líquida de CO_2 (A), ETR/A , aumentou significativamente em 146% nas plantas em déficit hídrico das duas cultivares comparadas aos respectivos controles, indicando limitação estomática da fotossíntese e aumento da fotorrespiração. A deficiência hídrica não afetou significativamente o NPQ em relação às plantas controle em ambas as cultivares (Tabela 2).

Tabela 2 - Alterações na eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), eficiência da energia de excitação dos centros de reação PSII abertos (F'_v/F'_m), coeficiente de dissipação não-fotoquímica (NPQ), coeficiente de extinção fotoquímica (q_P), rendimento quântico real do transporte de elétrons do PSII (Φ_{PSII}) e razão entre taxa de transporte de elétrons (ETR) e assimilação líquida de CO₂ (A) (ETR/A).

Parâmetros	BRS-Pará		BRS-Pai d'égua	
	Controle	Déficit hídrico	Controle	Déficit hídrico
F_v/F_m	0.80 ± 0.01 Aa*	0.76 ± 0.01 Ab	0.79 ± 0.01 Aa	0.74 ± 0.02 Ab
F'_v/F'_m	0.74 ± 0.03 Aa	0.65 ± 0.02 Ab	0.71 ± 0.02 Aa	0.62 ± 0.02 Ab
NPQ	1.88 ± 0.45 Aa	2.59 ± 0.46 Aa	1.75 ± 0.24 Aa	2.16 ± 0.46 Aa
q_P	0.36 ± 0.02 Aa	0.26 ± 0.02 Ab	0.35 ± 0.03 Aa	0.22 ± 0.03 Ab
Φ_{PSII}	0.20 ± 0.01 Aa	0.11 ± 0.02 Aa	0.18 ± 0.02 Aa	0.08 ± 0.01 Aa
ETR/A	9.28 ± 0.37 Ab	27.76 ± 2.99 Aa	8.95 ± 0.64 Ab	17.11 ± 1.69 Aa

* Os dados são as médias de cinco repetições ± o erro padrão (EP). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre os materiais vegetais dentro de cada regime hídrico e letras minúsculas denotam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de cada material vegetal.

3.3.2 Clorofilas e carotenoides totais

As plantas em déficit hídrico da cultivar BRS-Pará demonstraram reduções significativas em relação às plantas controle nas concentrações de Chl *a* e Chl *a+b* (20%) e na concentração de CAR_{Tot} (25%). Na BRS-Pará, não houve efeito significativo do déficit hídrico na Chl *a/b* e na Chl *a+b*/CAR_{Tot}. Nas plantas estressadas da cultivar BRS-Pai d'égua as concentrações de Chl *a*, Chl *a+b*, Chl *a/b* e CAR_{Tot} foram reduzidas respectivamente em 45%, 37%, 23% e 35% em relação às plantas controle. Na BRS-Pai d'égua, não houve efeito significativo do déficit hídrico na Chl *a+b*/CAR_{Tot} (Tabela 3).

Tabela 3 - Concentrações de clorofila a (Chl *a*), clorofilas totais (Chl *a+b*), razão clorofila a e clorofila b (Chl *a/b*), carotenóides totais (CAR_{Tot}) e razão clorofilas totais e carotenóides totais (Chl *a+b*/CAR_{Tot}) em duas cultivares de açaizeiro (BRS Pará e BRS Pai d'égua) submetidas ao déficit hídrico.

Parâmetros	BRS-PA		BRS-PD	
	Controle	Déficit hídrico	Controle	Déficit hídrico
Chl <i>a</i> (g/kg FM)	9.56 ± 0.43 Aa	7.61 ± 0.21 Ab	8.62 ± 0.34 Aa	4.71 ± 0.35 Bb
Chl <i>b</i> (g/kg FM)	4.21 ± 0.23 Aa	3.46 ± 0.17 Ab	3.55 ± 0.13 Ba	2.51 ± 0.12 Bb
Chl <i>a + b</i> (g/kg FM)	13.77 ± 0.58 Aa	11.07 ± 0.32 Ab	12.17 ± 0.44 Ba	7.63 ± 0.31 Bb
Chl <i>a</i> /Chl <i>b</i>	2.28 ± 0.11 Aa	2.21 ± 0.09 Aa	2.43 ± 0.07 Aa	1.87 ± 0.06 Bb
CAR _{Tot} (g/kg DM)	2.35 ± 0.15 Aa	1.77 ± 0.08 Ab	1.99 ± 0.09 Ba	1.30 ± 0.08 Bb
Chl <i>a + b</i> / CAR _{Tot}	5.92 ± 0.26 Aa	6.32 ± 0.37 Aa	6.14 ± 0.26 Aa	5.90 ± 0.26 Aa

* Os dados são as médias de cinco repetições ± o erro padrão (EP). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre os materiais vegetais dentro de cada regime hídrico e letras minúsculas denotam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de cada material vegetal.

3.3.3 Atividades das enzimas antioxidantes

Em relação às plantas controle, as plantas em déficit hídrico das cultivares BRS-Pará e BRS-Pai d'égua demonstraram aumentos na atividade da SOD respectivamente de 39% e 48% respectivamente. O estresse não afetou a atividade da APX em nenhuma das cultivares. Com relação a atividade da CAT, o déficit hídrico reduziu a atividade da enzima em 21% na BRS-Pará e em 40% na BRS-Pai d'égua (Tabela 4).

Tabela 4 – Atividades da superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT) em duas cultivares de açaizeiro (BRS-Pará e BRS-Pai d'égua) submetidos ao déficit hídrico progressivo.

Parâmetros	BRS-Pará		BRS-Pai d'égua	
	Controle	Déficit hídrico	Controle	Déficit hídrico
SOD (U mg ⁻¹ prot)	62.62 ± 6.18 Ab*	86.85 ± 7.39 Aa	54.17 ± 4.63 Ab	80.26 ± 6.06 Aa
APX (µmol min ⁻¹ mg ⁻¹ prot)	3.74 ± 0.36 Aa	4.26 ± 0.37 Aa	4.02 ± 0.35 Aa	3.23 ± 0.31 Aa
CAT (µmol min ⁻¹ mg ⁻¹ prot)	0.80 ± 0.09 Aa	0.63 ± 0.08 Ab	0.84 ± 0.09 Aa	0.50 ± 0.02 Ab

* Os dados são as médias de cinco repetições ± o erro padrão (EP). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre os materiais vegetais dentro de cada regime hídrico e letras minúsculas denotam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de cada material vegetal.

3.3.4 Peroxidação lipídica e peróxido de hidrogênio

As plantas das cultivares BRS-Pará e BRS-Pai d'égua submetidas a deficiência hídrica demonstraram aumentos muito expressivos nas concentrações de MDA e H₂O₂ em relação às respectivas plantas controle. Esses aumentos foram de 381% no MDA e 150% H₂O₂ na BRS-Pará e de 354% no MDA e de 121% no H₂O₂ na BRS-Pai d'égua (Tabela 5).

Tabela 5 - Peroxidação lipídica estimada como equivalentes de ácido malônico (MDA) e concentrações de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) em duas cultivares de açaizeiro submetidas ao déficit hídrico.

Parâmetros	BRS-Pará		BRS-Pai d'égua	
	Controle	Déficit hídrico	Controle	Déficit hídrico
MDA (nmol g ⁻¹ PS)	156.88 ± 23.73 Ab*	592.70 ± 57.71 Aa	144.43 ± 13.29 Ab	556.47 ± 34.99 Aa
H ₂ O ₂ (µmol g ⁻¹ PS)	5.99 ± 0.18 Ab	8.23 ± 0.34 Aa	5.74 ± 0.11 Bb	6.96 ± 0.33 Ba

* Os dados são as médias de cinco repetições ± o erro padrão (EP). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre os materiais vegetais dentro de cada regime hídrico e letras minúsculas denotam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de cada material vegetal.

3.4 Discussão

Em condições de déficit hídrico, as cultivares BRS-Pará e BRS-Pai d'égua demonstraram expressiva diminuição da A , que chegou a valores muito próximos de zero. Este dado, por si só, indica que o açaizeiro é muito sensível ao déficit hídrico, visto que o estresse aplicado, caracterizado pela redução do Ψ_{pd} para valores próximos a - 2,5 MPa, praticamente suprimiu a capacidade fotossintética das plantas em ambas as cultivares. Efeitos semelhantes do déficit hídrico em açaizeiro foram também demonstrados em outros trabalhos (SANTOS et al., 2022; OLIVEIRA et al., 2018; SILVESTRE et al., 2016, 2017)

A diminuição de A nas plantas em déficit hídrico das duas cultivares pode ser explicada por diversos fatores, dentre os quais as limitações estomáticas e aquelas relacionadas a problemas nas fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese (FLEXAS et al., 2006; CORNIC, 2002).

Com relação à limitação estomática, é bem estabelecido que o fechamento dos estômatos em plantas sob déficit hídrico causa um aumento na resistência ao influxo de CO_2 na folha. Isto, associado a uma diminuição na condutância mesofílica ao CO_2 , pode levar a reduções na concentração cloroplastídica de CO_2 , reduzindo a atividade de carboxilação da Rubisco (PILON et al., 2018; PERDOMO et al., 2017). Contudo, as plantas em déficit hídrico de ambas as cultivares demonstraram aumentos significativos na C_i , indicando alta concentração de CO_2 nas câmaras subestomáticas, o que poderia sugerir que as limitações estomáticas à fotossíntese não seriam significativas nesta espécie. Vale ressaltar, porém, que as plantas em déficit hídrico das duas cultivares demonstraram aumentos significativos na ETR/A e diminuições na E_iC . Então, o aumento na ETR/A deve estar relacionado às limitações estomáticas da fotossíntese e ao aumento da fotorrespiração (BOTA et al., 2004), enquanto a diminuição da E_iC indica diretamente uma menor capacidade de carboxilação da Rubisco. Uma vez que a quantidade de Rubisco, em termos de número de cópias da enzima, não é afetada pelo déficit hídrico (PARRY et al., 2002), então a diminuição da E_iC nas duas cultivares estudadas indica que a atividade carboxilativa da enzima diminuiu possivelmente em resposta a menor concentração de CO_2 cloroplastídico, levando ao aumento da fotorrespiração evidenciado pelo aumento de ETR/A .

Embora um resultado muito comum em plantas submetidas ao déficit hídrico seja a redução na C_i/C_a ou na C_i (da SILVA et al., 2022; da SILVA et al., 2020; LIU et al., 2019;

GOMES et al., 2008), as plantas sob déficit hídrico de açaizeiro neste trabalho demonstraram um aumento significativo na C_i . Resultado semelhante foi previamente observado em plantas de açaí (SANTOS et al., 2022; NEVES et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2018; SILVESTRE et al., 2017), em palma de óleo (LOPES FILHO, 2021; TEZARA et al., 2021; MÉNDEZ, et al., 2012; SURESH et al., 2012) e *Triticum aestivum* (ULLAH et al., 2023) e *Bactris gasipaes* (OLIVEIRA et al., 2002). Uma possível explicação para esse aumento na C_i é o aumento da respiração mitocondrial e da fotorrespiração que, associado ao expressivo fechamento estomático, restringe o efluxo desse gás da câmara subestomática para a atmosfera (FLEXAS et al., 2006; CORNIC, 2002). A diminuição da fotossíntese também pode ser, em parte, resultante do aumento na taxa de foto-oxidação e/ou foto-inibição do FSII, tendo como consequência a diminuição na atividade fotossintética dos centros de reação (PERDOMO et al., 2017). Os danos foto-oxidativos ao FSII foram claramente evidenciados pelas diminuições no F_v/F_m e F_v'/F_m' . Além disso, outra evidência que indica a ocorrência de danos aos fotossistemas é a diminuição na concentração de Chl *a* e Chl *a+b* nas duas cultivares de açaí, particularmente na cultivar BRS-Pai d'égua, cujas diminuições foram mais expressivas. Este resultado está condizente com a degradação de Chl *a* e Chl *b* observada em plantas de outras espécies submetidas ao déficit hídrico como *Malus domestica* Borkh. (BHUSAL et al., 2019), *Triticum aestivum* (WU et al., 2014) e *Lilium* spp. (ZHANG et al., 2011).

Nas plantas sob déficit hídrico de açaizeiro, o aumento na ETR/A e a redução de ϕ PSII sob Ψ_{pd} em torno de -2,3 MPa indica que as plastoquinonas perderam parte de sua capacidade de realizar suas reações de oxido-redução. Conforme os elétrons vão sendo transportados para o FSII e ocorre a abertura estomática para realização da fotossíntese, menor é o qP. Logo, a redução de qP indica aumento nas quinonas A (Q_A) no seu estado reduzido, que ocorre a fim de aumentar a proporção de inativação dos centros de reação do FSII (DALLAGNOL et al., 2015; SURESH et al., 2010). Logo, tanto os parâmetros de trocas gasosas quanto de transporte de elétrons avaliados para as duas cultivares de açaizeiro sugerem que o déficit hídrico pode vir a reduzir o coeficiente de extinção fotoquímico, corroborando com o que foi previamente observado em *Malus domestica* (ZHOU et al., 2019), em *Euterpe oleracea* (OLIVEIRA et al., 2018) e em híbridos de palma de óleo (SILVA et al., 2016).

Uma vez que a E_iC foi reduzida de forma muito mais expressiva que os danos ao FSII, os quais se mantiveram ativos em certa magnitude nas plantas sob déficit hídrico das duas cultivares, é possível inferir que tenha ocorrido um desequilíbrio entre as etapas fotoquímica e bioquímica da fotossíntese. Desse modo, os fotossistemas continuam captando energia

luminosa e convertendo-na em energia química (ATP e NADPH) no estroma os quais serão utilizados no ciclo de Calvin. Contudo, se a Rubisco tem menor eficiência de carboxilação, o ciclo de Calvin passa a devolver com menor intensidade ADP e NADP para as reações fotoquímicas. Isto faz com que os componentes da cadeia de transporte de elétrons trabalhem mais tempo sobrecarregados, ou seja, reduzidos (HEYNEKE E FERNIE, 2018; TAKAGI et al., 2016). Nesse caso, a cadeia de transporte de elétrons cloroplastídica passa a ser um potencial sítio de produção de ERO (LAWLOR E TEZARA, 2009; MITTLER, 2002; MØLLER, 2001). Sob condições brandas, o aumento de ERO induzido por estresses abióticos pode agir como importante via de sinalização celular (ELAKHDAR et al., 2022; VRANOVA et al., 2002). Porém, caso as plantas não consigam eliminar os excedentes de ERO adequadamente, então um aumento na ocorrência de danos celulares ao FSII e lipídeos de membrana é observado (TAKAHASHI E BADGER, 2011; CRUZ DE CARVALHO, 2008).

Além dos dados de fluorescência que indicam danos ao FSII, os resultados obtidos neste trabalho mostraram expressivos aumentos nas concentrações de H_2O_2 e MDA nas plantas sob déficit hídrico das duas cultivares, indicando a ocorrência de estresse oxidativo mediada pelo déficit hídrico. Esses aumentos foram, contudo, maiores nas plantas em déficit hídrico da cultivar BRS-Pará em relação à BRS-Pai d'égua quando comparadas aos respectivos controles. Isso indica, que a cultivar BRS-Pará se mostra mais sensível à peroxidação lipídica que a BRS-Pai d'égua, o que pode ser considerado um diferencial em termos de resposta ao déficit hídrico.

Dos possíveis mecanismos de defesa contra o estresse oxidativo, os dados obtidos neste trabalho demonstram que as plantas sob déficit hídrico de açaí das duas cultivares aumentaram a taxa de transpiração, indiretamente evidenciada pelo aumento no ETR/A. Embora a fotorrespiração esteja relacionada a uma menor assimilação líquida de carbono pela planta, esse mecanismo é importante para atenuar sobrecarga de elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese, ajudando a controlar a produção de ERO (DAT et al., 2000; MITTLER, 2002). Comparando-se as duas cultivares em relação aos respectivos controles, nota-se que o aumento na ETR/A foi maior na BRS-Pará que na BRS-Pai d'égua, indicando que a fotorrespiração teve um papel mais expressivo no alívio da sobrecarga energética na cadeia de transporte de elétrons cloroplastídica. Por comparação, aumentos na fotorrespiração foram relacionados a uma maior tolerância ao déficit hídrico em *Elaeis guineenses* (LOPES FILHO et al., 2021), em *Eutерpe oleracea* (OLIVEIRA et al., 2018) e em *Lagenaria siceraria* (MASHILO et al. 2017).

Um outro mecanismo de defesa relacionado à atenuação da sobrecarga energética nos fotossistemas é a dissipação térmica do excesso de energia de excitação, ou seja, emissão de

calor, envolvendo a participação direta de carotenóides (FOYER et al., 2017; CASPER et al., 1993). Esta dissipação térmica foi observada em outras espécies sob condições de déficit hídrico, tais como em *Coffea arabica* (POMPELLI et al., 2010) e *Glycine Max* (VERHOEVEN et al. 2001; MESQUITA et al., 2020). Neste trabalho, contudo, as plantas em déficit hídrico das duas cultivares de açaizeiro não demonstraram aumentos significativos no NPQ em relação às plantas controle, indicando que a dissipação de energia na forma de calor ocorreu, contudo na mesma taxa das plantas irrigadas (DEMMIG ADAMS; ADAMS, 2006). Uma possível explicação para esse resultado é o fato de que esse mecanismo de dissipação térmica requer um aumento do gradiente de pH transtilacóide para induzir a conversão de violaxantina a zeaxantina, esta última com maior capacidade de dissipação de energia na forma de calor (MAXWELL; JONHSON, 2000). Uma vez que o qP e $\phi PSII$ foram reduzidos significativamente nas plantas sob déficit hídrico das duas cultivares, então essa condição pode não ter sido contemplada e por isso o NPQ não foi aumentado em uma taxa maior. Além disso, foram observadas diminuições significativas nas concentrações dos CAR_{Tot} nas plantas sob déficit hídrico das duas cultivares, o que pode ter também contribuído para uma menor dissipação de energia como calor.

As duas cultivares de açaí demonstraram maiores concentrações de MDA que nas respectivas plantas controle e, uma vez que os aumentos percentuais foram maiores para a BRS-Pará, pode-se inferir que ela se mostrou mais sensível ao estresse oxidativo mediado pelo déficit hídrico. A peroxidação de lipídeos tem sido relacionada a uma maior produção de ERO sob condições de estresse. Em palmeiras, uma maior concentração de H_2O_2 foi observada nas plantas submetidas ao déficit hídrico em relação aos controles irrigados, sendo este aumento coincidente aos aumentos no MDA (SILVA et al., 2016; BARBOSA et al., 2017; LOPES FILHO et al., 2021). Neste trabalho, os aumentos nas concentrações de H_2O_2 podem ter sido decorrentes da maior taxa de fotorrespiração associada à perda de atividade da CAT observada nas plantas sob déficit hídrico. Então, o H_2O_2 produzido nos peroxissomos por ação da glicolato oxidase não estaria sendo adequadamente eliminado pela CAT (MITTLER 2002). Uma outra possibilidade que justifica o aumento na concentração de H_2O_2 seria um descompasso entre a produção desse composto por ação da SOD e sua adequada eliminação pela APX nos cloroplastos. Esta possibilidade é suportada pelo aumento observado na atividade da SOD das plantas sob déficit hídrico sem que tenha havido aumentos correspondentes na atividade da APX. Portanto, a produção de H_2O_2 por ação da SOD estaria suplantando a capacidade de eliminação pela APX.

Em termos comparativos, as duas cultivares de açaí avaliadas neste trabalho revelaram poucas diferenças nas atividades das enzimas antioxidantes sob condições de estresse. Em relação ao controle, as duas cultivares demonstraram aumento na atividade da SOD, diminuição na atividade da CAT e manutenção da atividade da APX. Esses resultados, associado ao incremento nas concentrações H_2O_2 e MDA, reforçam o que foi proposto anteriormente sobre sensibilidade da espécie ao estresse oxidativo mediado pelo déficit hídrico (BARBOSA et al., 2017). Portanto, as duas cultivares comerciais de açaí não diferem em termos de indução de atividade de enzimas antioxidantes e, por essa razão, mostraram-se igualmente sensíveis ao estresse oxidativo mediado pelo déficit hídrico.

A intensidade dos danos durante a imposição do déficit hídrico observada neste trabalho indicou que ambas as cultivares tiveram reduções na A e g_s , demonstrando que tanto a BRS-Pará quanto a BRS-Pai d'égua possuem sensibilidade ao déficit hídrico. No entanto, aumentos da concentração subestomática de CO_2 em ambas as cultivares também foram verificados sugerindo que ocorreu aumento da respiração mitocondrial e fotorrespiração. As plantas sob déficit hídrico das duas cultivares revelaram diminuições expressivas nas variáveis de fluorescência da clorofila a , permitindo inferir que houve dano ao FSII com resultados mais expressivos na BRS-Pai d'égua. Ademais, a redução de EiC se deu de maneira mais evidente do que os danos ao FSII, nos levando a concluir que houve um desequilíbrio entre as fases fotoquímicas e bioquímicas da fotossíntese em ambas as cultivares, porém os fotossistemas continuam captando a energia luminosa para converter em energia química, só que de forma mais lenta devido a menor atividade de carboxilação da Rubisco. Assim, como mecanismo de defesa para a diminuição do estresse oxidativo, o aumento de ETR/A foi mais evidente nas plantas de BRS-Pará, demonstrando maior capacidade de suprimir a sobrecarga na cadeia transportadora de elétrons. Em contrapartida, o aumento nas concentrações de aldeído malônico foram maiores nas plantas de BRS-Pará, e assim, estas plantas possuem maior sensibilidade ao estresse oxidativo em condições de déficit hídrico. Portanto, os resultados obtidos mostram que as cultivares sob déficit hídrico são sensíveis ao estresse, porém a cultivar BRS-Pai d'égua revelou de forma mais eficiente seus mecanismos de defesa, sugerindo uma leve tolerância ao déficit hídrico em comparação com a cultivar BRS-Pará.

3.5 Conclusão

As plantas submetidas ao déficit hídrico de BRS-Pará e BRS-Pai d'égua demonstraram sensibilidade ao estresse em geral, com reduções das variáveis fisiológicas e bioquímicas de maneira equivalente. No entanto, em se tratando de defesa antioxidante, a BRS-Pai d'égua revelou menores danos ao estresse oxidativo do que a BRS-Pará, demonstrando que seu sistema de defesa foi mais eficiente. Logo, pode-se sugerir a BRS-Pai d'égua possa tolerar de forma mais eficiente o déficit hídrico do que a BRS-Pará.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. de M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, [s. l.], v. 22, n. 6, p. 711–728, 2014. Disponível em: <https://www.schweizerbart.de/papers/metz/detail/22/82078/Koppen_s_climate_classification>
- BARBOSA, M. A. M.; LOBATO, A. K. S.; PEREIRA, T. S.; VIANA, G. D. M.; BARBOSA, J. R. S.; COELHO, K. N. M. Antioxidant system is insufficient to prevent cell damages in *Euterpe oleracea* exposed to water deficit. **Emir Journal of Food and Agriculture**. v.29, p. 206–211. 2017.
- BOTA, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? **New Phytology**. v.162, p. 671–681. 2004.
- BHUSAL, N.; HAN, S-G.; YOON, T-M. Impact of drought stress on photosynthetic response, leaf water potential, and stem sap flow in two cultivars of bi-leader apple trees (*Malus × domestica* Borkh.). **Scientia Horticulturae**. v. 246, p. 535-543. 2019.
- CAKMAK, I.; HORST, J. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiology Plantarum** 83:463–468. 1991.
- CALBO, M.E. R.; MORAES, J. A. P. V. de. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica**, v.23, p.225-230, 2000.
- CASPER, C.; EICKMEIER, W. G.; OSMOND, C.B. Changes of fluorescence and xanthophyll pigments during dehydration in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla* in low and medium light intensities. **Oecologia**. v. 94, p. 528-533. 1993.
- CORNIC, G.; FRESNEAU, C. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. **Annals of Botany**. v. 89, p. 887–894. 2002.
- COSTA, M. A., PINHEIRO, H. A.; SHIMIZU, E. S. C.; FONSECA, F. T.; SANTOS FILHO, B. G.; MORAES, F. K. C.; FIGUEIREDO, D. M. Lipid peroxidation, chloroplastic pigments and antioxidant strategies in *Carapa guianensis* (Aubl.) subjected to water-deficit and short-term rewetting. **Trees**. 24:275–283. 2010.
- CRUZ DE CARVALHO, M. H. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. **Plant Signal Behavior**. v. 3, p. 156–165. 2008.

DALLAGNOL, L. J.; MARTINS, S. C. V.; MATTA, F. M.; RODRIGUES, F. A. Brown spot negatively affects gas exchange and chlorophyll a fluorescence in rice leaves. **Tropical Plant Pathology**. v. 40, p. 275–278. 2015.

DA SILVA, D. L.; GOMES, F. P.; ARAÚJO, R. P.; PEREIRA, L. S.; DALMOLIN, Â. C.; AMARAL, J. F. T. do. Antioxidative and osmorregulatory responses of *Jatropha curcas* to water stress are genotype dependent. **Australian Journal of Crop Science**. v. 16(02), p. 192–200. 2022.

DA SILVA, J. A.; DOS SANTOS, P. A. B.; DE CARVALHO, L. G.; MOURA, E. G.; ANDRADE, F. R. Gas exchange and growth of soybean cultivars submitted to water deficiency. **Pesquisa Agropecuária Tropical**. v. 50, p. 1-9. 2020.

DA SILVA, F.G., DUTRA, W.F., DUTRA, A.F., DE OLIVEIRA, I.M., FILGUEIRAS, L.M.B., DE MELO, A.S. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**. v.19, p.946–952, 2015.

DAT, J.; VANDENABEELE, S.; VRANOVA, E.; VAN MONTAGU, M.; INZE´, D.; VAN BREUSEGEM, F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. **Cellular and Molecular Life Sciences**. v. 57, p. 779-795. 2000.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. **New phytologist**. v. 172, p. 11-21. 2006.

ELAKHDAR, A.; SOLANKI, S.; KUBO, T.; ABED, A.; ELAKHDAR, I.; KHEDR, R.; HAMWIEH, A.; LUDOVIC A.; CAPO-CHICHI, J.A.; ABDELSATTAR, M.; FRANCKOWIAK, J. D.; QUALSET, C. O. Barley with improved drought tolerance: Challenges and perspectives. **Environmental and Experimental Botany**. v. 201, p. 1-31. 2022.

FARIAS NETO, J. T. de. Cultivar BRS-Pai d'Égua: cultivar de açaí para terra firme com suplementação hídrica. **Belém: Embrapa Amazônia Oriental**. p. 1-7. (Comunicado Técnico, 317). 2019.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; BOTA, J.; GALMÉS, J.; HENKLE, M.; MARTÍNEZ-CAÑELLAS, S.; MEDRANO, H. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. **New Phytology**, v. 172, p. 73–82. 2006.

FOYER, C. H.; RUBAN, A. V.; NOCTOR, G. Viewing oxidative stress through the lens of oxidative signalling rather than damage. **Biochemical Journal**. v. 474, p. 877–883. 2017.

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.

GARG, N.; MANCHANDA, G. ROS generation in plants: boon or bane? **Plant Biosystems**. v.143, p. 8-96.2009

GENTY, B.; BRIANTAIS, J-M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**. v. 990, p. 87- 92, 1989.

GEORGIU, G. How to flip the (Redox) Switch. **Cell**. v. 111, p. 607-610. 2002.

GIANNOPOLITIS, C.N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases I: occurrence in higher plants. **Plant Physiology** v. 59, p.309–314. 1977.

GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 909–930. 2010.

GOMES, F. P.; OLIVA, M. A.; MIELKE, M. S.; DE ALMEIDA, A-A. F.; LEITE, H. G.; AQUINO, L. A. Photosynthetic limitations in leaves of young Brazilian Green Dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. ‘nana’) palm under well-watered conditions or recovering from drought stress. **Environmental and Experimental Botany**. v. 62, p. 195-204. 2008.

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

HEYNEKE, E.; FERNIE, A. Metabolic regulation of photosynthesis. **Biochemical Society Transactions**. v. 46, p. 321-328. 2018.

KLAR, A. E.; VILLA NOVA, N. A.; MARCOS, Z. Z.; CERVÉLLINI, A. Determinação da umidade do solo pelo método das pesagens. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, p.15–30, 1966.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annual Review Plant Physiology. **Plant Molecular Biology**, v.42, p.313-349, 1991.

KRAMER, D.M.; JOHNSON, G.; KIIRATS, O.; EDWARDS, G.E. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. **Photosynthesis Research**. v.79, p.209–218, 2004.

LAWLOR, D.W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**. v.103, p.561–579, 2009.

LICHTHENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods Enzymology** v. 148, p. 350–382. 1987.

LIMA, A.L.S.; DA MATTA, F.M.; PINHEIRO, H.A.; TOTOLA, M.R.; LOUREIRO, M.E. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**. v. 47, p. 239-247, 2002.

LIU, B.; LIANG, J.; TANG, G.; WANG, X.; LIU, F.; ZHAO, D. Drought stress affects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Juglans* rootstocks. **Scientia Horticulturae**. v. 250, p. 230-235. 2019.

- LOPES FILHO, W. R. L.; RODRIGUES, F. H. S.; FERREIRA, I. V. L.; CORREA, L. O.; CUNHA, R. L.; PINHEIRO, H. A. Physiological responses of young oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) plants to repetitive water deficit events. **Industrial Crop & Products**. v.172. p.1-10. 2021.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**. v. 51, p. 659-669. 2000.
- MASHILO, J.; ODINDO, A. O.; SHIMELIS, H. A.; MUSENGE, P.; TESFAY, S. Z.; MAGWAZA, L. S. Drought tolerance of selected bottle gourd [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.] landraces assessed by leaf gas exchange and photosynthetic efficiency. **Plant Physiology and Biochemistry**. v. 120, p. 75-87. 2017
- MESQUITA, R. O.; COUTINHO, F. S.; VITAL, C. E.; NEPOMUCENO, A. L.; WILLIAMS, RAMOS, T. C. R.; H. J. DE O.; LOUREIRO, M. E. Physiological approach to decipher the drought tolerance of a soybean genotype from Brazilian savana. **Plant Physiology and Biochemistry**. v. 151, p. 132-143. 2020.
- MÉNDEZ, Y. D. R.; CHÁCON, L. M.; BAYONA, C. J.; ROMERO, H. M. Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. v. 24, p. 273-280. 2012.
- MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; GOLLERY, M.; VAN BREUSEGEM, F. Reactive oxygen gene network of plants. **Trends Plant Science**. v.9, p. 490–498. 2004.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**. v. 7, p.405–410. 2002.
- MØLLER, I. M. Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover and metabolism of reactive oxygen species. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. v. 52, p. 561–591. 2001.
- NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiol** v. 22, p. 867–880. 1981.
- NASCIMENTO, W. M. O.; GATTI, L. A. P. Produção de mudas de açaizeiro em recipientes de diferentes volumes. **Boletim de pesquisa e desenvolvimento, Embrapa Amazônia Oriental**. v. 143, p. 1-24. 2020.
- NEVES, L. H.; SANTOS, R. I. N.; TEIXEIRA, G. I. DOS S.; ARAUJO, D. G. DE; SILVESTRE, W. V. D.; PINHEIRO, H. A. Leaf gas exchange, photochemical responses and oxidative damages in assai (*Euterpe oleracea* Mart.) seedlings subjected to high temperature stress. **Scientia Horticulturae**. v. 257, p. 1-7. 2019.
- NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C.H. The roles of reactive oxygen metabolism in drought: Not so cut and dried. **Plant physiology**. v. 164, p. 1636-1648. 2014.

NOCTOR, G.; FOYER, C.H. A re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C3 photosynthesis. A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity? **Journal Experimental Botany**. v. 49, p.1895-1908. 1998.

OLIVEIRA, H.O.; CASTRO, G.L.S.; CORREA, L.O.; SILVESTRE, W.V.D.; NASCIMENTO, S.V.; VALADARES, R.B.S.; OLIVEIRA, G.C.; SANTOS, R.I.N.; FESTUCCI-BUSELLI, R.A.; PINHEIRO, H.A.; 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, M. A. J.; BOVI, M. L. A.; MACHADO, E.C.; GOMES, M. M. A.; HABERMANN, G.; RODRIGUES, J. D. Photosynthesis, stomatal conductance and transpiration in peach palm under water stress. **Scientia Agricola**. v. 59, p. 59–63. 2002.

PARRY, M. A. J.; ANDRALJOC, P. J.; KHAN, S.; LEA, P. J.; KEYS, A. J. Rubisco activity: Effects of drought stress. **Annals of Botany**. v. 89, p. 833-839. 2002.

PERDOMO, J.; CAPÓ-BAUÇÀ, S.; CARMO-SILVA, E.; GALMÉS, J. Rubisco and rubisco activase play an important role in the biochemical limitations of photosynthesis in rice, wheat, and maize under high temperature and water deficit. **Frontiers in Plant Science**. v.8, p. 1-15. 2017.

PINHEIRO, H. A.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; FERREIRA, V. M.; CAMARA, C.A.; CABRAL, F. F.; OLIVEIRA, J. F.; CARVALHO, L. W. T.; SANTOS, J. M.; SANTOS FILHO, B. G. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings subjected to salt stress conditions. **Industrial Crop & Products**. v. 27, p.385–392 2008.

PILON, C.; SNIDER, J. L.; SOBOLEV, V.; CHASTAIN, D. R.; SORENSEN, R.B.; MEEKS, C. D.; MASSA, A. N.; WALK, T.; SINGH, B.; EARL, H.J. Assessing stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation under progressive drought in peanut (*Arachis hypogaea* L.). **Journal of Plant Physiology**. v.231, p. 124–134. 2018.

POMPELLI, M. F.; MARTINS, S. C. V.; ANTUNES, W. C.; CHAVES, A. R. M.; DAMATTA, F. M. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. **Journal of Plant Physiology**. v. 167, p.1052–1060. 2010.

R CORE TEAM, v. 4.1.0, 2021: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [ISBN3-900051-07-0]. <https://www.r-project.org/>

SANTOS, R. I. N.; · CASTRO, G. L. S. DE; · TEIXEIRA, G. I. S.; SILVESTRE, W. V. D.; · SILVA, G. B. DA; · PINHEIRO, H. A. Leaflet gas exchange and chlorophyll fluorescence evidence the sensitivity of young açai palms to progressive drought. **Acta Physiologiae Plantarum**. v. 44, p. 1-8. 2022.

SELOTE, D. S; KHANNA-CHOPRA, R. Drought acclimation confers oxidative stress tolerance by inducing co-ordinated antioxidant defense at cellular and subcellular level in leaves of wheat seedlings. **Physiology Plantarum**. v. 127, p.494–506. 2006.

SEMWAL, V. K.; KHANNA-CHOPRA, R. Enhanced oxidative stress, damage and inadequate antioxidant defense contributes towards insufficient recovery in water deficit stress and heat stress combination compared to either stresses alone in *Chenopodium album* (Bathua). **Physiology Molecular Biology Plants**. v. 26(7), p.1331–1339. 2020.

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

SILVESTRE, W. V. D.; SILVA, P.A.; PALHETA, L.F.; OLIVEIRA NETO, C. F.; SOUZA, R. O. R. M; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A. Differential tolerance to water deficit in two acai (*Euterpe oleracea* Mart.) plant materials. **Acta Physiologiae Plantarum**. v. 39:4. 2017.

SILVA, P.A.; OLIVEIRA, I.V.; RODRIGUES, K.C.B.; COSME, V.S.; BASTOS, A.J.R.; DETMANN, K.S.C.; CUNHA, R.L.; FESTUCCI-BUSELLI, R.A.; DAMATTA, F.M.; PINHEIRO, H.A. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees**. v. 30, p. 203–214. 2016.

SKADSEN, R.W.; SCHULZ-LEFERT, P.; HERBT, J.M. Molecular cloning, characterization and expression analysis of two classes of catalase isozyme genes in barley, **Plant Molecular Biology**. v. 29, p.1005-1014 1995.

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, p.549-556, 2012.

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; RAMACHANDURU, K.; MATHUR, R. K. Gas exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**. v. 48, p. 430–436. 2010.

TAKAGI, D.; HASHIGUCHI, M.; SEJIMA, T.; MAKINO, A.; MIYAKE, C. Photorespiration provides the chance of cyclic electron flow to operate for the redox-regulation of P700 in photosynthetic electron transport system of sunflower leaves. **Photosynthesis Research**. V. 129, p. 279-290. 2016.

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

TAVARES, G. dos S.; HOMMA, A. K. O.; MENEZES, A. J. E. A. de; PALHETA, M. P. Análise da produção e comercialização de açaí no estado do Pará, Brasil. **International Journal of Development Research**, [s. l.], v. 10, p. 35215–35521, 2022.

TEZARA, W.; DOMINGUES, T.S.T.; LOYAGA, W.D.; ORTIZ, N.R.; CHILA, R.H.V.; ORTEGA, B. J.M. Photosynthetic activity of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid genotypes (*Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis*), and response of hybrids to water deficit. **Scientia Horticulturae**. v. 287, p. 110263, 2021.

ULLAH, A.; AL-SADI, A. M.; FAROOQ, M. Higher Intercellular CO₂ Concentration is Associated with Improved Water Use Efficiency and Drought Tolerance in Bread Wheat. **Gesunde Pflanzen**. v. 23, p. 1-9. 2023.

VACCA, R. A.; DE PINTO, M. C.; VALENTI, D.; PASSARELLA, S.; MARRA, E.; DE GARA, L. Production of reactive oxygen species, alteration of cytosolic ascorbate peroxidase, and impairment of mitochondrial metabolism are early events in heat shock-induced programmed cell death in tobacco Bright-Yellow 2 cells. **Plant Physiology**. v.134, p. 1100–1112. 2004.

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

VERHOEVEN, A. S.; BUGOS, R. C.; YAMAMOTO, H. Y. Transgenic tobacco with suppressed zeaxanthin formation is susceptible to stress-induced photoinhibition. **Photosynthesis Research**. v. 67, p. 27-39. 2001

VIANA, J.L.; ZOLIN, C.A.; SILVA, V.Q.R.; SOUZA, A.P. Respostas fisiológicas e produtivas da palma de óleo irrigada em fase inicial de desenvolvimento. **Irriga**. v.2, p.405- 423, 2019.

VRANOVA, E.; INZE, D.; BREUSEGEM, F. V. Signal transduction during oxidative stress. **Journal of Experimental Botany**. v. 53, p. 1227-1236. 2002.

WILLEKENS, H.; LANGEBARTELS, C.; TIRE, C.; VAN MONTAGU, M.; INZE, D.; VAN CAMP, W. Differential expression of catalase genes in *Nicotiana plumbaginifolia* (L.). **Proceedings National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 91, p. 10450-10454. 1994.

WU, Y. L.; GUO, Q. F.; LUO, Y.; TIAN, F. X.; WANG, W. Differences in Physiological Characteristics between two wheat cultivars exposed to field water deficit conditions. **Russian Journal of Plant Physiology**. v. 61, p. 451-459. 2014.

ZHANG, Y. J.; XIE, Z. K.; WANG, Y. J.; SU, P. X.; AN, L. P.; GAO, H. Effect of Water Stress on Leaf Photosynthesis, Chlorophyll Content, and Growth of Oriental Lily. **Russian Journal of Plant Physiology**. v. 58, p. 844-850. 2011.

ZHOU, S.; LI, M.; GUAN, Q.; LIU, F.; ZHANG, S.; CHEN, W.; YIN, L.; QIN, Y.; MA, F. Physiological and proteome analysis suggest critical roles for the photosynthetic system for high water-use efficiency under drought stress in *Malus*. **Plant Science**. v. 236, p. 44–60. 2019.

4. CONCLUSÃO GERAL

Os dados obtidos durante a condução deste trabalho nos permitem concluir que as cultivares de açaizeiro (BRS-Pará e BRS-Pai dégua) sofreram reduções na *A* devido a limitações estomáticas e não estomáticas, demonstrando que ambas as espécies possuem sensibilidade ao déficit hídrico.

A BRS-Pai dégua revelou menores danos ao estresse oxidativo do que a BRS-Pará, demonstrando que seu sistema de defesa foi mais eficiente. Logo, esta cultivar é capaz de tolerar de maneira mais satisfatória ao déficit hídrico que as plantas do BRS-Pará.