



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS

GENÉTICOS VEGETAIS



ROMEU DA SILVA LEITE

DÉFICIT HÍDRICO E SUA ATENUAÇÃO EM PLANTAS DE FISÁLIS

(*Physalis angulata* L.)

Feira de Santana-BA

2019

ROMEU DA SILVA LEITE

DÉFICIT HÍDRICO E SUA ATENUAÇÃO EM PLANTAS DE FISÁLIS
(*Physalis angulata* L.)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, da Universidade Estadual de Feira de Santana como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Recursos Genéticos Vegetais.

Orientadora: Prof. Dr^a. Marilza Neves do Nascimento

Feira de Santana-BA

2019

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Jailson Lopes Cruz
(Embrapa Mandioca e Fruticultura)

Prof. Dr. Manoel Abílio Queiroz
(Universidade Estadual de Feira de Santana)

Profa. Dra. Marilza Neves do Nascimento
Orientadora e Presidente da Banca
(Universidade Estadual de Feira de Santana)

Feira de Santana-BA

2019

Ficha Catalográfica – Biblioteca Central Julieta Carteado

Leite, Romeu da Silva

L555d Déficit hídrico e sua atenuação em plantas de fisális (*Physalis angulata*
L.) / Romeu da Silva Leite. - 2019.
80f.: il.

Orientadora: Marilza Neves do Nascimento
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Feira de Santana.
Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, 2019.

1. Solanaceae. 2. Estresse abiótico. 3. Mitigação do déficit hídrico.
4. Óxido nítrico. I. Nascimento, Marilza Neves do, orient. II. Universidade
Estadual de Feira de Santana. III. Título.

CDU: 581.1

Aos agricultores do semiárido, para que possam um dia se beneficiar desta pesquisa!

AGRADECIMENTOS

Ao Ser Supremo do Universo por conceder a oportunidade da vida e a minha família por todo o apoio às minhas decisões.

A minha orientadora, Dra. Marilza Neves do Nascimento, por compartilhar seu conhecimento desde o meu período de graduação, como profissional e pessoa, sempre aberta as novas ideias, muito obrigado. A pesquisadora Dra. Claudineia Regina Pelacani, por todo auxílio e sugestões durante o desenvolvimento deste trabalho.

Aos amigos científicos que sempre compartilhei minhas dúvidas e anseios, Lourival Neto, David Santana, Cristiane Amaral e Tamara Tanan, *¡gracias!* De igual forma agradeço aos demais colegas da turma de mestrado, Vania, Rísia e Elisama.

Aos amigos do Horto Florestal e seus funcionários, em especial a Alismário Leite, Andressa Piancó, Uasley Caldas e a Felipe Batista.

Ao Programa de Pós-graduação em Recursos Genéticos Vegetais por permitir o crescimento intelectual, profissional e pessoal, bem como a Unidade Horto Florestal pela estrutura para realização deste trabalho.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

“Pouco conhecimento faz com que as pessoas se sintam orgulhosas. Muito conhecimento, que se sintam humildes. É assim que as espigas sem grãos erguem desdenhosamente a cabeça para o Céu, enquanto que as cheias as baixam para a terra, sua mãe.”

Leonardo da Vinci.

RESUMO

LEITE, R. S. 2019. **Déficit hídrico e sua atenuação em plantas de fisális (*Physalis angulata* L.)**. 80 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) – Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Feira de Santana, BA, 2019.

A produção de fisális é pouco estudada no Brasil, sobretudo na região semiárida, onde o déficit hídrico é o principal obstáculo para a produção agrícola, promovendo a redução da produtividade e crescimento das plantas. É conhecido que a aplicação de óxido nítrico (NO) pode desempenhar um importante papel em plantas na defesa contra o déficit hídrico, em grandes culturas ou espécies subexploradas, como a *Physalis angulata*. Dessa forma, objetivou-se avaliar características fisiológicas e de crescimento em plantas de *P. angulata* sob déficit hídrico, bem como o potencial mitigador do NO. Para isso, as condições de déficit hídrico foram simuladas em dois experimentos em ambiente protegido, aplicando diferentes disponibilidades hídricas (100%, 80%, 60%, 40% e 20% da capacidade máxima de retenção) no experimento I e concentrações de nitroprussiato de sódio (SNP, 0, 25, 50, 75 e 100 μM), um doador exógeno de NO no experimento II. Foram avaliadas as relações hídricas, trocas gasosas, acúmulo de açúcares, atividade foliar da enzima redutase do nitrato e parâmetros de crescimento. As relações hídricas (potencial hídrico e conteúdo relativo de água) foram afetadas principalmente nas plantas sob déficit hídrico severo (20%), bem como as trocas gasosas, com redução na assimilação de carbono, carbono interno, condutância estomática e transpiração. Porém, para essas plantas foram observados aumentos da temperatura foliar e da eficiência do uso da água. As plantas acumularam açúcares como mecanismo de aclimatação ao déficit hídrico severo, ao passo que a atividade da redutase do nitrato foi reduzida. Houve manutenção do acúmulo de massa de matéria seca total e área foliar sob níveis moderados e severos de déficit hídrico. A aplicação de óxido nítrico promoveu a atenuação dos efeitos do déficit hídrico sobre a performance fotossintética, notadamente a assimilação de carbono, eficiência no uso da água e teor de clorofila. A aplicação de NO promoveu uma relação direta entre o acúmulo de açúcares e o potencial hídrico foliar. De maneira semelhante, o NO atenuou os sintomas da escassez de água sobre o crescimento das plantas, sobretudo para altura das plantas, acúmulo de massa seca e área foliar. As plantas de *Physalis angulata* desenvolvem importantes estratégias de tolerância ao déficit hídrico, as quais podem contribuir para o estabelecimento de cultivos sob baixa disponibilidade de água. Baixas concentrações de SNP são indicadas para mitigar os efeitos

negativos do déficit hídrico, promovendo a melhoria nas taxas fotossintéticas, minimizando o decréscimo do potencial hídrico foliar e crescimento.

Palavras-chave: Solanaceae. Estresse abiótico. Espécie subexplorada. Mitigação do déficit hídrico. Óxido nítrico.

ABSTRACT

LEITE, R. S. 2019. **Water deficit and its attenuation in physalis plants (*Physalis angulata* L.)**. 80 p. Master's thesis (Master in Plant Genetic Resources) – Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Feira de Santana, BA, 2019.

Physalis production is little studied in Brazil, especially in the semiarid region, where water deficit is a major constraint for agricultural production, promoting the reduction of yield and plant growth. It's known that exogenous application of nitric oxide (NO) may play an important role in drought-tolerant plants in large crops or underexploited species, such as *Physalis angulata*. This study aimed at assessing the physiological responses and growth characteristics of *P. angulata* plants under water deficit, as well as mitigation potential of NO. Water deficit conditions were simulated in two experiments in greenhouse, applying different water availability (100%, 80%, 60%, 40% and 20% of the maximum retention capacity) in the experiment I and sodium nitroprusside (SNP) concentrations (0, 25, 50, 75 and 100 μ M), an exogenous NO donor in the experiment II. For this, water relations, gaseous exchanges, sugar accumulation, foliar activity of nitrate reductase and growth parameters were evaluated. Water relations (water potential and relative water content) were affected mainly in plants under severe water deficit (20%), as well as gas exchanges, with reduction in carbon assimilation, internal carbon, stomatal conductance and transpiration. However, for these plants were observed increases in leaf temperature and water use efficiency. Plants accumulated sugars as a mechanism of acclimatization to severe water deficit, while nitrate reductase activity was reduced. There was maintenance of total dry matter mass accumulation and leaf area under moderate and severe levels of water deficit. Exogenous application of nitric oxide promoted symptoms attenuation on photosynthetic performance, notably carbon assimilation, water use efficiency and chlorophyll content. The NO application promoted a direct relationship between sugar accumulation and leaf water potential. Similarly, NO attenuated symptoms of water scarcity on plant growth, especially plant height, dry matter accumulation and leaf area. *P. angulata* plants develop important strategies to tolerate water deficit, which may contribute to the establishment of crops under low water availability. Low concentrations of SNP are indicated to mitigate negative effects of water deficit, improving photosynthetic rates, maintenance of leaf water potential and growth.

Keywords: Solanaceae. Abiotic stress. Underexploited species. Water deficit mitigation. Nitric oxide.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

| | |
|---|----|
| Figura 1. Detalhes da folha, flor e fruto da espécie <i>Physalis angulata</i> | 19 |
| Figura 2. Respostas fisiológicas e morfológicas em plantas sob déficit hídrico | 22 |
| Figura 3. Funções do óxido nítrico endógeno em condições normais de cultivo e exógeno sob déficit hídrico..... | 24 |

CAPÍTULO 1

| | |
|--|----|
| Figura 1. Caracterização climática durante o período experimental | 39 |
| Figura 2. Conteúdo relativo de água (a) e potencial hídrico (b) de plantas de <i>Physalis angulata</i> sob déficit hídrico. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5%..... | 42 |
| Figura 3. Trocas gasosas em plantas de <i>Physalis</i> : (a) assimilação; (b) concentração de carbono interno; (c) condutância estomática; (d) transpiração; (e) temperatura foliar; (f) eficiência do uso da água. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão | 44 |
| Figura 4. Acúmulo de açúcares e atividade enzimática em <i>Physalis angulata</i> : (a) açúcares solúveis totais; (b) açúcares redutores; (c) sacarose; (d) atividade da redutase do nitrato. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão..... | 45 |
| Figura 5. Massa seca total (a), massa seca da parte aérea (b), massa seca da raiz (c) e área foliar (d) em plantas de <i>Physalis angulata</i> sob déficit hídrico. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5%..... | 46 |
| Figura 6. Altura da planta (a) e diâmetro do caule (b) em plantas de <i>Physalis angulata</i> sob déficit hídrico. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5%..... | 47 |
| Figura 7. Produção de frutos (a) e produtividade (b) em plantas de <i>Physalis angulata</i> sob déficit hídrico. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5%..... | 48 |

CAPÍTULO 2

- Figura 1.** Caracterização climática durante o período experimental: (a) temperatura do ar; (b) umidade; (c) déficit de pressão de vapor (DPV) e radiação solar instantânea (RSI). 62
- Figura 2.** Trocas gasosas e conteúdo de clorofila: assimilação (A , a), condutância estomática (g_s , b), transpiração (E , c), concentração de carbono interno (C_i , d), eficiência do uso da água (WUE , e) e conteúdo total de clorofila (Chl_{total} , f) de plantas bem hidratadas (BH) ou sob déficit hídrico com SNP (DH+SNP) em plantas de *Physalis angulata*. Valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey, com nível de significância de 5%. 67
- Figura 3.** Relações hídricas e acúmulo de açúcares em plantas de *Physalis angulata*: conteúdo relativo de água nas folhas (a), potencial hídrico foliar (b), açúcares solúveis totais (c) e açúcares redutores (d) de plantas bem hidratadas (BH) ou sob déficit hídrico com SNP (DH+SNP) em plantas de *Physalis angulata*. Valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey, com nível de significância de 5%. 69
- Figura 4.** Parâmetros de crescimento em plantas de *Physalis angulata*: altura da planta (a), diâmetro do caule (b), área foliar (c), massa seca da parte aérea (d), massa seca total (e) e produtividade (f) de plantas bem hidratadas (BH) ou sob déficit hídrico com SNP (DH+SNP). Valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey, com nível de significância de 5%. 70

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|-----------|
| 1 INTRODUÇÃO | 16 |
| 2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA | 18 |
| 2.1 Recursos genéticos vegetais no semiárido brasileiro | 18 |
| 2.2 <i>Physalis angulata</i> | 19 |
| 2.3 Déficit hídrico..... | 20 |
| 2.4 Óxido nítrico | 22 |
| REFERÊNCIAS..... | 25 |
| CAPÍTULO 1 – RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE PLANTAS DE <i>Physalis angulata</i> AO DÉFICIT HÍDRICO | 33 |
| RESUMO..... | 34 |
| ABSTRACT | 35 |
| 1 INTRODUÇÃO | 36 |
| 2 MATERIAL E MÉTODOS | 37 |
| 2.1 Obtenção do material vegetal e condições de cultivo | 37 |
| 2.2 Disponibilidade hídrica no solo | 38 |
| 2.3 Fertirrigação e tratos culturais | 38 |
| 2.4 Determinações experimentais..... | 39 |
| 2.4.1 Conteúdo relativo de água e potencial hídrico | 39 |
| 2.4.2 Trocas gasosas | 40 |
| 2.4.3 Acúmulo de açúcares e atividade da redutase do nitrato..... | 40 |
| 2.4.4 Parâmetros de crescimento e produtividade | 40 |
| 2.5 Análise estatística..... | 41 |

| | |
|---|-----------|
| 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO..... | 41 |
| 3.1 Relações hídricas..... | 41 |
| 3.2 Trocas gasosas..... | 42 |
| 3.3 Acúmulo de açúcares e atividade da redutase do nitrato | 43 |
| 3.4 Parâmetros de crescimento e produtividade..... | 46 |
| 4 CONCLUSÕES..... | 48 |
| REFERÊNCIAS..... | 49 |
| | |
| CAPÍTULO 2 – ATENUAÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO EM PLANTAS DE <i>Physalis angulata</i> PELO ÓXIDO NÍTRICO..... | 56 |
| RESUMO..... | 57 |
| ABSTRACT | 58 |
| 1 INTRODUÇÃO | 59 |
| 2 MATERIAL E MÉTODOS | 60 |
| 2.1 Obtenção do material vegetal e condições de cultivo | 60 |
| 2.2 Capacidade de campo e aplicação dos tratamentos | 61 |
| 2.3 Fertirrigação, tratos culturais e caracterização climática | 61 |
| 2.4 Determinações experimentais | 63 |
| 2.4.1 Trocas gasosas e conteúdo de clorofila | 63 |
| 2.4.2 Conteúdo relativo de água e potencial hídrico | 63 |
| 2.4.4 Parâmetros de crescimento e produtividade | 64 |
| 2.5 Análise estatística..... | 64 |
| 3 RESULTADOS | 64 |
| 3.1 NO melhora a performance fotossintética e conteúdo de clorofila | 64 |
| 3.2 Efeitos do déficit hídrico e NO sobre as relações hídricas e acúmulo de açúcares | 65 |
| 3.3 NO reduz os efeitos do déficit hídrico em parâmetros de crescimento..... | 66 |
| 4 DISCUSSÃO | 66 |

| | |
|----------------------------------|-----------|
| 5 CONCLUSÕES..... | 71 |
| REFERÊNCIAS..... | 72 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS..... | 78 |
| APÊNDICE A..... | 79 |

1 INTRODUÇÃO

A flora brasileira é caracterizada pela riqueza de espécies com potenciais ou atuais usos na agricultura, incluindo espécies florestais, frutíferas, ornamentais e medicinais. Dentre essas plantas, temos as espécies do gênero *Physalis* que estão entre as frutíferas não tradicionais, nativas ou exóticas, pouco exploradas no Brasil e têm despertado interesse de mercado em decorrência das suas propriedades organolépticas, medicinais e da aceitabilidade pela população (WATANABE; OLIVEIRA, 2014; MUNIZ et al., 2015).

O desenvolvimento dessas culturas subutilizadas depende de fatores relacionados ao aumento da qualidade, do uso e potencial de produção para o mercado (VARGAS-PONCE et al., 2016), e para isso, o estabelecimento das técnicas de cultivo torna-se fundamental. Nesse contexto, destaca-se a *Physalis angulata* L., uma espécie nativa do Brasil (LORENZI; MATOS, 2008) com usos na medicina tradicional e potencial para a fruticultura de pequenas frutas. No entanto, além das pesquisas desenvolvidas nos últimos anos, ainda é um recurso genético subexplorado.

As informações relacionadas ao cultivo da espécie são escassas, sobretudo na região semiárida, onde estresses abióticos, como a seca, temperatura e salinidade, são os principais obstáculos para a produção agrícola. No semiárido brasileiro, a seca limita o crescimento e a produtividade das plantas (MENG et al., 2016) ao reduzir a disponibilidade hídrica no solo por longos períodos. Pesquisas pioneiras mostram que a *P. angulata* pode apresentar relevantes estratégias para tolerar o déficit hídrico (SOUZA; AMORIM, 2009; OZASLAN et al., 2016), ainda assim, são necessários estudos sobre os efeitos a longo prazo na fisiologia e morfologia da planta.

Em condições semiáridas o grande desafio é selecionar plantas que apresentem tolerância ao déficit hídrico (YU et al., 2013) e desenvolver tratamentos que permitam às plantas melhor tolerar esse estresse abiótico; para isso, é necessário realizar estudos que avaliem as respostas destas espécies à seca. As plantas podem superar temporariamente o déficit hídrico através de respostas como o fechamento estomático, inibição da expansão foliar, mudanças na arquitetura radicular (SINMONTACCHI et al., 2015) e acúmulo de solutos (MARIJUAN; BOSCH., 2013). Somado a estas respostas, nas últimas décadas pesquisas indicam que o óxido nítrico (NO), uma molécula sinalizadora, é capaz de atenuar os efeitos do déficit hídrico em diversas culturas (CECHIN et al., 2015; SILVEIRA et al., 2016; JANGID; DWIVEDI, 2017).

A influência e eficiência da aplicação de NO exógeno na tolerância ou mitigação dos efeitos de estresses abióticos, sobretudo déficit hídrico, não está totalmente compreendida.

Sabe-se que nestas condições, o NO atua no aumento da fotossíntese (FATMA; KHAN, 2014) e manutenção do *status* hídrico da planta (GUPTA et al., 2016). Dessa forma, a utilização de novas ferramentas que promovam a tolerância ao déficit hídrico torna-se importante, seja para espécies tradicionalmente cultivadas ou para aquelas subexploradas, ao promover melhoria em rendimento e ao agregar informações sobre mudanças fisiológicas frente às condições ambientais adversas.

Apesar de sua importância, a cultura da *P. angulata* ainda é pouco estudada, sobretudo em relação aos aspectos fisiológicos da planta e o potencial produtivo, bem como a espécie responde aos principais estresses abióticos da região semiárida. Sendo uma cultura de grande potencial econômico e farmacológico, tais informações poderão auxiliar na seleção de plantas tolerantes a esses estresses abióticos em futuros trabalhos de melhoramento genético, bem como proporcionar o incremento das suas técnicas de cultivo no semiárido, fornecendo alternativas para agricultor dessa região, que deverá ser o principal beneficiado.

Diante do exposto, este trabalho objetivou avaliar as respostas fisiológicas de plantas de *P. angulata* submetidas a diferentes disponibilidades hídricas, bem como a influência da aplicação exógena de um doador de óxido nítrico na atenuação dos sintomas do déficit hídrico.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Recursos genéticos vegetais no semiárido brasileiro

Um dos grandes desafios que a sociedade enfrenta no século XXI é produzir alimentos nutritivos suficientes diante das mudanças climáticas, do crescimento populacional e da rápida urbanização, e fazê-lo de maneira ambientalmente sustentável (ROA et al., 2016). Nesse sentido, os recursos genéticos vegetais representam a base para o desenvolvimento agrícola e um reservatório de adaptabilidade genética que atua como um tampão contra as mudanças ambientais (ESQUINAS-ALCÁZAR, 1993), possibilitando a produção agrícola em condições edafoclimáticas desfavoráveis, como a seca, salinidade e intensa radiação ultravioleta.

As terras secas são caracterizadas por uma grande biodiversidade, bem como proveem recursos genéticos vegetais de interesse regional e com potencial para exploração (LEITE et al., 2018a), como as de ocorrência no semiárido brasileiro. Esta região concentra importantes centros de diversidade e espécies com atual ou potencial uso, contudo, há uma tendência da extensão dos períodos de deficiência hídrica ao longo do ano (MARENGO, 2011), o que pode provocar impactos negativos sobre os agro/ecossistemas locais.

O semiárido brasileiro possui espécies subexploradas com distintos usos, seja alimentício, medicinal, ornamentação ou para alimentação animal, como o araticum (*Annona* spp.), maracujá-do-mato (*Passiflora cincinnata*), jericó (*Selaginella convoluta*), mandacará (*Cereus* spp.), araçá (*Pisidium* spp.), cabeça-de-frade (*Melocactus* spp.), camapú (*Physalis angulata*), umbuzeiro (*Spondias tuberosa*), forrageiras (*Stylosanthes* spp., por exemplo) e plantas medicinais diversas. E o estabelecimento das técnicas de cultivo dessas espécies assume grande importância para manutenção desses genótipos adaptados e diversificação da agricultura na região.

As interações estabelecidas entre planta, ambiente e as técnicas de cultivo utilizadas, condicionam respostas fisiológicas importantes e conseqüentemente agrônômicas, não só do ponto de vista quantitativo (rendimento), como também qualitativo (características organolépticas, nutricionais e medicinais) (PEREIRA et al., 2003). Dessa forma, essas informações são importantes para o desenvolvimento de culturas subutilizadas, como a *Physalis angulata*, possibilitando compreender o seu desempenho em condições de déficit hídrico, o principal estresse abiótico da região semiárida.

2.2 *Physalis angulata*

Physalis (Solanaceae) é um gênero americano de interesse para a agricultura, uma vez que várias espécies fornecem frutos com sabor agridoce, comestíveis, caracterizados por cálices inflados e persistentes que os envolvem e protegem contra a herbivoria e intempéries (SILVA et al., 2013; VARGAS-PONCE et al., 2016). O gênero compreende mais de 100 espécies (SILVA et al., 2016), com destaque para *P. angulata*, *P. ixocarpa* e *P. peruviana* que despontam pela produção de frutos utilizados para diversos fins (SOUZA et al., 2017), além de potenciais e usos medicinais.

Os frutos de *Physalis* têm sido tradicionalmente usados para o consumo humano desde a antiguidade (VARGAS-PONCE et al., 2016), o que, provavelmente, contribuiu para a seleção de plantas mais produtivas e adaptadas às condições ambientais desfavoráveis, como aos longos períodos de déficit hídrico observados no semiárido brasileiro, região de ocorrência natural da espécie *P. angulata*. Esta espécie é nativa do Brasil (LORENZI; MATOS, 2008) e conhecida popularmente por camapú (LEITE et al., 2018b), no entanto, é um recurso genético ainda subexplorado, com usos na medicina tradicional e com potencial para o mercado da fruticultura de pequenas frutas (Figura 1).



Figura 1. Detalhes da folha, flor e fruto da espécie *Physalis angulata*.

Em condições do semiárido baiano, a produtividade pode alcançar 5 t ha^{-1} , com média de 140,5 frutos por planta e teor de proteína de $1,3 \text{ mg g}^{-1}$ (TANAN et al., 2019). O ciclo de cultivo é de aproximadamente 80-94 dias (TANAN, 2015), sendo possível a obtenção de frutos maduros aos 40 dias após o transplante em cultivo hidropônico (LEITE et al., 2017). Além das

pesquisas desenvolvidas nos últimos anos, a *P. angulata* é pouca explorada no mercado, sendo comercializados no Brasil os frutos de *P. peruviana*, que são consumidos como frutas finas e produzidos em pequenas escalas (RODRIGUES et al., 2018) ou importados.

A espécie é amplamente utilizada na medicina popular para o tratamento de diversas doenças (OLIVEIRA et al., 2013). Tem sido demonstrado potencial anti-inflamatório de extratos do cálice (RIVERA et al., 2018), potencial leishmanicida (SILVA et al., 2018), atividade citotóxica (GAO et al., 2018) e indicativos de propriedades antioxidantes (LEITE et al., 2018b) em estudos recentes. Contudo, são poucas as informações relacionadas ao cultivo da espécie, sobretudo para o manejo sob condições de estresses abióticos, como a seca, fenômeno comumente observado no semiárido brasileiro.

A *P. angulata* é considerada tolerante a ambientes com limitação hídrica (OZASLAN et al., 2016) e apresenta estratégias relevantes para utilizar a água disponível no solo (SOUZA; AMORIM, 2009), ainda assim, são necessários estudos sobre os efeitos do déficit hídrico à longo prazo na fisiologia e morfologia da planta. Essas informações são escassas, uma vez que os primeiros trabalhos com *P. angulata* (SOUZA; AMORIM, 2009; OZASLAN et al., 2016) avaliaram os efeitos do déficit hídrico por curtos períodos, quando em ambientes naturais essas plantas ficam submetidas a longos períodos de estiagens.

2.3 Déficit hídrico

Os estresses abióticos são um dos grandes obstáculos para a agricultura mundial, dentre eles a seca é o mais importante, limitando o crescimento e a produtividade das plantas (MENG et al., 2016; ASGHER et al., 2017; HUSSAIN et al., 2018). A seca pode ser definida como uma redução na disponibilidade hídrica em um agro/ecossistema ao longo do tempo suficiente para resultar em déficit hídrico no solo (KRAMER, 1983) e esse fenômeno ocorre frequentemente nas áreas áridas, que compreendem aproximadamente 40% do globo terrestre (SCHLAEPFER et al., 2017).

As terras secas referem-se as áreas áridas, semiáridas e subúmidas secas, as quais são fundamentais para a segurança alimentar e nutricional de todo o planeta (UNITED NATIONS, 2016). Essas áreas são caracterizadas por longos períodos de déficit hídrico no solo em função da quantidade variável de precipitação e alta evapotranspiração, sendo a principal restrição de processos ecossistêmicos (LU et al., 2018). Contudo, as plantas podem superar temporariamente o déficit hídrico através de respostas rápidas, por meio do fechamento

estomático e de algumas mudanças morfológicas que incluem a inibição da expansão foliar, abscisão foliar e mudanças na arquitetura radicular (SINMONTACCHI et al., 2015) (Figura 2).

Essas respostas rápidas ou a longo prazo às condições ambientais adversas podem ser denominadas de aclimatação, em outras palavras, representa uma mudança não permanente na fisiologia ou morfologia da planta que pode ser revertida se as condições desfavoráveis prevalentes se alterarem (TAIZ et al., 2017). Além disso, outras características de aclimatação ao déficit hídrico incluem o acúmulo de solutos orgânicos, redução do potencial hídrico na planta, alterações nas trocas gasosas e acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Figura 2).

O potencial hídrico ($\Psi_{\text{hídrico}}$) é uma medida do *status* hídrico vegetal, pois regula o transporte de água através das membranas e para isso é necessário que a planta apresente menor potencial que o do solo para que ocorra a absorção de água (COÊLHO, 2014). A redução do potencial hídrico na planta está intimamente relacionada com o acúmulo de solutos orgânicos, como açúcares solúveis totais e redutores. Os açúcares são importantes reguladores e facilitam muitos processos fisiológicos, como a fotossíntese, partição de carbono, a germinação de sementes, o florescimento, a senescência e síntese de proteínas e expressão de genes sob estresses abióticos (ROSA et al., 2009; SAMI et al., 2016).

Outras respostas ao déficit hídrico podem ocorrer simultaneamente, como mudanças na condutância estomática e redução da transpiração, contudo, essas respostas promovem o aumento da temperatura foliar e reduzem as trocas gasosas (SILVA et al., 2008; FURLAN et al., 2012). Somado a isso, pode ocorrer uma superprodução de espécies reativas de oxigênio (EROs), como superóxido ($\text{O}_2^{\bullet-}$), oxigênio singlete ($^1\text{O}_2$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radicais hidroxila (OH^{\bullet}), que são potencialmente prejudiciais a todos os componentes celulares (CECHIN et al., 2015, TAIZ et al., 2017).

Os danos causados pelo acúmulo de EROs influenciam no crescimento, metabolismo e na produtividade geral, e para evita-los, é necessário a manutenção do equilíbrio entre a sua produção e a eliminação a nível intracelular (CAVERZAN et al., 2016). As espécies reativas de oxigênio possuem um duplo papel durante o estresse abiótico, além dos efeitos negativos, o acúmulo das EROs atua na ativação das rotas de transdução de sinal e induzem os mecanismos de aclimatação (TAIZ et al., 2017). Nesse sentido, as plantas possuem algumas estratégias para combater esses efeitos deletérios, aumentando a atividade de enzimas antioxidantes para a

eliminação de EROs e modulação da expressão de genes responsivos ao estresse (SIDDIQUI et al., 2011; CAI et al., 2015), bem como pela produção de óxido nítrico.

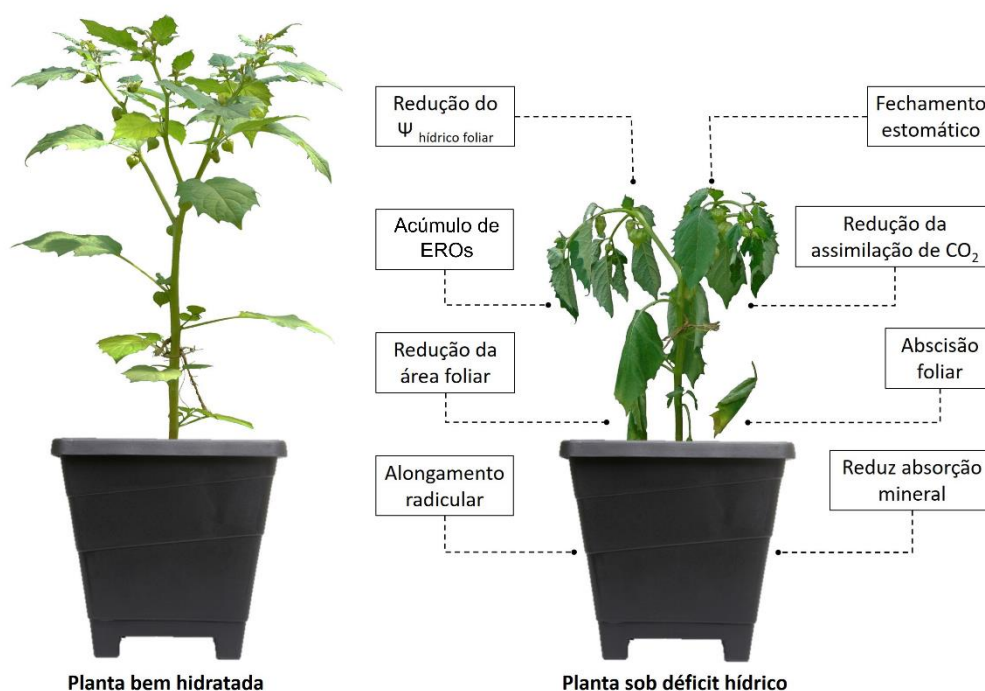


Figura 2. Respostas fisiológicas e morfológicas em plantas sob déficit hídrico.

2.4 Óxido nítrico

O óxido nítrico (NO, do inglês *nitric oxide*) é uma molécula sinalizadora e radical livre com diversas funções (HASANUZZAMAN et al., 2018), descoberta a finais do século XVIII. Foi reconhecida como uma molécula produzida por plantas apenas na década de 1970 (KLEPPER, 1979) e os primeiros estudos sobre os efeitos fisiológicos do NO em plantas (LESHEM; HARAMATY, 1996; NORITAKE et al., 1996) demonstraram a sua participação não apenas sobre o crescimento, mas também sobre a aclimação à estresses e controle da senescência.

Pesquisas em diferentes espécies de plantas e em diferentes períodos têm demonstrado diversas vias para a biossíntese do NO, podendo ser produzido de forma enzimática e não-enzimática nos tecidos vegetais. Diferentes enzimas foram identificadas para catalisar a síntese do NO principalmente a partir de dois diferentes substratos, nitrato e arginina (SANZ et al., 2015). O nitrato é convertido a nitrito via redutase do nitrato (NR) e o nitrito é posteriormente reduzido a NO através da NR, já a oxidação da arginina a NO é catalisada pela sintase do NO (NOS) (FORESI et al., 2010; HASANUZZAMAN et al., 2018). Por outro lado, a produção

não-enzimática de NO é baseada na redução do nitrito a NO em compartimentos acidificados (BETHKE et al., 2004).

Embora as suas funções não estejam completamente elucidadas, estudos indicam que o NO endógeno atua como regulador do crescimento (SANZ et al., 2015), na germinação de sementes (ATAÍDE et al., 2015), crescimento de raízes primárias (FERNÁNDEZ-MARCOS et al., 2011), crescimento vegetativo (LOZANO-JUSTE; LEÓN, 2011), biossíntese de clorofila (ZHANG et al., 2006), floração (HE et al., 2004), maturação (LESHEM; PINCHASOV, 2000) e senescência (MISHINA et al., 2007) (Figura 3), bem como nas respostas a estresses abióticos, como a deficiência nutricional, intensa radiação ultravioleta, salinidade e seca.

A habilidade das plantas para sobreviver em condições de estresses abióticos envolve a capacidade de detecção e de sinalização, nas quais o NO se torna um componente crítico ao mediar ações hormonais, interagindo com EROs e modulando a expressão gênica e atividade enzimática (SIMONTACCHI et al., 2015). Há evidências que o NO esteja envolvido nas respostas das plantas ao baixo fornecimento de nitrogênio (SUN et al., 2015) e fósforo (WANG et al., 2010), bem como possui efeito protetivo em condições de radiação ultravioleta (UV-B) (TOSSI et al., 2011, SANTA-CRUZ et al., 2014). Contudo, a maioria das pesquisas avaliam a participação e os efeitos do NO nas plantas em condições de salinidade (FATMA; KHAN, 2014; AHMAD et al., 2016; ALI et al., 2017) e seca.

A utilização de NO exógeno em plantas sob estresses abióticos melhora o desempenho e pode atenuar os efeitos deletérios sobre a fisiologia e crescimento vegetal (Figura 3). Nessas circunstâncias, a aplicação exógena do NO pode incrementar o crescimento da parte aérea da planta (KAUSAR et al., 2013), bem como aliviar a redução da área foliar em várias culturas (FATMA; KHAN, 2014). Outros efeitos do NO exógeno são reportados, estando envolvido com o fechamento estomático (SHAO et al., 2010) e na proteção dos pigmentos fotossintéticos das folhas (HASANUZZAMAN et al., 2018).

Pesquisas recentes mostram que o NO exógeno é capaz de atenuar os efeitos do déficit hídrico em diversas espécies (BOOGAR et al., 2014; CAI et al., 2015; CECHIN et al., 2015; SILVEIRA et al., 2016; JANGID; DWIVEDI, 2017), ainda que os mecanismos de atuação não estejam completamente esclarecidos. Sabe-se, entretanto, que nessas condições, o NO exógeno atua na manutenção do *status* hídrico da planta (GUPTA et al., 2016) e minimiza o efeito sobre fotossíntese, seja estimulando o transporte de elétrons no fotossistema II (PROCHÁZKOVÁ et al., 2013) ou pelo aumento da atividade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO) (FATMA; KHAN, 2014).

A maioria dos estudos sobre o uso do NO na agricultura são recentes e utilizam alguns doadores exógenos, como o nitroprussiato de sódio (SNP), S-nitroso-N-acetilpenicilamina (SNAP) e S-nitrosoglutationa (GSNO). Contudo, a influência e eficiência da aplicação de NO exógeno na atenuação dos efeitos de estresses abióticos não está totalmente compreendida. Dessa forma, torna-se importante os estudos que ajudem a compreender as mudanças fisiológicas das espécies na presença do NO quando cultivadas sob condições ambientais adversas.

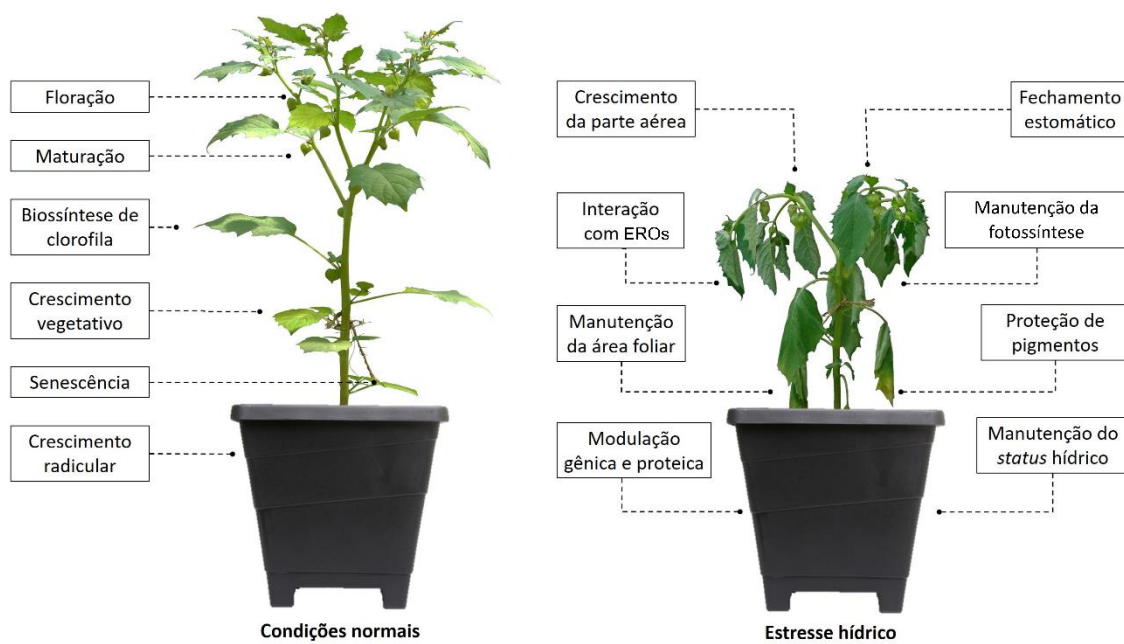


Figura 3. Funções do óxido nítrico endógeno em condições normais de cultivo e exógeno sob estresse hídrico.

REFERÊNCIAS

AHMAD, P.; ABDEL LATEF, A. A.; HASHEM, A.; ABD_ALLAH, E. F.; GUCEL, S.; TRAN, L.-S. P. Nitric oxide mitigates salt stress by regulating levels of osmolytes and antioxidant enzymes in chickpea. **Frontiers in Plant Science**, v.7, 347, 2016.

ALI, Q.; DAUD, M. K.; HAIDER, M. Z.; ALI, S.; ASLAM, N.; NOMAN, A.; IQBAL, N.; SHAHZAD, F.; RIZWAN, M.; DEEBA, F.; ALI, I.; JIN, Z. S. Seed priming by sodium nitroprusside improves salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by enhancing physiological and biochemical parameters. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.119, p. 50–58, 2017.

ALMEIDA JUNIOR, L. D. **Atividade anti-inflamatória intestinal do extrato padronizado de *Physalis angulata* L. (camapú)**. 2011. 82 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2011.

ASGHER, M.; PER, T.S.; MASOOD, A.; FATMA, M.; FRESCHI, L.; CORPAS, F. J.; KHAN, N. A. Nitric oxide signaling and its crosstalk with other plant growth regulators in plant responses to abiotic stress. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 24, n. 3, p. 2273-2285, 2017.

ATAÍDE, G. M.; BORGES, E. E. L.; FLORES, A. V.; CASTRO, R. V. O. Óxido nítrico na germinação de sementes de baixo vigor de *Dalbergia nigra*. **Revista de Ciências Agrárias**, v.38, n. 3, p. 438-444, 2015.

BETHKE, P. C.; GUBLER, F.; JACOBSEN, J. V; JONES, R. L. Dormancy of Arabidopsis seeds and barley grains can be broken by nitric oxide. **Planta**, v.219, n. 5, p. 847–855, 2004.

BOOGAR, A. R.; SALEHI, H.; JOWKAR, A. Exogenous nitric oxide alleviates oxidative damage in turfgrasses under drought stress. **South African Journal of Botany**, v.92, p. 78–82, 2014.

CAI, W.; LIU, W.; WANG, W-S.; FU, Z-W.; HAN, T-T.; LU, Y-T. Overexpression of rat neurons nitric oxide synthase in rice enhances drought and salt tolerance. **PLoS ONE**, e0131599, 2015.

CAVERZAN, A.; CASASSOLA, A.; BRAMMER, S. P. Antioxidant responses of wheat plants under stress. **Genetics and Molecular Biology**, vol. 39, n. 1, p. 1-6, 2016.

CECHIN, I.; CARDOSO, G. S.; FUMIS, T. F.; CORNIANI, N. Nitric oxide reduces oxidative damage induced by water stress in sunflower plants. **Bragantia**, v. 74, n. 2, p. 200-206, 2015.

COÊLHO, M. R. V. **Alterações fisiológicas e metabólicas em *Hyptis fruticosa* Salzm. ex. *Beth* e *Ocimum gratissimum* L. sob diferentes regimes hídricos**. 2014. 74 f. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) – Universidade Estadual de Feira de Santana, 2014.

ESQUINAS-ALCAZAR, J. T. Plant genetic resources. In: HAYWARD, M.D.; BOSEMARK, N.O.; ROMAGOSA, I. (Org.). **Plant Breeding**. Principles and Prospects. London: Chapman & Hall, 1993, p. 33-51.

FATMA, M.; KHAN, N. A. Nitric oxide protects photosynthetic capacity inhibition by salinity in indian mustard. **Journal of Functional and Environmental Botany**, v. 4, p. 106-116, 2014.

FERNÁNDEZ-MARCOS, M.; SANZ, L.; LEWIS, D. R.; MUDAY, G. K.; LORENZO, O. Nitric oxide causes root apical meristem defects and growth inhibition while reducing PIN-FORMED 1 (PIN1)-dependent acropetal auxin transport. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 108, n. 45, p. 18506-18506, 2011.

FORESI, N.; CORREA-ARAGUNDE, N.; PARISI, G.; CALÓ, G.; SALERNO, G.; LAMATTINA, L. Characterization of a nitric oxide synthase from the plant kingdom: NO generation from the green alga *Ostreococcus tauri* is light irradiance and growth phase dependent. **Plant Cell**, v. 22, p. 3816–3830, 2010.

FURLAN, A.; LLANES, A.; LUNA, A.; CASTRO, S. Physiological and biochemical responses to drought stress and subsequent rehydration in the symbiotic association Peanut-*Bradyrhizobium* sp. **ISRN Agronomy**, v. 2012, 318083, p. 1-8, 2012.

GAO, C.; LI, R.; ZHOU, M.; YANG, Y.; KONG, L.; LUO, J. Cytotoxic withanolides from *Physalis angulata*. **Natural Product Research**, v. 32, n. 6, p. 676-681, 2018.

GUPTA, P.; SRIVASTAVA, S.; SETH, C. S. 24-Epibrassinolide and Sodium Nitroprusside alleviate the salinity stress in *Brassica juncea* L. cv. Varuna through cross talk among proline, nitrogen metabolism and abscisic acid. **Plant Soil**, v. 411, n. 1-2, p. 483-498, 2017.

HASANUZZAMAN, M.; OKU, H.; NAHAR, K.; M. H. M. Nitric oxide-induced salt stress tolerance in plants: ROS metabolism, signaling, and molecular interactions. **Plant Biotechnology Reports**, v. 12, n. 2, p. 77-92, 2018.

HE, Y.; TANG, R.; HAO, Y.; STEVENS, R. D.; COOK, C.W.; AHN, S. M.; JING, L.; YANG, Z.; CHEN, L.; GUO, F.; FIORANI, F.; JACKSON, R. B.; CRAWFORD, N. M.; PEI, Z. M. Nitric oxide represses the Arabidopsis floral transition. **Science**, v. 305, n. 5692, p. 1968-1971, 2004.

HUSSAIN, M.; FAROOQ, S.; HASAN, W.; UL-ALLAH, S.; TANVER, M.; FAROOQ, M.; NAWAZ, A. Drought stress in sunflower: Physiological effects and its management through breeding and agronomic alternatives. **Agricultural Water Management**, v. 201, p. 152-166, 2018.

JANGID, K. K; DWIVEDI, P. Physiological and biochemical changes by nitric oxide and brassinosteroid in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n.3, 73, 2017.

KAUSAR, F.; SHAHBAZ, M.; ASHRAF, M. Protective role of foliar-applied nitric oxide in *Triticum aestivum* under saline stress. **Turkish Journal of Botany**, v. 37, p.1155-1165, 2013.

KLEPPER, L. Nitric oxide (NO) and nitrogen dioxide (NO₂) emissions from herbicide-treated soybean plants. **Atmospheric Environment**, v.13, n. 4, p. 537-542, 1979.

KRAMER, P. J. **Water Relations of Plants**. Nova York: Academic Press, 1983.

LEITE, R. S.; TANAN, T. T.; NASCIMENTO, M. N.; OLIVEIRA, L. M.; ABREU, P. A. S. Hydroponic cultivation of *Physalis angulata* L.: Growth and production under nitrogen doses. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 47, n. 2, p. 145-151, 2017.

LEITE, R. S.; NASCIMENTO, M. N.; TANAN, T. T.; RAMOS, C. A. S.; GONÇALVES NETO, L. P.; GUIMARÃES, D. S. Physiological responses of *Physalis angulata* plants to water deficit. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, n. 10, p. 287-297, 2018a.

LEITE, R. S.; HERNÁNDEZ-NAVARRO, S.; NASCIMENTO, M. N.; POTOSME, N. M. R.; CARRIÓN-PRIETO, P.; SOUZA, E. S. Nitrogen fertilization affects Fourier Transform Infrared spectra (FTIR) in *Physalis* L. species. **Computers and Electronics in Agriculture**, v. 150, p. 411-417, 2018b.

LESHEM, Y. Y.; HARAMATY, E. The characterization and contrasting effects of the nitric oxide free radical in vegetative stress and senescence of *Pisum sativum* Linn. foliage. **Journal of Plant Physiology**, v. 148, p. 258–263, 1996.

LESHEM, Y.; PINCHASOV, Y. Non-invasive photoacoustic spectroscopic determination of relative endogenous nitric oxide and ethylene content stoichiometry during the ripening of strawberries *Fragaria anannasa* (Duch.) and avocados *Persea americana* (Mill.). **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.1471–1473, 2000.

LORENZI, H.; MATOS, F. J. A. **Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas cultivadas**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008.

LOZANO-JUSTE, J.; LEÓN, J. Nitric oxide regulates DELLA content and PIF expression to promote photomorphogenesis in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 156, p. 1410-1423, 2011.

LU, N.; WANG, M.; NING, B.; YU, D.; FU, B. Research advances in ecosystem services in drylands under global environmental changes. **Current Opinion in Environmental Sustainability**, v. 3, p. 92–98, 2018.

MARENGO, J. A.; ALVES, L. M.; BESERRA, E. A.; LACERDA, F. F. Variabilidade e mudanças climáticas no semiárido brasileiro. In: MEDEIROS, S. S.; GHEYI, H. R.; GALVÃO, C. O.; PAZ, V. P. S. (Org.). **Recursos hídricos em regiões áridas e semiáridas**. Campina Grande: Instituto Nacional do Semiárido, 2011. p.384-422

MARIJUAN, M. P.; BOSCH, S. M. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. **Trends in Plant Science**, v. 18, n. 12, p. 660-666, 2013.

MENG, S.; ZHANGA, C.; SUA, L.; LIA, Y.; ZHAO, Z. Nitrogen uptake and metabolism of *Populus simonii* in response to PEG-induced drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 123, p. 78–87, 2016.

MISHINA, T. E.; LAMB, C.; ZEIER, J. Expression of a nitric oxide degrading enzyme induces a senescence programme in Arabidopsis. **Plant Cell Environment**, v. 30, p. 39–52, 2007.

MUNIZ, J.; MOLINA, A. R.; MUNIZ, J. Physalis: Panorama produtivo e econômico no Brasil. **Horticultura Brasileira**, v. 33, 2015.

NORITAKE, T.; KAWAKITA, K.; DOKE, N. Nitric oxide induces phytoalexin accumulation in potato tuber tissues. **Plant Cell Physiology**, v.37, p. 113–116, 1996.

OLIVEIRA, L. F. G.; GILBERT, B.; VILLAS BÔAS, G. K. Oportunidades para inovação no tratamento da leishmaniose usando o potencial das plantas e produtos naturais como fontes de novos fármacos. **Revista Fitos**, v. 8, n. 1, p. 33-42, 2013.

OZASLAN, C.; FAROOQ, S.; ONEN, H.; BUKUN, B.; OZCAN, S.; GUNAL, H. Invasion potential of two tropical physalis species in arid and semi-arid climates: effect of water-salinity stress and soiltypes on growth and fecundity. **PLoS ONE**, v. 11, n. 10, e0164369, 2016.

PEREIRA, F. H. F.; NOGUEIRA, I. C. C.; PEDROSA, J. F.; NEGREIROS, M. Z.; BEZERRA NETO, F. Poda da haste principal e densidade de cultivo na produção e qualidade de frutos em híbridos de melão. **Horticultura Brasileira**, v. 21, n. 2, p. 192 - 197, 2003.

PROCHÁZKOVÁ, D.; HASEL, D.; WILHELMOVÁ, N.; PAVLÍKOVÁ, D.; SZÁKOVÁ, J. Effects of exogenous nitric oxide on photosynthesis. **Photosynthetica**, v. 51, p. 483-489, 2013.

RIVERA, D. E.; OCAMPO, Y. C.; CASTRO, J. P.; BARRIOS, L.; DIAZ, F.; FRANCO, L. A. A screening of plants used in Colombian traditional medicine revealed the anti-inflammatory potential of *Physalis angulata* calyces. **Saudi Journal of Biological Sciences**, 2018.

ROA, C.; HAMILTON, R. S.; WENZL, P.; POWELL, W. Plant Genetic Resources: Needs, Rights, and Opportunities. **Trends in Plant Science**, v. 21, n.8, p. 633–636, 2016.

RODRIGUES, M. H. B. S.; LOPES, K. P.; SILVA, J. G.; PEREIRA, N. A. E.; PAIVA, F. J. S.; SÁ, J. M.; COSTA, C. C. Phenological characterization and productivity of the *Physalis peruviana* L., cultivated in greenhouse. **Journal of Agricultural Science**, Vol. 10, No. 9, p. 234-243, 2018.

ROSA, M.; PRADO, C.; PODAZZA, G.; INTERDONATO, R.; GONZALEZ, J. A.; HILAL, M.; PRADO, F. E. Soluble sugars- metabolism, sensing and abiotic stress. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 5, p. 388-393, 2009.

SAMI, F.; YUSUF, M.; FAIZAN, M.; FARAZ, A.; HAYAT, S. Role of sugars under abiotic stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 109, 54e61, 2016.

SANTA-CRUZ, D. M.; PACIENZA, N. A.; ZILLI, C. G.; TOMARO, M. L.; BALESTRASSE, K. B.; YANNARELLI, G. G. Nitric oxide induces specific isoforms of antioxidant enzymes in soybean leaves subjected to enhanced ultraviolet-B radiation. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 141, p. 202-209, 2014.

SANZ, L.; ALBERTOS, P.; MATEOS, I.; SÁNCHEZ-VICENTE, I.; LECHÓN, T.; FERNÁNDEZ-MARCOS, M.; LORENZO, O. Nitric oxide (NO) and phytohormones crosstalk during early plant development. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n.10, p. 2857–2868, 2015.

SCHLAEPFER, D. R.; BRADFORD, J. B.; LAUENROTH, W. K.; MUNSON, S. M.; TIETJEN, B.; HALL, S. A.; WILSON, S. D.; DUNIWAY, M. C.; JIA, G.; PYKE, D. A.; LKHAGYA, A.; JAMIYANSHARAV, K. Climate change reduces extent of temperate drylands and intensifies drought in deep soils. **Nature Communication**, v. 8, 14196, 2017.

SHAO, R.; WANG, K.; SHANGGUAN, Z. Cytokinin-induced photosynthetic adaptability of *Zea mays* L. to drought stress associated with nitric oxide signal: Probed by ESR spectroscopy and fast OJIP fluorescence rise. **Journal of plant physiology**, v. 167, n. 6, p. 472-479, 2010.

SIDDIQUI, M. H.; AL-WHAIBI, M. H.; BASALAH, M. O. Role of nitric oxide in tolerance of plants to abiotic stress. **Protoplasma**, v. 248, p. 447-455, 2011.

SILVA, B. J. M. D.; PEREIRA, S. W. G.; RODRIGUES, A. P. D.; NASCIMENTO, J. L. M.; SILVA, E. O. *In vitro* antileishmanial effects of *Physalis angulata* root extract on *Leishmania infantum*. **Journal of Integrative Medicine**, 2018.

SILVA, D. F. D.; PIO, R.; SOARES, J. D. R.; ELIAS, H. H. D. S.; VILLA, F.; BOAS, V.; DE BARROS, E. V. Light spectrum on the quality of fruits of *Physalis* species in subtropical area. **Bragantia**, v. 75, n. 3, p. 371-376, 2016.

SILVA, D. F.; VILLA, F.; BARP, F. K.; ROTILLI, M. C. C.; STUMM, D. R. Conservação pós-colheita de fisalis e desempenho produtivo em condições edafoclimáticas de Minas Gerais. **Revista Ceres**, v. 60, p. 826-832, 2013.

SILVA, M. A. V.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; OLIVEIRA, A. F. M.; SANTOS, V. F. Resposta estomática e produção de matéria seca em plantas jovens de aroeira submetidas a diferentes regimes hídricos. **Revista Árvore**, v. 32, n. 2, p. 335-344, 2008.

SILVEIRA, N. M.; FRUNGILLO, L.; MARCOS, F. C.; PELEGRINO, M. T.; MIRANDA, M. T.; SEABRA, A. B.; SALGADO, I.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Exogenous nitric oxide improves sugarcane growth and photosynthesis under water deficit. **Planta**, v. 244, p. 181-190, 2016.

SIMONTACCHI, M.; GALATRO, A.; RAMOS-ARTUSO, F.; SANTA-MARÍA, G. E. Plant survival in a changing environment: the role of nitric oxide in plant responses to abiotic stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, 977, 2015.

SOUZA, C. L. M.; SOUZA, M. O.; OLIVEIRA, R. S.; NASCIMENTO, M. N.; PELACANI, C. R. Biometric characteristics of fruits and physiological characterization of seeds of *Physalis* species (Solanaceae). **Brazilian Journal of Agricultural Sciences**, v. 12, n. 3, p. 277-282, 2017.

SOUZA, N. K. R.; AMORIM, S. M. C. Crescimento e desenvolvimento de *Physalis angulata* Lineu submetida ao déficit hídrico. **Revista Acadêmica de Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 7, n. 1, p. 65-72, 2009.

SUN, H.; LI, J.; SONG, W.; TAO, J.; HUANG, S.; CHEN, S.; HOU, M.; XU, G.; ZHANG, Y. Nitric oxide generated by nitrate reductase increases nitrogen uptake capacity by inducing lateral root formation and inorganic nitrogen uptake under partial nitrate nutrition in rice. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, p. 2449–2459, 2015.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6.ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 888 p.

TANAN, T. T. **Fenologia e caracterização dos frutos de espécies de *Physalis* cultivadas no semiárido baiano**. 2015. 58 f. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) - Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, 2015.

TANAN, T. T.; NASCIMENTO, M. N.; LEITE, R. S. Produção e caracterização dos frutos de espécies de *Physalis* cultivadas no semiárido baiano. **Colloquium Agrariae**, v. 14, n. 3, p. 113-121, 2019.

TOSSI, V.; AMENTA, M.; LAMATTINA, L.; CASSIA, R. Nitric oxide enhances plant ultraviolet-B protection up-regulating gene expression of the phenylpropanoid biosynthetic pathway. **Plant Cell Environment**, v. 34, n. 6, p. 909-921, 2011.

UNITED NATIONS. International Fund for Agricultural Development. **The drylands advantage: protecting the environment, empowering people**. Roma, Itália: 2016. 44p.

VARGAS-PONCE, O.; MARTÍNEZ, J. S.; TAVARES, M. P. Z.; MARES, L. E. V. Traditional management of a small-scale crop of *Physalis angulata* in Western Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 63, p. 1383–1395, 2016.

WANG, B. L.; TANG, X. Y.; CHENG, L. Y.; ZHANG, A. Z.; ZHANG, W. H.; ZHANG, F. S.; LIU, J. Q.; CAO, Y.; ALLAN, D. L.; VANCE, C. P.; SHEN, J. B. Nitric oxide is involved in phosphorus deficiency-induced cluster-root development and citrate exudation in white lupin. **New Phytologist**, v. 187, p. 1112–1123, 2010.

WATANABE, H. S.; OLIVEIRA, S. L. Comercialização de frutas exóticas. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 36, n. 1, p. 023-038, 2014.

YU, L.; CHEN, X.; WANG, Z.; WANG, S.; WANG, Y.; ZHU, Q.; LI, S.; XIANG, C. Arabidopsis enhanced drought tolerance1/HOMEODOMAIN GLABROUS11 confers drought tolerance in transgenic rice without yield penalty. **Plant Physiology**, v. 162, n. 3, p. 1378-1391, 2013.

ZHANG, L.; WANG, Y.; ZHAO, L.; SHI, S.; ZHANG, L. Involvement of nitric oxide in light-mediated greening of barley seedlings. **Journal of Plant Physiology**, v. 163, p. 818–826, 2006.

CAPÍTULO 1

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE PLANTAS DE *Physalis angulata* AO DÉFICIT HÍDRICO

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE PLANTAS DE *Physalis angulata* AO DÉFICIT HÍDRICO

Romeu da Silva Leite¹, Marilza Neves do Nascimento², Tamara Torres Tanan¹, Cristiane Amaral da Silva Ramos¹, Lourival Palmeira Gonçalves Neto¹, David Santana Guimarães¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, BA, Brasil

² Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, BA, Brasil

RESUMO

É conhecido que a seca afeta consideravelmente o crescimento das culturas, contudo, pouco se sabe sobre as respostas fisiológicas e metabólicas desenvolvidas nestas condições por espécies subexploradas, como a *Physalis angulata*. Dessa forma, o objetivo consistiu em avaliar as respostas fisiológicas de plantas de *Physalis angulata* após quarenta dias sob diferentes disponibilidades hídricas (100%, 80%, 60%, 40% e 20% da capacidade de campo). Nesta pesquisa, foram avaliados os efeitos do déficit hídrico sobre o conteúdo relativo de água, potencial hídrico, trocas gasosas, acúmulo de açúcares e atividade da enzima redutase do nitrato. As relações hídricas foram afetadas principalmente nas plantas sob déficit hídrico severo (20%), contudo, as variáveis mantiveram-se estáveis quando cultivadas em níveis subótimos da capacidade de campo. As trocas gasosas também foram afetadas pelo déficit hídrico, com redução na assimilação de carbono, carbono interno, condutância estomática e transpiração, além de aumento da temperatura foliar e maior eficiência do uso da água. As plantas acumularam açúcares aos níveis mais altos de déficit hídrico (20% e 40%), ao passo que a atividade da redutase do nitrato foi reduzida. O acúmulo de massa de matéria seca, crescimento e produtividade das plantas foram influenciados pela redução da disponibilidade hídrica, no entanto, a espécie mostra tolerância aos efeitos do déficit hídrico em níveis moderados. As plantas de *P. angulata* desenvolvem importantes estratégias de tolerância ao déficit hídrico, o qual ajuda a explicar o seu estabelecimento em condições de baixa disponibilidade de água.

Palavras-chave: Seca. Trocas gasosas. Capacidade de campo. Solanaceae. Relações hídricas.

ABSTRACT

It's known that drought affects crop growth, however, little is known about the physiological responses developed under these conditions by underexploited species, such as *Physalis angulata*. This study aimed at assessing the physiological responses of *Physalis angulata* plants after 40 days under different water availability (100%, 80%, 60%, 40% and 20% of field capacity). In this research, the effects of the water deficit on the relative water content, water potential, gas exchange, sugars accumulation and activity of nitrate reductase were evaluated. Water relations were affected mainly in plants under severe water deficit (20%), however, the variables remained stable when cultivated at sub-optimal levels of field capacity. Gas exchanges were also affected by water deficit, with reduction in carbon assimilation, internal carbon, stomatal conductance and transpiration, as well as increased leaf temperature and water use efficiency. Plants accumulated sugars at the highest levels of water deficit (20% and 40%), while nitrate reductase activity was reduced. The dry matter accumulation, plant growth and yield were influenced by the water availability reduction, however, the species shows tolerance to the effects of water deficit at moderate levels. *P. angulata* plants develop important strategies to tolerate water deficit, contributing to the establishment of crops under low water availability.

Keywords: Drought. Gas exchange. Field capacity. Solanaceae. Water relations.

1 INTRODUÇÃO

A seca é um grande estresse abiótico que limita o crescimento e a produtividade das plantas (MENG et al., 2016), sobretudo nas regiões áridas e semiáridas. As terras secas compreendem aproximadamente 40% do globo terrestre (SCHLAEPFER et al., 2017) e são caracterizadas por uma grande biodiversidade, bem como proveem recursos genéticos vegetais de interesse regional e com potencial para exploração, como a espécie *Physalis angulata* (Solanaceae), de ocorrência natural no semiárido brasileiro.

Physalis é um gênero americano de interesse para a agricultura, uma vez que várias espécies fornecem frutos com sabor adocicado e são caracterizadas por cálices inflados e persistentes que cobrem as bagas (VARGAS-PONCE et al., 2016). A espécie *Physalis angulata* L. destaca-se pelo uso medicinal, no tratamento de diversas doenças, e pela presença de esteroides denominados fisalinas (GUIMARÃES et al., 2009; OLIVEIRA et al., 2013; SISLEY, et al., 2017). Além disso, os seus frutos vêm despertando interesse de agricultores e consumidores devido ao sabor adocicado e alto valor nutracêutico (LORENZI; MATOS, 2008). No entanto, as espécies *Physalis peruviana* e *Physalis ixocarpa* são as mais cultivadas e comercializadas em grande parte dos países da América Central e do Sul (MOKHTAR et al., 2017; MORALES-CONTRERAS et al., 2017), o que torna a *P. angulata* uma alternativa para inserção na fruticultura de pequenas frutas.

Numerosas espécies silvestres que têm potencial comercial são de baixo valor econômico; assim, o desenvolvimento dessas culturas subutilizadas ou subvalorizadas dependem de fatores relacionados ao aumento da qualidade, diversificação do uso e potencial de produção para mercado (VARGAS-PONCE et al., 2016), sendo, por isso, importante estabelecer as técnicas de cultivo para essas espécies. Somado a isso, em condições semiáridas, um dos grandes desafios é selecionar plantas que apresentem tolerância ao déficit hídrico (YU et al., 2013), e o primeiro passo é avaliar as respostas destas espécies à seca. Um dos meios de avaliação é através de estudos das respostas fisiológicas da espécie quando submetida a diferentes disponibilidades de água no solo.

Sob condições de estresses abióticos, como a seca, alguns processos fisiológicos são afetados, como a fotossíntese, a síntese de proteínas e a produção de energia (FLEXAS et al., 2004; CHAVES et al., 2009). As relações hídricas, avaliadas principalmente pelo conteúdo relativo de água e potencial hídrico nas folhas, também são alteradas e foram relatadas em alguns estudos para o gênero *Physalis* (SOUZA; AMORIM, 2009; SEGURA-MONROY et al., 2015). O potencial hídrico é utilizado como uma medida de *status* hídrico do vegetal, pois

regula o transporte de água através das membranas, sendo necessário que a planta apresente menor potencial que o do solo para que ocorra a absorção de água (COELHO, 2014), e a sua manutenção pode estar relacionada com o acúmulo de solutos orgânicos em condições de déficit hídrico.

Os teores de açúcares são altamente sensíveis aos estresses ambientais (ROSA et al., 2009) e o seu acúmulo consiste em um mecanismo de defesa da planta à desidratação, ajustando o equilíbrio iônico e osmótico e ajuda a limitar a redução do turgor celular (MARIJUAN; BOSCH, 2013). O acúmulo de solutos orgânicos em condições de estresses abióticos foram relatados em diversas culturas, como por exemplo em feijão-caupi (SOUSA et al., 2015), guandú (MONTEIRO et al., 2014), tomate (GANBARI; SAYYARI, 2018) e citros (ZOU et al., 2013; VIVES-PERIS et al., 2017). Outras respostas ao déficit hídrico podem ocorrer simultaneamente, como as mudanças nas trocas gasosas e na atividade da enzima redutase do nitrato, limitante para a assimilação de nitrogênio (ALGUACIL et al., 2006).

As plantas podem responder ao déficit hídrico de maneira rápida como redução na perda de água, via menor transpiração, devido a mudanças na condutância estomática; no entanto, a redução desses processos tem como consequência o aumento da temperatura foliar e redução da fotossíntese (SILVA et al., 2008; FURLAN et al., 2012). São poucos os estudos que avaliaram os mecanismos utilizados pelas espécies do gênero *Physalis* em condições de déficit hídrico, sobretudo para *P. angulata* (SOUZA et al., 2013; SEGURA-MONROY et al., 2015; OZASLAN et al., 2016). Dessa forma, a caracterização das respostas ao déficit hídrico desenvolvidas pela espécie poderá contribuir para as técnicas de cultivo e para futuros trabalhos de seleção de genótipos tolerantes. Diante do exposto, este trabalho objetivou avaliar as respostas fisiológicas de plantas de *P. angulata* submetidas a diferentes disponibilidades hídricas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Obtenção do material vegetal e condições de cultivo

O experimento foi realizado em casa de vegetação da Unidade Experimental Horto Florestal, UEFS, Feira de Santana, Bahia (12°14'S, 38°58'W, 258 m asl), durante o período de janeiro a março de 2018. As mudas foram produzidas a partir de sementes obtidas de matrizes de *Physalis angulata* pertencentes ao grupo de pesquisa (ORIGEM DAS MATRIZES). As sementes foram semeadas em bandeja de poliestireno preenchidas com substrato comercial.

Quando as plantas apresentavam dois pares de folhas verdadeiras foi realizado o transplante para os vasos individuais, espaçados 0,6 m entre fileiras x 0,3 m entre plantas. O solo utilizado foi coletado da camada de 0-20 cm de profundidade, com as seguintes características físicas e químicas, antes da fertirrigação: pH= 4,7; em g kg⁻¹: areia=851; argila=90; silte=59; em g dm⁻³: M.O.= 16; em mmol dm⁻³: Al³⁺=1; K=1.8; Ca=11; Mg=5; H+Al=23; em mg.dm⁻³: P=16; S= 6; B=0.06; Cu=0.8; Fe=49; Mn=2.1 e Zn=2.6.

2.2 Disponibilidade hídrica no solo

A capacidade máxima de armazenamento de água pelo solo foi determinada a partir de um ensaio com três vasos com perfurações na sua parte inferior. Os vasos de 10 dm³ foram preenchidos com 12,5 kg de solo seco ao ar. Em seguida, foram saturados, vedados com uma película de policloreto de vinila (PVC) e suspensos para drenagem do excesso de água. Ao cessar a drenagem (24 horas), os vasos foram novamente pesados e por diferença de peso foi obtida a máxima capacidade de retenção de água no solo do vaso, usando a metodologia descrita por Bonfim-Silva et al. (2011).

A disponibilidade hídrica do solo foi mantida em 80% da máxima capacidade de retenção de água até 20 dias após o transplante (DAT) após esse período foram aplicados os tratamentos (100%, 80%, 60%, 40% e 20% de disponibilidade hídrica) coincidindo com o início do estágio de floração. A evapotranspiração de cada vaso foi determinada através de pesagem utilizando balança eletrônica (5g de precisão). A reposição de água foi realizada de acordo com o método gravimétrico, através de pesagens diárias (duas vezes ao dia), utilizando balança eletrônica e desprezando o acréscimo diário de peso das plantas, repondo o volume de água até que a umidade do solo atingisse os níveis de disponibilidade hídrica.

2.3 Fertirrigação e tratos culturais

Foi realizada a fertirrigação das plantas a partir do monitoramento da condutividade elétrica do extrato de saturação (OLIVEIRA et al. 2016), utilizando 50% da força iônica da solução nutritiva (pH 6,5) recomendada para o cultivo hidropônico de *P. angulata* (LEITE et al., 2017), até o estágio anterior à floração. Durante o cultivo foi realizado o tutoramento vertical das plantas e as brotações basais e ramificações laterais foram removidas, permitindo boa entrada de luz e aeração.

Para a caracterização climática das condições experimentais foram realizadas medições diárias de temperatura e umidade relativa do ar com termohigrômetro digital instalado à altura do dossel da cultura no interior do viveiro (Figura 1a). Os valores para o déficit de pressão de vapor e radiação solar instantânea foram coletados da estação climatológica automática instalada na Universidade Estadual de Feira de Santana (Figura 1b).

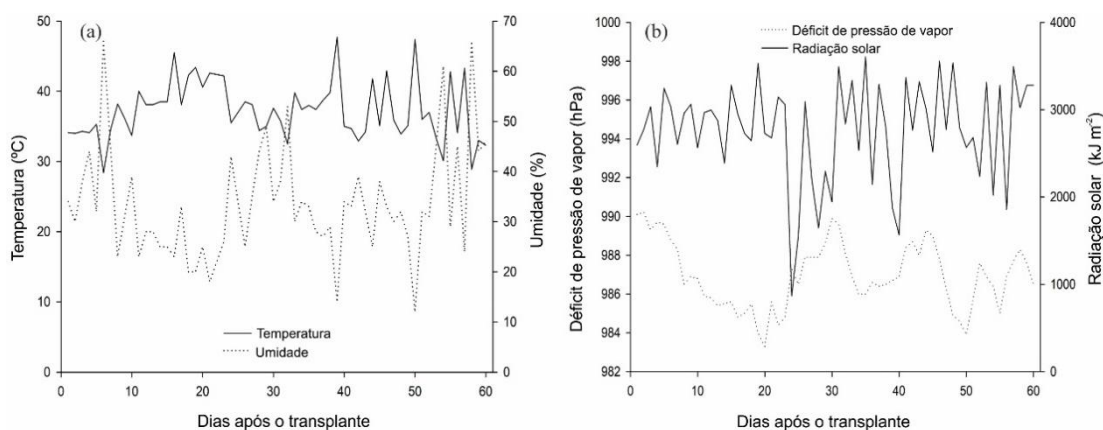


Figura 1. Caracterização climática durante o período experimental.

2.4 Determinações experimentais

As determinações experimentais foram realizadas aos 60 DAT, totalizando 40 dias de cultivo sob diferentes porcentagens da capacidade.

2.4.1 Conteúdo relativo de água e potencial hídrico

O conteúdo relativo de água (CRA) foi mensurado às 08:00 h em folhas totalmente expandidas localizadas no terço médio de quatro plantas de cada tratamento. A determinação do CRA foi feita com base no peso de oito discos foliares (Matéria Fresca - MF, Matéria Túrgida - MT e Matéria Seca - MS), de acordo com a metodologia de Weatherley (1950), utilizando-se a seguinte fórmula: $CRA = [(MF - MS)/(MT - MS)] \times 100$. O potencial hídrico (Ψ_w foliar) foi determinado no período de antemã, usando uma câmara de Scholander (PMS 1000, PMS Instrument, Corvallis, USA), em uma folha coletada do terço médio de três plantas por tratamento.

2.4.2 Trocas gasosas

Os parâmetros de trocas gasosas foram avaliados utilizando um Analisador de Gases por Infravermelho (IRGA, modelo CIRAS-3, PPSystems, Amesbury, USA) com CO₂ de referência de 390 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e intensidade luminosa de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As medições foram realizadas entre as 09:00 e 10:00 horas, utilizando cinco plantas por tratamento, em folhas completamente desenvolvidas, registrando três medições para cada planta durante 60 segundos. Foram avaliados os seguintes parâmetros: assimilação de CO₂ (A), taxa de transpiração (E), concentração de carbono interno (C_i), condutância estomática (g_s), eficiência no uso da água (WUE) e a temperatura foliar (T_{leaf}).

2.4.3. Acúmulo de açúcares e atividade da redutase do nitrato

Foram coletadas folhas às 06:00 h localizadas no terço médio de três plantas de cada tratamento para a determinação dos açúcares e atividade enzimática. Os açúcares solúveis totais foram determinados de acordo com a metodologia de Yemm e Willis (1954) e açúcares redutores segundo os procedimentos descritos por Miller (1959). As concentrações de sacarose foram determinadas pela diferença entre os teores de açúcares solúveis totais e açúcares redutores, utilizando o fator 0,95 (MARTIM, 2003). Foi determinada a atividade *in vivo* da redutase do nitrato nas folhas do terço médio de cinco plantas por tratamento de acordo com a metodologia proposta por Jaworski (1971) com adaptações.

2.4.4 Parâmetros de crescimento e produtividade

Para as avaliações de crescimento e produtividade foram utilizadas quatro plantas por tratamento definidas de forma aleatória. A altura da planta foi determinada utilizando trena graduada (cm) e o diâmetro do caule foi obtido com auxílio de paquímetro digital com 0,01 de precisão (mm). As amostras foram separadas em diferentes frações para determinação da massa de matéria seca em estufa de circulação forçada de ar a 60 °C. A área foliar foi mensurada através do método dos discos foliares, utilizando um furador com área conhecida para retirar nove discos por planta (LEITE et al., 2017).

Para a produção de frutos foram considerados todos os frutos disponíveis para colheita. A produtividade dos frutos foi calculada a partir da equação: produtividade = produção por planta (g) x área ocupada por planta (0,18 m²).

2.5 Análise estatística

O delineamento experimental adotado foi inteiramente casualizado com 12 repetições, considerando cada vaso com uma planta uma unidade experimental. Os dados obtidos das plantas amostradas foram submetidos à análise de variância, teste de Tukey (5% de significância) e de regressão, sendo ajustadas as equações das características avaliadas, como variáveis dependentes dos níveis de disponibilidade hídrica.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Relações hídricas

A manutenção de água no solo abaixo do ideal influencia negativamente as relações hídricas das plantas (PUÉRTOLAS et al., 2017), o que também foi evidenciado pela redução observada no conteúdo relativo de água e potencial hídrico (ψ_w foliar) em plantas cultivadas com 20% da disponibilidade hídrica do solo (Figura 2). A partir de 40% de disponibilidade de água, o conteúdo relativo de água na folha permaneceu constante, indicando que mesmo em condições de déficit hídrico moderado essa espécie consegue manter suas células hidratadas, apesar de apresentar diferenças nas trocas gasosas (Figura 2 a). Contudo, vale ressaltar que todas as plantas, inclusive àquelas sob déficit hídrico severo (20%) conseguiram se reidratar à noite mesmo quando haviam baixos níveis de água no solo, sendo uma importante característica de tolerância.

A baixa disponibilidade hídrica do solo reduziu o potencial hídrico da planta (Figura 2 b), não havendo diferença estatística até 40% da capacidade de campo, porém diferindo das plantas cultivadas em 20% da de disponibilidade de água, que apresentaram ψ_w foliar médio de -1.33 MPa. A redução observada no potencial hídrico foliar pode estar relacionada ao acúmulo de açúcares nas folhas, que em conjunto com outros mecanismos fisiológicos, como fechamento estomático e redução da transpiração, contribuem para manutenção da hidratação dos tecidos.

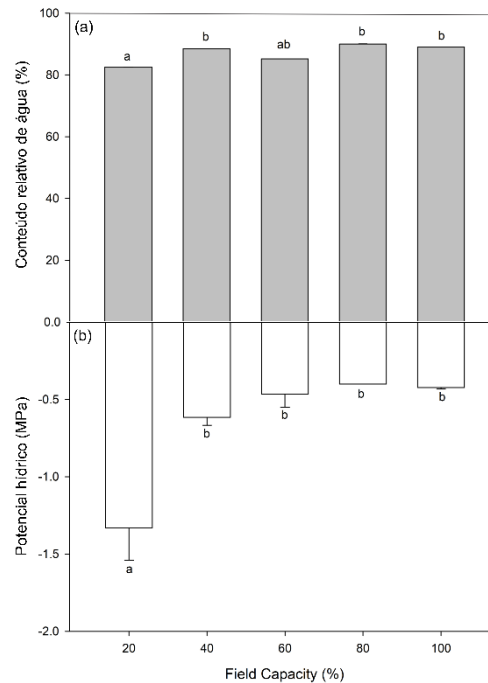


Figura 2. Conteúdo relativo de água (A) e potencial hídrico foliar (B) de plantas de *Physalis angulata* sob déficit hídrico. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5%.

3.2 Trocas gasosas

Um ajuste de regressão linear crescente foi observado na assimilação de CO_2 e na concentração interna de carbono em função da disponibilidade de água no substrato. A taxa de assimilação de CO_2 reduziu em 41,1% quando se compara as plantas cultivadas sob 100% e 20% da disponibilidade de água (Figura 3 a). Os efeitos da redução da disponibilidade hídrica sobre a taxa fotossintética foram reportados em diversos estudos (RAHMATI et al., 2015; PAZZAGLI et al., 2016; WANG et al., 2016). As plantas de *Physalis angulata* utilizadas mostraram-se pouco tolerantes a baixos níveis de água no solo em relação as trocas gasosas, com a assimilação de carbono severamente afetada.

A maior concentração interna (ou subestomática) de carbono (C_i) foi observada com 100% da capacidade de campo ($271,6 \mu\text{mol mol}^{-1}$), com decréscimo de 31,36% devido a redução da disponibilidade hídrica para 20% (Figura 3 b). Silva et al. (2015) observaram comportamento similar em plantas de berinjela var. Ciça, com maior valor de carbono interno na maior lâmina de irrigação utilizada. A redução na fotossíntese está relacionada ao fechamento estomático e a consequente redução do fluxo de CO_2 para o sítio de carboxilação (BOSCO et al., 2009), evidenciado pela menor condutância estomática observada em 20% da

capacidade de campo e por limitações bioquímicas (SILVA et al., 2012) nas condições de déficit hídrico.

As plantas de *P. angulata* cultivadas na capacidade de campo apresentaram altas taxas transpiratórias (E) ($2,58 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), sendo reduzidas à medida que a água do solo foi se tornando escassa, com o valor E de $1,18 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ na menor disponibilidade hídrica avaliada (Figura 3 c). A condutância estomática (g_s) foi influenciada negativamente pela redução da disponibilidade hídrica, sendo os dados ajustados ao modelo de regressão linear (Figura 3 d). O fechamento estomático é umas das linhas de defesa da planta contra a falta de água (TAIZ; ZEIGER, 2009), ao mesmo tempo em que a g_s é um fator chave que determina outras variáveis fisiológicas, como a taxa de fotossíntese líquida, e, portanto, o metabolismo de carbono na planta (URBAN et al., 2017).

O maior valor para a condutância estomática ($253,9 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foi observado nas plantas bem hidratadas (100%), sendo a g_s reduzida em 73,37% nas plantas cultivadas em 20% da disponibilidade hídrica. A redução de g_s em condições deficitárias de irrigação também foram observadas em outras culturas de solanáceas, como a berinjela (SILVA et al., 2015) e o tomate (PAZZAGLI et al., 2016). A redução da transpiração em função das mudanças da abertura estomática como resposta a baixas tensões de água no solo influenciou no aumento da temperatura foliar. As plantas cultivadas em 20% da capacidade de campo apresentaram temperatura foliar com $3,89 \text{ }^\circ\text{C}$ a mais que as plantas cultivadas sob 100% da capacidade de água no solo (Figura 3 e).

O cultivo sob 20% da capacidade de campo resultou em maior WUE ($6,30 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). Comparativamente, esse resultado foi superior em 27,46% àqueles obtidos pelas plantas cultivadas sob a maior disponibilidade hídrica. Outros estudos também relataram aumento na WUE sob condições de estresses abióticos (BOTA et al., 2015; BACHA et al., 2016). A manutenção de alta a eficiência no uso da água (WUE), é uma característica importante de adaptação para condições de déficit hídrico uma vez que indica maior captação de carbono com menor uso de água (Figura 3 f).

3.3 Acúmulo de açúcares e atividade da redutase do nitrato

Os teores de açúcares solúveis totais, açúcares redutores e sacarose nas folhas de *P. angulata* foram maiores para as plantas cultivadas sob as menores quantidades de água no solo (Figuras 4 a, 4 b e 4 c). O acúmulo desses solutos desempenha um importante papel na tolerância a estresses abióticos (MA et al., 2017) e, comparativamente a esse trabalho, estudos

relataram incrementos de açúcares em outras espécies sob déficit hídrico (SILVA et al., 2012; KUANG et al., 2017; SALEHI et al., 2016).

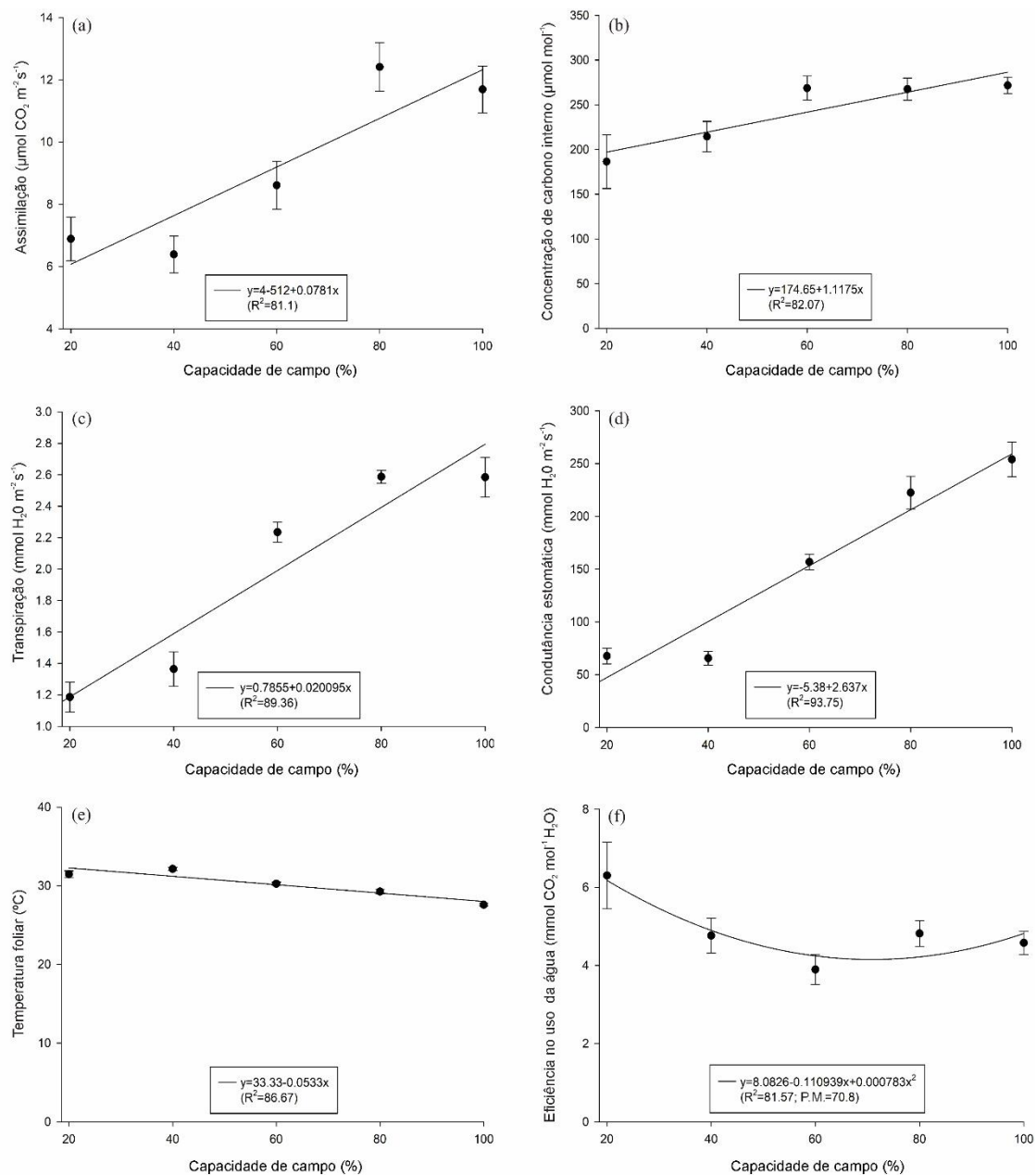


Figura 3. Trocas gasosas em plantas de *Physalis*: (a) assimilação; (b) concentração de carbono interno; (c) condutância estomática; (d) transpiração; (e) temperatura foliar; (f) eficiência do uso da água. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão.

Os teores de açúcares solúveis totais ($15,39 \text{ mg g MF}^{-1}$), açúcares redutores ($5,66 \text{ mg g MF}^{-1}$) e sacarose ($9,69 \text{ mg g MF}^{-1}$) em plantas cultivadas em 20% da capacidade de campo estão associados ao menor potencial hídrico ($-1,33 \text{ MPa}$), demonstrando que o acúmulo desses açúcares pode promover o ajustamento osmótico em *P. angulata*. Essa é uma característica de

grande importância para as plantas, uma vez que o ajustamento osmótico auxilia na proteção contra a desidratação, diminuindo o potencial hídrico da planta em relação ao solo e permite a raiz captar e impedir a perda de água para o solo (COELHO, 2014), reduzindo os prejuízos do cultivo em condições de seca.

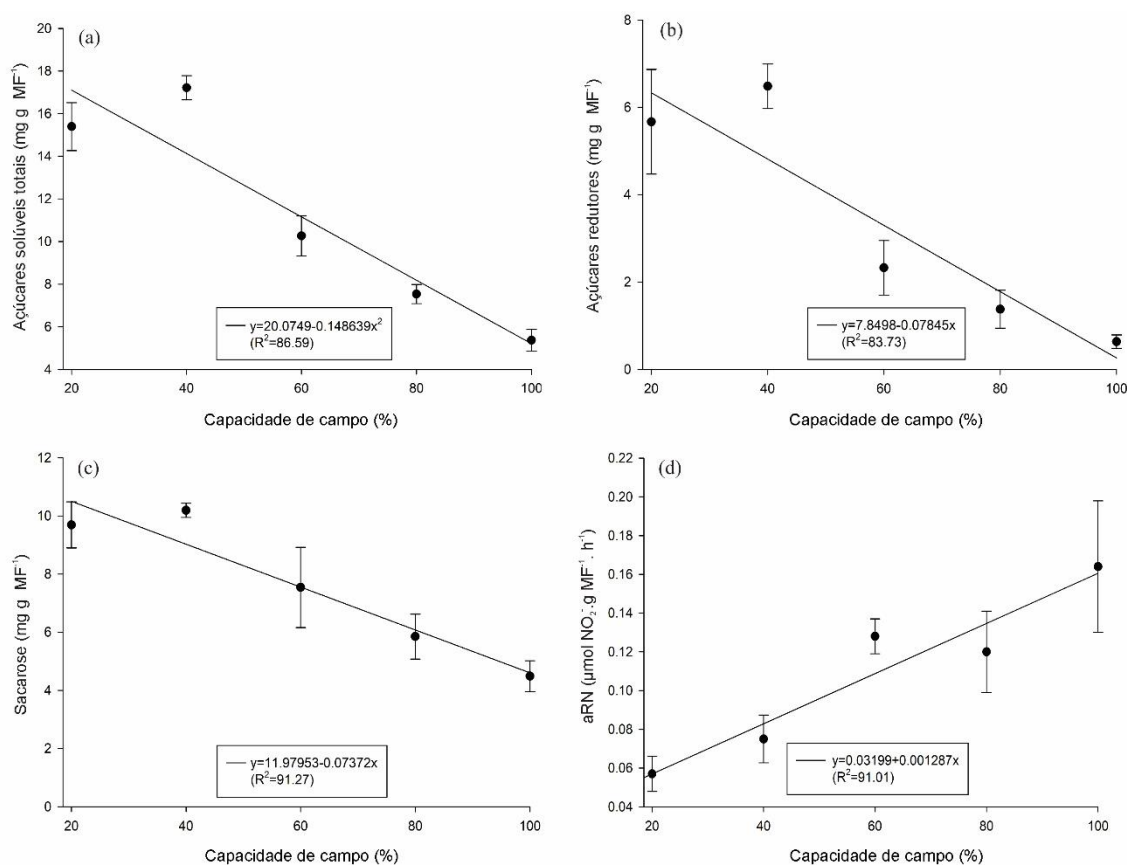


Figura 4. Acúmulo de açúcares e atividade enzimática em *Physalis angulata*: (a) açúcares solúveis totais; (b) açúcares redutores; (c) sacarose; (d) atividade da redutase do nitrato. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão.

O déficit hídrico provocou a redução linear ($R^2=91,01$) da atividade da enzima redutase do nitrato (RN) (Figura 4 d) nas plantas de *P. angulata*. A menor atividade da RN pode estar associada à redução da fotossíntese, uma vez que a RN é dependente do dinucleótido de nicotinamida e adenina (NADH) gerado na etapa fotoquímica. Somado a isso, em condições de seca há menor teor de NO_3^- disponível (XU; YU, 2006), uma vez que o fechamento estomático como linha de defesa à perda de água, reduz o fluxo de translocação pelo xilema e consequentemente o transporte de nitrato das raízes para as folhas, reduzindo a atividade da RN foliar (KONISHI; YANAGISAWA, 2011). Redução na atividade da RN em condições de

déficit hídrico também foi observada em outros trabalhos (MENG et al., 2016; ZAHOOR et al., 2017).

3.4. Parâmetros de crescimento e produtividade

A redução da disponibilidade hídrica influenciou no crescimento, produtividade e acúmulo de massa de matéria seca das plantas de *P. angulata* (Figuras 5, 6 e 7). Os valores da massa da matéria seca total e da parte aérea apresentaram desempenhos semelhantes, não havendo diferenças estatísticas entre aqueles obtidos das plantas cultivadas sob déficit hídrico severo (20%) e das plantas bem hidratadas (100%) (Figura 5 a, b). Ainda assim, houve uma redução de 32,1 % e 31,4% ao se comparar as plantas destes tratamentos para as duas variáveis, respectivamente. Para a massa de matéria seca da raiz os valores permaneceram constantes de 100% até 40% da disponibilidade hídrica, sendo reduzida apenas nas plantas sob déficit hídrico severo (Figura 5 c).

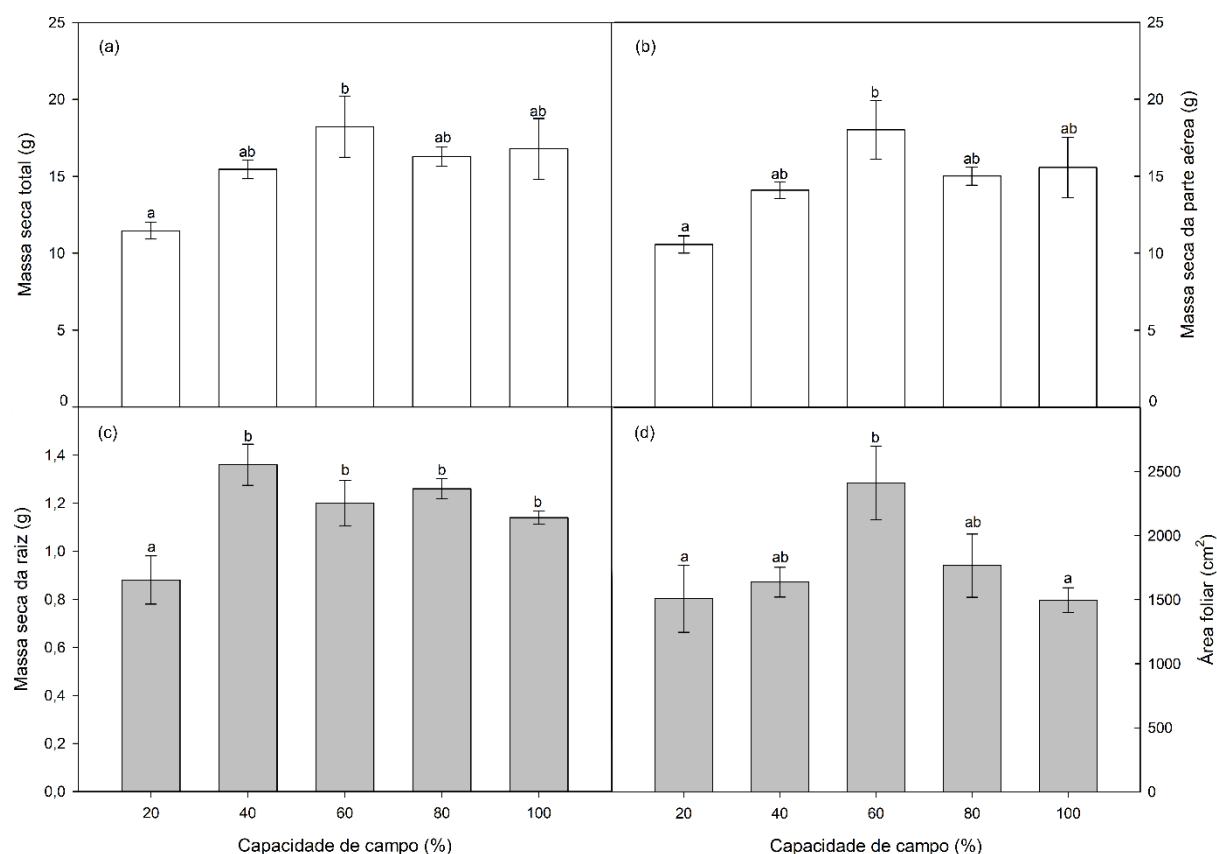


Figura 5. Massa seca total (a), massa seca da parte aérea (b), massa seca da raiz (c) e área foliar (d) em plantas de *Physalis angulata* sob déficit hídrico. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5%.

É interessante notar que apesar de reduções acentuadas nas taxas fotossintéticas sob déficit hídrico (Figura 3), notadamente a assimilação de carbono, as plantas de *P. angulata* conseguiram manter o acúmulo de massa de matéria seca na parte aérea, o que é um indicativo de tolerância da espécie a essa condição adversa de cultivo. De maneira análoga, é relatado a redução da área foliar sob condições de déficit hídrico (LIMA et al., 2016), no entanto, as plantas cultivadas na menor disponibilidade hídrica (20%) mantiveram a área foliar semelhante às plantas bem hidratadas até o final do cultivo (Figura 5 d).

A altura da planta foi afetada negativamente pelo déficit hídrico severo (20%) (Figura 6 a) e apresentou uma redução de 27% em comparação com as plantas bem hidratadas. Esses resultados foram semelhantes aos observados por Ozaslan et al. (2016) para a mesma espécie em diferentes disponibilidades hídricas. Nestas condições adversas são comumente observados alguns transtornos fisiológicos, como a redução da expansão celular e morte celular (TAIZ et al., 2017), bem como a redução da assimilação de carbono (Figura 3), o que pode reduzir o crescimento das culturas. Não houve diferença estatística entre o diâmetro do caule de plantas sob déficit hídrico severo e plantas bem hidratadas (Figura 6 b).

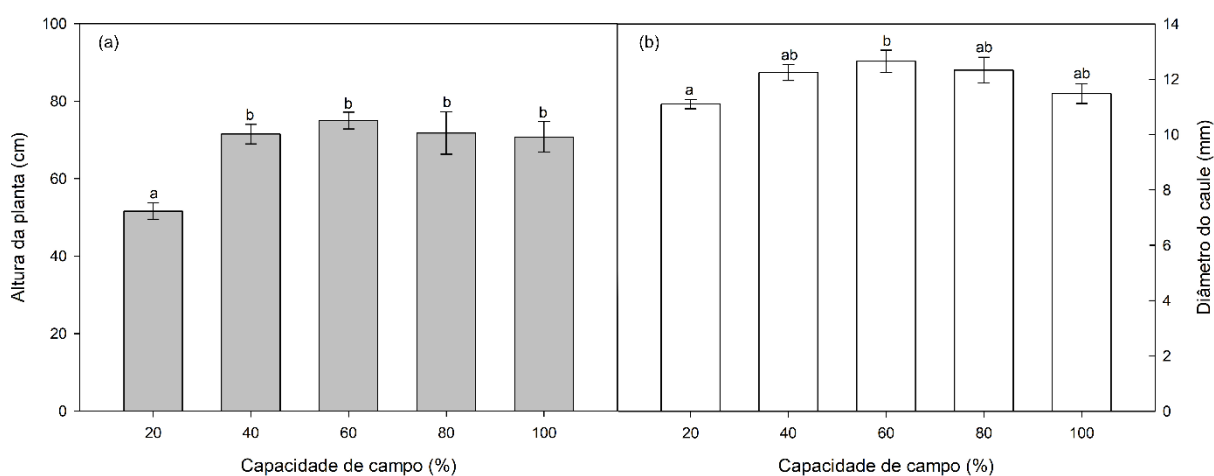


Figura 6. Altura da planta (a) e diâmetro do caule (b) em plantas de *Physalis angulata* sob déficit hídrico. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5%.

A redução da disponibilidade hídrica também influenciou na produção de frutos e produtividade das plantas de *P. angulata* (Figura 7). Ambas variáveis apresentaram desempenhos semelhantes, não havendo diferenças estatísticas entre os valores obtidos para as plantas cultivadas sob déficit hídrico moderado (40%) até as condições de boa hidratação (100%). Essa é uma característica importante de tolerância da espécie para condições moderadas de déficit hídrico. No entanto, houve uma redução drástica na produção de frutos e

produtividade das plantas em condições de déficit hídrico severo (20%), semelhante a outras culturas como *Capsicum frutescens* cv. Tabasco (MARINHO et al., 2016) e *Lycopersicon esculentum* cv. Caline IPA 6 (SILVA et al., 2013).

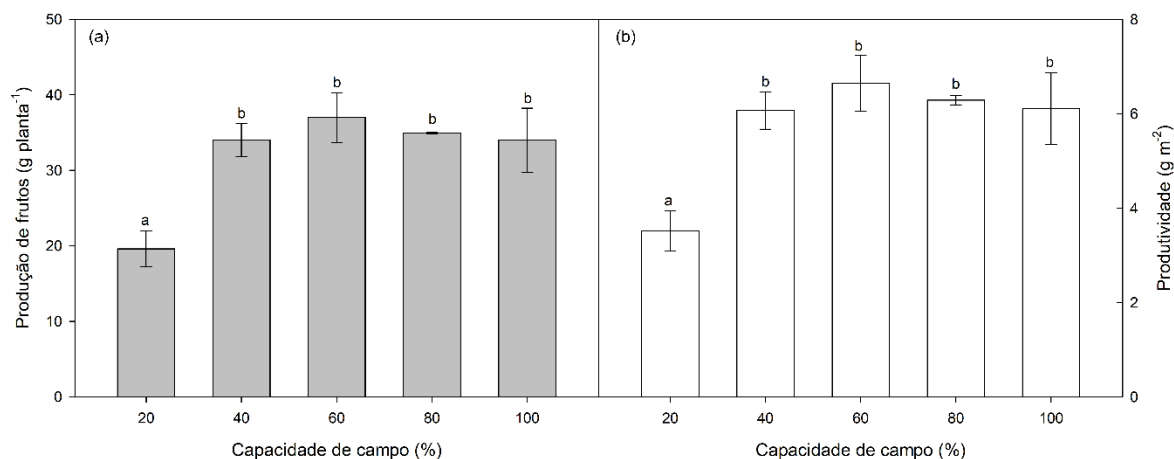


Figura 7. Produção de frutos (a) e produtividade (b) em plantas de *Physalis angulata* sob déficit hídrico. Os valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5%.

4 CONCLUSÕES

As plantas de *Physalis angulata* avaliadas neste trabalho apresentam importantes mecanismos fisiológicos e bioquímicos de aclimação ao déficit hídrico. A tolerância da espécie é evidenciada pelo o aumento da eficiência no uso da água, bem como pela manutenção do acúmulo de massa de matéria seca total e área foliar sob níveis moderados e severos de déficit hídrico. Essas respostas são importantes para o estabelecimento de cultivos da espécie em ambientes com disponibilidade hídrica limitada, como nas regiões semiáridas.

REFERÊNCIAS

- ALGUACIL, M.; CARAVACA, F.; DÍAZ-VIVANCOS, P.; HERNÁNDEZ, J. A.; ROLDÁN, A. Effect of arbuscular mycorrhizae and induced drought stress on antioxidant enzyme and nitrate reductase activities in *Juniperus oxycedrus* L. grown in a composted sewage sludge-amended semi-arid soil. **Plant Soil**, v. 279, p. 209-218, 2006.
- BACHA, H., TEKAYA, M., DRINE, S., GUASMI, F., TOUIL, L., ENNEB, H., FERCHICHI, A. (2016) Impact of salt stress on morpho-physiological and biochemical parameters of *Solanum lycopersicum* cv. Microtom leaves. **South African Journal of Botany**, v. 108, p. 364-369, 2016.
- BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, T. J. A.; CABRAL, C. E. A.; KROTH, B. E.; REZENDE, D. Desenvolvimento inicial de gramíneas submetidas ao estresse hídrico. **Revista Caatinga**, v. 24, n. 2, p. 180-186, 2011.
- BOSCO, M. R. O.; OLIVEIRA, A. B.; HERNANDEZ, F. F. F.; LACERDA, C. F. Efeito do NaCl sobre o crescimento, fotossíntese e relações hídricas de plantas de berinjela. **Revista Ceres**, v. 56, n. 03, 296-302, 2009.
- BOTA, J.; TOMÁS, M.; FLEXAS, J.; MEDRANO, H.; ESCALONA, J. M. Differences among grapevine cultivars in their stomatal behavior and water use efficiency under progressive water stress. **Agricultural Water Management**, v. 164, p. 91-99, 2015.
- CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, p. 551–560, 2009.
- COÊLHO, M. R. V. **Alterações fisiológicas e metabólicas em *Hyptis fruticosa* Salzm. ex. *Beth* e *Ocimum gratissimum* L. sob diferentes regimes hídricos**. 2014. 74 f. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) – Universidade Estadual de Feira de Santana, 2014.
- FLEXAS, J.; BOTA J.; LORETO, F.; CORNIG, G.; SHARKEY, T. D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. **Plant Biology**, v. 6, p. 269–279, 2004.

FURLAN, A.; LLANES, A.; LUNA, A.; CASTRO, S. Physiological and biochemical responses to drought stress and subsequent rehydration in the symbiotic association Peanut-*Bradyrhizobium* sp. **ISRN Agronomy**, v. 2012, 318083, p. 1-8, 2012.

GANBARI, F.; SAYYARI, M. Controlled drought stress affects the chilling-hardening capacity of tomato seedlings as indicated by changes in phenol metabolisms, antioxidant enzymes activity, osmolytes concentration and abscisic acid accumulation. **Scientia Horticulturae**, v. 229, 167-174, 2018.

GUIMARÃES, E. T.; LIMA, M. S.; SANTOS, L. A.; RIBEIRO, I. M.; TOMASSINI, T. B. C.; SANTOS, R. R.; SANTOS, W. L. C.; SOARES, M. B. P. Effects of seco-steroids purified from *Physalis angulata* L., Solanaceae, on the viability of *Leishmania* sp. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 20, n. 6, p. 945-949, 2010.

JAWORSKI, E.G. Nitrate reductase assay in intact plant tissues. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 43, p. 1274-1279, 1971.

KONISHI, M.; YANAGISAWA, S. The regulatory region controlling the nitrate-responsive expression of a nitrate reductase gene, NIA1, in *Arabidopsis*. **Plant and Cell Physiology**, v. 52, n. 5, p. 824-836, 2011.

KUANG, Y. W.; XU, Y. M.; ZHANG, L. L.; HOU, E. Q.; SHEN, W. J. Dominant trees in a subtropical forest respond to drought mainly via adjusting tissue soluble sugar and proline content. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 802, 2017.

LEITE, R. S.; TANAN, T. T.; NASCIMENTO, M. N.; OLIVEIRA, L. M.; ABREU, P. A. S. Hydroponic cultivation of *Physalis angulata* L.: Growth and production under nitrogen doses. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 47, p. 145-151, 2017.

LIMA, M.F.P.; DOMBROSKI, J.L.D.; FREITAS, F.C.L.; PINTO, J.R.S.; SILVA, D.V. Weed growth and dry matter partition under water restriction. **Planta Daninha**, v. 34, n.4, p. 701-708, 2016.

LORENZI, H.; MATOS, F. J. A. **Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas cultivadas** (2nd ed.). Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008.

MA, Q. J.; SUN, M. H.; LU, J.; LIU, Y. J.; HU, D. G.; HAO, Y. J. Transcription factor AREB2 is involved in soluble sugar accumulation by activating sugar transporter and amylase genes. **Plant Physiology**, v. 174, n. 4, p. 2348-2362, 2017.

MARIJUAN, M. P., BOSCH, S. M. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. **Trends in Plant Science**, v. 18, p. 660-666, 2013.

MARINHO, L. B.; FRIZZONE, J. A.; TOLENTINO JUNIOR, J. B.; PAULIO, J.; SOARES, J. M.; VILAÇA, F. N. Déficit hídrico nas fases vegetativa e de floração da pimenta ‘Tabasco’ em ambiente protegido. **Irriga**, v. 21, n. 3, p. 561-576, 2016.

MARTIM, S. A. **Pulverização do cafeeiro com açúcar: potencial de uso em mudas submetidas à deficiência hídrica e na recuperação de plantas atingidas por Glyphosate**. 2003. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal de Lavras, 2003.

MENG, S.; ZHANG, C.; SUA, L.; LIA, Y.; ZHAO, Z. Nitrogen uptake and metabolism of *Populus simonii* in response to PEG-induced drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 123, p. 78–87, 2016.

MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Biochemistry**, v. 31, p. 426-428, 1959.

MOKHTAR, S.M.; SWAILAM, H.M.; EMBABY, H.E-S. Physicochemical properties, nutritional value and techno-functional properties of goldenberry (*Physalis peruviana*) waste powder. **Food Chemistry**, v. 248, 7, 2017.

MONTEIRO, J. G.; CRUZ, F. J. R.; NARDIN, M. B. N.; SANTOS, D. M. M. (2014). Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 49, n. 1, p. 18-25, 2014.

MORALES-CONTRERAS, B. E.; ROSAS-FLORES, W.; CONTRERAS-ESQUIVEL, J. C.; WICKER, L.; MORALES-CASTRO, J. Pectin from husk tomato (*Physalis ixocarpa* Brot.): rheological behavior at different extraction conditions. **Carbohydrate Polymers**, v. 179, p. 282-289, 2018.

OLIVEIRA, F. A.; DUARTE, S. N.; MEDEIROS, J. F.; OLIVEIRA, M. K. T.; SILVA, R. C. P.; SOUZA, M. S. Eficiência da fertirrigação nitrogenada e potássica na produção de pimentão

cultivado em ambiente protegido. **Amazonian Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 59, n.3, p. 293-301, 2016.

OLIVEIRA, L. F. G.; GILBERT, B.; VILLAS BÔAS, G. K. Oportunidades para inovação no tratamento da leishmaniose usando o potencial das plantas e produtos naturais como fontes de novos fármacos. **Revista Fitos**, v. 8, p. 33-42, 2013.

OZASLAN, C.; FAROOQ, S.; ONEN, H.; BUKUN, B.; OZCAN, S.; GUNAL, H. Invasion potential of two tropical physalis species in arid and semi-arid climates: effect of water-salinity stress and soiltypes on growth and fecundity. **PLoS ONE**, v. 11, n. 10, e0164369, 2016.

PAZZAGLI, P. T.; WEINER, J.; LIU, F. Effects of CO₂ elevation and irrigation regimes on leaf gas exchange, plant water relations, and water use efficiency of two tomato cultivars. **Agricultural Water Management**, v. 169, p. 6–33, 2016.

PUÉRTOLAS, J.; LARSEN, E. K.; DAVIES, W. J.; DODD, I. C. Applying ‘drought’ to potted plants by maintaining suboptimal soil moisture improves plant water relations. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, p. 2413-2424, 2017.

RAHMATI, M.; DAVARYNEJAD, G. H.; GÉNARD, M.; BANNAYAN, M.; AZIZI, M.; VERCAMBRE, G. Peach water relations, gas exchange, growth and shoot mortality under water deficit in semi-arid weather conditions. **PLoS ONE**, v. 10, n. 4, e0120246, 2015.

ROSA, M.; PRADO, C.; PODAZZA, G.; INTERDONATO, R.; GONZALEZ, J. A.; HILAL, M.; PRADO, F. E. Soluble sugars - metabolism, sensing and abiotic stress. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 5, p. 388-393, 2009.

SALEHI, A.; TASDIGHI, H.; GHOLAMHOSEINI, M. Evaluation of proline, chlorophyll, soluble sugar content and uptake of nutrients in the German chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) under drought stress and organic fertilizer treatments. **Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine**, v. 6, n. 10, p. 886-891, 2016.

SCHLAEPFER, D. R.; BRADFORD, J. B.; LAUENROTH, W. K.; MUNSON, S. M.; TIETJEN, B.; HALL, S. A.; WILSON, S. D.; DUNIWAY, M. C.; JIA, G.; PYKE, D. A.; LKHAGVA, A.; JAMIYANSHARAV, K. Climate change reduces extent of temperate drylands and intensifies drought in deep soils. **Nature Communication**, v. 8, 14196, 2017.

SEGURA-MONROY, S.; URIBE-VALLEJO, A.; RAMIREZ-GODOY, A.; RESTREPO-DIAZ, H. Effect of kaolin application on growth, water use efficiency, and leaf epidermis characteristics of *Physalis peruviana* L. seedlings under two irrigation regimes. **Journal of Agricultural Science and Technology**, v. 17, p. 1585-1596, 2015.

SILVA, E. N.; RIBEIRO, R. V.; FERREIRA-SILVA, S. L.; VIEIRA, S. A.; PONTE, L. F. A.; SILVEIRA, J. A. G. Coordinate changes in photosynthesis, sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress. **Biomass and Bioenergy**, v. 45, p. 270-279, 2012.

SILVA, F. G.; DUTRA, W. F.; DUTRA, A. F.; OLIVEIRA, I. M.; FILGUEIRAS, L. M. B.; 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, n. 10, p. 946–952, 2015.

SILVA, J. M.; FERREIRA, R. S.; MELO, A. S.; SUASSUNA, J. F.; DUTRA, A. F.; GOMES, J. P. Cultivo do tomateiro em ambiente protegido sob diferentes taxas de reposição da evapotranspiração. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.17, n.1, p.40–46, 2013.

SILVA, M. A. V.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; OLIVEIRA, A. F. M.; SANTOS, V. F. Resposta estomática e produção de matéria seca em plantas jovens de aroeira submetidas a diferentes regimes hídricos. **Revista Árvore**, v. 32, n. 2, p. 335-344, 2008.

SISLEY, G. M. M.; HORNA, F. Y. M.; ISERN, R. F.; ARANDA-VENTURA, J.; VALLEJO, V. J. Actividad inmunoestimulante del extracto acuoso liofilizado de la planta entera de *Physalis angulata* L. en ratas albinas cepa Holtzman. **Revista Peruana de Medicina Integrativa**, v. 2, n. 1, p. 38-46, 2017.

SOUSA, C. C. M.; PEDROSA, E. M. R.; ROLIM, M. M.; OLIVEIRA FILHO, R. A.; SOUZA, M. A. L. M.; PEREIRA FILHO, J. V. Crescimento e respostas enzimáticas do feijoeiro caupi sob estresse hídrico e nematoide de galhas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 19, n. 2, p. 113-118, 2015.

SOUZA, M. O.; PELACANI, C. R.; SOARES, M.; MAZZEI, J. L.; RIBEIRO, I. M.; RODRIGUES, C. P.; TOMASSINI, T. C. B. Osmotic priming effects on emergence of *Physalis*

angulata and the influence of abiotic stresses on physalin content. **South African Journal of Botany**, v. 88, p. 191–197, 2013.

SOUZA, N. K. R.; AMORIM, S. M. C. Crescimento e desenvolvimento de *Physalis angulata* Lineu submetida ao déficit hídrico. **Revista Acadêmica de Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 7, n. 1, p. 65-72, 2009.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. (4 ed.) Porto Alegre: Artmed, 2009.

URBAN, J.; INGWERS, M. W.; MCGUIRE, M. A.; TESKEY, R. O. Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides* x *nigra*. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 7, p. 1757–1767, 2017.

VARGAS-PONCE, O.; MARTÍNEZ, J. S.; TAVARES, M. P. Z.; MARES, L. E. V. Traditional management of a small-scale crop of *Physalis angulata* in Western Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 63, p. 1383–1395, 2016.

VIVES-PERIS, V.; CANDEAS, A. G.; CLEMENTES, R. M. P. Citrus plants exude proline and phytohormones under abiotic stress conditions. **Plant Cell Reports**, v. 36, n. 12, p. 1971-1984, 2017.

WANG, X.; WANG, L.; SHANGGUAN, Z. Leaf gas exchange and fluorescence of two winter wheat varieties in response to drought stress and nitrogen supply. **PLoS ONE**, v. 11, n. 11, e0165733, 2016.

WEATHERLEY, P. E. Studies in the water relations of the cotton plant I. The field measurement of water deficits in leaves. **New Phytologist**, v. 49, p.81-87, 1950.

XU, Z.; YU, Z. Nitrogen metabolism in flag leaf and grain of wheat in response to irrigation regimes. **Journal Plant Nutrition and Soil Science**, v.169, p. 118–126, 2006.

YEMM, E. W.; WILLIS, A.J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **The Biochemical Journal**, v. 57, p. 508-514, 1954.

YU, L.; CHEN, X.; WANG, Z.; WANG, S.; WANG, Y.; ZHU, Q.; LI, S.; XIANG, C. Arabidopsis enhanced drought tolerance1/HOMEODOMAIN GLABROUS11 confers drought

tolerance in transgenic rice without yield penalty. **Plant Physiology**, v. 162, n. 3, p. 1378-1391, 2013.

ZAHOOR, R.; ZHAO, W.; ABID, M.; DONG, H.; ZHOU, Z. Potassium application regulates nitrogen metabolism and osmotic adjustment in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) functional leaf under drought stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 215, p. 30–38, 2017.

ZOU, Y. N.; WU, Q. S.; HUANG, Y. M.; NI, Q. D.; HE, X. H. Mycorrhizal-mediated lower proline accumulation in *Poncirus trifoliata* under water deficit derives from the integration of inhibition of proline synthesis with increase of proline degradation. **PLoS ONE**, v. 8, n. 11, e80568, 2013.

CAPÍTULO 2

ATENUAÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO EM PLANTAS DE *Physalis* *angulata* PELO ÓXIDO NÍTRICO

Artigo publicado na revista *Agricultural Water Management*, v. 216, 2019.
<https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.02.001>.

ATENUAÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO EM PLANTAS DE *Physalis angulata* PELO ÓXIDO NÍTRICO

Romeu da Silva Leite¹, Marilza Neves do Nascimento², Tamara Torres Tanan¹, Cristiane Amaral da Silva Ramos¹, Lourival Palmeira Gonçalves Neto¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, BA, Brasil

² Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, BA, Brasil

RESUMO

A aplicação de óxido nítrico (NO) pode desempenhar um importante papel na atenuação dos efeitos do déficit hídrico nas plantas, seja grandes culturas ou espécies subexploradas. Nitroprussiato de sódio (SNP, 0, 25, 50, 75 e 100 μM), um doador exógeno de NO, foi utilizado neste estudo para avaliar o potencial dessa molécula na mitigação do déficit hídrico em plantas de *Physalis angulata*. Para isso, foram avaliadas as trocas gasosas, teor de clorofila, relações hídricas, acúmulo de açúcares e parâmetros de crescimento. Todas as variáveis foram influenciadas pela deficiência hídrica; contudo, a aplicação do NO promoveu a atenuação dos efeitos do déficit hídrico sobre as trocas gasosas, notadamente a assimilação de carbono, eficiência no uso da água e teor de clorofila. O conteúdo relativo de água não foi influenciado positivamente pelo fornecimento exógeno de NO. Por outro lado, houve uma relação direta entre o acúmulo de açúcares e o potencial hídrico foliar promovido pelas concentrações de SNP. De maneira semelhante, NO reverteu e/ou atenuou os sintomas da escassez de água sobre o crescimento das plantas, sobretudo para altura das plantas, acúmulo de massa seca e área foliar. Baixas concentrações de SNP são indicadas para mitigar os efeitos negativos do déficit hídrico em plantas de *Physalis angulata*, promovendo a melhoria nas taxas fotossintéticas, manutenção do potencial hídrico foliar e acumulação de massa seca.

Palavras-chave: Seca. Solanaceae. Espécie subexploradas. Nitroprussiato de sódio. Atenuação do estresse.

ABSTRACT

The application of nitric oxide (NO) may play an important role in mitigation of water deficit effects on plants, whether large crops or underexploited species. Sodium nitroprusside (SNP, 0, 25, 50, 75 and 100 μM), an exogenous NO donor, was used in this study to evaluate the potential of this molecule in water deficit mitigation in *Physalis angulata* plants. For this, gaseous exchanges, chlorophyll content, water relations, sugar accumulation and growth parameters were evaluated. All variables were influenced by water deficit, however, the application of nitric oxide promoted attenuation of water deficit effects on gas exchanges, notably carbon assimilation, water use efficiency and chlorophyll content. Relative water content seems not to be influenced by exogenous supply of NO. On the other hand, there was a direct relationship between sugars accumulation and leaf water potential promoted by SNP concentrations. Similarly, NO reversed and/or attenuated symptoms of water scarcity on plant growth, especially plant height, dry matter accumulation and leaf area. Low concentrations of SNP are indicated to mitigate negative effects of water deficit in *Physalis angulata* plants, improving photosynthetic rates, maintenance of leaf water potential and dry mass accumulation.

Keywords: Drought. Solanaceae. Unexploited species. Sodium nitroprusside. Stress mitigation.

1 INTRODUÇÃO

O estresse abiótico é um dos principais obstáculos para a produção agrícola em todo o mundo e o déficit hídrico é o fator limitante mais importante (ASGHER et al., 2017; HUSSAIN et al., 2018), especialmente nas terras secas, que compreendem aproximadamente 40% do globo terrestre (SCHLAEPFER et al., 2017). Nestas condições, plantas cultivadas ou espécies nativas podem apresentar mudanças morfológicas e fisiológicas como resposta ao déficit hídrico. Por outro lado, a falta de água no solo durante períodos de seca também causa uma superprodução de espécies reativas de oxigênio (EROs), como peróxido de hidrogênio e oxigênio singlete, que são potencialmente prejudiciais a todos os componentes celulares (CECHIN et al., 2015).

Para evitar possíveis danos causados pelo acúmulo de EROs, bem como para manter o crescimento, o metabolismo e a produtividade geral, o equilíbrio entre a produção e a eliminação de EROs no nível intracelular deve ser rigidamente regulado (CAVERZAN et al., 2016). Nesse sentido, as plantas desenvolveram estratégias para combater os efeitos deletérios, aumentando a atividade de enzimas antioxidantes para a eliminação de EROs e modulação da expressão de genes responsivos ao estresse (SIDDIQUI et al., 2011; CAI et al., 2015), bem como pela produção de óxido nítrico.

O óxido nítrico (NO) é uma molécula sinalizadora nas células vegetais e atua como antioxidante, extinguindo EROs durante o estresse oxidativo e reduzindo a peroxidação lipídica; também influencia a fotossíntese e a condutância estomática (HASANUZZAMAN et al., 2018). O NO atua sobre outros processos fisiológicos, como regulador de crescimento (SANZ et al., 2015), crescimento vegetativo (LOZANO-JUSTE; LEÓN, 2011), biossíntese de clorofila (ZHANG et al., 2006), floração (HE et al., 2004), maturação (LESHEM; PINCHASOV, 2000) e senescência (MISHINA et al., 2007). Neste estudo, a aplicação exógena de um doador de NO poderá desempenhar um papel importante na defesa contra o déficit hídrico.

Algumas pesquisas sugeriram que o NO exógeno é capaz de atenuar os efeitos do déficit hídrico em culturas, como tomate (JANGID; DWIVEDI, 2017), cana-de-açúcar (SILVEIRA et al., 2016), girassol (CECHIN et al., 2015) e arroz (CAI et al., 2015). A maioria dos trabalhos sobre o uso de NO na agricultura são relativamente recentes e utilizam o nitroprussiato de sódio (SNP) como doador exógeno, entretanto, a influência da sua aplicação na tolerância ou mitigação dos efeitos do estresse hídrico não está totalmente compreendida.

Em um cenário de mudanças climáticas e diminuição dos recursos hídricos, o desenvolvimento de novas práticas agrícolas sobre a tolerância à seca é de extrema importância

para melhorar o rendimento das culturas e entender os mecanismos utilizados pelas plantas para superar os desafios ambientais (SILVEIRA et al., 2016). No entanto, existem poucas pesquisas disponíveis relacionadas a doadores exógenos de NO em espécies subexploradas, como *Physalis angulata* (Solanaceae). Esta espécie é um importante recurso genético vegetal de ocorrência natural no semiárido brasileiro e tem despertado interesse devido à produção de compostos com capacidade farmacológica e antioxidante (LEITE et al., 2018a) e potencial para fruticultura de pequenas frutas.

Ainda assim, *P. angulata* não possui as técnicas de cultivo estabelecidas, o que a caracteriza como uma espécie subutilizada ou subexplorada. Alguns estudos avaliaram o desempenho desta espécie em condições de déficit hídrico (SOUZA; AMORIM, 2009; OZASLAN et al., 2016; LEITE et al., 2018b) e, somado a isso, a caracterização das respostas à utilização de um possível mitigador desse estresse abiótico poderá contribuir para o desenvolvimento da cultura. Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar a influência da aplicação exógena de um doador de óxido nítrico na atenuação dos sintomas do déficit hídrico em plantas de *Physalis angulata*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Obtenção do material vegetal e condições de cultivo

O experimento foi realizado em casa de vegetação da Unidade Experimental Horto Florestal, UEFS, Feira de Santana, Bahia (12°14'S, 38°58'W, 258 m asl), durante o período de abril a junho de 2018. As mudas foram produzidas a partir de sementes obtidas de matrizes de *Physalis angulata* pertencentes ao grupo de pesquisa da UEFS. As sementes foram semeadas em bandeja de poliestireno preenchidas com substrato comercial e trinta dias após a semeadura foi realizado o transplante para os vasos individuais, espaçados 0,6 m entre fileiras x 0,3 m entre plantas. O solo utilizado foi coletado da camada de 0-20 cm de profundidade, com as seguintes características físicas e químicas antes da fertirrigação: pH= 4,7; em g kg⁻¹: areia=851; argila=90; silte=59; em g dm⁻³: M.O.= 16; em mmol dm⁻³: Al³⁺=1; K=1.8; Ca=11; Mg=5; H+Al=23; em mg.dm⁻³: P=16; S= 6; B=0.06; Cu=0.8; Fe=49; Mn=2.1 e Zn=2.6. Para a correção do solo foi realizada a calagem com calcário dolomítico.

2.2 Capacidade de campo e aplicação dos tratamentos

A capacidade máxima de armazenamento de água pelo solo foi determinada a partir de um ensaio com quatro vasos com perfurações na sua parte inferior. Os vasos de 10 dm³ foram preenchidos com 10,5 kg de solo seco ao ar. Em seguida, foram saturados com água destilada, vedado com uma película de policloreto de polivinila (PVC) e suspensos para drenagem do excesso. Ao cessar a drenagem (24 horas), os vasos foram novamente pesados e por diferença de peso foi obtida a máxima capacidade de retenção de água no solo do vaso de acordo com Bonfim-Silva et al. (2011). A evapotranspiração de cada vaso foi determinada através de pesagem utilizando uma balança eletrônica (5g) e a reposição com água destilada foi realizada de acordo com o método gravimétrico através de pesagens diárias (duas vezes ao dia), desprezando-se o acréscimo diário de peso das plantas (LEITE et al., 2018b).

A disponibilidade hídrica inicial do solo foi mantida em 80% da máxima capacidade de retenção de água no vaso (plantas bem hidratadas) até o início do florescimento, de acordo com estudo prévio (LEITE et al., 2018b). Após esse período, as plantas foram separadas em seis grupos distintos: plantas bem hidratadas sem nitroprussiato de sódio (SNP) (1); plantas sob déficit hídrico pulverizadas com 0 µM (2), 25 µM (3), 50 µM (4), 75 µM (5) e 100 µM (6) de SNP. A disponibilidade hídrica para as plantas sob déficit hídrico foi mantida em 20% da capacidade de campo. As plantas bem hidratadas (1) e sob déficit hídrico com 0 µM de SNP (2) foram pulverizadas com água destilada. O volume de calda utilizado nas pulverizações foi equivalente a 100 mL.m⁻² e realizadas durante o início da floração e do enchimento dos frutos, totalizando duas aplicações. A reposição de água nos vasos foi suspensa após as pulverizações.

2.3 Fertirrigação, tratos culturais e caracterização climática

Foi realizada a fertirrigação das plantas a partir do monitoramento da condutividade elétrica do extrato de saturação (OLIVEIRA et al., 2016), utilizando 50% da força iônica da solução nutritiva (pH 6,5) recomendada para o cultivo hidropônico de *P. angulata* (LEITE et al., 2017) até o estágio anterior à floração. Durante todo o cultivo foi realizado o tutoramento vertical das plantas e as brotações basais e ramificações laterais foram removidas, permitindo boa entrada de luz e aeração.

Para caracterização climática das condições experimentais foram realizadas medições diárias de temperatura e umidade relativa do ar com termohigrômetro digital instalado à altura

do dossel da cultura no interior do viveiro (Figuras 1 a e 1 b). Os valores para o déficit de pressão de vapor e radiação solar instantânea foram coletados da estação climatológica automática instalada na Universidade Estadual de Feira de Santana (Figura 1 c).

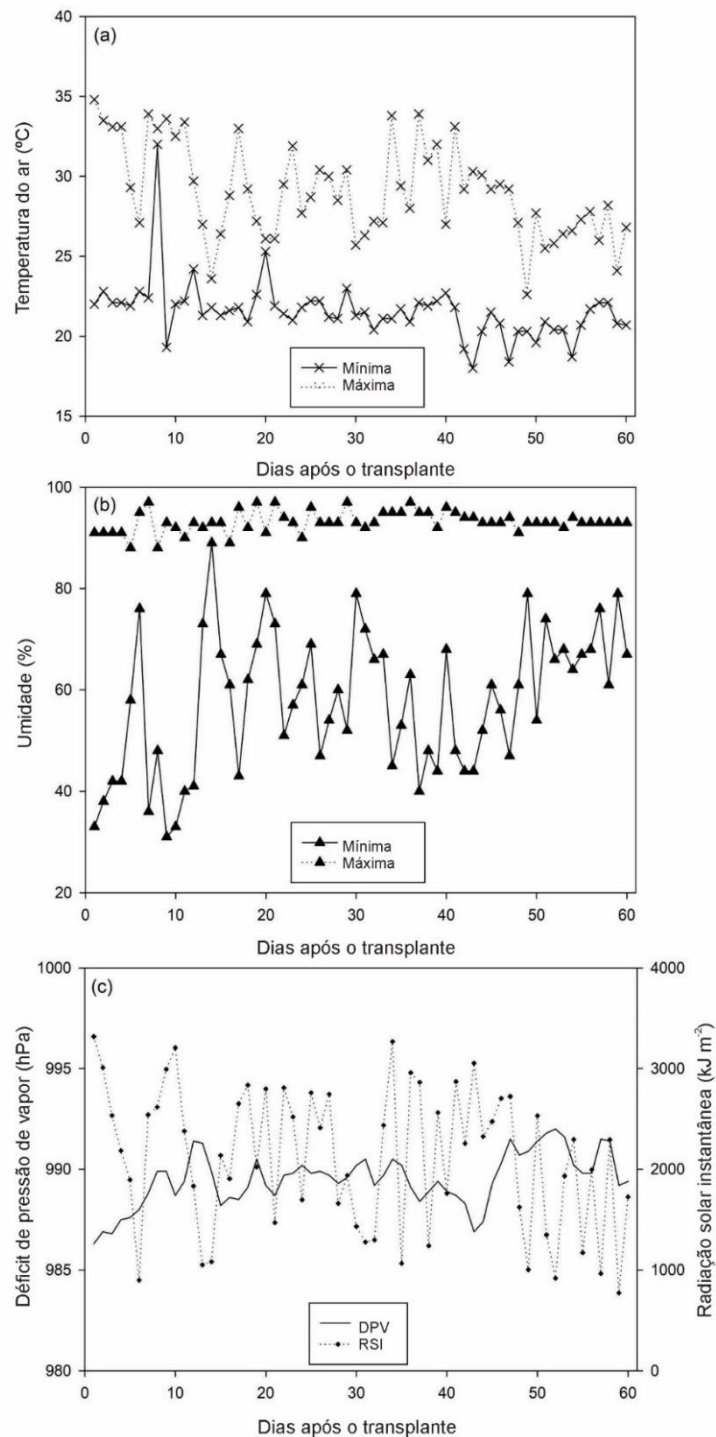


Figura 1. Caracterização climática durante o período experimental: (a) temperatura do ar; (b) humidade; (c) déficit de pressão de vapor (DPV) e radiação solar instantânea (RSI).

2.4 Determinações experimentais

As determinações experimentais foram realizadas três dias após a segunda pulverização. O ciclo de cultivo em vasos foi de 50 dias, dos quais 20 dias sob déficit hídrico.

2.4.1 Trocas gasosas e conteúdo de clorofila

As trocas gasosas foram determinadas através de um sistema de fotossíntese portátil - InfraRed Gas Analyzer (IRGA, modelo CIRAS-3, PPSystems, Amesbury, USA) com CO₂ de referência de 390 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e intensidade luminosa de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As medições foram realizadas entre as 09:00 e 10:00 horas, utilizando cinco plantas por tratamento, em folhas completamente desenvolvidas, registrando uma medição para cada planta durante 60 segundos. Os parâmetros avaliados foram: assimilação de CO₂ (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); a condutância estomática (g_s , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); a taxa de transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); concentração de carbono interno (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$) e eficiência no uso da água (WUE , $\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$).

Para a determinação do teor de clorofila total (clorofila $\alpha + \beta$), foram coletados doze discos de 10 mm de diâmetro do primeiro par de folhas totalmente expandidas e transferidos para tubos de ensaio envoltos com papel alumínio, contendo 5 mL etanol 95% (TANAN et al. 2017). Os tubos foram mantidos por 24 horas a temperatura ambiente. Após o período de incubação, a absorbância das amostras foi determinada usando cubeta de quartzo em um espectrofotômetro (Modelo Femto 800XI, São Paulo, Brasil). Os comprimentos de onda e a quantificação seguiram as equações propostas por Lichtenthaler (1987) para extratos com etanol.

2.4.2 Conteúdo relativo de água e potencial hídrico

O conteúdo relativo de água (CRA) foi mensurado às 08:00 h em folhas totalmente expandidas localizadas no terço médio da planta. A determinação do CRA foi feita com base no peso de oito discos foliares (Matéria Fresca - MF, Matéria Túrgida - MT e Matéria Seca - MS), de acordo com a metodologia de Weatherley (1950), utilizando-se a seguinte fórmula: $\text{CRA} = [(MF - MS)/(MT - MS)] \times 100$. O potencial hídrico (ψ_w foliar) foi determinado no período de ante-manhã, usando uma câmara de Scholander (PMS 1000, PMS Instrument, Corvallis, USA), em folhas coletadas do terço médio das plantas.

2.4.3 Determinações do acúmulo de açúcares

Foram coletadas folhas localizadas no terço médio de três plantas de cada tratamento para a determinação dos açúcares. Os açúcares solúveis totais foram determinados de acordo com a metodologia de Yemm e Willis (1954) e açúcares redutores segundo os procedimentos descritos por Miller (1959).

2.4.4 Parâmetros de crescimento e produtividade

Para as avaliações de crescimento e produtividade foram utilizadas cinco plantas por tratamento definidas de forma aleatória. A altura da planta foi determinada utilizando trena graduada (cm) e o diâmetro do caule foi obtido com auxílio de paquímetro digital com 0,01 de precisão (mm). As amostras foram separadas em diferentes frações para determinação do peso seco em estufa de circulação forçada de ar a 60 °C. A área foliar foi mensurada através do método dos discos foliares, utilizando um furador com área conhecida para retirar nove discos por planta (LEITE et al., 2017).

Para a produção de frutos foram considerados todos os frutos disponíveis para colheita. A produtividade dos frutos foi calculada a partir da equação: produtividade = produção por planta (g) x área ocupada por planta (0,18 m²).

2.5 Análise estatística

O delineamento experimental adotado foi inteiramente casualizado com 12 repetições por tratamento, considerando cada vaso uma unidade experimental. Os dados obtidos das plantas amostradas foram submetidos à análise de variância (valores de $P \leq 0,05$ foram considerados significativos) e expressos com média \pm erros padrão (EP). O teste de Tukey foi utilizado e as análises estatísticas foram realizadas utilizando o software SISVAR 5.6 (Ferreira, 2014).

3 RESULTADOS

3.1 NO melhora a performance fotossintética e conteúdo de clorofila

As trocas gasosas e o conteúdo de clorofila foram influenciados pelo fornecimento exógeno de óxido nítrico (NO) em plantas de *P. angulata* sob déficit hídrico (Figura 2). A

assimilação de carbono (A) foi reduzida durante o período de baixa disponibilidade hídrica (Figura 2 a); contudo, o fornecimento de nitroprussiato de sódio (SNP) na concentração de 25 μM promoveu um aumento de 37,9% ($9,60 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em comparação com plantas nas mesmas condições hídricas sem aplicação de SNP ($6,96 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Nas demais concentrações avaliadas houve redução da assimilação de carbono. A condutância estomática (g_s) e a transpiração (E) apresentaram respostas semelhantes nas plantas sob déficit hídrico em função das concentrações de SNP (Figuras 2 b e 2 c). Nestas condições, plantas pulverizadas com 50 μM de SNP apresentaram os maiores valores para condutância estomática e transpiração, correspondendo a um aumento de 59,40% e 39,5 %, respectivamente, em relação às plantas sob déficit hídrico sem SNP. A concentração subestomática de CO_2 (C_i) aumentou quando as plantas foram submetidas ao déficit hídrico (Figura 2 d). O fornecimento de SNP na concentração de 25 μmol promoveu uma ligeira redução no carbono interno, contudo, esse efeito não foi mantido nas demais concentrações. A redução da eficiência do uso da água (WUE) nas plantas sob déficit hídrico foi revertida pela pulverização com 25 μmol de SNP, concentrações acima desse valor promoveram a redução da WUE (Figura 2 e). O teor de clorofila total aumentou sob deficiência hídrica, na presença ou ausência do SNP. Os maiores valores para clorofila total ($\text{Chl}_{\text{total}}$) foram observados em plantas pulverizadas com 75 μM e 100 μM , obtendo-se $52,14 \mu\text{g cm}^{-2}$ e $50,05 \mu\text{g cm}^{-2}$ de $\text{Chl}_{\text{total}}$, respectivamente (Figura 2 f).

3.2 Efeitos do déficit hídrico e NO sobre as relações hídricas e acúmulo de açúcares

O óxido nítrico exógeno influenciou nas relações hídricas e acúmulo de açúcares em plantas de *P. angulata* sob déficit hídrico (Figura 3). O conteúdo relativo de água (CRA) reduziu quando as plantas foram submetidas ao déficit hídrico e a aplicação exógena de NO não promoveu a sua atenuação (Figura 3 a). Valores inferiores aos observados para plantas sob déficit hídrico sem fornecimento de NO foram observados em plantas pulverizadas com 75 μM e 100 μM de SNP, apresentando CRA de 69,33% e 64,49%, respectivamente. Plantas de todos os tratamentos sob déficit hídrico (com ou sem SNP) apresentaram potenciais hídricos ($\psi_{w \text{ foliar}}$) menores do que as plantas bem hidratadas (Figura 3 b). Contudo, houve aumento do $\psi_{w \text{ foliar}}$ médio nas plantas pulverizadas com 25 μmol de SNP. Os potenciais mais negativos foram observados nas concentrações de 50 μM , 75 μM e 100 μM , com $\psi_{w \text{ foliar}}$ de -1,07 MPa, -1,10 MPa e -1,20 MPa, respectivamente. Os teores de açúcares nas folhas apresentaram tendência semelhante ao $\psi_{w \text{ foliar}}$ (Figura 3 c e 3 d). Os menores valores para os teores de açúcares solúveis totais e redutores foram determinados nas plantas bem hidratadas, seguido das plantas

pulverizadas com 25 μM de SNP. O fornecimento de NO em concentrações de SNP acima de 25 μM promoveu maior acúmulo de açúcares em plantas de *P. angulata* sob baixa disponibilidade hídrica.

3.3 NO reduz os efeitos do déficit hídrico sobre os parâmetros de crescimento

O crescimento das plantas cultivadas sob déficit hídrico foi influenciado pelo fornecimento exógeno de NO (Figura 4). A altura das plantas foi reduzida durante o período de déficit hídrico, contudo, o fornecimento de SNP nas concentrações de 25 μM e 50 μM promoveram um aumento de 19,46% e 25,43% em comparação com plantas nas mesmas condições de déficit hídrico sem fornecimento de SNP (Figura 4 a). Aplicações de SNP acima dessas concentrações promoveram a redução para esta variável. O diâmetro do caule também foi reduzido com a presença do SNP, exceto em 25 μM , em que houve aumento de 2,39% em relação às plantas sob déficit sem SNP (Figura 4 b). A redução da área foliar nas plantas sob déficit hídrico foi revertida com aplicação de 25 μM de SNP, resultado 3,85% inferior a área foliar de plantas bem hidratadas (Figura 4 c). As demais concentrações de SNP na calda de pulverização não promoveram aumentos para esta variável. A massa seca da parte aérea das plantas sob déficit hídrico foi incrementada em todas as concentrações de SNP avaliadas, contudo, o maior valor médio foi observado quando utilizado 25 μM (Figura 4 d). A massa seca total apresentou comportamento similar para a mesma concentração, com aumento de 19,25% em relação as plantas cultivadas sob déficit hídrico sem NO exógeno (Figura 4 e). A produtividade total dos frutos foi reduzida em todos os tratamentos sob déficit hídrico (Figura 4 f), mesmo quando se aplicou SNP.

4 DISCUSSÃO

O óxido nítrico é um radical livre lipofílico e bioativo que atua como uma molécula de sinalização com diferentes funções fisiológicas (WU et al., 2011) e são vastas as evidências que o NO promove a mitigação dos efeitos de estresses abióticos em plantas (CAI et al., 2015; CECHIN et al., 2015; SILVEIRA et al., 2016; JANGID; DWIVEDI, 2017). Contudo, os mecanismos de ação ainda não estão completamente elucidados, pois dependem de muitos fatores, como a espécie, a concentração do doador exógeno de óxido nítrico, pré-tratamento e duração da aplicação foliar. Neste trabalho, o fornecimento exógeno de NO promoveu a atenuação dos efeitos do déficit hídrico em variáveis de trocas gasosas, potencial hídrico, acúmulo de açúcares e crescimento.

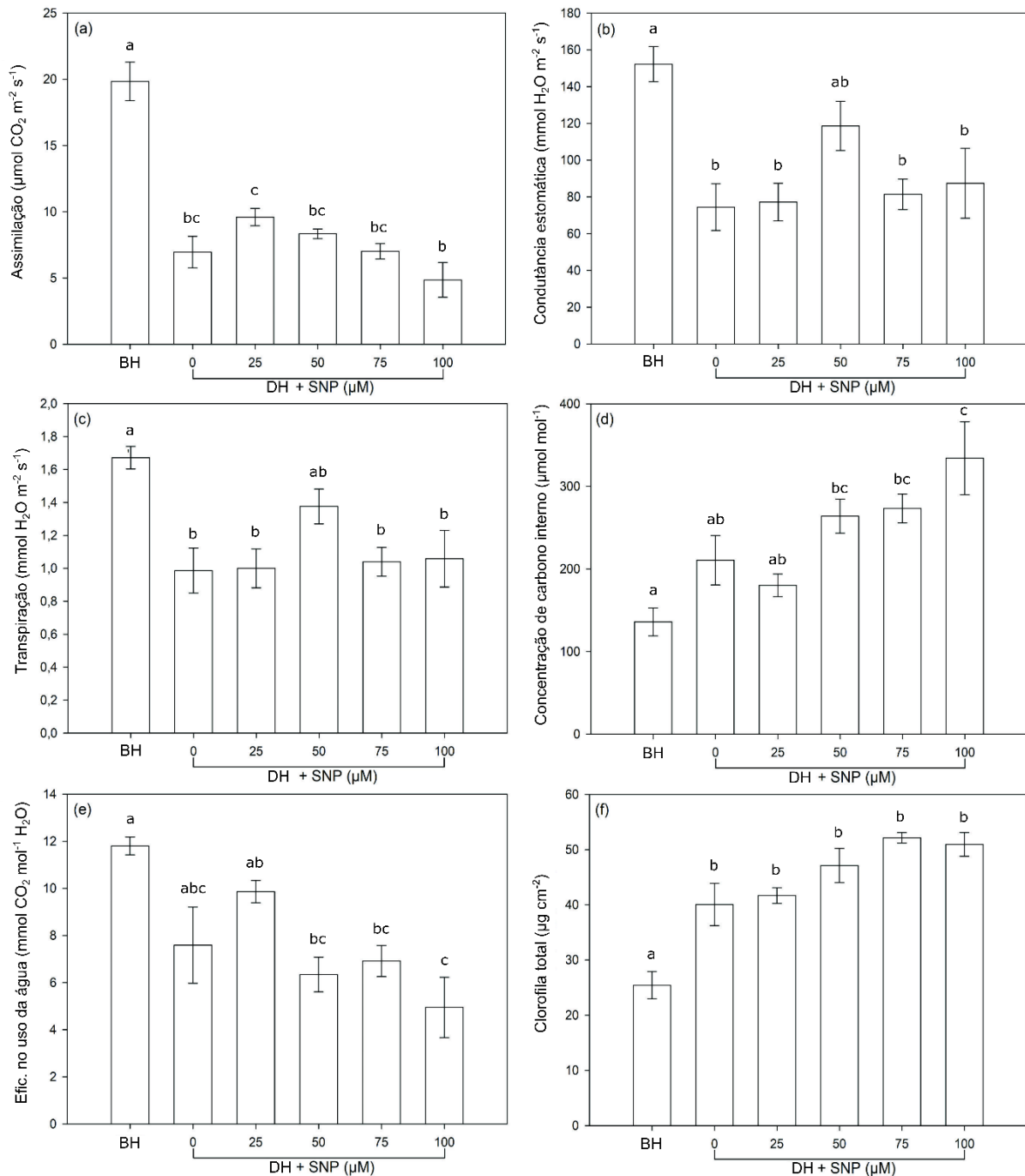


Figura 2. Trocas gasosas e conteúdo de clorofila: assimilação (A, a), condutância estomática (g_s , b), transpiração (E, c), concentração de carbono interno (C_i , d), eficiência do uso da água (WUE , e) e conteúdo total de clorofila ($\text{Chl}_{\text{total}}$, f) de plantas bem hidratadas (BH) ou sob déficit hídrico com SNP (DH+SNP) em plantas de *Physalis angulata*. Valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey, com nível de significância de 5%.

As trocas gasosas foram reduzidas em plantas de *P. angulata* em função do déficit hídrico, notadamente a assimilação de carbono, transpiração, condutância estomática e eficiência no uso da água (Figura 2). Os efeitos da redução da disponibilidade hídrica sobre a

taxa fotossintética foram reportados em alguns estudos (PAZZAGLI et al., 2016; WANG et al., 2016a), no entanto, pesquisas mostram que o óxido nítrico atua na melhoria da performance fotossintética (LIU et al., 2013; SILVEIRA et al., 2016). A redução da fotossíntese observada nas plantas sob déficit hídrico está relacionada ao fechamento estomático e a consequente redução do fluxo de CO₂ para o sítio de carboxilação (BOSCO et al., 2009) e por limitações bioquímicas (SILVA et al., 2012). O fornecimento de NO a partir de SNP sob baixas concentrações promoveu melhoria na assimilação de carbono, provavelmente em função do SNP ser o único doador de NO que estimula o transporte de elétrons através do fotossistema II (PROCHÁZKOVÁ et al., 2013), além do NO aumentar a atividade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase / oxigenase (RuBisCO) (FATMA; KHAN, 2014), mitigando os efeitos do déficit hídrico sobre a fotossíntese.

A condutância estomática está estreitamente associada ao estado osmótico das células vegetais e o NO exógeno também afeta a sua regulação, induzindo a abertura estomática (HASANUZZAMAN et al., 2018). As plantas tratadas com as menores concentrações de SNP mantiveram a transpiração a baixos níveis e, conseqüentemente, promoveu a melhoria da eficiência do uso da água (WUE) (Figura 2). Gupta et al. (2016) também relataram aumentos na eficiência do uso da água em plantas suplementadas com SNP. No entanto, os maiores valores observados de condutância estomática e transpiração induzidos pelo óxido nítrico estão correlacionados a menor WUE. O fornecimento de NO exógeno também promoveu maiores concentrações de carbono interno (C_i) nas plantas sob déficit hídrico, contudo, o aumento do C_i não esteve associado a aumento da fotossíntese nas maiores concentrações de SNP.

As plantas de *P. angulata* submetidas ao déficit hídrico apresentaram aumento no teor de clorofila total, diferente de outras pesquisas que relatam a degradação de clorofilas em condições de déficit hídrico (DEVECI; CELIK, 2016) e salinidade (REZENDE et al., 2018) em plantas de *P. peruviana*. O aumento na concentração de pigmentos fotossintéticos demonstra que a espécie apresenta uma característica de tolerância ao déficit hídrico, visando aumentar o desempenho da assimilação fotossintética de CO₂ para manter o seu desenvolvimento (MOURA et al., 2016), o que foi potencializado com a aplicação exógena de NO. O óxido nítrico exógeno promoveu o incremento em pigmentos fotossintéticos em diferentes espécies sob estresse abióticos, como tomate (MANAI et al., 2014), arroz (HABIB et al., 2013) e grão de bico (AHMAD et al., 2016).

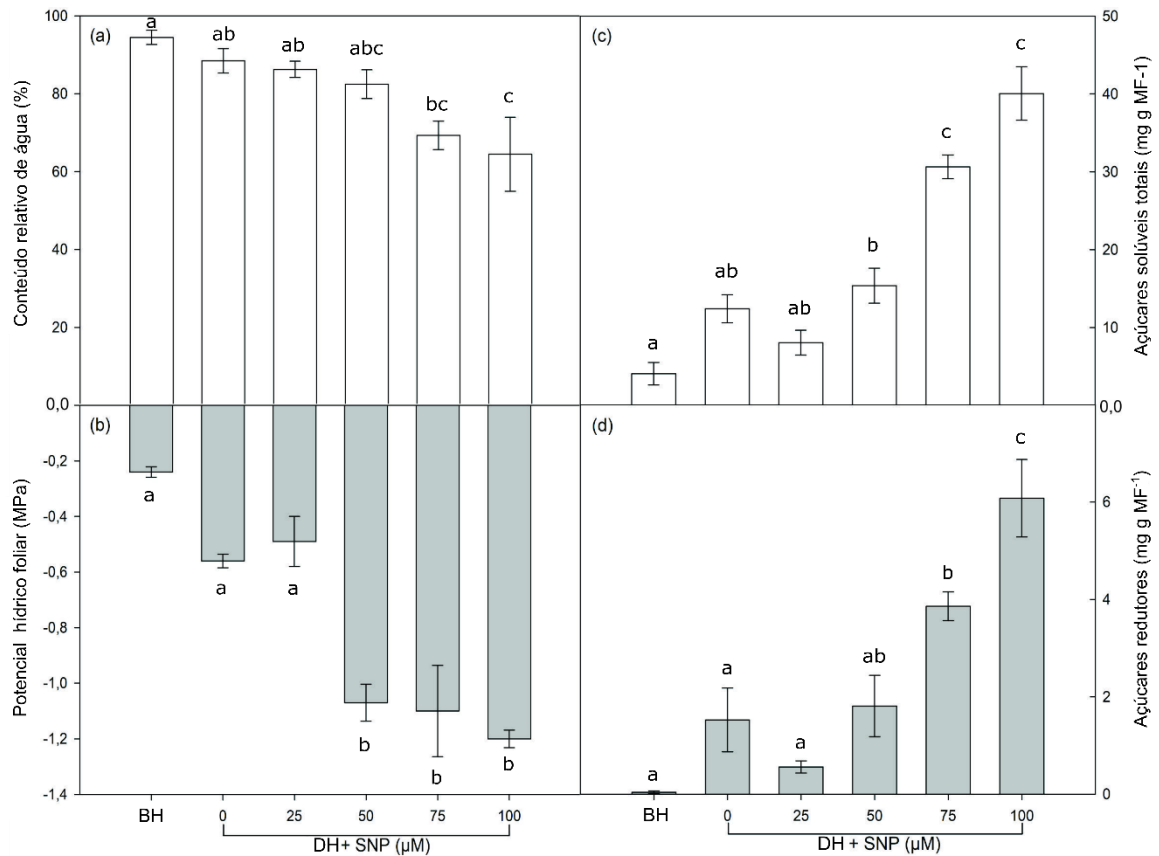


Figura 3. Relações hídricas e acúmulo de açúcares em plantas de *Physalis angulata*: conteúdo relativo de água nas folhas (a), potencial hídrico foliar (b), açúcares solúveis totais (c) e açúcares redutores (d) de plantas bem hidratadas (BH) ou sob déficit hídrico com SNP (DH+SNP). Valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey, com nível de significância de 5%.

A manutenção de água no solo abaixo do ideal também influencia nas relações hídricas das plantas (PUÉRTOLAS et al., 2017), o que foi evidenciado em *P. angulata* pela redução no conteúdo relativo de água (CRA) e no potencial hídrico (ψ_w foliar) quando cultivadas sob déficit hídrico (Figura 3). Reduções no conteúdo relativo de água foram observadas em plantas do gênero *Physalis* (SOUZA; AMORIM, 2009; SEGURA-MONROY et al., 2015), bem como foram relatadas reduções no potencial hídrico para outras espécies em condições de baixa disponibilidade de água no solo (RONCHI et al., 2015; MOTA; CANO, 2016). A redução observada no potencial hídrico foliar pode estar relacionada ao acúmulo de açúcares nas folhas no entanto, outros mecanismos fisiológicos, como fechamento estomático que leva a redução da transpiração, contribui para manutenção da hidratação dos tecidos (LEITE et al., 2018b).

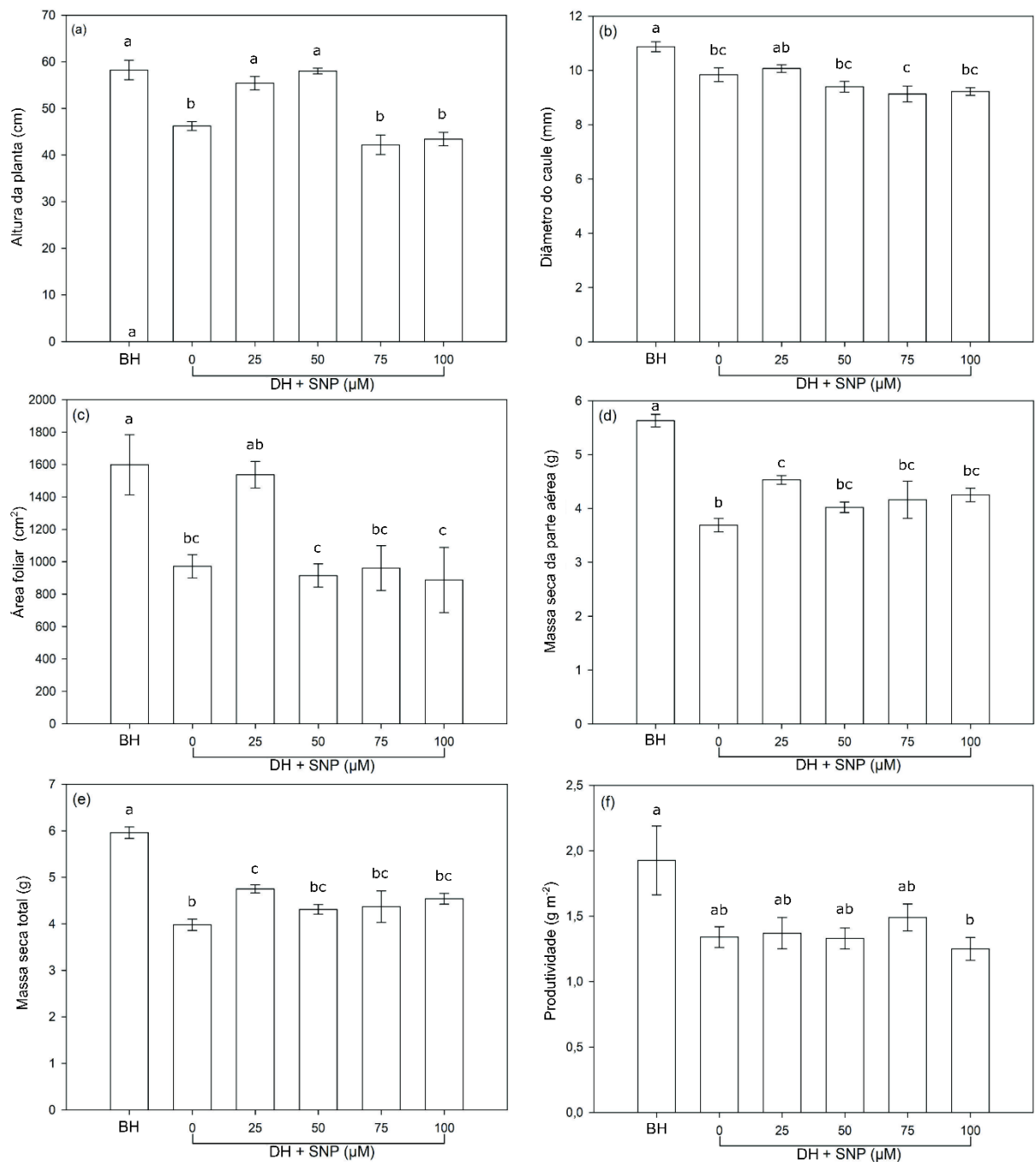


Figura 4. Parâmetros de crescimento em plantas de *Physalis angulata*: altura da planta (a), diâmetro do caule (b), área foliar (c), massa seca da parte aérea (d), massa seca total (e) e produtividade (f) de plantas bem hidratadas (BH) ou sob déficit hídrico com SNP (DH+SNP). Valores são apresentados pela média \pm erro padrão. Os valores que compartilham as mesmas letras não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey, com nível de significância de 5%.

O fornecimento exógeno de NO em plantas de *P. angulata* parece não atenuar os efeitos do déficit hídrico sobre o conteúdo relativo de água nas folhas. Comparativamente, outras pesquisas relatam melhoria desta variável sob estresse abiótico com o fornecimento de

NO (HABIB; ASHRAF, 2014; AHMAD et al., 2016). As maiores concentrações de SNP utilizadas neste trabalho reduzem o CRA de plantas de *P. angulata*. Por outro lado, o fornecimento de NO exógeno influenciou o potencial hídrico foliar, havendo uma relação com o acúmulo de açúcares nas plantas. Os menores valores para os teores de açúcares solúveis totais e redutores foram determinados nas plantas bem hidratadas, seguido das plantas pulverizadas com 25 μM de SNP. Ainda não está claro como o NO atua na manutenção do status hídrico das plantas, contudo, foi relatado que o NO poderia reduzir o potencial de soluto celular e promover o aumento do potencial hídrico em plantas sob estresse osmótico (KE et al., 2013).

O crescimento das plantas de *P. angulata* foi afetado negativamente pelo déficit hídrico (Figura 4), semelhante a outras pesquisas com a espécie (SOUZA; AMORIM, 2009; OZASLAN et al., 2016). Nessas condições adversas são comumente observados alguns transtornos fisiológicos, como a redução da expansão celular e foliar, abscisão foliar, alteração na partição de carbono e morte celular (TAIZ et al., 2017), bem como a redução da assimilação de carbono e da eficiência do uso da água (Figura 2), o que reduz o crescimento e a produtividade das culturas (Figura 4). No entanto, os efeitos negativos foram aliviados com a aplicação exógena de NO sob baixas concentrações de SNP, promovendo a tolerância ao déficit hídrico para características de crescimento, sobretudo altura da planta, área foliar e acúmulo de massa seca. O estímulo do crescimento de plantas pelo fornecimento exógeno de NO foi relatado em alguns estudos (WANG et al., 2016b; CHEN et al., 2018), no entanto, altas concentrações de SNP tem efeito negativo sobre o crescimento de plantas de *P. angulata*, bem como não influencia na produtividade.

5 CONCLUSÕES

Este estudo mostra que os efeitos negativos do déficit hídrico em plantas de *Physalis angulata* dependem da concentração exógena de óxido nítrico. A espécie apresenta desempenho negativo quando cultivada em condições de déficit hídrico, no entanto, baixas concentrações micromolares de nitroprussiato de sódio são capazes de atenuar esses efeitos.

O suprimento exógeno de óxido nítrico, a partir do nitroprussiato de sódio, promove a melhoria das taxas fotossintéticas e crescimento de plantas de *Physalis angulata* sob déficit hídrico, podendo promover sua aclimatização em ambientes com disponibilidade hídrica limitada, como nas regiões semiáridas.

REFERÊNCIAS

- AHMAD, P.; ABDEL LATEF, A. A.; HASHEM, A.; ABD_ALLAH, E. F.; GUCEL, S.; TRAN, L.-S. P. Nitric oxide mitigates salt stress by regulating levels of osmolytes and antioxidant enzymes in chickpea. **Frontiers in Plant Science**, v.7, 347, 2016.
- ASGHER, M.; PER, T.S.; MASOOD, A.; FATMA, M.; FRESCHI, L.; CORPAS, F. J.; KHAN, N. A. Nitric oxide signaling and its crosstalk with other plant growth regulators in plant responses to abiotic stress. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 24, n. 3, p. 2273-2285, 2017.
- BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, T. J. A.; CABRAL, C. E. A.; KROTH, B. E.; REZENDE, D. Desenvolvimento inicial de gramíneas submetidas ao estresse hídrico. **Revista Caatinga**, v. 24, n. 2, p. 180-186, 2011.
- BOSCO, M. R. O.; OLIVEIRA, A. B.; HERNANDEZ, F. F. F.; LACERDA, C. F. Efeito do NaCl sobre o crescimento, fotossíntese e relações hídricas de plantas de berinjela. **Revista Ceres**, v. 56, n. 03, 296-302, 2009.
- CAI, W.; LIU, W.; WANG, W-S.; FU, Z-W.; HAN, T-T.; LU, Y-T. Overexpression of rat neurons nitric oxide synthase in rice enhances drought and salt tolerance. **PLoS ONE**, e0131599, 2015.
- CAVERZAN, A.; CASASSOLA, A.; BRAMMER, S. P. Antioxidant responses of wheat plants under stress. **Genetics and Molecular Biology**, vol. 39, n. 1, p. 1-6, 2016.
- CECHIN, I.; CARDOSO, G. S.; FUMIS, T. F.; CORNIANI, N. Nitric oxide reduces oxidative damage induced by water stress in sunflower plants. **Bragantia**, v. 74, n. 2, p. 200-206, 2015.
- CHEN, W.; DONG, Y.; HU, G.; BAI, X. Effects of exogenous nitric oxide on cadmium toxicity and antioxidative system in perennial ryegrass. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 18, p. 129-143, 2018.
- DEVECI, M.; CELIK, A. The effect of different water deficiency on physiological and chemical changes in cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) which were grown in greenhouse conditions. **Scientia Agriculturae**, v. 14, p. 260-265, 2016.

FATMA, M.; KHAN, N. A. Nitric oxide protects photosynthetic capacity inhibition by salinity in indian mustard. **Journal of Functional and Environmental Botany**, v. 4, p. 106-116, 2014.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a Guide for its Bootstrap procedures in multiple comparisons. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 38, n. 2, p. 109-112, 2014.

GUPTA, P.; SRIVASTAVA, S.; SETH, C. S. 24-Epibrassinolide and Sodium Nitroprusside alleviate the salinity stress in *Brassica juncea* L. cv. Varuna through cross talk among proline, nitrogen metabolism and abscisic acid. **Plant Soil**, v. 411, n. 1-2, p. 483-498, 2017.

HABIB, N.; ASHRAF, M. Effect of exogenously applied nitric oxide on water relations and ionic composition of rice (*Oryza sativa* L.) plants under salt stress. **Pakistan Journal of Botany**, v. 46, n. 1, p. 111–116, 2014.

HABIB, N.; ASHRAF, M.; SHAHBAZ, M. Effect of exogenously applied nitric oxide on some key physiological attributes of rice (*Oryza sativa* L.) plants under salt stress. **Pakistan Journal of Botany**, v. 45, n.5, p. 1563–1569, 2013.

HASANUZZAMAN, M.; OKU, H.; NAHAR, K.; M. H. M. Nitric oxide-induced salt stress tolerance in plants: ROS metabolism, signaling, and molecular interactions. **Plant Biotechnology Reports**, v. 12, n. 2, p. 77-92, 2018.

HE, Y.; TANG, R.; HAO, Y.; STEVENS, R. D.; COOK, C.W.; AHN, S. M.; JING, L.; YANG, Z.; CHEN, L.; GUO, F.; FIORANI, F.; JACKSON, R. B.; CRAWFORD, N. M.; PEI, Z. M. Nitric oxide represses the Arabidopsis floral transition. **Science**, v. 305, n. 5692, p. 1968-1971, 2004.

HUSSAIN, M.; FAROOQ, S.; HASAN, W.; UL-ALLAH, S.; TANVER, M.; FAROOQ, M.; NAWAZ, A. Drought stress in sunflower: Physiological effects and its management through breeding and agronomic alternatives. **Agricultural Water Management**, v. 201, p. 152-166, 2018.

JANGID, K. K; DWIVEDI, P. Physiological and biochemical changes by nitric oxide and brassinosteroid in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n.3, 73, 2017.

KE, X.; CHENG, Z.; MA, W.; GONG, M. Nitric oxide enhances osmoregulation of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cultured cells under phenylethanoid glycosides (PEG) 6000 stress by regulating proline metabolism. **African Journal of Biotechnology**, v. 12, n. 11, p. 1257–1266, 2013.

LEITE, R. S.; TANAN, T. T.; NASCIMENTO, M. N.; OLIVEIRA, L. M.; ABREU, P. A. S. Hydroponic cultivation of *Physalis angulata* L.: Growth and production under nitrogen doses. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 47, p. 145-151, 2017.

LEITE, R. S.; HERNÁNDEZ-NAVARRO, S.; NASCIMENTO, M. N.; POTOSME, N. M. R.; CARRIÓN-PRIETO, P.; SOUZA, E. S. Nitrogen fertilization affects Fourier Transform Infrared spectra (FTIR) in *Physalis* L. species. **Computers and Electronics in Agriculture**, v. 150, p. 411-417, 2018a.

LEITE, R. S.; NASCIMENTO, M. N.; TANAN, T. T.; RAMOS, C. A. S.; GONÇALVES NETO, L. P.; GUIMARÃES, D. S. Physiological responses of *Physalis angulata* plants to water deficit. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, n. 10, p. 287-297, 2018b.

LESHEM, Y.; PINCHASOV, Y. Non-invasive photoacoustic spectroscopic determination of relative endogenous nitric oxide and ethylene content stoichiometry during the ripening of strawberries *Fragaria ananassa* (Duch.) and avocados *Persea americana* (Mill.). **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.1471–1473, 2000.

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

LIU, S.; DONG, Y.; XU, L.; KONG, J. Effects of foliar applications of nitric oxide and salicylic acid on salt-induced changes in photosynthesis and antioxidative metabolism of cotton seedlings. **Plant Growth Regulation**, v. 73, n. 1, p. 67-78, 2013.

LOZANO-JUSTE, J.; LEÓN, J. Nitric oxide regulates DELLA content and PIF expression to promote photomorphogenesis in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 156, p. 1410-1423, 2011.

MANAI, J.; KALAI, T.; GOUIA, H.; CORPAS, F. J. Exogenous nitric oxide (NO) ameliorates salinity-induced oxidative stress in tomato (*Solanum lycopersicum*) plants. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 14, n. 2, p. 433-446, 2014.

MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Chemistry**, v. 31, n. 3, 426-428, 1959.

MISHINA, T. E.; LAMB, C.; ZEIER, J. Expression of a nitric oxide degrading enzyme induces a senescence programme in Arabidopsis. **Plant Cell Environment**, v. 30, p. 39–52, 2007.

MOTA, C. S.; CANO, M. A. O. (2016). Matter accumulation and photosynthetic responses of macaw palm to cyclical drought. **Revista Caatinga**, v. 29, n. 4, p. 850-858, 2016.

MOURA, A. R.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, J. A. A.; LIMA, T. V. Relações hídrica e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 2, p. 345-354, 2016.

OLIVEIRA, F. A.; DUARTE, S. N.; MEDEIROS, J. F.; OLIVEIRA, M. K. T.; SILVA, R. C. P.; SOUZA, M. S. Eficiência da fertirrigação nitrogenada e potássica na produção de pimentão cultivado em ambiente protegido. **Amazonian Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 59, n.3, p. 293-301, 2016.

OZASLAN, C.; FAROOQ, S.; ONEN, H.; BUKUN, B.; OZCAN, S.; GUNAL, H. Invasion potential of two tropical physalis species in arid and semi-arid climates: effect of water-salinity stress and soiltypes on growth and fecundity. **PLoS ONE**, v. 11, n. 10, e0164369, 2016.

PAZZAGLI, P. T.; WEINER, J.; LIU, F. Effects of CO₂ elevation and irrigation regimes on leaf gas exchange, plant water relations, and water use efficiency of two tomato cultivars. **Agricultural Water Management**, v. 169, p. 6–33, 2016.

PROCHÁZKOVÁ, D.; HASEL, D.; WILHELMOVÁ, N.; PAVLÍKOVÁ, D.; SZÁKOVÁ, J. Effects of exogenous nitric oxide on photosynthesis. **Photosynthetica**, v. 51, p. 483-489, 2013.

PUÉRTOLAS, J.; LARSEN, E. K.; DAVIES, W. J.; DODD, I. C. Applying ‘drought’ to potted plants by maintaining suboptimal soil moisture improves plant water relations. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, p. 2413-2424, 2017.

REZENDE, R. A. L. S.; RODRIGUES, F. A.; SOARES, J. D. R.; SILVEIRA, H. R. O.; PASQUAL, M.; DIAS, G. M. G. Salt stress and exogenous silicon influence physiological and anatomical features of in vitro-grown cape gooseberry. **Ciência Rural**, v. 48, e20170176, 2018.

RONCHI, C. P.; ARAÚJO, F. C.; ALMEIDA, W. L.; SILVA, M. A. A.; MAGALHÃES, C. E. O.; OLIVEIRA, L. B.; DRUMOND, L. C. D. Respostas ecofisiológicas de cafeeiros submetidos ao déficit hídrico para concentração da florada no Cerrado de Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 50, n. 1, p. 24-32, 2015.

SANZ, L.; ALBERTOS, P.; MATEOS, I.; SÁNCHEZ-VICENTE, I.; LECHÓN, T.; FERNÁNDEZ-MARCOS, M.; LORENZO, O. Nitric oxide (NO) and phytohormones crosstalk during early plant development. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n.10, p. 2857–2868, 2015.

SCHLAEPFER, D. R.; BRADFORD, J. B.; LAUENROTH, W. K.; MUNSON, S. M.; TIETJEN, B.; HALL, S. A.; WILSON, S. D.; DUNIWAY, M. C.; JIA, G.; PYKE, D. A.; LKHAGVA, A.; JAMIYANSHARAV, K. Climate change reduces extent of temperate drylands and intensifies drought in deep soils. **Nature Communication**, v. 8, 14196, 2017.

SEGURA-MONROY, S.; URIBE-VALLEJO, A.; RAMIREZ-GODOY, A.; RESTREPO-DIAZ, H. Effect of kaolin application on growth, water use efficiency, and leaf epidermis characteristics of *Physalis peruviana* L. seedlings under two irrigation regimes. **Journal of Agricultural Science and Technology**, v. 17, p. 1585-1596, 2015.

SIDDIQUI, M. H.; AL-WHAIBI, M. H.; BASALAH, M. O. Role of nitric oxide in tolerance of plants to abiotic stress. **Protoplasma**, v. 248, p. 447-455, 2011.

SILVA, E. N.; RIBEIRO, R. V.; FERREIRA-SILVA, S. L.; VIEIRA, S. A.; PONTE, L. F. A.; SILVEIRA, J. A. G. Coordinate changes in photosynthesis, sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress. **Biomass and Bioenergy**, v. 45, p. 270-279, 2012.

SILVEIRA, N. M.; FRUNGILLO, L.; MARCOS, F. C.; PELEGRINO, M. T.; MIRANDA, M. T.; SEABRA, A. B.; SALGADO, I.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Exogenous nitric oxide improves sugarcane growth and photosynthesis under water deficit. **Planta**, v. 244, p. 181-190, 2016.

SOUZA, N. K. R.; AMORIM, S. M. C. Crescimento e desenvolvimento de *Physalis angulata* Lineu submetida ao déficit hídrico. **Revista Acadêmica de Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 7, n. 1, p. 65-72, 2009.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6 ed. Porto Alegre, Artmed, 2017.

TANAN, T. T.; NASCIMENTO, M. N.; LEITE, R. S.; GUIMARÃES, D. S. Spectrophotometric determinations of chloroplastidic pigments in *Physalis angulata* L. leaves using different methodologies. **Journal of Agricultural Science**, v.9, p. 117-122, 2017.

WANG, X.; WANG, L.; SHANGGUAN, Z. Leaf gas exchange and fluorescence of two winter wheat varieties in response to drought stress and nitrogen supply. **PLoS ONE**, v. 11, n. 11, e0165733, 2016a.

WANG, W. W.; BAI, X. Y.; DONG, Y. J.; CHEN, W. F.; SONG, Y. L.; TIAN, X. Y. Effects of application of exogenous NO on the physiological characteristics of perennial ryegrass grown in Cd-contaminated soil. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 16, n. 3, p. 731-744, 2016b.

WEATHERLEY, P. E. Studies in the water relations of the cotton plant I. The field measurement of water deficits in leaves. **New Phytologist**, v. 49, p.81-87, 1950.

WU, X.; ZHU, W.; ZHANG, H.; DING, H.; ZHANG, H. J. Exogenous nitric oxide protects against salt-induced oxidative stress in the leaves from two genotypes of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 33, n. 4, p. 1199–1209, 2011.

YEMM, E. W.; WILLIS, A.J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **The Biochemical Journal**, v. 57, p. 508-514, 1954.

ZHANG, L.; WANG, Y.; ZHAO, L.; SHI, S.; ZHANG, L. Involvement of nitric oxide in light-mediated greening of barley seedlings. **Journal of Plant Physiology**, v.163, p. 818–826, 2006.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As plantas de *Physalis angulata* avaliadas apresentaram mecanismos fisiológicos de tolerância às baixas disponibilidades hídricas, bem como responderam positivamente ao fornecimento de óxido nítrico exógeno como ferramenta de atenuação do déficit hídrico. Esses resultados tornam-se importantes para estudos posteriores que visem a seleção de genótipos tolerantes, bem como para o estabelecimento de cultivos.

Estudos posteriores são necessários, como a quantificação de genes associados à restrição hídrica em função do fornecimento exógeno de óxido nítrico, determinação da atividade de enzimas antioxidantes e das enzimas responsáveis pela biossíntese do óxido nítrico e *priming* químico.

APÊNDICE

(A) Resumo gráfico do experimento “Atenuação do déficit hídrico em plantas de *Physalis angulata* por doador exógeno de óxido nítrico”.

