



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA  
DOUTORADO EM FITOTECNIA**

**ESTER DOS SANTOS COELHO**

**ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS NA ACLIMATAÇÃO DE  
*Amaranthus hybridus* A ESTRESSES ABIÓTICOS**

**MOSSORÓ**

**2026**

**ESTER DOS SANTOS COÊLHO**

**ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS NA ACLIMATAÇÃO DE  
*Amaranthus hybridus* A ESTRESSES ABIÓTICOS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Semi-Árido, como requisito para obtenção do título de Doutora em Fitotecnia.

**Linha de Pesquisa:** Práticas culturais

**Orientador:** Aurélio Paes Barros Júnior, Prof. D.Sc.

**Coorientadores:** João Everthon da Silva Ribeiro, Pesquisador D.Sc.  
Daniel Valadão Silva, Prof. D.Sc.

**MOSSORÓ**

**2026**

© Todos os direitos estão reservados a Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

CC672 Coêlho, Ester dos Santos.  
a Aspectos morfofisiológicos e bioquímicos na  
aclimatação de *Amaranthus hybridus* a estresses  
abióticos / Ester dos Santos Coêlho. - 2026.  
154 f. : il.

Orientador: Aurélio Paes Barros Júnior.  
Coorientador: João Everthon da Silva Ribeiro.  
Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural  
do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em  
Fitotecnia, 2026.

1. Ecofisiologia de plantas daninhas. 2.  
Plasticidade fenotípica. 3. Metabolismo  
antioxidante. 4. Fotossíntese. I. Barros Júnior,  
Aurélio Paes , orient. II. Ribeiro, João Everthon  
da Silva, co-orient. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada por sistema gerador automático em conformidade  
com AACR2 e os dados fornecidos pelo(a) autor(a).  
Biblioteca Campus Mossoró / Setor de Informação e Referência  
Bibliotecária: Keina Cristina Santos Sousa e Silva  
CRB: 15/120

O serviço de Geração Automática de Ficha Catalográfica para Trabalhos de Conclusão de Curso (TCC's) foi desenvolvido pelo Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação da Universidade de São Paulo (USP) e gentilmente cedido para o Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (SISBI-UFERSA), sendo customizado pela Superintendência de Tecnologia da Informação e Comunicação (SUTIC) sob orientação dos bibliotecários da instituição para ser adaptado às necessidades dos alunos dos Cursos de Graduação e Programas de Pós-Graduação da Universidade.

**ESTER DOS SANTOS COELHO**

**ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS NA ACLIMATAÇÃO DE  
*Amaranthus hybridus* A ESTRESSES ABIÓTICOS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Semi-Árido, como requisito para obtenção do título de Doutora em Fitotecnia.

Linha de Pesquisa: Práticas culturais

Defendida em: 27/02/2026

**BANCA EXAMINADORA**



Documento assinado digitalmente  
**AURELIO PAES BARROS JUNIOR**  
Data: 14/05/2026 10:42:18-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

---

**Aurélío Paes Barros Júnior, Prof. D.Sc. (UFERSA)**  
**Orientador (Presidente)**



Documento assinado digitalmente  
**JOAO EVERTHON DA SILVA RIBEIRO**  
Data: 14/05/2026 10:03:40-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

---

**João Everthon da Silva Ribeiro, D.Sc. (UFERSA)**  
**Coorientador**



Documento assinado digitalmente  
**DANIEL VALADAO SILVA**  
Data: 16/05/2026 07:42:47-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

---

**Daniel Valadão Silva, Prof. D.Sc. (UFERSA)**  
**Coorientador**



Documento assinado digitalmente  
**FRED AUGUSTO LOUREDO DE BRITO**  
Data: 15/05/2026 18:26:37-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

---

**Fred Augusto Lourêdo de Brito, Prof. D.Sc. (UFERSA)**  
**Membro examinador**



Documento assinado digitalmente  
**DIEGO SILVA BATISTA**  
Data: 15/05/2026 09:41:02-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

---

**Diego Silva Batista, Prof. D.Sc. (UFPB)**  
**Membro examinador**



Documento assinado digitalmente  
**EVANDER ALVES FERREIRA**  
Data: 15/05/2026 21:54:25-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

---

**Evander Alves Ferreira, Prof. D.Sc. (UFMG)**  
**Membro examinador**



Documento assinado digitalmente  
**CHRISTIANO DA CONCEICAO DE MATOS**  
Data: 14/05/2026 11:42:52-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

---

**Christiano da Conceição de Matos, Prof. D.Sc. (UEMG)**  
**Membro examinador**

*À minha mãe, Tereza Helena,  
Minha maior inspiração de força, coragem e  
perseverança  
À minha mãe, Glória Santos, e ao meu pai, Marcillo  
Silva,  
Por cada renúncia silenciosa, tudo começou em  
você.*

## **Dedico**

*A toda a minha família, alicerce dos meus  
sonhos,  
Pelo amor incondicional, pelas orações, pelo  
apoio constante,  
Pelos ensinamentos, por confiarem no meu  
potencial,  
Das pequenas vitórias às grandes conquistas,  
Cada página dessa Tese tem um pouco de  
você.*

## **Ofereço**

## AGRADECIMENTOS

A Deus, por Seu sustento diário, proteção constante, graça abundante e amor que me envolve em todos os momentos. Pela caminhada marcada por aprendizados e pela paz que excede todo entendimento humano.

À minha mãe/vó, Tereza Helena, por ser meu porto seguro em todas as circunstâncias, pelo cuidado diário e pelos valores transmitidos. Por contribuir de forma decisiva para a formação do meu caráter e por me conduzir ao melhor caminho da vida: o de Cristo.

Ao meu pai, Marcillo, e à sua esposa, Neuza Jorge, bem como às minhas tias Mariane Medeiros e Márcia Helena, pelo acolhimento, incentivo e apoio constantes. O amor e o cuidado de vocês me fortalecem e me impulsionam a seguir em frente.

Às minhas irmãs, Ana Maíra e Giovanna, meus laços de amor mais profundo, e aos meus primos Pedro, Valentina, Antônio e Bernardo, por preencherem meus dias com amor genuíno e afeto. A vida é mais forte e bonita porque tenho vocês ao meu lado.

À minha mãe, Glória, pelo exemplo de garra e humildade, e aos meus irmãos Erick e Andrey, por todo o incentivo ao longo dessa jornada. Mãe, as suas decisões na juventude me fizeram chegar até aqui, a sua coragem me deu asas para voar e alcançar voos ainda mais altos e lindos. À minha sobrinha Sarah, um lindo presente de Deus na minha vida. Ser sua tia é um privilégio imenso. Sua pureza, inocência e simples existência são luzes que alegram meus dias e coloreem a minha vida com amor e esperança.

À minha bisavó Luzia Rita (*in memoriam*) e ao meu bisavô Geraldo (*in memoriam*), pelo referencial de justiça, amor e pelo exemplo de vida deixado. A dor da partida abriu um espaço para a força e a busca de caminhos melhores, pois mesmo na ausência, a história, a força e os valores continuaram me sustentando e guiando ao longo do doutorado.

A todos os integrantes do grupo de pesquisa GEPPARG, em especial Gedi, John, Ivan, Ayslan e Alê, pelo companheirismo, pelo auxílio durante todos os experimentos, pela construção de laços que ultrapassam o âmbito acadêmico e por tornarem os dias mais leves e felizes.

À Elania Freire e Pablo Almeida, meus presentes em forma de irmandade. A amizade de vocês por inúmeras vezes foi o meu acalento, um porto no cais. Obrigada por cada escuta sem pressa, por cada palavra de incentivo, pelos abraços apertados, por cada gesto de cuidado e por permanecerem ao meu lado quando tudo parecia pesado. Vocês são partes de mim.

Ao Prof. Dr. Daniel Valadão e ao Prof. Dr. Aurélio Paes, pela orientação, confiança e oportunidades concedidas ao longo da trajetória acadêmica.

À Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), pelo apoio institucional, e a todos os docentes do PPGFITO, pelo conhecimento compartilhado, cada um contribuindo de forma singular para minha formação.

Aos funcionários e técnicos da UFERSA, pela educação, humildade e dedicação com que acolhem os alunos, sendo fundamentais para o nosso crescimento profissional.

Ao Instituto Superior de Agronomia (Universidade de Lisboa), pela experiência durante o Doutorado Sanduíche (PDSE), às professoras Francisca Aguiar, Isabel Calha e Ana Rodrigues, pelo auxílio no desenvolvimento da pesquisa e pela parceria durante a jornada.

Ao Cruzeiro 195 (Lisboa), em especial a Neto Mendes, pela convivência leve, pelo apoio diário, pelas conversas, risadas e parceria que tornaram essa experiência ainda mais especial, por transformarem um período longe de casa em um espaço de acolhimento, aprendizado e boas memórias que levarei comigo.

A João Everthon, pelo amor, companheirismo, paciência e parceria, tanto acadêmica quanto na vida.

A todos que contribuíram para minha formação profissional, de forma direta ou indireta, e a todos que torcem por mim.

Muito obrigada!

*“Bendize, ó minha alma, ao Senhor, e tudo o que há em mim bendiga o seu santo nome. Bendize, ó minha alma, ao Senhor, e não te esqueças de nenhum de seus benefícios.”*

Salmos 103:1,2

## RESUMO

O cenário de mudanças climáticas e variabilidade ambiental impõe desafios à agricultura e favorece a proliferação de plantas daninhas com alta capacidade adaptativa como *Amaranthus hybridus* L. A compreensão dos mecanismos fisiológicos que sustentam o sucesso ecológico desta espécie C4 sob condições adversas é fundamental para o desenvolvimento de estratégias de manejo. O objetivo desta tese foi investigar a plasticidade morfofisiológica e as respostas bioquímicas de *A. hybridus* submetida a estresses abióticos térmico, déficit hídrico, salinidade e disponibilidade luminosa. Diante disso, foram conduzidos quatro experimentos independentes em casa de vegetação para avaliar a resposta de *A. hybridus* a gradientes de temperatura, regimes hídricos, níveis de salinidade e intensidades de sombreamento. As análises incluíram a quantificação de variáveis de crescimento, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, integridade de membranas e aspectos bioquímicos como enzimas antioxidantes, metabólitos compatíveis e proteínas de choque térmico. As condições severas de estresse térmico, hídrico e salino reduziram a assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, promoveram o fechamento estomático e diminuíram a produção de matéria seca em *A. hybridus*. Sob alta temperatura, a espécie revelou elevada resiliência mediada pela síntese de HSP70 e enzimas antioxidantes, o que permitiu a pronta recuperação das funções fisiológicas após o alívio do estresse. No déficit hídrico, a tolerância foi modulada pelo ajuste osmótico via acúmulo de prolina e pela proteção antioxidante, ainda que a seca severa tenha comprometido a integridade celular. O estresse salino impôs limitações oxidativas e metabólicas que foram mitigadas pela regulação do sistema antioxidante. A variação na disponibilidade luminosa evidenciou a plasticidade morfofisiológica da espécie, a qual ajustou a arquitetura do dossel e o aparato de pigmentos para otimizar a captação de luz. *A. hybridus* possui um complexo conjunto de estratégias adaptativas, que variam desde ajustes estruturais e pigmentares sob diferentes luminosidades até a ativação robusta de sistemas de defesa bioquímica e reparo proteico sob estresses limitantes, justificando sua alta competitividade e persistência em ambientes agrícolas.

**Palavras-chave:** Ecofisiologia de plantas daninhas; Plasticidade fenotípica; Metabolismo antioxidante; Fotossíntese.

## ABSTRACT

The current climate change and environmental variability are imposing increasing challenges on agriculture and favoring the proliferation of highly adaptive weeds such as *Amaranthus hybridus* L. Understanding the physiological mechanisms that underpin the ecological success of this C4 species under adverse conditions is fundamental for developing management strategies. The central objective of this thesis was to investigate the morphophysiological plasticity and biochemical responses of *A. hybridus* subjected to abiotic factors, including thermal stress, water deficit, salinity, and light availability. Therefore, four independent greenhouse experiments were conducted to evaluate temperature gradients, water regimes, salinity levels, and shading intensities. The analyses included quantification of growth variables, gas exchange, chlorophyll a fluorescence, membrane integrity, and biochemical parameters such as antioxidant enzymes, compatible solutes, and heat shock proteins. Severe thermal, water, and saline stress conditions promoted significant metabolic restrictions, characterized by reduced net CO<sub>2</sub> uptake, stomatal closure, and decreased biomass accumulation. Under high temperatures, the species showed high resilience, mediated by the synthesis of HSP70 and antioxidant enzymes, allowing prompt recovery of physiological functions after stress relief. In water deficit, tolerance was modulated by osmotic adjustment via proline accumulation and antioxidant protection, although severe drought compromised cellular integrity. Saline stress imposed oxidative and metabolic limitations, which were mitigated by the regulation of the antioxidant system. Variations in light availability highlighted the remarkable morphophysiological plasticity of the species, which adjusted its canopy architecture and pigment apparatus to optimize light capture. *A. hybridus* possesses a complex set of adaptive strategies, ranging from structural and pigmentary adjustments under different light conditions to the robust activation of biochemical defense systems and protein repair under limiting stresses, justifying its high competitiveness and persistence in agricultural environments.

**Keywords:** Ecophysiology of weeds; Phenotypic plasticity; Antioxidant metabolism; Photosynthesis.

## LISTA DE FIGURAS

### ARTIGO I – RESILIÊNCIA FISIOLÓGICA DE *Amaranthus hybridus* L. A ALTAS TEMPERATURAS COMO UMA RESPOSTA INTEGRATIVA DO DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO, ATIVIDADE DE ENZIMAS ANTIOXIDANTES E PROTEÍNAS DE CHOQUE TÉRMICO

**Figura 1.** Representação esquemática do delineamento experimental aplicado a plantas de *Amaranthus hybridus* em câmaras de crescimento, representando as repetições e a variação da temperatura diurna; Rec 7 dias significa a fase de recuperação de sete dias.....26

**Figura 2.** Altura da planta (A), diâmetro do caule (B) e número de folhas (C) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18 °C), moderado (31/25 °C), severo (37/28 °C), extremo (42/30 °C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).....30

**Figura 3.** Clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25 °C), severo (37/28 °C), extremo (42/30 °C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).....32

**Figura 4.** Taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> – *A* (A), condutância estomática – *g<sub>s</sub>* (B), taxa de transpiração – *E* (C) e concentração interna de CO<sub>2</sub> – *C<sub>i</sub>* (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25°C), severo (37/28°C), extremo (42/30°C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).....33

**Figura 5.** Eficiência instantânea do uso da água (EUA) (A), eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) (B), eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (C) e temperatura da folha (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18 °C), moderado (31/25 °C), severo (37/28 °C), extremo (42/30 °C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).....35

**Figura 6.** Eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25°C), severo (37/28°C), extremo (42/30°C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).....36

**Figura 7.** Atividades das enzimas antioxidantes catalase (CAT) (A), ascorbato peroxidase (APX) (B) e glutathione redutase (GR) (C) e a concentração da proteína de choque térmico HSP70 (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25°C), severo (37/28°C), extremo (42/30°C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).....37

**Figura 8.** Análise de componentes principais (PCA) baseada em variáveis morfofisiológicas e bioquímicas em folhas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25°C), severo (37/28°C), extremo (42/30°C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. AP – altura da planta; DC – diâmetro do caule; NF – número de folhas; A – taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>; gs – condutância estomática; E – transpiração; Ci – [CO<sub>2</sub>] interna; EUA – eficiência instantânea do uso da água; EiUA – eficiência intrínseca do uso da água; EiC – eficiência instantânea de carboxilação; Tfolha – temperatura da folha; Clo a – clorofila a; Clo b – clorofila b; Clo T – clorofila total; Carot – carotenoides; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> – eficiência quântica máxima do fotossistema II; CAT – catalase; APX – ascorbato peroxidase; GR – glutathione redutase; HSP70 – proteína de choque térmico 70.....39

**Figura 9.** Matriz de correlação entre as variáveis fisiológicas e bioquímicas de *Amaranthus hybridus* em resposta ao estresse térmico. As cores indicam a direção e magnitude das correlações de Pearson. AP – altura da planta; DC – diâmetro do caule; NF – número de folhas; A – taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>; gs – condutância estomática; E – transpiração; Ci – [CO<sub>2</sub>] interna; EUA – eficiência instantânea do uso da água; EiUA – eficiência intrínseca do uso da água; EiC – eficiência instantânea de carboxilação; Tfolha – temperatura da folha; Clo a – clorofila a; Clo b – clorofila b; Clo T – clorofila total; Carot – carotenoides; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> – eficiência quântica máxima do fotossistema II; CAT – catalase; APX – ascorbato peroxidase; GR – glutathione redutase; HSP70 – proteína de choque térmico 70.....40

## ARTIGO II – MECANISMOS FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DE TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E CAPACIDADE ADAPTATIVA DE *Amaranthus hybridus* L. MODULADA PELO AJUSTE OSMÓTICO E DEFESA ANTIOXIDANTE

**Figura 1.** Temperatura e umidade relativa do ar durante a condução do experimento.....58

**Figura 2.** Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C), massa seca de folhas – MSF (D), massa seca do caule – MSC (E), massa seca de raízes – MSR (F) e massa seca total – MST (G) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ).....65

**Figura 3.** Plantas de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%).....65

**Figura 4.** Taxa de assimilação líquida – A (A), condutância estomática – gs (B), transpiração – E (C), concentração interna de CO<sub>2</sub> – Ci (D), eficiência do uso da água – EUA (E), eficiência intrínseca do uso da água – EiUA (F), eficiência instantânea de carboxilação – EiC (G) e déficit de pressão de vapor – DPV (H) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....67

**Figura 5.** Clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C), carotenoides (D), feofitina a (E), feofitina b (F) e feofitinas totais (G) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....68

**Figura 6.** Fluorescência inicial (F<sub>0</sub>') (A), fluorescência máxima (F<sub>m</sub>') (B), fluorescência variável (F<sub>v</sub>') (C), rendimento quântico potencial do PSII – RQP PSII (F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>') (D), *quenching* fotoquímico – qP (E) e taxa de transporte de elétrons – ETR (F) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....69

**Figura 7.** Conteúdo relativo de água – CRA (A), massa de folha por unidade de área – MFA (B), suculência – SUC (C) e extravasamento de eletrólitos – EE (D) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....70

**Figura 8.** Açúcares solúveis totais – AST (A), prolina (B), proteínas (C), compostos fenólicos (D) e teor de malondialdeído – MDA (E) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....71

**Figura 9.** Análise de componentes principais entre tratamentos e variáveis. A: taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>; gs: condutância estomática; E: transpiração; Ci: concentração interna de carbono; EUA: eficiência do uso da água; EiUA: eficiência intrínseca do uso da água; EiC: eficiência intrínseca de carboxilação; DPV: déficit de pressão de vapor; F<sub>0</sub>': fluorescência inicial; F<sub>m</sub>': fluorescência máxima; F<sub>v</sub>': fluorescência variável; F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>': eficiência fotoquímica do fotossistema II; qP: *quenching* fotoquímico; ETR: taxa de transporte de elétrons; Clo a: clorofila a; Clo b: clorofila b; Clo total: clorofila total; Carot: carotenoides; AP: altura da planta; DC: diâmetro do caule; NF: número de folhas; CRA: conteúdo relativo de água; SUC: suculência; MSF: massa seca foliar; MSC: massa seca do caule; MSR: massa seca radicular; MST: massa seca total; MFA: massa fresca da parte aérea; EE: extravasamento de eletrólitos; MDA: malondialdeído; Prolina: teor de prolina; AST: açúcares solúveis totais; Proteínas: proteínas solúveis totais; Comp Feno: compostos fenólicos.....72

### ARTIGO III – RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS ASSOCIADAS AO METABOLISMO FOTOSSINTÉTICO E ANTIOXIDANTE DE *Amaranthus hybridus* SOB ESTRESSE SALINO

**Figura 1.** Valores diários de temperatura e umidade relativa do ar registrados ao longo do período experimental.....92

**Figura 2.** Altura de plantas (A); diâmetro do caule (B); número de folhas (C); massa seca de folhas – MSF (D); massa seca do caule – MSC (E); massa seca de raízes – MSR (F); e massa seca total – MST (G) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....99

**Figura 3.** Plantas de *Amaranthus hybridus* sob diferentes condutividades elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>).....101

**Figura 4.** Taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> – A (A); condutância estomática – g<sub>s</sub> (B); taxa de transpiração – E (C); concentração interna de CO<sub>2</sub> – C<sub>i</sub> (D); eficiência do uso da água – EUA = A/E (E); eficiência intrínseca do uso da água – EiUA = A/g<sub>s</sub> (F); eficiência carboxilativa – EiC = A/C<sub>i</sub> (G); e déficit de pressão de vapor – DPV (H) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....101

**Figura 5.** Clorofila a – Chl a – Chl a (A); clorofila b – Chl b – Chl b (B); clorofila total – Chl total (C); e carotenoides – Car (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....102

**Figura 6.** Fluorescência inicial – F<sub>0</sub>' (A); fluorescência máxima – F<sub>m</sub>' (B); fluorescência variável – F<sub>v</sub>' (C); eficiência quântica potencial do PSII – F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>' (D); coeficiente de extinção fotoquímica – qP (E); e taxa de transporte de elétrons – ETR (F) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....103

**Figura 7.** Conteúdo relativo de água – CRA (A); massa de folha por unidade de área – MFA (B); suculência (C); e extravasamento de eletrólitos – EE (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....104

**Figura 8.** Açúcares solúveis totais – AST (A); prolina (B); proteínas solúveis totais – PST (C); compostos fenólicos (D); e conteúdo de malondialdeído – MDA (E) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5).....105

**Figura 9.** Análise de componentes principais entre variáveis e condutividades elétrica da água de irrigação. A: taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>; gs: condutância estomática; E: transpiração; Ci: concentração interna de carbono; EUA: eficiência do uso da água; EiUA: eficiência intrínseca do uso da água; EiC: eficiência intrínseca de carboxilação; DPV: déficit de pressão de vapor; F<sub>0</sub>': fluorescência inicial; F<sub>m</sub>': fluorescência máxima; F<sub>v</sub>': fluorescência variável; F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>': eficiência fotoquímica do fotossistema II; qP: *quenching* fotoquímico; ETR: taxa de transporte de elétrons; Clo a: clorofila a; Clo b: clorofila b; Clo total: clorofila total; Carot: carotenoides; AP: altura da planta; DC: diâmetro do caule; NF: número de folhas; CRA: conteúdo relativo de água; SUC: suculência; MSF: massa seca foliar; MSC: massa seca do caule; MSR: massa seca radicular; MST: massa seca total; MFA: massa fresca da parte aérea; EE: extravasamento de eletrólitos; MDA: malondialdeído; Prolina: teor de prolina; AST: açúcares solúveis totais; Proteínas: proteínas solúveis totais; Comp Feno: compostos fenólicos.....106

#### ARTIGO IV – PLASTICIDADE FENOTÍPICA, DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO E DEFESA ANTIOXIDANTE NA ACLIMATAÇÃO DE *Amaranthus hybridus* EM FLUTUAÇÕES DE DISPONIBILIDADE LUMINOSA

**Figura 1.** Condições de temperatura e umidade relativa do ar monitoradas durante a execução da pesquisa.....126

**Figura 2.** Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C), massa seca de folhas – MSF (D), massa seca do caule – MSC (E), massa seca de raízes – MSR (F) e massa seca total – MST (G) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4).....133

**Figura 3.** Plantas de *Amaranthus hybridus* sob diferentes níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%).....133

**Figura 4.** Taxa de assimilação líquida – A (A), condutância estomática – gs (B), transpiração – E (C), concentração interna de CO<sub>2</sub> – Ci (D), eficiência do uso da água – EUA (E), eficiência intrínseca do uso da água – EiUA (F) e eficiência instantânea de carboxilação – EiC (G) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4).....135

**Figura 5.** Clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C), carotenoides (D) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4).....136

**Figura 6.** Fluorescência inicial (F<sub>0</sub>') (A), fluorescência máxima (F<sub>m</sub>') (B), fluorescência variável (F<sub>v</sub>') (C), rendimento quântico potencial do PSII – RQP PSII (F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>') (D), *quenching* fotoquímico – qP (E) e taxa de transporte de elétrons – ETR (F) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4).....137

**Figura 7.** Conteúdo relativo de água – CRA (A), massa de folha por unidade de área – MFA (B), suculência – SUC (C) e extravasamento de eletrólitos – EE (D) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob

níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4).....138

**Figura 8.** Açúcares solúveis totais – AST (A), prolina (B), proteínas (C), compostos fenólicos (D) e teor de malondialdeído – MDA (E) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4).....139

**Figura 9.** Análise de componentes principais entre variáveis de plantas de *Amaranthus hybridus* de submetidas a níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). A: taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>; gs: condutância estomática; E: transpiração; Ci: concentração interna de carbono; EUA: eficiência do uso da água; EiUA: eficiência intrínseca do uso da água; EiC: eficiência intrínseca de carboxilação; F<sub>0</sub>': fluorescência inicial; F<sub>m</sub>': fluorescência máxima; F<sub>v</sub>': fluorescência variável; F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>': eficiência fotoquímica do fotossistema II; qP: *quenching* fotoquímico; ETR: taxa de transporte de elétrons; Clo a: clorofila a; Clo b: clorofila b; Clo Total: clorofila total; Carot: carotenoides; AP: altura da planta; DC: diâmetro do caule; NF: número de folhas; CRA: conteúdo relativo de água; SUC: suculência; MSF: massa seca foliar; MSC: massa seca do caule; MSR: massa seca radicular; MST: massa seca total; MFA: massa fresca da parte aérea; EE: extravasamento de eletrólitos; MDA: malondialdeído; Prolina: teor de prolina; AST: açúcares solúveis totais; Proteínas: proteínas solúveis totais; Comp Feno: compostos fenólicos.....140

## LISTA DE TABELAS

### **ARTIGO II – MECANISMOS FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DE TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E CAPACIDADE ADAPTATIVA DE *Amaranthus hybridus* L. MODULADA PELO AJUSTE OSMÓTICO E DEFESA ANTIOXIDANTE**

**Tabela 1.** Características físico-químicas do solo utilizado no experimento.....59

### **ARTIGO III – RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS ASSOCIADAS AO METABOLISMO FOTOSSINTÉTICO E ANTIOXIDANTE DE *Amaranthus hybridus* SOB ESTRESSE SALINO**

**Tabela 1.** Atributos físico-químicos do solo utilizado no experimento.....93

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                                                                                             |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| INTRODUÇÃO GERAL .....                                                                                                                                                                                                      | 18  |
| REFERÊNCIAS .....                                                                                                                                                                                                           | 20  |
| ARTIGO I – Resiliência fisiológica de <i>Amaranthus hybridus</i> L. a altas temperaturas como uma resposta integrativa do desempenho fotossintético, atividade de enzimas antioxidantes e proteínas de choque térmico ..... | 23  |
| RESUMO.....                                                                                                                                                                                                                 | 23  |
| ABSTRACT .....                                                                                                                                                                                                              | 23  |
| INTRODUÇÃO .....                                                                                                                                                                                                            | 24  |
| MATERIAL E MÉTODOS .....                                                                                                                                                                                                    | 25  |
| RESULTADOS .....                                                                                                                                                                                                            | 29  |
| DISCUSSÃO .....                                                                                                                                                                                                             | 40  |
| CONCLUSÕES.....                                                                                                                                                                                                             | 46  |
| REFERÊNCIAS .....                                                                                                                                                                                                           | 46  |
| ARTIGO II – Mecanismos fisiológicos e bioquímicos de tolerância ao déficit hídrico e capacidade adaptativa de <i>Amaranthus hybridus</i> L. modulada pelo ajuste osmótico e defesa antioxidante.....                        | 54  |
| RESUMO.....                                                                                                                                                                                                                 | 54  |
| ABSTRACT .....                                                                                                                                                                                                              | 54  |
| INTRODUÇÃO .....                                                                                                                                                                                                            | 55  |
| MATERIAL E MÉTODOS .....                                                                                                                                                                                                    | 57  |
| RESULTADOS .....                                                                                                                                                                                                            | 64  |
| DISCUSSÃO .....                                                                                                                                                                                                             | 72  |
| CONCLUSÕES.....                                                                                                                                                                                                             | 79  |
| REFERÊNCIAS .....                                                                                                                                                                                                           | 79  |
| ARTIGO III – Respostas morfofisiológicas associadas ao metabolismo fotossintético e antioxidante de <i>Amaranthus hybridus</i> sob estresse salino .....                                                                    | 88  |
| RESUMO.....                                                                                                                                                                                                                 | 88  |
| ABSTRACT .....                                                                                                                                                                                                              | 88  |
| INTRODUÇÃO .....                                                                                                                                                                                                            | 89  |
| MATERIAL E MÉTODOS .....                                                                                                                                                                                                    | 91  |
| RESULTADOS .....                                                                                                                                                                                                            | 98  |
| DISCUSSÃO .....                                                                                                                                                                                                             | 106 |

|                                                                                                                                                                                  |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CONCLUSÕES.....                                                                                                                                                                  | 112 |
| REFERÊNCIAS .....                                                                                                                                                                | 113 |
| <b>ARTIGO IV – Plasticidade fenotípica, desempenho fotossintético e defesa antioxidante na aclimação de <i>Amaranthus hybridus</i> em flutuações de disponibilidade luminosa</b> |     |
| RESUMO.....                                                                                                                                                                      | 122 |
| ABSTRACT .....                                                                                                                                                                   | 122 |
| INTRODUÇÃO .....                                                                                                                                                                 | 123 |
| MATERIAL E MÉTODOS .....                                                                                                                                                         | 126 |
| RESULTADOS .....                                                                                                                                                                 | 132 |
| DISCUSSÃO .....                                                                                                                                                                  | 140 |
| CONCLUSÕES.....                                                                                                                                                                  | 147 |
| REFERÊNCIAS .....                                                                                                                                                                | 147 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS.....                                                                                                                                                        | 153 |

## INTRODUÇÃO GERAL

O crescimento e o desenvolvimento vegetal são afetados pelas alterações ambientais resultantes das mudanças climáticas (Chaudhry e Sidhu, 2022). O aumento progressivo da intensidade e frequência dos estresses abióticos, como seca, salinidade, ondas de calor, temperaturas extremas e alterações na luminosidade e nas concentrações de CO<sub>2</sub> são fatores limitantes aos sistemas de cultivo agrícola (Zandalinas *et al.*, 2022). Esses fatores frequentemente são simultâneos, resultando em combinações multifatoriais de estresses que intensificam seus efeitos sobre o desempenho vegetal (Rivero *et al.*, 2022). As previsões atuais sugerem intensificação severa dos estresses abióticos nas próximas décadas, com tendência crescente de interesse na compreensão desses efeitos na segurança alimentar e na produtividade agrícola (Masson-Delmotte *et al.*, 2021). Nesse contexto, além dos efeitos nas plantas cultivadas, as mudanças climáticas tendem a influenciar diretamente a composição, a distribuição, a abundância e a dominância de espécies de plantas daninhas em ecossistemas agrícolas, os quais são continuamente moldados pela ação antrópica (Anwar *et al.*, 2021).

As plantas daninhas são conhecidas como uma ameaça biótica aos cultivos agrícolas, competindo por recursos vitais e dificultando o estabelecimento de espécies cultivadas (Khattak *et al.*, 2024). Essas plantas possuem características que garantem rápida aclimação e invasividade, como ampla plasticidade fenotípica e elevada tolerância ecológica (Seikh *et al.*, 2025). As vantagens competitivas das plantas daninhas no cenário de mudanças climáticas incluem a ativação de mecanismos adaptativos que permitem maior sobrevivência, como rápido crescimento inicial, germinação descontínua, alta produção de sementes (Sharma *et al.*, 2021). Além disso, o uso intensivo de herbicidas e características genéticas inerentes às plantas impulsionam a seleção de biótipos com modificações fisiológicas, bioquímicas e moleculares que, além da resistência química, conferem maior plasticidade e aclimação a estresses abióticos concomitantes (Ofosu *et al.*, 2023).

O estresse abiótico compreende efeitos deletérios de componentes ambientais nas funções vitais das plantas, comprometendo processos como a fotossíntese, o *status* hídrico, homeostase celular e a integridade de membranas (Zhang *et al.*, 2023). Dentre os estresses mais recorrentes, destacam-se a limitação ou excesso de água, temperaturas extremas, a salinização do solo de áreas agricultáveis e variações de intensidade e qualidade da luz (Santos *et al.*, 2022). Em nível bioquímico e celular, a exposição das plantas a essas condições desencadeia estresses osmótico e oxidativo, envolvendo a regulação de metabólitos orgânicos e inorgânicos que

podem resultar em toxicidade iônica, acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) e danos à parede celular (Praveen *et al.*, 2023). A percepção e a transdução dos sinais ambientais ativam mecanismos de respostas adaptativas, que incluem ajustes metabólicos antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos que podem aumentar a tolerância e resiliência das plantas (Ahmad *et al.*, 2023).

A defesa vegetal resulta da integração de mecanismos fisiológicos e bioquímicos mediados por sinalizadores hormonais, iônicos e hidráulicos (Zandalinas *et al.*, 2022). As respostas iniciais do sistema de defesa incluem a regulação estomática, a redução do consumo energético e da biossíntese proteica, promovendo o redirecionamento de recursos do crescimento para mecanismos de proteção (Meddy *et al.*, 2023). Esses mecanismos atuam diretamente na neutralização do estresse oxidativo, a partir do aumento da atividade de enzimas antioxidantes, como catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), glutathione redutase (GR) e superóxido dismutase (SOD), além do acúmulo de osmorreguladores, como prolina e açúcares solúveis totais, e de compostos do metabolismo secundário, incluindo compostos fenólicos (Mishra *et al.*, 2023). No entanto, os mecanismos de defesa ativados sob estresse abiótico estão intimamente relacionados ao metabolismo fotossintético C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>, e as diferenças fisiológicas e morfológicas incluídas nesse contexto (Sonmez *et al.*, 2023).

As plantas com metabolismo fotossintético C<sub>4</sub> se diferem das espécies C<sub>3</sub> por apresentarem um mecanismo eficiente de concentração de CO<sub>2</sub> ao redor da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco), o que reduz a fotorrespiração e aumenta a eficiência fotossintética (Mukundan *et al.*, 2024). Esse processo é viabilizado por uma especialização morfoanatômica foliar, conhecida como anatomia Kranz, associada à atuação da fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPC) na fixação inicial do CO<sub>2</sub> nas células do mesófilo (Odé *et al.*, 2025). Essas características conferem às plantas C<sub>4</sub> maior eficiência no uso de recursos, como água e nitrogênio, além de maior tolerância a diferentes estresses abióticos (Karami *et al.*, 2023). Estudos comparativos entre espécies C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> têm demonstrado respostas fisiológicas e bioquímicas distintas, incluindo diferenças na resistência à fotoinibição, na biossíntese de pigmentos fotossintéticos, nas taxas de assimilação de CO<sub>2</sub>, na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e na ativação dos sistemas de defesa antioxidante (Tahmasebi & Niasi, 2021; Karami *et al.*, 2025; Khamis *et al.*, 2025).

Dentre as famílias de plantas daninhas com via fotossintética C<sub>4</sub>, a Amaranthaceae possui importante impacto global, abrangendo cerca de 170 gêneros, incluindo espécies ruderais, halófitas, xerófitas e agrícolas (alimentícias e plantas daninhas) (Khan *et al.*, 2024;

Margaryan *et al.*, 2025). O gênero *Amaranthus* contém aproximadamente 70 espécies, já conhecidas pela sua alta rusticidade, como a ampla capacidade de recuperação e tolerância a condições adversas de seca, salinidade, altas temperaturas e variações de luz (Fragoso-Iñiguez *et al.*, 2025). Dentre essas espécies, *Amaranthus hybridus*, por exemplo, é uma espécie de planta daninha muito problemática em cultivos agrícolas (Asadollahzadeh *et al.*, 2023). Tal fato associa-se com a múltipla resistência de *A. hybridus* a herbicidas inibidores da acetolactato sintase (ALS), da 5-enolpiruvilshiquimato-3-fosfato sintase (EPSPS) e auxínicos já relatada (Dellafrera *et al.*, 2018). Além disso, o potencial competitivo dessa espécie também pode ser relacionado a seu metabolismo fotossintético C<sub>4</sub> e à associação de características morfológicas, fisiológicas e bioquímicas que garantem o seu sucesso, especialmente em cenários de estresse (Brunetto *et al.*, 2024). Uma compreensão clara acerca dos mecanismos de tolerância envolvidos na resiliência e aclimação de *A. hybridus* a condições extremas de salinidade, seca, altas temperaturas e luminosidade é crucial para alinhar métodos de manejo integrado, entender o potencial competitivo dessa espécie em cenários de mudanças climáticas e identificar possíveis janelas de vulnerabilidade.

Com base na rusticidade e na eficiência metabólica atribuídas às espécies C<sub>4</sub> do gênero *Amaranthus*, a hipótese de que *A. hybridus* possui plasticidade fenotípica e mecanismos bioquímicos eficientes que lhe conferem tolerância aos estresses abióticos. Assim, o objetivo foi avaliar os aspectos morfofisiológicos e bioquímicos envolvidos nas estratégias de aclimação e tolerância de *A. hybridus* submetido a condições de estresse hídrico, térmico, salino e luminosidade.

## REFERÊNCIAS

- Ahmad, I., Zhu, G., Zhou, G., Liu, J., Younas, M. U., & Zhu, Y. (2023). Melatonin role in plant growth and physiology under abiotic stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(10), 8759.
- Anwar, M. P., Islam, A. M., Yeasmin, S., Rashid, M. H., Juraimi, A. S., Ahmed, S., & Shrestha, A. (2021). Weeds and their responses to management efforts in a changing climate. *Agronomy*, 11(10), 1921.
- Asadollahzadeh, M., Rezvani, M., Zaefarian, F., & Mobasser, H. R. (2023). Physiological Modifications and Enzymatic Defense System of *Amaranthus blitoides* S. Watson and *Amaranthus hybridus* L. in Response to Water Deficit Stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 70(5), 106.

Brunetto, L., Galon, L., da Silva, A. M. L., Müller, C., Cavaletti, D. C., Wall, R. H., ... & Perin, G. F. (2024). Competitive ability of *Amaranthus hybridus* in coexistence with maize, bean and soybean. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 131(6), 1879-1894.

Chaudhry, S., & Sidhu, G. P. S. (2022). Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: a comprehensive review. *Plant Cell Reports*, 41(1), 1-31.

Dellafrera, I., Cortés, E., Panigo, E., De Prado, R., Christoffoleti, P., & Perreta, M. (2018). First report of *Amaranthus hybridus* with multiple resistance to 2, 4-D, dicamba, and glyphosate. *Agronomy*, 8(8), 140.

Dos Santos, T. B., Ribas, A. F., de Souza, S. G. H., Budzinski, I. G. F., & Domingues, D. S. (2022). Physiological responses to drought, salinity, and heat stress in plants: a review. *Stresses*, 2(1), 113-135.

Fragoso-Iñiguez, S., Hernández-Jiménez, M., Barrales-López, A., Silva-Martínez, G. A., Tristan-Flores, F. E., Fonseca-Mendoza, L., ... & Acosta-García, G. (2025). Mechanisms of Tolerance to Diverse Environmental Stresses and Adaptive Capacity: Current Achievements in Amaranth. In *Plant Stress Tolerance* (pp. 391-405). CRC Press.

Karami, S., Shiran, B., & Ravash, R. (2025). Molecular investigation of how drought stress affects chlorophyll metabolism and photosynthesis in leaves of C3 and C4 plant species: A transcriptome meta-analysis. *Heliyon*, 11(3).

Karami, S., Shiran, B., Ravash, R., & Fallahi, H. (2023). A comprehensive analysis of transcriptomic data for comparison of plants with different photosynthetic pathways in response to drought stress. *PLoS One*, 18(6), e0287761.

Khan, M., & Siddiquie, M. B. (2024). Allelopathy, a potential approach for crop, and weed management in special reference to family amaranthaceae. *Res. Jr. Agril. Sci*, 15(5), 1210-1218.

Khattak, W. A., Sun, J., Hameed, R., Zaman, F., Abbas, A., Khan, K. A., ... & Du, D. (2024). Unveiling the resistance of native weed communities: insights for managing invasive weed species in disturbed environments. *Biological Reviews*, 99(3), 753-777.

Margaryan, G., Singh, A., Rajput, V. D., Elshikh, M. S., Rawat, S., & Ghazaryan, K. (2025). Salinity tolerance and growth response of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.): a comprehensive evaluation. *PeerJ*, 13, e19717.

Masson-Delmotte, V. (2021). Climate change 2021: the physical science basis: working group I contribution to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. (*No Title*).

Meddya, S., Meshram, S., Sarkar, D., S, R., Datta, R., Singh, S., ... & Thulasinathan, T. (2023). Plant stomata: An unrealized possibility in plant defense against invading pathogens and stress tolerance. *Plants*, 12(19), 3380.

- Mishra, N., Jiang, C., Chen, L., Paul, A., Chatterjee, A., & Shen, G. (2023). Achieving abiotic stress tolerance in plants through antioxidative defense mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, *14*, 1110622.
- Mukundan, N. S., Satyamoorthy, K., & Sankar Babu, V. (2024). Investigating photosynthetic evolution and the feasibility of inducing C4 syndrome in C3 plants. *Plant Biotechnology Reports*, *18*(4), 449-463.
- Odé, A., Smith, N. G., Rebel, K. T., & de Boer, H. J. (2025). Temporal constraints on leaf-level trait plasticity for next-generation land surface models. *Annals of Botany*, mcaf045.
- Ofori, R., Agyemang, E. D., Márton, A., Pásztor, G., Taller, J., & Kazinczi, G. (2023). Herbicide resistance: managing weeds in a changing world. *Agronomy*, *13*(6), 1595.
- Praveen, A., Dubey, S., Singh, S., & Sharma, V. K. (2023). Abiotic stress tolerance in plants: a fascinating action of defense mechanisms. *3 Biotech*, *13*(3), 102.
- Rivero, R. M., Mittler, R., Blumwald, E., & Zandalinas, S. I. (2022). Developing climate-resilient crops: improving plant tolerance to stress combination. *The Plant Journal*, *109*(2), 373-389.
- Rivero, R. M., Mittler, R., Blumwald, E., & Zandalinas, S. I. (2022). Developing climate-resilient crops: improving plant tolerance to stress combination. *The Plant Journal*, *109*(2), 373-389.
- Seikh, T. A., Liontou, P., & Korres, N. E. (2025). The response of weeds under abiotic stress as a tool for green strategies in agriculture. *Advances in Agronomy*, *190*, 1-28.
- Sonmez, M. C., Ozgur, R., Uzilday, B., Turkan, I., & Ganie, S. A. (2023). Redox regulation in C3 and C4 plants during climate change and its implications on food security. *Food and Energy Security*, *12*(2), e387.
- Tahmasebi, A., & Niazi, A. (2021). Comparison of transcriptional response of C3 and C4 plants to drought stress using meta-analysis and systems biology approach. *Frontiers in plant science*, *12*, 668736.
- Zhang, Y., Xu, J., Li, R., Ge, Y., Li, Y., & Li, R. (2023). Plants' response to abiotic stress: Mechanisms and strategies. *International journal of molecular sciences*, *24*(13), 10915.

## ARTIGO I

### **Resiliência fisiológica de *Amaranthus hybridus* L. a altas temperaturas como uma resposta integrativa do desempenho fotossintético, atividade de enzimas antioxidantes e proteínas de choque térmico**

#### RESUMO

O aumento das temperaturas globais, impulsionado pelas mudanças climáticas, tem desafiado a produção agrícola e promovido a proliferação de plantas daninhas adaptáveis, como *Amaranthus hybridus* L. Esta espécie C4, conhecida pela sua elevada competitividade e ampla plasticidade fenotípica, requer uma compreensão aprofundada da sua resposta ao estresse térmico. Portanto, o objetivo deste estudo foi investigar a resiliência fisiológica e os mecanismos adaptativos de *A. hybridus* ao estresse térmico gradual e à sua subsequente capacidade de recuperação. Foram quantificadas as alterações no crescimento, desempenho fotossintético (pigmentos, trocas gasosas e eficiência quântica do PSII), sistemas de defesa antioxidante e acúmulo da proteína de choque térmico 70 (HSP70). Plantas jovens foram cultivadas em câmaras controladas e submetidas a um aumento gradual da temperatura diurna/noturna (de 25/18 °C para 31/25 °C, 37/28 °C e 42/30 °C), seguido por um período de recuperação de sete dias (Rec 7) a 25/18 °C. Os resultados indicaram que o estresse térmico, particularmente a 42/30 °C, causou reduções significativas do crescimento e dos parâmetros fotossintéticos (pigmentos fotossintéticos, eficiência quântica máxima do fotossistema II, fotossíntese líquida e condutância estomática). No entanto, as plantas exibiram capacidade de recuperação. Durante o período Rec 7, os parâmetros morfofisiológicos e fotossintéticos aumentaram significativamente, evidenciando a recuperação das plantas. As altas temperaturas ativaram o sistema de defesa, que está positivamente associado às enzimas antioxidantes (APX, CAT e GR) e à HSP70. *A. hybridus* possui alta resiliência térmica, mediada pela ativação de mecanismos de defesa enzimática e proteínas de reparo, facilitando a recuperação morfofisiológica após a exposição ao calor.

**Palavras-chave:** Caruru, estresse térmico, eficiência do fotossistema II, recuperação ao estresse.

**Physiological resilience of *Amaranthus hybridus* L. to high temperatures as an integrative response of photosynthetic performance, antioxidant enzyme activity, and heat shock proteins.**

#### ABSTRACT

The increase in global temperatures, driven by climate change, has challenged agricultural production and promoted the proliferation of adaptable weeds such as *Amaranthus hybridus* L. This C4 species, known for its competitiveness and herbicide resistance, requires a thorough understanding of its response to thermal stress. This study aimed to investigate the physiological resilience and adaptive mechanisms of *A. hybridus* to gradual thermal stress and its subsequent recovery capacity. Changes in growth, photosynthetic performance (pigments, gas exchange, and PSII quantum efficiency), antioxidant defense systems, and the accumulation of heat shock

protein 70 (HSP70) were quantified. Young plants were grown in controlled chambers and subjected to a gradual increase in day/night temperature (from 25/18 °C to 31/25 °C, 37/28 °C, and 42/30 °C), followed by a 7-day recovery period (Rec 7) at 25/18 °C. The results indicated that thermal stress, particularly at 42/30 °C, caused significant reductions in growth and photosynthetic parameters (photosynthetic pigments, maximum quantum efficiency of photosystem II, net photosynthesis, and stomatal conductance). However, the plants exhibited a remarkable capacity for recovery. During the Rec 7 period, the morphophysiological and photosynthetic parameters increased significantly, indicating plant recovery. High temperatures activate the defense system, which is positively associated with antioxidant enzymes (APX, CAT, and GR) and HSP70. *A. hybridus* possesses high thermal resilience, which is mediated by activation of enzymatic defense mechanisms and repair proteins, facilitating morphophysiological recovery after heat exposure.

**Keywords:** Pigweed, heat stress, photosystem II efficiency, stress recovery

## 1. INTRODUÇÃO

Eventos climáticos extremos, como ondas de calor frequentes, impõem desafios severos aos sistemas agrícolas (Masson-Delmotte *et al.*, 2021; Sato *et al.*, 2024). Nesse cenário, plantas daninhas frequentemente demonstram superioridade adaptativa sobre as culturas, impulsionadas por elevada plasticidade fenotípica e bases genéticas robustas (Chaves *et al.*, 2009; Shahzad *et al.*, 2021; Marques *et al.*, 2022; Kaur *et al.*, 2024).

Essa vantagem adaptativa é particularmente notável em espécies C<sub>4</sub>, como *Amaranthus hybridus*. Enquanto plantas C<sub>3</sub> sofrem perdas energéticas significativas devido à fotorrespiração em altas temperaturas, as plantas C<sub>4</sub> desenvolveram mecanismos de concentração de carbono (anatomia Kranz) que suprimem esse processo e otimizam o uso de recursos hídricos e nitrogenados (Lundgren *et al.*, 2019; Xie *et al.*, 2020; Ozeki *et al.*, 2022; Tian *et al.*, 2024). Embora as plantas C<sub>3</sub> também possuam mecanismos de resposta ao estresse, a via evolutiva C<sub>4</sub> confere capacidade superior de manter a eficiência fotossintética e o crescimento, alterando inclusive a alocação de biomassa, mesmo sob condições térmicas que seriam limitantes para a maioria das espécies C<sub>3</sub> (Balliu *et al.*, 2021; Luo e Keenan, 2022; Gao *et al.*, 2024).

O estresse térmico desencadeia, primariamente, danos às membranas celulares e danos estruturais ao aparato fotossintético (Carmo-Silva e Salvucci, 2012). Tais danos incluem o aumento da fluidez das membranas dos tilacoides e o desacoplamento da fosforilação oxidativa, resultando na redução do transporte de elétrons e na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Ruiz-Vera *et al.*, 2015; Yadav *et al.*, 2016; Vinci *et al.*, 2022; Sato *et al.*, 2024). A tolerância a essas condições não é passiva, mas depende da ativação rápida de mecanismos fisiológicos e bioquímicos específicos, que influenciam diretamente processos metabólicos

vitais (Korres *et al.*, 2016; Jabran e Doğan, 2020). Estudos indicam que genótipos tolerantes exibem maior regulação coordenada atividade de enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase (SOD) e a catalase (CAT), essenciais para a detoxificação de EROs e para a prevenção da morte celular programada (Rajput *et al.*, 2021). Além disso, a superexpressão de proteínas de choque térmico (HSPs) atua na proteção e estabilização de estruturas celulares, permitindo a manutenção da homeostase mesmo sob estresse severo (Chaki *et al.*, 2020).

A família Amaranthaceae, e especificamente o gênero *Amaranthus*, destaca-se globalmente tanto pelo interesse econômico quanto pela agressividade como planta daninha (García *et al.*, 2020; Park *et al.*, 2020). Originárias da América, espécies como *A. hybridus* possuem ampla distribuição devido à sua notável aclimação a ambientes adversos, incluindo solos salinos, seca e calor (Babayev *et al.*, 2014; Gandonou *et al.*, 2018; Rosa *et al.*, 2022; Luyckx *et al.*, 2023). Embora *A. hybridus* tenha potencial como pseudocereal e fonte de compostos bioativos e medicinais (Baraniak and Kania-Dobrowolska, 2022; Ejiofor *et al.*, 2022; Romero-Benavides *et al.*, 2023), sua relevância agrícola reside na sua alta capacidade competitiva e resistência a herbicidas, características potencializadas por sua fisiologia C<sub>4</sub> (Resende *et al.*, 2022). Essa eficiência metabólica permite que o *A. hybridus* sustente altas taxas de assimilação de carbono mesmo sob fechamento estomático parcial induzido pelo calor, proporcionando uma vantagem crucial sobre plantas menos eficientes. Essa combinação de crescimento rápido, alta produção de sementes e tolerância a estresses abióticos posiciona o *A. hybridus* como um modelo ideal para investigar como as plantas daninhas responderão às mudanças climáticas (Dellafrera *et al.*, 2018; Perotti *et al.*, 2020).

Hipotetiza-se que o aumento da temperatura influencie diretamente as respostas morfofisiológicas, bioquímicas e enzimáticas de *Amaranthus hybridus*. Especificamente, propõe-se que essas condições, até certo limiar, estimulem o crescimento devido à eficiência da via C<sub>4</sub>, simultaneamente à ativação de mecanismos antioxidantes e de proteção proteica (HSPs). Assim, o objetivo deste estudo foi investigar a resiliência fisiológica e os mecanismos adaptativos de *A. hybridus* sob estresse térmico.

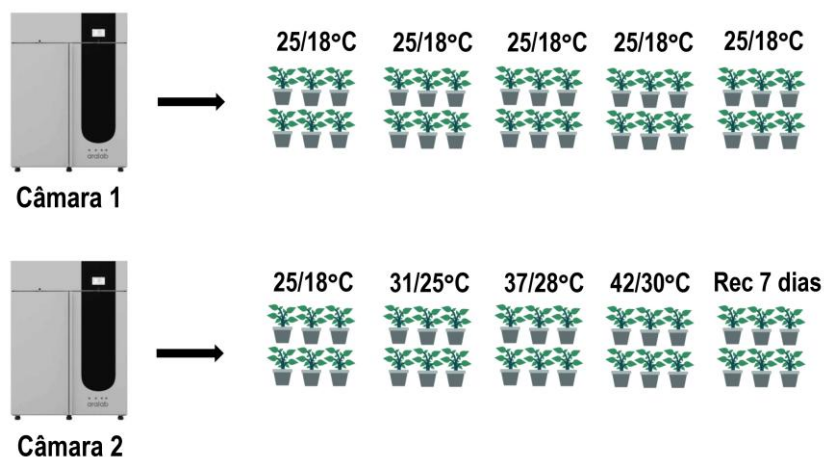
## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Material vegetal, condução e delineamento experimental

Um experimento em câmara de crescimento foi conduzido no Instituto Nacional de Investigação Agrária e Veterinária (INIAV) e no Instituto Superior de Agronomia, Universidade de Lisboa, Portugal. Sementes de *A. hybridus* foram coletadas em 18 de setembro de 2023 (Golegã, Pombalinho, Portugal; 39°24'11"N, 8°30'00"W) e semeadas em 1° de agosto de 2024, em vasos com capacidade de 5 L, preenchidos com substrato comercial. Neste estudo, plantas de *A. hybridus* com 30 dias foram crescidas em câmaras de crescimento do tipo *walk-in* individuais (EHHF 10000, ARALAB, Portugal) sob condições ambientais controladas: umidade relativa (70%), irradiância (700–800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no terço superior do dossel da planta), temperatura (25/20 °C, dia/noite), fotoperíodo (12 h) e uma concentração de CO<sub>2</sub> de 400  $\mu\text{L CO}_2 \text{L}^{-1}$  (condições ambientais).

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado com seis repetições por tratamento (uma planta por repetição). As plantas foram expostas a cinco regimes térmicos: controle (25/18 °C), estresse moderado (31/25 °C), severo (37/28 °C), extremo, que consideramos como choque térmico (42/30 °C) e recuperação (Rec 7). A irrigação foi mantida diariamente durante todo o período experimental, o substrato foi mantido próximo a 100% da capacidade de campo (CC), sendo a irrigação padronizada com água de abastecimento local disponibilizada nas bandejas e absorvida pelo substrato por capilaridade, garantindo condições hídricas não limitantes ao crescimento das plantas.

A aplicação dos tratamentos foi iniciada aos 40 DAS (dias após a semeadura), indo da linha de base do controle, as temperaturas foram aumentadas a uma taxa de 0,5 °C por dia para permitir a aclimação (Figura 1), com 2–4 dias de estabilização em cada temperatura intermediária para coleta de amostras. Após o período de estresse extremo, a temperatura foi reduzida para 25/18 °C para a fase de recuperação de sete dias.



**Figura 1.** Representação esquemática do delineamento experimental aplicado a plantas de *Amaranthus hybridus* em câmaras de crescimento, representando as repetições e a variação da temperatura diurna; Rec7 dias significa a fase de recuperação de sete dias em temperatura de 25/18 °C. Fonte: A autora (2026).

As análises fisiológicas foram realizadas após cada período de aclimação, de dois a quatro dias, logo iniciando-se 2 h de iluminação (diurno). Para isso, foram coletadas quatro plantas por tratamento. Seguindo estas medições, o material foliar fresco foi coletado para análises bioquímicas. As amostras foram imediatamente colocadas em nitrogênio líquido e armazenadas a -80 °C. Para todas as análises, foram utilizadas folhas totalmente expandidas de cada planta e realizadas a cada incremento de temperatura.

## **2.2 Variáveis de crescimento**

A altura da planta foi medida da base do caule até a gema apical usando uma régua graduada e expressa em centímetros. O diâmetro do caule foi medido na base da planta usando um paquímetro digital e expresso em milímetros, ao passo que o número de folhas foi determinado contando todas aquelas com comprimento maior que 2 cm.

## **2.3 Variáveis fisiológicas**

### **2.3.1 Trocas gasosas**

Um analisador de gases infravermelho (IRGA) portátil de circuito aberto (LI-COR 6400, LI-COR, Lincoln, NE, EUA) foi usado para avaliar a taxa líquida de assimilação de CO<sub>2</sub> ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), [CO<sub>2</sub>] interno ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$ ), taxa de transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), temperatura da folha (°C), eficiência instantânea do uso da água ( $\text{EUA} = A/E$ ), eficiência intrínseca do uso da água ( $\text{EiUA} = A/g_s$ ) e eficiência instantânea de carboxilação ( $\text{EiC} = A/C_i$ ) em folhas localizadas no terço médio das plantas. As avaliações foram realizadas entre nove e dez horas, utilizando câmara foliar de 6 cm<sup>2</sup>, sob condições controladas e constantes: densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD) de 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , concentração de CO<sub>2</sub> de referência mantida em 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  e fluxo de ar constante de 300  $\mu\text{mol s}^{-1}$ .

### **2.3.2 Fluorescência da clorofila a**

O desempenho fotossintético relacionado à eficiência fotoquímica do PSII, a eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), foi avaliado nas folhas previamente usadas para as medições de trocas gasosas. As avaliações foram realizadas por meio do fluorímetro (PAM 2500, H. Walz, Effeltrich, Alemanha). As medições foram conduzidas em folhas adaptadas ao escuro por 30 minutos via cliques foliares. Para a determinação dessa eficiência máxima, foi aplicado um pulso de luz saturante de  $6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  com duração de 0,8 s.

## **2.4 Variáveis bioquímicas**

### **2.4.1 Análise de pigmentos fotossintéticos**

O material vegetal foi processado macerando discos foliares de amostras congeladas. A análise de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides foi realizada espectrofotometricamente de acordo com as fórmulas de Lichtenthaler (1987) para a extração desses pigmentos em uma mistura de acetona:água a 80% (80:20, v/v).

### **2.4.2 Análise da atividade de enzimas antioxidantes**

Para a preparação dos extratos enzimáticos, cada amostra foi homogeneizada em 1 mL de tampão de extração contendo 200 mM Tris-HCl (pH 8.0), 15 mM  $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ , 40 mM  $\beta$ -mercaptoetanol, 4 mM DTT, 2% (v/v) Triton X-100, coquetel inibidor de protease (Complete™, livre de EDTA) e 10% (v/v) glicerol. Durante a homogeneização, 1% (p/v) de polivinilpolipirrolidona (PVPP) foi adicionado. Os homogeneizados foram centrifugados a  $13.000 \times g$  por 20 min a 4 °C. No sobrenadante coletado, as atividades das enzimas SOD, APX, GR e CAT foram determinadas espectrofotometricamente seguindo os protocolos de reação descritos por Ramalho *et al.* (2018).

### **2.4.3 Quantificação de proteínas de choque térmico**

A quantificação da proteína de choque térmico de 70 kDa (HSP70) foi realizada em amostras de 100 mg de material foliar congelado, de acordo com Martins *et al.* (2016), via ensaio de imunoabsorção enzimática (ELISA) em microplacas (Costar, Corning, NY, EUA).

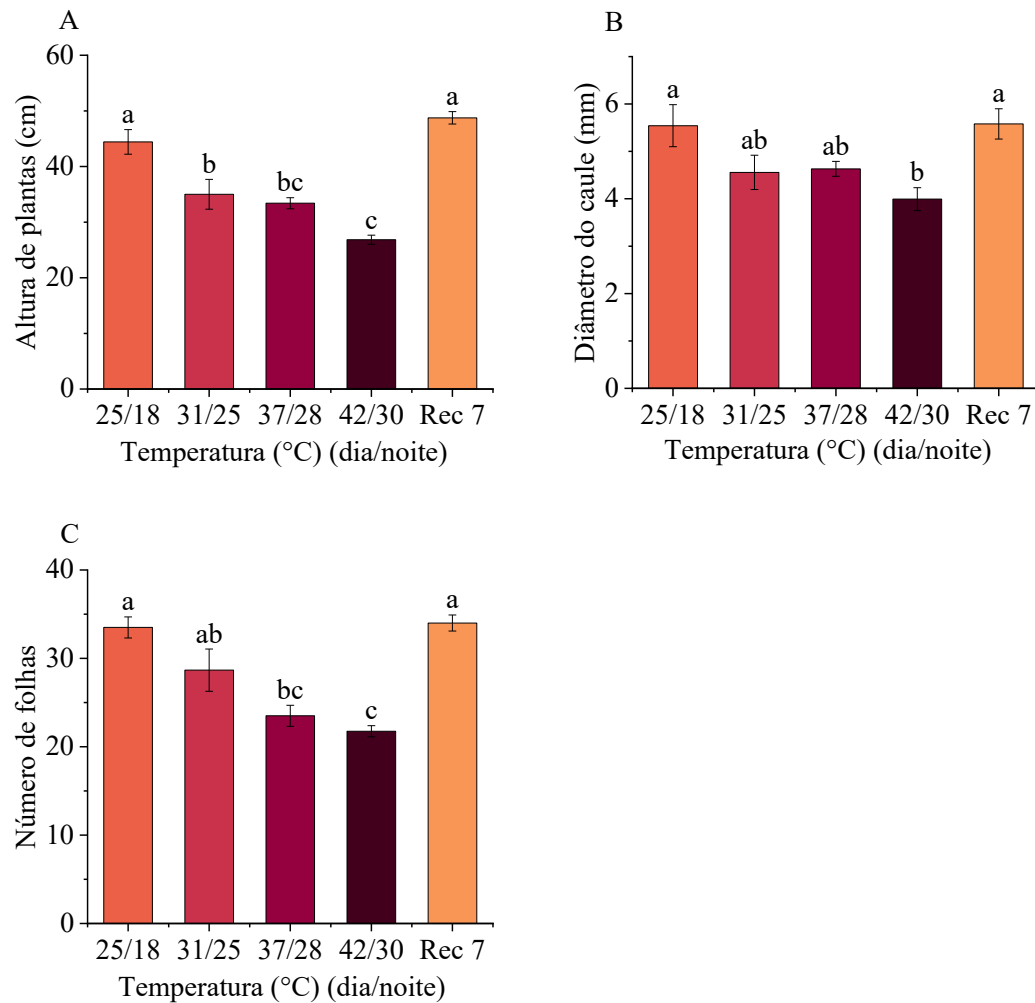
## 2.5 Análise de dados

Os pressupostos de normalidade e homogeneidade de variância foram verificados usando os testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Os dados foram analisados usando a análise de variância (ANOVA) para avaliar os efeitos dos tratamentos de temperatura. Comparações de médias foram realizadas usando o teste de Tukey (HSD) a um nível de significância de 5% ( $p \leq 0,05$ ). A análise de componentes principais (PCA) foi realizada para avaliar a relação entre os regimes térmicos e as variáveis analisadas. Adicionalmente, análise de correlação de Pearson foi conduzida para avaliar as associações entre as variáveis estudadas. Todas as análises estatísticas foram realizadas usando o *software* R versão 4.4.1 (R Core Team, 2023), utilizando os pacotes ‘car’ para o teste de Levene e ‘stats’ para as demais análises univariadas e multivariadas.

## 3. RESULTADOS

### 3.1 Crescimento

Diferenças significativas na altura da planta, diâmetro do caule e número de folhas foram observadas entre os tratamentos térmicos (Figura 2). Sob temperatura de controle (25/18 °C), as plantas apresentaram os maiores valores de altura, os quais diminuíram com o aumento da temperatura (Figura 2A). Assim, foi detectada redução de 24,88% na altura das plantas de *Amaranthus hybridus* a 37/28 °C, e uma redução de 21,22% foi detectada a 31/25 °C (Figura 2A). Os menores valores de altura da planta foram encontrados na temperatura mais elevada (42/30 °C) (Figura 2A). No entanto, os resultados obtidos no período de recuperação demonstraram a capacidade de *A. hybridus* se restabelecer após o estresse térmico, uma vez que os valores neste período foram semelhantes aos do tratamento de controle (Figura 2A).



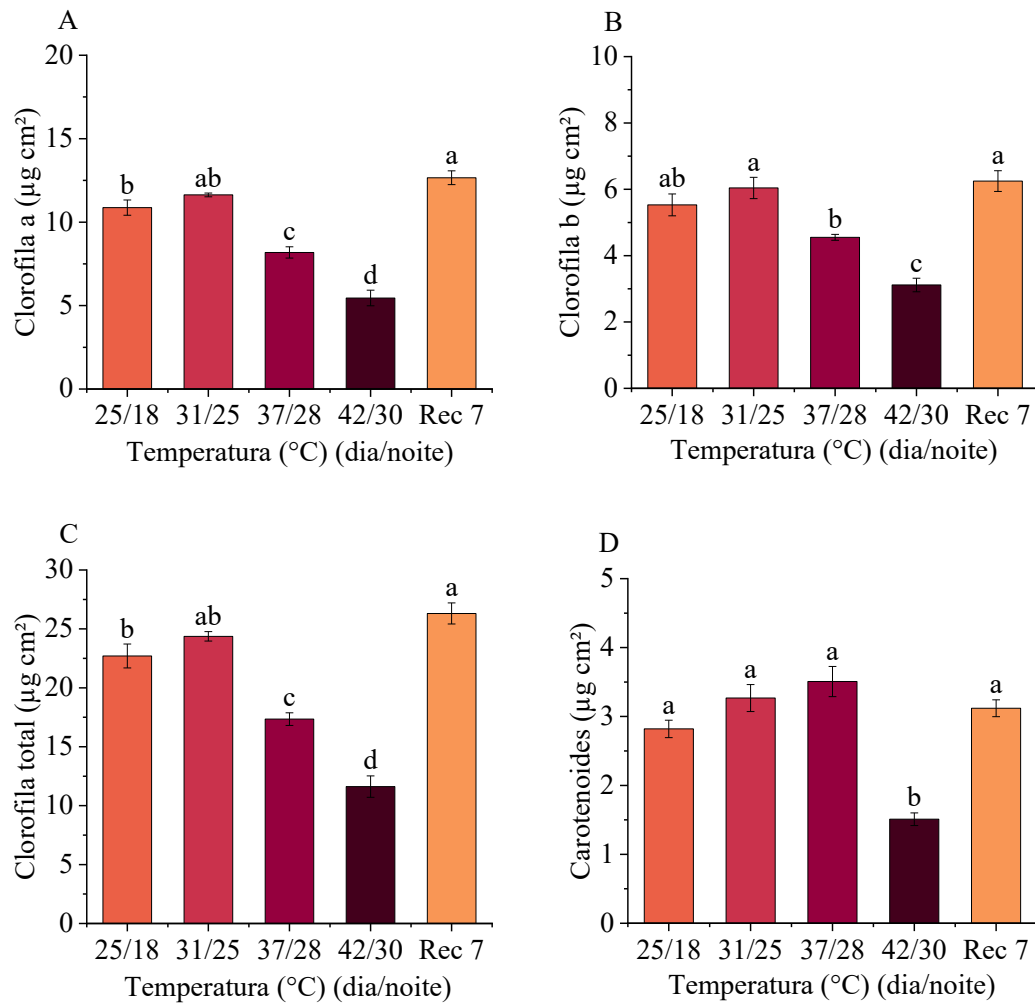
**Figura 2.** Altura da planta (A), diâmetro do caule (B) e número de folhas (C) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18 °C), moderado (31/25 °C), severo (37/28 °C), extremo (42/30 °C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Fonte: A autora (2026).

O aumento gradual da temperatura até 42/30 °C resultou numa diminuição de 27,98% na altura da planta, evidenciando efeito prejudicial do estresse térmico no desempenho do crescimento (Figura 2B). No entanto, o período de recuperação permitiu o restabelecimento morfológico, com aumento de 28,5% no diâmetro do caule (Figura 2B). Notavelmente, à medida que a temperatura aumentou, o número de folhas diminuiu (Figura 2C). A diminuição observada foi de 35,08% até a temperatura mais elevada (42/30 °C) (Figura 2C). Durante o período de recuperação, quando as plantas retornaram às condições normais de temperatura, as plantas de *A. hybridus* apresentaram crescimento foliar semelhante ao da fase inicial quando

foram submetidas a uma temperatura de 25/18 °C (controle) (Figura 2C). Como resultado, o aumento observado no período de recuperação foi de 36,03% (Figura 2C).

### 3.2 *Pigmentos fotossintéticos*

Diferenças significativas foram observadas no conteúdo de pigmentos fotossintéticos entre os tratamentos térmicos (Figura 3). Para todos os pigmentos fotossintéticos, observou-se um aumento significativo ( $p < 0,05$ ) com o tratamento de 31/25 °C, onde foram registrados os maiores valores (Figura 3). O choque térmico induziu uma diminuição de 49,82% no conteúdo de clorofila *a* em relação à concentração máxima medida a 31/25 °C na recuperação (Figura 3A). Após o estresse, o conteúdo de clorofila *a* aumentou 56,91% em comparação ao tratamento controle (Figura 3A). A diminuição na clorofila *b* durante o choque térmico foi de 43,66% em relação ao controle e 50,13% em comparação com o maior valor observado a 31/25 °C (Figura 3B). Além disso, notou-se um comportamento semelhante ao observado para a clorofila *a*, com o período de recuperação levando a um aumento de 48,42% (Figura 3B).

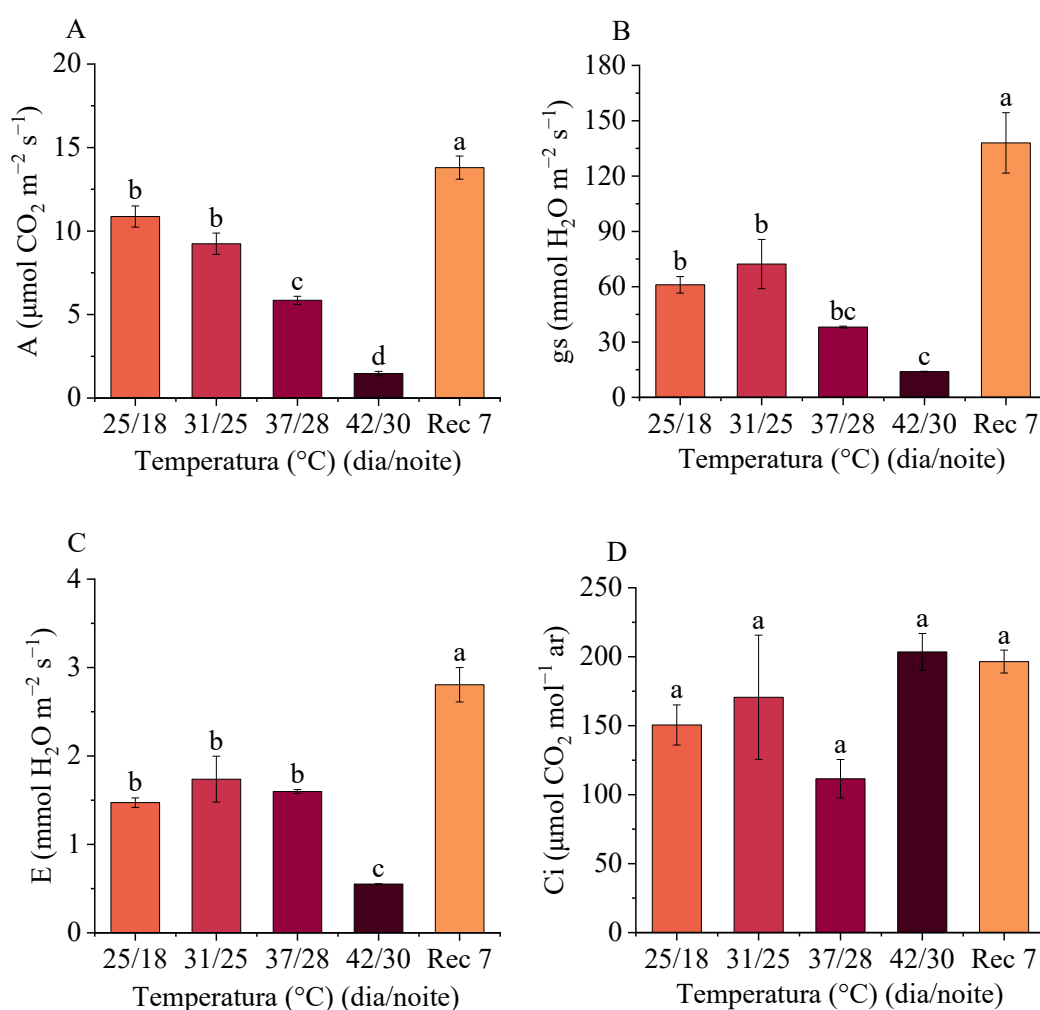


**Figura 3:** Clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25 °C), severo (37/28 °C), extremo (42/30 °C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Fonte: A autora (2026).

Na clorofila total, a diminuição observada na temperatura mais elevada foi de 46,44% em relação ao controle e 56,95% em comparação com o maior valor obtido (Figura 3C). No período de recuperação, *A. hybridus* mostrou aumento de 51,58% na clorofila total (Figura 3C). Os carotenoides apresentaram os menores valores no tratamento de choque térmico, com diminuição de até 52,35%. No entanto, durante a recuperação, observamos aumento de 55,86% nesta variável (Figura 3D).

### 3.3 Trocas gasosas

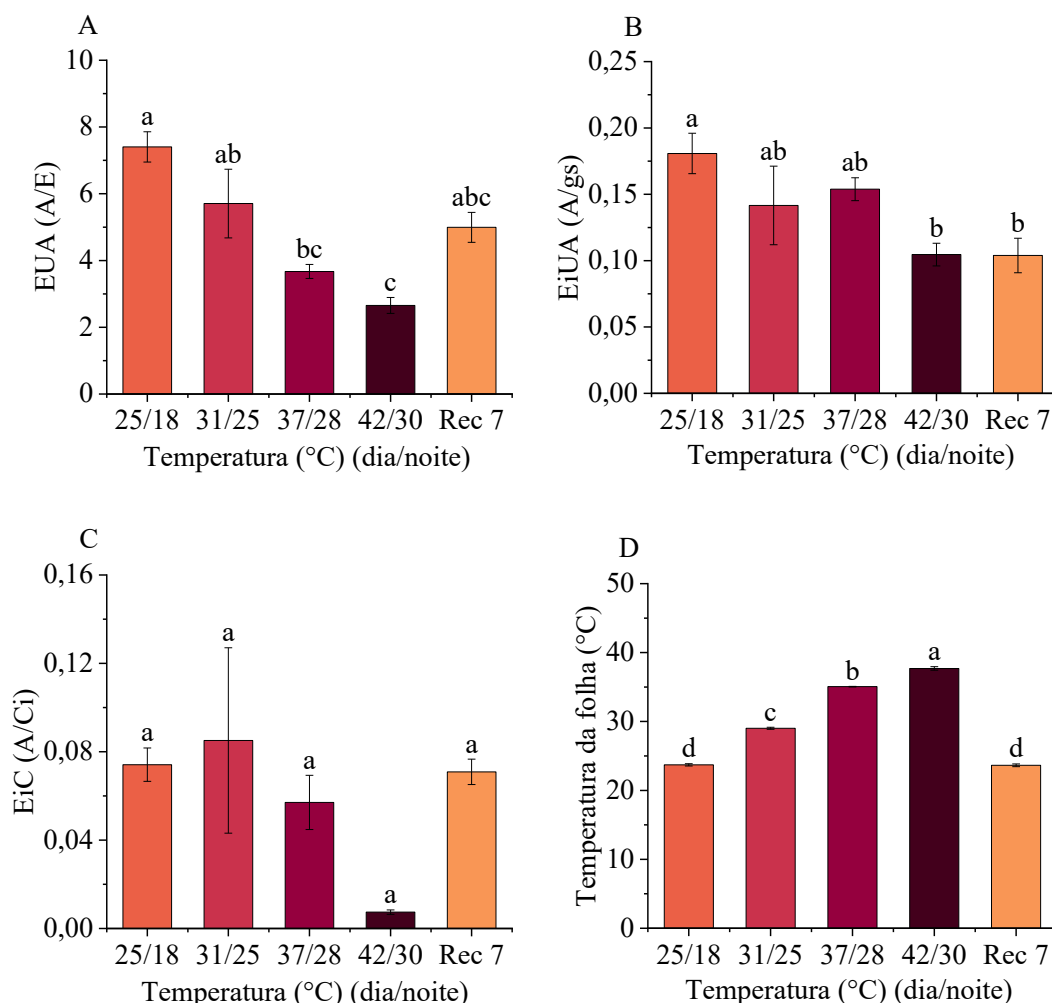
A taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, condutância estomática, transpiração, eficiência instantânea do uso da água, eficiência intrínseca do uso da água e temperatura da folha diferiram significativamente entre os tratamentos (Figuras 4 e 5). O estresse térmico reduziu a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (*A*) (Figura 4A). Quando submetidas a uma temperatura de 37/28 °C, observou-se uma redução de 46,17%, e com a temperatura responsável pelo choque térmico (42/30 °C) a redução em *A* foi de 86,53%, demonstrando disfunção no processo fotossintético (Figura 4A).



**Figura 4:** Taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> – *A* (A), condutância estomática – *gs* (B), taxa de transpiração – *E* (C) e concentração interna de CO<sub>2</sub> – *Ci* (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25°C), severo (37/28°C), extremo (42/30°C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Fonte: A autora (2026).

Apesar da severa diminuição em  $A$  sob estresse térmico, as plantas de *A. hybridus* apresentaram recuperação significativa. Os maiores valores de  $A$  foram registrados após sete dias de recuperação (Rec 7) (Figura 4A). A condutância estomática ( $g_s$ ) apresentou comportamento semelhante ao observado para a taxa de assimilação líquida ( $A$ ) (Figura 4B). A maior abertura estomática ocorreu no período de recuperação, com um aumento de 89,88% após o choque térmico. Em contrapartida, sob alta temperatura (42/30 °C), houve redução de 80,67% na  $g_s$ . Assim como a taxa líquida de assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ), a transpiração ( $E$ ) é também uma variável altamente modulada pela condutância estomática ( $g_s$ ), conforme observado nos resultados (Figura 4C). Assim, os maiores valores encontrados para  $E$  foram no período de recuperação, com aumento de 68,34% (Figura 4C). Durante o choque térmico,  $E$  diminuiu 68,44% (Figura 4C). Apesar das variações nas trocas gasosas com o aumento gradual da temperatura, a concentração interna de carbono ( $C_i$ ) permaneceu constante, não sendo detectadas diferenças significativas entre os tratamentos (Figura 4D).

Para a eficiência instantânea do uso da água (EUA), o aumento gradual da temperatura causou redução de 64,16% na condição de choque térmico (Figura 5A). Durante o período de recuperação, a EUA das plantas melhorou, com aumento de 46,85% (Figura 5A). Os maiores valores foram encontrados no tratamento de controle e à medida que a temperatura aumentou essa eficiência diminuiu (Figura 5A).



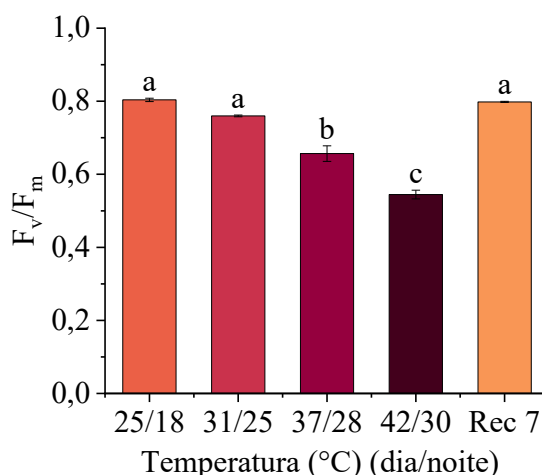
**Figura 5:** Eficiência instantânea do uso da água (EUA) (A), eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) (B), eficiência instantânea de carboxilação (EiC) (C) e temperatura da folha (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18 °C), moderado (31/25 °C), severo (37/28 °C), extremo (42/30 °C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Fonte: A autora (2025).

A eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) não aumentou durante o período de recuperação (Figura 5B). O choque térmico reduziu a EiUA em 42,23%, sendo os maiores valores obtidos no tratamento de controle, e a redução nesta eficiência ocorreu gradualmente (Figura 5B). Para a eficiência instantânea de carboxilação (EiC), não foram detectadas diferenças significativas entre os tratamentos térmicos (Figura 5C). Com a elevação gradual da temperatura, a temperatura superficial das folhas de *A. hybridus* aumentou (Figura 5D). Como resultado, um aumento de 37,09% foi observado sob choque térmico (Figura 5D). A

aclimação das plantas no período de recuperação causou resfriamento foliar, observando-se redução de 37,28% na temperatura da folha (Figura 5D).

### 3.4 Fluorescência da clorofila

A exposição de *A. hybridus* a diferentes condições térmicas influenciou significativamente a eficiência do aparelho fotossintético e a ativação do sistema antioxidante. Como mostrado na Figura 6A, a eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) diminuiu progressivamente com o aumento da temperatura dia/noite. Comparado com o tratamento de controle (25/18 °C), o  $F_v/F_m$  diminuiu 5,5% a 31/25 °C, 18,3% a 37/28 °C e 32,2% a 42/30 °C. Após o período de recuperação, a eficiência aumentou 46,6% em comparação ao tratamento mais severo (42/30 °C) e retornou a um valor que foi apenas 0,7% menor que o do controle.

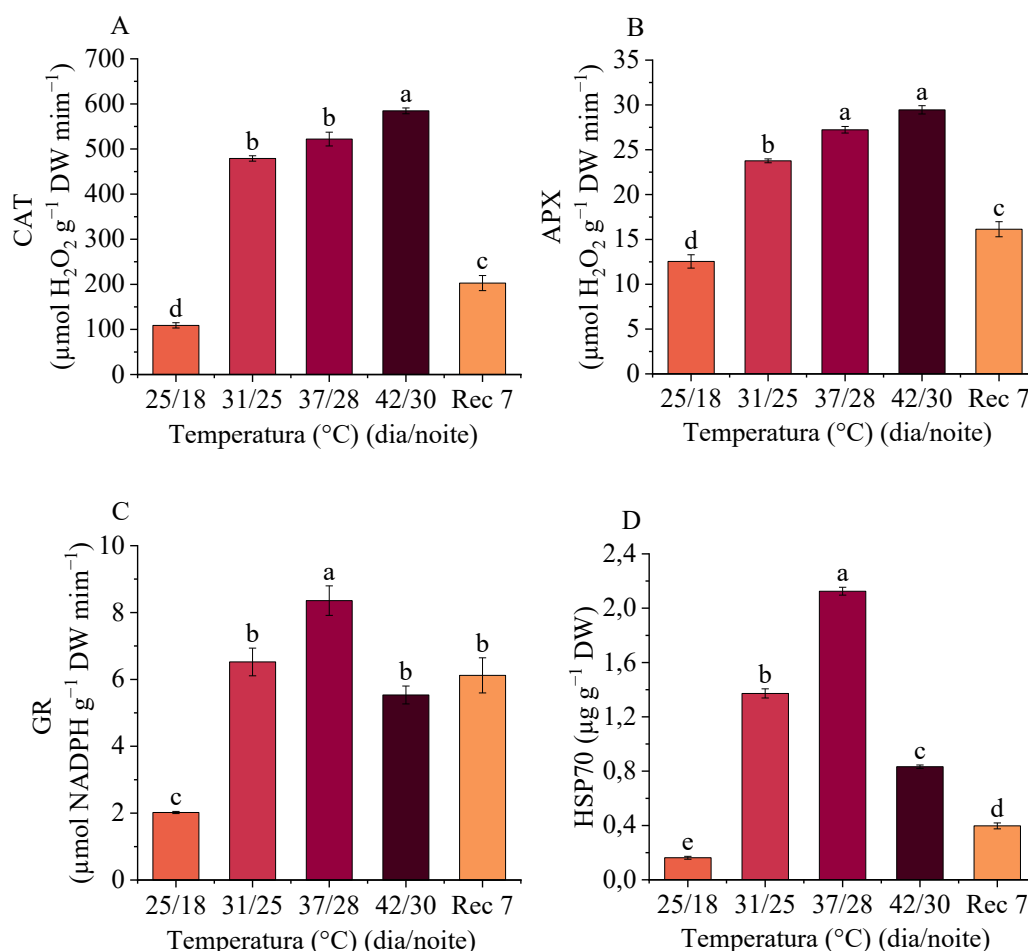


**Figura 6.** Eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25°C), severo (37/28°C), extremo (42/30°C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Fonte: A autora (2026).

### 3.5 Enzimas antioxidantes e proteínas de choque térmico

As enzimas antioxidantes foram significativamente ativadas com o aumento da temperatura, como mostrado na Figura 7. A atividade da catalase (CAT) (Figura 7A) aumentou, com 77,1, 77,6 e 81,4% dos valores obtidos a 31/25, 37/28 e 42/30 °C, respectivamente,

correspondendo a um aumento em comparação às condições de controle (25/18 °C). A ascorbato peroxidase (APX) (Figura 7B) foi aumentada em todos os tratamentos térmicos, com aumentos de 47,2, 54 e 57,4% comparados com o controle, a 31/25, 37/28 e 42/30 °C, respectivamente. Após a recuperação, houve redução de 45,2% do valor máximo (42/30 °C), embora os valores tenham permanecido 22,3% maiores que os do controle.

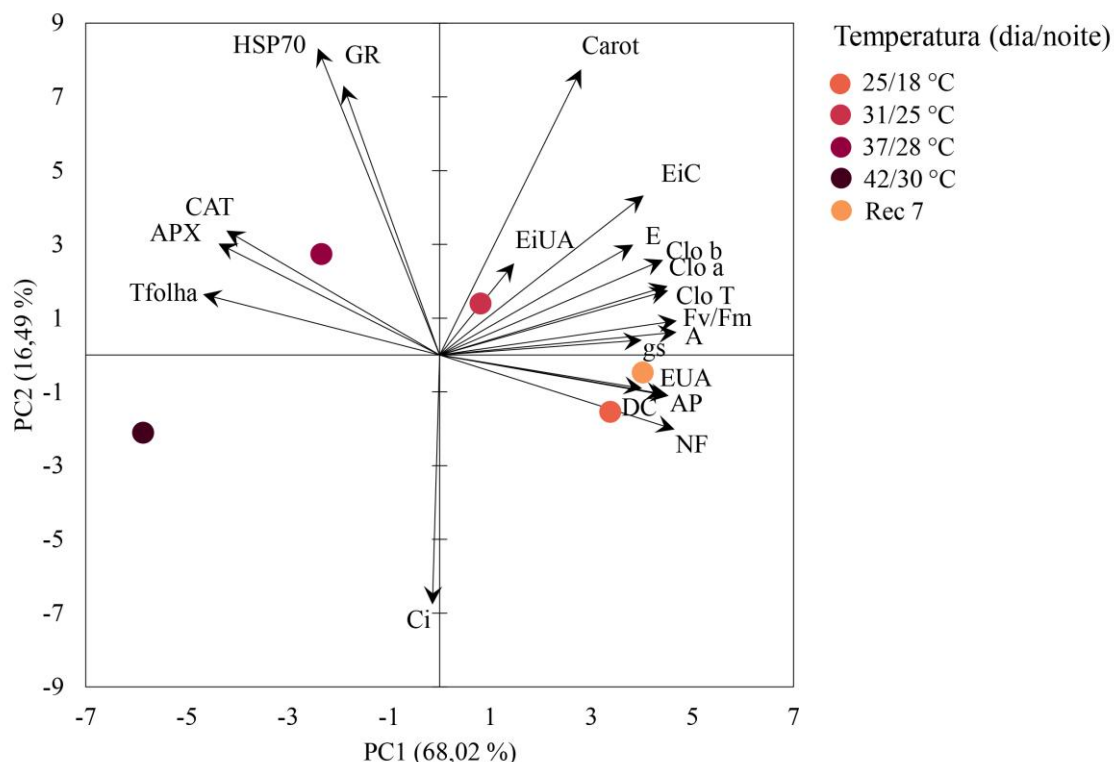


**Figura 7:** Atividades das enzimas antioxidantes catalase (CAT) (A), ascorbato peroxidase (APX) (B) e glutatona redutase (GR) (C) e a concentração da proteína de choque térmico HSP70 (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25°C), severo (37/28°C), extremo (42/30°C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. Os valores representam as médias  $\pm$  erros padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Fonte: A autora (2026).

A atividade de glutatona redutase (Figura 7C) aumentou em 69,0, 76,7 e 63,0% comparado com o do controle a 31/25, 37/28 e 42/30 °C, respectivamente. Durante a recuperação, sua atividade excedeu o nível alto anterior em 9,5% e permaneceu 65,7% maior que a do controle. Além das enzimas antioxidantes, a proteína de choque térmico HSP70

(Figura 7D) também foi significativamente induzida em resposta a altas temperaturas, com 77,3, 78,7 e 81,3% dos valores finais aumentando em comparação ao controle nas temperaturas de 31/25, 37/28 e 42/30 °C, respectivamente. Após o período de recuperação, a expressão de HSP70 diminuiu 65,1% do valor máximo (42/30 °C), mas permaneceu 46,4% acima do nível observado no controle.

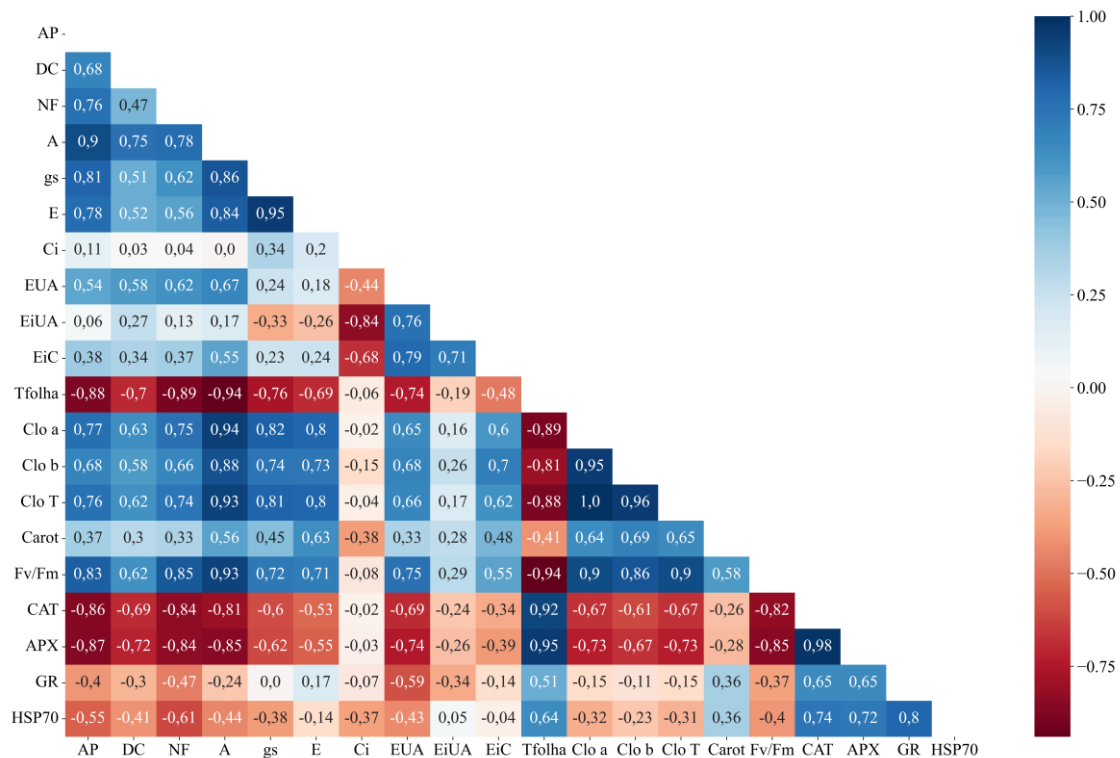
A análise de componentes principais (PCA) revelou separação clara entre os tratamentos térmicos com base nas variáveis morfofisiológicas e bioquímicas avaliadas, com os dois primeiros componentes explicando 82,7% da variância total (PC1: 67,3%; PC2: 15,4%) (Figura 8). As plantas mantidas a uma temperatura de 25/18 °C (controle) apresentaram associações positivas com variáveis relacionadas ao desempenho fotossintético e crescimento, tais como a taxa líquida de assimilação de CO<sub>2</sub> (*A*), condutância estomática (*g<sub>s</sub>*), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), clorofila total (Clo T), transpiração (*E*), diâmetro do caule (DC), altura da planta (AP), número de folhas (NF), eficiência quântica do fotossistema II (*F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>*) e eficiência instantânea no uso da água (EUA) (Figura 8). O tratamento a 31/25 °C (moderado) apresentou posição intermediária, sem fortes associações positivas ou negativas com os vetores das variáveis (Figura 8). Por outro lado, o tratamento a 37/28 °C (severo) esteve intimamente relacionado a variáveis de resposta ao estresse, tais como a proteína de choque térmico HSP70 e glutatona redutase (GR) (Figura 8). Plantas expostas a uma temperatura de 42/30 °C (extremo) foram positivamente associadas com variáveis antioxidantes, tais como as atividades das enzimas ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT), além do aumento na temperatura da folha (Tfolha) (Figura 8). A condição de recuperação (Rec 7), por sua vez, esteve relacionada à condutância estomática (*g<sub>s</sub>*) e outras variáveis fisiológicas, tais como *A*, *E* e AP (Figura 8).



**Figura 8:** Análise de componentes principais (PCA) baseada em variáveis morfofisiológicas e bioquímicas em folhas de *Amaranthus hybridus* submetidas a diferentes regimes térmicos: controle (25/18°C), moderado (31/25°C), severo (37/28°C), extremo (42/30°C) e recuperação (Rec 7) do estresse térmico. AP – altura da planta; DC – diâmetro do caule; NF – número de folhas; A – taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>; gs – condutância estomática; E – transpiração; Ci – [CO<sub>2</sub>] interna; EUA – eficiência instantânea do uso da água; EiUA – eficiência intrínseca do uso da água; EiC – eficiência instantânea de carboxilação; Tfolha – temperatura da folha; Clo a – clorofila a; Clo b – clorofila b; Clo T – clorofila total; Carot – carotenoides; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> – eficiência quântica máxima do fotossistema II; CAT – catalase; APX – ascorbato peroxidase; GR – glutathione redutase; HSP70 – proteína de choque térmico 70. Fonte: A autora (2026).

A matriz de correlação revelou forte correlação negativa entre a temperatura da folha (Tfolha) e a eficiência quântica do fotossistema II (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) ( $r = -0,94$ ) (Figura 9). Esta elevação térmica também foi negativamente correlacionada com a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A,  $r = -0,94$ ), condutância estomática (gs,  $r = -0,96$ ) e transpiração (E,  $r = -0,95$ ) (Figura 9). Por outro lado, variáveis antioxidantes como CAT, APX e GR foram significativamente correlacionadas positivamente com a temperatura da folha ( $r = 0,92$ ;  $0,95$  e  $0,51$ , respectivamente) (Figura 9). Este padrão também foi observado para HSP70, positivamente correlacionada com GR ( $r = 0,80$ ), CAT ( $r = 0,74$ ) e APX ( $r = 0,72$ ) (Figura 9). O conteúdo de clorofila total (Clo T) foi fortemente correlacionado negativamente com a temperatura da folha (Tfolha,  $r = -0,88$ ) e significativamente correlacionado negativamente com as enzimas antioxidantes CAT ( $r = -0,73$ ) e APX ( $r = -0,67$ ). Por outro lado, o conteúdo de clorofila total

foi fortemente correlacionado positivamente com a eficiência quântica do fotossistema II (PSII) ( $F_v/F_m$ ,  $r = 0,90$ ).



**Figura 9:** Matriz de correlação entre as variáveis fisiológicas e bioquímicas de *Amaranthus hybridus* em resposta ao estresse térmico. As cores indicam a direção e magnitude das correlações de Pearson. AP – altura da planta; DC – diâmetro do caule; NF – número de folhas; A – taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>; gs – condutância estomática; E – transpiração; Ci – [CO<sub>2</sub>] interna; EUA – eficiência instantânea do uso da água; EiUA – eficiência intrínseca do uso da água; EiC – eficiência instantânea de carboxilação; Tfolha – temperatura da folha; Clo a – clorofila a; Clo b – clorofila b; Clo T – clorofila total; Carot – carotenoides; Fv/Fm – eficiência quântica máxima do fotossistema II; CAT – catalase; APX – ascorbato peroxidase; GR – glutathione reductase; HSP70 – proteína de choque térmico 70. Fonte: A autora (2026).

#### 4. DISCUSSÃO

Plantas expostas ao estresse térmico exibem ampla gama de respostas na morfofisiologia e nas vias bioquímicas, que são moduladas pela intensidade e duração do estresse (Ishimaru *et al.*, 2016; Jagadish *et al.*, 2021). Além disso, há um interesse crescente na busca por respostas que incluam a taxa de recuperação das espécies após o estresse como alternativa para desenvolver cultivares tolerantes e, no caso de plantas daninhas, identificar quais mecanismos adaptativos existem para manter a sobrevivência destas espécies diante das mudanças climáticas (Janni *et al.*, 2020). *Amaranthus* spp. são conhecidos pela sua resiliência, com a capacidade de se estabelecer em condições adversas, característica atribuída a particularidades

específicas da espécie (Reyes-Rosales *et al.*, 2023). Por exemplo, a modulação diferencial das respostas bioquímicas e fisiológicas está sendo projetada para reduzir os danos morfológicos relatados anteriormente (Cisneros-Hernández *et al.*, 2021). Reyes-Rosales *et al.* (2023) relataram que, após exposição ao estresse térmico, plantas de *Amaranthus* reparam os seus tecidos e reativam as suas funções metabólicas normais, tal como observado no presente estudo.

No presente estudo, evidenciou-se que o aumento da severidade do estresse térmico reduziu os parâmetros de crescimento. A diminuição da altura das plantas de *A. hybridus* a partir do aumento da temperatura pode ser explicada pela inibição da divisão e expansão celular relatada em estudos com estresse térmico (Fortunato *et al.*, 2023; Yousaf *et al.*, 2023). Considerando os resultados obtidos, este efeito pode ser associado a um mecanismo de autoproteção que aloca fotoassimilados para preservar a sobrevivência, reduzindo assim o número de componentes morfológicos (Lal *et al.*, 2022). Da mesma forma, uma redução do diâmetro do caule sob estresse pode confirmar o impacto nos fotoassimilados, evidenciando redirecionamento do metabolismo para respostas de aclimação (Visakh *et al.*, 2024; Samanta and Roychoudhury, 2025). As características morfológicas de altura e diâmetro do caule em *A. hybridus* durante o período de recuperação podem indicar que esta espécie exibe ampla plasticidade morfofisiológica, contornando o crescimento estrutural afetado pelo choque térmico (Reyes-Rosales *et al.*, 2023). A senescência foliar, observada como massa foliar reduzida após o choque térmico, pode afetar a eficiência fotossintética ao diminuir a recuperação de recursos pela fonte (folha) (Qu *et al.*, 2023). No entanto, sob uma perspectiva de resiliência, a queda das folhas observada durante o choque térmico pode ser considerada uma medida alternativa para reduzir a demanda transpiratória e conservar recursos vitais (Tan *et al.*, 2023).

Com relação aos pigmentos fotossintéticos, o aumento da temperatura (31/25 °C) resultou em valores mais elevados para estes parâmetros, indicando que esta faixa de temperatura pode ser considerada ótima para a síntese e acúmulo de pigmentos em *A. hybridus*. Notavelmente, alterações nos pigmentos fotossintéticos durante o choque térmico estão correlacionadas com a desestabilização do aparelho fotossintético durante este período. Estas alterações podem ser classificadas como marcadores dos efeitos do estresse térmico em *A. hybridus*, sendo a labilidade da molécula a característica determinante das respostas a altas temperaturas (Romanenko *et al.*, 2022).

A redução dos pigmentos fotossintéticos observada em *A. hybridus* pode indicar que o dano térmico aos pigmentos está associado tanto ao dano estrutural na membrana do tilacoide

quanto à inibição de enzimas envolvidas na biossíntese de clorofila (Hong *et al.*, 2023). Este fenômeno pode influenciar diretamente o processo fotossintético, que pode ser desestabilizado a partir da redução de pigmentos essenciais. Alterações nos pigmentos fotossintéticos podem confirmar o dano oxidativo. No entanto, a capacidade de *A. hybridus* de superar o fotodano depende do equilíbrio entre dano e reparo (Goel *et al.*, 2023). Deryabin e Popov (2024), estudando *Amaranthus caudatus* L., relataram que a 30 °C os níveis de clorofila atingiram seus valores mais altos e, com um aumento gradual da temperatura, este parâmetro diminuiu nesta espécie. A queda acentuada nos carotenoides demonstra a sensibilidade do sistema fotoprotetor, essencial para dissipar o excesso de energia e neutralizar EROs (Kim *et al.*, 2021). Este padrão de diminuição de pigmentos fotossintéticos em espécies C<sub>4</sub> expostas a altas temperaturas foi relatado anteriormente por Mustafa *et al.* (2021), que atribuíram esta redução ao aumento da atividade de enzimas degradadoras de clorofila sob estas condições. No entanto, observou-se que, apesar da diminuição dos pigmentos, *A. hybridus* demonstrou capacidade de regeneração refletida na plasticidade fisiológica frente ao estresse térmico durante o período de recuperação, o que pode ser mediado pelo aumento da atividade de enzimas antioxidantes e proteínas de reparo (HSP70) (Lee *et al.*, 2023).

As trocas gasosas são fortemente afetadas pelo estresse térmico (Hoshikawa *et al.*, 2021). O processo fotossintético é geralmente suscetível a altas temperaturas. No presente estudo, a taxa fotossintética líquida sob estresse térmico foi associada a alterações na ultraestrutura do cloroplasto, fosforilação e fluxo de elétrons (Zahra *et al.*, 2023). Neste contexto, a limitação da fotossíntese sob choque térmico (42/30 °C) pode ter sido causada por alterações ao nível estomático ou não estomático. Notavelmente, por ser uma espécie C<sub>4</sub> (*A. hybridus*), a diminuição em *A* causada por altas temperaturas pode estar associada à desativação da Rubisco e ao acúmulo de inibidores que reduzem sua atividade (Zhang *et al.*, 2025). A redução da condutância estomática e transpiração observada é caracterizada como estratégia adaptativa desta espécie face a condições adversas. Este mecanismo de fechamento estomático e redução da transpiração é considerado a primeira linha de defesa das plantas contra o calor (Iqbal *et al.*, 2022). Venios *et al.* (2025) relataram que o estresse térmico é geralmente acompanhado por alto déficit de pressão de vapor, que cria um desequilíbrio hidráulico na direção do fluxo transpiratório, desencadeando o fechamento estomático para prevenir a cavitação do xilema e a perda excessiva de água. As respostas fotossintéticas ao estresse térmico são específicas da espécie, mas em geral os efeitos deletérios deste estresse em taxas

fotossintéticas mais baixas resultam de alterações nas membranas dos tilacoides que as desestabilizam (Zahra *et al.*, 2023).

A recuperação fotossintética de *A. hybridus* é essencial à sua sobrevivência, e esta recuperação envolve a ativação e reorganização de diversas vias metabólicas e estruturais que reparam os danos induzidos pelo stress térmico (Manaa *et al.*, 2021; Mu *et al.*, 2021). A eficiência deste processo exige a restauração da arquitetura tridimensional das membranas dos tilacoides, organizadas em regiões de *grana* (empilhadas) e lamelas do estroma. Chovancek *et al.* (2021) relataram, no seu estudo com gramíneas (C4), que essa recuperação depende da interação de sistemas de sinalização redox com a regulação de prótons. Essa dinâmica requer estrutura membranar intacta e bem distribuída espacialmente, onde o transporte de prótons e o gradiente eletroquímico estão diretamente ligados à atividade da ATP sintase, respondendo às exigências energéticas da fotossíntese no período de recuperação após o estresse.

A resposta primária das plantas submetidas ao estresse térmico é o fechamento estomático, que se reflete na redução de *g<sub>s</sub>*. No presente estudo, este resultado foi paralelo a uma diminuição em *A* e *E*, servindo como estratégia alternativa para minimizar danos às trocas gasosas. Como observamos efeitos nas trocas gasosas, *A. hybridus* pode ter se aclimatado termicamente ao choque térmico a partir de ajustes nas reações fotoquímicas e na carboxilação da Rubisco, como já observado em espécies C<sub>4</sub> por Broberg *et al.* (2023). Com o aumento gradual da temperatura, observamos redução acentuada da eficiência instantânea do uso da água e da eficiência intrínseca do uso da água (Figura 5), evidenciando mudança no equilíbrio entre a assimilação de carbono e a perda estomática de água. No entanto, *A. hybridus* mostrou capacidade parcial de restabelecer estas relações. A recuperação de espécies de *Amaranthus* pode estar associada à reorganização de sistemas de defesa enzimáticos e não enzimáticos (Cechin *et al.*, 2022). O aumento na temperatura da folha durante o choque térmico confirma o impacto das ondas de calor neste fenômeno. Durante o período de recuperação, observamos uma redução na temperatura da folha, possivelmente devido à aclimação por meio de mecanismos de resfriamento evaporativo e ajustes morfofisiológicos (Jagadish *et al.*, 2021; Lal *et al.*, 2022).

Os danos à fotossíntese causados pelo estresse térmico também podem ser demonstrados pela fluorescência da clorofila, que reflete o destino da energia luminosa e é um mecanismo essencial para fornecer informações sobre a dissipação de calor e a eficiência quântica fotossintética (Moore *et al.*, 2021). A diminuição progressiva em  $F_v/F_m$  indica que a 37/28 °C a eficiência do FSII diminui. Sob estresse térmico, ocorrem alterações na fluidez da membrana

dos tilacoides que levam ao seu desarranjo estrutural, resultando no aumento da permeabilidade iônica e impedindo a formação do gradiente eletroquímico de  $H^+$ . Este colapso funcional agrava a absorção de energia, indicando possível dano fotooxidativo e a desnaturação de proteínas do complexo, como a D1 (Li *et al.*, 2023a). No entanto, os resultados do período de recuperação indicam que *A. hybridus* exibiu danos reversíveis e resiliência, o que pode ser atribuído a mecanismos de reparo do fotossistema II envolvendo a defesa antioxidante (Ru *et al.*, 2023). O  $F_v/F_m$  reflete a eficiência da absorção de energia pelos centros de reação do PSII, indicando as condições sob as quais *A. hybridus* exibe máxima eficiência quântica, proporcional ao número de centros de reação ativos (Li *et al.*, 2023). Diversos estudos mostraram que o estresse térmico leva a alterações nos fotossistemas e na cadeia de transporte de elétrons (Wang *et al.*, 2022; Kreslavski *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2023). Neste contexto, Netshimbupfe *et al.* (2022) relataram que as respostas nos parâmetros de fluorescência da clorofila diferem de acordo com o estresse imposto, duração, intensidade e espécie. Estes autores relataram que *Amaranthus caudatus* e *Amaranthus hypochondriacus* a 40°C apresentaram redução significativa em  $F_v/F_m$ , atribuída à inibição da atividade do PSII, à ruptura do complexo antena do PSII e à capacidade reduzida de recuperação da Rubisco. Goel *et al.* (2023) avaliaram os efeitos do estresse térmico no  $F_v/F_m$  e, posteriormente, a recuperação de *A. hypochondriacus*, relatando que a recuperação pós-estresse pode ser explicada por fatores de choque térmico (Hsfs) que têm como alvo proteínas de choque térmico (HSPs), as quais conferem resiliência sob estresse térmico e atuam como chaperonas moleculares para a restauração da homeostase proteica.

Os ajustes fisiológicos e bioquímicos, assim como enzimáticos, foram evidenciados pelo aumento progressivo da atividade de enzimas antioxidantes [catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX) e glutathione redutase (GR)]. Os resultados confirmaram o estresse oxidativo induzido pelo aumento gradual da temperatura, visto que o aumento da atividade de enzimas antioxidantes é uma premissa de um mecanismo regulatório contra estas condições (Kerchev e Van Breusegem, 2022). O acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) promovido pelo estresse térmico também pode ser considerado um sinal para a ativação dos mecanismos de defesa de *A. hybridus*. Neste contexto, constatamos que as respostas relacionadas à fotossíntese, pigmentos e enzimas antioxidantes indicam que as EROs produzidas nos cloroplastos servem para ativar a sinalização retrógrada responsável pela sinalização de estresse térmico e a modificação da expressão gênica que promove a manutenção metabólica e molecular para possível aclimação ao estresse aplicado (Fortunato *et al.*, 2023).

Estudos com plantas  $C_4$  relataram que à medida que a intensidade do estresse aumenta

a atividade da CAT também aumenta, como estratégia de aclimação do sistema antioxidante (Devi *et al.*, 2012; Janmohammadi *et al.*, 2012; Tyagi *et al.*, 2017). A APX é uma enzima chave do ciclo ascorbato-glutationa que desempenha papel essencial na detoxificação celular ao reduzir  $H_2O_2$  em água a partir do uso de ascorbato como doador de elétrons (Silva *et al.*, 2024).

O comportamento semelhante das atividades de CAT e APX demonstrou clara sinergia no sistema de defesa antioxidante de *A. hybridus*, confirmando que a tolerância da planta ao estresse está ligada a um mecanismo eficiente de neutralização de EROs (Al-Zahrani *et al.*, 2022). Esta resposta em *A. hybridus* reflete a alta capacidade de reparação de danos oxidativos característica de espécies  $C_4$  do gênero *Amaranthus* (Khamis *et al.*, 2025). Além disso, a resposta integrada da GR evidenciada neste estudo foi crucial para manter a razão GSSG/GSH e sustentar o ciclo ascorbato-glutationa (Mishra *et al.*, 2023; Verma and Singh, 2021). Consequentemente, a atividade conjunta de GR, CAT e APX justifica a maior retenção de pigmentos fotossintéticos e a estabilidade das membranas observadas em *A. hybridus*, fatores que se traduzem na maior resiliência geral da planta ao estresse térmico (Li *et al.*, 2023b; Sharma *et al.*, 2024).

Proteínas de choque térmico (HSP70s) estão associadas à defesa das plantas contra altas temperaturas, e sua expressão é coordenada por meio da atividade de fatores de transcrição de choque térmico (HSTFs) (Batoool *et al.*, 2022). O aumento da atividade da HSP70 em *A. hybridus* com o aumento da temperatura, especialmente antes do choque térmico severo ( $37/28^{\circ}C$ ), pode ser interpretado como um sistema de manutenção pela planta, uma vez que são proteínas de resposta específica ao estresse térmico. A expressão de HSP70 é um fator chave na adaptabilidade de *A. hybridus* ao estresse térmico, pois esta superexpressão de chaperonas já foi associada à capacidade de reduzir a peroxidação lipídica, aumentar a atividade de enzimas antioxidantes, estabilizar membranas e reproduzir proteínas sob estresse (Jacob *et al.*, 2017; Semwal and Khanna-Chopra, 2020; Batcho *et al.*, 2021). Consequentemente, a literatura destaca uma rede complexa de respostas na qual a HSP70 previne a agregação irreversível de proteínas e auxilia no seu enovelamento (Wang *et al.*, 2018), além de promover a degradação de proteínas instáveis e atuar como um sensor de EROs (Ramalho *et al.*, 2025). Em *A. hybridus*, a resposta integrada de enzimas antioxidantes e a indução de HSP70 demonstra o envolvimento tanto de mecanismos redox enzimáticos quanto de mecanismos de estabilização de proteínas. Nkuna *et al.* (2025) relataram a regulação positiva de proteínas responsivas ao estresse, incluindo HSP70, em *A. hypochondriacus* L. Um estudo molecular conduzido por Camposano

*et al.* (2022) em *A. palmeri* S.Watson revelou a abundância genética de HSP70, reforçando o envolvimento destas proteínas na resiliência destas espécies a estresses ambientais.

## 5. CONCLUSÕES

*Amaranthus hybridus* respondeu ao estresse térmico por meio de ajustes morfológicos, fisiológicos e bioquímicos coordenados. Embora as temperaturas elevadas tenham reduzido os pigmentos fotossintéticos, as trocas gasosas e a eficiência do PSII, a recuperação foi impulsionada por uma forte ativação dos sistemas antioxidantes enzimáticos (CAT, APX, GR) e de reparo (HSP70). A restauração parcial ou completa das funções destaca a alta resiliência térmica e a capacidade aclimatativa da espécie. Estes resultados posicionam *A. hybridus* como um modelo valioso para elucidar mecanismos de termotolerância e orientar estratégias para a aclimação ao estresse térmico em plantas C<sub>4</sub>.

## 6. REFERÊNCIAS

- Aftab, T., Hakeem, K.R., 2022. *Plant Abiotic Stress Physiology*. Volume 2. Molecular Advancements. Apple Academic Press.
- Al-Zahrani, H.S., Alharby, H.F., Fahad, S., 2022. Antioxidative defense system, hormones, and metabolite accumulation in different plant parts of two contrasting rice cultivars as influenced by plant growth regulators under heat stress. *Frontiers in Plant Science* 13, 911846.
- Babayev, H., Mehvaliyeva, U., Aliyeva, M., Feyziyev, Y., Guliyev, N., 2014. The study of NAD-malic enzyme in *Amaranthus cruentus* L. under drought. *Plant Physiology and Biochemistry* 81, 84-89.
- Balliu, A., Zheng, Y., Sallaku, G., Fernández, J.A., Gruda, N.S., Tuzel, Y., 2021. Environmental and cultivation factors affect the morphology, architecture and performance of root systems in soilless grown plants. *Horticulturae* 7, 243.
- Baraniak, J., Kania-Dobrowolska, M., 2022. The dual nature of amaranth—Functional food and potential medicine. *Foods* 11, 618.
- Batcho, A.A., Sarwar, M.B., Rashid, B., Hassan, S., Husnain, T., 2021. Heat shock protein gene identified from *Agave sisalana* (As HSP70) confers heat stress tolerance in transgenic cotton (*Gossypium hirsutum*). *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 33, 141-156.
- Batool, F., Agossa, B.A., Sandhu, Z.Y., Sarwar, M.B., Hassan, S., Rashid, B., 2022. Heat shock proteins (HSP70) gene: Plant transcriptomic oven in the hot desert. *Advances in Plant Defense Mechanisms*. IntechOpen.

- Broberg, M.C., Hayes, F., Harmens, H., Uddling, J., Mills, G., Pleijel, H., 2023. Effects of ozone, drought and heat stress on wheat yield and grain quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 352, 108505.
- Camposano, H.S., Molin, W.T., Saski, C.A., 2022. Sequence characterization of eccDNA content in glyphosate sensitive and resistant *Palmer amaranth* from geographically distant populations. *PLoS One* 17, e0260906.
- Carmo-Silva, A.E., Salvucci, M.E., 2012. The temperature response of CO<sub>2</sub> assimilation, photochemical activities and Rubisco activation in *Camelina sativa*, a potential bioenergy crop with limited capacity for acclimation to heat stress. *Planta* 236, 1433-1445.
- Cechin, I., da Silva, L.P., Ferreira, E.T., Barrochelo, S.C., de Melo, F.P.d.S.R., Dokkedal, A.L., Saldanha, L.L., 2022. Physiological responses of *Amaranthus cruentus* L. to drought stress under sufficient-and deficient-nitrogen conditions. *PLoS One* 17, e0270849.
- Chaki, M., Begara-Morales, J.C., Barroso, J.B., 2020. Oxidative stress in plants. MDPI, p. 481.
- Chaves, M.M., Flexas, J., Pinheiro, C., 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany* 103, 551-560.
- Chovancek, E., Zivcak, M., Brestic, M., Hussain, S., Allakhverdiev, S.I., 2021. The different patterns of post-heat stress responses in wheat genotypes: the role of the transthylakoid proton gradient in efficient recovery of leaf photosynthetic capacity. *Photosynthesis Research* 150, 179-193.
- Cisneros-Hernández, I., Vargas-Ortiz, E., Sánchez-Martínez, E.S., Martínez-Gallardo, N., Soto Gonzalez, D., Délano-Frier, J.P., 2021. Highest defoliation tolerance in *Amaranthus cruentus* plants at panicle development is associated with sugar starvation responses. *Frontiers in Plant Science* 12, 658977.
- Dellaferrera, I., Cortés, E., Panigo, E., De Prado, R., Christoffoleti, P., Perreta, M., 2018. First report of *Amaranthus hybridus* with multiple resistance to 2, 4-D, dicamba, and glyphosate. *Agronomy* 8, 140.
- Deryabin, A., Popov, V., 2024. Morphophysiological and biochemical responses of *amaranthus caudatus* to elevated cultivation temperatures. *Journal of Plant Growth Regulation* 43, 2197-2208.
- Devi, R., Kaur, N., Kumar Gupta, A., 2012. Potential of antioxidant enzymes in depicting drought tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Indian Journal of Biochemistry and Biophysics* 49, 257.
- Ejiofor, E.U., Oyedemi, S.O., Onoja, S.O., Omeh, N.Y., 2022. *Amaranthus hybridus* Linn. leaf extract ameliorates oxidative stress and hepatic damage abnormalities induced by thioacetamide in rats. *South African Journal of Botany* 146, 213-221.
- Fortunato, S., Lasorella, C., Dipierro, N., Vita, F., de Pinto, M.C., 2023. Redox signaling in plant heat stress response. *Antioxidants* 12, 605.

- Gandonou, C.B., Prodjimoto, H., Wouyou, A.D., Lutts, S., Montcho, D.H., 2018. Effects of salinity stress on growth in relation to gas exchanges parameters and water status in amaranth (*Amaranthus cruentus*). *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry* 10, 19-27.
- Gao, W., Dai, D., Luo, H., Yu, D., Liu, C., Zhang, N., Liu, L., You, C., Zhou, S., Tu, L., 2024. Habitat differentiation and environmental adaptability contribute to leaf size variations globally in C3 and C4 grasses. *Science of The Total Environment* 937, 173309.
- García, M.J., Palma-Bautista, C., Vazquez-Garcia, J.G., Rojano-Delgado, A.M., Osuna, M.D., Torra, J., De Prado, R., 2020. Multiple mutations in the EPSPS and ALS genes of *Amaranthus hybridus* underlie resistance to glyphosate and ALS inhibitors. *Scientific Reports* 10, 17681.
- Goel, K., Kundu, P., Gahlaut, V., Sharma, P., Kumar, A., Thakur, S., Verma, V., Bhargava, B., Chandora, R., Zinta, G., 2023. Functional divergence of Heat Shock Factors (Hsfs) during heat stress and recovery at the tissue and developmental scales in C4 grain amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*). *Frontiers in Plant Science* 14, 1151057.
- Hong, E., Xia, X., Ji, W., Li, T., Xu, X., Chen, J., Chen, X., Zhu, X., 2023. Effects of high temperature stress on the physiological and biochemical characteristics of *Paeonia ostii*. *International Journal of Molecular Sciences* 24, 11180.
- Hoshikawa, K., Pham, D., Ezura, H., Schafleitner, R., Nakashima, K., 2021. Genetic and molecular mechanisms conferring heat stress tolerance in tomato plants. *Frontiers in Plant Science* 12, 786688.
- Iqbal, S., Wang, X., Mubeen, I., Kamran, M., Kanwal, I., Díaz, G.A., Abbas, A., Parveen, A., Atiq, M.N., Alshaya, H., 2022. Phytohormones trigger drought tolerance in crop plants: outlook and future perspectives. *Frontiers in Plant Science* 12, 799318.
- Ishimaru, T., Xaiyalath, S., Nallathambi, J., Sathishraj, R., Yoshimoto, M., Phoudalay, L., Samson, B., Hasegawa, T., Hayashi, K., Arumugam, G., 2016. Quantifying rice spikelet sterility in potential heat-vulnerable regions: Field surveys in Laos and southern India. *Field Crops Research* 190, 3-9.
- Jabran, K., Doğan, M.N., 2020. Elevated CO<sub>2</sub>, temperature and nitrogen levels impact growth and development of invasive weeds in the Mediterranean region. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 100, 4893-4900.
- Jacob, P., Hirt, H., Bendahmane, A., 2017. The heat-shock protein/chaperone network and multiple stress resistance. *Plant biotechnology journal* 15, 405-414.
- Jagadish, S.V.K., Way, D.A., Sharkey, T.D., 2021. Plant heat stress: Concepts directing future research. *Plant, cell & environment* 44, 1992-2005.
- Janmohammadi, M., Enayati, V., Sabaghnia, N., 2012. *Impact of cold acclimation, de-acclimation and re-acclimation on carbohydrate content and antioxidant enzyme activities in spring and winter wheat.*

- Janni, M., Gulli, M., Maestri, E., Marmioli, M., Valliyodan, B., Nguyen, H.T., Marmioli, N., 2020. Molecular and genetic bases of heat stress responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity. *Journal of Experimental Botany* 71, 3780-3802.
- Kaur, R., Kumar, S., Ali, S.A., Ezing, U.M., 2024. Impacts of climate change on crop-weed dynamics: Challenges and strategies for weed management in a changing climate. *Open Journal of Environmental Biology* 9, 015-021.
- Kerchev, P.I., Van Breusegem, F., 2022. Improving oxidative stress resilience in plants. *The Plant Journal* 109, 359-372.
- Kim, S.-E., Lee, C.-J., Park, S.-U., Lim, Y.-H., Park, W.S., Kim, H.-J., Ahn, M.-J., Kwak, S.-S., Kim, H.S., 2021. Overexpression of the golden SNP-carrying orange gene enhances carotenoid accumulation and heat stress tolerance in sweetpotato plants. *Antioxidants* 10, 51.
- Korres, N.E., Norsworthy, J.K., Tehranchian, P., Gitsopoulos, T.K., Loka, D.A., Oosterhuis, D.M., Gealy, D.R., Moss, S.R., Burgos, N.R., Miller, M.R., 2016. Cultivars to face climate change effects on crops and weeds: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 36, 1-22.
- Kreslavski, V.D., Khudyakova, A.Y., Kosobryukhov, A.A., Balakhnina, T.I., Shirshikova, G.N., Alharby, H.F., Allakhverdiev, S.I., 2023. The effect of short-term heating on photosynthetic activity, pigment content, and pro-/antioxidant balance of *A. thaliana* phytochrome mutants. *Plants* 12, 867.
- Lal, M.K., Sharma, N., Adavi, S.B., Sharma, E., Altaf, M.A., Tiwari, R.K., Kumar, R., Kumar, A., Dey, A., Paul, V., 2022. From source to sink: mechanistic insight of photoassimilates synthesis and partitioning under high temperature and elevated [CO<sub>2</sub>]. *Plant Molecular Biology* 110, 305-324.
- Lee, C., Harvey, J.T., Qin, K., Leskovar, D.I., 2023. Physio-biochemical responses of grafted tomatoes differing in thermotolerance to heat stress and recovery. *Scientia Horticulturae* 308, 111546.
- Li, C., Yang, Z., Zhang, C., Luo, J., Jiang, N., Zhang, F., Zhu, W., 2023b. Heat stress recovery of chlorophyll fluorescence in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) leaves through nitrogen levels. *Agronomy* 13, 2858.
- Li, J.Y., Yang, C., Xu, J., Lu, H.P., Liu, J.X., 2023a. The hot science in rice research: How rice plants cope with heat stress. *Plant, Cell & Environment* 46, 1087-1103.
- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*. Elsevier, pp. 350-382.
- Lundgren, M.R., Dunning, L.T., Olofsson, J.K., Moreno-Villena, J.J., Bouvier, J.W., Sage, T.L., Khoshravesh, R., Sultmanis, S., Stata, M., Ripley, B.S., 2019. C4 anatomy can evolve via a single developmental change. *Ecology letters* 22, 302-312.
- Luo, X., Keenan, T.F., 2022. Tropical extreme droughts drive long-term increase in atmospheric CO<sub>2</sub> growth rate variability. *Nature communications* 13, 1193.

- Luyckx, A., Lutts, S., Quinet, M., 2023. Comparison of Salt Stress Tolerance among Two Leaf and Six Grain Cultivars of *Amaranthus cruentus* L. *Plants* 12, 3310.
- Manaa, A., Goussi, R., Derbali, W., Cantamessa, S., Essemine, J., Barbato, R., 2021. Photosynthetic performance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) after exposure to a gradual drought stress followed by a recovery period. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics* 1862, 148383.
- Marques, I., Rodrigues, A.P., Gouveia, D., Lidon, F.C., Martins, S., Semedo, M.C., Gaillard, J.-C., Pais, I.P., Semedo, J.N., Scotti-Campos, P., 2022. High-resolution shotgun proteomics reveals that increased air [CO<sub>2</sub>] amplifies the acclimation response of *Coffea* species to drought regarding antioxidative, energy, sugar, and lipid dynamics. *Journal of Plant Physiology* 276, 153788.
- Martins, M.Q., Rodrigues, W.P., Fortunato, A.S., Leitão, A.E., Rodrigues, A.P., Pais, I.P., Martins, L.D., Silva, M.J., Reboredo, F.H., Partelli, F.L., 2016. Protective response mechanisms to heat stress in interaction with high [CO<sub>2</sub>] conditions in *Coffea* spp. *Frontiers in Plant Science* 7, 947.
- Masson-Delmotte, V.P., Zhai, P., Pirani, S.L., Connors, C., Péan, S., Berger, N., Caud, Y., Chen, L., Goldfarb, M.I., Scheel Monteiro, P.M., 2021. **Ipcc**, 2021: Summary for policymakers. in: Climate change 2021: The physical science basis. contribution of working group i to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Mishra, N., Jiang, C., Chen, L., Paul, A., Chatterjee, A., Shen, G., 2023. Achieving abiotic stress tolerance in plants through antioxidative defense mechanisms. *Frontiers in Plant Science* 14, 1110622.
- Moore, C.E., Meacham-Hensold, K., Lemonnier, P., Slattery, R.A., Benjamin, C., Bernacchi, C.J., Lawson, T., Cavanagh, A.P., 2021. The effect of increasing temperature on crop photosynthesis: from enzymes to ecosystems. *Journal of Experimental Botany* 72, 2822-2844.
- Mu, Q., Cai, H., Sun, S., Wen, S., Xu, J., Dong, M., Saddique, Q., 2021. The physiological response of winter wheat under short-term drought conditions and the sensitivity of different indices to soil water changes. *Agricultural Water Management* 243, 106475.
- Mustafa, T., Sattar, A., Sher, A., Ul-Allah, S., Ijaz, M., Irfan, M., Butt, M., Cheema, M., 2021. Exogenous application of silicon improves the performance of wheat under terminal heat stress by triggering physio-biochemical mechanisms. *Scientific Reports* 11, 23170.
- Netshimbupfe, M.H., Berner, J., Gouws, C., 2022. The interactive effects of drought and heat stress on photosynthetic efficiency and biochemical defense mechanisms of *Amaranthus* species. *Plant-Environment Interactions* 3, 212-225.
- Nkuna, M., Gavhi, P., Kanyerere, A.M., Ikebudu, V.C., Ndou, N., Faro, A., Doumbia, I.Z., Ajayi, R.F., Mulidzi, A.R., Lewu, N., 2025. Drought tolerance mechanisms in grain and vegetable *Amaranthus* species: physiological, biochemical and molecular insights. *Horticulturae* 11, 1226.

- Ozeki, K., Miyazawa, Y., Sugiura, D., 2022. Rapid stomatal closure contributes to higher water use efficiency in major C4 compared to C3 Poaceae crops. *Plant Physiology* 189, 188-203.
- Park, S.-J., Sharma, A., Lee, H.-J., 2020. A review of recent studies on the antioxidant activities of a third-millennium food: *Amaranthus spp.* *Antioxidants* 9, 1236.
- Perotti, V.E., Larran, A.S., Palmieri, V.E., Martinatto, A.K., Permingeat, H.R., 2020. Herbicide resistant weeds: A call to integrate conventional agricultural practices, molecular biology knowledge and new technologies. *Plant Science* 290, 110255.
- Qu, L., Gu, X., Li, J., Guo, J., Lu, D., 2023. Leaf photosynthetic characteristics of waxy maize in response to different degrees of heat stress during grain filling. *BMC Plant Biology* 23, 469.
- R Core Team, R., 2023. *R Development Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing 2023*. R Core Team: Vienna, Austria.
- Rajput, V.D., Singh, A., Minkina, T.M., Shende, S.S., Kumar, P., Verma, K.K., Bauer, T., Gorobtsova, O., Deneva, S., Sindireva, A., 2021. Potential applications of nanobiotechnology in plant nutrition and protection for sustainable agriculture. *Nanotechnology in plant growth promotion and protection: recent advances and impacts*, 79-92.
- Ramalho, J.C., Marques, I., Pais, I.P., Armengaud, J., Gouveia, D.D., Rodrigues, A.P., Dubberstein, D., Leitão, A.E., Rakocevic, M., Campos, P.S., 2025. Stress resilience in *Coffea arabica* and *Coffea canephora* under harsh drought and/or heat conditions: genes, proteins and lipid integrated responses. *Frontiers in Plant Science* 16, 1623156.
- Ramalho, J.C., Rodrigues, A.P., Lidon, F.C., Marques, L.M.C., Leitão, A.E., Fortunato, A.S., Pais, I.P., Silva, M.J., Scotti-Campos, P., Lopes, A., 2018. Stress cross-response of the antioxidative system promoted by superimposed drought and cold conditions in *Coffea spp.* *Plos One* 13, e0198694.
- Resende, L.S., Christoffoleti, P.J., Netto, A.G., Presoto, J.C., Nicolai, M., Maschietto, E.H.G., Borsato, E.F., Penckowski, L.H., 2022. Glyphosate-resistant smooth-pigweed (*Amaranthus hybridus*) in Brazil. *Advances in Weed Science* 40, e20210022.
- Reyes-Rosales, A., Cabrales-Orona, G., Martínez-Gallardo, N.A., Sánchez-Segura, L., Padilla-Escamilla, J.P., Palmeros-Suárez, P.A., Délano-Frier, J.P., 2023. Identification of genetic and biochemical mechanisms associated with heat shock and heat stress adaptation in grain amaranths. *Frontiers in Plant Science* 14, 1101375.
- Romanenko, K.O., Babenko, L.M., Smirnov, O.E., Kosakivska, I.V., 2022. Antioxidant protection system and photosynthetic pigment composition in *Secale cereale* subjected to short-term temperature stresses. *The Open Agriculture Journal* 16.
- Romero-Benavides, J.C., Guaraca-Pino, E., Duarte-Casar, R., Rojas-Le-Fort, M., Bailon-Moscoso, N., 2023. *Chenopodium quinoa* Willd. and *Amaranthus hybridus* L.: Ancestral andean food security and modern anticancer and antimicrobial activity. *Pharmaceuticals* 16, 1728.
- Rosa, A.P.B.d.l., Huerta-Ocampo, J.A., González-Escobar, J.L., Aguilar-Hernández, H.S., Salcedo-Barrientos, G., Espitia-Rangel, E., 2022. Differential expression of iron transporters in *Amaranthus cruentus* roots when are subjected to salt stress: The influence of root endophytes. *Rhizosphere* 24, 100620.

- Ru, C., Wang, K., Hu, X., Chen, D., Wang, W., Yang, H., 2023. Nitrogen modulates the effects of heat, drought, and combined stresses on photosynthesis, antioxidant capacity, cell osmoregulation, and grain yield in winter wheat. *Journal of Plant Growth Regulation* 42, 1681-1703.
- Ruiz-Vera, T., Pruneda-Álvarez, L.G., Ochoa-Martínez, Á.C., Ramírez-GarcíaLuna, J.L., Pierdant-Pérez, M., Gordillo-MoscOSO, A.A., Pérez-Vázquez, F.J., Pérez-Maldonado, I.N., 2015. Assessment of vascular function in Mexican women exposed to polycyclic aromatic hydrocarbons from wood smoke. *Environmental toxicology and pharmacology* 40, 423-429.
- Samanta, S., Roychoudhury, A., 2025. Molecular crosstalk of jasmonate with major phytohormones and plant growth regulators during diverse stress responses. *Journal of Plant Growth Regulation* 44, 62-88.
- Sato, H., Mizoi, J., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., 2024. Complex plant responses to drought and heat stress under climate change. *The Plant Journal* 117, 1873-1892.
- Semwal, V.K., Khanna-Chopra, R., 2020. Enhanced oxidative stress, damage and inadequate antioxidant defense contributes towards insufficient recovery in water deficit stress and heat stress combination compared to either stresses alone in *Chenopodium album* (Bathua). *Physiology and Molecular Biology of Plants* 26, 1331-1339.
- Shahzad, A., Ullah, S., Dar, A.A., Sardar, M.F., Mehmood, T., Tufail, M.A., Shakoor, A., Haris, M., 2021. Nexus on climate change: Agriculture and possible solution to cope future climate change stresses. *Environmental Science and Pollution Research* 28, 14211-14232.
- Sharma, N., Singh, B., Krishnan, S.G., Bollinedi, H., Mandal, P.K., Lal, M.K., Jha, P.K., Prasad, P.V.V., Anand, A., 2024. Higher Grain-Filling Rate in Inferior Spikelets of Tolerant Rice Genotype Offset Grain Yield Loss under Post-Anthesis High Night Temperatures. *Rice Science* 31, 572-586.
- Silva, E.F., Santos, H.R.B., Ometto, J.P.H.B., Jardim, A.M.d.R.F., da Silva, T.G.F., Hermínio, P.J., Simões, A.N., Souza, E., Ferreira-Silva, S.L., 2024. Salt-excluder rootstock improves physio-biochemical responses of grafted grapevine plants subjected to salinity stress. *Current Plant Biology* 37, 100316.
- Tan, S., Sha, Y., Sun, L., Li, Z., 2023. Abiotic stress-induced leaf senescence: regulatory mechanisms and application. *International Journal of Molecular Sciences* 24, 11996.
- Tian, W., Su, C., Zhang, N., Zhao, Y., Tang, L., 2024. Simulation of the physiological and photosynthetic characteristics of C3 and C4 plants under elevated temperature and CO<sub>2</sub> concentration. *Ecological Modelling* 495, 110805.
- Tyagi, S., Sharma, S., Taneja, M., Kumar, R., Sembi, J.K., Upadhyay, S.K., 2017. Superoxide dismutases in bread wheat (*Triticum aestivum* L.): comprehensive characterization and expression analysis during development and, biotic and abiotic stresses. *Agri Gene* 6, 1-13.
- Venios, X., Banilas, G., Beris, E., Biniari, K., Korkas, E., 2025. Physiological efficiency and adaptability of greek indigenous grapevine cultivars under heat stress and elevated CO<sub>2</sub>: Insights into photosynthetic dynamics. *Plants* 14, 2518.

- Verma, D., Singh, K., 2021. Understanding role of glutathione reductase gene family in drought and heat stresses in *Brassica juncea* and *B. rapa*. *Environmental and Experimental Botany* 190, 104595.
- Vinci, G., Marques, I., Rodrigues, A.P., Martins, S., Leitão, A.E., Semedo, M.C., Silva, M.J., Lidon, F.C., DaMatta, F.M., Ribeiro-Barros, A.I., 2022. Protective responses at the biochemical and molecular level differ between a *Coffea arabica* L. hybrid and its parental genotypes to supra-optimal temperatures and elevated air [CO<sub>2</sub>]. *Plants* 11, 2702.
- Visakh, R.L., Anand, S., Arya, S.N., Sasmita, B., Jha, U.C., Sah, R.P., Beena, R., 2024. Rice heat tolerance breeding: A comprehensive review and forward gaze. *Rice Science* 31, 375-400.
- Wang, G., Xing, M., Hu, T., Ji, M., Li, X., Amombo, E., Shao, A., Xu, X., Fu, J., 2022. Photosystem II photochemical adjustment of tall fescue against heat stress after melatonin priming. *Journal of Plant Physiology* 275, 153758.
- Wang, J., Yuan, B., Xu, Y., Huang, B., 2018. Differential responses of amino acids and soluble proteins to heat stress associated with genetic variations in heat tolerance for hard fescue. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 143, 45-55.
- Wang, X., Altaf, M.A., Hao, Y., Wang, Z., Zhu, G., 2023. Effect of heat stress on root architecture, photosynthesis, and antioxidant profile of water spinach (*Ipomoea aquatica* Forsk) seedlings. *Horticulturae* 9, 923.
- Xie, F., Shi, Z., Zhang, G., Zhang, C., Sun, X., Yan, Y., Zhao, W., Guo, Z., Zhang, L., Fahad, S., 2020. Quantitative leaf anatomy and photophysiology systems of C3 and C4 turfgrasses in response to shading. *Scientia Horticulturae* 274, 109674.
- Yadav, S.K., Tiwari, Y.K., Pavan Kumar, D., Shanker, A.K., Jyothi Lakshmi, N., Vanaja, M., Maheswari, M., 2016. Genotypic variation in physiological traits under high temperature stress in maize. *Agricultural research* 5, 119-126.
- Yousaf, M.I., Hussain, Q., Alwahibi, M.S., Aslam, M.Z., Khalid, M.Z., Hussain, S., Zafar, A., Shah, S.A.S., Abbasi, A.M., Mehboob, A., 2023. Impact of heat stress on agro-morphological, physio-chemical and fiber related parameters in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) genotypes. *Journal of King Saud University-Science* 35, 102379.
- Zahra, N., Hafeez, M.B., Ghaffar, A., Kausar, A., Al Zeidi, M., Siddique, K.H.M., Farooq, M., 2023. Plant photosynthesis under heat stress: Effects and management. *Environmental and Experimental Botany* 206, 105178.
- Zhang, P., Sharwood, R.E., Carroll, A., Estavillo, G.M., von Caemmerer, S., Furbank, R.T., 2025. Systems analysis of long-term heat stress responses in the C4 grass *Setaria viridis*. *The Plant Cell* 37, koaf005.

## ARTIGO II

### **Mecanismos fisiológicos e bioquímicos de tolerância ao déficit hídrico e capacidade adaptativa de *Amaranthus hybridus* L. modulada pelo ajuste osmótico e defesa antioxidante**

#### RESUMO

O déficit hídrico é um dos fatores ambientais mais críticos que limitam o crescimento das plantas e a produtividade agrícola em nível global. Neste contexto, compreender as estratégias adaptativas de espécies de plantas daninhas é essencial. Este estudo teve como objetivo avaliar as respostas morfofisiológicas e bioquímicas de *Amaranthus hybridus* ao estresse hídrico. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, utilizando um delineamento inteiramente casualizado com cinco regimes hídricos baseados na capacidade de campo (CC): 100% (controle), 80%, 60%, 40% e 20% da CC. Aos 50 dias após o início dos tratamentos, foram avaliadas variáveis de crescimento, trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos, fluorescência da clorofila *a*, relações hídricas e aspectos bioquímicos. Os resultados mostraram que o déficit hídrico afetou negativamente o crescimento das plantas, com uma redução de 65,19% na altura sob estresse severo (20% da CC). As variáveis de trocas gasosas, incluindo a assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, condutância estomática e transpiração, diminuíram progressivamente com a restrição hídrica, ao passo que a concentração interna de CO<sub>2</sub> aumentou. O estresse severo também prejudicou a eficiência fotoquímica, evidenciada pela redução da eficiência quântica do fotossistema II e da taxa de transporte de elétrons, além do aumento da fluorescência inicial. O estado hídrico das folhas foi comprometido, observando-se redução do conteúdo relativo de água e aumentos no extravasamento de eletrólitos (57,34%) e nos níveis de malondialdeído (45,03%). No entanto, a *A. hybridus* ativou mecanismos de defesa, acumulando prolina, proteínas solúveis e compostos fenólicos para manter a turgescência celular e combater espécies reativas de oxigênio. Embora *A. hybridus* seja sensível à seca severa, a espécie apresenta plasticidade adaptativa a partir do ajuste osmótico e da defesa antioxidante.

**Palavras-chave:** Estresse hídrico; Trocas gasosas; Osmorregulação; Sistema antioxidante; Fisiologia de plantas daninhas.

### **Physiological and biochemical mechanisms of tolerance to water deficit and adaptive capacity of *Amaranthus hybridus* L. modulated by osmotic adjustment and antioxidant defense**

#### ABSTRACT

Water deficit is one of the most critical environmental factors limiting plant growth and agricultural productivity globally. In this context, understanding the adaptive strategies of weed species is essential. This study aimed to evaluate the morphophysiological and biochemical responses of *Amaranthus hybridus* to water stress. The experiment was conducted in a greenhouse, using a completely randomized design with five water regimes based on field capacity (WC): 100% (control), 80%, 60%, 40%, and 20% of WC. At 70 days after sowing, growth variables, gas exchange, photosynthetic pigments, chlorophyll *a* fluorescence, water

relations, and biochemical aspects were evaluated. The results showed that water deficit negatively affected plant growth, resulting in a 65.19% reduction in height under severe stress (20% WC). Gas exchange variables, including net CO<sub>2</sub> assimilation, stomatal conductance, and transpiration, progressively decreased with water restriction, while internal CO<sub>2</sub> concentration increased. Severe stress also impaired photochemical efficiency, as evidenced by reduced photosystem II quantum efficiency and electron transport rate, and by increased initial fluorescence. The water status of the leaves was compromised, with reduced relative water content and increases in electrolyte overflow (57.34%) and malondialdehyde levels (45.03%). However, *A. hybridus* activated defense mechanisms, including the accumulation of proline, soluble proteins, and phenolic compounds, to maintain cell turgidity and counter reactive oxygen species. Although *A. hybridus* is sensitive to severe drought, it exhibits adaptive plasticity through osmotic adjustment and antioxidant defense mechanisms.

**Keywords:** Water stress; Gas exchange; Osmoregulation; Antioxidant system; Weed physiology.

## 1. INTRODUÇÃO

A principal causa das mudanças climáticas é a emissão de gases do efeito estufa resultantes das atividades antropogênicas (Singh *et al.*, 2022a). As flutuações ambientais induzidas pelas mudanças climáticas afetam severamente o desenvolvimento das plantas, condicionando-as a situações de estresses abióticos (Chaudhry e Sidhu, 2022). A previsão atual é de que as alterações climáticas se intensifiquem drasticamente nas próximas décadas, podendo ameaçar a produção alimentar mundial, em virtude de distúrbios na produção agrícola (Chakraborty *et al.*, 2025). Essa problemática envolve a ocorrência de condições desfavoráveis, como, por exemplo, temperaturas extremas, precipitação irregular, aumento da concentração de CO<sub>2</sub> (Fricke *et al.*, 2022). Nesse contexto, as regiões áridas e semiáridas se destacam pela maior incidência de estresse hídrico, decorrente da escassez e irregularidade das chuvas, elevadas temperaturas e altas taxas de evaporação (Rezende *et al.*, 2023). Além disso, existem outras ameaças agrícolas envolvendo fatores bióticos como, por exemplo, as plantas daninhas (Mao *et al.*, 2021). Em uma perspectiva de mudanças climáticas, as plantas daninhas possuem vantagens evolutivas, em razão da sua persistência no ambiente com amplitude ecológica e características de agressividade que garantem sua adaptabilidade às condições adversas (Anwar *et al.*, 2021).

Há um crescente interesse em investigação visando à compreensão dos impactos das mudanças climáticas sobre os sistemas agrícolas e ecossistemas naturais (Clements and Jones, 2021). A intensificação de eventos climáticos extremos, associada ao aumento das concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub> e às alterações no regime hídrico e térmico, tem modificado

a dinâmica populacional das plantas daninhas e ampliado sua interferência nas culturas agrícolas (Naidu *et al.*, 2023). Essa interferência pode resultar em perdas de produtividade superiores a 90% na ausência de estratégias de manejo eficientes (Figueiredo Junior *et al.*, 2024). O incremento na incidência e na competitividade de plantas daninhas tem sido atribuído, em parte, à pressão de seleção natural decorrente do uso intensivo de herbicidas e à presença de características genéticas que conferem vantagens adaptativas e maior capacidade de dispersão (Ziska *et al.*, 2019; Kaur *et al.*, 2024). A plasticidade fenotípica e fisiológica dessas espécies varia conforme o metabolismo fotossintético, sendo as plantas C<sub>4</sub>, em geral, mais eficientes sob altas temperaturas e baixa disponibilidade hídrica, ao passo que as C<sub>3</sub> tendem a se beneficiar de concentrações elevadas de CO<sub>2</sub> atmosférico (Shahzad *et al.*, 2021; Sreekanth *et al.*, 2023). Essa interação complexa entre fatores climáticos, genéticos e ecológicos reforça a necessidade de abordagens integradas para o manejo das plantas daninhas em cenários futuros de mudança climática (Anwar *et al.*, 2021; Kaur *et al.*, 2024).

Dentre as famílias de plantas daninhas C<sub>4</sub> com elevado potencial de competição, a Amaranthaceae compreende aproximadamente 70 espécies que variam como planta daninha ou como pseudocereal e ornamentais de interesse econômico e nutracêutico (Park *et al.*, 2020). Jimoh *et al.* (2022) apontam a rusticidade de espécies do gênero *Amaranthus*, tanto para pragas e doenças, como também para condições adversas, ressaltando a plasticidade fenotípica e diversidade genética desse gênero. *Amaranthus hybridus* L., por exemplo, é uma espécie de planta daninha inserida nesse gênero que possui aspectos de natureza competitiva, como rápido crescimento inicial, grande produção de sementes, germinação descontínua e biótipos com resistência ao glifosato (Shabangu *et al.*, 2024). Além dessas características, Asadollahzadeh *et al.* (2023) reportam que *A. hybridus* afeta severamente campos de culturas como milho (*Zea mays* L.), soja (*Glycine max* L.), girassol (*Helianthus annus* L.), gergelim (*Sesamun indicum* L.) e podem se adaptar a condições adversas utilizando mecanismos de tolerância.

Quando expostas a estresses abióticos, as plantas apresentam sintomas visuais e efeitos em sua morfofisiologia e rotas bioquímicas (Wu *et al.*, 2022). A limitação hídrica representa um dos estresses abióticos mais severos para o desenvolvimento das plantas, podendo induzir tanto a senescência e abscisão foliar precoce quanto alterações metabólicas que restringem o acúmulo de biomassa e o balanço energético pela desestabilização do processo fotossintético (Jacques *et al.*, 2021; Chen *et al.*, 2023). Dentre os efeitos mais deletérios do estresse hídrico, destaca-se o estresse oxidativo oriundo da formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) que provocam o desequilíbrio redox (Mukarram *et al.*, 2021). Esse processo ocasiona danos ao

aparato fotossintético e intensifica a peroxidação lipídica, comprometendo a integridade e funcionalidade de membranas celulares (Sun *et al.*, 2020; Mihaljević *et al.*, 2021). Em um nível morfoanatômico, o estresse hídrico provoca a perda de turgescência, o que leva a um murchamento foliar, diminuição da expansão celular e ajuste regulatório estomático a partir da sinalização hormonal (Rubio-Casal e Ibrahim, 2024). Essa modulação das respostas estomáticas impacta diretamente nas trocas gasosas, sendo essencial para a homeostase hídrica e otimização da eficiência do uso da água (Pitaloka *et al.*, 2022).

Para minimizar os efeitos do estresse hídrico, as plantas respondem de forma integrativa, ativando mecanismos de defesa antioxidante enzimática e não-enzimática, sinalizadores hormonais e catiônicos, sinais hidráulicos que modulam a condutância estomática e o acúmulo de osmorreguladores (Campos *et al.*, 2021; Wu *et al.*, 2022; Guerreiro *et al.*, 2025). Tendo em vista esse aspecto, existem indicadores que demonstram a capacidade adaptativa e eficiência fotossintética de espécies vegetais frente à estresses abióticos. Por exemplo, a fluorescência da clorofila, que reporta a funcionalidade do fotossistema II (PSII) detectando possíveis danos fotoxidativos (Jin *et al.*, 2022), a quantificação de carotenoides e clorofila (Talebzadeh e Valeo, 2022), as trocas gasosas (Sabino *et al.*, 2021), bem como o aumento da atividade de enzimas antioxidantes e da concentração de osmólitos (Qayyum *et al.*, 2021). Dessa maneira, a ampla tolerância encontrada em espécies de *Amaranthus* possibilita seu crescimento em ambientes caracterizados por irregularidades hídricas (Rosa *et al.*, 2022).

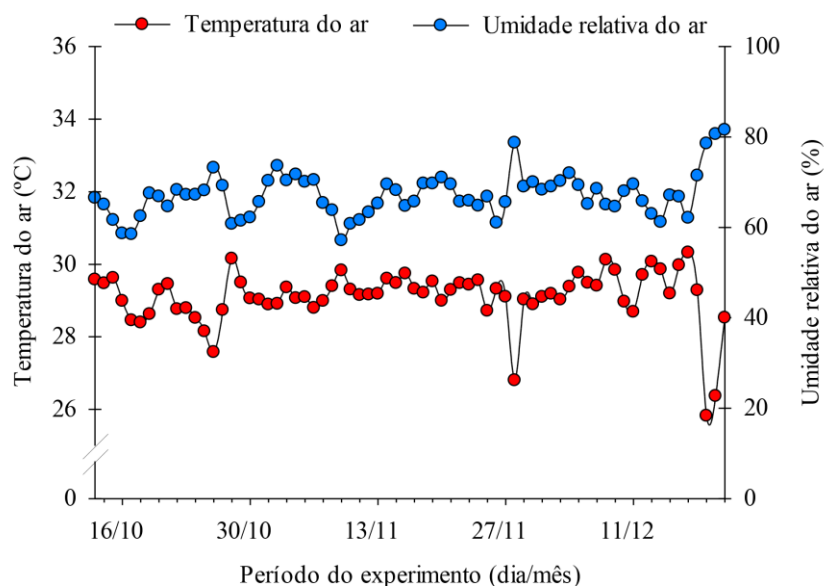
Essa pesquisa propõe a hipótese de que a restrição hídrica afeta o desempenho fotossintético, alterando a dinâmica de trocas gasosas e a integridade de fotossistemas e membranas, o acúmulo de osmólitos e a atividade de enzimas antioxidantes e que essas características podem explicar a capacidade adaptativa de *A. hybridus* em cenários agrícolas de mudanças climáticas. Desse modo, o objetivo deste estudo foi avaliar o comportamento morfofisiológico e bioquímico de *A. hybridus* sob estresse hídrico.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Local do estudo

A pesquisa foi realizada durante os meses de outubro, novembro e dezembro de 2023 em casa de vegetação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), situada em Mossoró, Rio Grande do Norte, Brasil. As coordenadas geográficas do local são 5° 12' 28" S e

37° 19' 04" O, a uma altitude de 24 m acima do nível do mar. O clima regional é classificado como BSh (semiárido quente), conforme a classificação de Köppen-Geiger (Alvares *et al.*, 2013). Os dados climáticos diários, como temperatura e umidade relativa, foram monitorados no local experimental por um termo-higrômetro digital, sendo apresentados na Figura 1.



**Figura 1.** Temperatura e umidade relativa do ar durante a condução do experimento. Fonte: A autora (2026).

## 2.2 Preparo e condução do plantio

As sementes de *A. hybridus* foram inicialmente dispostas em bandejas de polietileno de 162 células, preenchidas com um substrato comercial cujas características foram: condutividade elétrica (CE) de  $0,50 \pm 0,30 \text{ dS m}^{-1}$ , pH de  $6,00 \pm 0,50$ , teor máximo de umidade de 58% e densidade de  $310 \text{ kg m}^{-3}$ . Em cada célula, foram colocadas aproximadamente cinco sementes. O plantio inicial na bandeja foi conduzido até os 13 dias após a semeadura (DAS), quando as plântulas foram transplantadas para vasos de polietileno com capacidade volumétrica de  $2,5 \text{ dm}^3$ . O solo utilizado para o preenchimento dos vasos foi coletado em uma área próxima ao local experimental, sendo classificado como Argilossolo Vermelho-Amarelo (Santos *et al.*, 2018). As características físico-químicas e texturais do solo/substrato de cultivo final encontram-se na Tabela 1.

**Tabela 1.** Características físico-químicas do solo utilizado no experimento.

| pH                 | CE                    | P                   | K <sup>+</sup> | Na <sup>+</sup> | Ca <sup>2+</sup>                   | Mg <sup>2+</sup> | Al <sup>3+</sup> | H+Al | SB   | T    | CTC  | V   | m | PST |
|--------------------|-----------------------|---------------------|----------------|-----------------|------------------------------------|------------------|------------------|------|------|------|------|-----|---|-----|
| (H <sub>2</sub> O) | dS<br>m <sup>-1</sup> | mg dm <sup>-3</sup> |                |                 | cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> |                  |                  |      |      |      |      | %   |   |     |
| 6,90               | 0,05                  | 75,3                | 109,8          | 20,8            | 3,54                               | 0,66             | 0,00             | 0    | 4,57 | 4,57 | 4,57 | 100 | 0 | 2   |

Fonte: A autora (2026). CE: condutividade elétrica do extrato solo: água na proporção de 1:2,5; SB: soma das bases trocáveis; t: capacidade de troca catiônica efetiva; CTC: capacidade de troca catiônica; V: saturação de bases; m: saturação de alumínio; PST: porcentagem de sódio trocável.

### 2.3 Delineamento experimental e tratamentos

O delineamento experimental usado foi o inteiramente casualizado (DIC), composto por cinco tratamentos hídricos: 100% (controle), 80% (intermediário), 60% (intermediário), 40% (moderado) e 20% (severo) da capacidade de campo (CC), com cinco repetições por tratamento, sendo considerada uma planta por unidade experimental. Para a definição dos volumes de água, determinou-se previamente a capacidade máxima de retenção de água do solo (considerada como 100% da CC) utilizando o método gravimétrico proposto por Souza *et al.* (2000), após saturação e drenagem livre por 24 horas. Na fase de estabelecimento das plantas, a umidade do solo foi mantida em 100% da CC até os 15 dias após a semeadura (DAS). A diferenciação dos tratamentos iniciou-se aos 20 DAS. A manutenção dos regimes hídricos foi realizada diariamente a partir da pesagem dos vasos em balança digital com capacidade de 10 kg, repondo-se a água perdida por evapotranspiração até atingir o peso de referência estipulado para cada tratamento.

### 2.4 Variáveis analisadas

Aos 70 DAS, foram realizadas análises de crescimento, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, pigmentos fotossintéticos, relações hídricas, extravasamento de eletrólitos e aspectos bioquímicos.

#### 2.4.1 Crescimento

As variáveis de crescimento analisadas incluíram as avaliações biométricas e o acúmulo de biomassa. As variáveis biométricas analisadas foram altura da planta (cm), diâmetro do caule

(mm) e número de folhas. A altura da planta foi determinada com o auxílio de uma régua graduada, medida desde o nível do solo até o ápice da planta. O diâmetro do caule foi mensurado com um paquímetro digital a três centímetros acima do nível do solo. Ao fim do experimento (70 DAS), procedeu-se à determinação do acúmulo de massa seca dos diferentes órgãos. As plantas foram colhidas e separadas em folhas, caules e raízes. Cada fração foi acondicionada em sacos de papel devidamente identificados e levada à estufa de circulação forçada de ar temperatura de 65 °C até atingir peso constante. A massa seca de cada parte foi quantificada utilizando-se uma balança analítica com precisão de 0,001 g. Em seguida, foi determinada a massa seca total, sendo os resultados expressos em g por planta.

#### **2.4.2 Trocas gasosas**

Para as análises de trocas gasosas, mensuraram-se a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), a condutância estomática (gs,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), a transpiração (E,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), a concentração interna de CO<sub>2</sub> (Ci,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$ ) e o déficit de pressão de vapor (VPD, kPa). A partir desses dados, calcularam-se a eficiência instantânea no uso da água (EUA, A/E), eficiência intrínseca no uso da água (EiUA) e a eficiência instantânea de carboxilação (EiC, A/Ci). As avaliações foram realizadas em folhas não destacadas, sadias e completamente expandidas, localizadas no terço médio das plantas. Utilizou-se um analisador de gás portátil por infravermelho (IRGA) (modelo LI-6400XT, Licor Inc., Lincoln, NE, EUA). As leituras foram realizadas entre 8h00 e 10h00, usando as seguintes configurações no aparelho: câmara foliar de 2 cm<sup>2</sup>, densidade de fótons fotossintéticos de 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , umidade do ar ajustada entre 50 e 60%, fluxo de ar de 300  $\mu\text{mol s}^{-1}$  e concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico de 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ .

#### **2.4.3 Pigmentos fotossintéticos**

A quantificação dos pigmentos fotossintéticos, englobando clorofilas (a, b e total) e carotenoides totais, foi realizada por meio do processo de extração por imersão de 0,03 g de tecido foliar fresco em microtubos contendo 2 mL de acetona a 80%. O material permaneceu em repouso durante 24 horas para a completa extração dos pigmentos. Posteriormente, procedeu-se à leitura das absorbâncias (Abs) em espectrofotômetro nos comprimentos de onda

de 663,2; 646,8 e 470,0 nm. As concentrações dos pigmentos foram calculadas conforme a metodologia proposta por Lichtenthaler (1987), utilizando as equações descritas a seguir:

$$\text{Clorofila } a = (12,25 * \text{Abs}_{663,2}) - (2,79 * \text{Abs}_{646,8})$$

$$\text{Clorofila } b = (21,50 * \text{Abs}_{646,8}) - (5,10 * \text{Abs}_{663,2})$$

$$\text{Clorofila total} = \text{Clorofila } a + \text{Clorofila } b$$

$$\text{Carotenoides} = (1000 * \text{Abs}_{470} - 1,82 * \text{Clorofila } a - 85,02 * \text{Clorofila } b) / 198$$

#### **2.4.4 Fluorescência da clorofila**

A análise da fluorescência da clorofila *a* foi realizada utilizando um fluorômetro (modelo LI-6400-40 LCF) integrado ao IRGA. Em folhas adaptadas à luz, foram determinadas a fluorescência inicial ( $F_0'$ ), a fluorescência máxima ( $F_m'$ ) e a fluorescência variável ( $F_v'$ ). Também foram calculados o rendimento quântico potencial do fotossistema II ( $F_v'/F_m'$ ), o coeficiente de extinção fotoquímica ( $qP$ ) e a taxa de transporte de elétrons (ETR). Para a obtenção desses dados, as folhas foram submetidas a pulsos de luz actínica saturante e radiação na região do vermelho distante.

#### **2.4.5 Relações hídricas e extravasamento de eletrólitos**

Para a determinação dos atributos morfofuncionais, foram coletados dez discos foliares com área conhecida (1 cm<sup>2</sup>) provenientes do terço médio das plantas. A amostragem foi realizada ao amanhecer (entre 5:00 e 6:00) para minimizar a perda de água por transpiração. Inicialmente, determinou-se a massa fresca (MF) dos discos em balança de precisão. Em seguida, as amostras foram hidratadas em água destilada por 24 horas para obtenção da massa túrgida (MT). Posteriormente, os discos foram secos em estufa a 65 °C até peso constante para mensuração da massa seca (MS). Com base nesses dados, foram calculados o conteúdo relativo de água (CRA), por meio da fórmula proposta por Barrs e Weatherley (1962):  $\text{CRA} = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100$ ; a massa da folha por unidade de área (MFA), obtida pela razão entre a massa seca e a área do disco (Poorter *et al.*, 2009); e a suculência, calculada pela diferença entre a massa túrgida e a massa seca, dividida pela área do disco (Kluge e Ting, 2012).

A integridade das membranas celulares foi avaliada por meio do extravasamento de eletrólitos, conforme metodologia de Bajji *et al.* (2002). Para isso, dez discos foliares foram

lavados e incubados em tubos de ensaio contendo 10 mL de água destilada a 25 °C por seis horas, procedendo-se à leitura da condutividade elétrica inicial (CE<sub>1</sub>). Na sequência, os tubos foram submetidos a banho-maria a 90 °C por 60 minutos e, após resfriamento, realizou-se a leitura da condutividade elétrica final (CE<sub>2</sub>). O extravasamento foi expresso em porcentagem, através da equação:  $EE (\%) = (CE_1 / CE_2) \times 100$ .

## 2.5 Aspectos bioquímicos

### 2.5.1 Açúcares solúveis totais

A quantificação dos açúcares solúveis totais foi realizada seguindo o método do fenol-sulfúrico proposto por Dubois *et al.* (1956). Para a obtenção do extrato, 50 mg de massa seca foram incubados em tubos contendo 5 mL de água destilada, mantidos em banho-maria a 100 °C por 30 minutos. Após o aquecimento, as amostras foram centrifugadas a 1.000 rpm para a separação do sobrenadante. A reação colorimétrica procedeu-se em tubos de ensaio contendo uma alíquota de 100 µL do extrato diluída em 400 µL de água destilada, aos quais foram adicionados 0,5 mL de solução de fenol a 5% e, posteriormente, 2,5 mL de ácido sulfúrico concentrado. Após um período de 20 minutos para o desenvolvimento da cor, realizou-se a leitura da absorbância em espectrofotômetro no comprimento de onda de 490 nm. As concentrações de açúcares foram determinadas utilizando a glicose como padrão, e os resultados foram expressos em mg de glicose g<sup>-1</sup> de massa seca.

### 2.5.2 Prolina

O teor de prolina livre foi determinado seguindo o método descrito por Bates *et al.* (1973). Para a extração, pesaram-se 50 mg de massa seca, que foram incubados com 5 mL de água destilada em banho-maria a 100 °C por 30 minutos. Após a centrifugação a 1.000 rpm para obtenção do extrato, coletou-se uma alíquota de 1,0 mL do sobrenadante, à qual foram adicionados 1,0 mL de solução de ninhidrina ácida e 1,0 mL de ácido acético glacial. A mistura foi homogeneizada e mantida em banho-maria a 100 °C durante uma hora. A reação foi interrompida em banho de gelo e, na sequência, adicionaram-se 2,0 mL de tolueno, sob agitação vigorosa, para a extração do complexo colorido. Após a separação das fases à temperatura ambiente, realizou-se a leitura da absorbância da fase orgânica em espectrofotômetro a 520 nm,

utilizando tolueno como branco. As concentrações de prolina foram calculadas com base em uma curva padrão, e os resultados foram expressos em  $\mu\text{mol g}^{-1}$  de massa seca.

### **2.5.3 Proteínas solúveis totais**

Para a quantificação de proteínas solúveis totais, maceraram-se 0,2 g de folhas frescas em tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 7,0), suplementado com EDTA (10 mM) e PVP (1%). O homogenato resultante foi submetido à centrifugação a  $14.000 \times g$  por 30 minutos, sob temperatura de 4 °C. A concentração proteica do sobrenadante foi determinada seguindo o método descrito por Bradford (1976), utilizando albumina sérica bovina (BSA) como padrão para a construção da curva de calibração. Os resultados obtidos foram expressos em mg de proteína  $\text{g}^{-1}$  de massa fresca (MF).

### **2.5.4 Compostos fenólicos**

A quantificação dos compostos fenólicos totais foi realizada conforme metodologia proposta por Singleton *et al.* (1999). O processo de extração consistiu na adição de acetona 50% às amostras, posteriormente submetidas a banho ultrassônico por 20 minutos. O material foi centrifugado a 5.000 rpm durante dez minutos, e o sobrenadante foi recolhido. O resíduo precipitado passou por uma re-extração sob as mesmas condições, sendo os sobrenadantes resultantes combinados para a análise. Para a reação colorimétrica, uma alíquota de 0,5 mL do extrato foi misturada a 0,5 mL de água destilada e 0,5 mL do reagente de Folin-Ciocalteu (diluído na proporção 1:4). Sequencialmente, adicionaram-se 2,5 mL de solução de carbonato de sódio ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) a 20%. Após um período de repouso de uma hora para o desenvolvimento da cor, realizou-se a leitura da absorbância em espectrofotômetro a 725 nm. Os teores de fenóis totais foram calculados a partir de uma curva padrão de ácido gálico, e os resultados foram expressos em mg de ácido gálico (AG)  $\text{g}^{-1}$  de massa.

### **2.5.5 Peroxidação lipídica**

A peroxidação lipídica foi determinada pela quantificação de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico, utilizando o malondialdeído (MDA) como produto final, seguindo o protocolo estabelecido por Heath e Packer (1968). Inicialmente, 0,2 g de tecido foliar fresco foi

macerado na presença de nitrogênio líquido e homogeneizado em 1,5 mL de ácido tricloroacético (TCA) a 6%. O material homogeneizado foi submetido à centrifugação a 12.000 x g durante 15 minutos, a uma temperatura de 4 °C. Para a reação, coletou-se uma alíquota de 500 µL do sobrenadante, à qual foram adicionados 2 mL de uma solução composta por TCA a 20% e ácido tiobarbitúrico (TBA) a 0,5%. Os tubos foram incubados em banho-maria a 95 °C por 60 minutos, sendo a reação interrompida imediatamente depois em banho de gelo. A leitura da absorbância foi realizada em espectrofotômetro no comprimento de onda de 532 nm, descontando-se a absorbância não específica medida a 600 nm. O cálculo da concentração de MDA baseou-se no coeficiente de extinção molar de  $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ , sendo os resultados expressos em nmol de MDA g<sup>-1</sup> de massa fresca (MF).

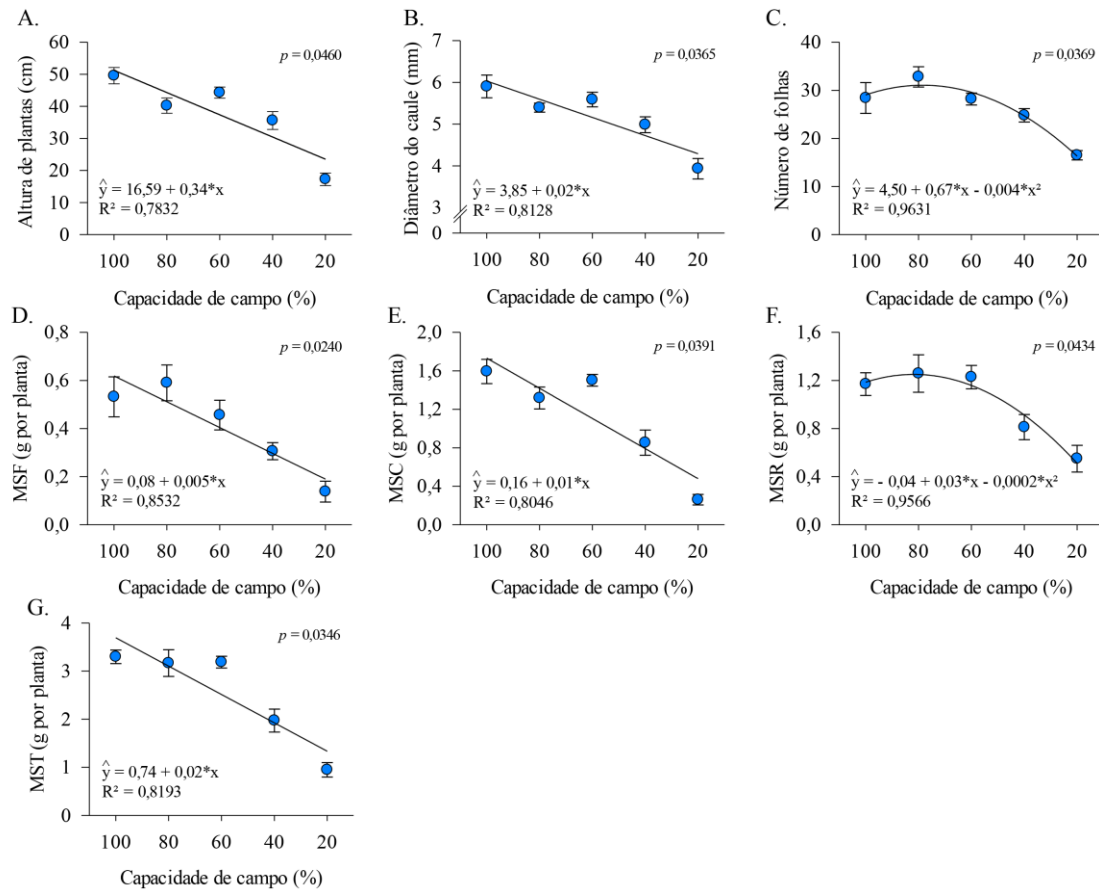
## 2.6 Análise dos dados

Os dados foram submetidos aos testes de normalidade de Shapiro Wilk e de homogeneidade de Bartlett. Em seguida, realizou-se a análise de variância (ANOVA) pelo teste F, e os efeitos dos tratamentos foram analisados por meio da análise de regressão polinomial. Adicionalmente, utilizou-se a análise de componentes principais (PCA) para verificar associações entre as variáveis e os tratamentos. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa R versão 4.4.1 (R Core Team, 2025).

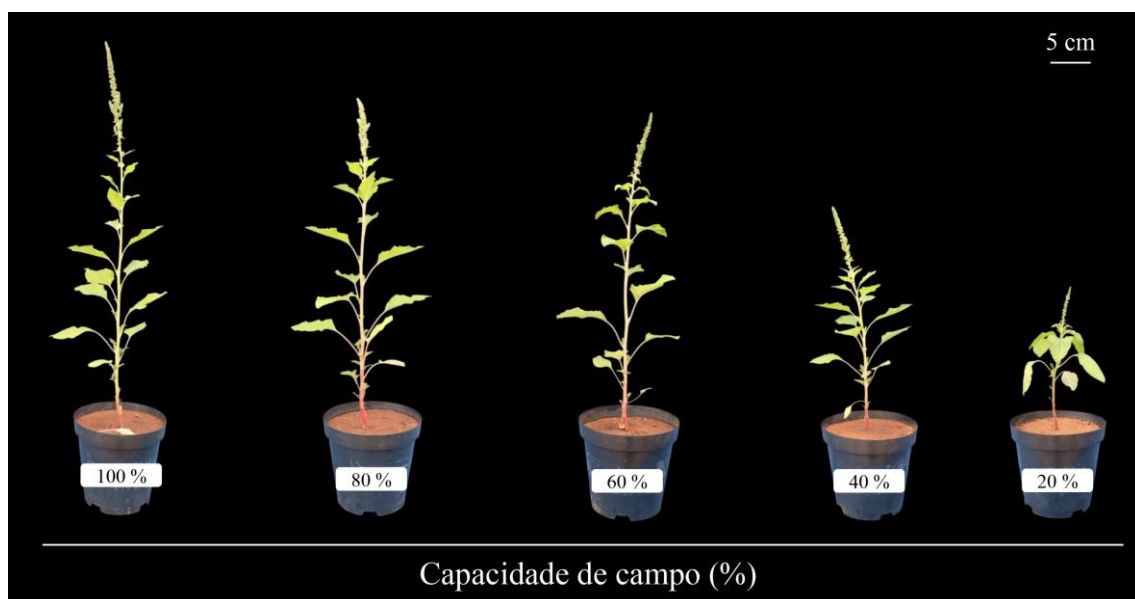
## 3. RESULTADOS

### 3.1 Crescimento

A altura de plantas, diâmetro do caule, número de folhas, massa seca de folhas, caule, raízes e total foram influenciadas pelos diferentes tratamentos hídricos (Figuras 2 e 3). A altura de plantas apresentou redução gradual com a diminuição da disponibilidade hídrica, culminando em uma diminuição de 65,19% no tratamento de 20% da CC em relação ao de 100% da CC (Figura 2A). Observou-se ainda que a altura das plantas foi 9,16% maior em 60% da CC quando comparada a 80% da CC (Figura 2A). Por outro lado, a redução do teor de água no solo de 80% para 40% da CC resultou em um decréscimo de 11,53% na variável (Figura 2A).



**Figura 2.** Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C), massa seca de folhas – MSF (D), massa seca do caule – MSC (E), massa seca de raízes – MSR (F) e massa seca total – MST (G) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%) do solo. \* - Significativo a  $p \leq 0,05$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).



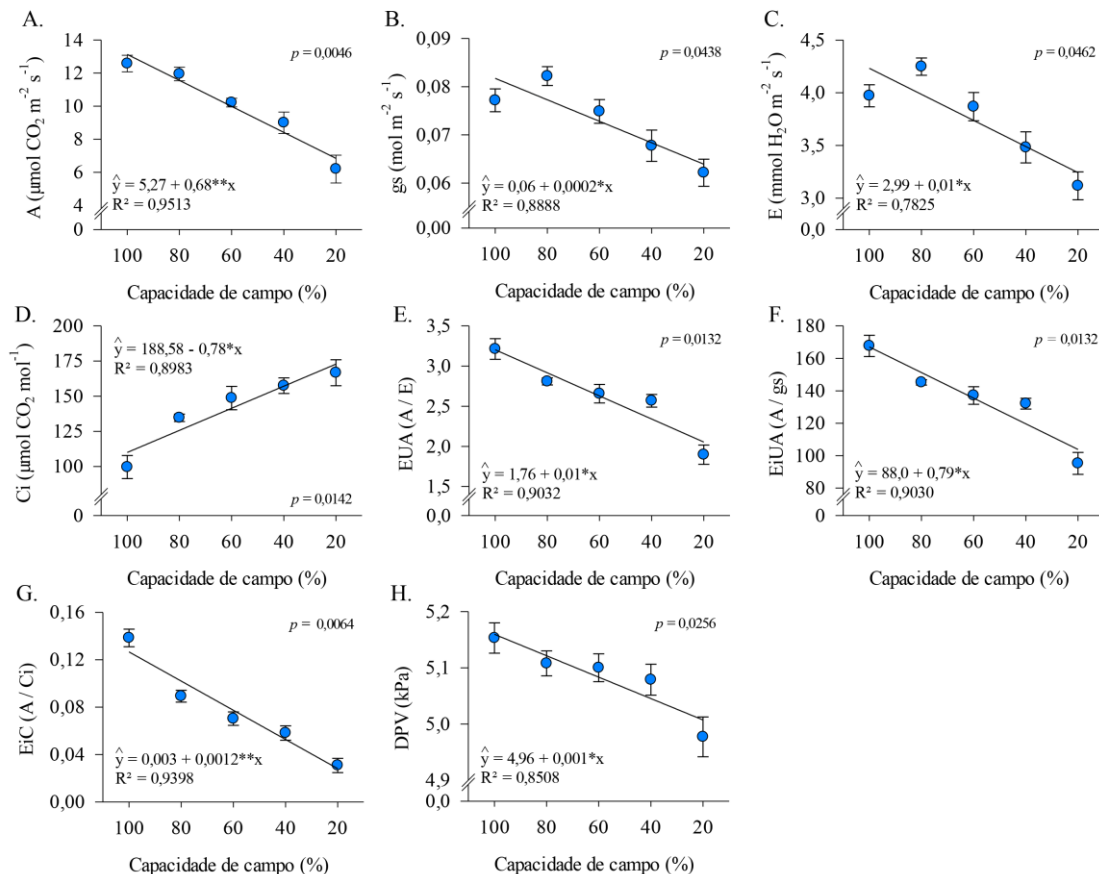
**Figura 3.** Plantas de *Amaranthus hybridus* sob diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). Fonte: A autora (2026).

O diâmetro do caule demonstrou padrão semelhante à altura de plantas, reduzindo de forma linear com o aumento da restrição hídrica do solo. Consequentemente, o estresse severo (20% da CC) resultou no menor valor de diâmetro, correspondendo a uma redução de 33,38% em comparação ao controle (Figura 2B). O número de folhas apresentou o valor máximo na estimativa de 79% da CC, com média de 31 folhas por planta (Figura 2C). Nos tratamentos de 100% e 60% da CC, verificaram-se reduções de 8,94% e 9,58%, respectivamente. Sob níveis mais restritivos (40% e 20% da CC), as reduções se intensificaram, alcançando 20,48% e 47,09%, respectivamente (Figura 2C).

A massa seca de folhas (MSF) reduziu linearmente com o decréscimo da capacidade de campo, apresentando diminuição de 77,96% no nível de 20% da CC em comparação ao controle (Figura 2D). A massa seca do caule (MSC) exibiu tendência de redução linear conforme a restrição hídrica aumentou, resultando em uma diminuição de 83,64% sob estresse severo (20% da CC) em comparação ao tratamento de 100% da CC (Figura 2E). Para a massa seca de raízes (MSR), o valor máximo foi registrado em 79% da CC, alcançando 1,21 g planta<sup>-1</sup> (Figura 2F). Ao comparar com o controle e com o estresse severo, verificaram-se decréscimos de 3,30% e 54,5%, respectivamente (Figura 2F). A massa seca total (MST) apresentou decréscimo linear em virtude da redução da capacidade de campo, culminando em uma redução de 71,48% sob estresse severo (Figura 2G).

### **3.2 Trocas gasosas**

Os regimes hídricos influenciaram significativamente as trocas gasosas das plantas de *A. hybridus* (Figura 4). A taxa de assimilação líquida (A) foi reduzida linearmente com a diminuição da disponibilidade hídrica, resultando em um decréscimo de 50,48% no nível mais severo de estresse (20% da CC) em comparação ao controle (Figura 4A).

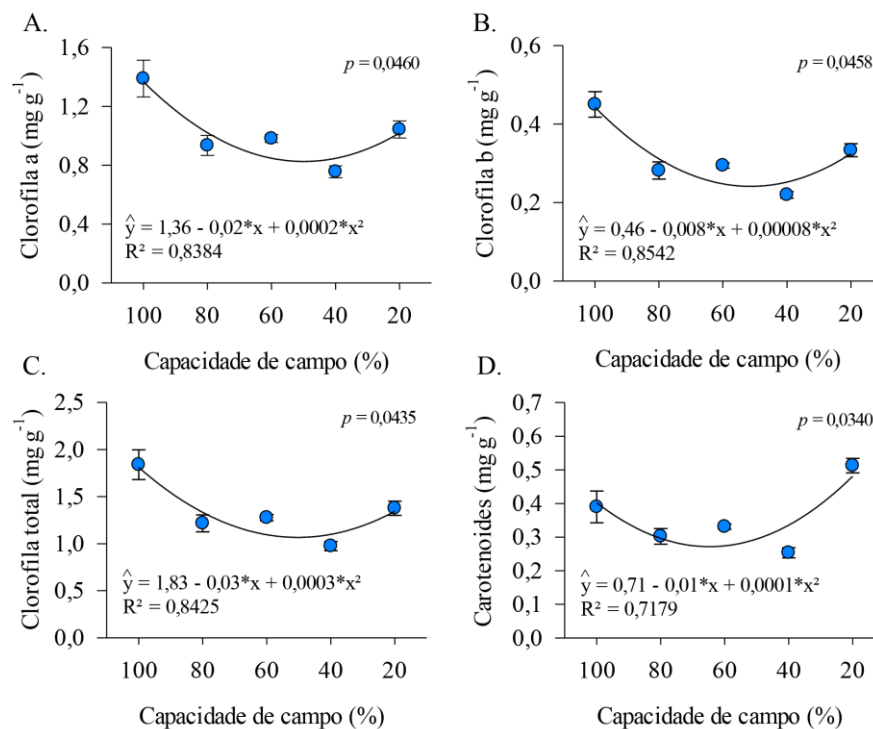


**Figura 4.** Taxa de assimilação líquida –  $A$  (A), condutância estomática –  $g_s$  (B), transpiração –  $E$  (C), concentração interna de  $CO_2$  –  $C_i$  (D), eficiência do uso da água –  $EUA$  (E), eficiência intrínseca do uso da água –  $EiUA$  (F), eficiência instantânea de carboxilação –  $EiC$  (G) e déficit de pressão de vapor –  $DPV$  (H) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).

A condutância estomática ( $g_s$ ) decresceu linearmente com o aumento da restrição hídrica, apresentando seus menores valores sob estresse severo (Figura 4B). A transpiração ( $E$ ) exibiu comportamento semelhante, com redução linear progressiva, culminando em uma diminuição de 26,65% no nível de 20% da CC em comparação ao controle (Figura 4C). Diferentemente, o carbono interno ( $C_i$ ) aumentou linearmente conforme a disponibilidade de água diminuiu, atingindo incremento de até 40,28% sob estresse mais intenso (Figura 4D). A eficiência do uso da água ( $EUA$ ) e a eficiência intrínseca do uso da água ( $EiUA$ ) reduziram de forma linear com a intensificação do déficit hídrico (Figuras 4E e 4F). A eficiência instantânea de carboxilação ( $EiC$ ) também apresentou decréscimo linear, registrando diminuição total de 76,92% sob estresse severo (Figura 4G). O déficit de pressão de vapor ( $DPV$ ) reduziu linearmente, constatando-se uma diminuição de 4,85% no estresse mais severo (Figura 4H).

### 3.3 Pigmentos fotossintéticos

Os pigmentos fotossintéticos foram influenciados pelos diferentes regimes hídricos (Figura 5). Todas as variáveis analisadas ajustaram-se a modelos de regressão quadrática, exibindo comportamento semelhante em resposta ao déficit hídrico. Observou-se diminuição das concentrações de clorofila a, clorofila b, clorofila total e carotenoides com a redução da capacidade de campo até atingirem um ponto de mínima estimado em 50% da CC para todos os pigmentos. A partir desse ponto, as variáveis reverteram a tendência de queda, registrando-se o aumento das concentrações dos pigmentos fotossintéticos sob estresse hídrico severo (20% da CC) (Figuras 5A-D).

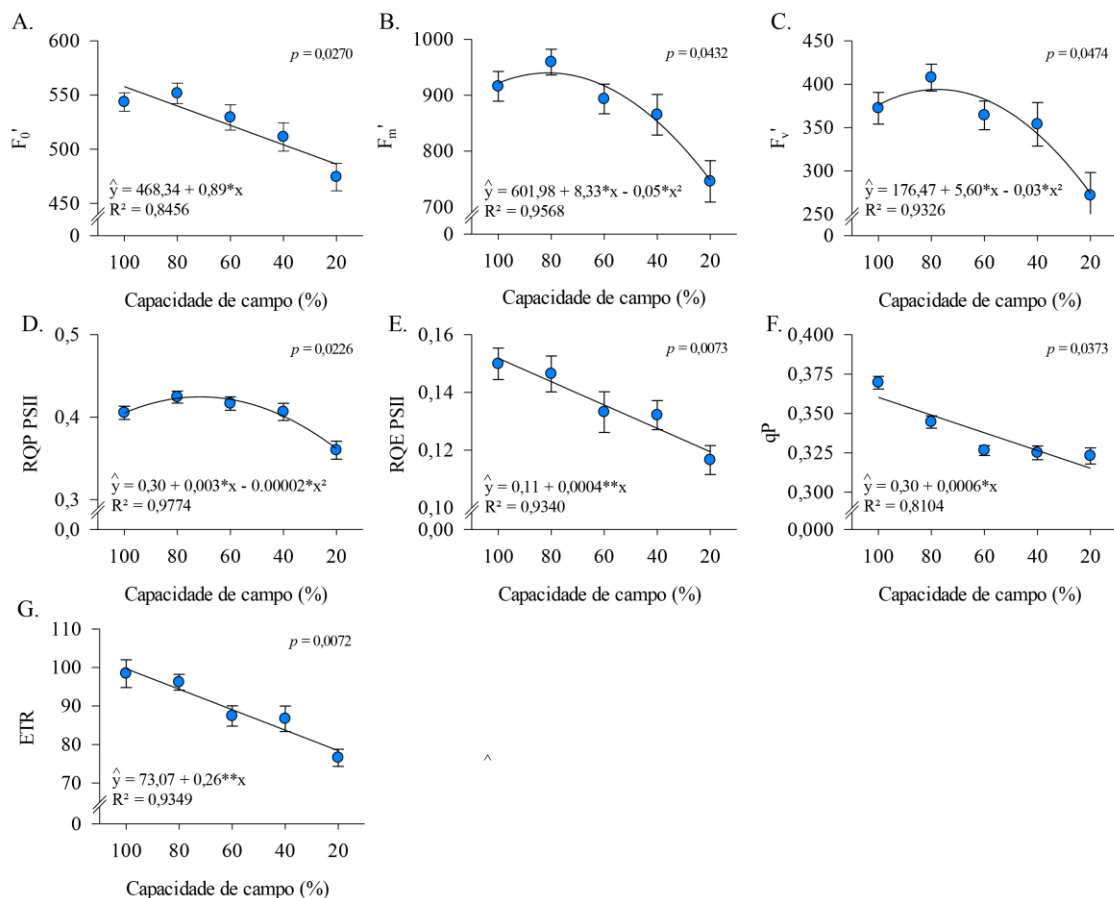


**Figura 5.** Clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).

### 3.4 Fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram influenciados pela disponibilidade hídrica (Figura 6). A fluorescência inicial ( $F_0'$ ), o rendimento quântico efetivo do PSII (RQE PSII), o *quenching* fotoquímico ( $qP$ ) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) apresentaram decréscimos lineares com o aumento da restrição hídrica, atingindo seus menores valores sob

estresse severo (20% da CC) (Figuras 6A, 6E, 6F e 6G). Por outro lado, a fluorescência máxima ( $F_m'$ ), a fluorescência variável ( $F_v'$ ) e o rendimento quântico potencial do PSII (RQP PSII) ajustaram-se a modelos de regressão quadrática (Figuras 6B, 6C e 6D). Observou-se que  $F_m'$  e RQP PSII exibiram ligeiros incrementos com o declínio inicial da umidade, atingindo pontos de máxima estimados em 83,3% e 75,0% da CC, respectivamente, seguidos de reduções acentuadas dos níveis hídricos mais severos. Por sua vez, a  $F_v'$  apresentou seu valor máximo estimado em 93,33% da CC, declinando progressivamente à medida que o déficit hídrico se intensificou.

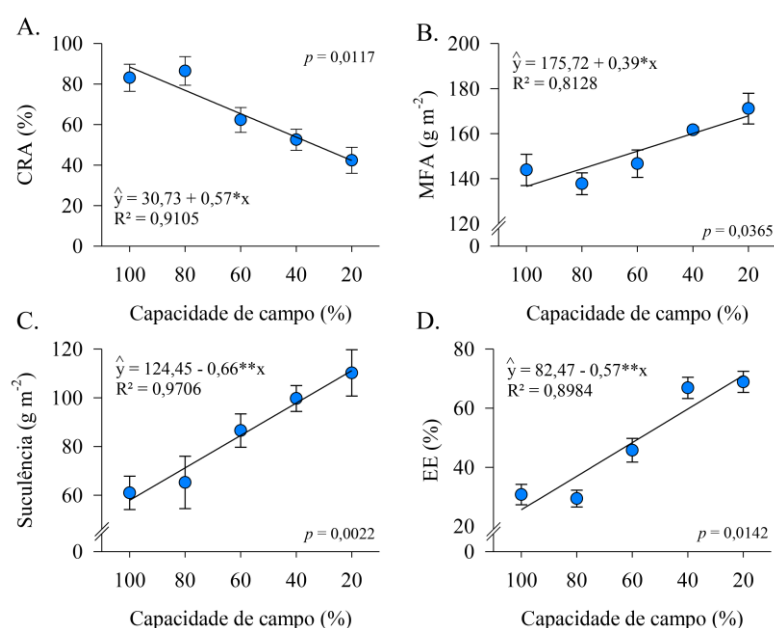


**Figura 6.** Fluorescência inicial ( $F_o'$ ) (A), fluorescência máxima ( $F_m'$ ) (B), fluorescência variável ( $F_v'$ ) (C), rendimento quântico potencial do PSII – RQP PSII ( $F_v'/F_m'$ ) (D), *quenching* fotoquímico – qP (E) e taxa de transporte de elétrons – ETR (F) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).

### 3.5 Status hídrico e integridade de membranas

As variáveis relacionadas ao estado hídrico e à integridade de membranas foram afetadas pela disponibilidade de água (Figura 7). O conteúdo relativo de água (CRA) apresentou

redução linear e progressiva com o aumento da intensidade do estresse, atingindo seus menores valores sob estresse hídrico severo (20% da CC) (Figura 7A). Em contrapartida, a massa de folha por unidade de área (MFA) aumentou linearmente com a restrição hídrica, atingindo seus maiores valores no nível mais severo de estresse (20% da CC) (Figura 7B). A suculência (SUC) exibiu comportamento semelhante à MFA, com incremento linear à medida que a disponibilidade de água diminuiu, apresentando máximo acúmulo no tratamento de 20% da CC (Figura 7C). O extravasamento de eletrólitos (EE) também aumentou de forma linear e progressiva com a intensificação do déficit hídrico, culminando no maior percentual de dano às membranas sob estresse severo (20% da CC) (Figura 7D).

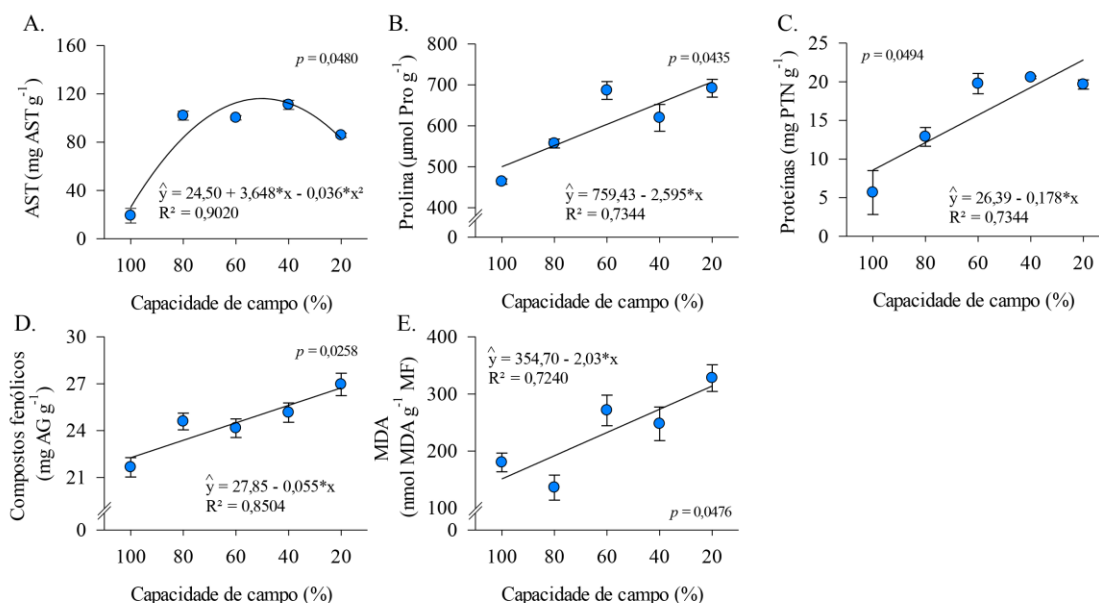


**Figura 7.** Conteúdo relativo de água – CRA (A), massa de folha por unidade de área – MFA (B), suculência – SUC (C) e extravasamento de eletrólitos – EE (D) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5). Fonte: A autora (2026).

### 3.6 Variáveis bioquímicas

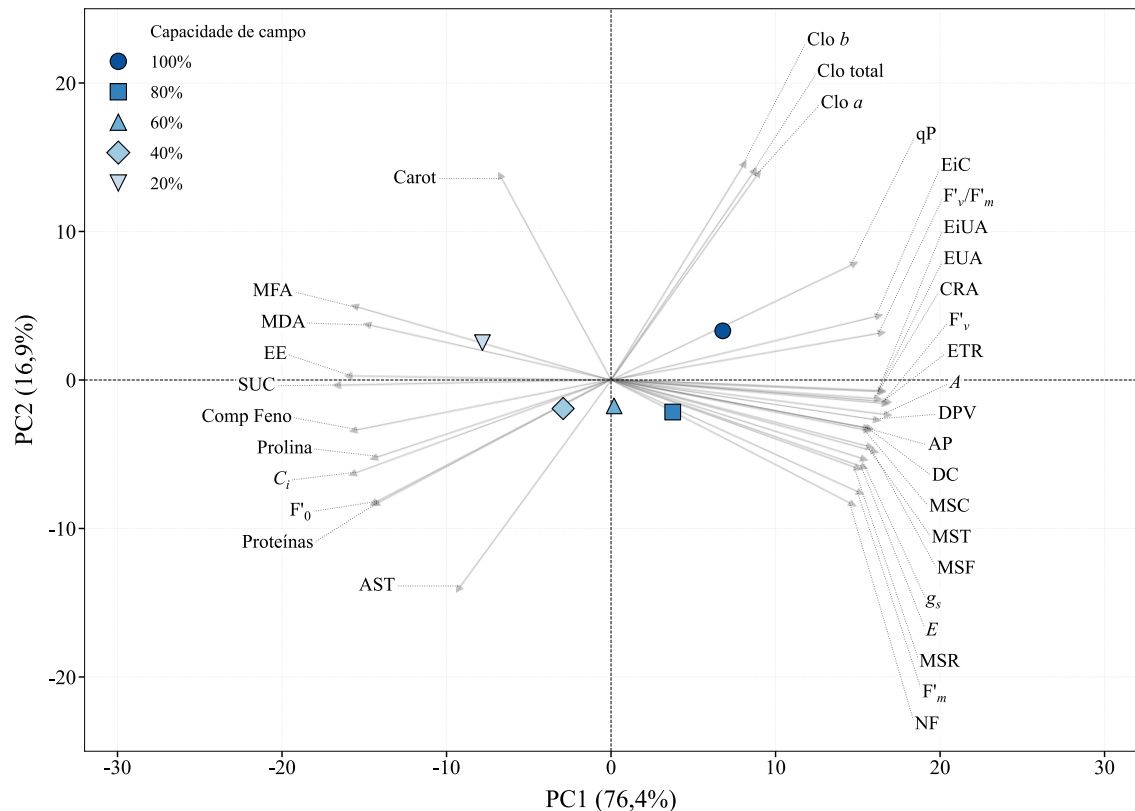
As variáveis bioquímicas foram significativamente influenciadas pelos regimes hídricos (Figura 8). O teor de açúcares solúveis totais (AST) ajustou-se a um modelo quadrático, apresentando incremento inicial com a redução da umidade até atingir um ponto de máxima estimado em 50,67% da CC, seguido de decréscimo sob estresse mais severo (Figura 8A). Por outro lado, o acúmulo de prolina, proteínas e compostos fenólicos, bem como o teor de malondialdeído (MDA), apresentaram incrementos lineares e progressivos com a intensificação

do déficit hídrico. Consequentemente, os maiores valores para todas essas variáveis foram registrados sob estresse severo (20% da CC) (Figuras 8B, 8C, 8D e 8E).



**Figura 8.** Açúcares solúveis totais – AST (A), prolina (B), proteínas (C), compostos fenólicos (D) e teor de malondialdeído – MDA (E) de *Amaranthus hybridus* em função de diferentes capacidades de campo (100, 80, 60, 40 e 20%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).

A análise de componentes principais demonstrou que os dois primeiros eixos (PC1 e PC2) explicaram 93,3% da variância total dos dados (76,4% e 16,9%, respectivamente) (Figura 9). Os tratamentos com maior disponibilidade hídrica (100% e 80% da capacidade de campo) associaram-se fortemente às variáveis de crescimento, trocas gasosas (A, gs e E), eficiência fotoquímica, acúmulo de biomassa e, no caso do controle de 100%, com os teores de pigmentos fotossintéticos (clorofilas a, b e total). Em contrapartida, as plantas sob déficit hídrico severo (40% e 20% da capacidade de campo) apresentaram forte correlação com mecanismos de ajustamento osmorregulatório e indicadores de peroxidação lipídica. A restrição de água induziu o acúmulo de osmoprotetores e solutos compatíveis (prolina, proteínas, compostos fenólicos e açúcares solúveis totais), além de estar associada a indicadores de dano de membrana como o malondialdeído (MDA), pigmentos de fotoproteção (carotenoides), e a elevação da concentração interna de carbono ( $C_i$ ) e da fluorescência inicial ( $F_0'$ ).



**Figura 9.** Análise de componentes principais entre tratamentos e variáveis. A: taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$ ;  $g_s$ : condutância estomática; E: transpiração;  $C_i$ : concentração interna de carbono; EUA: eficiência do uso da água; EiUA: eficiência intrínseca do uso da água; EiC: eficiência intrínseca de carboxilação; DPV: déficit de pressão de vapor;  $F_0$ : fluorescência inicial;  $F_m$ : fluorescência máxima;  $F_v$ : fluorescência variável;  $F_v/F_m$ : eficiência fotoquímica do fotossistema II; qP: *quenching* fotoquímico; ETR: taxa de transporte de elétrons; Clo a: clorofila a; Clo b: clorofila b; Clo total: clorofila total; Carot: carotenoides; AP: altura da planta; DC: diâmetro do caule; NF: número de folhas; CRA: conteúdo relativo de água; SUC: suculência; MSF: massa seca foliar; MSC: massa seca do caule; MSR: massa seca radicular; MST: massa seca total; MFA: massa fresca da parte aérea; EE: extravasamento de eletrólitos; MDA: malondialdeído; Prolina: teor de prolina; AST: açúcares solúveis totais; Proteínas: proteínas solúveis totais; Comp Feno: compostos fenólicos. Fonte: A autora (2026).

#### 4. DISCUSSÃO

A disponibilidade hídrica afeta diretamente todos os processos vitais das plantas, influenciando desde o metabolismo fotossintético e bioquímico a características morfológicas (Drobnitch *et al.*, 2025). No presente estudo, a redução ocasionada pelo estresse severo nas variáveis de crescimento pode ser explicada pelos efeitos deletérios da seca na morfologia de *A. hybridus*, pois nessas condições o estresse inibe a divisão celular do tecido meristemático foliar e a expansão celular nas áreas de alongamento (Meng *et al.*, 2021). Nas folhas, o estresse hídrico severo pode induzir alterações complexas nos parênquimas paliádico e lacunoso para

mitigar a perda de água e promover aclimação (Drobnitch *et al.*, 2025). A queda de folhas observada com a progressão do estresse pode interferir diretamente na assimilação de carbono, porém constitui estratégia aclimatativa de plantas sob estresse severo (Limousin *et al.*, 2022).

Em um contexto de restrição hídrica, pode ocorrer o aumento da síntese de hormônios responsáveis pela modulação de respostas e cascatas de sinalização que envolvem a transdução de sinais fisiológicos e bioquímicos como, por exemplo, o etileno, conhecido por sua participação na senescência foliar (Aslam *et al.*, 2022). Zhao *et al.* (2016) aborda em seu estudo que essa senescência foliar (perda de folhas) mediada pelo ABA no estresse hídrico gera um gradiente de potencial osmótico que direciona o fluxo de água para tecidos em crescimento. As alterações observadas na altura e diâmetro de caule com o aumento da intensidade do estresse, por sua vez, podem indicar uma redistribuição de fotoassimilados para a manutenção da sobrevivência (Lal *et al.*, 2022). Além disso, Wahab *et al.* (2022) relatam que a redução da altura de plantas e diâmetro do caule pode decorrer da diminuição de componentes internos desestabilizados por problemas na mitose sob estresse hídrico. Notavelmente, os efeitos negativos constatados no crescimento foram estendidos para a biomassa. A alocação e o acúmulo de biomassa são indicadores das respostas de *A. hybridus* frente ao estresse hídrico, confirmando tanto as alterações no crescimento quanto na redistribuição de recursos entre seus órgãos vegetais. No presente estudo, foi evidenciado que para MSF, MSC e MSR, *A. hybridus* demonstrou que a restrição hídrica moderada não afeta fortemente esses parâmetros, o que parece ser um modo de ajuste estrutural e fisiológico da espécie (Wang *et al.*, 2024). Estudando *Amaranthus cruentus* L. submetido a estresse hídrico, Cechin *et al.* (2022) retrataram que o comportamento da biomassa vai depender da intensidade e duração do estresse.

Para manter a fotossíntese ativa, as plantas desenvolvem mecanismos de reparação para proteger os danos causados pelo estresse hídrico em seus tecidos fotossintéticos (Wu *et al.*, 2022). As trocas gasosas em *A. hybridus* foram moduladas pela disponibilidade de água, evidenciando as respostas fisiológicas sob estresse hídrico. A taxa de assimilação líquida ( $A$ ) é fortemente prejudicada pela redução da condutância estomática ( $g_s$ ) e pelas limitações metabólicas oriundas da desidratação (He *et al.*, 2024). Nas plantas, a resposta fisiológica inicial a seca é o fechamento estomático, visando a reduzir a perda de água por meio da transpiração, o que também limita a entrada do  $\text{CO}_2$  para a fotossíntese (Al-Salman *et al.*, 2024), semelhantemente ao observado no presente estudo. Esse fechamento dos estômatos evidenciado pela redução da  $g_s$  em *A. hybridus* pode ser explicado também pelo aumento da síntese de ABA em condições de seca, pois o acúmulo desse hormônio nas células-guarda dos estômatos e a sua

interação com citocininas e ácido jasmônico regulam a  $g_s$ , reduzindo a transpiração ( $E$ ), turgor foliar e ativando vias de sinalização antioxidante (Bulgakov *et al.*, 2019; Wu *et al.*, 2022).

O aumento do carbono interno ( $C_i$ ) sob estresse severo indica que a diminuição na  $A$  não foi causada apenas pelo fechamento estomático, mas também por limitações bioquímicas que reduziram a capacidade de fixação de  $CO_2$  (Wahab *et al.*, 2022). Tal fato foi confirmado na eficiência instantânea de carboxilação ( $E_iC$ ) que reduziu drasticamente sob estresse severo. Explicando essa condição, Wu *et al.* (2022) afirmam em seu estudo que o estresse hídrico intenso pode inibir fortemente a atividade da RuBPCase, o que diminui de forma acentuada essa eficiência.

A eficiência do uso da água (EUA) e a eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) apresentaram decréscimos lineares com a redução da disponibilidade hídrica. Entretanto, as baixas taxas de redução observadas, de apenas 0,01 mol  $CO_2$  / mol  $H_2O$  para EUA e 0,79  $\mu$ mol  $CO_2$  / mol  $g_s$  para EiUA a cada unidade de redução da CC, indicam que *A. hybridus* preserva uma elevada capacidade de aproveitamento hídrico mesmo sob restrição. Comportamento semelhante foi relatado para *Amaranthus caudatus* (Khamis *et al.*, 2025). A eficiência hídrica apontada no presente estudo está relacionada com a capacidade de aclimação das plantas, priorizando características de sobrevivência nessa condição. Os nossos resultados de EUA e EiUA apontam para afirmações previamente relatadas para plantas  $C_4$ , característica que permite o sucesso evolutivo dessas espécies em um contexto de mudanças climáticas (Ferguson *et al.*, 2024; Khamis *et al.*, 2025). Diversos fatores podem estar envolvidos nisso, dentre eles o padrão estomático, a forma da folha e a condutância da bainha vascular (Ghannoum *et al.*, 2025).

A disponibilidade hídrica promoveu uma modulação diferencial nos pigmentos fotossintéticos de *A. hybridus*. Normalmente, o estresse hídrico severo causa a redução de clorofila  $a$ ,  $b$  e total, em razão dos seus efeitos nos componentes do aparato fotossintético, incluindo os complexos pigmento-proteína fotossintéticos e a forma e organização estrutural de cloroplastos e tilacoides (Chieb e Gachomo, 2023). No presente estudo, houve respostas distintas a esse padrão, com um acúmulo de clorofilas sob estresse severo e decréscimo nos tratamentos moderados. Diante disso, esses tratamentos (80, 60 e 40% da CC) promoveram degradação ou inibição da síntese desses pigmentos. Isso pode ter ocorrido pela ruptura dos cloroplastos, além do fato de que o estresse hídrico favorece tanto a degradação de precursores da clorofila, quanto a ativação da clorofilase intensificando a perda desses pigmentos (Rezaei-Chiyaneh *et al.*, 2023). Ao estudar o metabolismo das clorofilas em espécie  $C_4$ , Karami *et al.*

(2025) identificaram que o estresse hídrico afetou o metabolismo da porfirina e clorofila e isso previne o acúmulo de tetrapiólas, substâncias que geram a formação de oxigênio singlete. A mediação das reações fotossintéticas pelas clorofilas é sensível à exposição de condições adversas, de forma que as proteínas ligantes de clorofilas, as suas moléculas e os carotenoides são componentes primários do ajuste adaptativo (Gao *et al.*, 2024). Notavelmente, *A. hybridus* possuem mecanismos que protegem as clorofilas no estresse severo. Monteoliva *et al.* (2021) afirmam que o acúmulo de clorofila pode favorecer a taxa fotossintética ou pode ser resultante de mecanismos de defesa antioxidante. Assim, o aumento nos teores de clorofila pode estar associado à capacidade de tolerância da espécie, embora não constitua necessariamente a causa direta dessa tolerância.

Os carotenoides são pigmentos complementares que atuam na captura de luz e na proteção dos cloroplastos contra danos. Diferentemente do declínio observado nas clorofilas, o aumento isolado dos carotenoides sob estresse severo de 20% da CC sugere possível ajuste funcional para a estabilização dos complexos fotossintéticos e para a eficiência das proteínas estruturais que compõem as antenas coletoras de luz, auxiliando a dissipar o excesso de energia luminosa na forma de calor (Gao *et al.*, 2024).

As respostas fotoquímicas envolvidas na fluorescência da clorofila *a* demonstram a integridade ou desestabilização do funcionamento dos fotossistemas de *A. hybridus* no estresse hídrico. No presente estudo, o aumento da fluorescência inicial ( $F_o'$ ) com a intensificação do estresse hídrico indica dano parcial aos complexos antena do PSII e comprometimento da cadeia de transporte de elétrons (Netshimbupfe *et al.*, 2022). Esse comportamento está associado à redução da capacidade de oxidação da quinona primária ( $Q_a$ ), o que resulta em um fluxo mais lento de elétrons ao longo da via fotoquímica do PSII e, consequentemente, na inativação progressiva dos centros de reação do fotossistema II (Aazami *et al.*, 2021; Sharma *et al.*, 2022). Por sua vez, a redução encontrada na fluorescência máxima ( $F_m'$ ) pode indicar que alterações conformacionais na proteína D1 modificaram as características dos aceptores de elétrons do PSII (Singh *et al.*, 2021; Bhatt *et al.*, 2022). Como consequência, folhas fotossinteticamente ativas tendem a apresentar menor eficiência do PSII, refletida diretamente nos valores reduzidos de  $F_m'$  (Sharma *et al.*, 2022).

O rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m'$ ) é um parâmetro essencial para verificar o funcionamento do aparato fotossintético em condições de estresse (Arya *et al.*, 2024). Os resultados obtidos para  $F_v/F_m$  reportam que *A. hybridus*, apesar de ter apresentado redução com a progressão do estresse, possivelmente diminuiu na eficiência máxima de conversão de energia

luminosa, mas ainda existe o funcionamento do PSII com desempenho reduzido. Respostas semelhantes foram obtidas por Vargas-Ortiz *et al.* (2021), confirmando a eficiência do aparato fotossintético em *Amaranthus*. A diminuição moderada no *quenching* fotoquímico (qP) e da taxa de transporte de elétrons (ETR) sugere certa plasticidade fisiológica de *A. hybridus*, conseguindo manter sua atividade fotoquímica, mesmo que de forma reduzida pelo estresse imposto (Khamis *et al.*, 2025). A leve redução de qP e ETR evidencia que a restrição hídrica reduz a quantidade de centros de reação abertos e limita o fluxo de elétrons na fotoquímica (Akhlaq *et al.*, 2025). Notavelmente, os resultados que obtivemos na fluorescência da clorofila indicam que a restrição da taxa fotossintética (*A*) pode se dever tanto à limitação da *g<sub>s</sub>* quanto a limitações bioquímicas envolvendo a atividade da RuBCase e do ciclo de Calvin, além de associados às concentrações de clorofilas nos tecidos, evidenciando que esta planta apresenta elevada sensibilidade à restrição hídrica quanto aos teores de clorofilas e às readequações do status fotoquímico (Raines, 2022).

O conteúdo relativo de água (CRA) é uma variável relacionada ao potencial hídrico da planta, funcionando como indicador da hidratação dos tecidos vegetais (Miranda-Rojas *et al.*, 2025). No presente estudo, observou-se que as respostas do status hídrico de *A. hybridus* ocorreram de forma esperada, reduzindo o CRA com o aumento da intensidade do estresse. O CRA elevado encontrado em algumas espécies está associado a um mecanismo de tolerância ao estresse hídrico, resultante da maior regulação osmótica (Abdelmoghny *et al.*, 2020). Com um CRA em decréscimo, a planta tende a acumular osmólitos para evitar a desintegração de membranas e controlar a perda de turgor com a redução do potencial hídrico externo (Singh *et al.*, 2022b). A redução constatada no presente estudo reflete que no estresse severo os valores obtidos para CRA (42,37%) indicam que, mesmo com a hidratação foliar comprometida, as folhas ainda estavam funcionais e promovendo a ativação de mecanismos de aclimação, como a massa de folha por unidade de área (MFA) e suculência (SUC). Esses parâmetros estão associados a mudanças morfoanatômicas que alteram o espessamento das folhas ou o acúmulo osmoprotetores (Zahedi *et al.*, 2025).

O acréscimo de MFA e SUC no estresse severo reflete uma resposta integrativa da mitigação do estresse hídrico em *A. hybridus*. Em plantas C<sub>4</sub> tolerantes à seca, as pesquisas apontam reduções leves do CRA, modificações morfoanatômicas nas folhas, regulação da densidade e abertura estomática (Tiwari *et al.*, 2021). Essas características em *Amaranthus* estão associadas a ampla plasticidade fenotípica, especialmente em condições de estresse hídrico (Jamalluddin *et al.*, 2021). O aumento progressivo do extravasamento de eletrólitos

(EE) indica a perda da integridade de membranas a partir do desequilíbrio entre a geração e eliminação de espécies reativas de oxigênio (EROS) (Ma *et al.*, 2024). Além disso, o estresse hídrico provoca redução da pressão de turgor que induz o desprendimento da membrana plasmática e da parede celular, alterando a tensão da membrana (Nongpiur *et al.*, 2020). Consequentemente, a membrana torna-se mais permeável e suscetível a danos estruturais evidenciados no EE (Sato *et al.*, 2024). Resultados semelhantes foram obtidos por Nkuna *et al.* (2025), avaliando *Amaranthus dubius* e *Amaranthus tricolor* sob déficit hídrico severo. Por sua vez, Netshimbupfe *et al.* (2022), estudando *Amaranthus caudatus* e *Amaranthus hypochondriacus* submetidos a estresse hídrico, também constataram desestabilização de membranas (maior EE) e associaram essa resposta a uma possível degradação na configuração lipídio-proteína.

As respostas bioquímicas de *A. hybridus* confirmam a condição de estresse a partir da ativação de mecanismos que conferem tolerância, os quais incluem acúmulo de substâncias osmoprotetoras, proteínas e a defesa antioxidante. Observou-se que com a percepção do estresse (50% da CC) *A. hybridus* apresentou um pico de açúcares solúveis totais (AST), indicando uma estratégia de ajuste osmótico, onde a espécie intensifica a retenção de carboidratos (Kaur *et al.*, 2021).

Os AST são essenciais na produção de energia e formação de esqueletos de carbono, na sinalização do estresse hídrico e no ajuste osmótico (Khamis *et al.*, 2025). Sob estresse severo, o fechamento estomático constatado por meio da *gs* limita a assimilação de CO<sub>2</sub>, o que comumente reduz os níveis de AST, mas o transporte e acúmulo de açúcares podem melhorar a tolerância de *A. hybridus* (Karami *et al.*, 2025). Dentre os açúcares incluídos nos AST, a sacarose, glicose e frutose funcionam como sinalizadoras para a regulação da expressão gênica sob estresse hídrico (Khamis *et al.*, 2025). No presente estudo, com a progressão do estresse observou-se leve redução em AST, sugerindo que a duração e intensidade do estresse afetam diretamente o conteúdo de açúcares, que podem ser direcionados a outras rotas metabólicas, como substrato para a respiração, defesa antioxidante ou manutenção da integridade de membranas (Afzal *et al.*, 2021). Comportamento semelhante foi constatado por Jamalluddin *et al.* (2021), os quais, estudando *A. cruentus* e *A. hypochondriacus*, relataram que a redução da CRA ocasionou o aumento de AST no estresse hídrico. Com um padrão distinto de AST, neste estudo foi verificado um acúmulo de prolina sob estresse hídrico severo.

A prolina possui papel essencial no ajuste osmótico, comumente plantas expostas a condições adversas direcionam a síntese proteica para o acúmulo de osmólitos, incluindo a

prolina como estratégia de mitigação ao estresse (Netshimbupfe *et al.*, 2022). Com a restrição de água, pode ocorrer a inativação do complexo de evolução do oxigênio (OEC) e a limitação do fluxo de elétrons no PSII leva a planta a utilizar a prolina como doador alternativo de elétrons (Rehman *et al.*, 2021). Esse mecanismo de ajuste protege o aparato fotossintético contra danos oxidativos e compensa a desestabilização do OEC, por atuar como molécula redutora do  $\text{NADP}^+$  em NADPH (Netshimbupfe *et al.*, 2022).

O incremento expressivo de proteínas em 40% da CC e no estresse hídrico severo sugere o direcionamento do metabolismo para a síntese de proteínas de estresse (Dalal, 2021). Nesse contexto, o acréscimo constatado na prolina auxilia tanto na desintoxicação de EROS quanto na sinalização e estabilização de proteínas (Kaur *et al.*, 2021). Além da prolina, Khamis *et al.* (2025) afirmam que o aumento de AST (sacarose e manitol) contribui na proteção de proteínas em plantas expostas à restrição hídrica. O acúmulo dessas proteínas é uma estratégia de tolerância de *A. hybridus*, essencial para a ativação tanto de enzimas antioxidantes que atuam na eliminação de EROS que causam danos oxidativos quanto de enzimas metabólicas envolvidas na manutenção do fluxo fotossintético e na reprogramação metabólica durante o estresse (Siddique *et al.*, 2022). Além disso, evidenciou-se a ativação do sistema de defesa antioxidante não enzimático a partir do aumento do conteúdo de compostos fenólicos no estresse severo. O aumento da síntese desses compostos é variável de acordo com a espécie, os quais participam também da defesa antioxidante para prevenção da desestabilização do aparato fotossintético, redução de danos na membrana e desnaturação de proteínas (Albergaria *et al.*, 2020). Respostas semelhantes foram obtidas por Sarker e Oba (2018), os quais relataram em seu estudo com *A. tricolor* que o estresse hídrico aumenta os metabólitos secundários, incluindo os compostos fenólicos totais, associando a sobrevivência dessa espécie em regiões áridas e semiáridas ao aumento da síntese desses compostos. No presente estudo, os tratamentos intermediários (60 e 40% da CC) já foram suficientes para intensificar as rotas da via do ácido chiquímico, responsável pela obtenção da defesa vegetal a partir de metabólitos secundários, incluindo os fenólicos (Santos-Sánchez *et al.*, 2019).

O aumento expressivo do teor de malondialdeído (MDA) no estresse hídrico mais severo indica maior peroxidação lipídica nessa condição, evidenciando também danos de membrana, assim como observado com o EE. Sob estresse severo, o aumento de variáveis que sugerem a ocorrência de danos de membranas (MDA e EE) justifica o aumento dos componentes de defesa antioxidante, pois em condições de estresse é crucial a manutenção do equilíbrio entre a produção e a detoxificação de EROS (Havugimana *et al.*, 2023).

## 5. CONCLUSÕES

A espécie *Amaranthus hybridus* apresenta elevada plasticidade fenotípica em resposta ao déficit hídrico, mobilizando eficientes mecanismos bioquímicos e fotoquímicos que garantem sua sobrevivência sob forte restrição hídrica. Embora a escassez de água comprometa o acúmulo de biomassa e as trocas gasosas, a planta sustenta sua viabilidade celular por meio do incremento de osmoprotetores e compostos secundários, além de preservar a eficiência intrínseca do uso da água característica de seu metabolismo C4. Essa expressiva capacidade de aclimação confere à espécie alta vantagem competitiva como planta daninha em cenários de secas prolongadas. Portanto, *A. hybridus* apresenta grande potencial como modelo biológico para estudos de resiliência climática, sendo essenciais investigações futuras sobre diferentes tempos de exposição ao estresse para o aprimoramento das estratégias de manejo agrícola.

## REFERÊNCIAS

- Aazami, M.A., Asghari-Aruq, M., Hassanpouraghdam, M.B., Ercisli, S., Baron, M., Sochor, J., 2021. Low temperature stress mediates the antioxidants pool and chlorophyll fluorescence in *Vitis vinifera* L. cultivars. *Plants* 10, 1877.
- Abdelmoghny, A.M., Raghavendra, K.P., Sheeba, J.A., Santosh, H.B., Meshram, J.H., Singh, S.B., Kranthi, K.R., Waghmare, V.N., 2020. Morpho-physiological and molecular characterization of drought tolerance traits in *Gossypium hirsutum* genotypes under drought stress. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 26, 2339-2353.
- Afzal, S., Chaudhary, N., Singh, N.K., 2021. Role of soluble sugars in metabolism and sensing under abiotic stress. *Plant growth regulators: signalling under stress conditions*. Springer, pp. 305-334.
- Akhlaq, M., Miao, H., Zhang, C., Yan, H., Run, X., Chauhdary, J.N., Rehman, M.M.u., Li, J., Ren, J., 2025. Resilience assessment of tomato crop chlorophyll fluorescence against water stress under elevated CO<sub>2</sub> and protective cultivation. *Irrigation and Drainage*.
- Al-Salman, Y., Cano, F.J., Mace, E., Jordan, D., Groszmann, M., Ghannoum, O., 2024. High water use efficiency due to maintenance of photosynthetic capacity in sorghum under water stress. *Journal of Experimental Botany* 75, 6778-6795.
- Albergaria, E.T., Oliveira, A.F.M., Albuquerque, U.P., 2020. The effect of water deficit stress on the composition of phenolic compounds in medicinal plants. *South African Journal of Botany* 131, 12-17.

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.d.M., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische zeitschrift* 22, 711-728.
- Anwar, M.P., Islam, A.K.M.M., Yeasmin, S., Rashid, M.H., Juraimi, A.S., Ahmed, S., Shrestha, A., 2021. Weeds and their responses to management efforts in a changing climate. *Agronomy* 11, 1921.
- Arya, S., Sahoo, R.N., Sehgal, V.K., Bandyopadhyay, K., Rejith, R.G., Chinnusamy, V., Kumar, S., Kumar, S., Manjaiah, K.M., 2024. High-throughput chlorophyll fluorescence image-based phenotyping for water deficit stress tolerance in wheat. *Plant Physiology Reports* 29, 278-293.
- Asadollahzadeh, M., Rezvani, M., Zaefarian, F., Mobasser, H.R., 2023. Physiological modifications and enzymatic defense system of *Amaranthus blitoides* S. Watson and *Amaranthus hybridus* L. in response to water deficit stress. *Russian Journal of Plant Physiology* 70, 106.
- Aslam, M.M., Waseem, M., Jakada, B.H., Okal, E.J., Lei, Z., Saqib, H.S.A., Yuan, W., Xu, W., Zhang, Q., 2022. Mechanisms of abscisic acid-mediated drought stress responses in plants. *International Journal of Molecular Sciences* 23, 1084.
- Bajji, M., Kinet, J.-M., Lutts, S., 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation* 36, 61-70.
- Barrs, H.D., Weatherley, P.E., 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 15, 413-428.
- Bates, L.S., Waldren, R.P.A., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39, 205-207.
- Bhatt, U., Singh, H., Kumar, D., Strasser, R.J., Soni, V., 2022. Severe leaf-vein infestation upregulates antioxidant and photosynthetic activities in the lamina of *Ficus religiosa*. *Acta Physiologiae Plantarum* 44, 15.
- Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72, 248-254.
- Bulgakov, V.P., Wu, H.-C., Jinn, T.-L., 2019. Coordination of ABA and chaperone signaling in plant stress responses. *Trends in Plant Science* 24, 636-651.
- Campos, A.J.d.M., Santos, S.M., Nacarath, I.R.F.F., 2021. Estresse hídrico em plantas: uma revisão. *Research, Society and Development* 10, e311101523155.
- Cechin, I., da Silva, L.P., Ferreira, E.T., Barrochelo, S.C., de Melo, F.P.d.S.R., Dokkedal, A.L., Saldanha, L.L., 2022. Physiological responses of *Amaranthus cruentus* L. to drought stress under sufficient-and deficient-nitrogen conditions. *Plos One* 17, e0270849.

- Chakraborty, R., Rehman, R.U., Siddiqui, M.W., Liu, H., Seth, C.S., 2025. Phytohormones: Heart of plants' signaling network under biotic, abiotic, and climate change stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 109839.
- Chaudhry, S., Sidhu, G.P.S., 2022. Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: A comprehensive review. *Plant Cell Reports* 41, 1-31.
- Chen, S., Ten Tusscher, K.H.W.J., Sasidharan, R., Dekker, S.C., de Boer, H.J., 2023. Parallels between drought and flooding: An integrated framework for plant eco-physiological responses to water stress. *Plant-Environment Interactions* 4, 175-187.
- Chieb, M., Gachomo, E.W., 2023. The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses. *BMC Plant Biology* 23, 407.
- Clements, D.R., Jones, V.L., 2021. Rapid evolution of invasive weeds under climate change: present evidence and future research needs. *Frontiers in Agronomy* 3, 664034.
- Dalal, V.K., 2021. Modulation of photosynthesis and other proteins during water-stress. *Molecular Biology Reports* 48, 3681-3693.
- Drobnitch, S.T., Donovan, T.C., Wenz, J.A., Flynn, N.E., Schipanski, M.E., Comas, L.H., 2025. Can nitrogen availability impact plant performance under water stress? A review of traits, mechanisms, and whole plant effects. *Plant and Soil* 511, 45-67.
- DuBois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A.t., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28, 350-356.
- Ferguson, J.N., Schmuker, P., Dmitrieva, A., Quach, T., Zhang, T., Ge, Z., Nersesian, N., Sato, S.J., Clemente, T.E., Leakey, A.D.B., 2024. Reducing stomatal density by expression of a synthetic EPF increases leaf intrinsic water use efficiency and reduces plant water use in a C4 crop. *BioRxiv*, 2024-2002.
- Figueiredo Junior, G.A., Hirata, A.C.S., Martins, B.A.B., Monquero, P.A., 2024. Perspectives of adopting integrated weed management in Brazil. *Australian Journal of Crop Science* 18, 555-563.
- Fricke, E.C., Ordonez, A., Rogers, H.S., Svenning, J.-C., 2022. The effects of defaunation on plants' capacity to track climate change. *Science* 375, 210-214.
- Ghannoum, O., Al-Salman, Y.M., Cano, F.J., 2025. Opportunities for improving intrinsic water use efficiency in C4 plants under climate change. *New Phytologist* 248, 2656-2673.
- Guerreiro, R.G.O., Lima, K.E.S., Silva, T.M., Kawano, T.Y., Machado, A.J.M., Kawakita, K., Pastorini, L.H., 2025. Capacidade de recuperação e respostas morfofisiológicas de *Sapindus saponaria* L. to water stress. *Brazilian Journal of Biology* 85, e295472.
- Havugimana, S., Kiseleva, I.S., Nsengumuremyi, D., 2023. Lipid peroxidation within different amaranth cultivars. *Brazilian Journal of Science* 2, 1-5.

- He, M., Geng, G., Mei, S., Wang, G., Yu, L., Xu, Y., Wang, Y., 2024. Melatonin modulates the tolerance of plants to water stress: morphological response of the molecular mechanism. *Functional Plant Biology* 51.
- Heath, R.L., Packer, L., 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 125, 189-198.
- Jacques, C., Salon, C., Barnard, R.L., Vernoud, V., Prudent, M., 2021. Drought stress memory at the plant cycle level: A review. *Plants* 10, 1873.
- Jamalluddin, N., Massawe, F.J., Mayes, S., Ho, W.K., Singh, A., Symonds, R.C., 2021. Physiological screening for drought tolerance traits in vegetable amaranth (*Amaranthus tricolor*) germplasm. *Agriculture* 11, 994.
- Jimoh, M.O., Okaiyeto, K., Oguntibeju, O.O., Laubscher, C.P., 2022. A systematic review on *Amaranthus*-related research. *Horticulturae* 8, 239.
- Jin, C., Zha, T., Bourque, C.P.A., Liu, P., Jia, X., Tian, Y., Li, X., Liu, X., Guo, X., Xu, M., 2022. Key stress indicators from chlorophyll fluorescence in five desert plant species. *Ecological Indicators* 145, 109679.
- Karami, S., Shiran, B., Ravash, R., 2025. Molecular investigation of how drought stress affects chlorophyll metabolism and photosynthesis in leaves of C3 and C4 plant species: A transcriptome meta-analysis. *Heliyon* 11.
- Kaur, H., Manna, M., Thakur, T., Gautam, V., Salvi, P., 2021. Imperative role of sugar signaling and transport during drought stress responses in plants. *Physiologia Plantarum* 171, 833-848.
- Kaur, R., Kumar, S., Ali, S.A., Ezing, U.M., 2024. Impacts of climate change on crop-weed dynamics: Challenges and strategies for weed management in a changing climate. *Open Journal of Environmental Biology* 9, 015-021.
- Khamis, G., Alsherif, E.A., Korany, S.M., Aldailami, D.A., Aloufi, A.S., Khalaf, M.H., Hamed, S.M., Maridueña-Zavala, M.G., Al Jaouni, S.K., Selim, S., 2025. Drought stress differentially influences growth, physiology, and metabolite accumulation in *Triticum aestivum* (C3) and *Amaranthus caudatus* (C4) plants. *BMC Plant Biology* 25, 1199.
- Kluge, M., Ting, I.P., 2012. Crassulacean acid metabolism: analysis of an ecological adaptation. *Springer Science & Business Media*.
- Lal, M.K., Sharma, N., Adavi, S.B., Sharma, E., Altaf, M.A., Tiwari, R.K., Kumar, R., Kumar, A., Dey, A., Paul, V., 2022. From source to sink: mechanistic insight of photoassimilates synthesis and partitioning under high temperature and elevated [CO<sub>2</sub>]. *Plant Molecular Biology* 110, 305-324.
- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*. Elsevier, pp. 350-382.

- Limousin, J.M., Roussel, A., Rodríguez-Calcerrada, J., Torres-Ruiz, J.M., Moreno, M., Garcia de Jalon, L., Ourcival, J.M., Simioni, G., Cochard, H., Martin-StPaul, N., 2022. Drought acclimation of *Quercus ilex* leaves improves tolerance to moderate drought but not resistance to severe water stress. *Plant, Cell & Environment* 45, 1967-1984.
- Ma, L., Wei, J., Han, G., Sun, X., Yang, X., 2024. Seed osmopriming with polyethylene glycol (PEG) enhances seed germination and seedling physiological traits of *Coronilla varia* L. under water stress. *Plos One* 19, e0303145.
- Mao, R., Bajwa, A.A., Adkins, S., 2021. A superweed in the making: adaptations of *Parthenium hysterophorus* to a changing climate. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 41, 47.
- Meng, D., Dong, B., Niu, L., Song, Z., Wang, L., Amin, R., Cao, H., Li, H., Yang, Q., Fu, Y., 2021. The pigeon pea CcCIPK14-CcCBL1 pair positively modulates drought tolerance by enhancing flavonoid biosynthesis. *The Plant Journal* 106, 1278-1297.
- Mihaljević, I., Viljevac Vuletić, M., Šimić, D., Tomaš, V., Horvat, D., Josipović, M., Zdunić, Z., Dugalić, K., Vuković, D., 2021. Comparative study of drought stress effects on traditional and modern apple cultivars. *Plants* 10, 561.
- Miranda-Rojas, J.A., Pedroza-Sandoval, A., Gramillo-Ávila, I., Trejo-Calzada, R., Sánchez-Cohen, I., Yáñez-Chávez, L.G., 2025. Algae extracts and zeolite modulate plant growth and enhance the yield of tomato *Solanum lycopersicum* L. under suboptimum and deficient soil water content. *Horticulturae* 11, 902.
- Monteoliva, M.I., Guzzo, M.C., Posada, G.A., 2021. Breeding for drought tolerance by monitoring chlorophyll content. *Gene Technol* 10, 10-35248.
- Mukarram, M., Choudhary, S., Kurjak, D., Petek, A., Khan, M.M.A., 2021. Drought: Sensing, signalling, effects and tolerance in higher plants. *Physiologia Plantarum* 172, 1291-1300.
- Naidu, V., Madhav, M.S., Mishra, J.S., Sreekanth, D., 2023. Effect of increasing atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature on weeds and their management-Mitigation strategies. *Published four times a year by The Indian Society of Weed Science* 56, 390381.
- Netshimbupfe, M.H., Berner, J., Gouws, C., 2022. The interactive effects of drought and heat stress on photosynthetic efficiency and biochemical defense mechanisms of *Amaranthus* species. *Plant-Environment Interactions* 3, 212-225.
- Nkuna, M., Gavhi, P., Kanyerere, A.M., Ikebudu, V.C., Ndou, N., Faro, A., Doumbia, I.Z., Ajayi, R.F., Mulidzi, A.R., Lewu, N., 2025. Drought tolerance mechanisms in grain and vegetable *Amaranthus* species: Physiological, biochemical and molecular insights. *Horticulturae* 11, 1226.
- Nongpiur, R.C., Singla-Pareek, S.L., Pareek, A., 2020. The quest for osmosensors in plants. *Journal of Experimental Botany* 71, 595-607.
- Park, S.-J., Sharma, A., Lee, H.-J., 2020. A review of recent studies on the antioxidant activities of a third-millennium food: *Amaranthus* spp. *Antioxidants* 9, 1236.

- Perotti, V.E., Larran, A.S., Palmieri, V.E., Martinatto, A.K., Permingeat, H.R., 2020. Herbicide resistant weeds: A call to integrate conventional agricultural practices, molecular biology knowledge and new technologies. *Plant Science* 290, 110255.
- Pitaloka, M.K., Caine, R.S., Hepworth, C., Harrison, E.L., Sloan, J., Chutteang, C., Phunthong, C., Nongngok, R., Toojinda, T., Ruengphayak, S., 2022. Induced genetic variations in stomatal density and size of rice strongly affects water use efficiency and responses to drought stresses. *Frontiers in Plant Science* 13, 801706.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New phytologist* 182, 565-588.
- Qayyum, A., Al Ayoubi, S., Sher, A., Bibi, Y., Ahmad, S., Shen, Z., Jenks, M.A., 2021. Improvement in drought tolerance in bread wheat is related to an improvement in osmolyte production, antioxidant enzyme activities, and gaseous exchange. *Saudi Journal of Biological Sciences* 28, 5238-5249.
- R Core Team, R., 2025. *R Development Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Core Team: Vienna, Austria.
- Raines, C.A., 2022. Improving plant productivity by re-tuning the regeneration of RuBP in the Calvin–Benson–Bassham cycle. *New Phytologist* 236, 350-356.
- Rampazzo, M.V., Cunha, M.L.O., De Oliveira, L.C.A., Silva, V.M., Lanza, M.G.D.B., De Melo, A.A.R., Dos Reis, A.R., 2022. Physiological roles of nickel on antioxidant and nitrogen metabolism increasing the yield of sugarcane plants. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 22, 4438-4448.
- Rehman, A.U., Bashir, F., Ayaydin, F., Kóta, Z., Páli, T., Vass, I., 2021. Proline is a quencher of singlet oxygen and superoxide both in in vitro systems and isolated thylakoids. *Physiologia Plantarum* 172, 7-18.
- Resende, L.S., Christoffoleti, P.J., Netto, A.G., Presoto, J.C., Nicolai, M., Maschietto, E.H.G., Borsato, E.F., Penckowski, L.H., 2022. Glyphosate-resistant smooth-pigweed (*Amaranthus hybridus*) in Brazil. *Advances in Weed Science* 40, e20210022.
- Rezaei-Chiyaneh, E., Mahdavia, H., Alipour, H., Dolatabadian, A., Battaglia, M.L., Maitra, S., Harrison, M.T., 2023. Biostimulants alleviate water deficit stress and enhance essential oil productivity: a case study with savory. *Scientific Reports* 13, 720.
- Rezende, L.F., Alves, L., Barbosa, A.A., Sales, A.T., Pedra, G.U., Menezes, R.S.C., Arcoverde, G.F., Ometto, J.P., 2023. Greening and Water Use Efficiency during a period of high frequency of droughts in the Brazilian semi-arid. *Frontiers in Water* 5, 1295286.
- Rosa, A.P.B.d.l., Huerta-Ocampo, J.A., González-Escobar, J.L., Aguilar-Hernández, H.S., Salcedo-Barrientos, G., Espitia-Rangel, E., 2022. Differential expression of iron transporters in *Amaranthus cruentus* roots when are subjected to salt stress: The influence of root endophytes. *Rhizosphere* 24, 100620.

- Rubio-Casal, A.E., Ibrahim, M.F.M., 2024. Physiological traits and stress detection in crops during global climate change: availability and sustainable use of water resources. *Frontiers Media SA*, p. 1371044.
- Sabino, F.d.C., de Souza, L.S.B., de Souza, M.A.G., de Barros, J.P.A., de Lucena, L.R.R., Jardim, A.M.d.R.F., Rocha, A.K.P., da Silva, T.G.F., 2021. Morphological characteristics, biomass accumulation and gas exchange of an important species native for restoration in Semi-arid Brazilian areas affected by salt and water stress. *Plant Stress* 2, 100021.
- Santos, H.G., Jacomine, P.K.T., Anjos, L.H.C., Oliveira, V.A., Lumberras, J.F., Coelho, M.R., Almeida, J.A., Araújo Filho, J.C., Oliveira, J.B., Cunha, T.J.F., 2018. *Sistema brasileiro de classificação de solos*. Embrapa, Brasília.
- Santos-Sánchez, N.F., Salas-Coronado, R., Hernández-Carlos, B., Villanueva-Cañongo, C., 2019. Shikimic acid pathway in biosynthesis of phenolic compounds. *Plant physiological aspects of phenolic compounds*. IntechOpen.
- Sarker, U., Oba, S., 2018. Drought stress enhances nutritional and bioactive compounds, phenolic acids and antioxidant capacity of *Amaranthus* leafy vegetable. *BMC Plant Biology* 18, 258.
- Sato, H., Mizoi, J., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., 2024. Complex plant responses to drought and heat stress under climate change. *The Plant Journal* 117, 1873-1892.
- Shabangu, N.M., Simelane, N.A., Reinhardt, C.F., Marais, D., Vorster, B.J., 2024. First report of target-site resistance to glyphosate in *Amaranthus hybridus* L. in the Republic of South Africa. *Weed Research* 64, 290-301.
- Shahzad, A., Ullah, S., Dar, A.A., Sardar, M.F., Mehmood, T., Tufail, M.A., Shakoor, A., Haris, M., 2021. Nexus on climate change: Agriculture and possible solution to cope future climate change stresses. *Environmental Science and Pollution Research* 28, 14211-14232.
- Sharma, S., Bhatt, U., Sharma, J., Darkalt, A., Mojski, J., Soni, V., 2022. Effect of different waterlogging periods on biochemistry, growth, and chlorophyll a fluorescence of *Arachis hypogaea* L. *Frontiers in Plant Science* 13, 1006258.
- Siddique, S., Naveed, M., Yaseen, M., Shahbaz, M., 2022. Exploring potential of seed endophytic bacteria for enhancing drought stress resilience in maize (*Zea mays* L.). *Sustainability* 14, 673.
- Singh, A., Mehta, S., Yadav, S., Nagar, G., Ghosh, R., Roy, A., Chakraborty, A., Singh, I.K., 2022a. How to cope with the challenges of environmental stresses in the era of global climate change: An update on ROS stave off in plants. *International Journal of Molecular Sciences* 23, 1995.
- Singh, H., Raj, S., Kumar, D., Sharma, S., Bhatt, U., Kalaji, H.M., Wróbel, J., Soni, V., 2021. Tolerance and decolorization potential of duckweed (*Lemna gibba*) to CI Basic Green 4. *Scientific Reports* 11, 10889.

Singh, P., Kumar, V., Sharma, J., Saini, S., Sharma, P., Kumar, S., Sinhmar, Y., Kumar, D., Sharma, A., 2022b. Silicon supplementation alleviates the salinity stress in wheat plants by enhancing the plant water status, photosynthetic pigments, proline content and antioxidant enzyme activities. *Plants* 11, 2525.

Singleton, V.L., Orthofer, R., Lamuela-Raventós, R.M., 1999. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of folin-ciocalteu reagent. *Methods in enzymology*. Elsevier, pp. 152-178.

Souza, C.C.d., Oliveira, F.A.d., Silva, I.d.F.d., Amorim Neto, M.d.S., 2000. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 4, 338-342.

Sreekanth, D., Pawar, D.V., Mishra, J.S., Naidu, V., 2023. Climate change impacts on crop-weed interaction and herbicide efficacy. *Current Science* (00113891) 124.

Sun, Y., Wang, C., Chen, H.Y.H., Ruan, H., 2020. Response of plants to water stress: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science* 11, 978.

Talebzadeh, F., Valeo, C., 2022. *Evaluating the effects of environmental stress on leaf chlorophyll content as an index for tree health*. IOP Publishing, p. 012007.

Tiwari, R.K., Lal, M.K., Kumar, R., Chourasia, K.N., Naga, K.C., Kumar, D., Das, S.K., Zinta, G., 2021. Mechanistic insights on melatonin-mediated drought stress mitigation in plants. *Physiologia Plantarum* 172, 1212-1226.

Umkulzhum, F., Ameena, M., Susha, V.S., Renjan, B., Sreelekshmi, K., Sethulekshmi, V.S., Shanavas, S., 2024. Weeds and their response to changing climate: A review. *International Journal of Environment and Climate Change* 14, 768-779.

Vargas-Ortiz, E., Ramírez-Tobias, H.M., González-Escobar, J.L., Gutierrez-Garcia, A.K., Bojorquez-Velazquez, E., Espitia-Rangel, E., de la Rosa, A.P.B., 2021. Biomass, chlorophyll fluorescence, and osmoregulation traits let differentiation of wild and cultivated *Amaranthus* under water stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 220, 112210.

Wahab, A., Abdi, G., Saleem, M.H., Ali, B., Ullah, S., Shah, W., Mumtaz, S., Yasin, G., Muresan, C.C., Marc, R.A., 2022. Plants' physio-biochemical and phyto-hormonal responses to alleviate the adverse effects of drought stress: A comprehensive review. *Plants* 11, 1620.

Wang, C., Liu, Y., Li, C., Li, Y., Du, D., 2024. The Invasive Plant *Amaranthus spinosus* L. Exhibits a stronger resistance to drought than the native plant *A. tricolor* L. under co-cultivation conditions when treated with light drought. *Plants* 13, 2251.

Wu, J., Wang, J., Hui, W., Zhao, F., Wang, P., Su, C., Gong, W., 2022. Physiology of plant responses to water stress and related genes: A review. *Forests* 13, 324.

Zahedi, S.M., Karimi, M., Venditti, A., Zahra, N., Siddique, K.H.M., Farooq, M., 2025. Plant adaptation to drought stress: The role of anatomical and morphological characteristics in maintaining the water status. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 25, 409-427.

Zhao, Y., Chan, Z., Gao, J., Xing, L., Cao, M., Yu, C., Hu, Y., You, J., Shi, H., Zhu, Y., 2016. ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 1949-1954.

Ziska, L.H., Blumenthal, D.M., Franks, S.J., 2019. Understanding the nexus of rising CO<sub>2</sub>, climate change, and evolution in weed biology. *Invasive Plant Science and Management* 12, 79-88.

### ARTIGO III

#### **Respostas morfofisiológicas associadas ao metabolismo fotossintético e antioxidante de *Amaranthus hybridus* sob estresse salino**

#### **RESUMO**

A salinidade da água de irrigação é um dos principais desafios em cultivos agrícolas, sendo de fundamental importância compreender os mecanismos de resposta e a capacidade competitiva de plantas daninhas sob essas condições. Neste contexto, o objetivo deste estudo foi investigar a tolerância e os mecanismos de aclimação de *Amaranthus hybridus* submetida ao estresse salino. O experimento avaliou variáveis de crescimento, trocas gasosas, fluorescência da clorofila, relações hídricas e respostas bioquímicas sob cinco níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5 - controle, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). O aumento da salinidade comprometeu severamente o desenvolvimento da espécie. No nível de 12,5 dS m<sup>-1</sup>, a altura das plantas e o número de folhas apresentaram decréscimos de 57,6% e 51%, respectivamente, em relação ao controle. O acúmulo de biomassa também foi drasticamente afetado, registrando-se reduções de 59,6% na massa seca foliar e de 83,5% na massa seca do caule entre os tratamentos extremos. O estresse salino reduziu o conteúdo hídrico celular e provocou o fechamento estomático, limitando a assimilação de CO<sub>2</sub>. Os danos estruturais ao fotossistema II foram evidenciados pela queda da eficiência fotoquímica e pela intensa peroxidação lipídica nas salinidades mais elevadas. Embora a planta ative defesas antioxidantes e osmoprotetoras, esses mecanismos são insuficientes para conter o desequilíbrio redox e preservar a integridade celular sob níveis severos de salinidade.

**Palavras-chave:** Caruru, salinidade, trocas gasosas, fluorescência da clorofila, metabolismo oxidativo.

#### **Morphophysiological responses associated with the photosynthetic and antioxidant metabolism of *Amaranthus hybridus* under saline stress.**

#### **ABSTRACT**

Irrigation water salinity is a major challenge for crops, and it is fundamental to understand the mechanisms underlying crop responses and the competitive capacity of weeds under these conditions. In this context, this study aimed to investigate the tolerance and acclimatization mechanisms of *Amaranthus hybridus* subjected to salt stress. The experiment evaluated growth variables, gas exchange, chlorophyll fluorescence, water ratios, and biochemical responses under five levels of electrical conductivity of irrigation water (0.5 - control, 3.5, 6.5, 9.5, and 12.5 dS m<sup>-1</sup>). The increase in salinity severely compromised the species' development. Plant height and number of leaves decreased by 57.6% and 51%, respectively, at the level of 12.5 dS m<sup>-1</sup> in relation to the control. Biomass accumulation was also drastically affected, with reductions of 59.6% in leaf dry mass and 83.5% in stem dry mass between the extreme treatments. Salt stress reduced water cell content and caused stomatal closure, limiting CO<sub>2</sub> assimilation. Structural damage to photosystem II was evidenced by a decrease in photochemical efficiency and by intense lipid peroxidation at higher salinities. Although the

plant activates antioxidant and osmoprotective defenses, these mechanisms are insufficient to contain the redox imbalance and preserve cellular integrity under severe salinity levels.

**Keywords:** Pigweed, salinity, gas exchange, chlorophyll fluorescence, oxidative metabolism.

## 1. INTRODUÇÃO

A salinização do solo constitui ameaça de escala global aos sistemas agrícolas: aproximadamente 33% das áreas agrícolas irrigadas já são afetadas por esse problema (Hopmans *et al.*, 2021). Esse processo pode ocorrer por meio de salinização primária ou secundária (Zhang *et al.*, 2024). A salinização primária resulta de processos geoquímicos naturais, como o intemperismo de rochas e a deposição de sais de origem oceânica transportados pelo vento e pela precipitação (Balasubramaniam *et al.*, 2023). Em contrapartida, a salinização secundária decorre de atividades antrópicas, associada principalmente ao manejo inadequado da irrigação, ao uso excessivo de fertilizantes químicos e à substituição de culturas perenes por culturas anuais, práticas que favorecem o acúmulo de sais no solo (Hualpa-Ramirez *et al.*, 2024). Em regiões áridas e semiáridas, caracterizadas pela baixa precipitação, o processo de salinização é intensificado pela redução da umidade do solo e supressão dos eventos de lixiviação (Perri *et al.*, 2022).

O estresse salino pode ser definido, de forma geral, como o aumento nos tecidos das concentrações de íons, principalmente sódio ( $\text{Na}^+$ ) e cloreto ( $\text{Cl}^-$ ), os quais são responsáveis por provocar efeitos deletérios no crescimento e no desenvolvimento das plantas (Hasanuzzaman *et al.*, 2021). Em nível morfológico, a salinidade causa redução de partes vegetativas das plantas, clorose foliar, danos à germinação e ao desenvolvimento inicial do embrião (Roşca *et al.*, 2023). Em nível fisiológico, a inibição da fotossíntese com o fechamento estomático resultante da desestabilização da relação  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  e danos ao aparato fotossintético, desequilíbrio nutricional e hormonal e desbalanço do status hídrico (Sanoubar *et al.*, 2020; Ji *et al.*, 2022). Em decorrência desses processos, o estresse salino promove a ocorrência simultânea de estresse iônico e osmótico, além de intensificar a produção e o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs), levando ao estabelecimento do estresse oxidativo (Kesawat *et al.*, 2023). Esse quadro resulta em danos celulares, comprometimento da integridade das membranas, bem como na redução da expansão celular e da atividade metabólica das plantas (Sachdev *et al.*, 2021). Apesar disso, as espécies vegetais apresentam respostas distintas que refletem níveis de tolerância e aclimação frente a essa condição (Grossman, 2023).

Nos sistemas agrícolas, as plantas daninhas desempenham papel relevante em virtude de sua elevada rusticidade e plasticidade fenotípica, características que lhes permitem manter alto potencial competitivo mesmo sob condições de estresse salino (Kaur *et al.*, 2021). Em comparação às espécies cultivadas, essas plantas geralmente apresentam maior resiliência genética e capacidade adaptativa frente a ambientes adversos (Cirilo *et al.*, 2018; Abdelaal *et al.*, 2022). Dessa forma, o sucesso no estabelecimento e na persistência das plantas daninhas a áreas salinizadas está associado a atributos como ampla variabilidade intraespecífica, heteromorfismo de sementes e menor eficiência do controle químico por herbicidas, fatores que contribuem para sua sobrevivência e dominância em áreas agrícolas (Hakim *et al.*, 2021). Além disso, os estudos evidenciam a importância de considerar os fatores ambientais para a compreensão de processos evolutivos de plantas daninhas e dos mecanismos envolvidos na mitigação do estresse salino, bem como no seu potencial de competição (Mahaut *et al.*, 2020; Sharma *et al.*, 2021).

A tolerância ao estresse salino em plantas daninhas resulta da atuação integrada de mecanismos adaptativos que envolvem modificações nos níveis morfológico, fisiológico, bioquímico e molecular (Balasubramaniam *et al.*, 2023). Essa tolerância pode ser promovida pelo controle do conteúdo iônico citoplasmático por meio da compartimentalização de íons e da manutenção da homeostase celular, associadas ao ajuste osmótico e à ativação de sistemas de defesa antioxidante enzimáticos e não enzimáticos, responsáveis pela neutralização das EROs (Arif *et al.*, 2020; Basu e Kumar, 2024). O acúmulo de solutos, como prolina e açúcares solúveis totais, atuam na osmoproteção para melhorar o equilíbrio osmótico e a estabilidade celular (Roşca *et al.*, 2023). Adicionalmente, a regulação mediada por transportadores iônicos específicos e a preservação do aparato fotossintético por meio da dissipação de energia excessiva sustentam a homeostase metabólica sob estresse salino (Hussain *et al.*, 2021; Joshi *et al.*, 2022). A alta plasticidade fenotípica resulta em vantagem competitiva às plantas daninhas, além de atributos fisiológicos específicos, como o metabolismo fotossintético do tipo C<sub>4</sub> (Monson *et al.*, 2025).

Plantas com metabolismo fotossintético do tipo C<sub>4</sub> apresentam características morfofisiológicas que conferem elevada eficiência fotossintética, principalmente em virtude da redução da fotorrespiração (Singh *et al.*, 2022). A presença das células da bainha do feixe vascular, organizadas na chamada anatomia Kranz, possibilita a separação espacial das etapas da fotossíntese e o aumento da concentração de CO<sub>2</sub> ao redor da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), favorecendo sua eficiência catalítica (Rakhmankulova *et al.*,

2026). Esse mecanismo é complementado pela elevada atividade da fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPc), responsável pela fixação inicial do carbono na forma de ácidos orgânicos C<sub>4</sub>, os quais são posteriormente descarboxilados nas células da bainha vascular, liberando CO<sub>2</sub> e promovendo maior eficiência da carboxilação pela Rubisco (Demircan *et al.*, 2024). Sob condições de estresse salino, outras enzimas do metabolismo C<sub>4</sub>, como a piruvato ortofosfato dicinase (PPDK) e a enzima málica, apresentam atividade acentuada, contribuindo para a manutenção do metabolismo fotossintético e para a mitigação dos efeitos do estresse (Chen *et al.*, 2022). Esses fatores explicam o sucesso adaptativo de plantas daninhas C<sub>4</sub>, especialmente de espécies pertencentes ao gênero *Amaranthus* (Rakhmankulova *et al.*, 2026).

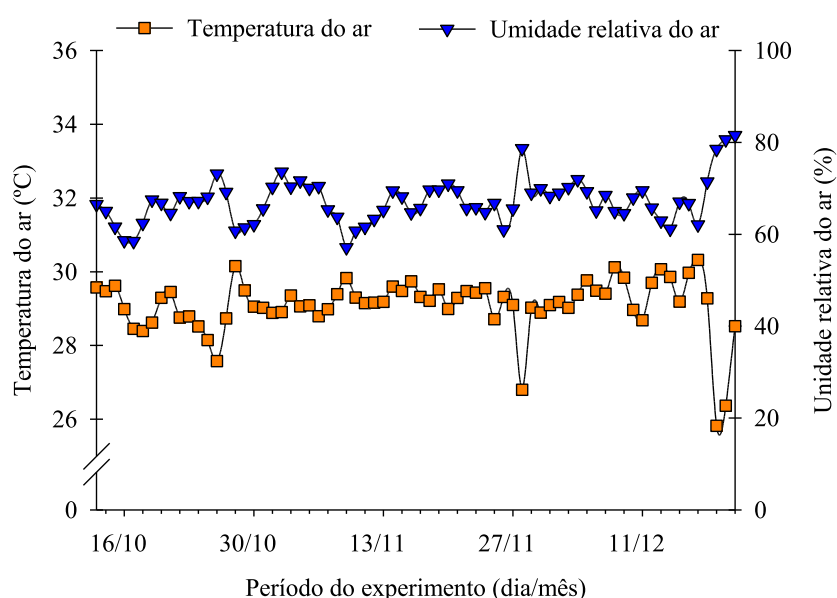
O gênero *Amaranthus* compreende cerca de 70 espécies que apresentam expressiva dualidade funcional, reunindo elevado valor nutracêutico e industrial associado ao alto teor proteico das sementes ( $\approx 18\%$ ) e à elevada capacidade antioxidante e, simultaneamente, comportamento agressivo como plantas daninhas em sistemas agrícolas (Ejiofor *et al.*, 2022; Roberts e Florentine, 2022). A ampla distribuição dessas espécies, nativas das Américas, está relacionada à elevada tolerância a estresses abióticos, como salinidade e déficit hídrico, bem como à eficiência do metabolismo fotossintético do tipo C<sub>4</sub> (Luyckx *et al.*, 2023).

Nesse contexto, *Amaranthus hybridus* L. é um exemplo de planta daninha que se destaca pela elevada competitividade, caracterizada por rápido crescimento, alta produção e persistência do banco de sementes no solo (Resende *et al.*, 2022). Essas características tornam *A. hybridus* um modelo promissor para o estudo das respostas de plantas daninhas C<sub>4</sub> ao estresse salino, especialmente em cenários nos quais a salinização dos solos tende a se intensificar (Perotti *et al.*, 2020). O sucesso de plantas C<sub>4</sub> em ambientes salinos pode derivar da maior eficiência fotossintética, maior eficiência no uso da água, melhor proteção do aparato fotossintético e ajuste osmótico mais eficiente. Hipotetiza-se que, devido à sua via fotossintética C<sub>4</sub> e elevada plasticidade fenotípica, *A. hybridus* seja capaz de modular suas respostas morfofisiológicas e ativar sistemas de defesa antioxidante para mitigar os efeitos da salinidade. Com base nisso, o presente estudo teve como objetivo investigar os mecanismos de tolerância e aclimação de *A. hybridus* ao estresse salino.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Localização da área do estudo

O experimento foi realizado no ano de 2023 (outubro a dezembro) em casa de vegetação pertencente à Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), em Mossoró, no estado do Rio Grande do Norte no Brasil. O ambiente de estudo fica posicionado geograficamente na latitude 5° 12' 28" Sul e longitude 37° 19' 04" Oeste com elevação de 24 metros. A região apresenta clima caracterizado como BSh ou semiárido quente, de acordo com Alvares *et al.* (2013). As variáveis climáticas de temperatura e umidade relativa do ar foram registradas diariamente na área experimental utilizando um medidor digital cujos resultados estão apresentados na Figura 1.



**Figura 1.** Valores diários de temperatura e umidade relativa do ar registrados ao longo do período experimental. Fonte: A autora (2026).

## 2.2 Manejo do plantio

A fase inicial do cultivo de *A. hybridus* ocorreu em bandejas plásticas de 162 células abastecidas com substrato comercial. O substrato apresentou condutividade elétrica de  $0,50 \pm 0,30$  dS m<sup>-1</sup> e pH de  $6,00 \pm 0,50$  além de teor de umidade de aproximadamente 58% e densidade de 310 kg m<sup>-3</sup>. Foram semeadas em torno de cinco sementes por célula. O crescimento inicial nas bandejas durou 13 dias após a semeadura e posteriormente as plantas jovens seguiram para vasos de polietileno de 2,5 dm<sup>3</sup>. O solo usado para encher os vasos foi retirado de uma área próxima ao experimento e é classificada como Argilossolo Vermelho Amarelo (Santos *et al.*, 2018). Os dados sobre as propriedades físicas e químicas do material de cultivo estão apresentados na Tabela 1.

**Tabela 1.** Atributos físico-químicos do solo utilizado no experimento.

| Variável                                   | Valor |
|--------------------------------------------|-------|
| pH                                         | 6,90  |
| CE (dS m <sup>-1</sup> )                   | 0,05  |
| P (mg dm <sup>-3</sup> )                   | 75,3  |
| K <sup>+</sup> (mg dm <sup>-3</sup> )      | 109,8 |
| Na <sup>+</sup> (mg dm <sup>-3</sup> )     | 20,8  |
| Ca <sup>2+</sup> (cmolc dm <sup>-3</sup> ) | 3,54  |
| Mg <sup>2+</sup> (cmolc dm <sup>-3</sup> ) | 0,66  |
| Al <sup>3+</sup> (cmolc dm <sup>-3</sup> ) | 0,00  |
| H+Al                                       | 0     |
| SB                                         | 4,57  |
| T                                          | 4,57  |
| CTC                                        | 4,57  |
| V (%)                                      | 100   |
| m (%)                                      | 0     |
| PST (%)                                    | 2     |

Fonte: A autora (2026). CE: condutividade elétrica do extrato solo:água na proporção de 1:2,5; SB: soma das bases trocáveis; t: capacidade de troca catiônica efetiva; CTC: capacidade de troca catiônica; V: saturação de bases; m: saturação de alumínio; PST: porcentagem de sódio trocável.

### 2.3 Delineamento experimental e preparo de soluções

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado, sendo os tratamentos compostos por cinco níveis de condutividade elétrica da água de irrigação: 0,5 (água do abastecimento local), 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>. As águas salinas foram preparadas com cloreto de sódio e água de abastecimento local, sendo armazenadas em recipientes de polietileno com capacidade volumétrica de 60 dm<sup>3</sup>, sendo a condutividade elétrica de cada tratamento monitorada a cada dois dias por meio de um condutivímetro portátil. A diferenciação dos tratamentos salinos começou aos 20 dias após a semeadura. A irrigação diária adotou o método gravimétrico a partir das pesagens dos vasos para manter a umidade do solo em aproximadamente 80% da capacidade de campo (Souza *et al.*, 2000). Durante a condução do ensaio, realizou-se o controle manual de plantas daninhas.

### 2.4 Variáveis analisadas

Aos 70 dias após a semeadura, foram realizadas avaliações de crescimento e de trocas gasosas, além da medição da fluorescência da clorofila *a* e dos pigmentos fotossintéticos. Além disso, foram analisados extravasamento de eletrólitos, relações hídricas e aspectos bioquímicos.

#### **2.4.1 Crescimento**

O crescimento foi avaliado por meio de variáveis biométricas e produção de biomassa. As medidas de biometria incluíram a altura de plantas (cm) e diâmetro do caule (mm), assim como a contagem do número de folhas. A medição da altura de plantas se deu com uma régua graduada posicionada da base no solo até a extremidade superior das plantas. A medição do diâmetro caulinar ocorreu com o auxílio de um paquímetro digital a três centímetros da superfície do solo. Aos 70 dias após a semeadura, foi quantificada a matéria seca de cada órgão. Após a colheita, ocorreu a separação do material em folhas, caules e raízes. O material foi colocado em sacos de papel e transportado a uma estufa com circulação forçada de ar a 65 °C até a obtenção de massa constante. A pesagem do material seco ocorreu em balança analítica digital. Posteriormente, foi calculada a massa seca total. Os resultados foram expressos em gramas por planta.

#### **2.4.2 Trocas gasosas**

Para as análises de trocas gasosas, foi mensurada a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s - \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E - \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e a concentração interna de CO<sub>2</sub> ( $C_i - \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), além do déficit de pressão de vapor (VPD – kPa). Com base nesses dados, foi possível calcular a eficiência instantânea no uso da água (EUA –  $A/E$ ) e a eficiência intrínseca no uso da água (EiUA –  $A/g_s$ ), juntamente com a eficiência instantânea de carboxilação (EiC –  $A/C_i$ ). As medições ocorreram em folhas saudáveis, totalmente expandidas e localizadas no terço mediano das plantas. O equipamento utilizado foi um analisador de gás portátil por infravermelho (IRGA – modelo LI 6400XT, Licor Inc). As análises aconteceram no período da manhã, entre 8h00 e 10h00. O aparelho operou com câmara foliar de 2 cm<sup>2</sup> e densidade de fótons fotossintéticos de 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A umidade do ar permaneceu ajustada na faixa de 50 a 60% com fluxo de ar de 300  $\mu\text{mol s}^{-1}$  e concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> de 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ .

### **2.4.3 Pigmentos fotossintéticos**

A determinação dos pigmentos fotossintéticos (clorofila a, clorofila b, clorofila total e carotenoides) ocorreu mediante imersão de 0,03 g de massa foliar fresca em microtubos com 2 mL de solução de acetona a 80%. A amostra permaneceu durante 24 horas para garantir a retirada completa dos pigmentos. Em seguida, a absorbância foi medida em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 663,2 nm, 646,8 nm e 470,0 nm. A determinação das concentrações seguiu a metodologia de Lichtenthaler (1987), usando as equações:

$$\text{Clorofila a} = (12,25 * \text{Abs}_{663,2}) - (2,79 * \text{Abs}_{646,8});$$

$$\text{Clorofila b} = (21,50 * \text{Abs}_{646,8}) - (5,10 * \text{Abs}_{663,2});$$

$$\text{Clorofila total} = \text{Clorofila a} + \text{Clorofila b};$$

$$\text{Carotenoides} = (1000 * \text{Abs}_{470} - 1,82 * \text{Clorofila a} - 85,02 * \text{Clorofila b}) / 198.$$

### **2.4.4 Fluorescência da clorofila**

A determinação da fluorescência da clorofila a ocorreu com o auxílio de um fluorômetro modelo LI 6400 40 LCF acoplado ao sistema IRGA. Em folhas expostas à luz, foram determinadas a fluorescência inicial ( $F_0'$ ), a fluorescência máxima ( $F_m'$ ) e a fluorescência variável ( $F_v'$ ), além do rendimento quântico potencial do fotossistema II ( $F_v'/F_m'$ ). O estudo mensurou também o coeficiente de extinção fotoquímica (qP) e a taxa de transporte de elétrons (ETR). A coleta dos dados ocorreu mediante a exposição das folhas a pulsos de luz actínica saturante, bem como à radiação na faixa do vermelho distante.

### **2.4.5 Relações hídricas e extravasamento de eletrólitos**

Para a avaliação das relações hídricas, foram empregados dez discos foliares de 1 cm<sup>2</sup> provenientes da porção central das plantas. A amostragem ocorreu ao amanhecer entre 5h00 e 6h00 com o objetivo de minimizar a perda de água por transpiração. Inicialmente, a massa fresca (MF) dos discos foi quantificada utilizando balança de precisão. Na sequência, as amostras permaneceram hidratando em água destilada por um período de 24 horas para a obtenção da massa túrgida (MT). O material foi submetido a secagem em estufa regulada a 65 °C até atingir peso constante, permitindo a determinação da massa seca (MS). A partir desses

dados, foi calculado o conteúdo relativo de água (CRA) segundo a equação proposta por Barrs e Weatherley (1962):  $CRA = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100$ . Além disso, foi determinada a massa da folha por unidade de área (MFA) obtida pela proporção entre a massa seca e a área do disco, conforme Poorter *et al.* (2009), e a suculência, correspondente à diferença entre a massa túrgida e a massa seca dividida pela área dos discos (Kluge e Ting, 2012).

A análise da integridade das membranas seguiu a metodologia de Bajji *et al.* (2002) por meio da medição do extravasamento de eletrólitos. Utilizou-se dez discos foliares previamente lavados e incubados em tubos de ensaio com 10 mL de água destilada a 25 °C durante seis horas para a leitura da condutividade elétrica inicial (CE1). Em seguida, os tubos foram submetidos a aquecimento em banho maria a 90 °C por 60 minutos. Após o resfriamento, procedeu-se à quantificação da condutividade elétrica final (CE2). O índice de extravasamento de eletrólitos (EE) foi expresso em porcentagem por meio da equação:  $EE = (CE1 / CE2) \times 100$ .

## 2.5 Aspectos bioquímicos

### 2.5.1 Açúcares solúveis totais

A quantificação dos açúcares solúveis totais seguiu o método do fenol sulfúrico proposto por Dubois *et al.* (1956). A obtenção do extrato ocorreu mediante a incubação de 50 mg de massa seca em tubos com 5 mL de água destilada. As amostras permaneceram em banho térmico a 100 °C por 30 minutos. Após o aquecimento, a centrifugação do material a 1.000 rpm permitiu a separação do sobrenadante. A reação colorimétrica aconteceu em tubos de ensaio com uma alíquota de 100 µL do extrato diluída em 400 µL de água destilada. Essa mistura recebeu a adição de 0,5 mL de solução de fenol a 5% e, logo depois, 2,5 mL de ácido sulfúrico concentrado. O desenvolvimento da cor demandou um período de 20 minutos, precedendo a leitura da absorbância em espectrofotômetro no comprimento de onda de 490 nm. As concentrações de açúcares solúveis totais foram determinadas utilizando a glicose como padrão, e os resultados foram expressos em mg de glicose g<sup>-1</sup> de massa seca.

### 2.5.2 Prolina

A determinação do teor de prolina livre seguiu o método de Bates *et al.* (1973). O processo de extração utilizou 50 mg de massa seca incubados com 5 mL de água destilada sob

banho térmico a 100 °C por 30 minutos. Após a centrifugação a 1.000 rpm, uma alíquota de 1,0 mL do sobrenadante foi transferida para tubos de ensaio. Esse volume recebeu a adição de 1,0 mL de solução de ninhidrina ácida e 1,0 mL de ácido acético glacial. A mistura homogeneizada permaneceu em banho térmico a 100 °C durante uma hora. A imersão em banho de gelo interrompeu a reação e logo após a extração do complexo colorido demandou a adição de 2,0 mL de tolueno sob agitação vigorosa. A separação das fases ocorreu à temperatura ambiente, viabilizando a leitura da absorbância da fase orgânica a 520 nm em espectrofotômetro com o tolueno servindo como branco. O cálculo das concentrações utilizou uma curva padrão, e os resultados foram expressos em  $\mu\text{mol g}^{-1}$  de massa seca.

### **2.5.3 Proteínas solúveis totais**

A quantificação de proteínas solúveis totais ocorreu mediante maceração de 0,2 g de folhas frescas em tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 7,0) suplementado com EDTA (10 mM) e PVP (1%). O homogenato resultante passou por centrifugação a 14.000 x g durante 30 minutos sob temperatura de 4 °C. A determinação da concentração proteica no sobrenadante seguiu o método de Bradford (1976) utilizando albumina sérica bovina (BSA) como padrão para a curva de calibração. Os resultados foram expressos em mg de proteína  $\text{g}^{-1}$  de massa fresca (MF).

### **2.5.4 Compostos fenólicos**

A quantificação dos compostos fenólicos totais seguiu o método proposto por Singleton *et al.* (1999). O processo de extração consistiu na adição de acetona a 50% às amostras com posterior submissão a banho ultrassônico por 20 minutos. O material foi centrifugado a 5.000 rpm durante dez minutos para a coleta do sobrenadante. O resíduo precipitado passou por uma segunda extração sob as mesmas condições, e os sobrenadantes resultantes foram combinados para a análise. A reação colorimétrica exigiu a mistura de uma alíquota de 0,5 mL do extrato com 0,5 mL de água destilada e 0,5 mL do reagente de Folin Ciocalteu diluído na proporção de 1:4. Na sequência, ocorreu a adição de 2,5 mL de solução de carbonato de sódio a 20%. O desenvolvimento da cor demandou um período de repouso de uma hora precedendo a leitura da absorbância em espectrofotômetro a 725 nm. Os teores de fenóis totais derivaram de uma curva padrão de ácido gálico com resultados expressos em mg de ácido gálico  $\text{g}^{-1}$  de massa.

### 2.5.5 Peroxidação lipídica

A peroxidação lipídica foi determinada pela quantificação de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico utilizando o malondialdeído (MDA) como produto final segundo o protocolo estabelecido por Heath e Packer (1968). Inicialmente, 0,2 g de tecido foliar fresco foram macerados na presença de nitrogênio líquido e homogeneizados em 1,5 mL de ácido tricloroacético (TCA) a 6%. O material homogeneizado foi submetido à centrifugação a 12.000 x g durante 15 minutos a uma temperatura de 4 °C. Para a reação, uma alíquota de 500 µL do sobrenadante foi coletada e misturada a 2 mL de uma solução composta por TCA a 20% e ácido tiobarbitúrico (TBA) a 0,5%. Os tubos foram incubados em banho térmico a 95 °C por 60 minutos, e a reação foi interrompida imediatamente após em banho de gelo. A leitura da absorbância ocorreu em espectrofotômetro no comprimento de onda de 532 nm com o desconto da absorbância não específica medida a 600 nm. O cálculo da concentração de MDA utilizou o coeficiente de extinção molar de 155 mM<sup>-1</sup> cm<sup>-1</sup>, e os resultados foram expressos em nmol de MDA g<sup>-1</sup> de massa fresca (MF).

### 2.6 Análise dos dados

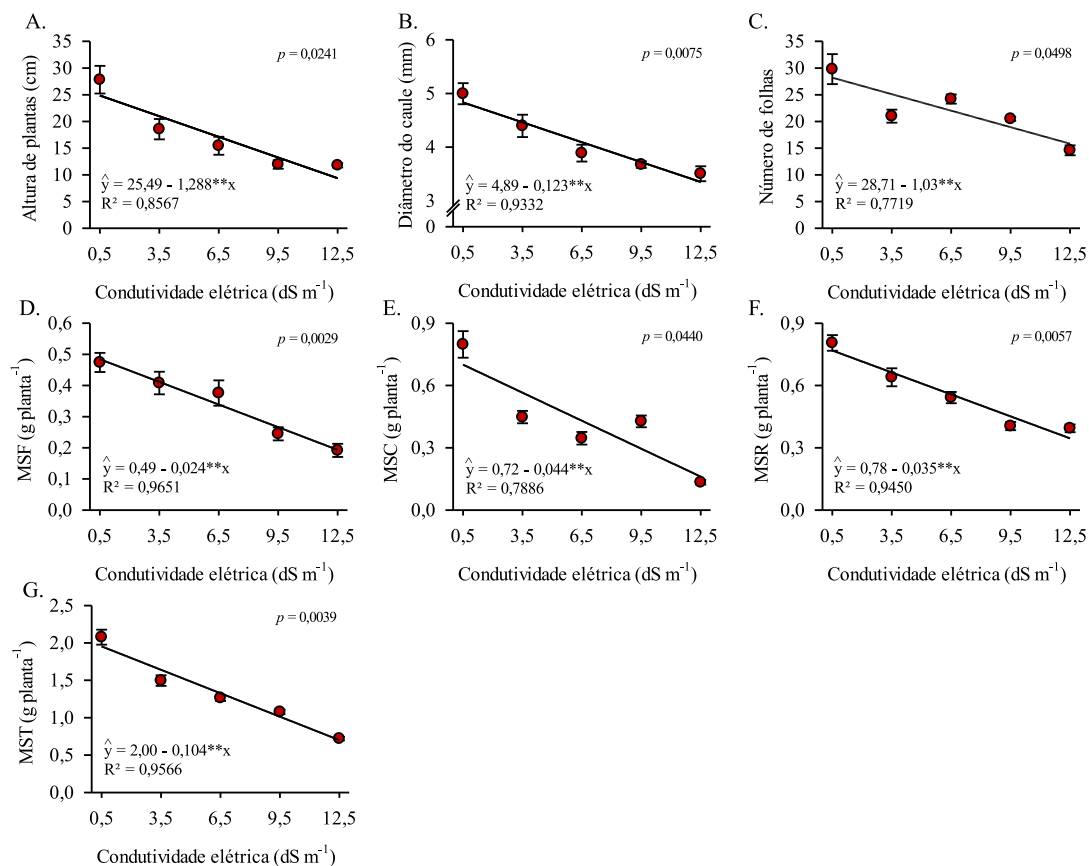
Os dados experimentais foram submetidos aos testes de normalidade de Shapiro Wilk e de homogeneidade de Bartlett. Em seguida, a análise de variância (ANOVA) foi realizada pelo teste F, e os efeitos dos tratamentos foram analisados por meio da análise de regressão polinomial. O conjunto de dados também foi submetido à análise de componentes principais (PCA). As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa R versão 4.4.1 (R Core Team, 2025).

## 3. RESULTADOS

### 3.1 Crescimento

A altura de plantas, o diâmetro do caule, o número de folhas e as massas secas de folhas, caule, raízes e total de *A. hybridus* reduziram linearmente com o aumento da salinidade da água de irrigação (Figura 2), padrão que reflete o acentuado enfezamento visual das plantas nos

maiores níveis de estresse (Figura 3). A análise dos modelos de regressão indica que, a cada incremento de  $1 \text{ dS m}^{-1}$  na condutividade elétrica da água, ocorreu redução de  $1,28 \text{ cm}$  na altura das plantas (Figura 2A) e uma perda de aproximadamente 1 folha por planta (Figura 2C). O impacto do estresse salino foi refletido severamente no acúmulo de biomassa, com registros de reduções de  $0,024 \text{ g}$ ,  $0,044 \text{ g}$  e  $0,035 \text{ g planta}^{-1}$  para as massas secas de folhas, caule e raízes, respectivamente, a cada unidade de aumento salino (Figuras 2D a 2F). De modo geral, foi observado que o incremento de uma unidade na condutividade elétrica resultou na redução de  $0,104 \text{ g planta}^{-1}$  na produção de matéria seca total (Figura 2G).



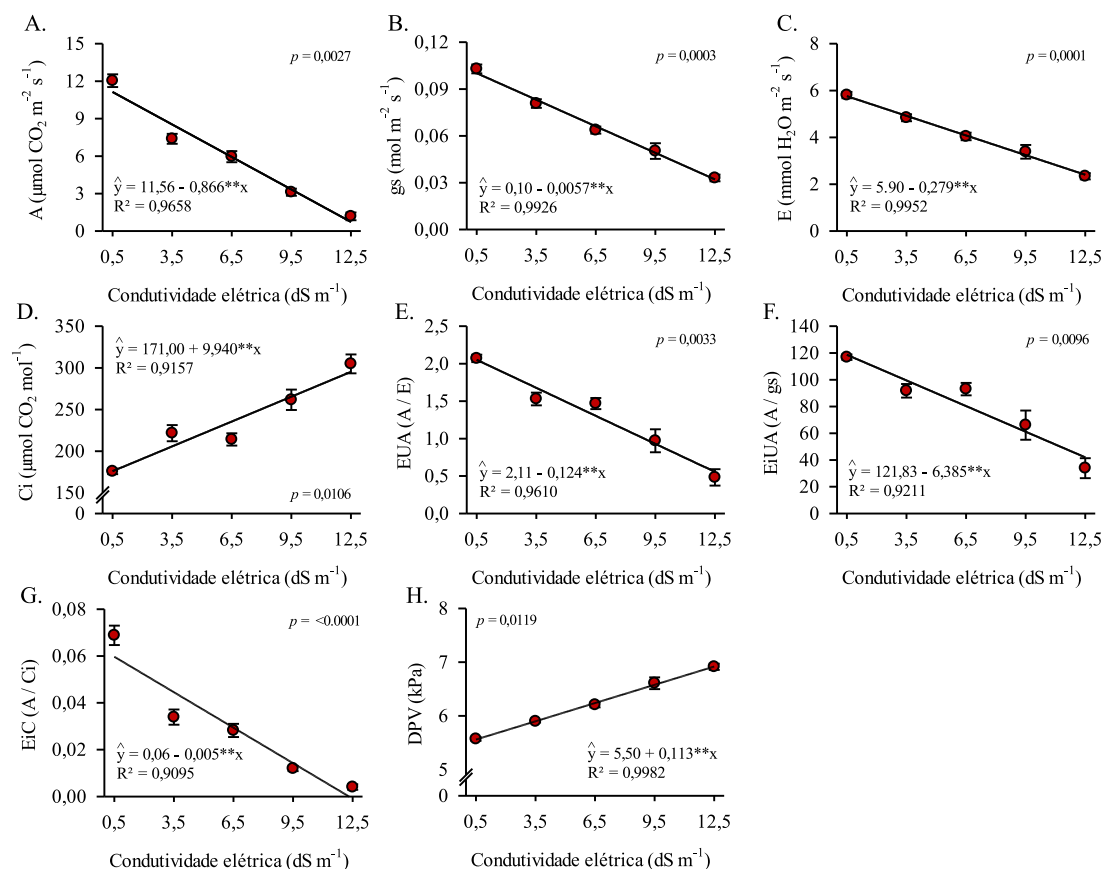
**Figura 2.** Altura de plantas (A); diâmetro do caule (B); número de folhas (C); massa seca de folhas – MSF (D); massa seca do caule – MSC (E); massa seca de raízes – MSR (F); e massa seca total – MST (G) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5  $\text{dS m}^{-1}$ ). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).



**Figura 3.** Plantas de *Amaranthus hybridus* sob diferentes condutividades elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5  $\text{dS m}^{-1}$ ). Fonte: A autora (2026).

### 3.2 Trocas gasosas

As variáveis de trocas gasosas foram severamente afetadas pela salinidade da água de irrigação (Figura 4). A taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  (A), a condutância estomática (gs), a taxa de transpiração (E), a eficiência do uso da água (EUA), a eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) e a eficiência instantânea de carboxilação (EiC) reduziram de forma linear com o incremento da condutividade elétrica. A cada incremento de uma unidade na água de irrigação, ocorreram decréscimos de  $0,866 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para A (Figura 4A),  $0,0057 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para gs (Figura 4B) e  $0,279 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para E (Figura 4C). Consequentemente, as eficiências hídricas e de carboxilação também declinaram, registrando perdas de 0,124 na EUA, 6,385 na EiUA e 0,005 na EiC a cada unidade de aumento da salinidade (Figuras 4E, 4F e 4G).



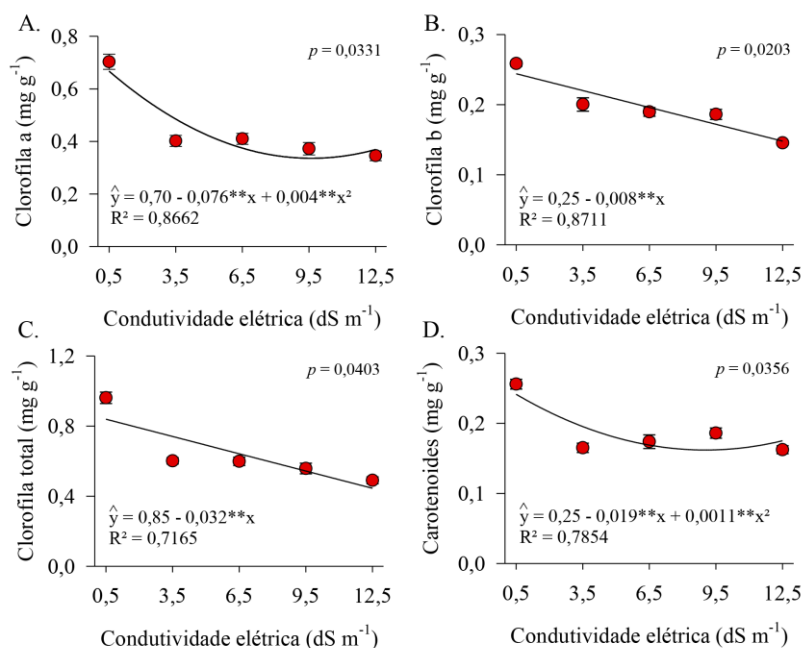
**Figura 4.** Taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  –  $A$  (A); condutância estomática –  $g_s$  (B); taxa de transpiração –  $E$  (C); concentração interna de  $\text{CO}_2$  –  $C_i$  (D); eficiência do uso da água –  $EUA = A/E$  (E); eficiência intrínseca do uso da água –  $EiUA = A/g_s$  (F); eficiência carboxilativa –  $EiC = A/C_i$  (G); e déficit de pressão de vapor –  $DPV$  (H) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5  $\text{dS m}^{-1}$ ). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).

A concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) e o déficit de pressão de vapor ( $DPV$ ) apresentaram aumentos lineares e progressivos com a elevação do estresse salino. Para cada aumento de uma unidade de salinidade, foi observado um acréscimo de  $9,94 \mu\text{mol mol}^{-1}$  no  $C_i$  (Figura 4D) e de  $0,113 \text{ kPa}$  no  $DPV$  (Figura 4H).

### 3.3 Pigmentos fotossintéticos

Os teores de pigmentos fotossintéticos foram severamente afetados pelo incremento da salinidade na água de irrigação (Figura 5). A clorofila b e a clorofila total apresentaram reduções lineares com a elevação da condutividade elétrica. A partir das equações de regressão, foi verificado que cada incremento de uma unidade salina na água resultou em perdas de  $0,008 \text{ mg}$

$\text{g}^{-1}$  para a clorofila b (Figura 5B) e de  $0,032 \text{ mg g}^{-1}$  para a clorofila total (Figura 5C). Por sua vez, a clorofila a e os carotenoides ajustaram modelos quadráticos. Ocorreu acentuada diminuição inicial dessas variáveis com o aumento da salinidade, atingindo as menores concentrações estimadas em  $9,5 \text{ dS m}^{-1}$  para a clorofila a (Figura 5A) e  $8,63 \text{ dS m}^{-1}$  para os carotenoides (Figura 5D), com posterior estabilização dos teores sob os níveis mais severos de estresse.

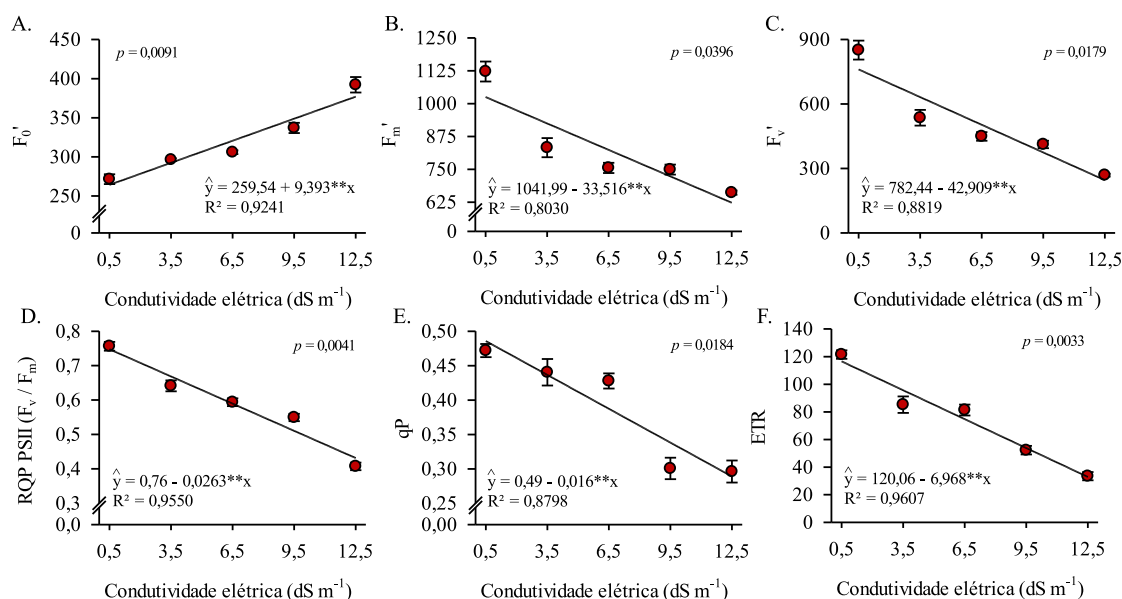


**Figura 5.** Clorofila a – Chl a – *Chl a* (A); clorofila b – Chl b – *Chl b* (B); clorofila total – Chl total (C); e carotenoides – Car (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e  $12,5 \text{ dS m}^{-1}$ ). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).

### 3.4 Fluorescência da clorofila a

As variáveis de fluorescência da clorofila foram significativamente alteradas pela condutividade elétrica da água de irrigação (Figura 6). A fluorescência máxima ( $F_m'$ ), a fluorescência variável ( $F_v'$ ), o rendimento quântico potencial do PSII (RQP PSII), o *quenching* fotoquímico (qP) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) reduziram de forma linear com o incremento da condutividade elétrica. A cada incremento de uma unidade na salinidade, ocorreram decréscimos de 33,516 na  $F_m'$  (Figura 6B), 42,909 na  $F_v'$  (Figura 6C), 0,0263 no RQP PSII (Figura 6D), 0,016 no qP (Figura 6E) e 6,968 na ETR (Figura 6F). Em comportamento oposto, a fluorescência inicial ( $F_0'$ ) aumentou de forma linear. Para cada incremento de uma

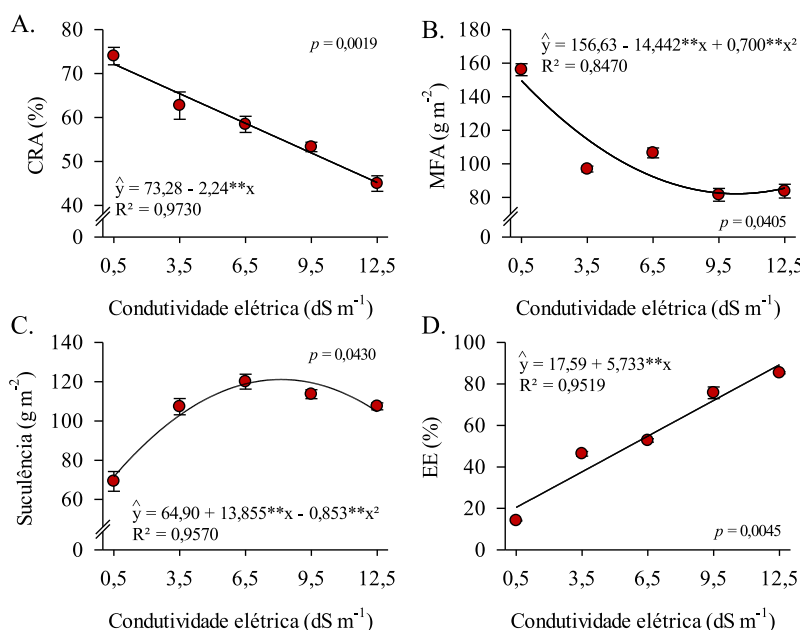
unidade de salinidade na água de irrigação, foi verificado acréscimo de 9,393 na  $F_0'$  (Figura 6A), evidenciando danos ao aparato fotossintético das plantas sob os maiores níveis de estresse.



**Figura 6.** Fluorescência inicial –  $F_0'$  (A); fluorescência máxima –  $F_m'$  (B); fluorescência variável –  $F_v'$  (C); eficiência quântica potencial do PSII –  $F_v'/F_m'$  (D); coeficiente de extinção fotoquímica –  $qP$  (E); e taxa de transporte de elétrons – ETR (F) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 5$ ). Fonte: A autora (2026).

### 3.5 Status hídrico e integridade de membranas

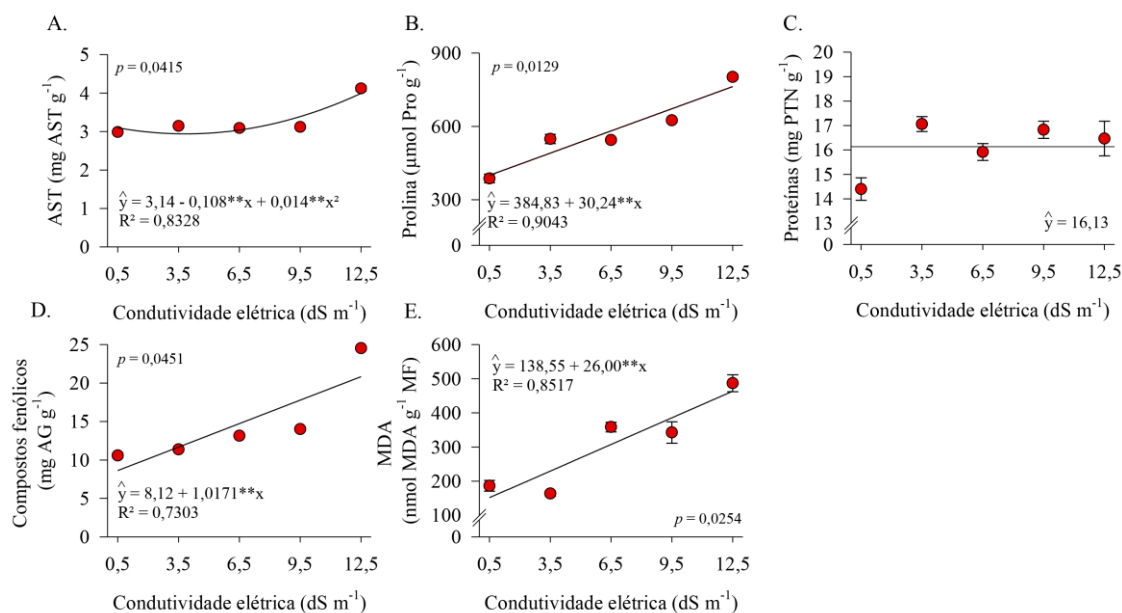
O status hídrico e a integridade das membranas celulares de *A. hybridus* foram significativamente alterados pelo estresse salino (Figura 7). O conteúdo relativo de água (CRA) apresentou redução linear, registrando decréscimo de 2,24% a cada incremento de uma unidade na condutividade elétrica da água (Figura 7A). Em contrapartida, o extravasamento de eletrólitos (EE) aumentou de forma linear, com acréscimo de 5,733% para cada unidade de elevação da salinidade, evidenciando os severos danos celulares nas maiores concentrações salinas (Figura 7D). Para suculência e massa de folha por unidade de área (MFA), foram ajustados modelos quadráticos. A suculência aumentou com a salinidade inicial até atingir seu ponto de máxima estimado em 8,12 dS m<sup>-1</sup>, declinando sob as condições mais extremas de estresse (Figura 7C). Por sua vez, a MFA apresentou forte decréscimo inicial com o aumento da salinidade, atingindo o menor valor estimado em 10,32 dS m<sup>-1</sup> (Figura 7B), com posterior estabilização biológica sob as condições mais severas, descartando a possibilidade de incremento foliar em elevada salinidade.



**Figura 7.** Conteúdo relativo de água – CRA (A); massa de folha por unidade de área – MFA (B); suculência (C); e extravasamento de eletrólitos – EE (D) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5). Fonte: A autora (2026).

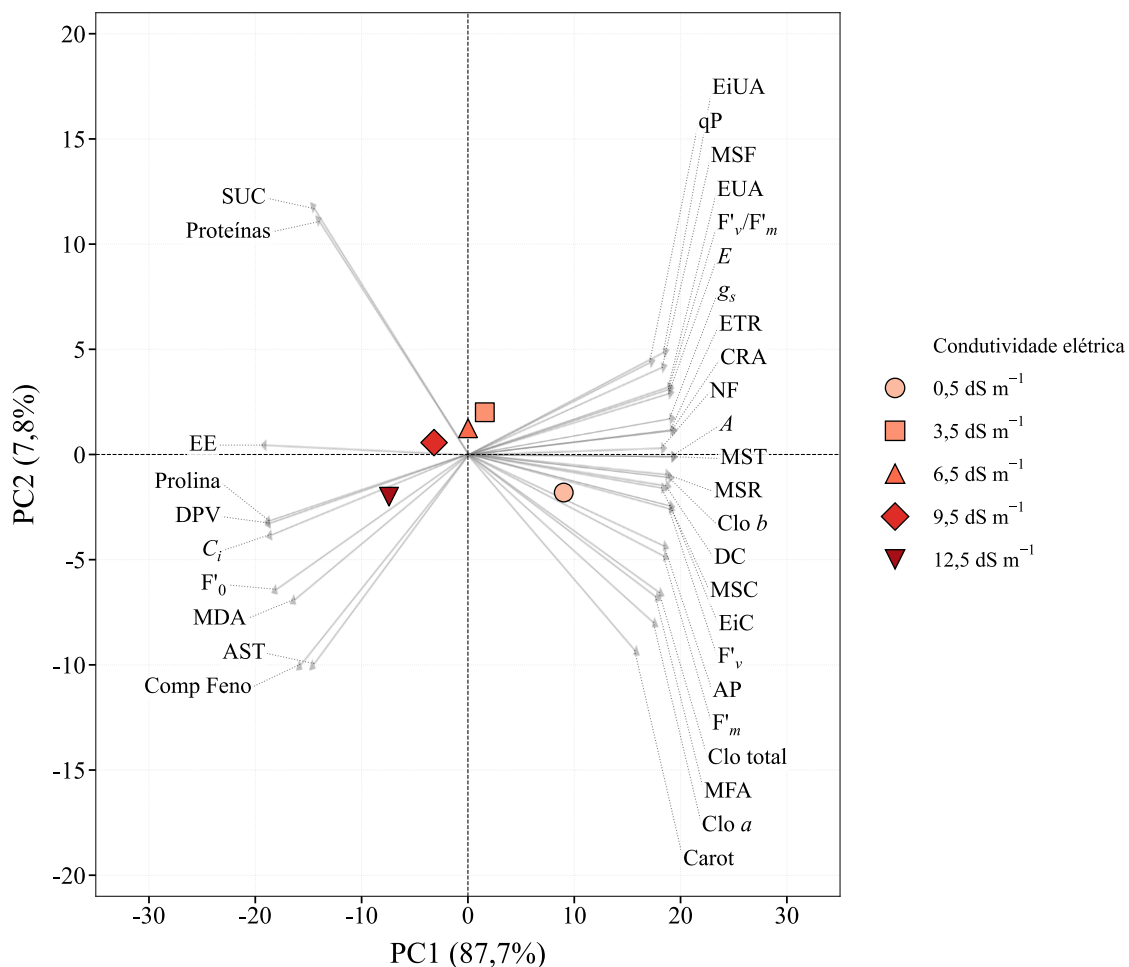
### 3.6 Variáveis bioquímicas

As variáveis bioquímicas evidenciaram a ativação do sistema de defesa das plantas sob estresse salino (Figura 8). O acúmulo de prolina, os compostos fenólicos e o teor de malondialdeído (MDA) apresentaram incrementos lineares com a elevação da condutividade elétrica da água. Cada incremento de uma unidade salina resultou em aumentos contínuos de 30,24 micromol por grama para prolina (Figura 8B), 1,0171 miligrama por grama para compostos fenólicos (Figura 8D) e 26,00 nanomol por grama para o MDA (Figura 8E). O teor de açúcares solúveis totais ajustou modelo quadrático, com discreta redução inicial até o ponto de mínima estimado em 3,86 dS m<sup>-1</sup>, seguido de expressivo acúmulo nas salinidades mais severas (Figura 8A). Em contrapartida, as proteínas solúveis totais não foram influenciadas de forma significativa pelos níveis de salinidade, mantendo média constante de 16,13 miligramas por grama ao longo de todos os tratamentos (Figura 8C).



**Figura 8.** Açúcares solúveis totais – AST (A); prolina (B); proteínas solúveis totais – PST (C); compostos fenólicos (D); e conteúdo de malondialdeído – MDA (E) em plantas de *Amaranthus hybridus* submetidas a níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5, 3,5, 6,5, 9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 5). Fonte: A autora (2026).

A análise de componentes principais evidenciou que os dois primeiros eixos (PC1 e PC2) explicaram 95,5% da variância total dos dados (87,7% e 7,8%, respectivamente) (Figura 9). O tratamento controle (0,5 dS m<sup>-1</sup>) associou-se fortemente às variáveis de crescimento, acúmulo de biomassa, trocas gasosas (A, gs, E), eficiência fotoquímica ( $F_v'/F_m'$ , qP, ETR) e teores de pigmentos fotossintéticos (clorofilas a, b, total e carotenoides). Em contrapartida, à medida que a salinidade foi incrementada (de 3,5 até 12,5 dS m<sup>-1</sup>), observou-se forte correlação com mecanismos de ajustamento osmorregulatório e indicadores de peroxidação lipídica. O aumento da salinidade induziu o acúmulo de osmoprotetores e solutos compatíveis (prolina, proteínas, compostos fenólicos e açúcares solúveis totais), além de estar associado a indicadores de alteração na integridade das membranas, como o extravasamento de eletrólitos (EE) e o malondialdeído (MDA), e à elevação da concentração interna de carbono (Ci) e da fluorescência inicial ( $F_0'$ ).



**Figura 9.** Análise de componentes principais entre variáveis e condutividades elétricas da água de irrigação. A: taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$ ;  $g_s$ : condutância estomática; E: transpiração;  $C_i$ : concentração interna de carbono; EUA: eficiência do uso da água; EiUA: eficiência intrínseca do uso da água; EiC: eficiência intrínseca de carboxilação; DPV: déficit de pressão de vapor;  $F_0'$ : fluorescência inicial;  $F_m'$ : fluorescência máxima;  $F_v'$ : fluorescência variável;  $F_v'/F_m'$ : eficiência fotoquímica do fotossistema II; qP: *quenching* fotoquímico; ETR: taxa de transporte de elétrons; Clo a: clorofila a; Clo b: clorofila b; Clo total: clorofila total; Carot: carotenoides; AP: altura da planta; DC: diâmetro do caule; NF: número de folhas; CRA: conteúdo relativo de água; SUC: suculência; MSF: massa seca foliar; MSC: massa seca do caule; MSR: massa seca radicular; MST: massa seca total; MFA: massa fresca da parte aérea; EE: extravasamento de eletrólitos; MDA: malondialdeído; Prolina: teor de prolina; AST: açúcares solúveis totais; Proteínas: proteínas solúveis totais; Comp Feno: compostos fenólicos. Fonte: A autora (2026).

#### 4. DISCUSSÃO

Sob condições de estresse abiótico, as plantas alocam energia em diversos processos metabólicos vitais para lidar com as condições adversas. Neste estudo, o efeito do estresse salino resultou em decréscimo do crescimento de *Amaranthus hybridus*, o que é consistente com os resultados observados nas variáveis de trocas gasosas (Emam *et al.*, 2025). O aumento

da condutividade elétrica da água dificulta a absorção de água pelas raízes a partir da diminuição do potencial osmótico do solo (Angon *et al.*, 2022). Consequentemente, a perda de turgescência celular impede os processos de divisão, alongamento e expansão, limitando, assim, o crescimento vegetativo de *A. hybridus* (Rosa *et al.*, 2022). Esse efeito osmótico é a principal razão para o decréscimo de altura de plantas, diâmetro do caule e número de folhas (Luyckx *et al.*, 2023). Ahmed *et al.* (2024) abordaram que o efeito da salinidade nas variáveis de crescimento está relacionado à redução da taxa de fotossíntese e níveis reduzidos de carboidratos e hormônios de crescimento, além de diminuição de síntese proteica. Em plantas C<sub>4</sub>, a diminuição do número de folhas com a progressão do estresse salino pode ser ocasionada pelos efeitos osmóticos citados anteriormente, como também pelo estresse iônico provocado pelo acúmulo de Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> nos tecidos vegetais (Mokrani e Nabti, 2021; Rodríguez Coca *et al.*, 2023). Portanto, a senescência precoce e a redução da emissão de novas folhas podem ser observadas como um mecanismo de adaptação para reduzir a perda de água por transpiração e para mitigar a toxicidade iônica, uma vez que os íons tendem a se acumular em folhas mais velhas (Kumari *et al.*, 2022).

A massa seca total confirma que o estresse salino afeta de forma integrada os componentes de crescimento de *Amaranthus hybridus*. O decréscimo observado na massa seca de folhas evidencia o comprometimento do metabolismo fotossintético, o qual pode ter ocorrido em razão do fechamento estomático ou por danos ao aparato fotossintético (Costa *et al.*, 2025). Como as folhas são os principais órgãos fotossintetizantes, a redução da biomassa foliar compromete a absorção de luz e a produção de fotoassimilados necessários ao crescimento (Zhang *et al.*, 2025). Embora ocorra diminuição geral dos órgãos vegetativos, a análise das taxas de declínio revela uma estratégia de ajuste na alocação de biomassa. O decréscimo mais acentuado na massa seca do caule, que apresenta a maior taxa de perda por unidade salina (0,044 g), indica que a planta restringe prioritariamente o investimento metabólico em estruturas de sustentação (Huanhe *et al.*, 2024). Em contrapartida, a menor taxa de redução verificada na massa seca de raízes (0,035 g) evidencia uma manutenção proporcional do sistema radicular em comparação aos órgãos aéreos (Tang *et al.*, 2022). Essa resposta funcional busca otimizar a exploração do substrato para a absorção de água e nutrientes em condições adversas, o que favorece o estabelecimento da espécie (Zou *et al.*, 2022). Essa plasticidade na partição de fotoassimilados é uma estratégia comum para favorecer o desenvolvimento vegetal por meio do direcionamento de recursos para os órgãos responsáveis pela captação de recursos limitantes (Zang *et al.*, 2022). No entanto, sob as condições de estresse salino severo avaliadas neste

estudo, a reorganização na distribuição de biomassa não é suficiente para mitigar os prejuízos no crescimento total das plantas.

As trocas gasosas em *A. hybridus* foram significativamente afetadas pelo aumento da condutividade elétrica, evidenciando as repostas fisiológicas sob estresse salino. A taxa de assimilação líquida ( $A$ ) foi severamente reduzida com a progressão da salinidade, pois em níveis intermediários os efeitos osmóticos deletérios causam o fechamento estomático como resposta inicial (Al-Saman *et al.*, 2024). Além disso, a diminuição de  $A$  observada em níveis mais severos (9,5 e 12,5 dS m<sup>-1</sup>) pode indicar que as limitações causadas pela salinidade ultrapassam o nível estomático, alcançando níveis bioquímicos como danos ao aparato fotossintético, redução ou inibição da Rubisco e comprometimento do transporte de elétrons (Pan *et al.*, 2021). Hameed *et al.* (2021) afirmaram em seu estudo que a salinidade altera o número, o tamanho e a organização lamelar dos cloroplastos, e isso causa redução da taxa de assimilação líquida. A condutância estomática ( $g_s$ ) e a transpiração ( $E$ ) seguiram a mesma tendência da  $A$ , sendo a  $g_s$  responsável regular a entrada de CO<sub>2</sub> para a assimilação líquida e a quantidade de água perdida por transpiração (Ma *et al.*, 2024).

O desequilíbrio iônico causado pelo influxo de Na<sup>+</sup> prejudica fortemente a disponibilidade de K<sup>+</sup>, nutriente essencial para a regulação estomática (Zörbt *al.*, 2022). O excesso de Na<sup>+</sup> causa uma despolarização da membrana, ativando canais de saída de K<sup>+</sup> e competindo pelos transportados de membranas, já que são cátions monovalentes (Joshi *et al.*, 2022). Esse desequilíbrio iônico pode explicar a redução progressiva da  $g_s$ , da assimilação de carbono e da transpiração. Kumar *et al.* (2023) abordaram em seu estudo que em plantas C<sub>4</sub> essa toxicidade iônica compromete o funcionamento das membranas dos tilacóides, e que esses efeitos estão associados a redução da  $g_s$  e desestabilização de fotossistemas que ocasionam uma limitação na atividade de enzimas fotossintéticas, resultando na queda da eficiência e decréscimo de biomassa. Os resultados para a concentração interna de CO ( $C_i$ ) no presente estudo, confirmam a limitação bioquímica na fotossíntese, especificamente em níveis mais altos de salinidade. Essa resposta de  $C_i$  indica que o CO<sub>2</sub> está sendo difundido para o interior da folha, mas não fixado de forma eficiente (Wahab *et al.*, 2022). Além disso, os resultados observados na eficiência instantânea de carboxilação (EiC) reforça a perda da atividade carboxilativa da Rubisco com a progressão do estresse salino (Aguiló-Nicolau *et al.*, 2024).

Para eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) em níveis intermediários (3,5 e 6,5 dS m<sup>-1</sup>) observou-se uma variação reduzida, com um leve decréscimo que pode ser associado a um ajuste temporário sob salinidade moderada que pode

ser relacionado com a manutenção da homeostase iônica, controle da absorção e transporte de íons, acúmulo de osmólitos e ativação do sistema antioxidante (Hussain *et al.*, 2021; Dourado *et al.*, 2022). Com a progressão do estresse, verificou-se decréscimos mais acentuados em EUA e EiUA, podendo indicar que a assimilação de CO<sub>2</sub> apresentou alterações mais drásticas do que os fluxos transpiratórios, impedindo a capacidade de conversão e assimilação do carbono (Qin *et al.*, 2025). O fechamento estomático limita o resfriamento evaporativo da folha, favorecendo o aumento do déficit de vapor de pressão (DPV) (Yu *et al.*, 2023). Dessa forma, o incremento do DPV é um ponto-chave para a intensificação do estresse, pois amplia a demanda evaporativa em uma condição em que a planta já está submetida a limitações fisiológicas para manter a homeostase térmica (Zailaa *et al.*, 2025).

A diminuição dos pigmentos fotossintéticos com a progressão do estresse salino evidencia a desestabilização do processo fotossintético, uma vez que esses pigmentos são responsáveis pela captação de energia luminosa para a realização eficiente da etapa fotoquímica (Coelho *et al.*, 2025). No presente estudo, a clorofila b e a clorofila total reduziram de forma linear, enquanto a clorofila a apresentou um declínio agudo inicial até atingir uma estabilização nos níveis extremos de salinidade. Esse comportamento indica que a degradação estrutural atinge um limite biológico crítico sob elevada condutividade elétrica, descartando qualquer tendência de incremento na síntese sob estresse severo. Essa resposta está diretamente relacionada a uma integração de fatores induzidos pelo acúmulo de íons tóxicos (Adil *et al.*, 2022). O estresse salino inibe a atividade de enzimas que participam da biossíntese da clorofila e, simultaneamente, estimula a ação de enzimas responsáveis pela degradação da molécula, como a clorofilase (Li *et al.*, 2023). Além disso, o excesso de íons Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> pode ter comprometido a absorção de Mg<sup>2+</sup>, nitrogênio e ferro, elementos essenciais para a formação estrutural da molécula da clorofila (Ran *et al.*, 2022). A diminuição dos pigmentos também pode ser explicada pelos danos estruturais nos cloroplastos causados pelo estresse oxidativo, o qual promove peroxidação lipídica e compromete a integridade das membranas tilacoidais e dos fotossistemas (Lu *et al.*, 2023). Entre as condutividades de 3,5 e 6,5 dS m<sup>-1</sup>, foi constatado um leve decréscimo de pigmentos, indicando que sob estresse moderado, *A. hybridus* mantém a funcionalidade parcial do aparato fotossintético (Tebini *et al.*, 2022).

A possível degradação das clorofilas observada no presente estudo, compromete a etapa fotoquímica, inviabilizando o transporte de elétrons e o metabolismo energético (Khamis *et al.*, 2025). Esse comprometimento pode ser uma premissa para explicar a redução da fixação de carbono (A) e eficiência de carboxilação (EiC). Os carotenoides desempenham uma dupla

função, na dissipação de energia (fotoproteção) e neutralização de EROs (Sierra *et al.*, 2022). Portanto, a diminuição desses pigmentos (36,5%) no estresse severo indica que a formação de radicais livres nas membranas dos cloroplastos, intensificada pela desestabilização do fluxo de elétrons, pode ter superado a capacidade de neutralização antioxidante (Saleem *et al.*, 2022). Hossain *et al.* (2022), estudando *Amaranthus lividus* sob estresse salino, constataram a diminuição do teor de clorofila e associaram esse decréscimo à maior atividade da clorofilase causada pelo estresse salino, bem como ao enfraquecimento do complexo proteína – pigmento – lipídio, essencial para o funcionamento e estrutura dos fotossistemas.

Os parâmetros de fluorescência da clorofila indicam que o acréscimo da salinidade comprometeu fortemente a atividade fotoquímica de *A. hybridus*. O aumento da fluorescência inicial ( $F_0'$ ) sob estresse severo ( $12,5 \text{ dS m}^{-1}$ ) indica dano estrutural nos centros de reação do fotossistema II (FSII), que pode ser causado pela degradação da proteína D1 ou pelo desacoplamento do complexo antena (LCHII) (Su *et al.*, 2024). Esse dano impede a transferência de energia para os centros de reação, ocasionando maior dissipação de energia em forma de fluorescência (Bagchus *et al.*, 2025). No presente estudo, progressão do estresse também proporcionou decréscimos na fluorescência variável ( $F_v'$ ) e fluorescência máxima ( $F_m'$ ), indicando que a capacidade do FSII em reduzir o aceptor primário de elétrons (quinona  $Q_A$ ) foi suprimida, impedindo, conseqüentemente, a conversão de energia luminosa em energia química (Makhtoum *et al.*, 2023; Jan *et al.*, 2025). O decréscimo de  $F_v'$  e  $F_m'$  resultou em diminuição da eficiência quântica potencial do FSII ( $F_v'/F_m'$ ), sugerindo uma condição de fotoinibição (Takeuchi *et al.*, 2025). A diminuição da relação  $F_v'/F_m'$  comprova que a toxicidade iônica e o estresse oxidativo causada pelo estresse salino impossibilita a transferência de energia luminosa para a via fotoquímica (Mousavi *et al.*, 2022).

O comprometimento da funcionalidade do fotossistema II desencadeou efeitos deletérios no transporte de elétrons, constatando-se com a redução do coeficiente extinção fotoquímica (qP) que sob estresse salino severo ocorreu saturação da cadeia de transporte de elétrons, com grande proporção dos centros de reação fechada (Wang *et al.*, 2024). Como consequência dos danos ao aparato fotossintético, a taxa de transporte de elétrons (ETR) apresentou declínio expressivo sob salinidade severa, indicando a interrupção do fluxo de elétrons e a redução de ATP e NADPH (Che *et al.*, 2023). No presente estudo, os resultados da fluorescência da clorofila a em *A. hybridus* indicam que níveis intermediários ( $3,5 - 6,5 \text{ dS m}^{-1}$ ) de salinidade mantém o funcionamento parcial da atividade fotoquímica, porém com o aumento gradual da salinidade foram observadas alterações evidentes na fluorescência da

clorofila, os quais se correlacionaram às respostas observadas nas trocas gasosas, nos pigmentos e no crescimento.

O decréscimo do conteúdo relativo de água (CRA) com o incremento da salinidade evidencia o efeito osmótico e o comprometimento da hidratação foliar (Patanè *et al.*, 2022). Essa resposta é ocasionada pela redução do potencial osmótico, tornando restrita a absorção de água pelas raízes e o fluxo hídrico para a parte aérea (Akter *et al.*, 2023). Dessa forma, o CRA é amplamente reduzido, ocorre a desidratação dos tecidos foliares e perda de turgescência celular (Trifilò *et al.*, 2023). A diminuição expressiva do CRA observada no intervalo de 9,5 – 12,5 dS m<sup>-1</sup> pode indicar que os mecanismos de ajuste osmótico não foram suficientes para a manutenção adequada do status hídrico de *A. hybridus*. A massa de folha por unidade de área (MFA) sugere alterações estruturais nas folhas, relacionadas à densidade e espessura, como estratégia de resposta ao estresse (Zahedi *et al.*, 2025). Nos níveis intermediários, observou-se um incremento de MFA; como resposta inicial, *A. hybridus* aumentou o espessamento foliar, mas sob estresse severo a MFA foi inibida possivelmente em razão da falta de pressão de turgor para expansão do mesófilo e da restrição na fixação de carbono (Malaviya *et al.*, 2025), conforme observado no presente estudo.

A resposta morfológica compensatória foi evidenciada em suculência (SUC), com seu valor máximo em 8,12 dS m<sup>-1</sup>. O aumento da SUC é reconhecido como estratégia de adaptação morfoanatômica, com o objetivo de compartimentalização ou diluição de íons tóxicos para mitigar danos ao citosol (Asghar *et al.*, 2023). No presente estudo, o acréscimo da salinidade para 12,5 dS m<sup>-1</sup> ocasionou decréscimo de SUC, sinalizando o limite de plasticidade de *A. hybridus* e a perda da capacidade de manutenção de mecanismos morfoanatômicos compensatórios. O aumento do extravasamento de eletrólitos (EE) é um indicador dos danos de membrana causados pelos efeitos da salinidade (Hryvusevich *et al.*, 2022). A perda da integridade e permeabilidade de membranas sob estresse severo pode ser associada à peroxidação lipídica induzida pelo acúmulo de EROs que desestabilização dos lipídios (Zheng *et al.*, 2024). No presente estudo, os resultados de EE demonstram que o dano oxidativo causado pela salinidade não se limita ao cloroplasto, conforme observou-se na fluorescência da clorofila e na redução de pigmentos, mas afeta a integridade celular como um todo (El Moukhtari *et al.*, 2024). Tebini *et al.* (2025) obtiveram resultados semelhantes com *Amaranthus caudatus*, com maior peroxidação lipídica e perda de integridade de membranas sob estresse salino severo.

Os mecanismos bioquímicos da defesa de *A. hybridus* foram ativados com a progressão do estresse salino. O aumento simultâneo de osmólitos como açúcares solúveis totais (AST) e

prolina evidencia a ativação de mecanismos de ajuste osmótico, os quais participam diretamente da manutenção do potencial osmótico celular, na estabilização de proteínas, proteção de membranas e contra a desidratação (Kaur *et al.*, 2024). Assim, o acúmulo de AST e prolina sob estresse severo pode indicar a intensificação da tentativa de mitigação por *A. hybridus*. Rehman *et al.* (2023) retratam que a prolina é considerada um sequestrador de oxigênio singlete e superóxido durante condições de estresse. Por sua vez, Alvarez *et al.* (2025) relatam funções de prolina relacionadas à fotossíntese e à regulação de energia.

O aumento expressivo dos compostos fenólicos nos tratamentos com maior salinidade (9,5 – 12,5 dS m<sup>-1</sup>) evidencia ativação do metabolismo secundário antioxidante, participando diretamente da neutralização de EROs (Kumar *et al.*, 2024). Dehghanian *et al.* (2022) confirmaram a atuação dos compostos fenólicos como antioxidante não enzimático com capacidade proteção contra danos oxidativos, ao passo que nas proteínas solúveis totais (PST) aumentaram de forma expressiva em níveis intermediários, com posterior decréscimo sob estresse severo. Tal resposta sugere uma limitação metabólica para a síntese proteica funcional, que pode ser resultante da ausência de compostos energéticos, evidenciada pela redução acentuada da fotossíntese e da eficiência fotoquímica (Athar *et al.*, 2022). Muitos estudos relacionam o incremento de proteínas com o metabolismo energético de carboidratos ao sistema antioxidante, evidenciando sua relação com vias metabólicas integradas que conferem tolerância sob estresse salino (Yang *et al.*, 2019; Belghith *et al.*, 2022; Jha *et al.*, 2022).

O aumento do teor de malondialdeído (MDA) é um efeito deletério da toxicidade iônica, pois o Na<sup>+</sup> compromete a absorção eficiente Ca<sup>2+</sup>, essencial para a estabilidade estrutural das membranas, conforme observado também no incremento de EE (Silva *et al.*, 2023). O aumento das variáveis indicativas de danos às membranas, como o MDA e o EE, explica a intensificação dos componentes do sistema antioxidante. Em condições de estresse salino, a manutenção do equilíbrio entre a produção e a detoxificação de EROs é fundamental para preservar a integridade celular (Havuginama *et al.*, 2023). Dessa forma, a ativação das defesas antioxidantes representa uma resposta compensatória frente ao desequilíbrio redox imposto pela salinidade.

## 5. CONCLUSÕES

O estresse salino compromete severamente o desenvolvimento e a fisiologia de *Amaranthus hybridus*. A restrição hídrica e os efeitos deletérios induzidos pela elevada

salinidade impõem fortes limitações estomáticas e causam danos bioquímicos diretos ao aparato fotoquímico, inviabilizando a manutenção das trocas gasosas. Embora a espécie ative mecanismos bioquímicos de defesa por meio da síntese de osmorreguladores e compostos secundários, essa resposta metabólica é insuficiente para mitigar o estresse oxidativo e a degradação das membranas celulares sob alta condutividade elétrica. Portanto, *A. hybridus* apresenta alta sensibilidade à salinidade extrema, o que restringe seu potencial de crescimento e estabelecimento nesses ambientes.

## REFERÊNCIAS

- Abdelaal, K., Alsubeie, M.S., Hafez, Y., Emeran, A., Moghanm, F., Okasha, S., *et al.*, 2022. Physiological and biochemical changes in vegetable and field crops under drought, salinity and weeds stresses: control strategies and management. *Agriculture* 12, 2084.
- Adil, M., Bashir, S., Bashir, S., Aslam, Z., Ahmad, N., Younas, T., *et al.*, 2022. Zinc oxide nanoparticles improved chlorophyll contents, physical parameters, and wheat yield under salt stress. *Frontiers in Plant Science* 13, 932861.
- Aguiló-Nicolau, P., Iñiguez, C., Capó-Bauçà, S., Galmés, J., 2024. Rubisco kinetic adaptations to extreme environments. *The Plant Journal* 119, 2599-2608.
- Ahmed, M., Tóth, Z., Decsi, K., 2024. The impact of salinity on crop yields and the confrontational behavior of transcriptional regulators, nanoparticles, and antioxidant defensive mechanisms under stressful conditions: a review. *International Journal of Molecular Sciences* 25, 2654.
- Akter, N., Brishty, T.A., Karim, M.A., Ahmed, M.J.U., Islam, M.R., 2023. Leaf water status and biochemical adjustments as a mechanism of drought tolerance in two contrasting wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Acta Physiologiae Plantarum* 45, 50.
- Al-Salman, Y., Cano, F.J., Mace, E., Jordan, D., Groszmann, M., Ghannoum, O., 2024. High water use efficiency due to maintenance of photosynthetic capacity in sorghum under water stress. *Journal of Experimental Botany* 75, 6778-6795.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.d.M., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22, 711-728.
- Alvarez, M.E., Savouré, A., Szabados, L., 2022. Proline metabolism as regulatory hub. *Trends in Plant Science* 27, 39-55.
- Angon, P.B., Tahjib-Ul-Arif, M., Samin, S.I., Habiba, U., Hossain, M.A., Brestic, M., 2022. How do plants respond to combined drought and salinity stress? A systematic review. *Plants* 11, 2884.

- Arif, Y., Singh, P., Siddiqui, H., Bajguz, A., Hayat, S., 2020. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: an omic approach towards salt stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry* 156, 64-77.
- Asghar, N., Hameed, M., Ahmad, M.S.A., 2023. Ion homeostasis in differently adapted populations of *Suaeda vera* Forssk. ex J.F. Gmel. for phytoremediation of hypersaline soils. *International Journal of Phytoremediation* 25, 47-65.
- Athar, H.U.R., Zulfikar, F., Moosa, A., Ashraf, M., Zafar, Z.U., Zhang, L., *et al.*, 2022. Salt stress proteins in plants: an overview. *Frontiers in Plant Science* 13, 999058.
- Bagchus, C., van Amerongen, H., Wientjes, E., 2025. Photodamage and excitation energy quenching in PSII: a time-resolved fluorescence study in *Arabidopsis*. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*, 149569.
- Bajji, M., Kinet, J.-M., Lutts, S., 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation* 36, 61-70.
- Balasubramaniam, T., Shen, G., Esmaeili, N., Zhang, H., 2023. Plants' response mechanisms to salinity stress. *Plants* 12, 2253.
- Barrs, H.D., Weatherley, P.E., 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 15, 413-428.
- Basu, S., Kumar, G., 2024. Regulation of nitro-oxidative homeostasis: an effective approach to enhance salinity tolerance in plants. *Plant Cell Reports* 43, 193.
- Bates, L.S., Waldren, R.P.A., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39, 205-207.
- Belghith, I., Senkler, J., Abdelly, C., Braun, H.-P., Debez, A., 2022. Changes in leaf ecophysiological traits and proteome profile provide new insights into variability of salt response in the succulent halophyte *Cakile maritima*. *Functional Plant Biology* 49, 613-624.
- Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72, 248-254.
- Chen, S., Peng, W., Ansah, E.O., Xiong, F., Wu, Y., 2022. Encoded C4 homologue enzymes genes function under abiotic stresses in C3 plant. *Plant Signaling and Behavior* 17, 2115634.
- Cirillo, V., Masin, R., Maggio, A., Zanin, G., 2018. Crop-weed interactions in saline environments. *European Journal of Agronomy* 99, 51-61.
- Coêlho, E.D.S., Ribeiro, J.E.D.S., Oliveira, P.H.D.A., da Silva, E.F., da Silva, A.G.C., de Oliveira, A.K.S., *et al.*, 2025. Application of biostimulants modulates photosynthesis responses, and chlorophyll fluorescence under salt stress in radish. *Journal of Plant Growth Regulation* 44, 5063-5078.

Costa, G.B., Oliveira, G.J.S., Souza, J.P., 2025. Phenotypic plasticity does not prevent impairment of aboveground biomass production due to increased light and water deficit in *Dimorphandra exaltata*, an endangered species. *Journal of Plant Research* 138, 51-64.

de la Rosa, A.P.B., Huerta-Ocampo, J.A., González-Escobar, J.L., Aguilar-Hernández, H.S., Salcedo-Barrientos, G., Espitia-Rangel, E., 2022. Expressão diferencial de transportadores de ferro em raízes de *Amaranthus cruentus* quando submetidas ao estresse salino: a influência dos endófitos radiculares. *Rizosfera* 24, 100620.

Dehghanian, Z., Habibi, K., Dehghanian, M., Aliyar, S., Lajayer, B.A., Astatkie, T., *et al.*, 2022. Reinforcing the bulwark: unravelling the efficient applications of plant phenolics and tannins against environmental stresses. *Heliyon* 8, e09094.

Demircan, N., Sonmez, M.C., Akyol, T.Y., Ozgur, R., Turkan, I., Dietz, K.-J., Uzilday, B., 2024. Alternative electron sinks in chloroplasts and mitochondria of halophytes as a safety valve for controlling ROS production during salinity. *Physiologia Plantarum* 176, e14397.

Dourado, P.R.M., de Souza, E.R., Santos, M.A.d., Lins, C.M.T., Monteiro, D.R., Paulino, M.K.S.S., Schaffer, B., 2022. Stomatal regulation and osmotic adjustment in sorghum in response to salinity. *Agriculture* 12, 658.

DuBois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A.t., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28, 350-356.

Ejiofor, E.U., Oyedemi, S.O., Onoja, S.O., Omeh, N.Y., 2022. *Amaranthus hybridus* Linn. leaf extract ameliorates oxidative stress and hepatic damage abnormalities induced by thioacetamide in rats. *South African Journal of Botany* 146, 213-221.

El Moukhtari, A., Lamsaadi, N., Farissi, M., 2024. Biostimulatory effects of ascorbic acid in improving plant growth, photosynthesis-related parameters and mitigating oxidative damage in alfalfa (*Medicago sativa* L.) under salt stress condition. *Biologia* 79, 2375-2385.

Emam, T.M., Hosni, A.E.M., Ismail, A., *et al.*, 2025. Physiological and molecular responses of red amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) and green amaranth (*Amaranthus hypochondriacus* L.) to salt stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 25, 171-182.

Grossman, J.J., 2023. Phenological physiology: seasonal patterns of plant stress tolerance in a changing climate. *New Phytologist* 237, 1508-1524.

Hakim, M.A., Juraimi, A.S., Karim, S.R., Khan, M.S.I., Islam, M.S., Choudhury, M.K., *et al.*, 2021. Effectiveness of herbicide to control rice weeds in diverse saline environments. *Sustainability* 13, 2053.

Hameed, A., Ahmed, M.Z., Hussain, T., Aziz, I., Ahmad, N., Gul, B., Nielsen, B.L., 2021. Effects of salinity stress on chloroplast structure and function. *Cells* 10, 2023.

Hasanuzzaman, M., Raihan, M.R.H., Masud, A.A.C., Rahman, K., Nowroz, F., Rahman, M., *et al.*, 2021. Regulation of reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under salinity. *International Journal of Molecular Sciences* 22, 9326.

Havugimana, S., Kiseleva, I.S., Nsengumuremyi, D., 2023. Lipid peroxidation within different amaranth cultivars. *Brazilian Journal of Science* 2, 1-5.

Hopmans, J.W., Qureshi, A.S., Kisekka, I., Munns, R., Grattan, S.R., Rengasamy, P., *et al.*, 2021. Critical knowledge gaps and research priorities in global soil salinity. *Advances in Agronomy* 169, 1-191.

Hossain, M.N., Sarker, U., Raihan, M.S., Al-Huqail, A.A., Siddiqui, M.H., Oba, S., 2022. Influence of salinity stress on color parameters, leaf pigmentation, polyphenol and flavonoid contents, and antioxidant activity of *Amaranthus lividus* leafy vegetables. *Molecules* 27, 1821.

Hryvusevich, P.V., Samokhina, V.V., Demidchik, V.V., 2022. Stress-induced electrolyte leakage from root cells of higher plants: background, mechanism and physiological role. *РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ* 5.

Huanhe, W., Xiaoyu, G., Xiang, Z., Wang, Z., Xubin, Z., Yinglong, C., *et al.*, 2024. Grain yield, biomass accumulation, and leaf photosynthetic characteristics of rice under combined salinity-drought stress. *Rice Science* 31, 118-128.

Hualpa-Ramirez, E., Carrasco-Lozano, E.C., Madrid-Espinoza, J., Tejos, R., Ruiz-Lara, S., Stange, C., Norambuena, L., 2024. Stress salinity in plants: new strategies to cope with in the foreseeable scenario. *Plant Physiology and Biochemistry* 208, 108507.

Hussain, S., Hussain, S., Ali, B., Ren, X., Chen, X., Li, Q., *et al.*, 2021. Recent progress in understanding salinity tolerance in plants: story of Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> balance and beyond. *Plant Physiology and Biochemistry* 160, 239-256.

Hussain, T., Li, J., Feng, X., Asrar, H., Gul, B., Liu, X., 2021. Salinity induced alterations in photosynthetic and oxidative regulation are ameliorated as a function of salt secretion. *Journal of Plant Research* 134, 779-796.

Jan, M.F., Li, M., Liaqat, W., Altaf, M.T., Liu, C., Ahmad, H., *et al.*, 2025. Chlorophyll fluorescence: a smart tool for maize improvement. *Cereal Research Communications* 53, 617-648.

Jha, S., Maity, S., Singh, J., Chouhan, C., Tak, N., Ambatipudi, K., 2022. Integrated physiological and comparative proteomics analysis of contrasting genotypes of pearl millet reveals underlying salt-responsive mechanisms. *Physiologia Plantarum* 174, e13605.

Ji, X., Tang, J., Zhang, J., 2022. Effects of salt stress on the morphology, growth and physiological parameters of *Juglans microcarpa* L. seedlings. *Plants* 11, 2381.

Joshi, S., Nath, J., Singh, A.K., Pareek, A., Joshi, R., 2022. Ion transporters and their regulatory signal transduction mechanisms for salinity tolerance in plants. *Physiologia Plantarum* 174, e13702.

Kaur, G., Sanwal, S.K., Kumar, A., Pundir, R.K., Yadav, M., Sehrawat, N., 2024. Role of osmolytes dynamics in plant metabolism to cope with salinity induced osmotic stress. *Discover Agriculture* 2, 59.

- Kaur, P., Sachan, S., Sharma, A., 2021. Weed competitive ability in wheat: a peek through in its functional significance, present status and future prospects. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 27, 2165-2179.
- Kesawat, M.S., Satheesh, N., Kherawat, B.S., Kumar, A., Kim, H.U., Chung, S.M., Kumar, M., 2023. Regulation of reactive oxygen species during salt stress in plants and their crosstalk with other signaling molecules: current perspectives and future directions. *Plants* 12, 864.
- Khamis, G., Alsherif, E.A., Korany, S.M., Aldailami, D.A., Aloufi, A.S., Khalaf, M.H., *et al.*, 2025. Drought stress differentially influences growth, physiology, and metabolite accumulation in *Triticum aestivum* (C3) and *Amaranthus caudatus* (C4) plants. *BMC Plant Biology* 25, 1199.
- Kluge, M., Ting, I.P., 2012. Crassulacean acid metabolism: analysis of an ecological adaptation. *Springer Science & Business Media*.
- Kumari, A., Sharma, B., Singh, B.N., Hidangmayum, A., Jatav, H.S., Chandra, K., *et al.*, 2022. Physiological mechanisms and adaptation strategies of plants under nutrient deficiency and toxicity conditions. Plant perspectives to global climate changes. *Academic Press*, pp. 173-194.
- Kumar, K., Debnath, P., Singh, S., Kumar, N., 2023. An overview of plant phenolics and their involvement in abiotic stress tolerance. *Stresses* 3, 570-585.
- Kumar, R., Sagar, V., Verma, V.C., Kumari, M., Gujjar, R.S., Goswami, S.K., *et al.*, 2023. Drought and salinity stresses induced physio-biochemical changes in sugarcane: an overview of tolerance mechanism and mitigating approaches. *Frontiers in Plant Science* 14, 1225234.
- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. Elsevier, pp. 350-382.
- Li, X., Zhang, W., Niu, D., Liu, X., 2024. Effects of abiotic stress on chlorophyll metabolism. *Plant Science* 342, 112030.
- Lu, C., Li, L., Liu, X., Chen, M., Wan, S., Li, G., 2023. Salt stress inhibits photosynthesis and destroys chloroplast structure by downregulating chloroplast development-related genes in *Robinia pseudoacacia* seedlings. *Plants* 12, 1283.
- Luyckx, A., Lutts, S., Quinet, M., 2023. Comparison of salt stress tolerance among two leaf and six grain cultivars of *Amaranthus cruentus* L. *Plants* 12, 3310.
- Mahaut, L., Cheptou, P.O., Fried, G., Munoz, F., Storkey, J., Vasseur, F., *et al.*, 2020. Weeds: against the rules? *Trends in Plant Science* 25, 1107-1116.
- Ma, Y., Yuan, Z., Wei, Z., Yan, F., Liu, X., Li, X., *et al.*, 2025. Regulações estomáticas e não estomáticas da fotossíntese em resposta à salinidade e à fertirrigação de K e Ca em algodão (*Gossypium hirsutum* L cv.). *Environmental and Experimental Botany* 230, 106092.
- Makhtoum, S., Sabouri, H., Gholizadeh, A., Ahangar, L., Katouzi, M., Mastinu, A., 2023. Genomics and physiology of chlorophyll fluorescence parameters in *Hordeum vulgare* L. under drought and salt stresses. *Plants* 12, 3515.

- Malaviya, P., Sharma, R., Sharma, A., Biswas, J.K., 2025. Climate change impacts on morpho-anatomical traits, physiological processes and survival strategies of plants: a comprehensive review. *International Journal of Environmental Science and Technology* 22, 14729-14752.
- Mokrani, S., Nabti, E.H., 2021. Microrganismos associados às culturas: atributos funcionais para a produtividade agrícola. *Microbiomas do solo para agricultura sustentável: anotação funcional*. Springer International Publishing, pp. 31-54.
- Monson, R.K., Li, S., Ainsworth, E.A., Fan, Y., Hodge, J.G., Knapp, A.K., *et al.*, 2025. C4 photosynthesis, trait spectra, and the fast-efficient phenotype. *New Phytologist* 246, 879-893.
- Mousavi, S.S., Karami, A., Maggi, F., 2022. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence of Iranian licorice (*Glycyrrhiza glabra* L.) accessions under salinity stress. *Frontiers in Plant Science* 13, 984944.
- Pan, T., Liu, M., Kreslavski, V.D., Zharmukhamedov, S.K., Nie, C., Yu, M., *et al.*, 2021. Limitação não estomática da fotossíntese pela salinidade do solo. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 51, 791-825.
- Patanè, C., Cosentino, S.L., Romano, D., Toscano, S., 2022. Relative water content, proline, and antioxidant enzymes in leaves of long shelf-life tomatoes under drought stress and rewatering. *Plants* 11, 3045.
- Perotti, V.E., Larran, A.S., Palmieri, V.E., Martinatto, A.K., Permingeat, H.R., 2020. Herbicide resistant weeds: a call to integrate conventional agricultural practices, molecular biology knowledge and new technologies. *Plant Science* 290, 110255.
- Perri, S., Molini, A., Hedin, L.O., Porporato, A., 2022. Contrasting effects of aridity and seasonality on global salinization. *Nature Geoscience* 15, 375-381.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182, 565-588.
- Qin, K., Ye, X., Luo, S., Fernie, A.R., Zhang, Y., 2025. Engineering carbon assimilation in plants. *Journal of Integrative Plant Biology* 67, 926-948.
- R Core Team, 2025. *R: a language and environment for statistical computing*. R Core Team: Vienna, Austria.
- Rakhmankulova, Z., Shuyskaya, E., Prokofieva, M., Toderich, K., Saidova, L., Yuanming, Z., 2026. Effect of drought and elevated temperature on the physiological and biochemical properties of C3 and C4 halophytes in Amaranthaceae. *Journal of Arid Land* 18, 131-149.
- Ran, X., Wang, X., Huang, X., Ma, C., Liang, H., Liu, B., 2022. Study on the relationship of ions (Na, K, Ca) absorption and distribution to photosynthetic response of *Salix matsudana* Koidz under salt stress. *Frontiers in Plant Science* 13, 860111.
- Rehman, A.U., Bashir, F., Ayaydin, F., Kóta, Z., Páli, T., Vass, I., 2021. Proline is a quencher of singlet oxygen and superoxide both in in vitro systems and isolated thylakoids. *Physiologia Plantarum* 172, 7-18.

- Resende, L.S., Christoffoleti, P.J., Netto, A.G., Presoto, J.C., Nicolai, M., Maschietto, E.H.G., Borsato, E.F., Penckowski, L.H., 2022. Glyphosate-resistant smooth-pigweed (*Amaranthus hybridus*) in Brazil. *Advances in Weed Science* 40, e20210022.
- Rodríguez Coca, L.I., García González, M.T., Gil Unday, Z., Jiménez Hernández, J., Rodríguez Jáuregui, M.M., Fernández Cancio, Y., 2023. Effects of sodium salinity on rice (*Oryza sativa* L.) cultivation: a review. *Sustainability* 15, 1804.
- Roşca, M., Mihalache, G., Stoleru, V., 2023. Tomato responses to salinity stress: from morphological traits to genetic changes. *Frontiers in Plant Science* 14, 1118383.
- Sachdev, S., Ansari, S.A., Ansari, M.I., Fujita, M., Hasanuzzaman, M., 2021. Abiotic stress and reactive oxygen species: generation, signaling, and defense mechanisms. *Antioxidants* 10, 277.
- Saleem, S., Ul Mushtaq, N., Shah, W.H., Rasool, A., Hakeem, K.R., Ul Rehman, R., 2022. Beneficial role of phytochemicals in oxidative stress mitigation in plants. Antioxidant defense in plants: molecular basis of regulation. *Springer Nature Singapore*, pp. 435-451.
- Santos, H.G., Jacomine, P.K.T., Anjos, L.H.C., Oliveira, V.A., Lumberras, J.F., Coelho, M.R., Almeida, J.A., Araújo Filho, J.C., Oliveira, J.B., Cunha, T.J.F., 2018. *Sistema brasileiro de classificação de solos*. Embrapa, Brasília.
- Sharma, G., Barney, J.N., Westwood, J.H., Haak, D.C., 2021. Into the weeds: new insights in plant stress. *Trends in Plant Science* 26, 1050-1060.
- Sierra, J., McQuinn, R.P., Leon, P., 2022. The role of carotenoids as a source of retrograde signals: impact on plant development and stress responses. *Journal of Experimental Botany* 73, 7139-7154.
- Silva, B.R.S.D., Lobato, E.M.S.G., Santos, L.A.D., Pereira, R.M., Batista, B.L., Alyemeni, M.N., *et al.*, 2023. How different Na<sup>+</sup> concentrations affect anatomical, nutritional physiological, biochemical, and morphological aspects in soybean plants: a multidisciplinary and comparative approach. *Agronomy* 13, 232.
- Singleton, V.L., Orthofer, R., Lamuela-Raventós, R.M., 1999. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of folin-ciocalteu reagent. *Methods in Enzymology*. Elsevier, pp. 152-178.
- Singh, J., Garai, S., Das, S., Thakur, J.K., Tripathy, B.C., 2022. Role of C4 photosynthetic enzyme isoforms in C3 plants and their potential applications in improving agronomic traits in crops. *Photosynthesis Research* 154, 233-258.
- Souza, C.C.d., Oliveira, F.A.d., Silva, I.d.F.d., Amorim Neto, M.d.S., 2000. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 4, 338-342.
- Su, J., Jiao, Q., Jia, T., Hu, X., 2024. The photosystem-II repair cycle: updates and open questions. *Planta* 259, 20.

Takeuchi, K., Harimoto, S., Maekawa, S., Miyake, C., Ifuku, K., 2025. PSII photoinhibition as a protective strategy: maintaining an oxidative state of PSI by suppressing PSII activity under environmental stress. *Physiologia Plantarum* 177, e70392.

Tang, L., Zhou, Q.S., Gao, Y., Li, P., 2022. Alocação de biomassa em resposta à salinidade e competição em espécies nativas e invasoras. *Ecosphere* 13, e3900.

Tebini, M., Luu, D.T., Mguis, K., Ben Ahmed, H., Meddich, A., Zribi, F., Chalh, A., 2022. Physiological exploration of intra-specific variability in salinity tolerance of amaranth. *Russian Journal of Plant Physiology* 69, 59.

Trifilò, P., Abate, E., Petruzzellis, F., Azzarà, M., Nardini, A., 2023. Critical water contents at leaf, stem and root level leading to irreversible drought-induced damage in two woody and one herbaceous species. *Plant, Cell and Environment* 46, 119-132.

Wahab, A., Abdi, G., Saleem, M.H., Ali, B., Ullah, S., Shah, W., Mumtaz, S., Yasin, G., Muresan, C.C., Marc, R.A., 2022. Plants' physio-biochemical and phyto-hormonal responses to alleviate the adverse effects of drought stress: a comprehensive review. *Plants* 11, 1620.

Wang, X., Chen, Z., Sui, N., 2024. Sensitivity and responses of chloroplasts to salt stress in plants. *Frontiers in Plant Science* 15, 1374086.

Yang, G., Yu, Z., Gao, L., Zheng, C., 2019. SnRK2s at the crossroads of growth and stress responses. *Trends in Plant Science* 24, 672-676.

Yu, X., Zhang, Y., Zhao, X., Li, J., 2023. Systemic effects of the vapor pressure deficit on the physiology and productivity of protected vegetables. *Vegetable Research* 3, 1.

Zahedi, S.M., Karimi, M., Venditti, A., Zahra, N., Siddique, K.H., Farooq, M., 2025. Plant adaptation to drought stress: the role of anatomical and morphological characteristics in maintaining the water status. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 25, 409-427.

Zailaa, J., Scoffoni, C., Brodersen, C.R., 2025. Stomatal closure as a driver of minimum leaf conductance declines at high temperature and vapor pressure deficit in *Quercus*. *Plant Physiology* 197, kiae551.

Zhang, F.P., Zhao, X.D., Han, L.J., Li, H.R., 2025. Leaf dry mass per unit area and leaf pigments underlying the higher stomatal conductance of deciduous species relative to evergreen species in *Dendrobium*. *Botanical Studies* 66, 11.

Zhang, Q., Qian, H., Ren, W., Xu, P., Li, W., Yang, Q., Shang, J., 2024. Salinization of shallow groundwater in the Jiaokou Irrigation District and associated secondary environmental challenges. *Science of the Total Environment* 908, 168445.

Zheng, Y., Sun, J., Luo, Z., Li, Y., Huang, Y., 2024. Emerging mechanisms of lipid peroxidation in regulated cell death and its physiological implications. *Cell Death and Disease* 15, 859.

Zörb, C., Franzisky, B.L., Lehr, P.P., Kosch, R., Altenbuchinger, M., Geilfus, C.M., 2022. Impact of nutritional imbalance on guard cell metabolism and stomata regulation under saline hyperosmotic conditions. *Advances in Botanical Research* 103, 123-138.

## ARTIGO IV

### **Plasticidade fenotípica, desempenho fotossintético e defesa antioxidante na aclimação de *Amaranthus hybridus* em flutuações de disponibilidade luminosa**

#### RESUMO

A luz é o fator ambiental mais determinante no desenvolvimento vegetal, sendo crucial compreender como as plantas daninhas respondem às suas flutuações em cultivos agrícolas. Neste contexto, o objetivo deste estudo foi investigar a tolerância e os mecanismos de aclimação de *Amaranthus hybridus* submetida a níveis de sombreamento. O experimento avaliou variáveis de crescimento, trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos e respostas bioquímicas sob cinco níveis de sombreamento (0% - controle, 30, 50, 70 e 90 %). Os resultados demonstraram elevada plasticidade da espécie face ao ambiente. O maior crescimento em altura ocorreu no nível de 49 % de sombreamento, atingindo 40,86 cm. A massa seca total foi reduzida em 46,10 % no nível mais severo de restrição de luz (90%). Contudo, a massa seca das folhas atingiu o seu valor máximo sob 70 % de sombreamento, valor 44,64% superior ao registrado a pleno sol. Nas trocas gasosas, a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> obteve seu máximo com 42% de sombreamento, ao passo que a eficiência do uso da água aumentou nos níveis de 70% e 90%. Os pigmentos fotossintéticos também refletiram esta aclimação estrutural, com a clorofila *a* incrementando 53,93% a 70% de sombra em relação ao controle. As plantas a pleno sol apresentaram maior peroxidação lipídica e acumulação de compostos fenólicos devido à foto-oxidação. Sob 70% de sombreamento, observou-se maior equilíbrio fisiológico e redução de danos celulares. Diante disso, *A. hybridus* aclimata-se de forma eficiente a ambientes sombreados por meio de modulações morfofisiológicas e bioquímicas.

**Palavras-chave:** Caruru, plasticidade fenotípica, estresse luminoso, sistema antioxidante, trocas gasosas.

#### **Phenotypic plasticity, photosynthetic performance, and antioxidant defense in the acclimation of *Amaranthus hybridus* to fluctuations in light availability**

#### ABSTRACT

Light is a key environmental factor in plant development, and it is crucial to understand how weeds respond to fluctuations in light levels in crops. In this context, this study aimed to investigate the tolerance and acclimatization mechanisms of *Amaranthus hybridus* subjected to shading levels. The experiment evaluated growth variables, gas exchange, photosynthetic pigments, and biochemical responses under five levels of shading (0 - control, 30, 50, 70, and 90%). The results showed high plasticity in the species in response to the environment. The highest growth in height occurred at 49% shading, reaching 40.86 cm. The total dry mass decreased by 46.10% at the most severe level of light restriction (90%). However, the dry mass of the leaves reached its maximum at 70 % shade, 44.64 % higher than that recorded in full sun. In gas exchange, the net CO<sub>2</sub> assimilation rate reached its maximum at 42 % shading, while water use efficiency increased at 70% and 90%. The photosynthetic pigments also reflected this structural acclimatization, with chlorophyll increasing by 53.93% to 70% under 70% shade compared to the control. Plants in full sun showed higher lipid peroxidation and accumulation of phenolic compounds due to photo-oxidation. At 70% shading, greater physiological balance

and reduced cell damage were observed. Therefore, *A. hybridus* acclimatizes efficiently to shaded environments through morphophysiological and biochemical modulations.

**Keywords:** Pigweed, phenotypic plasticity, light stress, antioxidant system, gas exchange.

## 1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas, aliadas ao rápido crescimento populacional, tornam essencial aprimorar a eficiência fotossintética e a produtividade agrícola para assegurar a segurança alimentar nas próximas décadas (Hussain *et al.*, 2021). Esse desafio se intensifica porque o aquecimento global tem aumentado a frequência e a severidade de estresses abióticos, impulsionados por eventos extremos de temperatura, disponibilidade hídrica e variações na irradiância solar (Anderegg *et al.*, 2020; Zandalina *et al.*, 2021). Essas alterações na luminosidade, somadas às modificações na arquitetura das culturas que alteram o sombreamento no interior do dossel, influenciam diretamente a dinâmica das plantas daninhas. Tais espécies representam séria ameaça aos sistemas agrícolas, uma vez que reúnem características que favorecem sua sobrevivência e persistência nas áreas infestadas (Clements e DiTommaso, 2022). Diferentemente de plantas cultivadas, as plantas daninhas sobrevivem e prosperam em uma ampla variedade de ambientes luminosos diante das condições de alterações climáticas (Nath *et al.*, 2024). No entanto, a dinâmica de competição é fortemente influenciada pela disponibilidade de recursos, incluindo a luminosidade (Perthame *et al.*, 2022).

A luz é o componente ambiental essencial para a regulação do desenvolvimento vegetal, atuando tanto na ativação de vias de sinalização, ciclos fenológicos, ritmos circadianos e no fornecimento de energia necessária a processos vitais, como a fotossíntese (Lee *et al.*, 2021; Roeber *et al.*, 2021). A intensidade e a qualidade da luz são moduladas pelas condições climáticas, podendo exercer efeitos positivos ou negativos sobre os processos fisiológicos e bioquímicos das plantas (Ahammed *et al.*, 2022). Processos como germinação, floração, crescimento, fotossíntese e fotomorfogênese estão diretamente relacionados à luz, sendo mediados por fotorreceptores que percebem os sinais luminosos e desencadeiam cascatas de sinalização responsáveis por promover alterações na transcrição de genes responsivos à luz (Wang *et al.*, 2022). Os fotorreceptores (fitocromos, criptocromos, fototropinas e UV RESISTANCE LOCUS 8 - UVR8) são essenciais na percepção de luz para o ajuste da expressão gênica que promovem respostas a estresses abióticos (Mujahid *et al.*, 2025).

No processo fotossintético, a radiação luminosa exerce influência direta na assimilação

de carbono e na integridade do aparato fotoquímico (Sahoo *et al.*, 2025). Atuando como principal fonte de energia para a etapa fotoquímica, os fótons absorvidos pela clorofila nos complexos antena do fotossistema II (PSII) promove a excitação de elétrons e o subsequente transporte eletrônico através da membrana tilacoidal, resultando na formação de trifosfato de adenosina (ATP) e nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzido (NADPH) (Johnson, 2025). Esses compostos energéticos são utilizados no ciclo de Calvin–Benson–Bassham, no estroma dos cloroplastos, onde ocorre a fixação de CO<sub>2</sub> e a produção de açúcares (Khan *et al.*, 2024). Entretanto, tanto a intensidade quanto a composição espectral da luz variam no ambiente natural, exigindo mecanismos regulatórios dinâmicos que ajustem a eficiência quântica e a dissipação de energia, a fim de prevenir a fotoinibição (Huang *et al.*, 2025). Quando prolongada, a fotoinibição pode danificar a proteína D1 do PSII, reduzir a capacidade fotossintética máxima e, conseqüentemente, limitar o crescimento vegetal (Didaran *et al.*, 2024).

A aclimação fotossintética a diferentes níveis de irradiância é sustentada por ajustes integrados de natureza estrutural e bioquímica (Gjindali *et al.*, 2023). Dentre os ajustes estruturais, destacam-se a reorganização e a variação na proporção de clorofilas e carotenoides; dentre os bioquímicos, a modulação das vias fotoquímicas e não fotoquímicas de dissipação de energia (Khan *et al.*, 2025). O padrão dessas respostas varia conforme a espécie e sua plasticidade fisiológica (Puglielli *et al.*, 2021). Em alta irradiância, os centros de reação do PSII tendem à saturação, estimulando a dissipação não fotoquímica de energia (NPQ), sobretudo via ciclo das xantofilas e ajuste do gradiente de pH no lúmen tilacoidal, como forma de proteção (Kromdijk e Walter, 2023). Em baixa irradiância, predomina o aumento do tamanho funcional dos complexos de antena, elevando a captação de luz e a eficiência da transferência de energia de excitação (Bechtold *et al.*, 2025).

Nos sistemas agrícolas, a disponibilidade de luz é diretamente relacionada ao contexto competitivo entre plantas daninhas e culturas, sendo considerado fator limitante para as altas produtividades (Savić *et al.*, 2025). Desse modo, quando comparamos as plantas C<sub>4</sub> e C<sub>3</sub>, os estudos apontam uma vantagem evolutiva em espécies C<sub>4</sub> nos ambientes de alta luminosidade (Anderson *et al.*, 2021). Tal fato é viabilizado pela presença de mecanismos morfofisiológicos adaptativos integrados envolvidos na manutenção do equilíbrio da distribuição de energia luminosa, na mitigação da fotoinibição e na dissipação de energia luminosa (Wasilewska-Dębowska *et al.*, 2022). Esses mecanismos são responsáveis por garantir maior eficiência no fluxo de elétrons, o que resulta em maior produção de NADPH e ATP, compostos essenciais

para atender as altas demandas energéticas do metabolismo C<sub>4</sub> e assegurar a fixação de carbono (Walker *et al.*, 2020; Essemine *et al.*, 2020).

A capacidade de aclimação das plantas daninhas às flutuações do ambiente luminoso está diretamente associada às características intrínsecas de cada espécie, refletindo sua plasticidade fenotípica (Osei-Kwarteng *et al.*, 2022). Nesse contexto, o gênero *Amaranthus* abrange espécies com ampla diversidade de usos, incluindo formas alimentícias, medicinais e ornamentais, além de espécies consideradas plantas daninhas com elevado potencial competitivo. Esse gênero compreende cerca de 70 espécies, predominantemente originárias de regiões tropicais, o que contribui para sua ampla distribuição e aclimação a ambientes quentes e com variação de luz (Yanniccari *et al.*, 2022). Como planta daninha extremamente problemática, o *Amaranthus hybridus* destaca-se por sua ampla capacidade adaptativa e potencial competitivo, com biótipos resistentes a herbicidas inibidores da EPSPS, ALS e auxínicos (Dellafrerra *et al.*, 2018; García *et al.*, 2020).

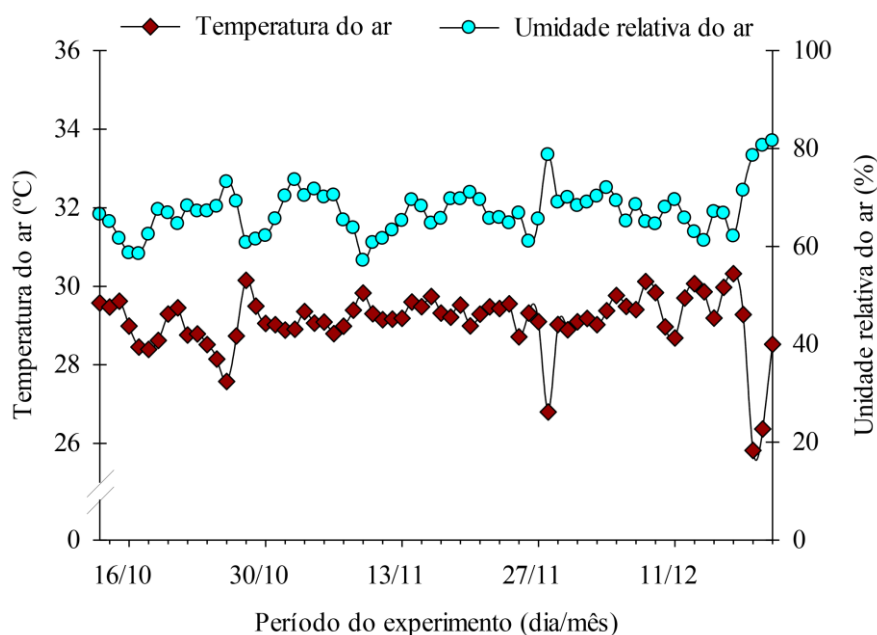
O sucesso evolutivo de *A. hybridus* pode ser associado à sua via fotossintética C<sub>4</sub> e a características genéticas que aumentam a expressão de genes relacionados ao sistema de defesa antioxidante (Fragoso-Iñiguez *et al.*, 2025). Além disso, estudos já reportam a elevada eficiência fotossintética de *A. hybridus* quando comparado a amaranto para grão (*A. hypochondriacus*) e amaranto para hortalica (*A. dubius*) (Tsutsumi *et al.*, 2017; Osei-Kwarteng *et al.*, 2022). A investigação da eficiência fotossintética de *Amaranthus hybridus* evidencia a necessidade de estudos que aprofundem o entendimento das respostas dessa espécie quanto à eficiência no uso da luz sob condições de estresse luminoso. Considerando sua ampla distribuição e elevado potencial adaptativo, torna-se fundamental compreender como variações na disponibilidade de luz afetam seus processos fisiológicos e bioquímicos, bem como sua capacidade de manter o desempenho fotossintético (Netshimbupfe *et al.*, 2022).

Hipotetiza-se que a variação gradual na disponibilidade de luz, imposta por condições de sombreamento, influencie diretamente as respostas morfofisiológicas e bioquímicas de *Amaranthus hybridus*. Especificamente, propõe-se que essas condições modulam o crescimento e o desempenho fisiológico de *A. hybridus*, em virtude de sua elevada plasticidade fenotípica e de características associadas à via fotossintética C<sub>4</sub>, ao mesmo tempo em que ativam mecanismos de ajuste fisiológico e sistemas de defesa que contribuem para a tolerância ao estresse luminoso. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar a tolerância e os mecanismos de aclimação de *A. hybridus* sob estresse luminoso por sombreamento.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Área do estudo

O experimento foi conduzido entre os meses de outubro e dezembro de 2023 em casa de vegetação localizada nas instalações da Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), na cidade de Mossoró, no Rio Grande do Norte. A área da pesquisa está situada nas coordenadas de 5° 12' 28" de latitude Sul e 37° 19' 04" de longitude Oeste sob uma altitude de 24 metros. O clima da localidade é definido como semiárido quente do tipo BSh segundo a classificação de Köppen (Alvares *et al.* 2013). O monitoramento das condições meteorológicas diárias de temperatura e de umidade relativa ocorreu por meio de um sensor digital instalado no local, e os valores obtidos podem ser observados na Figura 1.



**Figura 1.** Condições de temperatura e umidade relativa do ar monitoradas durante a execução da pesquisa. Fonte: A autora (2026).

### 2.2 Plantio e caracterização do solo

As sementes de *A. hybridus* foram dispostas em bandejas de polietileno compostas por 162 células e preenchidas com substrato adquirido no comércio. As características desse substrato envolviam pH de  $6,00 \pm 0,50$  e condutividade elétrica de  $0,50 \pm 0,30$  dS m<sup>-1</sup> com limite de umidade em 58% e densidade de 310 kg/m<sup>3</sup>. Cada célula recebeu aproximadamente cinco sementes. As mudas permaneceram na bandeja durante 13 dias após a semeadura e logo

depois foram transferidas para vasos plásticos com capacidade de 2,5 dm<sup>3</sup>. O solo depositado nos recipientes foi retirado de um local vizinho à pesquisa e possui classificação de Argilossolo Vermelho Amarelo, descrita por Santos *et al.* (2018). A avaliação das características do solo demonstrou pH em água de 6,90 e condutividade elétrica do extrato de 0,05 dS m<sup>-1</sup>. As concentrações de fósforo, potássio e sódio foram de 75,3 mg dm<sup>-3</sup>, 109,8 mg dm<sup>-3</sup> e 20,8 mg dm<sup>-3</sup>, respectivamente. Os teores de cálcio e magnésio encontrados foram de 3,54 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> e 0,66 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>, respectivamente, com completa ausência de alumínio e de acidez potencial. A soma de bases, a capacidade de troca catiônica efetiva e a capacidade de troca total registraram o mesmo índice de 4,57 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>. Além disso, a saturação de bases foi de 100% com ausência de saturação por alumínio e 2% de porcentagem de sódio trocável.

### 2.3 Delineamento experimental e tratamentos

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com cinco níveis de sombreamento (0% - a pleno sol, 30%, 50%, 70% e 90%) e quatro repetições, considerando-se uma planta por vaso como unidade experimental. A diferenciação dos tratamentos luminosos iniciou aos 20 dias após a semeadura com a transferência das mudas para as respectivas malhas. O ensaio transcorreu em casa de vegetação com cobertura alta e orientação espacial norte-sul evitando interferências na luminosidade natural diária. Os níveis de sombreamento foram definidos utilizando um luxímetro digital (modelo MLM 1011, Minipa) calculando a irradiância sob as malhas adquiridas no comércio local em proporção à condição de pleno sol. A irrigação diária adotou o método gravimétrico mediante pesagem dos vasos para manter a umidade do solo em aproximadamente 80% da capacidade de campo, conforme Souza *et al.* (2000).

### 2.4 Variáveis analisadas

As análises das plantas ocorreram aos 70 dias após a semeadura sendo avaliadas variáveis de crescimento e trocas gasosas, além da quantificação de pigmentos fotossintéticos e da fluorescência da clorofila *a*. Além disso, foram avaliados aspectos bioquímicos, relações hídricas e extravasamento de eletrólitos.

#### 2.4.1 Crescimento

O estudo do crescimento vegetal considerou variáveis biométricas e produção de matéria seca. A altura de plantas foi estimada por meio de régua milimetrada posicionada do colo da planta até o seu ápice. O diâmetro caulinar foi medido utilizando um paquímetro digital posicionado a 3 cm do nível do solo. Aos 70 dias após a semeadura, foi determinada a biomassa seca das estruturas da planta (folhas, caules e raízes). O material coletado foi submetido a secagem em estufa de ventilação forçada sob temperatura constante de 65 °C até atingir a massa constante. A massa seca foi registrada por meio de balança com precisão de 0,001 g. A partir desses dados, foi calculada a massa seca total, e os resultados foram expressos em gramas por planta.

#### **2.4.2 Trocas gasosas**

A avaliação das trocas gasosas avaliou a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s - \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), transpiração ( $E - \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e a concentração interna de CO<sub>2</sub> ( $C_i - \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) e déficit de pressão de vapor (VPD – kPa). Esses dados permitiram calcular a eficiência instantânea no uso da água (EUA –  $A/E$ ), eficiência intrínseca no uso da água ( $E_i\text{UA} - A/g_s$ ) e a eficiência instantânea de carboxilação ( $E_iC - A/C_i$ ). As avaliações foram realizadas no terço mediano das plantas utilizando folhas íntegras e completamente expandidas. A coleta de dados foi realizada por meio de um aparelho portátil de gás por infravermelho (IRGA, LI-6400XT, Licor Inc). As leituras ocorreram entre 8h00 e 10h00. O sistema funcionou com densidade de fótons fotossintéticos de  $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e câmara foliar de 2 cm<sup>2</sup>. O nível de umidade do ar variou de 50 a 60%, ao passo que o fluxo de ar foi de  $300 \mu\text{mol s}^{-1}$  sob concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> de  $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ .

#### **2.4.3 Pigmentos fotossintéticos**

A quantificação dos teores de clorofila a, clorofila b e carotenoides se deu pelo método de extração com solvente. O procedimento empregou 0,03 g de massa foliar fresca fragmentada, depositados em microtubos abastecidos com 2 mL de solução de acetona a 80%. A extração ocorreu durante um período de repouso de 24 horas. Na sequência, a absorbância do extrato foi quantificada em espectrofotômetro calibrado para os comprimentos de onda de 663,2 nm, 646,8

nm e 470,0 nm. A determinação das concentrações seguiu a metodologia proposta por Lichtenthaler (1987) aplicando as equações:

$$\text{Clorofila a} = (12,25 * \text{Abs}_{663,2}) - (2,79 * \text{Abs}_{646,8});$$

$$\text{Clorofila b} = (21,50 * \text{Abs}_{646,8}) - (5,10 * \text{Abs}_{663,2});$$

$$\text{Clorofila total} = \text{Clorofila a} + \text{Clorofila b};$$

$$\text{Carotenoides} = (1000 * \text{Abs}_{470} - 1,82 * \text{Clorofila a} - 85,02 * \text{Clorofila b}) / 198.$$

#### **2.4.4 Fluorescência da clorofila**

A determinação das variáveis de fluorescência da clorofila a empregou uma câmara fluorométrica (modelo LI 6400 40 LCF) acoplada ao IRGA. Sob condição de iluminação natural, a fluorescência inicial ( $F_0'$ ), fluorescência máxima ( $F_m'$ ) e fluorescência variável ( $F_v'$ ) foram quantificadas. A partir desses dados, foi possível calcular o rendimento quântico potencial do fotossistema II ( $F_v'/F_m'$ ). Além disso, determinou-se a taxa de transporte de elétrons (ETR) e o coeficiente de extinção fotoquímica (qP). A excitação do sistema fotossintético para as leituras ocorreu mediante a emissão de pulsos de radiação actínica saturante combinada com luz do vermelho distante.

#### **2.4.5 Relações hídricas e extravasamento de eletrólitos**

A avaliação das relações hídricas envolveu a extração de dez discos foliares com 1 cm<sup>2</sup> de área provenientes da porção mediana das plantas. A coleta ocorreu no início da manhã entre 5h00 e 6h00, com o objetivo de minimizar a perda hídrica por transpiração. A determinação da massa fresca (MF) foi realizada em balança analítica imediatamente após a amostragem. Os discos foliares foram posteriormente submetidos a hidratação em água destilada durante 24 horas para a quantificação da massa túrgida (MT). Após essa etapa, os discos secaram em estufa aquecida a 65 °C até a estabilização do peso resultando no valor da massa seca (MS). Esses dados foram utilizados para o cálculo do conteúdo relativo de água (CRA) (Barrs e Weatherley, 1962):  $\text{CRA} = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100$ . A determinação da massa da folha por unidade de área (MFA) ocorreu pela razão entre a massa seca e a área do disco, conforme Poorter *et al.* (2009). A suculência foi calculada por meio da diferença entre a massa túrgida e a massa seca, com posterior divisão do resultado pela área da amostra (Kluge e Ting, 2012).

A medição do extravasamento de eletrólitos seguiu a metodologia de Bajji *et al.* (2002). Inicialmente, foi realizada a lavagem de dez discos foliares; em seguida, a imersão desse material em tubos com 10 mL de água destilada. As amostras permaneceram sob temperatura de 25 °C por um período de seis horas para a leitura da condutividade elétrica inicial (CE1) no extrato, usando condutivímetro digital. As amostras foram aquecidas em banho térmico a 90 °C por 60 minutos. A medição da condutividade elétrica final (CE2) ocorreu após o resfriamento dos extratos. O extravasamento de eletrólitos (EE) foi calculado mediante o emprego da equação:  $EE = (CE1 / CE2) \times 100$ .

## **2.5 Aspectos bioquímicos**

### **2.5.1 Açúcares solúveis totais**

A avaliação do teor de açúcares solúveis totais empregou o protocolo do fenol sulfúrico descrito por Dubois *et al.* (1956). O processo de extração utilizou 50 mg de massa seca incubados em 5 mL de água destilada sob banho térmico a 100 °C durante 30 minutos. A separação do sobrenadante exigiu a centrifugação subsequente das amostras a 1.000 rpm. A etapa colorimétrica consistiu na transferência de 100 µL do extrato para tubos contendo 400 µL de água destilada. Na sequência, a mistura recebeu 0,5 mL de fenol a 5% e 2,5 mL de ácido sulfúrico concentrado. O tempo de repouso para a formação da cor foi de 20 minutos, viabilizando a leitura da absorbância a 490 nm em equipamento espectrofotométrico. A curva padrão elaborada com glicose permitiu o cálculo das concentrações finais expressas em mg de glicose g<sup>-1</sup> de massa seca.

### **2.5.2 Prolina**

A avaliação do teor de prolina livre utilizou o método de Bates *et al.* (1973). A extração demandou a incubação de 50 mg de massa seca em 5 mL de água destilada sob banho térmico a 100 °C durante 30 minutos. Após a centrifugação a 1.000 rpm, uma alíquota de 1,0 mL do sobrenadante foi isolada para a continuidade do ensaio. O extrato recebeu a adição de 1,0 mL de ninhidrina ácida e 1,0 mL de ácido acético glacial. A mistura homogeneizada permaneceu em banho térmico a 100 °C durante uma hora. O resfriamento imediato em banho de gelo interrompeu a reação, viabilizando a adição de 2,0 mL de tolueno sob agitação para a extração

do complexo colorido. O repouso em temperatura ambiente assegurou a separação das fases. A leitura espectrofotométrica da fase orgânica aconteceu a 520 nm, com o tolueno atuando como branco. O cálculo das concentrações empregou uma curva padrão resultando em valores expressos em  $\mu\text{mol g}^{-1}$  de massa seca.

### **2.5.3 Proteínas solúveis totais**

A determinação da concentração de proteínas solúveis totais foi realizada pelo método de Bradford (1976). O processo extrativo iniciou com 0,2 g de folhas frescas maceradas em tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 7,0) contendo EDTA (10 mM) e PVP (1%). A separação do sobrenadante ocorreu por centrifugação do homogenato a 14.000 x g por 30 minutos a 4 °C. A quantificação utilizou albumina sérica bovina (BSA) na elaboração da curva padrão com os valores finais aferidos em mg de proteína  $\text{g}^{-1}$  de massa fresca (MF).

### **2.5.4 Compostos fenólicos**

A avaliação dos compostos fenólicos totais foi conduzida conforme a metodologia de Singleton *et al.* (1999). A etapa extrativa empregou acetona a 50% nas amostras, com subsequente exposição a banho ultrassônico durante 20 minutos. Após a centrifugação do material a 5.000 rpm por dez minutos, o sobrenadante foi coletado. O precipitado passou por uma nova extração adotando os mesmos parâmetros, e os líquidos resultantes foram unificados. Para o ensaio colorimétrico, uma alíquota de 0,5 mL do extrato foi combinada a 0,5 mL de água destilada e 0,5 mL do reagente de Folin Ciocalteu sob diluição de um para quatro. O procedimento avançou com a inserção de 2,5 mL de solução de carbonato de sódio a 20%. O tempo de repouso de 60 minutos garantiu a formação da coloração antes da leitura espectrofotométrica a 725 nm. A quantificação utilizou uma curva de calibração de ácido gálico e os valores finais foram aferidos em mg de ácido gálico  $\text{g}^{-1}$  de massa.

### **2.5.5 Peroxidação lipídica**

A avaliação da peroxidação lipídica empregou o protocolo de Heath e Packer (1968) mediante quantificação de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico tendo o malondialdeído (MDA) como produto final. O processo foi iniciado com a maceração de 0,2 g de tecido foliar

fresco sob nitrogênio líquido e posterior homogeneização em 1,5 mL de ácido tricloroacético (TCA) a 6%. O homogenato passou por centrifugação a 12.000 x g por 15 minutos sob temperatura de 4 °C. O ensaio prosseguiu com a transferência de uma alíquota de 500 µL do sobrenadante para tubos contendo 2 mL de solução de TCA a 20% e ácido tiobarbitúrico (TBA) a 0,5%. A incubação da mistura em banho térmico a 95 °C durou 60 minutos, sendo a reação paralisada de imediato em banho de gelo. A leitura espectrofotométrica ocorreu a 532 nm, subtraindo a leitura inespecífica aferida a 600 nm. A concentração de MDA foi calculada aplicando o coeficiente de extinção molar de 155 mM<sup>-1</sup> cm<sup>-1</sup>, resultando em valores expressos em nmol de MDA g<sup>-1</sup> de massa fresca (MF).

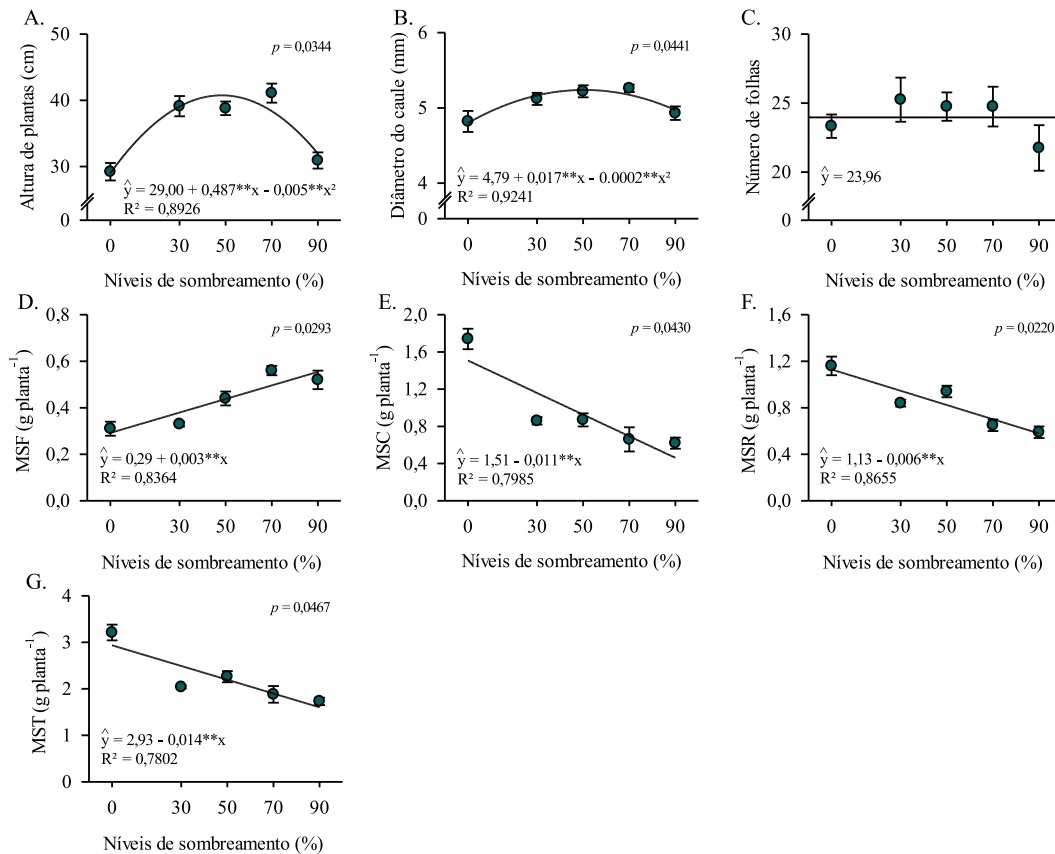
## 2.6 Análise dos dados

Os dados experimentais foram submetidos aos testes de normalidade de Shapiro Wilk e de homogeneidade de Bartlett. Em seguida, realizou-se a análise de variância (ANOVA) pelo teste F, ao passo que os efeitos dos tratamentos foram analisados por meio da análise de regressão polinomial. A análise de componentes principais (PCA) foi realizada para verificar associações entre variáveis e tratamentos. As análises foram realizadas utilizando o programa R versão 4.4.1 (R Core Team, 2025).

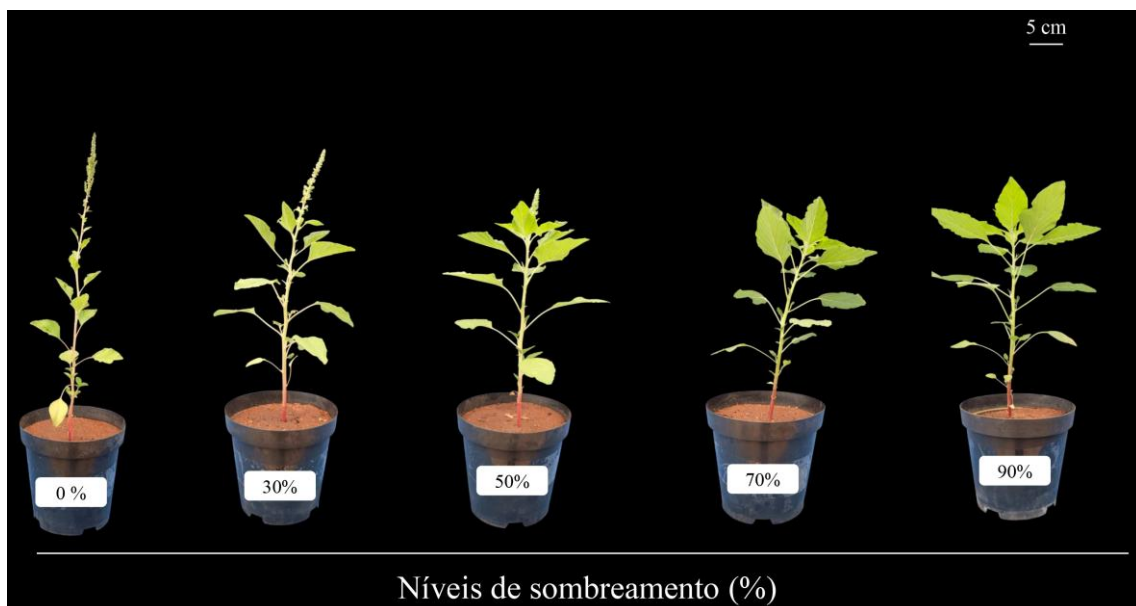
## 3. RESULTADOS

### 3.1 Crescimento

As variáveis de crescimento de *Amaranthus hybridus* foram influenciadas pelos níveis de sombreamento (Figuras 2 e 3), com exceção do número de folhas, que não apresentou resposta significativa e manteve média de 23,96 (Figura 2C). A altura de plantas e o diâmetro do caule seguiram modelos quadráticos, com pontos de máxima estimados sob sombreamentos de 48,7% para altura, atingindo 40,86 cm (Figura 2A), e 42,5% para o diâmetro, com média de 5,15 mm (Figura 2B). A partir desses pontos, observou-se o declínio progressivo de ambas as variáveis sob níveis de sombra mais intensos.



**Figura 2.** Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C), massa seca de folhas – MSF (D), massa seca do caule – MSC (E), massa seca de raízes – MSR (F) e massa seca total – MST (G) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4). Fonte: A autora (2026).

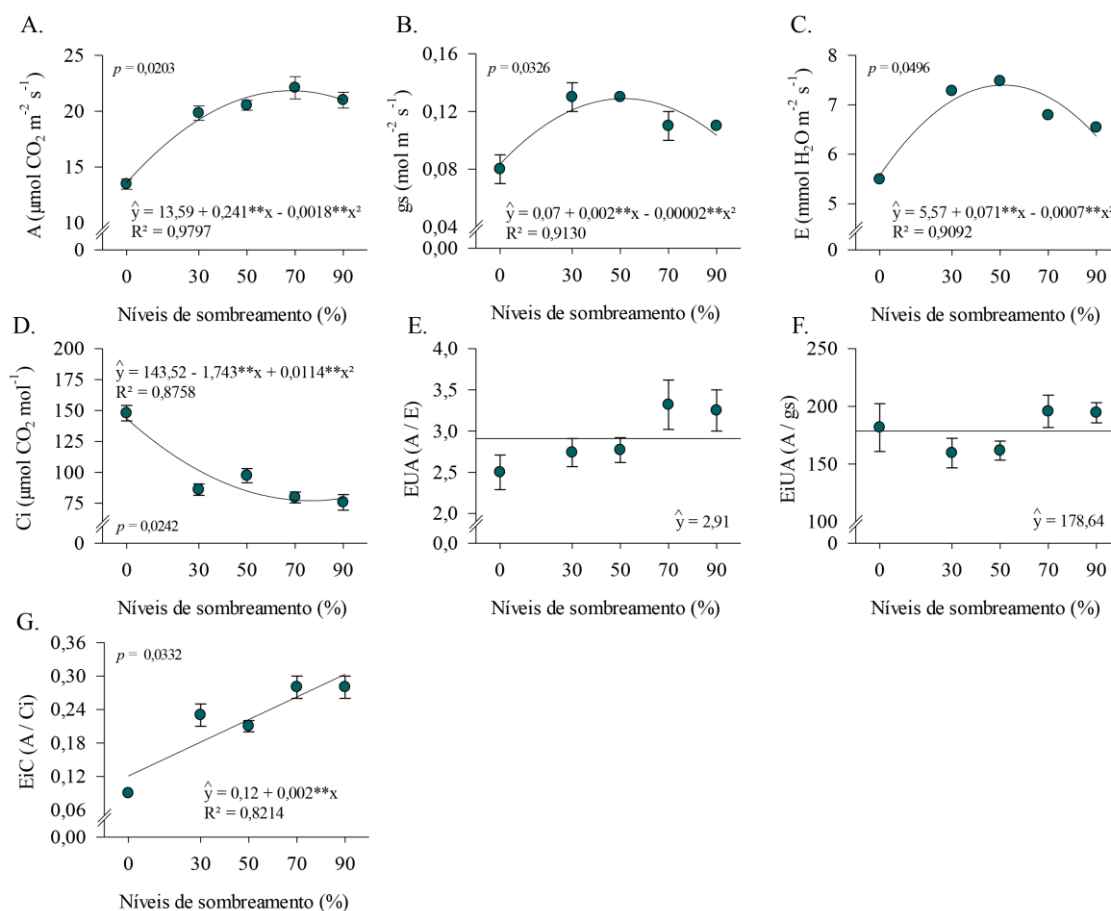


**Figura 3.** Plantas de *Amaranthus hybridus* sob diferentes níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). Fonte: A autora (2026).

No que se refere à partição de biomassa, a massa seca de folhas apresentou comportamento distinto das demais frações, aumentando linearmente com a intensificação da sombra. De acordo com o modelo de regressão, ocorreu incremento de 0,003 g por planta para cada unidade de aumento no nível de sombreamento (Figura 2D). Esse investimento em tecidos foliares sugere uma estratégia de compensação da planta para otimizar a captação de luz em ambientes com restrição luminosa. Em contrapartida, as demais frações de biomassa foram severamente prejudicadas pela redução da luminosidade. A massa seca de caule, a massa seca de raízes e a massa seca total apresentaram reduções lineares com o aumento dos níveis de sombreamento. Para cada unidade acrescida à sombra, verificou-se decréscimo de 0,011 g na massa de caule (Figura 2E), 0,006 g na massa de raízes (Figura 2F) e 0,014 g na massa seca total das plantas (Figura 2G). Tais resultados evidenciam que, embora a espécie busque expandir sua área foliar, o sombreamento severo limita o acúmulo global de biomassa e o desenvolvimento dos órgãos de reserva e sustentação.

### **3.2 Trocas gasosas**

Os níveis de sombreamento influenciaram significativamente as trocas gasosas de *Amaranthus hybridus*, com exceção da eficiência do uso da água e da eficiência intrínseca do uso da água (Figura 4). A taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> apresentou ajuste ao modelo quadrático, atingindo seu ponto de máxima estimado sob 66,94% de sombreamento (Figura 4A). A condutância estomática e a taxa de transpiração seguiram comportamento semelhante, com picos de atividade estimados sob 50% e 50,71% de sombra, respectivamente, declinando sob os níveis mais intensos de restrição luminosa (Figuras 4B e 4C).



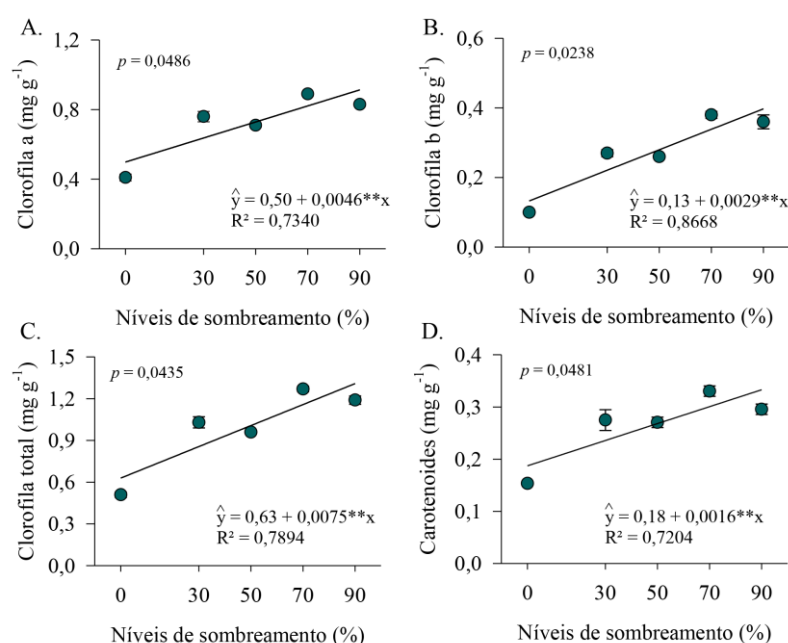
**Figura 4.** Taxa de assimilação líquida – A (A), condutância estomática – gs (B), transpiração – E (C), concentração interna de CO<sub>2</sub> – Ci (D), eficiência do uso da água – EUA (E), eficiência intrínseca do uso da água – EiUA (F) e eficiência instantânea de carboxilação – EiC (G) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4). Fonte: A autora (2026).

A concentração interna de CO<sub>2</sub> reduziu com o incremento do sombreamento até atingir o ponto de mínima estimado sob 76,45% de sombra (Figura 4D). Biologicamente, esse ponto representa o limite de máxima eficiência na utilização do CO<sub>2</sub> interno, ocorrendo posterior estabilização dos teores nos níveis mais severos de sombreamento, o que descarta tendências de incremento sob sombra extrema. Em contrapartida, a eficiência instantânea de carboxilação aumentou de forma linear, registrando acréscimo de 0,002 para cada unidade de elevação no sombreamento (Figura 4G).

Para eficiência do uso da água e eficiência intrínseca do uso da água, não foram verificados efeitos significativos dos tratamentos. Dessa forma, a espécie manteve médias constantes de 2,91 para a eficiência do uso da água (Figura 4E) e de 178,64 para a eficiência intrínseca (Figura 4F) ao longo de todos os ambientes luminosos avaliados, indicando manutenção da economia hídrica, independentemente da disponibilidade de luz.

### 3.4 Pigmentos fotossintéticos

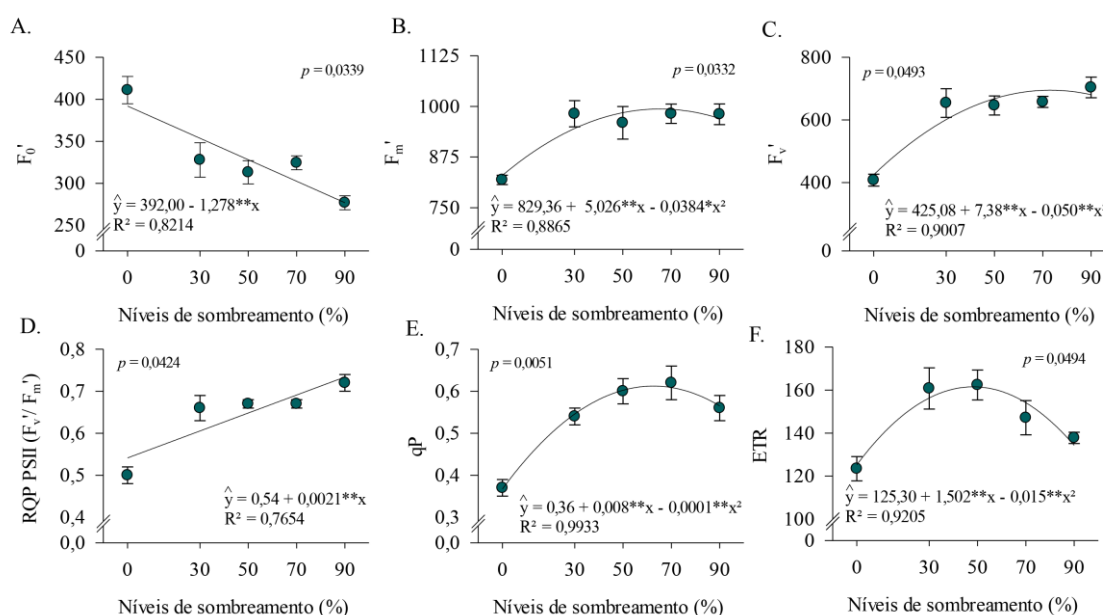
Os teores de pigmentos fotossintéticos em *Amaranthus hybridus* foram significativamente alterados pelos níveis de luminosidade, apresentando incrementos lineares conforme a intensificação do sombreamento (Figura 5). A concentração de clorofila a aumentou progressivamente com a restrição luminosa, indicando ajuste fisiológico para maximizar a captação de energia em ambientes de baixa irradiância (Figura 5A). Esse comportamento linear também foi verificado para a clorofila b e para a clorofila total, as quais registraram seus maiores valores acumulados sob o nível mais severo de sombreamento (Figuras 5B e 5C). De forma semelhante, os carotenoides apresentaram resposta linear positiva, com as maiores concentrações observadas nas plantas submetidas a 90% de sombreamento (Figura 5D). Tais resultados evidenciam que a espécie investe no aumento do aparato coletor de luz como estratégia de aclimação aos ambientes sombreados, garantindo a manutenção da etapa fotoquímica mesmo sob baixa disponibilidade de fótons.



**Figura 5.** Clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C), carotenoides (D) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 4$ ). Fonte: A autora (2026).

### 3.5 Fluorescência da clorofila a

Os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* em *Amaranthus hybridus* foram significativamente influenciados pelos níveis de luminosidade (Figura 6). A fluorescência inicial ( $F_0'$ ) e a relação entre a fluorescência variável e a máxima ( $F_v'/F_m'$ ) apresentaram respostas lineares aos tratamentos, ao passo que a  $F_0'$  reduziu de forma linear com o incremento do sombreamento, registrando decréscimo de 1,278 para cada unidade de sombra adicionada (Figura 6A), a relação  $F_v'/F_m'$  aumentou na ordem de 0,0021 para cada incremento unitário na restrição luminosa (Figura 6D). As demais variáveis de fluorescência ajustaram-se a modelos quadráticos. A fluorescência máxima ( $F_m'$ ) e a fluorescência variável ( $F_v'$ ) atingiram seus maiores valores estimados sob 65,44% (Figura 6B) e 73,80% de sombreamento (Figura 6C), respectivamente. O *quenching* fotoquímico (qP) apresentou seu ponto de máxima sob 40% de sombra (Figura 6E). De forma semelhante, a taxa de transporte de elétrons (ETR) alcançou seu valor máximo estimado sob 50,07% de sombreamento, apresentando declínio sob os níveis mais intensos de restrição luminosa (Figura 6F).

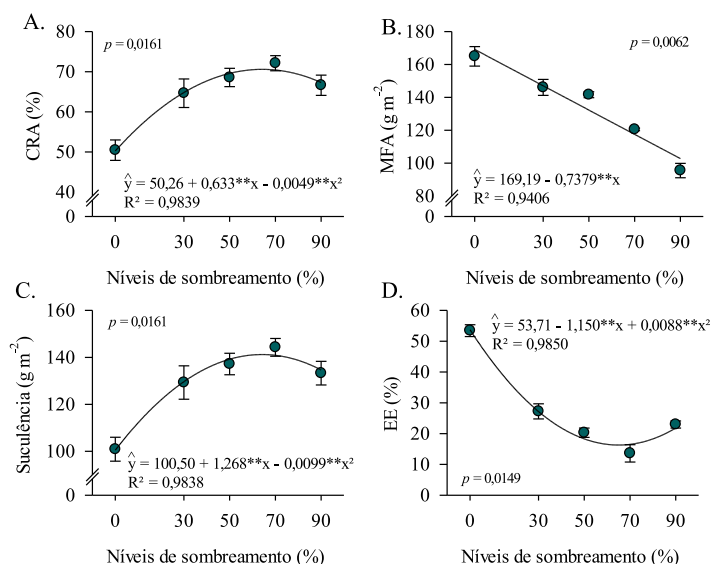


**Figura 6.** Fluorescência inicial ( $F_0'$ ) (A), fluorescência máxima ( $F_m'$ ) (B), fluorescência variável ( $F_v'$ ) (C), rendimento quântico potencial do PSII – RQP PSII ( $F_v'/F_m'$ ) (D), *quenching* fotoquímico – qP (E) e taxa de transporte de elétrons – ETR (F) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \* - Significativo a  $p \leq 0,05$ ; \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 4$ ). Fonte: A autora (2026).

### 3.6 Status hídrico e integridade de membranas

As variáveis relacionadas ao estado hídrico e à integridade das membranas de *Amaranthus hybridus* foram significativamente afetadas pelos níveis de luminosidade (Figura

7). O conteúdo relativo de água e a suculência ajustaram-se ao modelo quadrático, atingindo seus valores máximos estimados sob 64,59% (Figura 7A) e 64,04% de sombreamento (Figura 7C), respectivamente. Sob esses pontos, as plantas alcançaram médias de 70,70% para o conteúdo de água e 141,10 g m<sup>-2</sup> para a suculência, com declínios observados tanto sob irradiância plena quanto nos níveis mais severos de restrição luminosa. Em contrapartida, a massa foliar por unidade de área apresentou redução linear com a intensificação da sombra, registrando decréscimo de 0,7379 g m<sup>-2</sup> para cada unidade percentual de sombreamento adicionada (Figura 7B). Por sua vez, o extravasamento de eletrólitos seguiu modelo quadrático com concavidade voltada para cima, atingindo seu ponto de mínima estabilização sob 65,34% de sombreamento (Figura 7D). Esse comportamento indica que a maior perda de integridade das membranas ocorre na condição de pleno sol, com o incremento da estabilidade celular sob níveis intermediários de sombra.

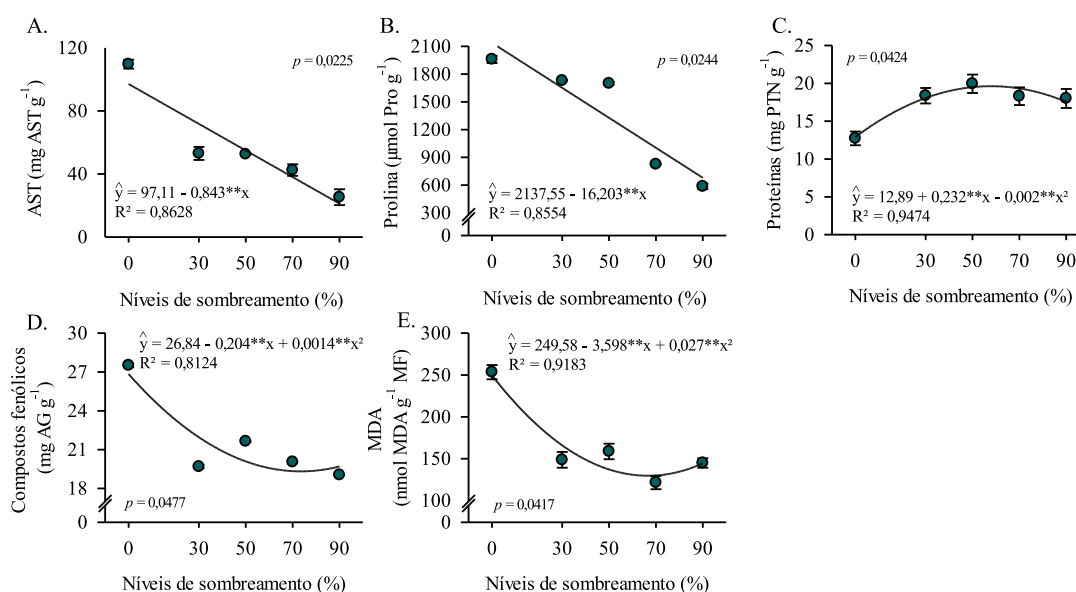


**Figura 7.** Conteúdo relativo de água – CRA (A), massa de folha por unidade de área – MFA (B), suculência – SUC (C) e extravasamento de eletrólitos – EE (D) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão (n = 4). Fonte: A autora (2026).

### 3.7 Variáveis bioquímicas

As variáveis bioquímicas de *Amaranthus hybridus* foram significativamente influenciadas pelos níveis de luminosidade (Figura 8). Os açúcares solúveis totais e os teores de prolina apresentaram reduções lineares e contínuas com o incremento do sombreamento. De acordo com os modelos de regressão, verificou-se um decréscimo de 0,843 mg g<sup>-1</sup> para os

açúcares (Figura 8A) e de 16,203  $\mu\text{mol g}^{-1}$  para a prolina (Figura 8B) para cada unidade percentual de sombra adicionada.

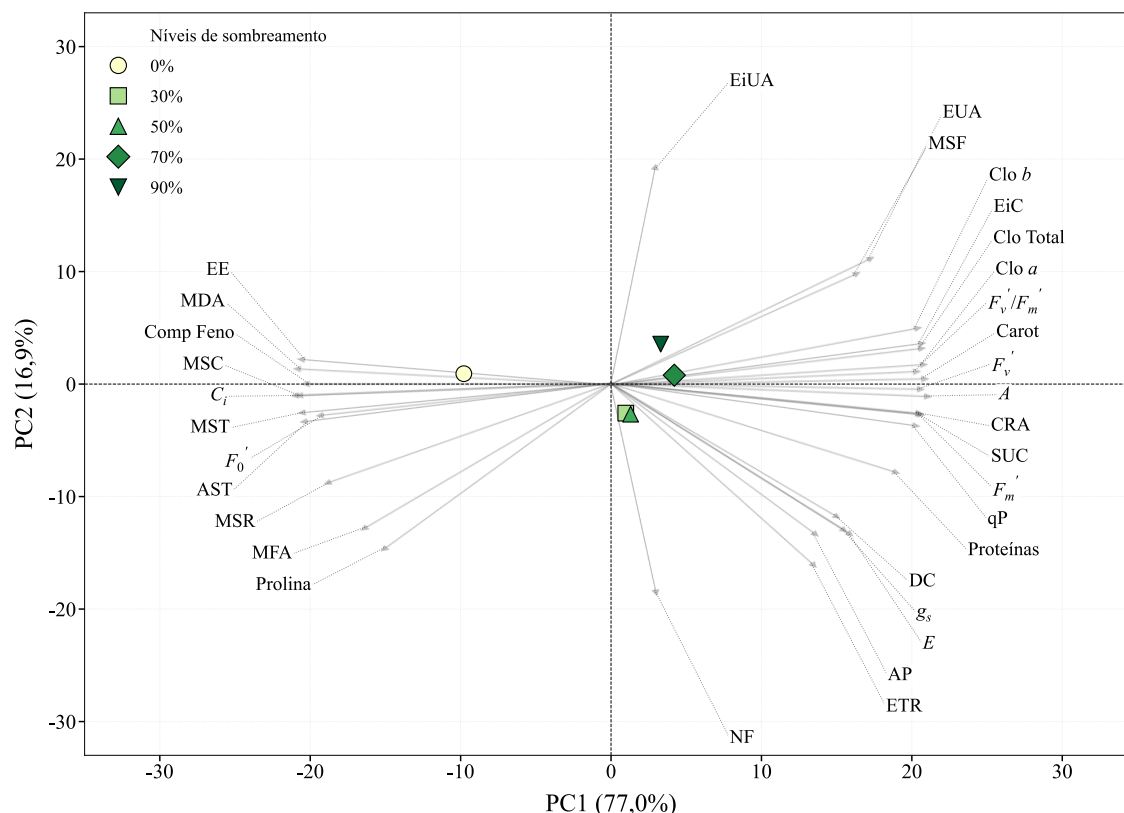


**Figura 8.** Açúcares solúveis totais – AST (A), prolina (B), proteínas (C), compostos fenólicos (D) e teor de malondialdeído – MDA (E) de *Amaranthus hybridus* cultivado sob níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). \*\* - Significativo a  $p \leq 0,01$  pelo teste F. As barras verticais representam o erro padrão ( $n = 4$ ). Fonte: A autora (2026).

As proteínas solúveis totais ajustaram-se ao modelo quadrático, atingindo o ponto de máxima estimado sob 58% de sombreamento, condição na qual o teor alcançou 19,62  $\text{mg g}^{-1}$  (Figura 8C). Em contrapartida, os compostos fenólicos e o teor de malondialdeído apresentaram curvas de resposta com pontos de mínima estabilização estimados sob 72,86% (Figura 8D) e 66,63% de sombreamento (Figura 8E), respectivamente. Tais resultados evidenciam que as maiores concentrações de metabólitos relacionados ao ajuste osmótico e ao estresse oxidativo ocorrem na condição de pleno sol, com reduções significativas e posterior estabilização sob os níveis intermediários e elevados de sombra.

A análise de componentes principais evidenciou que os dois primeiros eixos (PC1 e PC2) explicaram 93,9% da variância total dos dados (77,0% e 16,9%, respectivamente) (Figura 9). Os tratamentos submetidos ao sombreamento (30%, 50%, 70% e 90%) associaram-se fortemente às variáveis de crescimento (AP, DC, NF, MSF), trocas gasosas (A, gs, E), eficiência fotoquímica ( $F_v'/F_m'$ , qP, ETR) e teores de pigmentos fotossintéticos (clorofilas a, b, total e carotenoides). Em contrapartida, o tratamento a pleno sol (0% de sombreamento) apresentou forte correlação com respostas de defesa antioxidante e danos às membranas celulares. A alta incidência radiativa promoveu maior alocação de biomassa caulinar e radicular (MSC, MSR,

MST), porém induziu o acúmulo de osmoprotetores e metabólitos de defesa (prolina, compostos fenólicos e açúcares solúveis totais), além de estar associada a indicadores de alteração na integridade das membranas, como o extravasamento de eletrólitos (EE) e o malondialdeído (MDA), bem como à elevação da concentração interna de carbono ( $C_i$ ) e da fluorescência inicial ( $F_0'$ ).



**Figura 9.** Análise de componentes principais entre variáveis de plantas de *Amaranthus hybridus* de submetidas a níveis de sombreamento (0, 30, 50, 70 e 90%). A: taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$ ;  $g_s$ : condutância estomática; E: transpiração;  $C_i$ : concentração interna de carbono; EUA: eficiência do uso da água; EiUA: eficiência intrínseca do uso da água; EiC: eficiência intrínseca de carboxilação;  $F_0'$ : fluorescência inicial;  $F_m'$ : fluorescência máxima;  $F_v'$ : fluorescência variável;  $F_v'/F_m'$ : eficiência fotoquímica do fotossistema II; qP: *quenching* fotoquímico; ETR: taxa de transporte de elétrons; Clo a: clorofila a; Clo b: clorofila b; Clo Total: clorofila total; Carot: carotenoides; AP: altura da planta; DC: diâmetro do caule; NF: número de folhas; CRA: conteúdo relativo de água; SUC: suculência; MSF: massa seca foliar; MSC: massa seca do caule; MSR: massa seca radicular; MST: massa seca total; MFA: massa fresca da parte aérea; EE: extravasamento de eletrólitos; MDA: malondialdeído; Prolina: teor de prolina; AST: açúcares solúveis totais; Proteínas: proteínas solúveis totais; Comp Feno: compostos fenólicos. Fonte: A autora (2026).

#### 4. DISCUSSÃO

A luz é o componente ambiental essencial para o crescimento e desenvolvimento das plantas, pois fornece a energia primária para processos vitais, como a fotossíntese (Yadav *et al.*, 2020). Além disso, atua como um sinalizador que modula processos fisiológicos, bioquímicos e morfológicos determinantes para a aclimação vegetal a condições adversas (Liu *et al.*, 2023). No presente estudo, o máximo crescimento em altura e diâmetro do caule sob os níveis estimados de 48,7% e 42,5% de sombreamento, respectivamente, sugerem elevado desempenho vegetativo de *Amaranthus hybridus* em condições de moderada disponibilidade luminosa (Rakhmankulova *et al.*, 2023). Essa plasticidade frente às variações na luminosidade pode ser atribuída a ajustes coordenados na morfologia foliar e na eficiência fotoquímica (Romanowska e Wasilewska-Debowska, 2022).

A redução verificada nas variáveis de crescimento sob pleno sol está associada ao estresse foto-oxidativo decorrente do excesso de energia luminosa absorvida (Hu *et al.*, 2025). Esse desequilíbrio compromete a eficiência fotossintética e o metabolismo energético, restringindo a produção de fotoassimilados necessários à manutenção e ao crescimento (Leister, 2023). Embora o sombreamento extremo de 90% também tenha reduzido a expansão em altura e diâmetro de *A. hybridus*, os resultados de assimilação líquida demonstram que essa resposta reflete mais um ajuste morfológico à baixa luminosidade do que uma desestabilização metabólica (Proietti *et al.*, 2023). Tal comportamento evidencia uma estratégia de priorização da eficiência metabólica em detrimento da expansão estrutural, característica de espécies que se aclimatam com sucesso ao sombreamento (Costa *et al.*, 2025).

O incremento linear constatado na massa seca de folhas evidencia ampla plasticidade morfológica voltada para a partição de fotoassimilados para os tecidos fotossintetizantes. Essa estratégia visa a obter a máxima eficiência na aquisição de energia luminosa em ambientes restritivos (Zhi *et al.*, 2021). O acúmulo contínuo de biomassa foliar em *Amaranthus hybridus* até o nível de 90% de sombreamento demonstra elevada capacidade compensatória frente à limitação de luz, sem que se atinja um limiar de saturação para essa variável. Segundo Qiu *et al.* (2023), nessas condições de restrição luminosa, as modulações de aclimação são mediadas por vias de sinalização dependentes de fotorreceptores. Em contrapartida, os valores superiores de massa seca de caule e raízes em pleno sol indicam que a alta irradiância favorece a alocação de recursos para tecidos de sustentação e absorção (Guo *et al.*, 2022). Esse investimento prioritário em estruturas radiculares e no caule sob luminosidade plena pode ser associado a uma estratégia de otimização na aquisição de água e no suporte mecânico (Bisht *et al.*, 2025). Embora a diminuição da massa seca total sob sombreamento severo evidencie limitação do

crescimento global pela baixa irradiância, a plasticidade observada nos níveis intermediários e o ajuste na partição foliar confirmam a competitividade da espécie em diversos nichos luminosos (Brunetto *et al.*, 2024).

As respostas das trocas gasosas frente aos níveis de luminosidade evidenciam a sensibilidade de *Amaranthus hybridus* à variação na irradiância (Lv *et al.*, 2025). O decréscimo na taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> observado a pleno sol está associado ao processo de fotoinibição, o qual induz a produção de espécies reativas de oxigênio e danos estruturais aos componentes das membranas tilacoidais (Vilyanen e Kozuleva, 2025). Essa condição de estresse decorre da redução excessiva do pool de plastoquinona e da inibição da atividade do fotossistema II sob irradiância plena (Wasilewska Debowska *et al.*, 2022). Em contrapartida, o máximo desempenho fotossintético estimado sob 66,94% de sombreamento reflete a criação de um microclima ameno, o qual favoreceu a maior condutância estomática e taxa de transpiração, ambas otimizadas sob o nível de 50% de sombra. Tais resultados confirmam que a atenuação da luz direta proporcionou um melhor balanço energético e maior estabilidade fotoquímica, elevando a eficiência de fixação de carbono (Song *et al.*, 2022). Esse ajuste de aclimação demonstra que, sob sombreamento moderado, a espécie atinge o equilíbrio ideal entre a demanda evaporativa e a abertura estomática (Cao *et al.*, 2022). A coordenação do desempenho fotossintético por meio da otimização da captação luminosa e da transferência de elétrons também foi relatada como estratégia de aclimação para a gramínea C4 *Cynodon dactylon* (Wang *et al.*, 2024).

A alta concentração de carbono interno ( $C_i$ ) no controle pode indicar que o CO<sub>2</sub> estava disponível, mas a eficiência de fixação/assimilação foi reduzida nessa condição (Li *et al.*, 2024). Esse resultado pode indicar que a limitação fotossintética em pleno sol pode ter ocorrido por fatores associados à carboxilação da Rubisco e à presença do estresse foto-oxidativo evidenciado pelos dados de dano de membrana (Wahab *et al.*, 2022). Em contrapartida, a redução do  $C_i$  associada ao aumento da taxa fotossintética ( $A$ ), observada sob sombreamento mais elevado (70-90%), pode indicar equilíbrio entre a entrada e fixação de CO<sub>2</sub> (Chen *et al.*, 2025). Quando expostas ao sombreamento, *A. hybridus* aumentou a eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EiUA), indicando a capacidade de ajuste fisiológico da espécie, favorecendo o equilíbrio de carbono fixado e economia hídrica (Tasa *et al.*, 2025). Avaliando o uso da água em plantas daninhas, Singh *et al.* (2022) afirmam em seu estudo que essas características relacionadas a EUA e EiUA são amplamente relacionadas à capacidade de absorção de águas pelas raízes, arquitetura e volume da zona radicular e da via

fotossintética C<sub>4</sub>. O acentuado decréscimo da eficiência instantânea de carboxilação (EiC), associado à redução de *A* e ao aumento de *Ci* em pleno sol, confirma a limitação bioquímica nessas condições, que pode ter ocorrido a partir de danos ao aparato fotossintético em virtude de possíveis danos foto-oxidativos, além de comprometer a atividade e regeneração da Rubisco (Li *et al.*, 2026). Diferentemente, os resultados obtidos no sombreamento (70 – 90%) podem indicar um bom desempenho carboxilativo de *A. hybridus* em ambientes de baixa irradiância, garantindo bom desempenho fotossintético a partir da assimilação de carbono mesmo sob fluxo limitado de energia luminosa (Arce Cubas *et al.*, 2023).

O incremento dos pigmentos fotossintéticos nas plantas submetidas a 70% de sombreamento é uma resposta típica de aclimação das espécies vegetais à sombra, indicando o ajuste do complexo antena (Chen *et al.*, 2021). Essa resposta é uma estratégia para a maximização da captação de energia luminosa, onde o aumento da síntese de pigmentos melhora a eficiência e o tamanho do complexo antena (LHC), especificamente em ambientes de baixa irradiância (Xue *et al.*, 2023). Dessa forma, o aumento de clorofila *a*, *b* e total amplia a capacidade de absorção em comprimentos de onda menos intensos e favorece o metabolismo fotossintético, conforme observamos no presente estudo (Li *et al.*, 2025). O decréscimo de pigmentos fotossintéticos em pleno sol também pode ser considerado uma resposta de aclimação fotoprotetora de *A. hybridus* em condições de alta irradiância. Nesse contexto, essa diminuição de pigmentos pode ser associada tanto à fotodegradação e maior taxa de turnover de clorofilas quanto à redução do complexo antena para limitar a absorção excessiva de fótons (Modarelli *et al.*, 2022). Sharma *et al.* (2023) retratam em seu estudo que a redução da taxa fotossintética em ambientes de alta irradiância (pleno sol) ocorre através de danos foto-oxidativos ao aparato fotossintético, fotoinibição do PSII, bem como pela diminuição da captação de energia luminosa por meio das clorofilas. Notavelmente, a redução constatada sob 90% de sombreamento pode indicar um limite metabólico de *A. hybridus*, pois a intensa limitação de energia luminosa pode ter causado restrição na biossíntese de precursores da clorofila, incluindo as porfirinas, comprometendo a manutenção da sustentação dos teores de pigmentos em 90% de sombreamento (Elango *et al.*, 2023).

No presente estudo, os carotenoides seguiram o mesmo padrão das clorofilas, relacionados tanto com o auxílio na captação de luz quanto com a fotoproteção do aparato fotossintético para a dissipação de energia (Kim e Eom, 2025). Demmig-Adamms *et al.* (2020) afirmam que a plasticidade fisiológica de espécies vegetais em flutuações de luz se relaciona diretamente ao tamanho do *pool* de pigmentos do ciclo das xantofilas, à dinâmica e a taxa de

conversão de seus precursores e flexibilidade na associação entre o estado de conversão do ciclo das xantofilas e a dissipação fotoprotetora do excesso de energia de excitação.

A análise de fluorescência da clorofila a demonstra a modulação da atividade fotoquímica pela disponibilidade de luz em *Amaranthus hybridus*. Em pleno sol, constatou-se os maiores registros de  $F_0'$ , o que é um indicativo de danos aos centros de reação do fotossistema II e de desbalanço entre a captação e a inativação da energia luminosa excessiva (Didaram *et al.*, 2024). Diferentemente do observado em condições de cultivo protegido, a exposição direta à irradiância plena neste estudo atuou como fator de estresse foto-oxidativo, superando os mecanismos de dissipação térmica da espécie. Portanto, os danos à proteína D1 evidenciados pelo aumento do  $F_0'$  em pleno sol podem ocasionar redução da capacidade de conversão de energia luminosa em química, o que explica o decréscimo da taxa de assimilação e o acúmulo de carbono interno nessa condição (Broddrick *et al.*, 2022). O incremento de  $F_m'$ ,  $F_v'$  e da relação  $F_v'/F_m'$  em plantas sob níveis de 70% a 90% de sombreamento retrata a eficiência da captura e do uso da luz em ambientes com baixa irradiância (Wan *et al.*, 2020). Panda *et al.* (2025) corroboram esses achados ao afirmarem que a tolerância ao sombreamento é evidenciada pelo aumento de parâmetros como  $F_m'$  e  $F_v'/F_m'$ , demonstrando ativa remodelação do aparato fotossintético para garantir a estabilidade fotoquímica.

O comportamento constatado para qP e ETR demonstrou que sob níveis intermediários (40 – 50%) *A. hybridus* obteve maior eficiência no uso da energia captada para o transporte de elétrons. Além disso, a relação entre essas duas variáveis permite afirmar que o alto qP sob essas condições indicam que a maior parte dos centros de reação do FSII permaneceram abertos (estado oxidado), favorecendo o fluxo contínuo e estável de elétrons (ETR) e melhorando a atividade fotoquímica de *A. hybridus* (Li *et al.*, 2024). Os resultados do presente estudo são semelhantes aos de Xue *et al.* (2025), os quais observaram a associação do metabolismo fotossintético com aumento de qP e ETR em ambientes sombreados. A baixa disponibilidade de fótons proporcionada pelo sombreamento de 90% proporcionou decréscimo de ETR nessa condição, o que pode ter sido ocasionado pela limitação energética que reduz a produção de ATP e NADPH (Wei *et al.*, 2024). De forma integrada, a plasticidade do maquinário fotossintético de *A. hybridus* foi evidenciada com a manutenção da integridade funcional do FSII em ambientes sombreados pode favorecer a sobrevivência e a capacidade de aclimação (Wang *et al.*, 2024).

O aumento do conteúdo relativo de água (CRA) em níveis intermediários de sombreamento (64%) sugere uma condição favorável para o equilíbrio hídrico, comparado ao

pleno sol (Cordoba-Novoa *et al.*, 2022). Por outro lado, em pleno sol com alta irradiância o CRA foi fortemente reduzido, o que pode ser associado a um alto déficit de pressão de vapor, que tende a reduzir o status hídrico foliar (Bai *et al.*, 2026). Além disso, essas respostas em pleno sol estão amplamente ligadas ao incremento observado em MFA, pois nessas condições as folhas tendem a ficar mais espessas, como estratégia alternativa para proteger os cloroplastos ao estresse foto-oxidativo e reduzir possivelmente a perda de água (Zahed *et al.*, 2025). No presente estudo, a diminuição progressiva de massa de folha por unidade de área (MFA) em plantas expostas ao sombreamento reflete uma plasticidade morfoanatômica de *A. hybridus*, com a capacidade de formação de folhas mais finas e expandidas para favorecer a área de interceptação de luz, sendo esse ajuste essencial para otimização da fotossíntese (Niinemets, 2023).

Os nossos resultados de suculência (SUC) confirmam a condição favorável proporcionada pelo sombreamento (64%) para *A. hybridus* mencionada no CRA, indicando boa disponibilidade hídrica e capacidade estrutural de armazenamento (Zhang *et al.*, 2022). De forma integrada, os resultados obtidos para CRA, MFA e SUC no sombreamento (64 – 65%) sugere um ponto de desempenho fisiológico de *A. hybridus*, maximizando o status hídrico e reduzindo danos foto-oxidativos. A integridade de membranas estimada pelo extravasamento de eletrólitos (EE) foi comprometida em pleno sol, pois ambientes assim são caracterizados pela alta intensidade luminosa e maior carga térmica, o que pode intensificar a peroxidação lipídica pelo acúmulo de EROS, reduzindo severamente a permeabilidade de membranas (Shibaeva *et al.*, 2023). Resultados distintos foram obtidos por Ma *et al.* (2025), os quais abordaram que em espécies sensíveis à baixa luminosidade houve associação ao aumento de danos de membranas, evidenciado pelo maior extravasamento de eletrólitos e teor de malondialdeído. A tolerância ao sombreamento observada em *A. hybridus* indica ampla capacidade de eficiência na neutralização de EROs, atenuando a peroxidação lipídica e preservando a funcionalidade de membranas (Gao *et al.*, 2026).

A modulação causada pela flutuação de irradiância nas variáveis bioquímicas, influenciou tanto o metabolismo primário quanto o secundário, com alterações nos componentes energéticos e antioxidantes (Kudo *et al.*, 2023). O acúmulo de açúcares solúveis totais (AST) atua como importante mecanismo de ajuste osmótico e está diretamente relacionado ao crescimento e desenvolvimento vegetal, sendo fortemente influenciado por fatores ambientais, especialmente pela intensidade luminosa (Lo Piccolo *et al.*, 2024). No presente estudo, observamos que em pleno sol *A. hybridus* apresentou maior teor de AST,

comportamento já relatado por Zhu *et al.* (2024). Essa tendência de acúmulo de AST é conhecida na sinalização e tolerância de plantas submetidas a condições adversas (Nassarawa *et al.*, 2022). O mecanismo de ajuste osmótico de *A. hybridus* em pleno sol também foi confirmado com o acúmulo de prolina, atuando como osmoprotetor e antioxidante (Kavi Kishor *et al.*, 2022). O papel da prolina é amplamente observado na estabilização de proteínas e na neutralização de EROs, o que explica seu acréscimo em condições de estresse foto-oxidativo (Renzetti *et al.*, 2025).

O pico de proteínas solúveis totais (PST) foi constatado em sombreamento moderado (58%), sugerindo aumento de síntese ou manutenção de proteínas associadas à aclimação de *A. hybridus* em ambientes sombreados (Huang *et al.*, 2025). Assim, comparar o incremento de PST em 90% de sombreamento ao controle sugere o aumento de proteínas de regulação para o uso eficiente da luz (Zaman *et al.*, 2024). Chang *et al.* (2025) abordaram em seu estudo que o sombreamento moderado aumenta o conteúdo de proteínas fotossintéticas que se associam aos complexos antena, os quais se ligam à clorofila, favorecendo a estabilização e reduzindo de processos de degradação e estresse foto-oxidativo. Por sua vez, a redução de PST observada em pleno sol pode indicar que o estresse foto-oxidativo pela alta irradiância o excesso de EROs pode ter ocasionado a proteólise de enzimas essenciais, como a Rubisco e D1 (Han *et al.*, 2024). Os compostos fenólicos foram incrementados em pleno sol, sendo esse mais um indicativo de resposta direta à alta irradiância nessa condição (Aguiar *et al.*, 2024). No presente estudo, observamos a ativação do sistema antioxidante não enzimática a partir do aumento do teor de compostos fenólicos. A síntese desses metabólitos varia conforme a espécie, mas, de modo geral, está associada à proteção contra o estresse oxidativo, contribuindo para a preservação do aparato fotossintético, a redução de danos às membranas e a prevenção da desnaturação de proteínas (Kumar *et al.*, 2020).

Os nossos resultados do teor de malondialdeído (MDA) estão de acordo com o que observamos em extravasamento de eletrólitos (EE). Aqui, mostramos que em pleno sol *A. hybridus* apresentou maior peroxidação lipídica, possivelmente pela maior foto-oxidação causada pela alta irradiância (Terán *et al.*, 2025). Os resultados obtidos em níveis intermediários de sombreamento (70%) sugerem um equilíbrio fisiológico, com menor pressão de excitação nos fotossistemas e consequente redução de EROs (Li *et al.*, 2025). Além disso, a redução do MDA confirma que *A. hybridus* não sofreu estresse com a baixa luminosidade, ao passo que que em pleno sol o maior acúmulo de MDA influenciou de forma negativa na fotossíntese (Zaman *et al.*, 2022).

## 5. CONCLUSÕES

A espécie *Amaranthus hybridus* apresenta elevada plasticidade fenotípica, com seu máximo crescimento vegetativo ocorrendo sob níveis intermediários de sombreamento. A condição de pleno sol caracteriza um ambiente de estresse foto-oxidativo severo, o que é evidenciado pela redução da eficiência fotoquímica máxima e pelo acentuado extravasamento de eletrólitos e acúmulo de malondialdeído. Embora a exposição direta à luz induza o ajuste osmótico e a ativação do sistema de defesa antioxidante, esses mecanismos são insuficientes para evitar danos ao aparato fotossintético e a consequente restrição do crescimento global.

A estratégia de aclimação sob restrição luminosa severa fundamenta-se no incremento linear da massa seca foliar e na reorganização do aparato fotossintético, assegurando a viabilidade metabólica mesmo sob sombreamento intenso. Do ponto de vista agrônomo, a alta capacidade compensatória demonstrada indica que o sombreamento exercido pelo dossel das culturas comerciais não atua como ferramenta de controle eficaz para essa espécie. A persistência de *Amaranthus hybridus* no estrato inferior das lavouras garante a manutenção de sua competitividade e do potencial reprodutivo, exigindo métodos de manejo integrado que considerem sua agressividade tanto em áreas abertas quanto em ambientes de intensa restrição de luz.

## REFERÊNCIAS

- Aguiar, N.S., Gabira, M.M., Duarte, M.M., de Cássia Tomasi, J., Hansel, F.A., Lavoranti, O.J., Wendling, I., 2024. How shading levels affect bioactive compounds in leaves of yerba mate clones. *Biochemical Systematics and Ecology* 113, 104796.
- Albergaria, E.T., Oliveira, A.F.M., Albuquerque, M.B., 2020. Role of phenolic compounds in plant defense mechanism: An updated review. *Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology* 21, 1–13.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.d.M., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22, 711-728.
- Arce Cubas, L., Rodrigues Gabriel Sales, C., Vath, R.L., Bernardo, E.L., Burnett, A.C., Kromdijk, J., 2023. Lessons from relatives: C4 photosynthesis enhances CO<sub>2</sub> assimilation during the low-light phase of fluctuations. *Plant Physiology* 193, 1073-1090.
- Bai, Z., Dong, B., Deng, X., Li, Z., Wang, K., Kefauver, S.C., Yin, F., 2026. Responses of soil moisture, leaf physiological characteristics, and canopy radiation interception to irrigation

amount during the drought-rewatering process of drip-irrigated cotton under film mulch. *Field Crops Research* 339, 110363.

Bajji, M., Kinet, J.-M., Lutts, S., 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation* 36, 61-70.

Barrs, H.D., Weatherley, P.E., 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 15, 413-428.

Bates, L.S., Waldren, R.P.A., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39, 205-207.

Bisht, D., Sharma, U., Kumar, N., 2025. Anatomical traits: adaptations for resource acquisition and allocation. *Enhancing Forest Resilience through Plant Functional Traits*, pp. 32-45.

Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72, 248-254.

Broddrick, J.T., Ware, M.A., Jallet, D., Palsson, B.O., Peers, G., 2022. Integration of physiologically relevant photosynthetic energy flows into whole genome models of light-driven metabolism. *The Plant Journal* 112, 603-621.

Brunetto, L., Galon, L., da Silva, A.M.L., Müller, C., Cavaletti, D.C., Wall, R.H., *et al.*, 2024. Competitive ability of *Amaranthus hybridus* in coexistence with maize, bean and soybean. *Journal of Plant Diseases and Protection* 131, 1879-1894.

Cao, Y., Yang, K., Liu, W., Feng, G., Peng, Y., Li, Z., 2022. Adaptive responses of common and hybrid bermudagrasses to shade stress associated with changes in morphology, photosynthesis, and secondary metabolites. *Frontiers in Plant Science* 13, 817105.

Chang, G., Xiang, F., Fan, Y., Li, J., Zhong, S., 2025. Light signal transduction in plants: insights from phytochrome nuclear translocation and photobody formation. *New Phytologist* 248, 2221-2235.

Chen, J., Wu, S., Dong, F., Li, J., Zeng, L., Tang, J., Gu, D., 2021. Mechanism underlying the shading-induced chlorophyll accumulation in tea leaves. *Frontiers in Plant Science* 12, 779819.

Chen, S., Zou, Y., Qi, Q., Zhao, C., Liu, S., Qiao, J., *et al.*, 2025. Moderate shading improves growth, photosynthesis, and physiological traits in *Spuriopinella brachycarpa* (Kom.) Kitag. *Plants* 14, 3824.

Cordoba-Novoa, H.A., Pérez-Trujillo, M.M., Cruz Rincón, B.E., Flórez-Velasco, N., Magnitskiy, S., Moreno Fonseca, L.P., 2022. Shading reduces water deficits in strawberry (*Fragaria × ananassa*) plants during vegetative growth. *International Journal of Fruit Science* 22, 725-740.

Costa, G.B., Oliveira, G.J.S., Souza, J.P., 2025. Phenotypic plasticity does not prevent impairment of aboveground biomass production due to increased light and water deficit in *Dimorphandra exaltata*, an endangered species. *Journal of Plant Research* 138, 51-64.

Demmig-Adams, B., Stewart, J.J., López-Pozo, M., Polutchnko, S.K., Adams III, W.W., 2020. Zeaxanthin, a molecule for photoprotection in many different environments. *Molecules* 25, 5825.

Didaran, F., Kordrostami, M., Ghasemi-Soloklui, A.A., Pashkovskiy, P., Kreslavski, V., Kuznetsov, V., Allakhverdiev, S.I., 2024. The mechanisms of photoinhibition and repair in plants under high light conditions and interplay with abiotic stressors. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 259, 113004.

DuBois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A.t., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28, 350-356.

Elango, T., Jeyaraj, A., Dayalan, H., Arul, S., Govindasamy, R., Prathap, K., Li, X., 2023. Influence of shading intensity on chlorophyll, carotenoid and metabolites biosynthesis to improve the quality of green tea: a review. *Energy Nexus* 12, 100241.

Gao, S., Shi, M., Shi, S., Shi, T., Wei, X., Wang, Y., Li, S., Liu, J., Zhao, Y., Shi, G., 2026. PO film: an effective strategy for alleviating leaf photo-oxidative damage and boosting photosynthesis in potted tree peony under summer light and temperature stress. *Plants* 15, 448.

Han, R., Ma, L., Terzaghi, W., Guo, Y., Li, J., 2024. Molecular mechanisms underlying coordinated responses of plants to shade and environmental stresses. *The Plant Journal* 117, 1893-1913.

Heath, R.L., Packer, L., 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 125, 189-198.

Hu, R., Yu, H., Deng, J., Chen, S., Yang, R., Xie, H., *et al.*, 2025. Phosphoenolpyruvate and related metabolic pathways contribute to the regulation of plant growth and development. *International Journal of Molecular Sciences* 26, 391.

Huang, X., Hu, Q., Dou, M., *et al.*, 2025. Physiological and transcriptomic analyses reveal the regulatory mechanisms for the adaptation of *Quercus robur* to shade conditions. *BMC Plant Biology* 25, 821.

Kavi Kishor, P.B., Suravajhala, P., Rathnagiri, P., Sreenivasulu, N., 2022. Intriguing role of proline in redox potential conferring high temperature stress tolerance. *Frontiers in Plant Science* 13, 867531.

Kim, C.K., Eom, S.H., 2025. Light controls in the regulation of carotenoid biosynthesis in leafy vegetables: a review. *Horticulturae* 11, 152.

Kluge, M., Ting, I.P., 2012. Crassulacean acid metabolism: analysis of an ecological adaptation. *Springer Science & Business Media*.

- Kudo, S.N., Bello, C.C.M., Artins, A., Caldana, C., Satake, A., 2023. Assessing the impacts of genetic defects on starch metabolism in *Arabidopsis* plants using the carbon homeostasis model. *Journal of the Royal Society Interface* 20, 20230426.
- Kumar, S., Abedin, M.M., Singh, A.K., Das, S., 2020. Role of phenolic compounds in plant-defensive mechanisms. In: *Plant Phenolics in Sustainable Agriculture: Volume 1*. Springer, pp. 517-532.
- Leister, D., 2023. Enhancing the light reactions of photosynthesis: strategies, controversies, and perspectives. *Molecular Plant* 16, 4-22.
- Li, Q., Zhang, L., He, J., Li, J.A., Zhang, H., Li, Y., *et al.*, 2025. Effects of different shade treatments on *Melaleuca* seedling growth and physiological properties. *BMC Plant Biology* 25, 203.
- Li, X., Yang, S., Zhang, J., Wan, S., 2026. Photo-oxidative stress in plants: molecular mechanisms, damage, and adaptive strategies for resilience. *Preprints* 202601.1160.v1, 202601.1160.
- Li, Y., Zhao, J., Ma, H., Pu, L., Zhang, J., Huang, X., Fan, G., 2024. Shade tolerance in wheat is related to photosynthetic limitation and morphological and physiological acclimations. *Frontiers in Plant Science* 15, 1465925.
- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. Elsevier, pp. 350-382.
- Liu, Y., Singh, S.K., Pattanaik, S., Wang, H., Yuan, L., 2023. Light regulation of the biosynthesis of phenolics, terpenoids, and alkaloids in plants. *Communications Biology* 6, 1055.
- Lo Piccolo, E., Torre, S., Lauria, G., De Quattro, C., Sebastiani, F., Guidi, L., *et al.*, 2024. LED streetlamps alter tree architecture, downregulate the photosynthetic process and alter the sugar metabolism of *Populus alba* L. *Environmental and Experimental Botany* 226, 105861.
- Lv, Y., Wang, X., Ding, B., *et al.*, 2025. Effects of nitrogen addition on the growth and photosynthetic physiology of *Gleditsia sinensis* Lam. seedlings under shading conditions. *Scientific Reports* 15, 32727.
- Ma, X., Wang, Y., Li, X., Liu, Y., Luo, H., Shang, W., *et al.*, 2025. Integrative analysis of different low-light-tolerant watermelon lines in response to low-light stress. *BMC Plant Biology* 25, 1107.
- Modarelli, G.C., Paradiso, R., Arena, C., De Pascale, S., Van Labeke, M.C., 2022. High light intensity from blue-red LEDs enhance photosynthetic performance, plant growth, and optical properties of red lettuce in controlled environment. *Horticulturae* 8, 114.
- Nassarawa, S.S., Luo, Z., 2022. Effect of light irradiation on sugar, phenolics, and GABA metabolism on postharvest grape (*Vitis vinifera* L.) during storage. *Food and Bioprocess Technology* 15, 2789-2802.

- Niinemets, Ü., 2023. Variation in leaf photosynthetic capacity within plant canopies: optimization, structural, and physiological constraints and inefficiencies. *Photosynthesis Research* 158, 131-149.
- Panda, D., Mohanty, S., Das, S., Mishra, B., Banerjee, S., Kumar, A., *et al.*, 2025. Shade tolerance is associated with foliar adaptations, improved radiation use efficiency, and photosynthetic rate in rice. *Scientific Reports* 15, 40835.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182, 565-588.
- Proietti, S., Paradiso, R., Moscatello, S., Saccardo, F., Battistelli, A., 2023. Light intensity affects the assimilation rate and carbohydrates partitioning in spinach grown in a controlled environment. *Plants* 12, 804.
- Qiu, X., Sun, G., Liu, F., Hu, W., 2023. Functions of plant phytochrome signaling pathways in adaptation to diverse stresses. *International Journal of Molecular Sciences* 24, 13201.
- R Core Team, 2025. *R: a language and environment for statistical computing*. R Core Team, Vienna, Austria.
- Rakhmankulova, Z.F., Shuyskaya, E.V., Prokofieva, M.Y., Saidova, L.T., Voronin, Y., 2023. Effect of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on plants with different type of photosynthesis: quinoa (C3) and amaranth (C4). *Russian Journal of Plant Physiology* 70, 117.
- Renzetti, M., Funck, D., Trovato, M., 2025. Proline and ROS: a unified mechanism in plant development and stress response? *Plants* 14, 2.
- Romanowska, E., Wasilewska-Dębowska, W., 2022. Light-dependent reactions of photosynthesis in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of C<sub>4</sub> plant maize. How our views have changed in recent years. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 91, 9112.
- Santos, H.G., Jacomine, P.K.T., Anjos, L.H.C., Oliveira, V.A., Lumberras, J.F., Coelho, M.R., Almeida, J.A., Araújo Filho, J.C., Oliveira, J.B., Cunha, T.J.F., 2018. *Sistema brasileiro de classificação de solos*. Embrapa, Brasília.
- Sharma, N., Nagar, S., Thakur, M., Suriyakumar, P., Kataria, S., Shanker, A.K., *et al.*, 2023. Photosystems under high light stress: throwing light on mechanism and adaptation. *Photosynthetica* 61, 250.
- Shibaeva, T.G., Mamaev, A.V., Titov, A.F., 2023. Possible physiological mechanisms of leaf photodamage in plants grown under continuous lighting. *Russian Journal of Plant Physiology* 70, 15.
- Singh, M., Kukal, M.S., Irmak, S., Jhala, A.J., 2022. Water use characteristics of weeds: a global review, best practices, and future directions. *Frontiers in Plant Science* 12, 794090.
- Singleton, V.L., Orthofer, R., Lamuela-Raventós, R.M., 1999. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of folin-ciocalteu reagent. *Methods in Enzymology*. Elsevier, pp. 152-178.

Song, J., Chen, Z., Zhang, A., Wang, M., Jahan, M.S., Wen, Y., Liu, X., 2022. The positive effects of increased light intensity on growth and photosynthetic performance of tomato seedlings in relation to night temperature level. *Agronomy* 12, 343.

Souza, C.C.d., Oliveira, F.A.d., Silva, I.d.F.d., Amorim Neto, M.d.S., 2000. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 4, 338-342.

Tasa, M., Badal, E., Bonet, L., Martínez-Gimeno, M.A., Pérez-Pérez, J.G., 2025. Shade nets improve gas exchange and chlorophyll fluorescence in young avocado trees grown under Mediterranean conditions. *Plants* 14, 3550.

Terán, F., Vives-Peris, V., Gómez-Cadenas, A., Pérez-Clemente, R.M., 2025. Enhancing citrus resilience to high temperature and intense light stress with *Pseudomonas putida* and *Novosphingobium* sp. *Environmental and Experimental Botany* 235, 106167.

Vilyanen, D.V., Kozuleva, M.A., 2025. Photosynthetic control and its role in protection of photosystem I against photoinhibition. *Biochemistry* (Moscow) 90, 840-859.

Wahab, A., Abdi, G., Saleem, M.H., Ali, B., Ullah, S., Shah, W., Mumtaz, S., Yasin, G., Muresan, C.C., Marc, R.A., 2022. Plants' physio-biochemical and phyto-hormonal responses to alleviate the adverse effects of drought stress: a comprehensive review. *Plants* 11, 1620.

Wan, Y., Zhang, Y., Zhang, M., Hong, A., Yang, H., Liu, Y., 2020. Shade effects on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of three *Paeonia* species. *Peer J.*, 8, e9316.

Wang, G., Mao, J., Ji, M., Wang, W., Fu, J., 2024. A comprehensive assessment of photosynthetic acclimation to shade in C4 grass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.). *BMC Plant Biology* 24, 591.

Xue, G., Wu, J., Zhou, B., Zhu, X., Zeng, J., Ma, Y., *et al.*, 2023. Effects of shading on the growth and photosynthetic fluorescence characteristics of *Castanopsis hystrix* seedlings of top community-building species in southern subtropical China. *Forests* 14, 1659.

Xue, H., Zeng, X., Yang, L., Xiong, M., Ming, X., Wang, X., *et al.*, 2025. Effects of shading on physiological characteristics of *Bletilla striata*. *Functional Plant Biology* 52, FP25085.

Yadav, A., Singh, D., Lingwan, M., Yadukrishnan, P., Masakapalli, S.K., Datta, S., 2020. Light signaling and UV-B-mediated plant growth regulation. *Journal of Integrative Plant Biology* 62, 1270-1292.

Zahedi, S.M., Karimi, M., Venditti, A., Zahra, N., Siddique, K.H., Farooq, M., 2025. Plant adaptation to drought stress: the role of anatomical and morphological characteristics in maintaining the water status. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 25, 409-427.

Zaman, S., Shen, J., Wang, S., Wang, Y., Ding, Z., Song, D., Wang, H., Ding, S., Pang, X., Wang, M., 2022. Effects of shading nets on reactive oxygen species accumulation, photosynthetic changes, and associated physiochemical attributes in promoting cold-induced damage in *Camellia sinensis* (L.) Kuntze. *Horticulturae* 8, 637.

Zaman, S., Shen, J., Wang, S., Song, D., Wang, H., Ding, S., Pang, X., Wang, M., Wang, Y., Ding, Z., 2024. Effect of shading on physiological attributes and proteomic analysis of tea during low temperatures. *Plants* 13, 63.

Zhang, H., Zhu, J., Gong, Z., Zhu, J.K., 2022. Abiotic stress responses in plants. *Nature Reviews Genetics* 23, 104-119.

Zhi, X.M., Wang, M.Y., Niu, P.Q., Yang, Y., Jiang, M.L., Hu, Y.Y., *et al.*, 2021. Effects of shading on the growth indices and stoichiometric characteristics of *Firmiana platanifolia* seedlings. *Chinese Journal of Ecology* 40, 664.

Zhu, J., Cai, Y., Li, X., Yang, L., Zhang, Y.C., 2024. Integrated multi-omic analysis reveals the carbon metabolism-mediated regulation of polysaccharide biosynthesis by suitable light intensity in *Bletilla striata* leaves. *Plant Physiology and Biochemistry* 214, 108872.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese evidenciou a capacidade de aclimação de *Amaranthus hybridus* a múltiplas condições adversas, reforçando seu elevado potencial competitivo em cenários de variabilidade ambiental. De maneira integrada, os resultados obtidos permitiram elucidar os mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos que sustentam a tolerância desta espécie sob diferentes estresses abióticos.

Sob altas temperaturas, *A. hybridus* demonstrou tolerância mediada pela ativação do sistema de defesa antioxidante e pela síntese de proteínas de choque térmico (HSP70). Esse mecanismo biológico permitiu à espécie a recuperação de suas funções fisiológicas principais após o alívio do estresse térmico. Quanto à restrição hídrica, a sobrevivência da planta foi modulada por estratégias de ajuste osmótico, notadamente pelo acúmulo de prolina, em conjunto com a proteção antioxidante. Apesar do déficit hídrico intenso ter causado danos celulares e restringido o desenvolvimento, os ajustes fisiológicos garantiram a continuidade das atividades metabólicas vitais da planta.

Sob condições de salinidade, a espécie sofreu limitações oxidativas e metabólicas que foram mitigadas por meio da regulação do seu sistema antioxidante. Além disso, a variação na

disponibilidade luminosa destacou a plasticidade morfofisiológica de *A. hybridus*, evidenciando sua capacidade de reajustar a estrutura da parte aérea e o aparato de pigmentos fotossintéticos para otimizar a captação de luz.

De modo geral, as respostas de *A. hybridus* aos fatores limitantes avaliados compõem um conjunto de estratégias de sobrevivência. A integração de ajustes morfofisiológicos com a ativação de sistemas de defesa bioquímica e reparo celular justifica a sua agressividade e persistência nas áreas agrícolas. O conhecimento detalhado destes mecanismos fornece o embasamento ecofisiológico para o desenvolvimento de estratégias de manejo de plantas daninhas mais precisas e eficientes para lidar com os desafios das mudanças climáticas.