

RELATÓRIO FINAL

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE MUDAS DE LIMÃO- CRAVO (*Citrus limonia* L. Osbeck) SOB DIFERENTES CONCENTRAÇÕES DE ALUMÍNIO

Instituição Sede

Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias (FCAV - UNESP), Jaboticabal

Departamento de Produção Vegetal

PÓS DOUTORANDA

Dra. CARLA VERÔNICA CORRÊA

Doutora em Horticultura, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Unesp, Botucatu-SP.

SUPERVISOR

Prof. Dr. Francisco José Domingues Neto

Professor Assistente Doutor, Pesquisador, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias
(FCAV - UNESP), Jaboticabal.

Jaboticabal, SP

2026

RELATÓRIO FINAL – ESTÁGIO DE PÓS DOUTORADO

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE MUDAS DE LIMÃO- CRAVO (*Citrus limonia* L. Osbeck) SOB DIFERENTES CONCENTRAÇÕES DE ALUMÍNIO

Dra. CARLA VERÔNICA CORRÊA

Relatório apresentado à
Faculdade de Ciências Agrárias
e Veterinárias, como requisito do
estágio de Pós-Doutorado em
Agronomia (Produção Vegetal).

Supervisor: Prof. Dr. Francisco
José Domingues Neto

Jaboticabal, SP

2026

Respostas fisiológicas e bioquímicas de mudas de limão-cravo (*Citrus limonia* L. Osbeck) sob diferentes concentrações de alumínio

Resumo

A produção de citros é uma importante atividade econômica em todo mundo, e o limão-cravo (*Citrus limonia* L. Osbeck) é amplamente utilizado como porta-enxerto na citricultura brasileira devido à sua compatibilidade com diversas variedades e tolerância à seca. No entanto, a sensibilidade do limão-cravo ao alumínio (Al) em solos ácidos pode limitar seu desenvolvimento e produtividade. Este estudo investigou as respostas fisiológicas e bioquímicas de mudas de limão-cravo expostas as diferentes concentrações de alumínio (0; 3,75; 7,5; 15; 30; 60 e 120 mg L⁻¹). As avaliações incluíram trocas gasosas, fluorescência da clorofila, eficiência do uso da água e atividade de enzimas antioxidantes. Os resultados mostraram que altas concentrações de alumínio reduziram significativamente a taxa de assimilação de CO₂, a condutância estomática e o rendimento quântico efetivo, indicando comprometimento da eficiência fotossintética. Observou-se também um aumento na atividade de enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase (SOD), a catalase (CAT) e a peroxidase (POD), sugerindo uma resposta ao estresse oxidativo. No entanto, altos níveis de peróxidos lipídicos indicaram danos celulares, demonstrando que os mecanismos de defesa antioxidante não foram totalmente eficazes na prevenção do dano oxidativo. Portanto, é necessário adotar estratégias de manejo para mitigar os efeitos negativos do alumínio, promovendo um crescimento mais saudável e produtivo do limão-cravo em solos ácidos.

Palavras-chave: toxicidade do alumínio; *Citrus limonia*; estresse oxidativo; mecanismos antioxidantes

Physiological and biochemical responses of Rangpur lime (*Citrus limonia* L. Osbeck) seedlings to different aluminum concentrations

Abstract

Citrus production is a significant global economic activity, and the Rangpur lime (*Citrus limonia* Osbeck) is widely used as a rootstock in Brazilian citriculture due to its compatibility with various scions and drought tolerance. However, the sensitivity of Rangpur lime to aluminum (Al) in acidic soils can limit its development and productivity. This study investigated the physiological and biochemical responses of Rangpur lime seedlings exposed to different concentrations of aluminum (0; 3.75; 7.5; 15; 30; 60; and 120 mg L⁻¹). Evaluations included gas exchange, chlorophyll fluorescence, water use efficiency, and antioxidant enzyme activity. The results showed that high aluminum concentrations significantly reduced the CO₂ assimilation rate, stomatal conductance, and effective quantum yield, indicating impaired photosynthetic efficiency. There was also an increase in the activity of antioxidant enzymes such as superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), and peroxidase (POD), suggesting a response to oxidative stress. However, high levels of lipid peroxides indicated cellular damage, demonstrating that the antioxidant defense mechanisms were not entirely effective in preventing oxidative damage. Therefore, it is necessary to adopt management strategies to mitigate the negative effects of aluminum, promoting healthier and more productive growth of Rangpur lime in acidic soils.

Keywords: aluminum toxicity; *Citrus limonia*; oxidative stress; antioxidant mechanisms

INTRODUÇÃO

A citricultura desempenha papel fundamental na economia agrícola global, sendo uma das principais atividades do setor de fruticultura. O Brasil é o maior produtor mundial de citros, com destaque para a produção de laranjas, limões e tangerinas (IBGE, 2023). Estados Unidos, China, Índia e México também figuram entre os maiores produtores mundiais. No Brasil, a produção de citros é altamente concentrada nos estados de São Paulo e Minas Gerais, que juntos respondem por grande parte da produção nacional (IBGE, 2023; FAO, 2023). São Paulo, em particular, é o maior produtor de laranja do mundo, sendo responsável por cerca de 77% da produção brasileira de laranjas, que são majoritariamente destinadas à produção de suco para exportação (IBGE, 2023). Segundo a Fundecitrus, em 2026 foram produzidos no cinturão citrícola de SP e Triângulo Mineiro/Sudoeste de Minas Gerais é estimada em 255,20 milhões de caixas.

O *Citrus limonia Osbeck* é um híbrido natural de *Citrus medica L.* e tangerina (*Citrus reticulata Blanco*) e acredita-se que seja nativa da Índia (CURK et al., 2016). No Brasil, o porta-enxerto do limão cravo já foi utilizado em pomares de citros devido à sua compatibilidade com todos os enxertos, bem como ao seu vigor, tolerância à seca, alta produtividade, precocidade e maturação precoce dos frutos (OLIVEIRA et al., 2017). Embora seja tolerante ao vírus da tristeza dos citros (CTV), é ao vírus da morte súbita dos citros (SCDaV) (FADEL et al., 2018). É uma das principais variedades de porta-enxerto utilizadas na citricultura brasileira, sendo amplamente cultivado em regiões onde os solos ácidos são prevalentes (HAYAT et al., 2022; QURESHI et al., 2023). No entanto, a sensibilidade desta espécie ao alumínio pode limitar seu desenvolvimento e produtividade.

Compreender as respostas fisiológicas e bioquímicas das mudas de limão cravo sob diferentes concentrações de alumínio é essencial para o desenvolvimento de estratégias que possam mitigar os efeitos deletérios desse metal e promover o crescimento saudável das plantas.

O alumínio (Al) é o terceiro elemento mais abundante na crosta terrestre, encontrando-se principalmente na forma insolúvel de aluminossilicatos (PAN et al., 2024; CHEN et al., 2024). Em solos ácidos, o Al é solubilizado na forma de íons Al^{3+} , que são altamente tóxicos para a maioria das plantas. A toxicidade do alumínio em plantas é um dos principais fatores limitantes para o crescimento vegetal em solos ácidos, afetando tanto culturas agrícolas quanto espécies florestais. Entre os efeitos mais críticos do Al na fisiologia das plantas estão a inibição do crescimento radicular, a interrupção de processos

metabólicos e a geração de espécies reativas de oxigênio (ROS), que podem causar estresse oxidativo e danos celulares (OFOE et al., 2023; HOSSAIN et al., 2023; GUO et al., 2024).

As ROS desempenham papel significativo nas respostas das plantas aos estresses ambientais, incluindo a toxicidade por metais como o Al. Em plantas cítricas, a exposição ao Al pode levar à superprodução de ROS, como radicais superóxido, peróxido de hidrogênio e radicais hidroxila, que podem causar danos oxidativos aos componentes celulares, incluindo lipídios, proteínas e DNA (MISHRA et al., 2023; RAHMAN et al., 2024; El-SAPPAH et al., 2024; ZENG et al., 2024). Compreender o equilíbrio entre a produção de ROS e os mecanismos de defesa antioxidante em *Citrus limonia*, especialmente sob estresse de Al, é crucial para o desenvolvimento de estratégias que aumentem a tolerância ao estresse e garantam o crescimento e a produtividade.

As plantas expostas ao alumínio ativam uma série de mecanismos de defesa para mitigar os danos causados por esse metal, incluindo a produção de enzimas antioxidantes, como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POD) (OFOE et al., 2023; YAN et al., 2023; QIDWAI et al., 2023). Estas enzimas desempenham papel crucial na eliminação das espécies reativas de oxigênio (ROS) geradas em resposta ao estresse oxidativo induzido pelo Al. Além disso, a toxicidade do alumínio afeta diretamente a fotossíntese, comprometendo parâmetros essenciais como a condutância estomática e a taxa de assimilação de carbono, o que, por sua vez, impacta o crescimento e a produtividade das plantas. Assim, é crucial avaliar seus efeitos em mudas de limão cravo, por esse ser utilizado como porta-enxerto na citricultura brasileira (CARVALHO et al., 2023; GAVASSI et al., 2023; SILVA et al., 2023).

Objetivou-se com esse trabalho avaliar as respostas fisiológicas e bioquímicas de mudas de limão cravo expostas a diferentes concentrações de alumínio, avaliando os impactos sobre o crescimento, a atividade fotossintética e a defesa antioxidante.

MATERIAL E MÉTODOS

Localização da área experimental e obtenção de mudas

O experimento foi realizado na Universidade Estadual Paulista (UNESP), São Paulo, Brasil. Foram utilizadas sementes de limão cravo ‘Santa Cruz’ (*Citrus limonia*) extraídas manualmente de frutos maduros. Após a extração, as sementes foram lavadas em água corrente para a retirada da mucilagem, sendo posteriormente secas à sombra e

semeadas em bandejas de poliestireno com 72 células (capacidade de 100 cm³) preenchidas com substrato comercial a base de turfa de esfagno, vermiculita, calcário e gesso agrícola (pH: 5,0; condutividade elétrica: 0,7 mS cm⁻¹; densidade: 101 kg m⁻³; capacidade de retenção de água, CRA10 de 55%). Ao atingirem o momento do transplante, aproximadamente aos 60 dias após semeadura, as mudas foram transplantadas para saquinhos preenchidos com substratos a base de solo e composto orgânico, na proporção 3:1, enriquecidos com calcário (2 kg m⁻³), superfosfato simples (1,5 kg m⁻³) e cloreto de potássio (0,5 kg m⁻³).

No momento que as mudas atingiram o ponto de enxertia, aos 160 dias após o transplante, foram retiradas dos saquinhos, lavadas, mantendo a integridade da parte aérea e do sistema radicular.

Delineamento experimental e tratamentos

Utilizou-se o delineamento inteiramente casualizado com sete tratamentos e quatro repetições de três mudas cada. Os tratamentos consistiram das doses de alumínio (Al), 0; 3,75; 7,5; 15; 30; 60 e 120 mgL⁻¹.

Inicialmente, as mudas foram removidas do substrato e as raízes foram cuidadosamente lavadas com água destilada para eliminar qualquer resíduo de solo ou impurezas, garantindo que todo o substrato fosse completamente removido. Após esse procedimento, as mudas foram transferidas para sistema hidropônico.

O alumínio foi adicionado à solução nutritiva na forma de cloreto de alumínio (AlCl₃) de alta pureza, adquirido da Sigma-Aldrich (Merck KGaA, Darmstadt, Alemanha). A solução nutritiva foi continuamente aerada por bombas de ar, garantindo oxigenação adequada das raízes ao longo de todo o experimento. As mudas permaneceram no sistema hidropônico com as diferentes concentrações de alumínio por 30 dias, com a solução sendo renovada periodicamente para assegurar a manutenção das concentrações de alumínio estáveis durante o experimento, simulando as condições de toxicidade por alumínio frequentemente encontradas em solos ácidos.

Avaliações

Trocas gasosas, eficiência do uso da água e fluorescência

As trocas gasosas foram medidas em três folhas por muda, utilizando-se equipamento com sistema aberto de fotossíntese com analisador de CO₂ e vapor d'água por radiação infravermelha (Infra Red Gas Analyser - IRGA, modelo LI-6400, Li-Cor).

Durante as avaliações, utilizou-se, como referência, a concentração de CO₂ do ambiente. As características de trocas gasosas analisadas foram: taxa de assimilação de CO₂ (A, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), taxa de transpiração (E, $\text{mmol vapor d'água m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e condutância estomática (gs, $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Essas características foram calculadas pelo programa de análise de dados do equipamento medidor de fotossíntese, que utiliza a equação geral de trocas gasosas de Von Caemmerer; Farquhar (1981).

A eficiência do uso da água (EUA, $\mu\text{molCO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$) foi determinada mediante a relação entre assimilação de CO₂ (A) e taxa de transpiração (E) e a eficiência de carboxilação (A/Ci) determinada pela relação entre taxa de assimilação de CO₂ (A) e concentração interna de CO₂ na folha (Ci).

A fluorescência foi avaliada mediante uso de fluorômetro do próprio IRGA. Para isso, as folhas foram aclimatadas por um período de 30 minutos protegidas da luz, cobrindo-as com papel alumínio. Em seguida, um pulso de saturação de $10000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de DFFF com 0,6 s foi aplicado para a obtenção da Fm (fluorescência máxima adaptada ao escuro) e Fm' (fluorescência máxima adaptada à luz). Além da fluorescência máxima da folha adaptada à luz e ao escuro, também foram obtidos os valores da Fo (fluorescência mínima adaptada ao escuro) e Fo' (fluorescência mínima adaptada à luz). Entre cada pulso de saturação foi dado um pulso de luz actínica de $1150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de DFFF de 15 segundos de duração. Por meio da Fm, Fo, Fm' e Fo' calculou-se o rendimento quântico máximo (Fv/Fm) (KITAJIMA; BUTLER, 1975), rendimento quântico efetivo (ϕPSII) (GENTY et al., 1989), “quenching” fotoquímico (qP) (SCHREIBER et al., 1986), “quenching” não fotoquímico (NPQ) (BILGER; BJÖRKMAN, 1990), taxa de transporte de elétrons (ETR), considerando que 84% da luz seja absorvida pela clorofila, com 50% dos fótons ativando a clorofila do fotossistema II e 50% do fotossistema I, rendimento quântico da perda de energia não fotoquímica não regulada no fotossistema II (ϕNO) (KLUGHAMMER; SCHREIBER, 2008) e rendimento quântico da perda de energia não fotoquímica regulada no fotossistema II (ϕNPQ) (KLUGHAMMER; SCHREIBER, 2008).

Atividade enzimática

A atividade das enzimas antioxidantes foi avaliada nas raízes e nas folhas das mudas, determinando-se a atividade da Peroxidase (POD) pelo método espectrofotométrico proposto por Teisseire; Guy (2000), da Superóxido Dismutase (SOD) determinada pela metodologia descrita por Beauchamp; Fridovich (1971), da Catalase

(CAT) determinada segundo a metodologia descrita por Peixoto et al. (1999) e da Ascorbato Peroxidase (APX) determinada através do monitoramento da taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm. O coeficiente de extinção molar utilizado foi de 2,8 mM (NAKANO; ASADA, 1981).

Análises estatísticas

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (teste F) e as comparações das médias pelo teste Tukey ($p < 0,005$ %). Para verificar o agrupamento das respostas, realizou-se análise multivariada, a qual foi conduzida no programa Statistical Analysis Software (SAS), utilizando análise de componentes principais (PCA) para caracterizar as interações entre as concentrações de alumínio.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Trocas gasosas, eficiência do uso da água e fluorescência

Houve redução progressiva no desenvolvimento das raízes e da parte aérea das mudas de limão cravo com aumento das concentrações de alumínio (Al). Este efeito fitotóxico aponta a inibição do crescimento radicular como uma das principais consequências da toxicidade do Al, devido à interferência na absorção de nutrientes e água, além de comprometer a sustentação física da planta e prejudicar a qualidade das mudas, visto que o limão cravo é utilizado como porta-enxerto na citricultura brasileira.

Os parâmetros fotossintéticos analisados em mudas de limão cravo, incluindo a condutância estomática (G_s), a taxa de assimilação de carbono (A) e a razão A/C_i , apresentaram redução significativa com uso de alumínio (Figura 1). Observou-se que a condutância estomática (G_s) reduziu progressivamente na presença de alumínio, o que pode ser explicado pelo fechamento estomático, resposta típica das plantas ao estresse causado pelo alumínio (NINGOMBAN et al., 2024; RUBIO-CASAL et al., 2024). Esse fechamento reduz a transpiração e a perda de água, mas também limita a entrada de CO_2 , essencial para a fotossíntese, comprometendo a eficiência fotossintética e, por conseguinte, a produção de biomassa (ZHARA et al., 2023; WANG et al., 2024; PERNICOVÁ et al., 2024).

A taxa de assimilação de carbono (A) também mostrou tendência de declínio na presença de alumínio, sugerindo que este possa estar causando danos aos cloroplastos ou interferindo nas reações bioquímicas do ciclo de Calvin, reduzindo a capacidade da planta de fixar carbono. Essa redução na assimilação de carbono resulta em menor produção de açúcares e, portanto, em crescimento e desenvolvimento vegetativo limitados.

Além disso, a razão A/C_i , que representa a eficiência de carboxilação da enzima ribulose 1,5-bifosfato carboxilase (Rubisco) também apresentou redução com o uso de alumínio. Este resultado indica queda na eficiência de carboxilação, que pode ser causada por impacto direto do alumínio sobre a enzima Rubisco, ou por alterações nas condições internas da folha, como a disponibilidade de CO_2 ou a energia fotossintética disponível.

A concentração interna de carbono (C_i), por sua vez, não variou significativamente com as doses de alumínio, sugerindo que o transporte de CO_2 através dos estômatos não foi o principal fator limitante da fotossíntese nesse contexto. Contudo, a análise integrada dos dados de G_s , A e A/C_i sugere que a fotossíntese foi prejudicada principalmente devido a danos bioquímicos e estruturais nos tecidos fotossintéticos, possivelmente afetando o funcionamento dos cloroplastos e da redução da eficiência da enzima Rubisco na fixação de carbono.

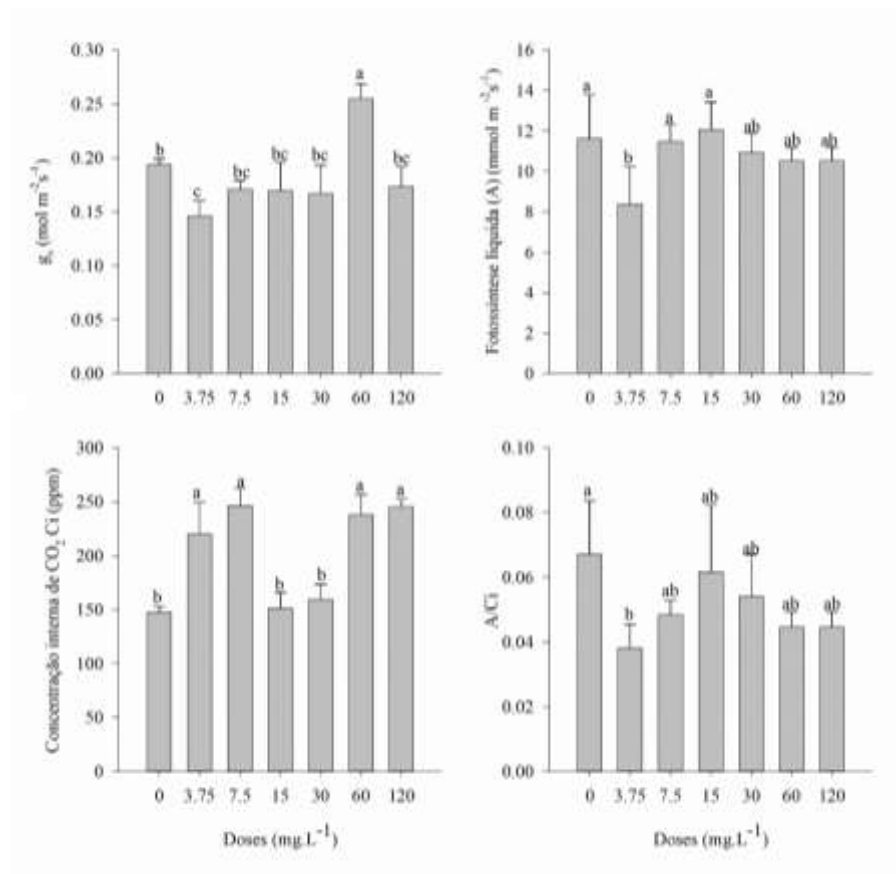


Figura 1. Condutância estomática (G_s), fotossíntese líquida (A), concentração interna de carbono (C_i), razão A/C_i em mudas de limão cravo sob diferentes concentrações de alumínio, 2025.

Portanto, os resultados indicam que o alumínio afeta negativamente os parâmetros fotossintéticos das mudas de limão cravo. Esses efeitos adversos parecem ser resultado de uma combinação de fatores que incluem danos ao aparato fotossintético, redução na condutância estomática e eficiência da enzima Rubisco (KAUR et al., 2023; LI et al., 2024). Esses achados são importantes para compreender os mecanismos de tolerância e toxicidade do alumínio em plantas cítricas e podem orientar o desenvolvimento de práticas de manejo agrícola que visem mitigar os efeitos negativos do alumínio em solos ácidos.

As concentrações de alumínio (Al) afetaram negativamente diversos parâmetros fotossintéticos e fisiológicos em mudas de limão cravo, evidenciando impacto substancial na capacidade fotossintética e no crescimento das plantas (Figura 2). A eficiência quântica do fotossistema II (Fv/Fm), um indicador crucial da eficiência fotoquímica e da saúde dos fotossistemas, diminuiu significativamente com o aumento das concentrações de alumínio, sugerindo danos aos centros de reação do fotossistema II e comprometendo a capacidade das plantas de capturar e converter energia luminosa em energia química (Figura 2).

A redução na eficiência quântica implica em menor rendimento fotossintético, levando a menor produção de ATP e NADPH, essenciais para as reações de fixação de carbono no ciclo de Calvin (KAN et al., 2024; GARCIA et al., 2024; GILIBERT et al., 2024; LIU et al., 2024). O impacto do alumínio em altas concentrações pode resultar em limitação severa na assimilação de carbono, afetando diretamente o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Além disso, o transporte de elétrons (ETR) foi reduzido com o aumento das concentrações de alumínio, indicando perturbação na cadeia de transporte de elétrons (Figura 2). Essa interrupção sugere danos potenciais aos complexos fotossintéticos, provavelmente devido ao estresse oxidativo induzido pelo alumínio, que pode gerar espécies reativas de oxigênio (ROS) (CARVALHO et al., 2023; SHOMALI et al., 2024). O acúmulo de ROS pode causar danos aos lipídios da membrana, proteínas e DNA, exacerbando o estresse oxidativo e prejudicando ainda mais a eficiência fotossintética (CHAUHAN et al., 2023; FAN et al., 2024).

Os coeficientes de extinção não fotoquímica (NPQ) aumentaram com as concentrações de alumínio, sugerindo que as plantas estão ativando mecanismos de proteção para dissipar o excesso de energia luminosa como calor (Figura 2). Esse aumento na dissipação térmica é uma resposta adaptativa ao estresse, destinada a proteger o aparato fotossintético dos danos foto-oxidativos (SACHDEV et al., 2023; CHAUHAN et al.,

2024). No entanto, essa resposta também indica redução na eficiência de uso da luz para a fotossíntese, refletindo um compromisso entre a proteção contra danos e a produtividade fotossintética.

Esses resultados indicam que o alumínio afeta negativamente a fisiologia das plantas de várias maneiras, incluindo a eficiência quântica, o transporte de elétrons e a dissipação de energia. Esses efeitos combinados comprometem a fotossíntese e, por extensão, no crescimento e produtividade das mudas de limão cravo. Compreender esses mecanismos de toxicidade é fundamental para desenvolver práticas de manejo que visem mitigar os efeitos adversos do alumínio em plantas cultivadas em solos ácidos, promovendo uma agricultura mais sustentável e produtiva.

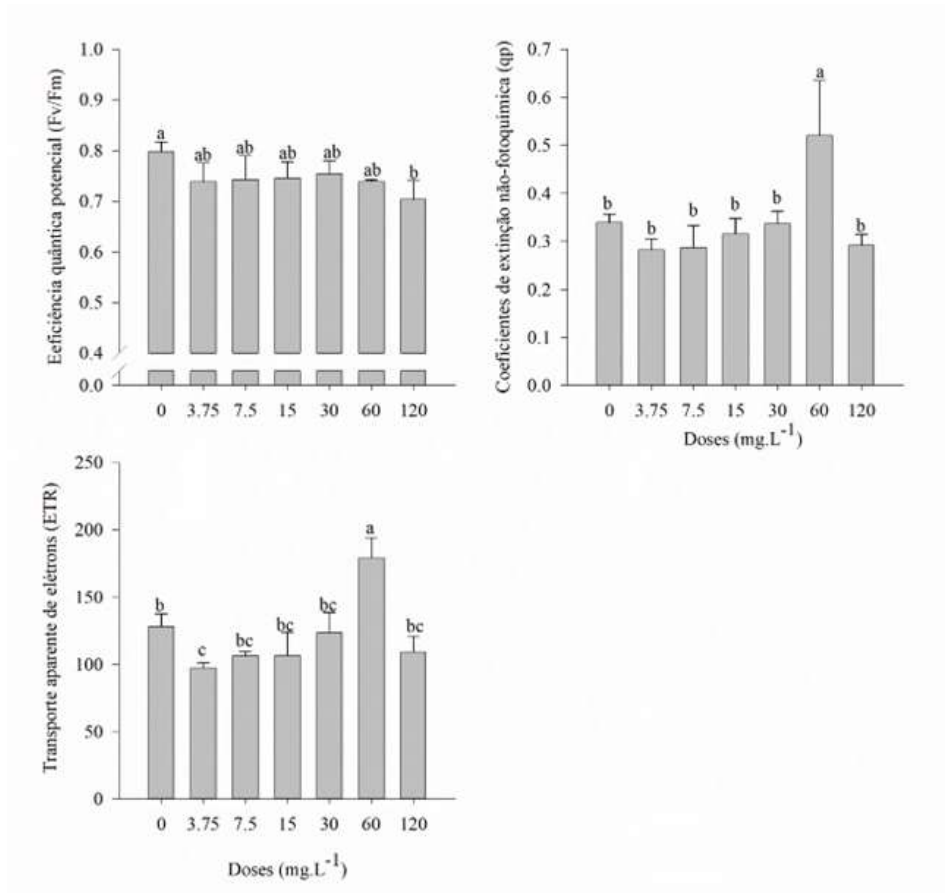


Figura 2. Eficiência quântica (Fv/Fm), coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ) e eficiência de transporte de elétrons (ETR), e em mudas de limão cravo sob diferentes concentrações de alumínio, 2025.

Os resultados mostraram que o rendimento quântico efetivo, que representa a eficiência com a qual a luz absorvida é transformada em energia química e utilizada na redução do carbono em fotoassimilados foi afetado negativamente pelas concentrações crescentes de alumínio, com redução significativa observada nas doses mais elevadas de Al (Figura 3). Essa redução no rendimento quântico efetivo sugere que o alumínio interfere na capacidade das plantas de realizar fotossíntese de maneira eficiente, possivelmente devido a danos aos complexos de proteínas fotossintéticas ou à redução da eficiência de captura de luz (POKAHAREL et al., 2023).

A transpiração das mudas de limão cravo apresentou variações em resposta às diferentes doses de alumínio (Figura 3). Em concentrações mais baixas de alumínio, a transpiração manteve-se relativamente estável; entretanto, em doses mais altas, observou-se redução na taxa de transpiração (Figura 3). Essa redução pode estar associada ao fechamento estomático induzido pelo alumínio, uma resposta comum ao estresse que visa reduzir a perda de água, mas que também limita a absorção de CO₂ necessária para a fotossíntese (CHAKRABORTY et al., 2024; GUO et al., 2024).

A eficiência do uso da água, que mede a quantidade de carbono assimilado por unidade de água transpirada, também foi impactada pelas concentrações de alumínio (Figura 3). Em concentrações intermediárias, houve aumento na eficiência do uso da água, sugerindo que as plantas estavam ajustando sua fisiologia para otimizar o uso de água sob condições de estresse moderado (SILVEIRA et al., 2020; SILVA et al., 2023). Contudo, em concentrações mais elevadas, a eficiência do uso da água reduziu, indicando que os danos causados pelo alumínio foram suficientes para comprometer a capacidade das plantas de manter um balanço eficiente entre a assimilação de carbono e a perda de água (Figura 3).

Esses resultados indicam que o alumínio, em concentrações elevadas, prejudica significativamente a capacidade fotossintética e a eficiência do uso da água pelas mudas de limão cravo, afetando diretamente seu crescimento e desenvolvimento. A compreensão desses efeitos é fundamental para o manejo adequado de plantas em solos ácidos e para o desenvolvimento de estratégias que minimizem os impactos negativos do alumínio, promovendo uma agricultura mais sustentável (Figura 3).

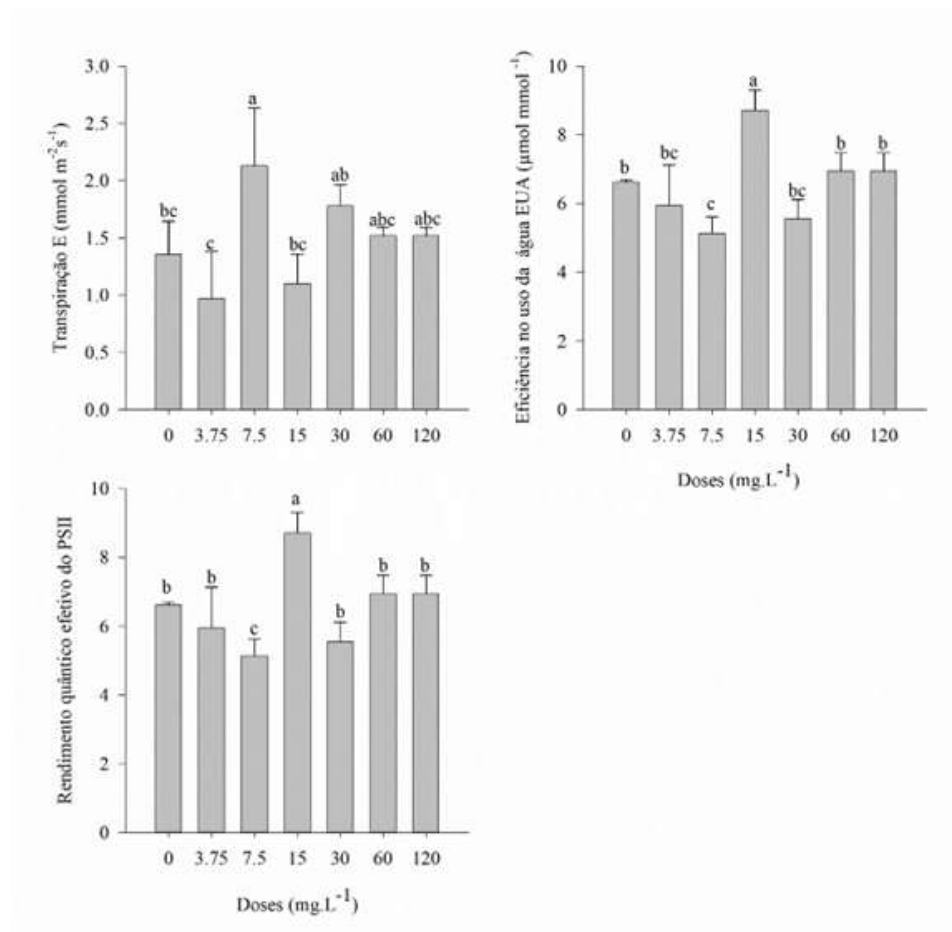


Figura 3. Transpiração (E), eficiência do uso da água (EUA) e rendimento quântico efetivo em mudas de limão cravo sob diferentes concentrações de alumínio, 2025.

Atividade enzimática

A atividade das enzimas antioxidantes superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POD) nas folhas e raízes das mudas de limão cravo aumentou significativamente com o incremento das concentrações de alumínio (Al) (Figuras 4 e 5). Esse aumento na atividade enzimática indica a ativação de mecanismos de defesa antioxidante pelas plantas em resposta ao estresse oxidativo induzido pelo alumínio, que leva à formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (GAVASSI et al., 2023; TREJO-TÉLLEZ et al., 2023; LYU et al., 2023). A SOD, responsável pela dismutação do radical superóxido em peróxido de hidrogênio (KUMAR et al., 2024), apresentou aumento constante em sua atividade com o aumento das doses de alumínio, sugerindo uma resposta adaptativa ao estresse oxidativo inicial causado pelo alumínio (Figuras 4 e 5).

A CAT, que catalisa a decomposição do peróxido de hidrogênio em água e oxigênio (FATIMA et al., 2023), também mostrou aumento na atividade em

concentrações mais altas de alumínio, indicando resposta de proteção adicional contra o acúmulo de peróxido de hidrogênio (Figuras 4 e 5). A POD, que oxida uma variedade de substratos orgânicos usando peróxido de hidrogênio (PRASSAD et al., 2023; CZÉGÉNY et al., 2023), apresentou padrão de resposta semelhante, com atividade crescente conforme as concentrações de alumínio aumentaram, reforçando a hipótese de ativação generalizada do sistema antioxidante das plantas sob estresse de alumínio (Figuras 4 e 5).

Além disso, os níveis de lipoperóxidos, indicadores de peroxidação lipídica (CÁR-CAMO-FINCHEIRA et al., 2023; CARVALHO et al., 2023), aumentaram com as concentrações crescentes de alumínio, evidenciando que, apesar dos mecanismos de defesa antioxidante, o estresse oxidativo resultante da exposição ao alumínio foi suficiente para causar danos significativos às membranas celulares (Figuras 4 e 5).

Esses resultados sugerem que, embora as mudas de limão cravo ativem mecanismos de defesa antioxidante em resposta ao estresse causado pelo alumínio, esses mecanismos não são completamente eficazes para evitar danos oxidativos, como evidenciado pelos elevados níveis de peroxidação lipídica (Figuras 4 e 5). A gravidade do impacto do alumínio na integridade celular e na funcionalidade das plantas indica a necessidade de estratégias de manejo adicionais para mitigar esses efeitos negativos em ambientes agrícolas com solos ácidos (Figuras 4 e 5).

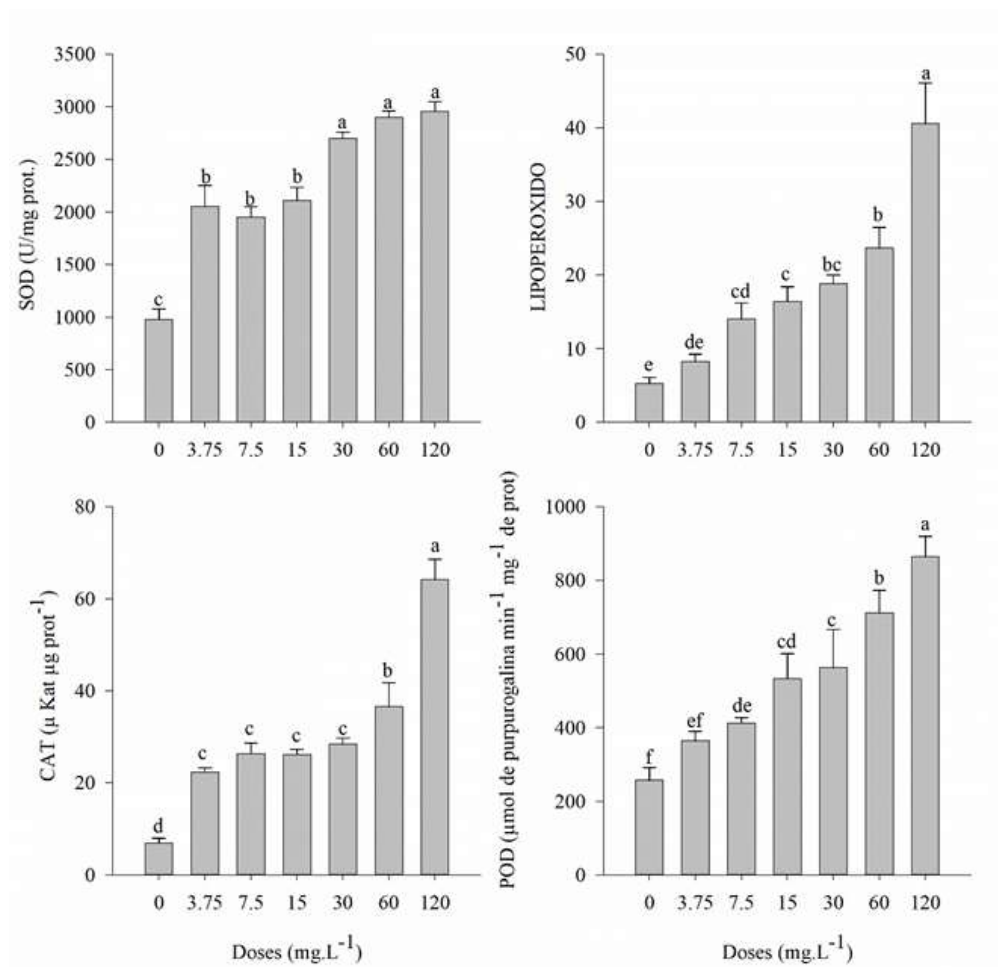


Figura 4. Superóxido dismutase (SOD), lipoperóxido, catalase (CAT) e peroxidase (POD) em folhas de mudas de limão cravo sob diferentes concentrações de alumínio, 2025.

Os níveis de lipoperóxidos, indicadores de peroxidação lipídica, aumentaram substancialmente com o incremento das concentrações de alumínio, mostrando que o estresse oxidativo causado pelo alumínio foi suficiente para provocar danos significativos às membranas celulares, comprometendo a integridade celular nas raízes (Figura 5).

Portanto, mesmo com a ativação de mecanismos de defesa antioxidante, os danos oxidativos causados pelo alumínio não foram completamente evitados, como evidenciado pelos níveis elevados de peroxidação lipídica (Figura 5). Esses achados destacam a importância de estratégias de manejo que reduzam o impacto negativo do alumínio em plantas cultivadas em solos ácidos, protegendo a integridade celular e a funcionalidade das raízes (Figura 5).

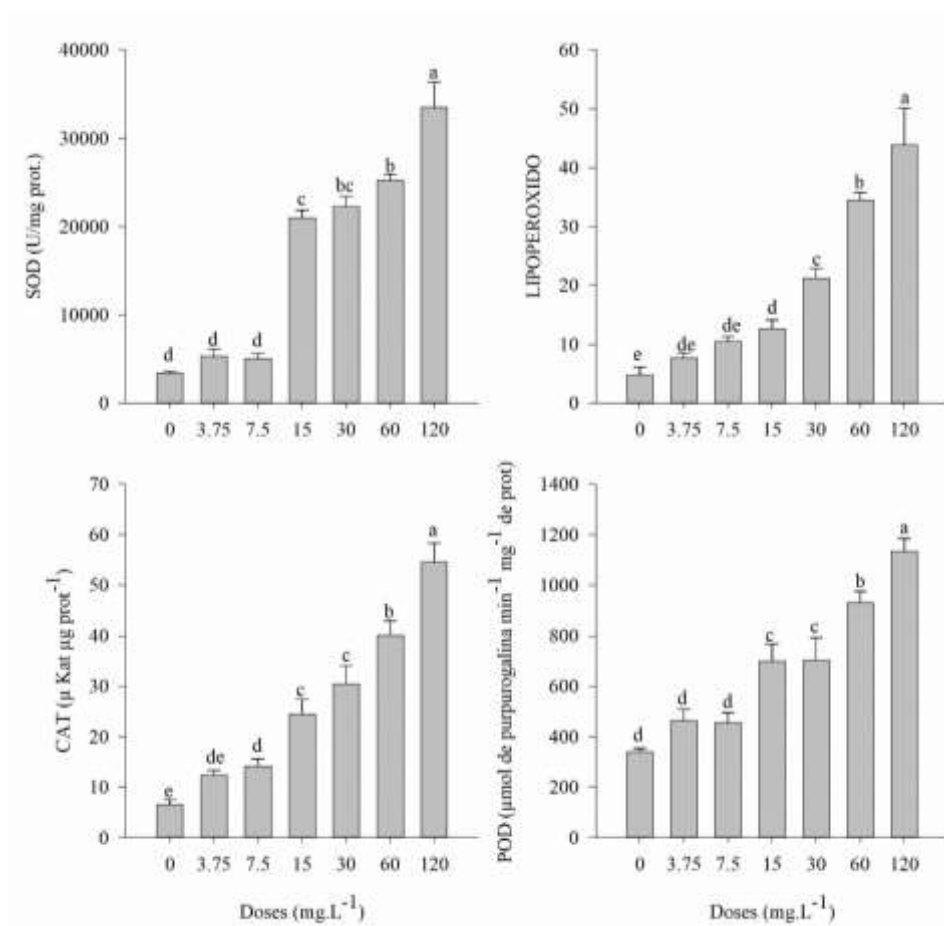


Figura 5. Superóxido dismutase (SOD), lipoperóxido, catalase (CAT) e peroxidase (POD) em raízes de mudas de limão cravo sob diferentes concentrações de alumínio, 2025.

Em suma, os resultados deste estudo demonstraram que o alumínio, em concentrações crescentes, exerce efeito deletério substancial sobre as mudas de limão cravo, afetando tanto processos fisiológicos quanto bioquímicos. Embora as plantas tenham ativado mecanismos antioxidantes em resposta ao estresse induzido pelo Al, essa resposta não foi suficiente para impedir o comprometimento do crescimento e da integridade celular nas concentrações mais elevadas. Com isso, esses resultados reforçam a necessidade de estratégias de mitigação da exposição ao alumínio em ambientes de cultivo, visando preservar a sanidade e o vigor das plantas.

Análise de componentes principais (PCA)

A análise de componentes principais (PCA) revelou que os dois primeiros eixos, PCA1 e PCA2, explicaram juntos 67,44% da variação total dos dados, mostrando significativa separação entre as diferentes concentrações de alumínio aplicadas nas mudas

de limão cravo (PCAs). Essa análise multivariada permitiu identificar as variáveis mais influentes na resposta das plantas ao estresse causado pelo alumínio (Figura 6).

O PCA1, que explicou a maior parte da variância dos dados, foi fortemente associado aos parâmetros fotossintéticos, como a taxa de assimilação de CO₂ (A) e a condutância estomática (Gs). As plantas submetidas às maiores concentrações de alumínio (60 e 120 mg L⁻¹) mostraram correlação negativa com esses parâmetros, indicando que o aumento na toxicidade do alumínio levou à redução da capacidade fotossintética das mudas. Isso ocorre, possivelmente, devido ao fechamento estomático, resposta típica das plantas ao estresse com alumínio, que restringe a absorção de CO₂ e, conseqüentemente, compromete a fotossíntese. Além disso, o estresse causado pelo alumínio pode ter danificado os cloroplastos e as reações bioquímicas do ciclo de Calvin, reduzindo a produção de açúcares e, portanto, o crescimento vegetal.

O PCA2, por outro lado, esteve mais associado à atividade antioxidante, principalmente das enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POD). As plantas tratadas com concentrações intermediárias de alumínio (30 mg L⁻¹) mostraram correlação positiva com esses parâmetros, sugerindo que essas concentrações estimularam a ativação dos mecanismos de defesa antioxidante para mitigar os efeitos do estresse oxidativo induzido pelo alumínio. O aumento na atividade dessas enzimas indica que as plantas estavam respondendo ao acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ROS) formadas como resultado da toxicidade ao alumínio.

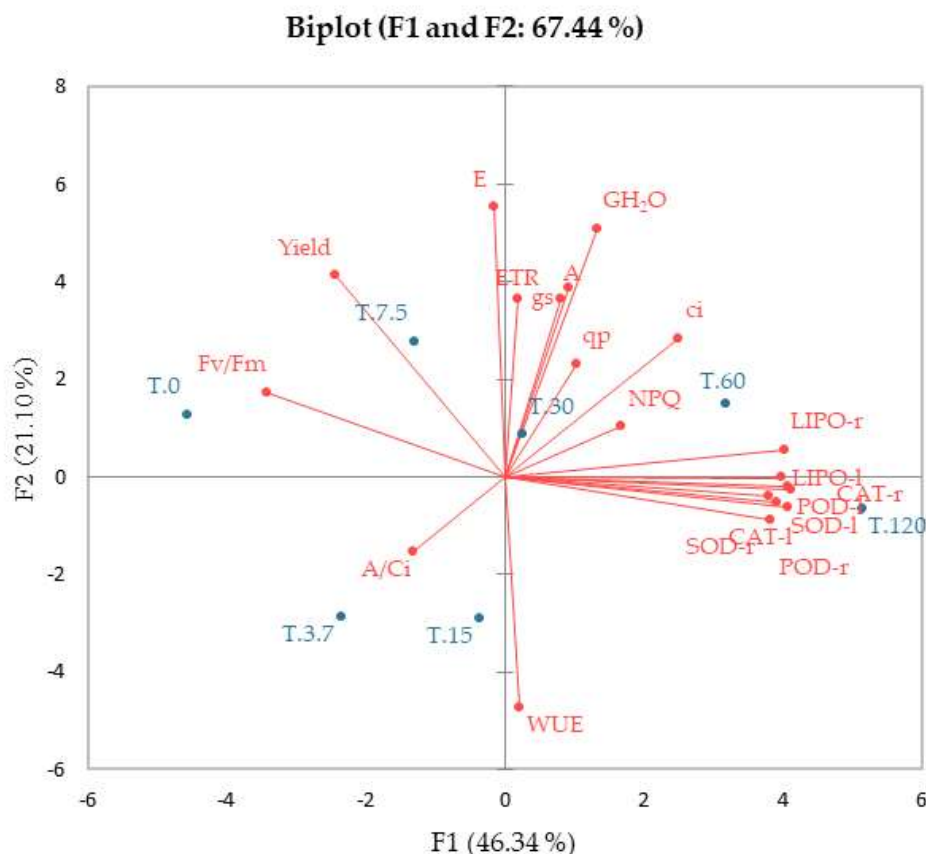


Figura 6. Análise de Componentes Principais (PCA) de mudas de limão-cravo (*Citrus limonia*) sob diferentes concentrações de alumínio, 2025.

Nota: Transpiração (E), taxa de assimilação de CO₂ (A), taxa de transporte de elétrons (ETR), condutância estomática (GH₂O), razão entre a taxa de assimilação de CO₂ e a concentração interna de CO₂ (A/Ci), concentração interna de CO₂ (Ci), extinção fotoquímica (qp), extinção não fotoquímica (NPQ), eficiência do uso da água (WUE), atividade da enzima superóxido dismutase nas folhas (SOD-l), atividade da enzima superóxido dismutase nas raízes (SOD-r), atividade da enzima peroxidase nas folhas (POD-l), atividade da enzima peroxidase nas raízes (POD-r), atividade da enzima catalase nas folhas (CAT-l), atividade da enzima catalase nas raízes (CAT-r), níveis de peroxidação lipídica nas folhas (LIPO-l), níveis de peroxidação lipídica nas raízes (LIPO-r), fotossíntese (rendimento).

A separação clara das amostras no gráfico biplot da PCA indicou que as plantas submetidas a baixas concentrações de alumínio (0 e 3,75 mg L⁻¹) tiveram melhor desempenho fotossintético e menor estresse oxidativo, localizando-se na extremidade positiva de PCA1. Em contrapartida, as plantas expostas às maiores concentrações de alumínio (60 e 120 mg L⁻¹) foram posicionadas na extremidade negativa de PCA1, associadas a uma forte redução na taxa de fotossíntese e aumento no estresse oxidativo, mesmo com a ativação dos mecanismos de defesa antioxidante. Essas plantas também apresentaram altos níveis de peroxidação lipídica, o que evidencia que, apesar da ativação das enzimas antioxidantes, o dano celular não foi completamente prevenido (PCAs).

Assim, a análise de componentes principais elucidou os impactos diferenciados das concentrações de alumínio nos parâmetros fisiológicos e bioquímicos das mudas de limão cravo. O alumínio, em altas concentrações, causou danos significativos ao aparato fotossintético e aumentou o estresse oxidativo, o que sugere que, embora haja ativação dos mecanismos de defesa antioxidante, essa resposta não é suficiente para impedir os danos causados por esse metal em níveis mais elevados.

A presença de alumínio no solo leva à redução na condutância estomática, na assimilação de carbono e na eficiência fotossintética, além do aumento na atividade de enzimas antioxidantes, como SOD, CAT e POD. Esses resultados indicam que os mecanismos de defesa das plantas não são totalmente eficazes contra o estresse oxidativo em condições da presença de alumínio, ressaltando a necessidade de estratégias de manejo para mitigar esses efeitos em solos ácidos.

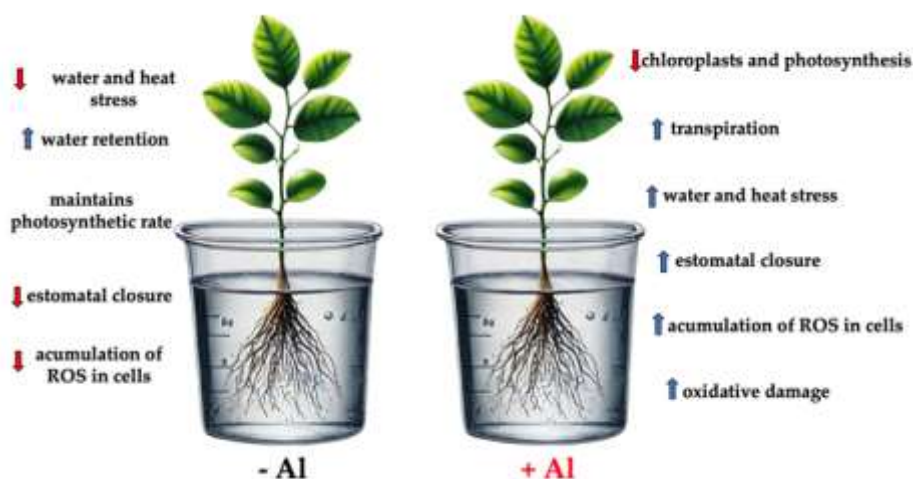


Figura 7. Resumo gráfico de mudas de limão-cravo (*Citrus limonia*) sob diferentes concentrações de alumínio, 2025.

CONCLUSÃO

O alumínio compromete significativamente a fotossíntese e causa estresse oxidativo em mudas de limão cravo.

REFERÊNCIAS

BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and applicable to acrylamide gels. **Analytical Biochemistry** New York 1971, 44, 1, 276-287.

BILGER, W.; BJÖRKMAN, O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. **Photosynthesis Research**, Dordrecht 1990, 25, 3, 173-185.

CÁRCAMO-FINCHEIRA, P., REYES-DÍAZ, M., OMENA-GARCIA, R.P., NUNES-NESI, A., INOSTROZA-BLANCHETEAU, C. Physiological and metabolic responses to aluminum toxicity reveal differing resistance mechanisms to long-term exposure in highbush blueberry cultivars. *Scientia* 2023, **Horticulturae**, 309, 111665. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111665>

CARVALHO, B.L., AIRES, E.S., RODRIGUES, J.D., ONO, E.O. Use of Plant Regulators for Activation of Antioxidant Enzymes in Basil Plants under Water Deficit conditions 2023, **Stresses**, 3(1), 282-301. <https://doi.org/10.3390/stresses3010021>

CARVALHO, B.M.O., SILVA, G.S., GAVASSI, M.A., HABERMANN, G. Does aluminum impair photosynthetic performance When Applied ‘directly’ on leaves? **Plant Soil** 2023, 490, 541–554. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06100-9>

CHAKRABORTY, N., DAS, A., PAL, S., ROY, S., SIL, S.K., ADAK, M.K., HASSANZAMMAN, M. Exploring Aluminum Tolerance Mechanisms in Crops: A Comprehensive Review of Genetic, Metabolic, and Physiological Adaptations in Acidic Soils. **Plants** 2024, 13, 1760. <http://doi:10.20944/preprints202405.1524.v1>

CHAUHAN, J., PRATHIBHA, M.D., SINGH, P., CHOYAL, P., MISHRA, U.N., SAHA, D., KUMAR, R., ANURAGI, H., PANDEY, S., BOSE, B., MEHTA, B., DEY, P., DWIVEDI, K.K., GUPTA, N.K., SINGHAL, R.K. Plant photosynthesis under abiotic stresses: Damages, adaptive, and signaling mechanisms. **Plant Stress** 2023, 100296. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100296>

CHEN, M., GONG, Y., ZHANG, X., ZHAO, X., CHEN, T., BATDELGER, B., BOLD, T. Comprehensive analysis of thermochemical phase evolution and strategic recovery of valuable elements from high-alumina coal fly ash at different thermal conditions. **Fuel** 2024, 367, 131490. <https://doi.org/10.1016/j.fuel.2024.131490>

CURK, F., OLITRAUTT, F., GARCIA-LOR, A., LURO, F., NAVARRO, L., OLLITRAUT, P. Phylogenetic origin of limes and lemons revealed by cytoplasmic and nuclear markers. **Annals of Botany** 2016. 117, 1-19. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw005>

CZÉGÉNY, G., RÁCZ, A. Phenolic peroxidases: Dull generalists or purposeful specialists in stress responses? **Journal of Plant Physiology** 2023, 280, 153884. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153884>

EL-SAPPAH, A. H., ZHU, Y., HUANG, Q., CHEN, B., SOAUD, S. A., ABD ELHAMID, M. A., YAN, K., LI, J., El-Tarabily, K. A. Plants' molecular behavior to heavy metals: from criticality to toxicity. **Frontiers in Plant Science** 2024, 15, 1423625. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1423625>

FADEL, A.L., MOURÃO FILHO, F.A.A., STUCHI, E.S., WULFF, N.A., COUTO, H.T.Z. Citrus sudden death-associated virus (CSDaV) and citrus tristeza virus (CTV) in eleven rootstocks for 'Valência' sweet orange. **Revista Brasileira de Fruticultura** 2018, 40, e-788. <https://doi.org/10.1590/0100-29452018788>

FAN, M., LI, Q. The Metabolism, Detrimental Effects, and Signal Transduction Mechanism of Reactive Oxygen Species in Plants under Abiotic Stress. **Journal of Biobased Materials and Bioenergy** 2024, 18(3), 359-376. <https://doi.org/10.1166/jbmb.2024.2389>

FAO - **Food and Agriculture Organization of the United Nations**. FAOSTAT. 2025. Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>. Accessed in: 01 jul. 2025.

FATIMA, H., ISHAQUE, S., HASHIM, M., HANO, C., ABBASI, B. H., ANJUM, S. Role of hydrogen peroxide in plant and crosstalk with signaling networks, growth, and development. In Hormonal Cross-Talk, **Plant Defense and Development** 2023, 195-224. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95375-7.00002-1>

GARCIA, A., GAJU, O., BOWERMAN, A.F., BUCK, S.A., EVANS, J.R., FURBANK, R.T., GILLIHAM, M., Millar, A.H., POGSON, B.J., REYNOLDS, M.P., RUAN, Y.-L., TAYLOR, N.L., TYERMAN, S.D., ATKIN, O.K. Enhancing crop yields through improve-ments in the efficiency of photosynthesis and respiration, **New Phytol** 2023, 237: 60-77. <https://doi.org/10.1111/nph.18545>

GAVASSI, M.A., CARVALHO, B.M.O., BRESSAN, A.C.G., HABERMANN, G. Plant Response to Toxic Metals: Emerging Sources, Phytohormone Role, and Tolerance Responses. **Plant Hormones and Climate Change**. Springer, Singapore 2023, 325-367. https://doi.org/10.1007/978-981-19-4941-8_14

GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BARKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica**. Acta Amsterdam 1989, 990, 1, 87-92.

GILIBERT, P.M. Photosynthesis: The Complex Path from Light to Carbon Fixation. In: **Phytoplankton Whispering: An Intro-duction to the Physiology and Ecology of Microalgae**, Springer, Cham 2024. https://doi.org/10.1007/978-3-031-53897-1_6.

GUO, C., SHABALA, S., Chen, Z.H., ZHOU, M., Zhao, C. Aluminium tolerance and stomata operation: towards optimising crop performance in acid soil. **Plant Physiology and Biochemistry** 2024, 108626. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108626>

HAYAT, F., LI, J., IQBAL, S., PENG, Y., HONG, L., BALAL, R.M., KHAN, M.N., NAWAZ, M.A., KHAN, U., FARHAN, M.A., LI, C., SONG, W., TU, P., CHEN, J.A. Mini Review of Citrus Rootstocks and Their Role in High-Density Orchards. **Plants** (Basel) 2022, 27,11(21):2876. <https://doi:10.3390/plants11212876>

HOSSAIN, A., MAITRA, S., SARKER, S., AL MAHMUD, A., AHMAD, Z., EMON, R.M., VEMURI, H., MALEK, M.A., ALAM, M.A., RAHMAN, M.A., ALAM, M.J., JAHAN, N., BRADRA, P., MOULICK, D., SAHA, S., SKALICKY, M., BRESTIC, M. Aluminium stress in plants: consequences and mitigation mechanisms. *Beneficial Chemical Elements of Plants: Recent Developments and Future Prospects* 2023, 123-168. <https://doi.org/10.1002/9781119691419.ch6>

IBGE - **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Fruticultura:** área plantada e quantidade produzida. Brasília, DF: IBGE, 2025. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br>. Accessed in: 01 jul. 2025.

KHAN, N., CHOI, S.H., LEE, C.H., QU, M., JEON, J.S. Photosynthesis: Genetic Strategies Adopted to Gain Higher Efficiency. *International Journal of Molecular Sciences* 2024, 25(16), 8933. <https://doi.org/10.3390/ijms25168933>

KAUR, S., SINGH, H., JAWANDHA, S.K. Elucidating the Yield and Quality Response of Lime and Lemon under Different Spacings in Sub-tropical Conditions. *Erwerbs-Obstbau* 2023, 65, 2575–2583 (2023). <https://doi.org/10.1007/s10341-023-00957-x>

KITAJIMA, M.; BUTLER, W. L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photo chemistry in chloroplasts by dibromo thymoquinone. *Biochimica et Biophysica Acta Amsterdam* 1975 , 376, 105-115.

KLUGHAMMER, C.; SCHREIBER, U. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes*, Englewood 2008, 1, 27-35, 2008.

KUMAR, N., SINGH, H., KUMAR, K., KAUR, R., ARORA, A., Kaur, N. Oxidative stress dynamics revealed role of H₂O₂ in citrus rootstocks sensitivity to *Phytophthora nicotianae*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 2024, 102348. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2024.102348>

MISHRA, N., JIANG, C., CHEN, L., PAUL, A., CHATTERJEE, A., SHEN, G. Achieving abiotic stress tolerance in plants through antioxidative defense mechanisms.

Frontiers in Plant Science 2023, 14, 1110622.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1110622>

LI, X., ZHANG, L., WEI, X., DATTA, T., WEI, F., XIE, Z. Polyploidization: A Biological Force That Enhances Stress Resistance. **International Journal of Molecular Sciences** 2024, 25(4), 1957. <https://doi.org/10.3390/ijms25041957>

LIU, X., LI, L., ZHAO, G., XIONG, P. Optimization strategies for CO₂ biological fixation, **Biotechnology Advances** 2024, 73, 108364.
<https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2024.108364>

LYU, M., LIU, J., XU, X., LIU, C., QIN, H., ZHANG, X., TIAN, G., JIANG, H., JIANG, Y., ZHU, Z., GE, S. Magnesium alleviates aluminum-induced growth inhibition by enhancing antioxidant enzyme activity and carbon–nitrogen metabolism in apple seedlings. **Ecotoxicology and Environmental Safety** 2023, 249, 114421.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.114421>

OFOE, R., THOMAS, R.H., ASIEDU, S.K., WANG-PRUSKI, G., FOFANA, B., ABBEY, L. Aluminum in plant: Benefits, toxicity and tolerance mechanisms. **Frontiers in Plant Science** 2023, 13, 1085998. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1085998>

OLIVEIRA, C.R.M., MELLO-FARIAS, P.C., OLIVEIRA, D.S.C., CHAVES, A.L.S.; HERTER, F.G. Water availability effect on gas exchanges and on phenology of ‘Cabula’ orange. **Acta Horticulturae** 2017, 1150, 133-138.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2017.1150.19>

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology** 1981, 22, 5, 867 880.

NINGOMBAM, L., HAZARIKA, B.N., SINGH, Y.D. SINGH, R.P., YUMKHAIBAM, T. Aluminium stress tolerance by Citrus plants: a consolidated review. **Physiology and Molecular Biology of Plants** 2024, 5, 705–718. <https://doi.org/10.1007/s12298-024-01457-2>

PAN, J., ZHAO, L., LI, Z., HUANG, X., FENG, Z., CHEN, J. Occurrence and vertical distribution of aluminum and rare earths in weathered crust elution-deposited rare earth ore: Effect of soil solution pH and clay minerals. **Journal of Rare Earths** 2024,42, 1394-1402. <https://doi.org/10.1016/j.jre.2023.06.016>

PEIXOTO, H. P. P.; CAMBRAIA, J.; SANT'ANA, R.; MOSQUIM, P. R.; MOREIRA, A. M. Aluminium effects on lipid peroxidation and the activities of enzymes of oxidative metabolism in sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 1999, 11, 3, 137-143.

PERNICOVÁ, N., URBAN, O., ČÁSLAVSKÝ, J., KOLÁŘ, T., RYBNÍČEK, M., SOCHOVÁ, I., PEÑUELAS, J., BOŠELA, M., TRNKA, M. Impacts of elevated CO₂ levels and temperature on photosynthesis and stomatal closure along an altitudinal gradient are counteracted by the rising atmospheric vapor pressure deficit. **Science of the Total Environment** 2024, 921, 171173. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.171173>

POKHAREL, B.R., SHERI, V., KUMAR, M., ZHANG, Z., ZHANG, B. The update and transport of aluminum nanoparticles in plants and their biochemical and molecular phototoxicity on plant growth and development: A systematic review. **Environmental Pollution** 2023, 122875. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.122875>

PRASAD, B., MENON, V. (2023) 4 “Role of oxidative enzymes”. Microbial Oxidative Enzymes: **Biotechnological Applications**, Berlin, Boston: De Gruyter 2024, 63-90. <https://doi.org/10.1515/9783111062235-004>

QIDWAI, Y.N., VISHVAKARMA, R., FAROOQUI, A., SHARMA, P., SHARMA, S., VIMAL, A. Aluminum Oxide Nanoparticles: Plant Response, Interaction, Phytotoxicity, and Defense Mechanism. In: Husen, A. (eds) **Nanomaterials and Nanocomposites Exposures to Plants. Smart Nanomaterials Technology**. Springer, Singapore 2023, 285-300. https://doi.org/10.1007/978-981-99-2419-6_14

QURESHI, M.A., ASHRAF, E., ALBAAYIT, S.F.A., SHAFQAT, W., SHAREEF, N. DIM, S.U., RASHID, S., TASNEEM, S. Influência do porta-enxerto no desempenho de diferentes cultivares de copas cítricas: uma revisão. **J. Glob. Innov. Agric. Sci** 2023, 11, 273-283. <https://doi.org/10.22194/JGIAS/23.1178>

RAHMAN, S.U., HAN, J.C., AHMAD, M., ASHRAF, M.N., KHALIQ, M. A., YOUSAF, M., WANG, Y., YASIN, G., NAWAZ, M.F., KHAN, K.A., DU, Z. Aluminum phytotoxicity in acidic environments: a comprehensive review of plant tolerance and adaptation strategies. **Ecotoxicology and Environmental Safety** 2024, 269, 115791. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115791>

RUBIO-CASAL, A.E., DURÁN-ZUAZO, V.H., GARCÍA-TEJERO, I.F. Disentangling the Physiological Responses of Sweet Orange Citrus Trees to Optimize the Design of Deficit Irrigation Strategies. **Agronomy** 2024, 14(6), 1149. <https://doi.org/10.3390/agronomy14061149>

SACHDEV, S., ANSARI, S. A., ANSARI, M.I. Photosynthetic apparatus: major Site of oxidative damage. In Reactive Oxygen Species in Plants: **The Right Balance**. Springer, Singapore 2023, 75-92. https://doi.org/10.1007/978-981-19-9884-3_5

SILVA, G.S., GAVASSI, M.A., CARVALHO, B.M.O., HABERMANN, G. High abscisic acid and low root hydraulic conductivity may explain low leaf hydration in ‘Mandarin’lime exposed to aluminum. **Tree Physiology** 2022, 43, 404-417. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpac130>

SILVEIRA., L.K., PAVÃO, G.C., DOS SANTOS, D.C.T., QUAGGIO, J.A., PIRES, M.R.C. Deficit irrigation effect on fruit yield, quality and water use efficiency: a long-term study on Pêra-IAC sweet Orange. **Agricultural Water Management** 2020, 231, 106019. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114303>

SHOMALI, A., DAS, S., SARRAF, M., JOHNSON, R., JANEESHMA, E., KUMAR, V., ALINIAEIFARD, S., PUTHUR, J.T., HA-SANUZZAMAN, M. Modulation of plant photosynthetic processes during metal and metalloid stress, and strategies for manipulating photosynthesis-related traits. **Plant Physiology and Biochemistry** 2024, 108211. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108211>

TEISSEIRE, H.; GUY, V. Copper-induced changes in antioxidant enzymes activities in fronds of duckweed (*Lemna minor*), **Plant Science** 2000, 153, 65-72.

TREJO-TÉLLEZ, L.I., GÓMEZ-TREJO, L.F., GÓMEZ-MERINO, F.C. Biostimulant effects and concentration patterns of beneficial elements in plants. *Beneficial Chemical Elements of Plants: Recent Developments and Future Prospects* 2023, 58-102. <https://doi.org/10.1002/9781119691419.ch4>

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas ex-change of leaves. *Planta* Berlin 1981, 153, 4, 376-387.

YAN, L., RIAZ, M., LI, S., CHENG, J., JIANG, C. Harnessing the power of exogenous factors to enhance plant resistance to aluminum toxicity; a critical review. *Plant Physiology and Biochemistry* 2023. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108064>

ZAHRA, N., HAFEEZ, M.B., KAUSAR, A., AL ZEIDI, M., ASEKOVA, S., SIDDIQUE, K.H., FAROOQ, M. Respostas fotossintéticas de plantas sob estresse de seca: efeitos e manejo. *Journal of Agronomy and Crop Science* 2023, 209 (5), 651-672. <https://doi.org/10.1111/jac.12652>

ZENG, Y., MOLNÁROVÁ, M., MOTOLA, M. Metallic nanoparticles and photosynthesis organisms: Comprehensive review from the ecological perspective. *Journal of Environmental Management* 2024, 358, 120858. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.120858>

WANG, Y., LI, P., SUN, W., ZHANG, T. Plant Cell Walls: Emerging Targets of Stomata Engineering to Improve Photosynthesis and Water Use Efficiency. *New Crops* 2024, 100021. <https://doi.org/10.1016/j.ncrops.2024.100021>