



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE CAMPINA GRANDE
CENTRO DE SAÚDE E TECNOLOGIA RURAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
FLORESTAIS
CAMPUS DE PATOS - PB**



FRANCISCO JOSÉ BASÍLIO ALVES

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE JUREMA-
PRETA (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO E
REIDRATAÇÃO**

PATOS - PB

2019

FRANCISCO JOSÉ BASÍLIO ALVES

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE JUREMA-
PRETA (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO E
REIDRATAÇÃO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais – UFCG, Campus de Patos/PB, na área de Ecologia e Manejo dos Recursos Naturais, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais.

Orientador: Prof. Dr. Antonio Lucineudo de Oliveira Freire

PATOS - PB

2019

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO CSRT DA UFCG

A474r

Alves, Francisco José Basílio

Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de jurema-preta (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret), submetidas ao déficit hídrico e reidratação / Francisco José Basílio Alves. – Patos, 2019.
47 f.: il; color.

Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal de Campina Grande, Centro de Saúde e Tecnologia Rural, 2019.

"Orientação: Prof. Dr. Antonio Lucineudo de Oliveira Freire".

Referências.

1. Trocas gasosas. 2. Tolerância a seca. 3. Espécie nativa. 4. Caatinga
- I. Título.

CDU 630*2

FRANCISCO JOSÉ BASÍLIO ALVES

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE JUREMA-
PRETA (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO E
REIDRATAÇÃO.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, da
Universidade Federal de Campina Grande, no CSTR, como parte das exigências para a
obtenção do Título de MESTRE em CIÊNCIAS FLORESTAIS.

Aprovada em: 29/03/2019



Prof. Dr. Antonio Lucineudo de Oliveira Freire

Universidade Federal de Campina Grande (UAEF/CSTR/UFCG)

(Orientador)



Prof. Dr. Kilson Pinheiro Lopes

Universidade Federal de Campina Grande (UATA/CCTA/UFCG)

(1º Examinador)



Prof. Dra. Ivonete Alves Bakke

Universidade Federal de Campina Grande (UAEF/CSTR/UFCG)

(2º Examinador)

DEDICO

Aos meus pais (*Francisco e Lúcia*), A minha esposa
Bruna e ao meu filho *Antônio Henrique*.

OFEREÇO

Aos meus irmãos (*João, Pedro e Cristina*),
Aos meus avôs paternos *Angelita e João (in memorian)*,
e aos maternos *Maria e Antonio (in memorian)*.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, por ter me dado toda força, coragem e determinação para alcançar essa conquista;

À minha família, que foi fundamental para concretização desse sonho, apoiando e dando forças para não desistir em meio a todas as dificuldades;

Ao meu grande orientador Prof. Dr. Antonio Lucineudo de Oliveira Freire, pela confiança, por todos os ensinamentos, pela amizade construída ao longo dessa jornada, pelas cobranças e contribuição direta para meu crescimento pessoal e profissional;

Aos membros da banca examinadora, Prof. Dr. Kilson Pinheiro Lopes e Prof. Dra Ivonete Alves Bakke, pela disponibilidade e contribuições a esta dissertação;

Ao funcionário do PPGCF, Paulo César, pela disponibilidade e atenção sempre que precisei;

Aos colegas de Turma Alex, Átila, Erik, Gabriela Gomes, Gabriela de Sá, Géssica, Ikallo, Maysa, Pedro, Ramom, Rosivânia e Whenderson;

Aos amigos Alexandre, Júlio César e Ediglécia, os quais me ajudaram no trabalho de campo e de laboratório;

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudos.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Teor relativo de água (TRA) das plantas de jurema-preta irrigadas (controle) e sob déficit hídrico	33
Figura 2	Taxa de transpiração (E), condutância estomática (g_s), taxa de fotossíntese (A) e concentração intercelular de CO_2 (C_i) das plantas de jurema-preta irrigadas (controle) e sob déficit hídrico.....	35
Figura 3	Eficiência intrínseca no uso da água (EUA_i) e razão de concentração intercelular e atmosférica de CO_2 (C_i/C_a) das plantas de jurema-preta irrigadas (controle) e sob déficit hídrico.....	38
Figura 4	Concentrações foliares de açúcares solúveis totais (A), proteínas (B) e aminoácidos livres totais (C) das plantas de jurema-preta irrigadas (controle) e sob déficit hídrico.....	40

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	11
2 REVISÃO DE LITERATURA	13
2.1 Caracterização geral do Bioma Caatinga.....	13
2.2 Jurema-preta (<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poiret).....	15
2.3 Fisiologia de plantas submetidas ao estresse hídrico	16
REFERÊNCIAS	20
CAPÍTULO 1 - RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE JUREMA-PRETA (<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poiret) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO	26
RESUMO	27
ABSTRACT	28
1 INTRODUÇÃO.....	28
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	30
2.1 Considerações gerais	30
2.2 Tratamentos, delineamento experimental e condução do experimento.....	30
2.3 Parâmetros avaliados	30
2.4 Delineamento experimental e análises estatísticas	32
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	32
4 CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS	42

ALVES, Francisco José Basílio. **Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de jurema-preta (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret) submetidas ao déficit hídrico e reidratação.** 2019. Dissertação de Mestrado em Ciências Florestais. CSTR/UFCG, Patos - PB. 2019. 46 p. il.

RESUMO

Quando submetidas às condições de estresse hídrico, dependendo da sua intensidade e duração, as plantas podem sofrer efeito negativo no seu status hídrico, promovendo o fechamento dos estômatos e, conseqüentemente, redução na taxa de fotossíntese, limitando o crescimento, podendo levar à morte das plantas. O objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de jurema-preta submetidas a condições variáveis de disponibilidade de água, durante a fase de viveiro. Plantas com doze meses de idade, mantidas em vasos plásticos contendo 5 kg do substrato composto da mistura de terra de sub-solo e esterco bovino (2:1), foram submetidas a dois tratamentos: irrigado (controle) e de déficit hídrico, o qual foi imposto através da suspensão da irrigação. Decorridos 7 dias do estresse, as plantas foram reidratadas. Foram avaliados o Teor Relativo de água (TRA), parâmetros estomáticos e as concentrações de solutos orgânicos. As plantas responderam rapidamente à suspensão da irrigação, promovendo o fechamento dos estômatos, causando redução na condutância estomática, taxa de transpiração e fotossíntese. A eficiência instantânea no uso da água das plantas sob déficit hídrico manteve-se elevada apenas até a metade do período em que a irrigação foi suspensa, declinando depois, até o último dia do déficit hídrico. O déficit hídrico causou o acúmulo de açúcares solúveis totais e aminoácidos totais, proporcionando o ajustamento osmótico e a manutenção de teor relativo de água em níveis considerados aceitáveis. Após a reidratação, as plantas apresentaram recuperação em todos os parâmetros avaliados, demonstrando que o nível de estresse imposto não causou danos irreversíveis nas células e tecidos.

Palavras-chave: Trocas gasosas, tolerância a seca, espécie nativa, Caatinga.

ALVES, Francisco José Basílio. **Physiological and biochemical responses of jurema-preta plants (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret) submitted to water deficit and rewatering.** 2019. Master Thesis in Forest Science. CSTR/UFCG, Patos - PB. 2019. 46 p. il.

ABSTRACT

When subjected to water stress conditions, depending on their intensity and duration, the plants may suffer a negative effect on their water status, promoting stomata closure and, consequently, a reduction in photosynthesis, limiting growth, which may lead to the death of plants. The objective of this work was to evaluate the physiological and biochemical responses of *jurema-preta* plants submitted to variable water availability conditions during the nursery stage. Twelve-month-old plants kept in plastic pots containing 5 kg of the substrate composed of the subsoil soil mixture and bovine manure (2:1) were submitted to two treatments: irrigated (control) and water deficit, which was imposed through the suspension of irrigation. After 7 days of stress, the plants were rehydrated. The relative water content (*RWC*), stomatal parameters and organic solutes contents were evaluated. The plants responded quickly to the irrigation suspension, promoting stomata closure, reducing stomatal conductance, transpiration and photosynthesis. The instantaneous efficiency in water use of plants under water deficit remained high only until the middle of the period when irrigation was suspended, and then declined until the last day of the water deficit. The water deficit promoted soluble sugars and total amino acids accumulations, providing osmotic adjustment and maintenance of *RWC* at acceptable levels. After rewatering, the plants showed recovery in all evaluated parameters, demonstrating that the level of stress imposed did not cause irreversible damages in the cells and tissues.

Keywords: Gas exchange, drought tolerance, native species, Caatinga.

1 INTRODUÇÃO GERAL

Considerado o único bioma exclusivamente brasileiro, a Caatinga está inserida na região semiárida do Nordeste brasileiro e, em alguns fragmentos de floresta do Estado de Minas Gerais. Apresenta vegetação xerófila, constituída de espécies caducifólias, capazes de tolerar longos períodos de estiagem.

Na região semiárida do Brasil, a distribuição das chuvas ocorre de forma irregular durante o ano, aliada ao problema das secas periódicas, limita de forma marcante o crescimento e a produtividade vegetal. Por ser um recurso natural que participa de processos vitais dos seres vivos, a água é indispensável no crescimento, desenvolvimento e nos processos químicos e bioquímicos das plantas, além de interferir diretamente na biodiversidade das espécies nos mais diversos ecossistemas.

A baixa disponibilidade de água, altas temperaturas e radiação solar elevada são alguns dos principais entraves à produtividade agrícola e florestal nas regiões tropicais. Assim, o entendimento dos efeitos do déficit hídrico nas plantas é vital para o desenvolvimento de melhores práticas de manejo e melhoramento genético das espécies vegetais. Quando submetidas às condições de estresse hídrico, dependendo da sua intensidade e duração, as plantas podem sofrer efeito negativo no seu status hídrico, promovendo o fechamento dos estômatos e, conseqüentemente, redução na taxa de fotossíntese, limitando o crescimento, podendo levá-las à morte.

Para exploração econômica do bioma Caatinga, é necessário que se utilizem espécies vegetais que consigam tolerar as condições adversas características desse bioma. As nativas já são fisiologicamente adaptadas às variações climáticas inerentes ao mesmo. No entanto, o comportamento das plantas submetidas a tal condição varia de acordo com a espécie, com a idade das plantas, bem como o grau de deficiência hídrica imposta. E, para sobreviver a essa condição adversa e garantir o crescimento, as plantas desenvolvem estratégias de adaptação, sejam elas morfológicas ou fisiológicas.

Considerada como uma das espécies mais representativas da caatinga, a jurema-preta (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret), pertencente à família Fabaceae-Mimosoideae, é uma espécie pioneira, heliófita, decídua, com potencial tecnológico para extração de taninos, produção de lenha e carvão, além de ser utilizada como forragem para alimentação de animais.

Com os recursos naturais tornando-se cada vez mais escassos, a produção de plantas nativas, tolerantes à seca, figura como uma prioridade na obtenção de alta produtividade. A

tolerância a seca é resultante de várias características (anatômicas, morfológicas, fisiológicas e moleculares), que são expressas separadamente e/ou simultaneamente dependendo do grau e da intensidade do estresse hídrico imposto. O cultivo de plantas tolerantes a deficiência hídrica garantirão renda para os produtores de regiões semiáridas (MATOS et al. 2014). Desta forma, é de extrema importância a exploração de espécies florestais diferentes das tradicionais (eucalipto e pinus) no intuito de tornar o setor menos vulnerável às condições edafoclimáticas (MATOS et al. 2018).

Apesar de ser reconhecidamente resistente à seca, são necessários estudos acerca dos aspectos fisiológicos e bioquímicos dessa resistência, principalmente na fase inicial de crescimento da planta. Tais informações são fundamentais no entendimento do comportamento dessas plantas às condições hídricas desfavoráveis, possibilitando a adoção de estratégias, durante a fase de viveiro, que possibilitem aumentar a tolerância das mesmas durante a fase de estabelecimento no campo.

Diante do exposto, essa pesquisa objetivou avaliar as respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de jurema-preta submetidas a condições variáveis de disponibilidade de água, durante a fase de viveiro.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Caracterização geral do Bioma Caatinga

Considerado um dos grandes biomas brasileiros, a Caatinga abrange uma área de aproximadamente 845.000 km², o que equivale a 11% do território brasileiro (MI, 2017) (Figura 1). Está distribuída em todos os estados do Nordeste do Brasil e em alguns fragmentos de vegetação no norte do estado de Minas Gerais, exceto no estado do Maranhão (BRASILEIRO, 2009; MMA, 2010).

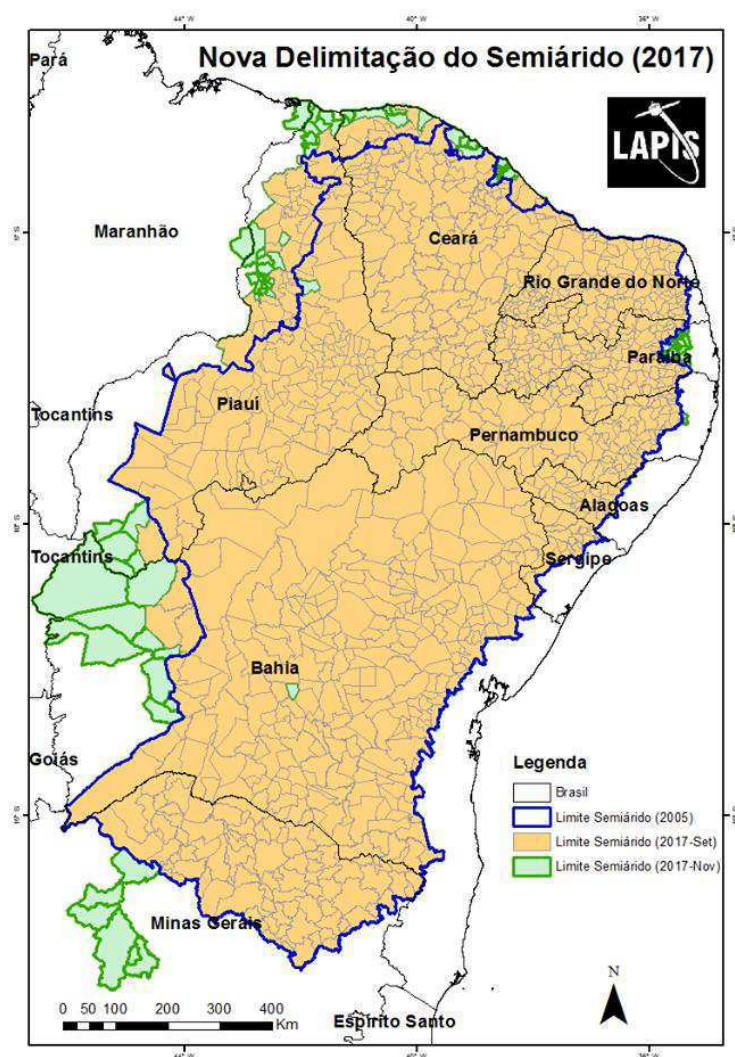


Figura 1. Nova delimitação do Semiárido.

Fonte: mundogeo.com

A região semiárida do Brasil caracteriza-se por apresentar terrenos cristalinos com baixa capacidade de infiltração e terrenos sedimentares que possuem uma boa reserva de água nas camadas mais profundas. Os solos, geralmente, são pouco desenvolvidos, ricos em minerais, rasos e pedregosos, com grande presença de microporos, o que afeta negativamente a infiltração da água, fator limitante ao desenvolvimento inicial das plantas nessa região (ALVES; ARAÚJO; NASCIMENTO, 2009).

Na área de inserção do semiárido nordestino, o regime pluviométrico é determinado pela grande variação espaço-temporal, com a ocorrência das chuvas concentradas nos meses de março a junho (RODRIGUES, 2007). A Caatinga apresenta grande biodiversidade, a qual está ameaçada devido ao acelerado processo de degradação causado pelas intervenções antrópicas (ARAÚJO, 2011). As espécies vegetais típicas da caatinga possuem mecanismos adaptativos, como a alta capacidade de regeneração por rebrota de troncos, cepas e raízes, elevadas taxas de crescimento em períodos de ocorrência de chuvas, além do processo de caducifolia, em que as plantas perdem suas folhas, contribuindo para evitar a perda excessiva de água por transpiração (RIEGELHAUPT; PAREYN; GARIGLIO, 2010).

O bioma Caatinga é constituído por um complexo vegetacional que abrange ambientes muito distintos, fisionomias diferentes e flora diversificada, cujo conhecimento encontra-se em estudos contínuos (ANDRADE et al., 2011). A vegetação da Caatinga é constituída predominantemente de espécies xerófitas, além de apresentar grande quantidade de plantas espinhosas, com porte arbustivo-arbóreo e árvores com folhas pequenas, adaptadas para reduzir a perda de água por transpiração (MEDEIROS; ARAÚJO; BRONSTERT, 2009). As peculiaridades dessa vegetação são determinadas pelos aspectos morfológicos, fisiológicos e ecológicos das plantas presentes. As espécies apresentam mecanismos de adaptação as condições edafoclimáticas do ambiente, tornando a vegetação tolerante às mais extremas condições ambientais a que estão submetidos os táxons. Esses mecanismos adaptativos são influenciados, principalmente, pela temperatura e pela disponibilidade de água, sendo este um dos fatores que mais limitam o desenvolvimento e a distribuição geográfica das espécies vegetais (COSTA et al., 2010).

Segundo Menezes et al. (2012), a perda de água e nutrientes na Caatinga é determinada pelos processos de queimadas, erosão do solo, escoamento e colheita de cultivos agrícolas e a pecuária extensiva. Considerando-se a grande variabilidade intrínseca do bioma, ações para assegurar o uso sustentável dos recursos naturais deveriam melhorar a resiliência e a manutenção dos ecossistemas. Sistema de uso do solo baseadas em espécies perenes, em detrimento das culturas anuais, devem ser mais adaptados para atenuar o aumento gradativo

da variação climática. Pesquisas de longa duração deveriam ser encorajadas no intuito de avaliar o potencial de uso sustentável da biodiversidade, seja nativa ou exótica.

2.2 Jurema-preta (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret)

Planta nativa do Semiárido Nordeste, porém não endêmica do Brasil, a jurema-preta (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret), é uma espécie pioneira, tolerante à seca, distribuída ecologicamente nos estados Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Alagoas, Bahia, Sergipe, Pernambuco e Paraíba (AZEVEDO et al., 2012). Também pode ser encontrada na região do norte da Venezuela e da Colômbia e vales secos do sul do México, Honduras e El Salvador. Apresenta grande potencial regenerador de solos erodidos e para colonização de áreas degradadas (AZEVEDO et al., 2014).

É uma árvore de pequeno porte, caracterizada pela presença de acúleos que cobrem seus ramos, apresentando casca e ramos de cor castanha escura. É perenifólia em quase todos os sítios da Caatinga, podendo ser também caducifólia tardia, mantendo suas folhas na estação seca, em regiões ou em anos com maior ocorrência de chuvas. Apresenta copa arredondada, densa, com folhas compostas. Apresenta sistema radicular pivotante e, também raízes superficiais que permitem seu desenvolvimento em solos erodidos e/ou em áreas degradadas, notadamente, na ocupação inicial e secundária dessas áreas (AZEVEDO et al., 2012).

Sua floração ocorre por um longo período do ano, principalmente, na época de estiagem das chuvas, com predominância nos meses de setembro a janeiro. Suas inflorescências são do tipo espiga, reunidas em flores pequenas, brancas e levemente perfumadas, fornecendo recursos florais, pólen e néctar, para muitas espécies apícolas, moscas, vespas e outros insetos (SILVA et al., 2012).

A exploração desordenada dessa espécie em ambientes áridos e semiáridos e seu potencial energético, medicinal e ecológico são fatores que lhe conferem destaque entre as plantas leguminosas da Caatinga (BEZERRA et al. 2011), além do elevado potencial forrageiro, sendo empregada na alimentação de ovinos e caprinos (FREITAS et al., 2010; BEZERRA et al. 2011).

Em relação ao potencial produtivo da espécie para alimentação animal, Pereira Filho et al. (2007), avaliando a altura de corte da jurema, constataram que quando se utiliza apenas caules com até 7mm de diâmetro, a produção média da matéria seca de folha em dois cortes, nos meses de março e agosto, variou de 252,3 a 533,4 kg/ha, e a de caule de 460,5 a 689,6 kg/ha, independentemente da planta ter sido cortada a 25, 50, 75 ou 100cm do solo.

Bakke et al. (2007), avaliando a produção e a qualidade da forragem de jurema-preta com e sem acúleos em plantio adensado, observaram que a produção anual de matéria seca atingiu 4.108 e 5.833 kg ha⁻¹, respectivamente, em plantas sem e com acúleos, de qualidade forrageira semelhante para os dois fenótipos estudados. Além disso, as plantas apresentaram teor médio de proteína bruta acima de 9,9±0,5%, valor superior o mínimo necessário para a manutenção animal, contribuindo com uma quantidade significativa de volumoso para a manutenção de ruminantes na estação seca.

Embora a jurema-preta possua toda essa potencialidade, apresenta efeito alelopático, o que pode limitar o crescimento de outras espécies vegetais próximas a ela. Neste sentido, Silveira; Maia e Coelho (2012) e Oliveira et al. (2014), relataram que os extratos aquosos de jurema-preta exerceram efeitos fitotóxicos negativos sobre a germinação e desenvolvimento de plântulas de alface.

2.3 Fisiologia de plantas submetidas ao estresse hídrico

A seca é um fenômeno edafoclimático, caracterizado pela distribuição irregular das chuvas em um determinado período de tempo (AL-TIMIMI; AL-JIBOORI, 2013) que afeta as plantas em vários estágios, desde células e órgãos, até atingir toda a planta (SKIRYCZ; INZÉ, 2010). Em virtude de a água ser um elemento fundamental para a vida e o crescimento do vegetal, além de ser essencial para a manutenção da turgescência celular (GONÇALVES, 2013), a redução de sua disponibilidade às plantas desencadeia uma série de respostas, causando alterações na expressão genética e no metabolismo das células. Quando mantidas sob condição de déficit hídrico, a primeira alteração que ocorre nas plantas é a redução da turgescência celular, ocasionando imediatamente a redução do crescimento. Isso acarreta redução na área foliar, e com o fechamento dos estômatos as plantas podem apresentar respostas mais rápidas, acelerando os processos de senescência e abscisão foliar (TAIZ; ZEIGER, 2009).

O estresse causado pela deficiência hídrica interfere diretamente nos processos fisiológicos e bioquímicos das plantas e é o fator ambiental que mais afeta o crescimento e a produção dos vegetais em todo o mundo (MANAVALAN et al., 2009; MOTA; CANO, 2016).

Quando ocorre redução da umidade do solo, diminuindo o potencial hídrico e o turgor das células das raízes, há a produção de ácido abscísico (ABA), que é transportado para as folhas, onde, além de mediar as relações hídricas, promove o fechamento estomático,

limitando as trocas gasosas e o crescimento foliar (BEDON et al., 2011; PINHEIRO; CHAVES, 2011). Esse fechamento dos estômatos é um dos primeiros processos induzidos pelo estresse hídrico nas plantas, reduzindo a taxa assimilatória líquida de CO₂, resultando em redução do acúmulo de biomassa seca, comprometendo o crescimento da planta (CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009).

A redução da abertura dos estômatos tem sido observada por muitos autores como sendo uma das respostas diretas ao estresse hídrico, a qual serve como um mecanismo de diminuída perda de água por transpiração e o risco de morte por desidratação (CORDEIRO et al., 2009; SILVA et al., 2009; WARREN; ARANDA; CANO, 2011; ALBUQUERQUE et al., 2013). Como resultado desse fechamento estomático ocorrerá reduções na condutância estomática e transpiração (GOMES et al., 2008; SURESH et al., 2010). Sendo frequentemente considerado como uma resposta fisiológica antecipada às condições de baixa disponibilidade de água, o fechamento estomático resulta em diminuição da taxa assimilatória líquida de CO₂, limitando a disponibilidade de CO₂ no mesófilo das folhas (VARONE et al., 2012). De acordo com Galmés, Medrano e Flexas (2007), as restrições impostas pela condutância estomática reduzida e taxa de assimilação de CO₂ são tipicamente seguidas por um decréscimo na razão de concentração atmosférica e intercelular de CO₂ (Ca/Ci), de tal forma que o aparato fotossintético não é afetado, diminuindo apenas a concentração interna de CO₂.

Além do fechamento estomático, ocorre também aumento da síntese de osmoprotetores (prolina e açúcares) (FANAEI et al., 2009) e uma redução na eficiência do aparato fotoquímico do fotossistema II, dada pela relação entre a fluorescência variável e máxima - F_v /F_m (MOSETI; DINTWE, 2011).

Por outro lado, a análise quali-quantitativa da absorção e aproveitamento da energia da luz pelo fotossistema II tem sido estudada para averiguar possíveis relações da deficiência hídrica com a capacidade fotossintética e a diminuição da assimilação de CO₂ atmosférico (GONÇALVES et al., 2009; LAGE-PINTO et al., 2012; ESPOSTI, 2013).

A fluorescência da clorofila *a* é um método não invasivo que tem sido amplamente utilizado na avaliação das respostas das plantas aos estresses ambientais em virtude da sua confiabilidade, rapidez e fácil mensuração. Este método permite a obtenção de informações básicas sobre o estado do aparelho fotossintético, considerando aspectos funcionais e estruturais, principalmente do fotossistema II (FSII), além disso, se apresenta como método sensível para a identificação e quantificação das alterações fisiológicas induzidas no aparato fotossintético (OUKARROUM et al., 2007; THOREN; THOREN; SCHMIDHALTER,

2010). Através da mensuração da fluorescência da clorofila *a*, tem sido possível determinar, mensurar, e verificar o estresse de plantas antes que os sintomas se tornem evidentes nas folhas, principalmente sintomas relacionados a deficiência hídrica (CHRISTEN et al., 2007).

Em condições de déficit hídrico severo, as plantas desencadeiam processos de proteção, sendo o ajustamento osmótico um dos principais mecanismos fisiológicos de tolerância, auxiliando na manutenção da turgescência celular (MARIJUAN; BOSCH, 2013). Esse mecanismo proporciona a proteção por curtos períodos de estresse, mantendo o metabolismo das plantas quando as condições não tendem a se estabilizar. Tal ajuste se estabelece mediante o acúmulo de solutos compatíveis, ou osmoprotetores, no vacúolo ou no citosol, como a prolina e a glicina betaína, que favorecem a estabilidade do equilíbrio hídrico e a preservação da integridade de proteínas, enzimas e membranas celulares (ASHRAF et al., 2011).

Esses solutos têm função osmoprotetora contra substâncias tóxicas do metabolismo, resultantes do déficit hídrico (MARIJUAN; BOSCH, 2013). Ainda segundo esses autores, a acumulação de solutos compatíveis não é prejudicial ao metabolismo celular e, por aumentar o gradiente de potencial osmótico no interior das células, favorece a manutenção da absorção de água e a turgescência das células, o que concorre para a continuidade dos processos fisiológicos, ainda que em níveis mais baixos.

Dentre os solutos que se acumulam, pode-se destacar os açúcares solúveis, proteínas e aminoácidos livres; porém, a quantidade e o tipo de soluto acumulado depende espécie vegetal e do tempo que a planta fica submetida ao estresse (SIRCELJ et al., 2007; CHEN et al., 2010; HAMEED et al., 2011; NIO et al., 2011). Aumento de proteínas na concentração foliar tem sido observado sob condições de deficiência hídrica. Provavelmente essa resposta ocorre devido à produção de enzimas antioxidantes ou e desidrinas (proteínas de estresse), as quais influenciam diretamente nas respostas das plantas e tolerância a estresses abióticos, contribuindo para evitar a desidratação da planta (HAMEED et al., 2011; HANIN et al., 2011; SILVA, 2011).

A prolina, que é aminoácido não protéico, a glicina betaina (composto quartenário de amônio) e o manitol (açúcar-alcool) e o açúcar trealose são os solutos orgânicos mais estudados e com maior probabilidade de favorecer o desenvolvimento de plantas com maior tolerância ao estresse (SILVEIRA et al, 2010). A prolina é o soluto compatível mais pesquisado, devido à sua suscetibilidade de respostas às condições de estresse (TROVATO et al, 2008; VERBRUGGEN; HERMANS, 2008; ASHRAF et al, 2011).

De acordo com Verbruggen & Hermans (2008), o conteúdo de prolina nas plantas sob estresse hídrico pode aumentar até 100 vezes, quando comparadas às plantas que se desenvolvem em condições ambientais favoráveis. Dessa forma, o acúmulo desse composto nas plantas fornece um parâmetro confiável para seleção de plantas tolerantes às condições de deficiência hídrica.

Em pesquisas realizadas por Cvikrová et al. (2013) e Filippou et al. (2014), foi constatado que o aumento nos teores de prolina amenizam os efeitos do estresse hídrico, sendo esse acúmulo principalmente via síntese “*de novo*” (VOETBERG; SHARP, 1991) associada à inibição da oxidação da prolina (PENG; LU; VERMA, 1996). Embora existam diversos estudos sobre sua acumulação sob várias condições de estresse, ainda não se tem conhecimento se esse acúmulo sempre ocorre em todas as espécies (TROVATO et al., 2008; ASHRAF et al., 2011; SZÁBADOS et al., 2011).

Dichio et al. (2009) em plantas de *Olea europea*, verificaram aumento nas concentrações de manitol, glicose e sacarose, os quais contribuíram para equilibrar o potencial osmótico e posterior ajustamento osmótico dessas plantas. Em plantas de juazeiro (*Ziziphus joazeiro*) foi observado aumento nas concentrações de açúcares solúveis totais à medida que a disponibilidade de água reduzia (SILVA, 2011).

REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, M. P. F.; MORAES, F. K. C.; SANTOS, R. I. N.; CASTRO, G. L. S.; RAMOS, E. M. L. S.; PINHEIRO, H. A. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a deficit hídrico e reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 48, n. 1, p. 9-16, 2013.
- AL-TIMIMI, Y. K.; AL-JIBOORI, M. H. Assessment of spatial and temporal drought in Iraq during the period 1980-2010. **International Journal of Energy and Environment**, Najaf, v. 4, n. 2, p. 291-302, 2013.
- ALVES, J. J. A.; ARAÚJO, M. A.; NASCIMENTO, S. S. Degradação da Caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 22, n. 03, p. 126-135, 2009.
- ARAÚJO, S. M. S. A Região Semiárida do Nordeste do Brasil; Questões Ambientais e possibilidades de Uso Sustentável dos Recursos. **Rios Eletrônica–Revista Científica da FASETE**. v. 5, 2011.
- ASHRAF, M.; AKRAM, N.A.; ALQURAINY, F.; FOOLAD, M.R. Drought tolerance: roles of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. **Advances in Agronomy**, v. 111, p. 249-296, 2011.
- AZEVÊDO, S. M. A; BAKKE, I. A; BAKKE, O. A; FREIRE, A. L. O. Crescimento de plântulas de jurema-preta (*Mimosa tenuiflora* (Wild) Poiret) em solos de áreas degradadas da caatinga. **Engenharia Ambiental**, Espírito Santo do Pinhal, v. 9, n. 3, p. 150-160, 2012.
- AZEVEDO, C. F.; BRUNO, R. L. A.; QUIRINO, Z. G. M. **Manual de frutos, sementes e plântulas de espécies arbóreas da Caatinga**. Brasília: Editora Kiron, 2014.
- BAKKE, I. A.; BAKKE, O. A.; ANDRADE, A. P.; SALCEDO, I. H. Forage yield and quality of a dense thorny and thornless" jurema-preta" stand. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 341-347, 2007.
- BEDON, F.; MAJADA, J.; FEITO, I.; CHAUMEIL, P.; DUPUY, J. W.; LOMENECH, A, M.; BARRE, A.; GION, J. M.; PLOMION, C. Interaction between environmental factors affects the accumulation of root proteins in hydroponically grown *Eucalyptus globulus* (Labill.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, n. 1, p. 69-76, 2011.
- BEZERRA, D. A. C.; RODRIGUES, F. F. G.; COSTA, J. G. M.; PEREIRA, A. V.; SOUSA, E. O.; RODRIGUES, O. G. Abordagem fitoquímica, composição bromatológica e atividade antibacteriana de *Mimosa tenuiflora* (Wild) Poiret e *Piptadenia stipulacea* (Benth) Ducke. **Acta Scientiarum: Biological Sciences**, v. 33, n. 1, p. 99-106, 2011.
- BRASILEIRO, R. S. Alternativas de desenvolvimento sustentável no semiárido nordestino: da degradação à conservação. **Revista Scientia Plena**, Aracaju, v. 5, n. 5, p. 1-12, 2009.

- CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 551-560, 2009.
- CHAVES, M. M.; ZARROUK, O.; FRANCISCO, R.; COSTA, J. M.; SANTOS, T.; REGALADO, A. P.; RODRIGUES, M. L.; LOPES, C. M. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. **Annals of Botany**, v. 105, n. 5, p. 661- 676, 2010.
- CHEN, J. W; ZHANG, Q.; LI, X. S.; CAO, K. F. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. **Tree Physiology**, v. 30, p. 876-885, 2010.
- CHRISTEN, D.; SCHÖNMANN, S.; JERMINI, M.; STRASSER, R. J.; DÉFAGO, G. Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 504-514, 2007.
- CORDEIRO, Y. E. M.; PINHEIRO, H. A.; SANTOS FILHO, B. G.; CORRÊA, S. S.; SILVA, J. R. R.; DIAS-FILHO, M. B. Physiological and morphological responses of young mahogany (*Swietenia macrophylla* King) plants to drought. **Forest Ecology and Management**, v. 258, p. 1449-1455, 2009.
- COSTA, C. C. A.; CAMACHO, R. G. V.; MACEDO, I. D.; SILVA, P. C. M. Análise comparativa da produção de serapilheira em fragmentos arbóreos e arbustivos em área de caatinga na flona de Açú-RN. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 34, n. 2, p. 259-265, 2010.
- CVIKROVÁ, M.; GEMPERLOVÁ, L.; MARTINCOVÁ, O.; VANKOVÁ, R. Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.73, p.7-15, 2013.
- DICHIO, B.; MARGIOTTA, G.; XILOYANNIS, C.; BUFO, S.A.; SOFO, A.; CATALD, T.R.I. Changes in water status and osmolyte contents in leaves and roots of olive plants (*Olea europaea* L.) subject to water deficit. **Trees**, v. 23, p. 247-256, 2009.
- ESPOSTI, M. S. O. D. **Estresse hídrico em duas espécies arbóreas de diferentes estágios sucessionais**. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual Do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes – RJ, 2013. 46 f.
- FANA EI, H. R.; GLAVIA, M.; KAFIB, M.; BONJARA, A.G. Amelioration of water stress by potassium fertilizer in two oilseed species. **International Journal of Plant Production**, v. 3, n. 2, p. 41-54, 2009.
- FILIPPOU, P.; BOUCHAGIER, P.; SKOTTI, E.; FOTOPOULOS, V. Proline and reactive oxygen/nitrogen species metabolism is involved in the tolerant response of the invasive plant species *Ailanthus altissima* to drought and salinity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 97, p. 1-10, 2014

FREITAS, A. D. S.; SAMPAIO, E. V. S. B.; SANTOS, C. E. R. S.; FERNANDES, A. R. Biological nitrogen fixation in tree legumes of the Brazilian semi-arid caatinga. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 3, p. 344-349, 2010.

GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. **New Phytologist**, Oxford, v. 175, n. 4, p. 81–93, 2007.

GOMES, F. P.; OLIVA, M. A.; MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A. A. F.; LEITE, H. G.; AQUINO, L. A. Photosynthetic limitations in leaves of young brazilian green dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. 'nana') palm under well-watered conditions or recovering from drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 195-204, 2008.

GONÇALVES, J.F.C.; SILVA, C.E.M.; GUIMARÃES, D.G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n.1, p.8-14, 2009.

GONÇALVES, J. G. R. **Identificação de linhagens de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) tolerantes à seca**. Tese (Doutorado em Agricultura Tropical e Subtropical) – Instituto Agronômico de Campinas, Campinas, 2013. 82f.

HAMEED, A.; BIBI, N.; AKHTER, J.; IQBAL, N. Differential changes in antioxidants, proteases, and lipid peroxidation in flag leaves of wheat genotypes under different levels of water deficit conditions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, p. 178-185, 2011.

HANIN, M.; BRINI, F.; EBEL, C.; TODA, Y.; TAKEDA, S.; MASMOUDI, K. Plant dehydrins and stress tolerance. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, p. 1503-1509, 2011.

LAGE-PINTO, F.; BERNINI, E.; OLIVEIRA, J, G.; VITÓRIA, A, P. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 24, n. 2, p. 95- 106, 2012.

MANAVALAN, L. P.; GUTTIKONDA, S.K.; TRAN L.S.P.; NGUYEN, H.T. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. **Plant and Cell Physiology**, v. 50, p. 1260-1276, 2009.

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

MATOS F. S.; TORRES JUNIOR, H. D.; ROSA, V. R, SANTOS P. G. F.; BORGES, L. F. O.; RIBEIRO, R. P. Estratégia morfofisiológica de tolerância ao déficit hídrico de mudas de pinhão manso. **Magistra**, Cruz das Almas, v. 26, n. 1, p.19-27, 2014.

MATOS. F. S.; TORRES JUNIOR, H. D.; ROSA, V. R.; SANTOS, P. G. F.; BORGES, L. F. O.; RIBEIRO, R. P.; NEVES, T. G.; CRUVINEL, C. K. L. Estratégia morfofisiológica de tolerância ao déficit hídrico de mudas de pinhão manso. **Magistra**, Cruz das Almas, v. 26, n. 1, p. 19-27, 2017.

MENEZES, R S. C.; SAMPAIO, E.V. S. B.; GIONGO, V.; PÉREZ-MARIN, A. M. Biogeochemical cycling in terrestrial ecosystems of the Caatinga Biome. **Brazilian Journal of Biology**, São Paulo, v. 72, n. 3, p. 643-653, 2012.

MINISTÉRIO DA INTEGRAÇÃO NACIONAL-MI. **Nova delimitação do semiárido brasileiro**. 2017. Disponível em <http://www.mi.gov.br/c/document_library/get_file?uuid=0aa2b9b5-aa4d-4b55-a6e1-82faf0762763%20&groupId=24915>. Acesso em: 26 fev. 2019.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). **Monitoramento dos biomas brasileiros: Bioma Caatinga**. CENTRO DE SENSORIAMENTO REMOTO – CSR/IBAMA, Brasília: MMA, 2010.

MOSETI, B.; DINTWE, K. Effect of water stress on photosynthetic characteristics of two sorghum cultivars. **The African Journal of Plant Science and Biotechnology**, v. 5, p. 89-91, 2011. Special Issue.

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

NIO, S.A.; CAWTHRAY, G.R.; WADE, L.J.; COLMER, T.D. Pattern of solutes accumulation during leaf osmotic adjustment as related to duration of water deficit for wheat at the reproductive stage. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, p. 1126-1137, 2011.

OLIVEIRA, M. F.; SOUSA, F. A.; OLIVEIRA, K. R. M.; ALVINO, F. C. G.; GÓIS, D. S.; LOPES, K. P. Potencial alelopático de extratos aquosos de folhas de *Mimosa tenuiflora* e semente de *Achyrocline satureioides* sobre a germinação e desenvolvimento de plântulas de alface. **Agropecuária Científica no Semiárido**, Patos, v. 10, n. 3, p. 26-33, 2014.

OUKARROUM, A.; EL MADIDI, S.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R. J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 438-446, 2007.

PENG,Z.; LU,Q. ; VERMA, D.P.S. Reciprocal regulation of delta(1)-pyrroline-5- carboxylate synthetase and proline dehydrogenase genes controls proline levels during and after osmotic stress in plants. **Molecular and General Genetics**, v. 253, n. 3, p. 334-341, 1996.

PEREIRA FILHO, J.M.; VIEIRA, E.L.; KALAMAK, A.; SILVA, M.F. Ruminal disappearance of *Mimosa tenuiflora* hay treated with sodium hidroxide. **Archivos de Zootecnia**, v. 56, n. 216, p. 959-962, 2007.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 869-882, 2011.

RIEGELHAUPT, E. M.; PAREYN, F. G. C.; GARIGLIO, M. A. O manejo florestal como ferramenta para o uso sustentável e conservação da caatinga. In: GARIGLIO, M. A.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CESTARO, L. A.; KAGEYAMA, P. Y. (Eds.). **Uso sustentável e**

conservação dos recursos florestais da caatinga. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro. 2010. Pp 349-367.

RODRIGUES, J. O. **Equações intensidade–duração– frequência de chuvas para os municípios de Fortaleza e Pentecoste, Ceará.** Monografia (Graduação em Agronomia) - Universidade Federal do Ceará. Fortaleza, 2007. 64 f.

SKIRY CZ, A.; INZÉ, D. More from less: plant growth under limited water. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 21, n. 2, p. 197–203, 2010.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J.; VALE, F. H.; ARAÚJO, F. P. D.; PIMENTA, M. A. Stomatal changes induced by intermittent drought in four umbu tree genotypes. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.21, n.1, p.33-42, 2009.

SILVA, M. A. V. **Caracterização fisioanatômica e bioquímica do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Mart.) submetido ao déficit hídrico.** Tese (Doutorado em Ciências Florestais). Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2011. 159f.

SILVA, C. M.; SILVA, C. I. HRNCIR, M.; QUEIROZ, R. T.; FONSECA, V. L. I. **Guia de plantas visitadas por abelhas na caatinga.** 1ª ed. Fortaleza, CE: Editora Fundação Brasil Cidadão, 2012.

SILVEIRA, J. A. G.; SILVA, S. L. F.; SILVA, E. N.; VIÉGAS, R. A. Mecanismos biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas. **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**, v. 1, p. 161-18, 2010.

SILVEIRA, P. F.; MAIA, S. S. S.; COELHO, M. F. B. Atividade alelopática do extrato aquoso de sementes de jurema-preta na germinação de alface. **Revista de Ciências Agrárias**, Recife, v. 54, n. 2, p. 101-106, 2012.

SIRCELJ, H.; TAUSZB, M.; GRILL, D.; BATIC, F. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. **Scientia Horticulturae**, v. 113, p. 362-369, 2007.

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; RAMACHANDRUDU, K.; MATHUR, R. K. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 430-436, 2010.

SZÁBADOS, L.; KOVACS, H.; ZILBERSTEIN, A.; BOUCHEREAU, A. Plants in extreme environments: Importance of protective compounds in stress tolerance. **Advances in Botanical Research**, v. 57, n. 4, p. 105-150, 2011

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal.** 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 848p.

THOREN, D.; THOREN, P. SCHMIDHALTER, U. Influence of ambient light and temperature on laser-induced chlorophyll fluorescence measurements. **European Journal of Agronomy**, v. 32, p. 169-176, 2010.

TROVATO, M.; MATTIOLI, R.; COSTANTINO, P. Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. **Rendiconti Lincei**, v. 19, p. 325-346, 2008.

VARONE, L.; CARBO, M. R.; CARDONA, C.; GALLÉ, A.; MEDRANO, A.; GRATANI, L.; FLEXAS, J. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of Mediterranean species pre-conditioned and aged in nurseries: Different response to water stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 75, p. 235-247, 2012.

VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. **Amino Acids**, v. 35, p. 753-759, 2008.

VOETBERG, G.S.; SHARP, R.E. Growth of the maize primary root at low water potentials. 3. role of increased proline deposition in osmotic adjustment. **Plant Physiology**, v. 96, p. 1125-1130, 1991.

WARREN, C.R.; ARANDA, I.; CANO, F.J. Responses to water stress of gas exchange and metabolites in Eucalyptus and Acacia spp. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, p. 1609-1629, 2011.

CAPÍTULO 1:

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE JUREMA- PRETA (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE JUREMA-PRETA (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret) SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO

RESUMO - Quando submetidas às condições de estresse hídrico, dependendo da sua intensidade e duração, as plantas podem sofrer efeito negativo no seu status hídrico, promovendo o fechamento dos estômatos e, conseqüentemente, redução na taxa de fotossíntese, limitando o crescimento, podendo levar à morte das plantas. O objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de *Mimosa tenuiflora* submetidas a condições variáveis de disponibilidade de água, durante a fase de viveiro. Plantas com doze meses de idade, mantidas em vasos plásticos contendo 5 kg do substrato composto da mistura de terra de sub-solo e esterco bovino (2:1) foram submetidas a dois tratamentos: o irrigado (controle) e de déficit hídrico, o qual foi imposto através da suspensão da irrigação. Decorridos sete dias do estresse, as plantas foram reidratadas. Foram avaliados o Teor Relativo de água (TRA), parâmetros estomáticos e as concentrações de solutos orgânicos. As plantas responderam rapidamente à suspensão da irrigação, promovendo o fechamento dos estômatos, causando redução na condutância estomática, taxa de transpiração e fotossíntese. A eficiência instantânea no uso da água das plantas sob déficit hídrico manteve-se elevada apenas até a metade do período em que a irrigação foi suspensa, declinando depois, até o último dia do déficit hídrico. O déficit hídrico causou o acúmulo de açúcares solúveis totais e aminoácidos totais, proporcionando o ajustamento osmótico e a manutenção de teor relativo de água em níveis considerados aceitáveis. Após a reidratação, as plantas apresentaram recuperação em todos os parâmetros avaliados, demonstrando que o nível de estresse imposto não causou danos irreversíveis nas células e tecidos.

Palavras-chave: Trocas gasosas, tolerância à seca, espécie nativa, Caatinga.

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL RESPONSES OF JUREMA-PRETA PLANTS (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) poiret) SUBMITTED TO WATER DEFICIT AND REWATERING

ABSTRACT - When subjected to water stress conditions, depending on their intensity and duration, the plants may suffer a negative effect on their water status, promoting the closure of the stomata and, consequently, a reduction in the rate of photosynthesis, limiting growth, which may lead to the death of plants. The objective of this work was to evaluate the physiological and biochemical responses of *Mimosa tenuiflora* plants submitted to variable water availability conditions during the nursery stage. Twelve-month-old plants kept in plastic pots containing 5 kg of the substrate composed of the subsoil soil mixture and bovine manure (2: 1) were submitted to two treatments: irrigated (control) and water deficit, which was imposed through the suspension of irrigation. After 7 days of stress, the plants were rehydrated. The relative water content (*RWC*), stomatal parameters and the concentrations of organic solutes were evaluated. The plants responded quickly to the irrigation suspension, promoting the closure of the stomata, reducing stomatal conductance, transpiration and photosynthesis. The instantaneous efficiency in water use of plants under water deficit remained high only until the middle of the period when irrigation was suspended, and then declined until the last day of the water deficit. The water deficit promoted total soluble sugars and amino acids accumulation, providing osmotic adjustment and maintenance of *RWC* at acceptable levels. After rewatering, the plants showed recovery in all evaluated parameters, demonstrating that the level of stress imposed did not cause irreversible damages in the cells and tissues.

Keywords: Gas exchange, drought tolerance, native species, Caatinga.

1INTRODUÇÃO

A jurema-preta (*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret.) é uma das espécies de maior ocorrência no semiárido nordestino, distribuída ecologicamente nos estados do Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Alagoas, Bahia, Sergipe, Pernambuco e Paraíba. Pertencente à família Mimosaceae, é nativa do Bioma Caatinga, porém, não endêmica da região, podendo ser encontrada também no norte da Venezuela e da Colômbia e em regiões secas do sul do México, Honduras e El Salvador (AZEVEDO et al., 2012; MAIA, 2004).

É uma espécie tolerante à seca, com grande capacidade de rebrota anual, além de ser utilizada como fonte energética devido à ótima qualidade da lenha e do carvão produzido com sua madeira. Além disso, pode favorecer a regeneração de plantas que se desenvolvem sob seu dossel, contribuindo dessa forma na regeneração de solos erodidos, além de ser indicada para programas de restauração ecológica (PATERNO et al., 2016; SANTOS et al., 2011; OLIVEIRA et al., 2006).

Em regiões tropicais, as secas estão frequentemente associadas à elevada radiação solar (GOUVÊA; MARENCO, 2018) que, aliada à baixa capacidade dos solos da Caatinga, diminuem a capacidade de armazenamento de água nesse bioma. Essa situação tende a se agravar diante das mudanças climáticas globais pelo qual está passando o nosso planeta. Em sua revisão acerca das projeções climáticas sobre o Nordeste Brasileiro, citando alguns autores, Guimarães et al. (2016) relatam que essa é uma região com considerável vulnerabilidade às mudanças climáticas e está sujeita às alterações na distribuição de eventos extremos, veranicos, distribuição espacial de chuvas, etc. Daí a necessidade de que se conheça melhor as estratégias fisiológicas desenvolvidas pelas plantas dessa região para conseguir sobreviver sob tal cenário.

As espécies vegetais que habitam regiões de clima semiárido respondem ao déficit hídrico desenvolvendo estratégias e/ou mecanismos de escape ou de tolerância à seca (ARAÚJO, 2005). Por estarem sujeitas a longos períodos de seca, ocorrem alterações nos processos fisiológicos, bioquímicos, moleculares e morfológicos em virtude do reduzido potencial hídrico foliar. Dentre essas modificações fisiológicas, o fechamento dos estômatos assume posição de destaque, causando redução na condutância estomática, transpiração e taxa de fotossíntese, ocasionando diminuição no crescimento das espécies (PORTES et al., 2006; GOMES et al., 2004; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; SILVA et al., 2002). Além disso, ocorre diminuição na síntese de proteínas protetivas (CHOUDHURY et al., 2017) e, como estratégia de sobrevivência, as plantas podem promover o ajustamento osmótico, através do acúmulo de solutos osmoticamente compatíveis, garantindo a manutenção da turgescência celular, evitando a morte dos tecidos (NIO et al., 2011; SIRCELJ et al., 2007).

Vários autores têm desenvolvido pesquisas para avaliar os efeitos do déficit hídrico sobre as trocas gasosas em espécies florestais (OLIVEIRA et al., 2017; MOURA et al., 2016; OLIVEIRA et al., 2016; COSTA et al., 2015). No entanto, são escassas as pesquisas com plantas nativas da Caatinga sobre essa temática, necessitando-se cada vez mais pesquisas que forneçam essas informações.

Nesse sentido, desenvolveu-se este trabalho com o objetivo de avaliar as respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de jurema-preta submetidas ao déficit hídrico progressivo e posterior reidratação. A hipótese é que a diminuição da disponibilidade de água no solo promova a redução na taxa de fotossíntese em jurema-preta em virtude do fechamento dos estômatos, ocorrendo, no entanto, acúmulo de solutos osmoticamente ativos, possibilitando a manutenção da hidratação dos tecidos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Considerações gerais

O experimento foi conduzido em ambiente telado, no Viveiro Florestal da Unidade Acadêmica de Engenharia Florestal, Centro de Saúde e Tecnologia Rural, Universidade Federal de Campina Grande (CSTR/UFCG), localizado na cidade de Patos-PB, coordenadas geográficas 7°1'28'' S e 37°16'48'' O, e 242m de altitude.

As sementes de jurema-preta, coletadas em árvores mantidas no CSTR/UFCG, foram submetidas à quebra da dormência tegumentar de acordo com metodologia de Bakke et al. (2006) e em seguida colocadas para germinar em tubetes cônicos (125 cm³) contendo o substrato composto da mistura de terra de sub-solo e esterco bovino, proporção 2:1. Decorridos 30 dias após a emergência, as mudas foram transferidas para vasos plásticos contendo 5 kg do substrato supracitado. A irrigação foi realizada diariamente, procurando-se manter a umidade do substrato próxima a 70% da capacidade de retenção, a qual foi determinada através de pesagem.

As plantas foram mantidas nessa condição até atingirem um ano de idade, quando os tratamentos foram iniciados. Essas plantas apresentavam altura média de 1 metro.

2.2 Tratamentos, delineamento experimental e condução do experimento

Atingida a idade acima, as plantas foram divididas em dois grupos, em que um grupo continuou sendo irrigado normalmente (tratamento irrigado) e outro teve a irrigação suspensa (tratamento de déficit hídrico).

O tratamento de déficit hídrico persistiu até que se percebesse que a fotossíntese das plantas atingiu valores próximos de zero, o que aconteceu no 7º dia após a suspensão da irrigação. Decorrido esse tempo, houve a retomada do fornecimento de água às plantas, até que a taxa de fotossíntese das plantas do tratamento de estresse hídrico atingisse valores próximos aos observados nas plantas do tratamento controle, o que se deu três dias após a reidratação.

2.3 Parâmetros avaliados

Durante o período de imposição do déficit hídrico e após a reidratação, foram analisados, diariamente:

- **Teor relativo de água (TRA):** amostras de folhas foram submetidas à pesagem, obtendo-se o peso da matéria fresca (PF). Em seguida, colocadas entre duas folhas de papel de

germinação, em placas de Petri, e hidratadas em água gelada, e colocadas em geladeira até completa hidratação. Ao atingir esse ponto, foram retiradas, secas levemente e pesadas para determinação do peso da matéria túrgida (PT). Posteriormente, foram colocadas em estufa para secagem (70 °C, durante 72 horas) e depois pesadas, para determinar o peso da matéria seca (PS). O Teor relativo de água foi calculado através da fórmula $TRA = [(PF - PS)/(PT - PS)] \times 100$ (WEATHERLEY, 1950).

- **Avaliações estomáticas:** Com o auxílio do analisador portátil de fotossíntese LCpro-SD (ADC BioScientific Ltd.), foram medidas a taxa de transpiração (E), condutância estomática (gs), taxa de fotossíntese (A) e a concentração interna de CO_2 (C_i), calculando-se também a razão de concentração intercelular e atmosférica de CO_2 (C_i/C_a). As leituras foram realizadas em folíolos completamente expandidos inseridos no terceiro nó a partir do ápice das plantas, entre 10:00 e 11:00 horas da manhã, e a intensidade da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) sobre as folhas foi fixada em $1200 \mu mol m^{-2} s^{-1}$. A Eficiência intrínseca no uso da água (EU_{Ai}) foi obtida pela razão A/gs .

- **Concentrações de solutos orgânicos:** Para a obtenção do extrato a ser utilizado nas análises dos teores de açúcares totais, proteínas e aminoácidos, amostras de folhas (200 mg) foram maceradas utilizando-se 10 mL de MCA (metanol, clorofórmio e água, proporção 12:5:3) por grama de massa fresca (BIELESKI; TURNER, 1966). Em seguida, as amostras foram centrifugadas três vezes a 3.000 rpm, durante três minutos. O sobrenadante foi transferido para funil de separação e adicionados 1mL de clorofórmio e 1,5 mL de água destilada para cada 4 mL de sobrenadante. Após a separação, a fase superior do extrato foi colocada em tubo de ensaio em banho-maria a 30°C por duas horas, para evaporar o clorofórmio.

O precipitado oriundo da centrifugação citada anteriormente foi submetido à ressuspensão com NaOH 0,1 mol/L, utilizando-se 5 mL por grama de material vegetal. Em seguida, foi centrifugado a 3.000 rpm durante três minutos.

- Determinações

a) Açúcares solúveis totais

Para a determinação das concentrações de açúcares totais foi empregada a metodologia de Yemm e Willis (1954), utilizando-se 0,1 mL do extrato, 0,9 mL de água destilada e 2 mL do reagente antrona 0,2% em H_2SO_4 concentrado. Após agitação, procedeu-

se o aquecimento em banho-maria a 100 °C durante três minutos. Para elaboração da reta padrão foi utilizada a glicose, em concentrações de 10, 20, 40 e 60 µg/mL, obtidas por diluição de uma solução de glicose 0,33 mmol/L, com as leituras das absorbâncias feitas a 620 nm.

b) Proteínas

Para determinação de proteínas foi utilizada a metodologia de Bradford (1976). O reagente foi preparado diluindo-se 100 mg de Comassie blue G250 em 50 mL de etanol 95%. Em seguida, adicionou-se 100 mL de H₃PO₄ 85% (p/v) e ajustou-se o volume para um litro com água destilada. Realizou-se a determinação da concentração de proteínas adicionando-se 5 mL do reagente a 0,1 mL do extrato, com leituras de absorbâncias realizadas a 595 nm. O padrão utilizado foi o BSA (soroalbumina bovina) na faixa de 200 a 1.000 µg/mL.

c) Aminoácidos totais

Seguindo-se a metodologia proposta por Yemm e Cocking (1955), utilizou-se 0,1 mL de extrato, 0,5 mL de tampão citrato 0,2 mol/L, pH 5,0, 0,2 mL de ninhidrina 5% (m/v) em metilcelosolve e 1 mL de KCN 2% (v/v) de uma solução 0,01 mol/L em metilcelosolve. Após agitação dos tubos, procedeu-se o aquecimento em banho-maria a 100 °C por 20 minutos e, após esfriamento à temperatura ambiente, completou-se o volume para 4 mL com etanol 60%. As absorbâncias foram lidas em espectrofotômetro a 540 nm e o padrão utilizado foi glicina, na faixa de 15 a 75 µg/mL.

2.4 Delineamento experimental e análises estatísticas

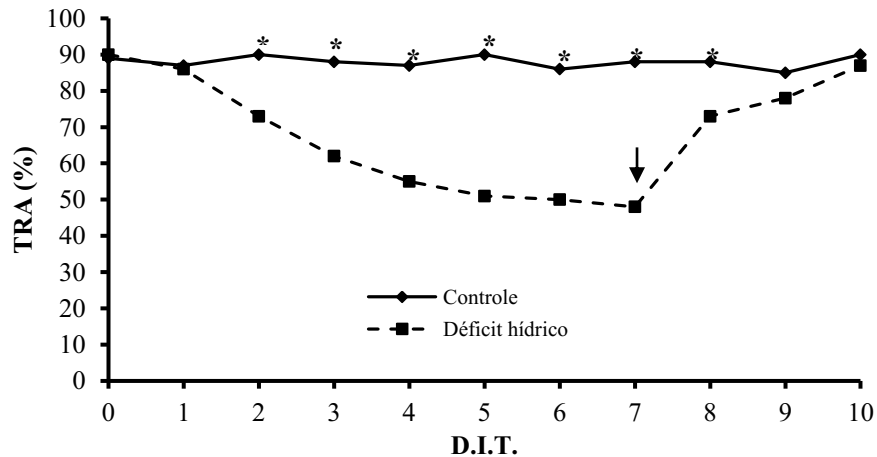
Os tratamentos foram distribuídos em delineamento inteiramente casualizado, com 4 repetições e 5 plantas por repetição, totalizando 40 plantas. Os resultados foram submetidos à análise de variância, utilizando-se o programa estatístico ASSISTAT (SILVA; AZEVEDO, 2002) e as médias comparadas pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Diferença significativa entre os tratamentos ocorreu a partir do segundo dia da imposição do déficit hídrico (19%), com redução gradativa à medida que o tempo de submissão a essa condição progredia (Figura 1).

Figura 1 - Teor relativo de água (*TRA*) das plantas de jurema-preta irrigadas (controle) e sob déficit hídrico. (D.I.T. dias após o início dos tratamentos). A seta indica o dia da reidratação das plantas.

*Diferença entre os tratamentos, no mesmo dia de avaliação, significativa a 5% teste de Scott-Knott ($p < 0,05$).



Fonte: Alves (2019)

Enquanto as plantas irrigadas mantiveram elevado nível de hidratação ao longo do período de avaliação, com *TRA* em torno de 90%, as plantas sob déficit hídrico atingiram níveis críticos logo no quarto dia, apresentando *TRA* de 55%. Esse valor cai a 48% no sétimo dia, ou seja, quase a metade do *TRA* das plantas irrigadas. Um dia após a reidratação as plantas recuperaram a turgescência, atingindo *TRA* de 73%, demonstrando que não ocorreram danos nas células sob baixos níveis de hidratação dos tecidos, havendo rápida reidratação com a retomada do fornecimento de água. De acordo com Pardo (2010), *TRA* de 50% é considerado crítico e letal para as plantas, e o valor adequado para tecidos bem hidratados varia de 85 a 95%. Porém, algumas espécies adaptadas a regiões de clima árido e semiárido (xerófilas) podem atingir esse valor sem que ocorra morte dos tecidos, o que pode ser o caso das plantas de jurema-preta nesta pesquisa, uma vez que após a retomada do fornecimento de água conseguiram restabelecer adequadamente seu status hídrico. Estes resultados concordam com os presentes na literatura, em *Handroanthus impetiginosus* (PESSOA; FREIRE; COSTA, 2017), *Myracrodruon urundeuva* (COSTA et al., 2015), em *Hevea brasiliensis* (CHEN et al., 2010), e *Quercus pubecens* (GALLÉ et al., 2007).

A velocidade de resposta à redução na disponibilidade de água varia de acordo com a espécie, e o grau dessa resposta afeta diretamente a manutenção do equilíbrio hídrico dos tecidos das plantas. Em mudas de ipê-roxo (*Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos) foi verificada redução de 15% no *TRA* das folhas no segundo dia após a suspensão do

fornecimento de água (PESSOA; FREIRE; COSTA, 2017). Esses pesquisadores relataram ainda que aos 10 dias da suspensão do fornecimento de água, os valores de *TRA* nas plantas irrigadas e sob déficit hídrico foram, respectivamente, 83 e 26%, resultando em uma redução de 69%. Costa et al. (2015), em plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão), não verificaram diferença significativa dos tratamentos (controle e déficit hídrico) nos primeiros dois após o início dos tratamentos, com *TRA* próximos a 80%. Nas plantas irrigadas, verificaram variação de 82 a 91%, enquanto que nas plantas submetidas ao déficit hídrico, o *TRA* reduziu progressivamente até atingir o valor de 70% no 12º dia de avaliação.

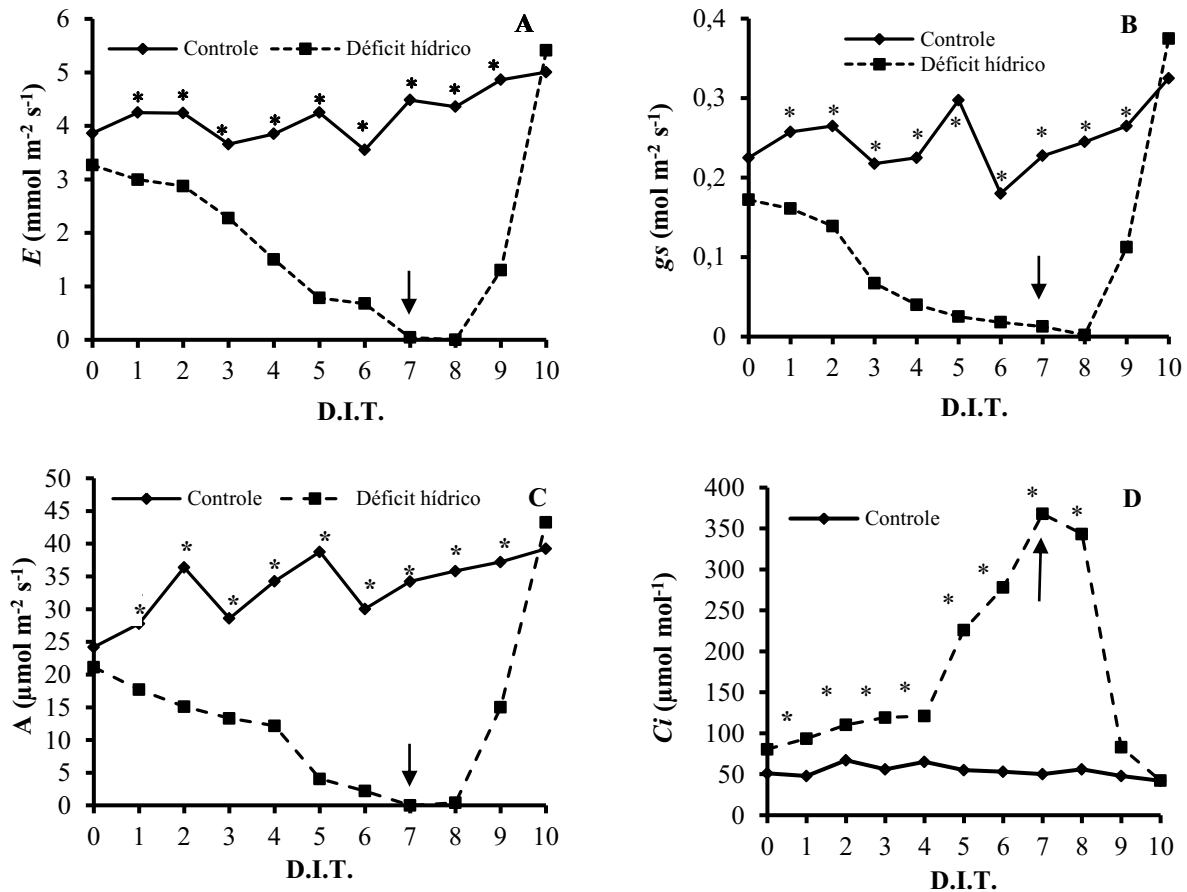
Albuquerque et al. (2013) avaliando o comportamento de plantas de mogno-africano (*Khaya ivorensis*) sob dois regimes hídricos, no 14º dia sob restrição hídrica, observaram reduções significativas no teor relativo de água na antemanhã (redução de 32%). Matos et al. (2014) cinco dias após a suspensão da irrigação verificaram redução média de 15% no *TRA* nas plantas de *Jatropha curcas* sob déficit hídrico, restabelecendo-se rapidamente após a reidratação, indicando que as plantas dessa espécie apresentam como estratégia de tolerância à seca o retardo da desidratação.

Freitas e Silva (2018) submeteram plantas de pereiro (*Aspidosperma pyrifolium* Mart.) aos tratamentos de irrigação diária e intervalos de sete e quatorze dias entre as irrigações, e relataram que o grau de deficiência hídrica imposto exerceu pouco efeito no *TRA* nas folhas, não sendo constatadas diferenças significativas. Os autores concluíram que a espécie consegue manter seus tecidos adequadamente hidratados, o que favorece o crescimento, a divisão e alongação das células e de processos vitais, como a atividade fotossintética.

A recuperação do *TRA*, em plantas submetidas a estresse hídrico, após a retomada do fornecimento da irrigação indica que aquele estresse não foi capaz de causar danos irreversíveis na condutividade hidráulica dos vasos do xilema das raízes. Dentre os efeitos do estresse hídrico encontram-se a cavitação (OTIENO et al., 2005; HOLBROOK et al., 2001) e consequente diminuição na condutividade hidráulica (CHEN et al., 2010). No entanto, o fenômeno da cavitação pode ser imediatamente neutralizado após a retomada do fornecimento de água às plantas, ocorrendo recuperação na condutividade hidráulica das raízes (OTIENO et al., 2005; HOLBROOK et al., 2001).

Acompanhando a redução no *TRA*, os estômatos foram afetados no primeiro dia do déficit hídrico, ocorrendo redução progressiva da *gs* (Figura 2B), *E* (Figura 2A) e *A* (Figura 2C), e acréscimo em *Ci* (Figura 2D).

Figura 2 - Taxa de transpiração (E), condutância estomática (g_s), taxa de fotossíntese (A) e concentração intercelular de CO_2 (C_i) das plantas de jurema-preta irrigadas (controle) e sob déficit hídrico. (D.I.T. dias após o início dos tratamentos). A seta indica o dia da reidratação das plantas.
*Diferença entre os tratamentos, no mesmo dia de avaliação, significativa a 5%, teste de Scott-Knott ($p < 0,05$).



Fonte: Alves (2019)

No sétimo dia após o início dos tratamentos, o valor de E das plantas do tratamento controle foi $4,48\ mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$, enquanto que o valor do tratamento déficit hídrico foi $0,043\ mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ (Figura 2A), representando diferença de 99%. No dia da suspensão da irrigação, o valor de E era $3,28\ mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$, chegando a $0,043\ mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$, com 98,6% de redução. Apesar da rápida recuperação no TRA (Figura 1), apenas no segundo dia após a irrigação é que ocorreu elevação na E , porém com valor bem inferior ao do tratamento controle. No último dia de avaliação, três dias após a retomada do fornecimento de água, é que houve total recuperação na transpiração das plantas.

Os valores de g_s das plantas sob déficit hídrico também reduziram progressivamente com o aumento no período de suspensão da irrigação, alcançando valor equivalente a 94% do

verificado nas plantas controle, no último dia do tratamento. Após a retomada da irrigação, a recuperação desse parâmetro seguiu o mesmo comportamento constatado na *E*. Esses resultados denotam a alta sensibilidade estomática da espécie à deficiência hídrica, representando estratégia de sobrevivência sob condições hídricas adversas, evitando a perda excessiva de água dos tecidos e conseqüentemente, morte por desidratação. O fato de ter ocorrido a recuperação do mecanismo estomático indica que o tempo decorrido de imposição da restrição hídrica não causou danos irreversíveis nos estômatos, possibilitando a recuperação do seu funcionamento após a reidratação das plantas.

Quando o suprimento de água diminui, as células-guarda-estômatos respondem ao potencial hídrico da folha e controlam sua perda de água, diminuindo a transpiração (CHAVES et al., 2010). Esses autores acrescentam que a pressão parcial de CO₂ intercelular pode controlar a abertura estomática através do fornecimento de CO₂ ao cloroplasto ou através da demanda de CO₂ pela fotossíntese.

Redução nos valores de *g_s* e *E* sob condições de déficit hídrico progressivo também foram constatados em vários outros estudos (MATOS et al., 2018; PESSOA; FREIRE; COSTA, 2017; RODRIGUES et al., 2017; OLIVEIRA; GALTIERE, 2017), sendo que a recuperação após a retomada da irrigação variou com a espécie. Em aroeira-do-sertão (*M. urundeuva* Allemão) após doze dias sob déficit hídrico, Costa et al. (2015) verificaram que a recuperação de *g_s* e *E* ocorreu no sexto dia. Oliveira, Gualtieri, Bocchese (2011) relataram que apenas no quarto dia após a reidratação de plantas de *T. aurea* submetidas ao déficit hídrico por 21 dias apresentaram recuperação nesses parâmetros estomáticos. Contrariamente, em copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.), Rodrigues et al. (2017) afirmaram que não houve recuperação da *g_s* após a reidratação e os decréscimos na condutância estomática são possíveis sinais de resposta ao estresse hídrico.

Em relação à fotossíntese (*A*), no tratamento controle os valores variaram entre 24,2 e 34,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto que nas plantas sob déficit a variação foi de 21,1 a 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente no primeiro e sétimo dia de início dos tratamentos (Figura 2C). No quarto dia do início dos tratamentos, teoricamente sob estresse moderado, as plantas apresentaram reduções de 54%, 76% e 42% em *g_s*, *E* e *A*, evidenciando que, apesar da redução na condutância estomática, a assimilação do CO₂ foi pouco influenciada pelo déficit hídrico (Figura 2). No entanto, com o aumento do período de déficit hídrico, ocorreu maior fechamento dos estômatos, causando inibição total na fotossíntese. Da mesma forma que ocorreu com *g_s* e *E*, no terceiro dia após a reidratação, houve completa recuperação na *A*, atingindo níveis iguais aos das plantas controle, demonstrando que o estresse hídrico imposto

não foi suficiente para causar danos irreversíveis no funcionamento dos estômatos e no aparato fotossintético.

Os mecanismos fisiológicos da resposta dos estômatos ao déficit hídrico são complexos e ainda não totalmente esclarecidos (PATAKAS; NOITSAKIS; CHOUZOURI, 2005), pois os mesmos podem responder a uma série de estímulos, e nem todos estão diretamente relacionados ao conteúdo de água no solo, como a sensibilidade estomática ao déficit de pressão de vapor (DPV) (HABERMANN et al., 2003). Outro estímulo que pode regular a resposta estomática é o aumento do ácido abscísico celular (ABA) em condições de estresse hídrico (HARRIS; OUTLAW, 1991) ou o ABA apoplástico na superfície das células-guarda, que supostamente causam uma redução na pressão de turgescência (ASSMANN, 2003), que por sua vez leva ao fechamento estomático (SOUSA; OLIVEIRA; PEREIRA, 2006). Esses fatores tornam o controle estomático independente ou indiretamente relacionado ao teor de água no solo.

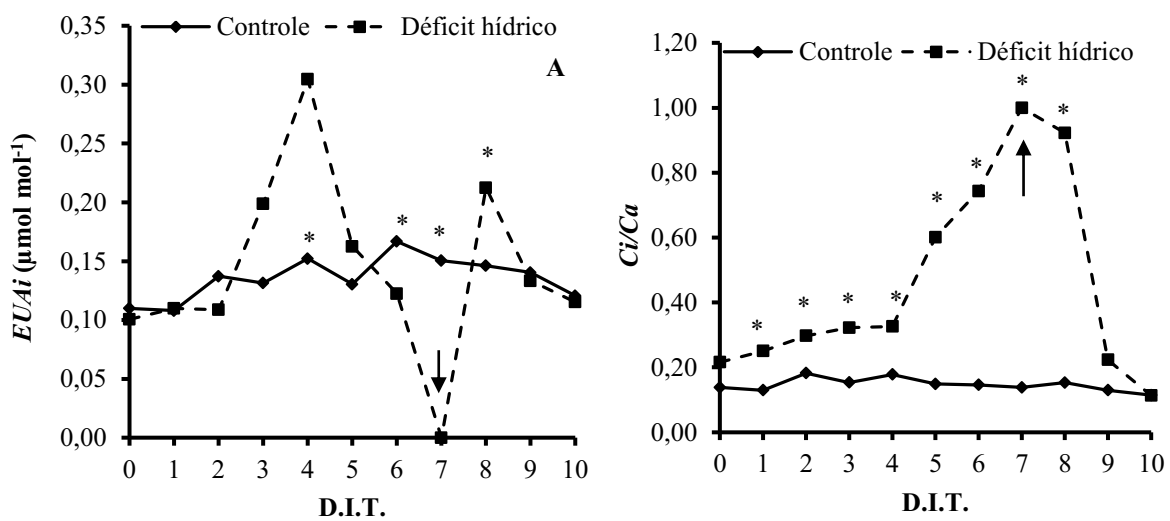
A diminuição da fotossíntese sob condições de déficit hídrico pode ocorrer devido a fatores estomáticos, em virtude da redução na condutância estomática, restringindo as trocas gasosas entre a planta e o meio externo (FAROOQ et al., 2009; FLEXAS et al., 2004; FLEXAS; MEDRANO, 2002), ou por fatores não estomáticos, devido a danos causados no aparato fotossintético (FU; HUANG, 2001) assim como por diminuição na atividade de enzimas do Ciclo de Calvin (MONAKHOVA; CHERNYAD'EV, 2004).

Quando mantidas sob déficits hídricos leves a moderados, o fechamento dos estômatos se constitui em uma das primeiras respostas das plantas, restringindo a perda de água e a assimilação do carbono (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003). Porém, se a condição de déficit persistir, são desencadeadas respostas de aclimação, como a inibição do crescimento e a osmorregulação, as quais são elementos-chave para a manutenção do estado da água da planta e, portanto, a assimilação do carbono da planta sob a escassez de água (CHAVES et al., 2010). Na videira, tem sido relatada a manutenção da atividade das enzimas do Ciclo de Calvin e das taxas máximas de carboxilação e transporte de elétrons, sob baixas a moderadas disponibilidades hídricas (SOUZA et al., 2005). Porém, à medida que o estresse é intensificado, ocorre um declínio nesses parâmetros, principalmente no transporte de elétrons (SOUZA et al., 2005; MAROCO et al., 2002), possivelmente resultado da diminuição da produção de ATP (CHAVES et al., 2010).

A Eficiência intrínseca no uso da água (EU_{Ai}) das plantas irrigadas manteve-se entre 0,1 e 0,17 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Figura 3A). Nas plantas sob déficit hídrico houve aumento do segundo para o quarto dia, decrescendo em seguida, até atingir 0 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, no sétimo dia sem

irrigação. A redução na EU_{Ai} aqui verificada contradiz os resultados obtidos em outros estudos, onde foi verificado aumento na EU_{Ai} sob condições de estresse hídrico (DOMBROSKI et al., 2014; DIAZ-LÓPEZ et al., 2012).

Figura 3– Eficiência intrínseca no uso da água (EU_{Ai}) e razão de concentração intercelular e atmosférica de CO_2 (C_i/C_a) das plantas de jurema-preta irrigadas (controle) e sob déficit hídrico. (D.I.T. dias após o início dos tratamentos). A seta indica o dia da reidratação das plantas. *Diferença entre os tratamentos, no mesmo dia de avaliação, significativa a 5% teste de Scott-Knott ($p < 0,05$).



Fonte: Alves (2019)

Enquanto a condutância estomática é mais afetada do que a taxa de fotossíntese, sob condições médias de estresse hídrico, até o quarto dia de tratamento (Figuras 2A e 2B), a eficiência intrínseca no uso da água aumentou (Figura 3A). Elevação na EU_{Ai} antes mesmo de ocorrer o completo fechamento dos estômatos é um fenômeno comum em plantas sob estresse hídrico (CHEN et al., 2010; POU et al. 2008).

Em virtude do comportamento verificado na C_i (Figura 2D), a razão C_i/C_a , (Figura 3B) das plantas irrigadas manteve-se quase que constante, ao passo que nas plantas sob déficit hídrico ocorreu elevação de seus valores, atingindo máximo de 1,0 no sétimo dia após o início dos tratamentos, decrescendo após a reidratação. Semelhante ao que ocorreu na C_i (Figura 2D), na metade do período de déficit hídrico, entre os dias três e quatro, os valores de C_i/C_a foram baixos, significando que ocorreu baixo acúmulo de CO_2 nos espaços intercelulares, provavelmente por estar sendo utilizado para a realização da fotossíntese, mesmo que em menor quantidade (Figura 2C). Dessa forma, acredita-se que os fatores não estomáticos

desempenham um papel importante na limitação da fotossíntese sob condições de déficit hídrico em plantas de jurema-preta, uma vez que g_s reduziu e a razão C_i/C_a aumentou, conforme relatam (BACELAR et al., 2007). Entretanto, alguns autores afirmam que os valores de C_i devem ser analisados com cautela, uma vez que a abertura dos estômatos não ocorre de maneira uniforme devido a irregularidades na superfície foliar (BACELAR et al., 2007). Além disso, o C_i calculado a partir de medições de trocas gasosas pode ser superestimado e levar à conclusões errôneas de limitação não estomática da fotossíntese (DOWNTON; LOVEYS; GRANT, 1988).

Analisando-se a Figura 4, verifica-se que, à proporção que o período de déficit hídrico progredia, ocorreu aumento nas concentrações foliares de açúcares solúveis (AST) e aminoácidos totais (AAT), ao passo que em proteínas ocorreu diminuição. Em relação a AST, no segundo dia já era detectada diferença significativa em relação às plantas irrigadas (Figura 4A). Durante o período em que as plantas permaneceram sob déficit hídrico, a concentração aumentou de $0,42 \mu\text{g g}^{-1}\text{MF}$ para $7,3 \mu\text{g g}^{-1}\text{MF}$, representando acréscimo de 94%. Nas plantas irrigadas, os valores aumentaram de $0,419$ a $1,72 \mu\text{g g}^{-1}\text{MF}$, respectivamente nos dias 0 e 7 após a suspensão da irrigação. Após a reidratação, foi observada diminuição na concentração desses açúcares nas plantas, e no último dia de avaliação os valores encontrados foram estatisticamente iguais entre os tratamentos.

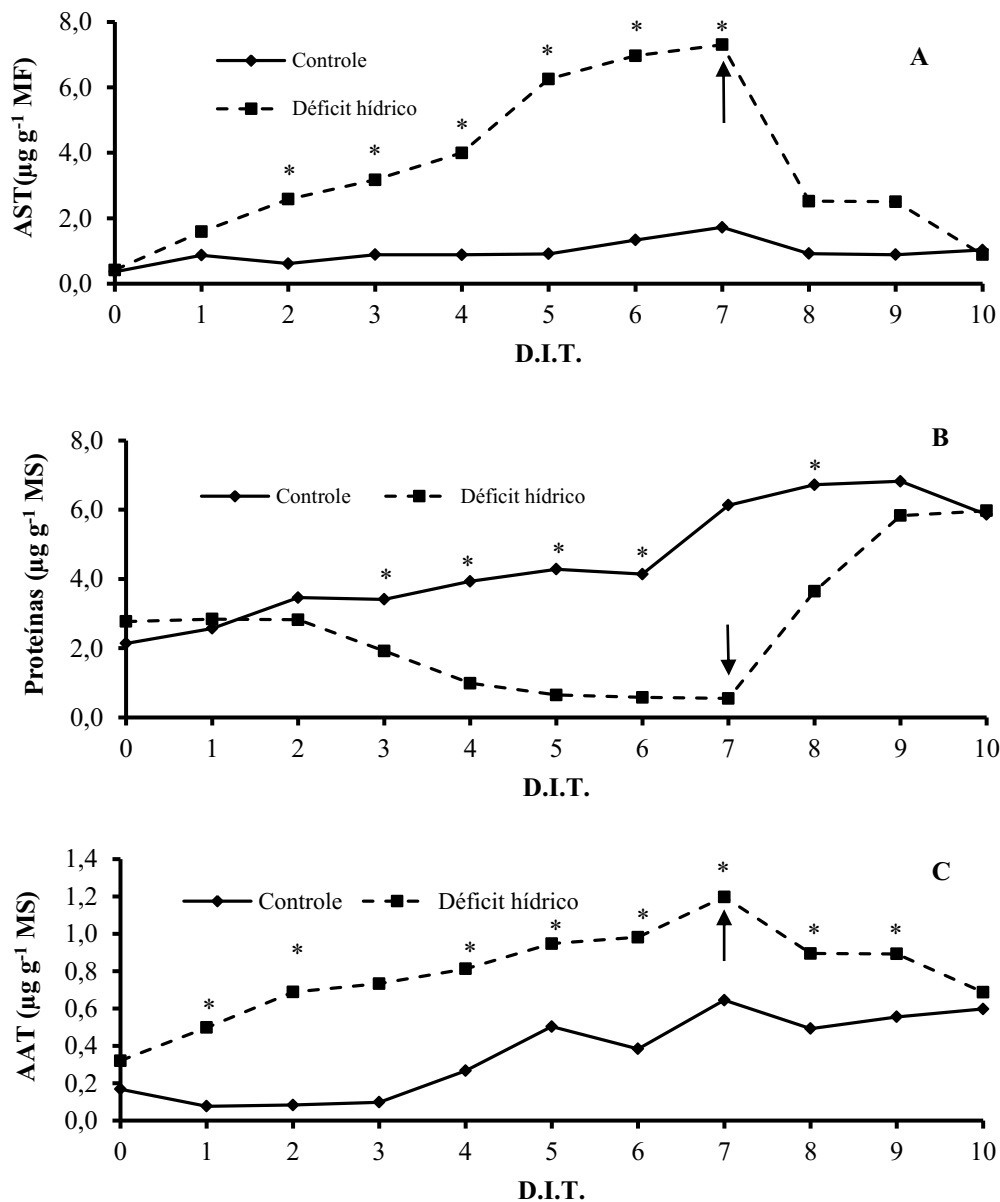
A concentração de proteínas das plantas sob déficit hídrico diminuiu significativamente, em relação às plantas irrigadas, a partir do terceiro dia (Figura 4B). Tomando-se por base o início dos tratamentos, no último dia de déficit hídrico a concentração de proteínas nas folhas das plantas nesta condição correspondia a 80%. Um dia após a reidratação, os valores verificados representavam aumento de 6,6 vezes em relação ao obtido no último dia do estresse. Contrariamente, nos aminoácidos livres totais (AAT) foi constatado aumento progressivo nas plantas sob déficit hídrico, à medida que aumentava o período sem receber irrigação (Figura 4C). Comparando-se o início e o final do tratamento, houve acréscimo de 74% na concentração desses solutos, a qual diminuiu após a reidratação.

Aspectos como mecanismo estomático eficiente, controlando a transpiração, assim como acúmulo de solutos compatíveis, como açúcares, proteínas solúveis, aminoácidos e prolina, podem contribuir para a manutenção de valores adequados de TRA sob condição de déficit hídrico (MOURA et al., 2016; OLLAS; ARBONA; GÓMEZ-CADENAS, 2015).

O aumento na concentração de aminoácidos totais pode ter sido devido à degradação das proteínas, de maneira que, juntamente com a acumulação de açúcares solúveis,

proporcionasse o ajustamento osmótico das células, contribuindo para a continuidade de absorção de água e manutenção da turgescência celular.

Figura 4 - Concentrações foliares de açúcares solúveis totais (A), proteínas (B) e aminoácidos livres totais (C) das plantas de jurema-preta irrigadas (controle) e sob déficit hídrico. (D.I.T. dias após o início dos tratamentos). A seta indica o dia da reidratação das plantas. *Diferença entre os tratamentos, no mesmo dia de avaliação, significativa a 5% teste de Scott-Knott ($p < 0,05$).



Fonte: Alves (2019)

Sirceljet al. (2007) afirmaram que o acúmulo de aminoácidos livres em *Malus domestica* pode ter sido reflexo do aumento na proteólise ou inibição da síntese de proteínas.

A acumulação de solutos orgânicos aqui verificada pode explicar o comportamento do *TRA* das plantas sob déficit hídrico (Figura 1), que mesmo baixo após sete dias sem irrigação, recuperaram rapidamente sua turgescência. Essa informação é reforçada pelas observações de Chen et al. (2010), os quais afirmaram que a acumulação de solutos não apenas contribuiu para a resistência à seca de plantas de seringueira sob estresse hídrico, mas também promoveu a eliminação da cavitação após a reidratação e a rápida recuperação das plantas.

O comportamento em relação aos dados aqui obtidos estão de acordo com os presentes na literatura (CUNHA et al., 2018; COSTA et al., 2015; ALBUQUERQUE et al., 2013; NIO et al., 2011; CHEN et al., 2010), sendo que a quantidade e o tipo de soluto acumulado depende da espécie vegetal e da duração do período de déficit. Dentre os carboidratos solúveis, os encontrados em maiores concentrações em função do estresse hídrico são glicose, frutose e sacarose, contribuindo de forma significativa, na redução do potencial osmótico e posterior ajustamento osmótico das plantas (NIO et al., 2011; DICHIO et al., 2009).

A tolerância das plantas à seca pode se dar pela acumulação de solutos compatíveis, como açúcares e aminoácidos, sendo uma característica importante para suportar estresses ambientais. Esses osmólitos atuam na diminuição do potencial osmótico celular e manutenção da turgescência, garantindo o crescimento e a sobrevivência das plantas, além de agir como osmoprotetores (KRASENSKY; JONAK, 2012). Dentre estes, a glicina betaína pode atuar na proteção de enzimas sob condições de estresse hídrico (RHODES; HANSON, 1993), além de aumentar e estabilizar a atividade do complexo de proteínas envolvido no transporte de oxigênio no fotossistema II (PSII) (PAPAGEORGIOU; MURATA, 1995). A prolina, um aminoácido compatível, pode contribuir para a estabilização de macromoléculas (KRASENSKY; JONAK, 2012), além de ser fonte de carbono e nitrogênio para as plantas durante a fase de recuperação das plantas pós-estresse hídrico (RAYMOND; SMIRNOFF, 2002), podendo também ser utilizada na síntese de proteínas ou ser convertida em intermediários do ciclo de Krebs, contribuindo para a síntese de ATP (SZABADOS; SAVOURÉ, 2010).

4 CONCLUSÕES

- As plantas de *Mimosa tenuiflora* respondem rapidamente à suspensão da irrigação, promovendo o fechamento dos estômatos, causando redução na condutância estomática, taxa de transpiração e fotossíntese;

- A eficiência instantânea no uso da água das plantas de *Mimosa tenuiflora* sob déficit hídrico se mantém elevada por curto período após a restrição da água de irrigação.
- O déficit hídrico intensificou o acúmulo de açúcares solúveis totais e aminoácidos totais nas plantas de *Mimosa tenuiflora*, proporcionando o ajustamento osmótico e a manutenção de teor relativo de água em níveis considerados aceitáveis.
- O nível de estresse imposto não causou danos irreversíveis nas células e tecido das plantas de *Mimosa tenuiflora*.

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, E. L. **Estresses abióticos e bióticos como forças, modeladoras da dinâmica de populações vegetais da caatinga**. In: NOGUEIRA, R. J. M. C. et al. Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2005. 500p.
- AZEVEDO, S. M. A; BAKKE, I. A; BAKKE, O. A; FREIRE, A. L. O. Crescimento de plântulas de jurema preta (*Mimosa tenuiflora* (Wild) Poiret) em solos de áreas degradadas da caatinga. **Engenharia Ambiental**, Espírito Santo do Pinhal, v. 9, n. 3, p. 150-160, 2012.
- ASSMANN, S. M. OPEN STOMATA1 opens the door to ABA signalling in Arabidopsis guard cells. **Trends Plant Science**, v. 8, n. 4, p. 151–153, 2003. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00052-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00052-9)
- BACELAR, E. A.; MOUTINHO-PEREIRA, J. M.; GONÇALVES, B. C.; FERREIRA, H.; CORREIA, C. M. Changes in growth, gas exchange, xylem hydraulic properties and water use efficiency of three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 183–192, 2007. doi:10.1016/j.envexpbot.2006.10.003
- BAKKE, I. A.; FREIRE, A. L. O.; BAKKE, O. A.; ANDRADE, A. P.; BRUNO, R. L. A. Water and sodium chloride effects on *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poiret seed germination. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 19, n. 3, p. 261-267, 2006.
- BIELESKI, R. I.; TURNER, N. A. Separation and estimation of amino acids in crude plants extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical Biochemistry**, v. 17, p. 278-293, 1966.
- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-254, 1976.
- CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant response to drought – from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, p. 239–264, 2003. <https://doi.org/10.1071/FP02076>

- CHAVES, M. M.; ZARROUK, O.; FRANCISCO, R.; COSTA, J. M.; SANTOS, T.; REGALADO, A. P.; RODRIGUES, M. L.; LOPES, C. M. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. **Annals of Botany**, v. 105, n. 5, p. 661- 676, 2010. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq030>
- CHEN, J. W.; ZHANG, Q.; LI, X. S.; CAO, K. F. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. **Tree Physiology**, v. 30, p. 876-885, 2010. doi:10.1093/treephys/tpq043
- CHOUDHURY, F. K.; RIVERO, R. M.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, v. 90:856–867, 2017. <https://doi.org/10.1111/tpj.13299>
- COSTA, A. S.; FREIRE, A. L. O.; BAKKE, I. A.; PEREIRA, F. H. F. Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) ao déficit hídrico e posterior recuperação. **Irriga**, Botucatu, v. 20, n. 4, p. 705-717, 2015. <https://doi.org/10.15809/irriga.2015v20n4p705>.
- CUNHA, R. L. M.; GALVÃO, J. R.; ALVES, R. M.; GOMES, V. A.; OLIVEIRA, F. C.; FERREIRA, I. V. L. Ecofisiologia de progênie de cupuaçuzeiro submetida a déficit hídrico e reidratação. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, Fortaleza, v. 12, n. 2, p. 2500-2509, 2018. doi: 10.7127/rbai.v12n200766.
- DIAZ-LÓPEZ , L. D.; GIMENO, V.; LIDÓN, V.; SIMÓN, I.; MARTÍNEZ , V.; SÁNCHEZ, F. G. The tolerance of *Jatropha curcas* seedlings to NaCl: An ecophysiological analysis. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 54, n. 2, p. 34-42, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.02.005>.
- DOMBROSKI, J. L. D.; FREITAS, R. M. O.; TOMCZAK, V. E.; PINTO, J. R. S.; FARIAS, R. M. Ecophysiology of water stressed *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos seedlings. **ScientiaForestalis**, Piracicaba, v. 42, n. 101, p. 155-163, 2014.
- DOWNTON, W. J. S.; LOVEYS, B. R.; GRANT, W. J. R. Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. **New Phytologist**, v. 110, n. 4, p. 503–509, 1988. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb00289.x>
- FAROOQ, M.; BASRA, S. M. A.; WAHID, A.; AHMAD, N.; SALLEM, B. A. Improving the drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by exogenous application of salicylic acid. **Journal of Agronomy & Crop Science**, v. 195, n. 4, p. 237-246, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2009.00365.x>
- FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-estomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v. 89, p. 183-189, 2002.
- FLEXAS, J.; BOTA, J.; LORETO, F.; CORNIC, G.; SHARKEY, T. D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. **Plant Biology**, v. 6, p. 269-279, 2004.
- FREITAS, R. S.; SILVA, E. C. Respostas fisiológicas de mudas de *Aspidosperma pyrifolium* (Apocynaceae) a ciclos de suspensão de rega. **Scientia Plena**, Aracaju, v. 14, n. 5, 2018.

FU, J.; HUANG, B. Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. **Environment and Experimental Botany**, v. 45, p. 105-112, 2001.

GALLÉ, A.; HALDIMANN, P.; FELLER, U. Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. **New Phytologist**, v. 174, p. 799-810, 2007.

GOMES, M. M. A.; LAGÔA, A. M. M. A.; MEDINA, C. L.; MACHADO, E. C.; MACHADO, M. A. Interactions between leaf water potential, stomatal conductance and abscisic acid content of orange trees submitted to drought stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 16, n. 3, p. 155-161, 2004.

GOUVÊA, P. S.; MARENCO, R. A. Is a reduction in stomatal conductance the main strategy of *Garcinia brasiliensis* (Clusiaceae) to deal with water stress? **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 30, p. 321–333, 2018. <https://doi.org/10.1007/s40626-018-0127-0>

GUIMARÃES, S. O.; COSTA, A. A.; VASCONCELOS JÚNIOR, F. C.; SILVA, E. M.; SALES, D. C.; ARAÚJO JÚNIOR, L. M.; SOUZA, S. G. Projeções de Mudanças Climáticas sobre o Nordeste Brasileiro dos Modelos do CMIP5 e do CORDEX. **Revista Brasileira de Meteorologia**, São José dos Campos, v. 31, n. 3, 337-365, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/0102-778631320150150>

HABERMANN, H.; MACHADO, E. C.; RODRIGUES, J. D.; MEDINA, C. L. Gas exchange rates at different vapor pressure deficits and water relations of ‘Pera’ sweet orange plants with citrus variegated chlorosis (CVC). **Science Horticulture**, v. 98, p. 233–245, 2003.

HARRIS, M. J.; OUTLAW, W. H. Rapid adjustment of guard cell abscisic acid levels to current leaf-water status. **Plant Physiology**, v. 95, p. 171–173, 1991.

HOLBROOK, N. M.; AHRENS, E. T.; BURNS, M. J.; ZWIENIECKI, M. A. In vivo observation of cavitation and embolism rapid using magnetic resonance imaging. **Plant Physiology**, v. 126, p. 27-31, 2001.

KRASENSKY, J.; JONAK, C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 4, p. 1593–1608, 2012. <https://doi.org/10.1093/jxb/err460>

MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. 1 ed. São Paulo: D&Z Computação Gráfica e Editora, 2004. 413p

MAROCO, J. P., RODRIGUES, M. L.; LOPES, C.; CHAVES, M. M. Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought – metabolic and modelling approaches. **Functional Plant Biology**, v. 29, p. 451–459, 2002.

MATOS, F. S.; TORRES JUNIOR, H. D.; ROSA, V. R., SANTOS P. G. F.; BORGES, L. F. O.; RIBEIRO, R. P. Estratégia morfofisiológica de tolerância ao déficit hídrico de mudas de pinhão manso. **Magistra**, v. 26, n. 1, p.19-27, 2014.

MATOS, F. S.; FREITAS, I. A. S.; SANTOS, L. V. B.; VENÂNCIO, D. G.; SILVEIRA, P. S. Initial growth of *Dipteryx alata* plants under water deficit. **Revista Árvore**, v. 42, n. 1, 2018. <http://dx.doi.org/10.1590/1806-90882018000100003>.

MONAKHOVA, O. F.; CHERNYAD'EV, L. I. Effects of cytokinin preparations on the stability of the photosynthetic apparatus of two wheat cultivars experiencing water deficiency. **Applied Biochemical and Microbiology**, v. 40, p. 573-580, 2004.

MOURA, A. R.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, J. A. A.; LIMA, T. V. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 26, n. 2, p. 345-354, 2016. <http://dx.doi.org/10.5902/1980509822735>

NIO, S. A.; CAWTHRAY, G. R.; WADE, L. J.; COLMER, T. D. Pattern of solutes accumulation during leaf osmotic adjustment as related to duration of water deficit for wheat at the reproductive stage. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, p. 1126-1137, 2011.

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J. Gas exchange and tolerance degree in young plants of *Tabebuia aurea* 'Paratudo', under flooding. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 27, n. 1, p. 181-191, 2017. <http://dx.doi.org/10.5902/1980509826457>.

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J.; BOCCHESI, R. A. Gas exchange of potted *Tabebuia aurea* plants under hydric stress. **Acta Scientiarum. Agronomy**, Maringá, v. 33, n. 4, p. 641-647, 2011.

OLIVEIRA, E.; VITAL, B. R.; PIMENTA, A. S.; DELLA LUCIA, R. M.; LADEIRA, A. M. M.; CARNEIRO, A. C. O. Estrutura anatômica da madeira e qualidade do carvão de *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. **Revista Árvore**, Viçosa, v.30, n.2, p.311-318, 2006.

OLIVEIRA, M. K. T.; DOMBROSKI, J. L. D.; MEDEIROS, R. C. A.; MEDEIROS, A. S. Desenvolvimento inicial de *Erythrina velutina* sob restrição hídrica. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 36, n. 88, p. 481-488, 2016. doi: 10.4336/2016.pfb.36.88.1261.

OLLAS, C.; ARBONA, V.; GÓMEZ-CADENAS, A. Jasmonic acid interacts with abscisic acid to regulate plant responses to water stress conditions. **Plant Signal Behaviour**, v. 10, n. 12:e1078953, 2015. doi:10.1080/15592324.2015.1078953.

OTIENO, D. O.; SCHMIDT, M. W. T.; ADIKU, S.; TENHUNEN, J. Physiological and morphological responses to water stress in two *Acacia* species from contrasting habitats. **Tree Physiology**, v. 25, p. 361-371, 2005.

PAPAGEORGIOU, G.; MURATA, N. The unusually strong stabilizing effects of glycine betaine on the structure and function of the oxygen-evolving Photosystem II complex. **Photosynthesis Research**, v. 44, p. 245-252, 1995.

PARDO, J. M. Biotechnology of water and salinity stress tolerance. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 21, p. 185-196, 2010.

- PATAKAS, A.; NOITSAKIS, B.; CHOUZOURI, A. Optimization of irrigation water use in grapevines using the relationship between transpiration and plant water status. **Agriculture Ecosystems & Environment**, v. 106, p. 253–259, 2005. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.10.013>
- PATERNI, G. B.; SIQUEIRA FILHO, J. A.; GANADE, G. Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 3, p. 606–615, 2016. <https://doi.org/10.1111/jvs.12382>.
- PESSOA, J. L.; FREIRE, A. L. O.; COSTA, A. S. Gas exchange of *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos plants under water stress and rehydration. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, v. 16, n. 3, p. 269–276, 2017. doi:10.5965/223811711632017269
- PORTES, M. T.; ALVES, T. G.; SOUZA, G. M. Water deficit affects photosynthetic induction in *Bauhinia forficata* Link (Fabaceae) and *Esenbeckia aleiocarpa* Engl. (Rutaceae) growing in understorey and gap conditions. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 18, n. 4, p. 491–512, 2006.
- POU, A.; FLEXAS, J.; ALSINA, M. M.; BOTA, J.; CARAMBULA, C.; HERRALDE, F.; GALMÉS, J.; LOVISOLO, C.; JIMENEZ, M.; RIBAS-CARBÓ, M.; RUSJAN, D.; SECCHI, F.; TOMAS, M.; ZSÓFI, Z.; MEDRANO, H. Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* x *V. rupestris*). **Physiologia Plantarum**, v. 134, p. 313–323, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01138.x>
- RAYMOND, M. J.; SMIRNOFF, N. Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential. **Annals of Botany**, v. 89, p. 812–823, 2002.
- RHODES, D.; HANSON, A. D. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Madison, v. 44, p. 357–84, 1993.
- RODRIGUES, A. L.; LIMA, L.; SCHLEY, T. R.; ALMEIDA, F. L. R. Water deficit ensures the photochemical efficiency of *Copaifera langsdorffii* Desf. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 41, n. 2, e410219 2017. <http://dx.doi.org/10.1590/1806-90882017000200019>
- SANTOS, A. R. F.; SILVA-MANN, R.; FERREIRA, R. A. Restrição hídrica em sementes de jenipapo (*Genipa americana* L.). **Revista Árvore**, Viçosa, v. 35, n. 2, p. 213–220, 2011.
- SILVA, F. A. S.; AZEVEDO, C. A. V. Versão do programa computacional Assistat para o sistema operacional Windows. **Revista Brasileira de Produtos Agroindustriais**, Campina Grande, v. 4, n. 1, p. 71–78, 2002.
- SILVA, S. R. S.; DEMUNER, J. A.; BARBOSA, L. C. A.; CASALI, V. W. D.; NASCIMENTO, E. A.; PINHEIRO, A. L. Efeito do estresse hídrico sobre características de crescimento e a produção de óleo essencial de *Melaleuca alternifolia* Cheel. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 24, n. 5, p. 1363–1368, 2002.

SIRCELJ, H.; TAUSZB, M.; GRILL, D.; BATIC, F. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. **Scientia Horticulturae**, v. 113, p. 362-369, 2007.

SOUSA, T. A.; OLIVEIRA, M. T.; PEREIRA, J. M. Physiological indicators of plant water status of irrigated and non-irrigated grapevines grown in a low rainfall area of Portugal. **Plant and Soil**, v. 282, p. 127–134, 2006.

SOUZA, C. R.; MAROCO, J. P.; SANTOS, T. P.; RODRIGUES, M. L.; LOPES, C.; PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Control of stomatal aperture and carbon uptake by deficit irrigation in two grapevine cultivars. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 106, p. 261–274, 2005.

SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional aminoacid. **Trends in Plant Science**, v. 15, p. 89-97, 2010.

WEATHERLEY, P. E. Studies in the water relations of cotton plant. I. The field measurements of water deficits in leaves. **New Phytologist**, v. 49, p. 81-97, 1950.

YEMM, E. W.; COCCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhidrin. **Analyst**, v. 80, p. 209-13, 1955.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical Journal**. 57: 508-14, 1954.