



UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE – ICBS
CURSO DE BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

JANYNE JANIALLY DINIZ VENTURA

**Respostas fisiológicas de indivíduos jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão
(Anacardiaceae) cultivados em condições de deficiência hídrica**

Maceió – AL

2020

Janyne Janielly Diniz Ventura

**Respostas fisiológicas de indivíduos de *Myracrodruon urundeuva* Allemão
(Anacardiaceae) cultivados em condições de deficiência hídrica**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, da Universidade Federal de Alagoas, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Costa Justino

Maceió – AL

2020

Catálogo na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico

Bibliotecário: Marcelino de Carvalho Freitas Neto – CRB-4 – 1767

V468r Ventura, Janyne Janielly Diniz.
Respostas fisiológicas de indivíduos de *Myracrodruon urundeuva* Allemão
(Anacardiaceae) cultivados em condições de deficiência hídrica / Janyne Janielly
Diniz Ventura. – Maceió, 2020.
60 f. : il.

Orientador: Gilberto Costa Justino.
Monografia (Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências Biológicas:
bacharelado) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências
Biológicas e da Saúde. Maceió, 2021.

Bibliografia: f. 50-60.

1. *Myracrodruon urundeuva* - Trocas gasosas. 2. Déficit hídrico. 3.
Fotoquímica - Eficiência. I. Título.

CDU: 581.113:633.871

AGRADECIMENTOS

Gratidão. Por cada momento que me fez chegar aqui mais forte e por cada pessoa que se manteve firme do meu lado e acreditou no meu potencial, e agora só me restam lembranças boas que quero dividir com as pessoas mais especiais da minha vida, e que agora, tenho que agradecer.

“Na acepção latina, como na grega, meta significa tanto o mérito ao final de uma jornada, como o que ainda está mais adiante. Talvez por isso é que, na vida, nunca nos seja dado saber em que medida uma conquista é um fim ou é apenas um novo começo”. (Eduardo Couture)

Gratidão em especial a minha mãe, Solange Diniz, que é minha base, minha força e minha coragem, sempre acreditou em mim, me incentiva a seguir todos meus sonhos e me apóia de todas as formas possíveis nesta caminhada, ela é a responsável por minha formação pessoal, espiritual, e agora, profissional. Ao meu irmão Marcelo que sempre soube me acalmar e me distrair nos momentos de fraqueza. A Prof. Dr. Graziela Cury, por ter sido uma ótima amiga e conselheira em diversos momentos durante minha graduação. A todos que amo, que fazem parte da minha história, que de forma direta ou indireta me ajudaram nessa caminhada.

Gratidão aos meus amigos, que fizeram parte dessa minha história, à Marcela Fonseca Lago da Costa, por me proporcionar uma amizade incrível e sempre ter os melhores assuntos para discutir. À minha companheira de sala, Vanessa Lessa Pereira, por ser uma companheira para a vida, por cada dor de cabeça compartilhada e várias noites mal dormidas em dupla. A todas minhas parcerias de sala, que compartilharam comigo vários trabalhos bastante estressantes e momentos únicos.

Ao Prof. Dr. Gilberto Costa Justino, orientador, pelos conhecimentos repassados, pelos conselhos, pela paciência e compreensão. Ao Prof. Dr. Laurício Endres, responsável pelo Laboratório de Fisiologia Vegetal - CECA, pelo incentivo à pesquisa, pelos conhecimentos repassados e por ceder o espaço e os materiais necessários para a realização desta pesquisa no laboratório.

Especial agradecimento a Isabella Cardoso (Técnica do Laboratório) pela atenção, disponibilidade, ajuda e conhecimentos transmitidos. Em especial também aos companheiros de laboratório, que sempre estão a disposição para ajudar em todas as etapas do experimento, Arthur Gomes, Juliana Pinheiro, Natália Souza, Dayse Santos e Jayne Silva.

Agradeço aos meus colegas de trabalho na GELIC do IMA/AL, por cada conhecimento e experiência que pude vivenciar nessa minha última etapa, que foi essencial para minha formação profissional, por ser uma equipe incrível e unida, transformando o local de trabalho em um espaço prazeroso de estar.

Agradecimento especial à banca examinadora, Profa. Dra. Liliâne Santos de Camargos e Prof. Me. Jailson Vieira Aguiar. Agradecimento aos demais amigos de laboratório, aos colegas de turma, e a todos que me ajudaram nessa formação e passagem pela graduação, pelo companheirismo em todos os momentos do curso.

À Universidade Federal de Alagoas (UFAL), através do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde (ICBS), pela oportunidade da realização deste curso. Por todo o corpo docente, e demais funcionários que constituíram e repassaram os conhecimentos necessários a minha formação.

RESUMO

Myracrodruon urundeuva (aroeira do sertão) é uma espécie explorada economicamente por seu alto valor comercial e possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo em algumas formações vegetais, inclusive na Caatinga, um ambiente semiárido. O semiárido se caracteriza por altas temperaturas, alta radiação e baixa umidade relativa do ar em grande parte do ano. As plantas que vivem na caatinga são constantemente submetidas ao déficit hídrico, que além de outras implicações, leva à perda do turgor celular, alteram alguns aspectos morfofisiológicos e leva a paralisação de vários processos essenciais à planta. Neste cenário, *M. urundeuva* tem grande potencial para ser utilizada na recuperação de áreas alteradas e, por ser encontrada no semiárido, pode ser utilizada para esta finalidade, contribuindo para a reabilitação do ambiente, uma vez que tem condições de sobreviver a intempéries verificadas nestas áreas. Assim, este trabalho teve como objetivo, verificar a tolerância de indivíduos jovens de *M. urundeuva* submetidos à deficiência hídrica. O experimento foi conduzido com vinte e duas mudas de aroeira do sertão, as quais foram distribuídas em dois tratamentos: controle e sequeiro. Após um período de aclimação, as plantas do tratamento sequeiro não foram mais hidratadas até que as taxas de fotossíntese se aproximassem de zero, o que durou sete dias. Foram coletados dados diários de trocas gasosas (gs, E e A), além da determinação da eficiência instantânea na utilização da água (EUA), eficiência intrínseca na utilização da água (EIUA) e eficiência da carboxilação (EC), através de um analisador de gás a infravermelho (IRGA). Ao fim dos sete dias foi determinado o potencial hídrico foliar (Ψ_{wf}) na antemanhã e ao meio dia, coletado material para quantificação dos teores de prolina foliar, nitrato foliar (NF) e atividade da enzima redutase do nitrato (RN). Além disso foram feitas as análises da eficiência quântica do PSII (YIELD), eficiência fotoquímica do PSII (Fv/Fm), índice SPAD e determinação de massa seca. Os valores da fotossíntese chegaram próximos à zero no sétimo dia de suspensão hídrica, quando foi analisada a eficiência fotoquímica e o teor de clorofila, não sendo observados danos fotoinitórios e decréscimos no índice SPAD. O Ψ_{wf} foi menor no tratamento sequeiro, na antemanhã e ao meio-dia, bem como foram encontradas as maiores concentrações de prolina foliar, o que sugeriu que *M. urundeuva* respondeu ao déficit hídrico e ao DPV, acumulando solutos compatíveis (prolina). Não foram verificadas diferenças nos teores de nitrato foliar, massa seca, EUA e EIUA. As médias da EC decresceram ao longo da suspensão da irrigação. Assim, conclui-se que o acúmulo de prolina foi uma estratégia utilizada pela planta visando ajustar o potencial osmótico com o propósito de garantir o estado hídrico das plantas. Por outro lado, após a imposição da suspensão hídrica, as taxas fotossintéticas de *M. urundeuva* tiveram redução bastante proeminente, porém a integridade do aparato fotossintético foi mantida, o que indica que essa espécie tem estratégias para sobreviver sob condições de restrição hídrica.

Palavras-chave: Trocas gasosas; déficit hídrico; eficiência fotoquímica

ABSTRACT

Myracrodruon urundeuva (aroeira do sertão) is a species exploited economically for its high commercial value. It has a wide geographical distribution and occurs in some plant formations, including the *Caatinga*, a semi-arid environment. The semi-arid region is characterized by high temperatures, high radiation and low relative humidity during most of the year. Plants that live in the *Caatinga* are constantly subjected to water deficit, which, in addition to other implications, leads to the loss of cell turgor, alters some morphophysiological aspects and leads to the paralysis of several processes that are essential to the plant. In this scenario, *M. urundeuva* has great potential to be used in the recovery of altered areas because it is found in the semi-arid region and it can be used for this purpose. It can also contribute to the rehabilitation of the environment, since it is able to survive the weather in these areas. Thus, this work aimed to verify the tolerance of young *M. urundeuva* individuals submitted to water deficiency. The experiment was carried out with twenty-two *aroeira* seedlings, which were distributed in two treatments: control and rainfed. After a period of acclimatization, the rainfed plants were no longer hydrated until photosynthesis rates approached zero, which lasted for seven days. Daily gas exchange data (g_s , E and A) was collected, in addition to the determination of instantaneous water-use efficiency (WUE), intrinsic water-use efficiency (IWUE) and carboxylation efficiency (CE), using an infrared gas analyzer (IRGA). At the end of the seven days, the leaf water potential (Ψ_{wp}) was determined in the morning and at midday. Material was collected to quantify the levels of leaf proline, leaf nitrate (LN) and activity of the enzyme nitrate reductase (NR). In addition, analyses of the quantum efficiency of PSII (YIELD), efficiency of photochemical PSII (Fv/Fm), total chlorophyll (SPAD Index) and dry matter determination were performed. Photosynthesis reached values close to zero on the seventh day of water suspension, when the efficiency of photochemical and chlorophyll content were analyzed and neither photoinhibition damage nor a decrease in the leaf chlorophyll index were observed. Ψ_{wp} was lower in rainfed treatment, in the morning and at midday, and higher concentrations of leaf proline were registered. These findings suggest that *M. urundeuva* responded to water deficit and VPD by accumulating compatible solutes (proline). There were no differences in the levels of leaf nitrate, dry matter, IWUE and WUE. CE mean values decreased during the irrigation suspension. Thus, we have come to the conclusion that the accumulation of proline was a strategy used by the plant to adjust the osmotic potential in order to guarantee the water status of the plants. On the other hand, after the imposition of water suspension, the photosynthetic rates of *M. urundeuva* presented a very prominent reduction, even though the integrity of the photosynthetic apparatus was maintained. It indicates that this species has strategies to survive under conditions of water restriction.

Keywords: Gas exchanges; water deficit; photochemical efficiency

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Mapa de distribuição da espécie *Myracrodruon urundeuva* no Brasil. 22
- Figura 2: A- *Myracrodruon urundeuva* desfolhada e florida, em floresta caducifólia convertida em pastagem. Paracatu (MG). B- Superfície do ritidoma e cor da casca interna. Vazante (MG). C- Inflorescências. Vazante (MG).D- Cacho de frutos maduros.Douradoquara (MG) 23
- Figura 3:Variação diária média das variáveis microclimáticas no interior da casa de vegetação durante o período do experimento; (A) umidade do ar, (B) temperatura do ar, (C) radiação e (D) déficit de pressão de vapor (DPV folha-ar). 27
- Figura 4: Umidade relativa do solo em vasos com mudas de *M. urundeuva* cultivadas em condições de deficiência hídrica em casa de vegetação. 28
- Figura 5: Potencial hídrico do solo em vasos com mudas de *M. urundeuva* cultivadas em condições de deficiência hídrica em casa de vegetação ao fim do experimento. 28
- Figura 6: Taxas fotossintéticas de mudas de *M. urundeuva* cultivadas em condições de deficiência hídrica em casa de vegetação durante os sete dias de experimento. 29
- Figura 7: Fotossíntese (A), condutância estomática (gs) e transpiração (E) em plantas jovens de *M. urundeuva* cultivadas em condições de deficiência hídrica em casa de vegetação. 33
- Figura 8: Eficiência do uso da água e eficiência intrínseca do uso da água em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação. 36
- Figura 9: Eficiência de carboxilação em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação. 37
- Figura 10: Eficiência quântica do fotossistema II em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica nos períodos da ante-manhã e ao meio dia em casa de vegetação. 38
- Figura 11: Eficiência efetiva do fotossistema II em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação. 40
- Figura 12: Teores de prolina foliar em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação. 41
- Figura 13: Teores de nitrato foliar em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação. 43
- Figura 14: Índice SPAD realizado no período de meio-dia em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro hídrica em casa de vegetação. 44
- Figura 15: Potencial hídrico foliar em plantas jovens de *M. urundeuva*, nos tratamentos controle e sequeiro nos períodos da antemanhã e meio-dia ao fim do experimento em casa de vegetação. 45

Figura 16: Média da massa seca de folhas, caule e raízes em plantas jovens de *M. urundeuva*, nos tratamentos controle e sequeiro, após 07 dias de suspensão hídrica em casa de vegetação. 47

Figura 17: Alocação da biomassa seca de folhas, caules e raízes em plantas jovens de *M. urundeuva*, nos tratamentos controle e sequeiro, após 7 dias de suspensão hídrica em casa de vegetação. 48

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 OBJETIVOS	13
2.1 Geral	13
2.2 Específicos	13
3 REFERENCIAL TEÓRICO	14
3.1 A Caatinga e o déficit hídrico	14
3.2 Efeitos do estresse hídrico sobre as plantas	15
3.2.1 Efeitos do déficit de água sobre as plantas	15
3.2.2 O déficit hídrico e os osmoprotetores	16
3.2.3 Déficit hídrico, dano fotoinibitório e crescimento	18
3.2.4 O efeito do déficit hídrico sobre a assimilação do nitrogênio (N)	20
3.3 A aroeira-do-sertão <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão (Anacardiaceae)	21
4 MATERIAL E MÉTODOS	25
4.1 Material vegetal e condições do experimento	25
4.1.1 Dados microclimáticos e déficit de pressão de vapor na casa de vegetação	25
4.2.2 Potencial hídrico e umidade do solo	27
4.2 Avaliações fisiológicas	29
4.2.1 Monitoramento das trocas gasosas	29
4.2.2 Determinação do “status” hídrico da planta	30
4.2.3 Análise da eficiência fotoquímica do PSII	30
4.2.4 Eficiência no uso da água (EUA), eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) e eficiência instantânea de carboxilação (CE)	30
4.3 Extração de compostos nitrogenados	30
4.3.1 Quantificação de prolina foliar livre	30
4.3.2 Análise quantitativa do nitrato foliar	31
4.3.3 Determinação da atividade da Redutase do nitrato em folhas	31
4.4 Índice SPAD (índice de teor de clorofila total)	32
4.5 Determinação de massa seca	32
4.6 Análises estatísticas	32
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO	33
5.1 Trocas gasosas	33
5.1.1 Condutância estomática, transpiração e fotossíntese	33
5.1.2 Eficiência instantânea na utilização da água, eficiência intrínseca da utilização da água e eficiência da carboxilação	35
5.2 Eficiência fotoquímica do PSII	37

5.3 Teores de Prolina livre	40
5.4 Teores de Nitrato foliar (NF) e atividade da enzima redutase do nitrato (RN)	42
5.5 Índice de teor de clorofila total (Índice SPAD)	44
5.6 Potencial hídrico Foliar (Ψ_w foliar)	45
5.7 Massa seca	46
6 CONCLUSÕES	49
REFERÊNCIAS	50

1 INTRODUÇÃO

A caatinga é um bioma endêmico do território brasileiro, e 50% da sua área original já foi degradada por atividades antrópicas, como por exemplo, atividades agropecuárias e construção de hidroelétricas, e além disso, apenas 1% deste bioma faz parte de áreas de preservação permanente, o que não é suficiente para manter a biodiversidade, enfatizando a necessidade de preservação (CAPOBIANCO, 2002; LEAL *et al.*, 2005). Esse bioma é caracterizado por possuir o clima árido, pluviosidade baixa e irregular, solo pedregoso e raso, o que dificulta a retenção de água, mas, apesar desses fatores adversos, a caatinga tem uma grande biodiversidade de fauna e flora (SILVA, 2002; DRUMOND *et al.*, 2000).

Apesar da maior parte do nordeste ser composta pelo bioma da Caatinga, trata-se de uma região pouco conhecida (COUTINHO, 2006; FERREIRA, 2011). Desde que os povos não nativos ocuparam o Brasil não houve planejamento na utilização dos recursos naturais e a maior parte das áreas de mata nativa foi degradada para dar espaço às pastagens, culturas agrícolas e as cidades (MARTINS, 2001). Considerando o fato de que as plantas estão intimamente ligadas ao seu habitat, necessitando se adaptar aos estresses impostos pelo meio, as espécies vegetais adquiriram mecanismos de tolerância e aclimação ao estresse (LICHTENTHALER *et al.*, 2005; SANTIAGO E PAOLI, 2007).

Dentre algumas das repostas fisiológicas ao déficit hídrico podem ser citadas a diminuição do potencial hídrico foliar e a síntese e o acúmulo de solutos compatíveis, evitando a perda excessiva de água e do turgor celular, esperados em um ambiente quente e seco (COSTA *et al.*, 2015). Ainda é possível ressaltar o fechamento estomático, que irá controlar a perda excessiva de água, resultando na redução da condutância estomática e transpiração, que apesar de limitar a fotossíntese pode aumentar a eficiência na utilização da pouca água disponível (MARIANO *et al.*, 2009; QUEIROZ *et al.*, 2002; CHAVES *et al.*, 2002). O déficit hídrico também tem influência sobre o fluxo de minerais do solo para a planta em algumas espécies (KÓVACS, 2005; FIRMANO *et al.*, 2009). A redutase do nitrato é uma enzima regulada pelo substrato, então, a captação de nitrato do solo exerce efeito negativo tanto sobre a síntese quanto sobre a atividade desta enzima (FOYER *et al.*, 1998), porque sua captação resulta na limitação da assimilação do nitrogênio, essencial à síntese de aminoácidos e proteínas (SILVEIRA *et al.*, 2001).

Contudo, o déficit hídrico está estritamente ligado ao acúmulo de biomassa da planta, visto que em temperaturas mais elevadas, com chuvas sazonais, causam períodos mais ou menos extensos de déficit hídrico e expõe as plantas ao estresse, o que resulta em uma menor produção de biomassa (GATTO *et al.*, 2010).

Myracrodruon urundeuva, popularmente conhecida como aroeira do sertão, é uma

espécie arbórea da família Anacardiaceae, tem uma ampla distribuição geográfica, ocorrendo nos domínios fitogeográficos da Caatinga, Cerrado e em zonas de transição Cerrado-Floresta Estacional (MAIA, 2004). Por ser utilizada na exploração madeireira (COSTA *et al.*, 2015) e na medicina popular, a aroeira do sertão já esteve incluída na lista de espécies ameaçadas de extinção (BRASIL, 2008) e é classificada como espécie de alta prioridade para a conservação (ALBUQUERQUE; OLIVEIRA, 2007). Neste cenário, *M. urundeuva* tem grande potencial para ser utilizada na recuperação de áreas alteradas e, por ser encontrada no semiárido, pode ser utilizada para esta finalidade, contribuindo para a reabilitação do ambiente, uma vez que tem condições de sobreviver às intempéries verificadas nestas áreas (SOARES; CASA GRANDE, 2008). Além disso, os resultados dos estudos ecofisiológicos aumentam as informações para uma abordagem comparativa, cada vez mais importantes para o entendimento dos mecanismos adaptativos dessas plantas a diferentes pressões ambientais (HOFFMANN; FRANCO, 2008).

2 OBJETIVOS

2.1 Geral

Verificar a tolerância de indivíduos jovens de *Myracrodruon urundeuva* submetidos à deficiência hídrica.

2.2 Específicos

- Verificar o efeito da restrição hídrica sobre o aproveitamento da energia luminosa e da condutância estomática sobre as taxas de fotossíntese das plantas;
- Análise da atividade da enzima redutase do nitrato e do acúmulo de compostos nitrogenados nos tecidos foliares frente à deficiência hídrica;
- Avaliação da eficiência do uso da água e da manutenção do potencial hídrico em condições de deficiência de água no solo;
- Avaliação do índice SPAD em resposta à restrição de água;
- Analisar o padrão de distribuição de biomassa entre as partes da planta (folhas, caule e raiz) em função da restrição de água.

3 REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 A Caatinga e o déficit hídrico

A palavra Caatinga tem como significado do tupi-guarani “mata branca”, devido ao seu aspecto seco e sem vida durante a estação seca quando a vegetação perde suas folhas (ALVES, 2007). A caatinga já foi considerada como sendo o resultado da degradação de outros biomas como a Mata Atlântica ou até mesmo a Floresta Amazônica, mas essa falsa ideia sugeria que o bioma era homogêneo, com pouca biodiversidade de espécies e pouco alterado desde a colonização do Brasil (ALVES *et al.*, 2009). Contudo, é possível verificar que a caatinga é rica em biodiversidade, endemismo, heterogênea e extremamente frágil (ALVES, 2007).

Nos últimos anos, boa parte da área original da Caatinga sofreu desertificação devido a atividade antrópica, segundo dados do Sistema de Monitoramento da Degradação e Recuperação da Terra (SISTEMA, 2018), o desmatamento juntamente com a agricultura são as principais causas para que a Caatinga esteja com aproximadamente 50% de sua área original modificada (SCHULZ *et al.*, 2016). Muitas áreas que eram consideradas como primárias, são na realidade o fruto da interação entre o nordestino e o seu ambiente, que é o resultado de uma exploração que acontece desde o século XVI (SISTEMA, 2018).

Existem várias caracterizações da caatinga, sendo que, a maioria dos autores consideram a Caatinga como um bioma íntegro, sem muitas alterações, devido aos fatores climáticos, edáficos e antrópicos (KOECHLIN; MELO, 1980; SCHNELL, 1961; AUBRÉVELILLE, 1961; MARTIUS, 1996). Para os autores citados anteriormente, todas as formas da Caatinga atual são resultantes da degradação antrópica, onde o clímax seria a floresta seca. Mas, de acordo com a outra parte desses autores, sem negar o papel das ações humanas, consideram as florestas secas como formações climáticas, sendo estas mesoclimáticas e/ou edáficas. A Caatinga tem uma imensa variedade de vida e um acentuado grau de endemismo, mas ainda precisa ser estudada mais detalhadamente para suprir a carência de informações atualizadas sobre esse bioma (ALVES *et al.*, 2009). A falta de dados atualizados e estudos contínuos prejudicam o desenvolvimento da conservação ambiental da caatinga.

Segundo Alves *et al.* (2009), a Caatinga passa de uma formação definida para outra através de várias zonas de transição, muitas vezes de fácil observação. Na Caatinga, pode ser feita uma separação visual por altura da formação: a floresta seca, as caatingas arbustivas e as estepes, todas as descrições da caatinga salientam que as formas caducifólias, arbóreas e arbustivas predominam na formação (ALVES *et al.*, 2009). Elas constituem quase que exclusivamente os estratos lenhosos, sem terem, contudo, outras características de adaptação à estação seca, em seguida, vêm as xerófilas muito especializadas, tais como, Cactáceas,

Bromeliáceas e Euforbiáceas, que não são encontradas em todo o bioma (ALVES *et al.*, 2009).

De modo geral, as espécies da Caatinga possuem meios para sobreviver à estação seca, sendo assim, por meio de modificações do ritmo biológico ou por mudanças no metabolismo da água (perda das folhas, possibilitando que as plantas economizem água), sem atingir uma verdadeira microfilia, que é característica de muitas espécies de outras regiões semiáridas (KOECHLIN; MELO, 1980). A degradação dos solos e das condições hídricas em consequência dos desmatamentos torna difícil a reconstituição da vegetação (ALVES, 2007). Assim, o quadro atual é caracterizado por diferentes níveis de degradação da floresta, como também, o aumento de pastagens artificiais que vem causando grandes transformações na paisagem (ALVES *et al.*, 2009).

Levando em consideração o conceito de estresse, se assume que qualquer fator, seja ele externo (biótico ou abiótico) ou interno pode se tornar um fator estressante, não fazendo diferença se a intensidade for muito baixa ou muito alta (LÜTTGE, 2007). Porém, para o estudo da fisiologia vegetal, é comum que seja definido como estresse, um fator externo que exerça uma influência negativa sobre a planta (TAIZ; ZEIGER, 2009).

3.2 Efeitos do estresse hídrico sobre as plantas

3.2.1 Efeitos do déficit de água sobre as plantas

A disponibilidade de nutrientes no solo, a luminosidade e a água, são fatores que interferem no desenvolvimento da planta (ANDRADE *et al.*, 1999). A falta de água é o fator que caracteriza a Caatinga, pois a baixa quantidade de água durante a maior parte do ano faz com que a fitofisionomia varie, já que boa parte do ano as árvores ficam desfolhadas, ficando com o aspecto seco e sem vida (SAMPAIO 1995; QUEIROZ *et al.*, 2019). Na região semiárida do Brasil, normalmente, a vegetação é frequentemente submetida ao déficit hídrico relacionado à seca, em decorrência da irregularidade e da baixa precipitação; mas pode-se destacar que não é apenas este fator, que causa o déficit hídrico, mas, também, a associação a outros fatores característicos da região, como altas temperaturas associadas à alta intensidade luminosa, que provocam uma demanda evaporativa alta e consequente dessecação do solo (TROVÃO *et al.*, 2007).

Em um estudo realizado por Trovão *et al.* (2004), foi possível perceber que as medidas de potencial hídrico foliar em cinco espécies da Caatinga (*Ziziphus joazeiro* Mart., *Schinopsis brasiliensis* Engl., *Myracrodruon urundeuva* Allem., *Pseudobombax sp* e *Bumeliasarturum* Sw.), no período seco, as espécies *Pseudobombax sp.* e *M. urundeuva* foram mais sensíveis a variação pluviométrica. Contudo, mesmo em condições de estresse hídrico, o potencial hídrico

de *Pseudobombax sp.* e *M. urundeuva* foi maior do que plantas cultivadas sob mesmas condições. Esse comportamento se deve as adaptações morfofisiológicas já adquiridas em decorrência das condições climáticas e do solo preponderantes na região semiárida.

Frente a essas características apresentadas, pode-se afirmar que as plantas que habitam regiões áridas e semiáridas estão frequentemente sofrendo por causa de fatores abióticos que são mais causados devido a sazonalidade do clima (verão e inverno), pela variação da radiação, duração do dia, mudanças constantes de temperatura e quantidade de precipitação que ocorrem (LARCHER, 2006). Devido à pouca disponibilidade de água no solo, o volume de água perdida supera o volume de água absorvida, logo, a planta entra em estado de déficit de água e desidrata cada vez mais (TAIZ; ZEIGER, 2009).

3.2.2 O déficit hídrico e os osmoprotetores

O déficit hídrico pode causar redução em muitos processos fisiológicos e metabólicos podendo afetar o desenvolvimento das plantas (ZHANG *et al.*, 2018). Uma resposta metabólica que está associada ao estresse causado pelo déficit hídrico é o acúmulo de moléculas osmoprotetoras, que auxiliam na tolerância das plantas sob baixa disponibilidade de água, como açúcares (trealose, sacarose e frutose), aminoácidos (prolina e triptofano) e compostos de amônio (surfactantes catiônicos) (AKITHA; GIRIDHAR, 2015; HOSSAIN *et al.*, 2014).

Quando as plantas se encontram em situação adversa, vários mecanismos de proteção são ativados, e como consequência imediata, ocorre o fechamento estomático, que promove a redução da absorção de CO₂, sendo que, se esse fechamento se prolongar por muito tempo, afetará a fotossíntese da planta, reduzindo suas taxas (ROYER, 2001). Outra resposta das plantas ao déficit hídrico está relacionada ao acúmulo de solutos compatíveis (prolina, glicina, betaína, entre outros) no citosol, que contribuem para a manutenção do equilíbrio hídrico e para a preservação da integridade de proteínas, enzimas e membranas celulares, tendo uma função osmoprotetora contra subprodutos tóxicos do metabolismo, resultantes do estresse (TRABELSI *et al.*, 2019; MARIJUAN; BOSCH, 2013).

Esses mecanismos proporcionam o crescimento e a reprodução das plantas em ambientes com limitações hídricas. Nessas condições, plantas acumulam açúcares, ácidos orgânicos e íons no citosol, o que possibilita a diminuição do potencial osmótico e a manutenção do potencial hídrico e do turgor (MAIA, 2004), ajudando também no controle das espécies reativas de oxigênio (EROs) (MILLER *et al.*, 2010). O acúmulo de osmoprotetores é fundamental para a aclimação das plantas, podendo prevenir a desnaturação de proteínas, preservar a estrutura de enzimas, proteger as membranas dos efeitos deletérios causados pelas

espécies reativas de oxigênio (EROs) e inibir a agregação de proteínas (COTINGUIBA *et al.*, 2013).

A prolina tem um importante papel adaptativo na tolerância das plantas ao estresse, principalmente devido à sua propriedade osmoprotetora. Durante situações de falta de água e alta salinidade, o acúmulo de prolina resulta em aumento na osmolaridade da célula, que leva ao influxo de água e garante a manutenção do turgor necessário para a expansão celular (KISHOR *et al.*, 2005). A resposta ao estresse ocorre a partir de uma série de eventos envolvidos que induzem modificações bioquímicas e fisiológicas, como por exemplo a diminuição da condutância estomática e aumento no aprofundamento radicular, o que melhora o desempenho das espécies cultivadas durante a imposição à seca (VERSLUES *et al.*, 2006). Como forma de tolerância em casos de deficiência hídrica severa, as plantas promovem o influxo de água, por meio do acúmulo de solutos na célula, que reduz o potencial osmótico (ZHANG *et al.*, 2018).

O ajuste osmótico é um dos mecanismos fisiológicos mais eficazes para a manutenção da turgescência celular, em condições de baixo potencial hídrico, promove proteção por curtos períodos de tempo e é importante quando as condições não demoram a normalizar (MARIJUAN; BOSCH, 2013). O acúmulo de solutos compatíveis não é nocivo ao metabolismo celular e, por aumentar a pressão osmótica no interior das células, mantêm a absorção de água e a sua pressão de turgor, mantendo os processos fisiológicos das plantas, ainda que em níveis menores (MARIJUAN; BOSCH, 2013).

A água é importante no metabolismo, transporte e translocação de solutos, na turgescência celular, bem como na abertura e fechamento dos estômatos (LAWLOR, 2002). No solo e em quantidade adequada, facilita a penetração do sistema radicular (HUND *et al.*, 2009). Por ser fundamental no metabolismo, a redução na disponibilidade da água no solo pode afetar a planta, já que essa molécula é necessária para a maioria das funções vitais, reações e rotas metabólicas (CARLESSO; ZIMMERMANN, 2000). A eficiência no uso da água (EUA) relaciona a produção de biomassa ou produção comercial pela quantidade de água aplicada ou evapotranspirada (MACHADO *et al.*, 2010). Sendo assim, as plantas mais eficientes no uso da água produzem mais matéria seca por grama de água transpirada (BAPTISTA *et al.*, 2001). O uso mais eficiente da água está diretamente associado ao tempo de abertura estomática, pois, enquanto a planta absorve CO₂ para a fotossíntese, a água é perdida para o ambiente por evapotranspiração, seguindo um gradiente de potenciais hídricos (PEREIRA-NETTO *et al.*, 2002).

A eficiência do uso da água tem sido bastante utilizada na seleção de variedades mais tolerantes ao estresse hídrico (IGBADUN *et al.*, 2006; KO; PICCINNI, 2009). Segundo

Reichardt e Timm (2004), cerca de 98% do volume de água absorvida pela planta passa por ela perdendo-se para a atmosfera, por meio da transpiração. Este fluxo é necessário para uma série de atividades fisiológicas e para o bom desenvolvimento das plantas, sendo necessário sempre manter adequado o suprimento hídrico (TOSTA *et al.*, 2014).

3.2.3 Déficit hídrico, dano fotoinibitório e crescimento

A relação entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima é referida como a eficiência fotoquímica máxima (F_v/F_m) e reflete o estado de saúde do PSII (o potencial máximo de uso da energia captada pelas clorofilas no processo fotossintético) e permite inferir sobre a extensão dos danos causados ao PSII pelo excesso de energia luminosa. Já a eficiência efetiva do PSII (Yield) avalia a performance fotossintética das plantas, mensurando a fração de energia absorvida pelo PSII e utilizada na etapa fotoquímica (LICHTENTHALER *et al.*, 2005; MAXWELL; JOHNSON, 2000). De forma geral, os estudos envolvendo a eficiência fotossintética relatam reduções em ambas as taxas em plantas submetidas ao estresse hídrico (SANTANA, 2011; FREIRE, 2016; SILVA-PINHEIRO *et al.*, 2016).

De acordo com Yusuf *et al.* (2010), a dimensão do dano fotoinibitório pode ser analisada através da verificação das taxas de F_v/F_m na antemanhã, porque em níveis elevados de radiação solar, a proteína D1, que dissiparia a energia captada da luz para a plastoquinona pode ser lesada de maneira reversível ou irreversível a depender da intensidade do dano e associação com outros estresses. Para que isso ocorra, existe um processo natural da planta, chamado de dano fotoinibitório dinâmico. A proteína D1 pode ser reparada ou substituída por uma outra proteína D1 recém-sintetizada, e este mecanismo de reparo e substituição precisa de baixas intensidades luminosas. No entanto, quando a planta passa por estresses que causam a redução da síntese proteica, o mecanismo de substituição ou reparo da proteína D1 é comprometido e o dano acumula nos tilacóides reduzindo de forma crônica a eficiência fotoquímica, o que é chamado de dano fotoinibitório crônico, sendo assim, a verificação dos valores da razão F_v/F_m na antemanhã, pode mostrar se o dano fotoinibitório é dinâmico ou crônico (LÜTTGE, 2007).

A perda de turgor celular é uma das primeiras características a aparecer quando a planta se encontra sob déficit hídrico, o que, dentre outros efeitos, limita a abertura estomática impactando diretamente as trocas gasosas da planta e causando aumento da temperatura foliar (OLIVEIRA *et al.*, 2018). Sendo assim, a assimilação de CO_2 é prejudicada tanto pela redução no aporte de dióxido de carbono, quanto pelo efeito térmico sobre a enzima rubisco (RuBP ribulose-1,5-bifosfato-carboxilase-oxigenase) (TAIZ; ZEIGER, 2009). A redução da abertura estomática ainda diminui a corrente transpiratória e dessa forma, a absorção e o transporte de

nutrientes, afetando a nutrição da planta (KÓVACS, 2005; FIRMANO *et al.*, 2009).

Trovão *et al.* (2007) ao avaliar as variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga, verificou que onze espécies estudadas, dentre elas, *M. urundeuva*, não alteraram a eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) em períodos de menor disponibilidade hídrica, e concluíram que esse comportamento foi devido às características destas espécies.

A redução do turgor também afeta os processos de alongamento celular, e assim, o processo de desenvolvimento vegetal (MORALES *et al.*, 2015). A planta, então, enfrenta problemas para manter o equilíbrio de potencial hídrico com o meio externo. As membranas podem se tornar desorganizadas, as enzimas sofrem inibição da atividade ou podem ser desnaturadas, levando a danos celulares, redução do crescimento e da fertilidade e senescência (KRASENSKY; JONAK, 2012).

Como é evidente o efeito do ambiente no crescimento, no desenvolvimento e na produtividade vegetal, é imprescindível a avaliação dos efeitos desses fatores no metabolismo das espécies de importância econômica e ecológica. O crescimento de uma planta é calculado pela distribuição de carbono ao longo da planta e é função da produção e da distribuição de matéria seca, onde os assimilados resultantes da fotossíntese podem ser armazenados ou distribuídos entre os diferentes órgãos da planta; e a análise de crescimento é um método acessível, preciso e utilizado com a finalidade de avaliar o comportamento do vegetal em diferentes condições impostas (AUMONDE *et al.*, 2013). Por meio da fotossíntese, as plantas absorvem energia luminosa e fixam CO₂ atmosférico em compostos carbonados que tem como destino o crescimento e desenvolvimento (MARENCO; LOPES, 2007).

As variações na quantidade de biomassa e de área foliar ao longo do tempo são utilizadas para calcular índices fisiológicos e a análise de crescimento feita ao longo de intervalos regulares de tempo é baseada na matéria seca acumulada e na área foliar (LOPES; LIMA, 2015). Esta análise pode ser utilizada para verificar a adaptação ou aclimatação das plantas à diferentes ambientes, possibilitando avaliar a contribuição das diferentes estruturas vegetais no acúmulo de matéria seca (BENINCASA, 2003; PEIXOTO; PEIXOTO, 2009).

Como opção para estudar as respostas de plantas frente as situações adversas que interferem negativamente no crescimento e desenvolvimento do vegetal, como por exemplo o manejo empregado, condição do estresse abiótico, dentre outros fatores, a análise de crescimento pode auxiliar no monitoramento do crescimento vegetal ao longo do tempo e frente a diferentes condições de meio e de manejo (LOPES; LIMA, 2015; AUMONDE *et al.*, 2017).

Por meio da análise de crescimento é possível estimar algumas taxas de crescimento, como a taxa de produção de massa seca, taxa de crescimento relativo e taxa assimilatória líquida

(AUMONDE *et al.*, 2017).

3.2.4 O efeito do déficit hídrico sobre a assimilação do nitrogênio (N)

O nitrogênio é um dos elementos minerais essenciais que causam maior impacto no desenvolvimento das plantas, por interferir na síntese de aminoácidos, proteínas e estar diretamente relacionado com o acúmulo de biomassa (VIANA, 2007). A assimilação do nitrogênio em plantas é afetada pelo déficit hídrico, sendo observadas reduções drásticas na atividade da enzima redutase do nitrato, a partir de pequenos decréscimos no potencial hídrico (BOTREL *et al.*, 2000).

A maior parte do nitrogênio é absorvida pelas plantas na forma de nitrato. Após a sua absorção, para que ele possa ser utilizado pelas plantas é necessário que este seja reduzido a amônio, e então incorporado em compostos orgânicos (BATISTA, 2002). O amônio (NH_4^+) e o nitrato (NO_3^-) são as principais fontes de nitrogênio para as plantas, sendo o NO_3^- a forma mais comum. O aporte e assimilação desses nutrientes são extremamente sensíveis à falta de água, por causa da redução do fluxo da corrente transpiratória, que afeta o transporte das fontes de N pela planta, o que provavelmente também provoca diminuição na energia disponível para as etapas de assimilação (HUANG *et al.*, 2018). De acordo com Meng *et al.* (2016 apud HAUNG *et al.*, 2018) foi descoberto que em situações de seca, as expressões da maioria dos genes relacionados à assimilação de nitrato são inibidas, sendo que o principal local de assimilação são as folhas e apenas uma quantidade limitada é assimilada na raiz. (XU *et al.*, 2012).

A primeira etapa da assimilação do nitrogênio a partir do nitrato ocorre através da enzima redutase do nitrato, que catalisa a redução do nitrato a nitrito no citoplasma. O nitrito é transportado rapidamente para os cloroplastos, por ser altamente reativo e tóxico para os cloroplastos (folhas) ou plastídeos (raízes). Nestas organelas citadas, a enzima nitrito redutase reduz o nitrito a amônio (XU *et al.*, 2012). A ação da enzima Glutamina Sintase (GS) evita o acúmulo de NH_4^+ e seus efeitos tóxicos, combinando-o com o glutamato, formando a glutamina; a presença de glutamina estimula a atividade da enzima glutamato sintase, transferindo o grupo amida da glutamina para o 2-oxoglutarato, formando duas moléculas de glutamato como produtos da reação, portanto, as reações de transaminação são responsáveis por incorporar o N nos diversos aminoácidos (XU *et al.*, 2012).

Desta forma, redução assimilatória do NO_3^- , que tem como local a folha, fica comprometida com a redução da força motriz responsável por transportar este íon até a folha e o impacto da deficiência hídrica sobre a expressão gênica das moléculas envolvidas na sua

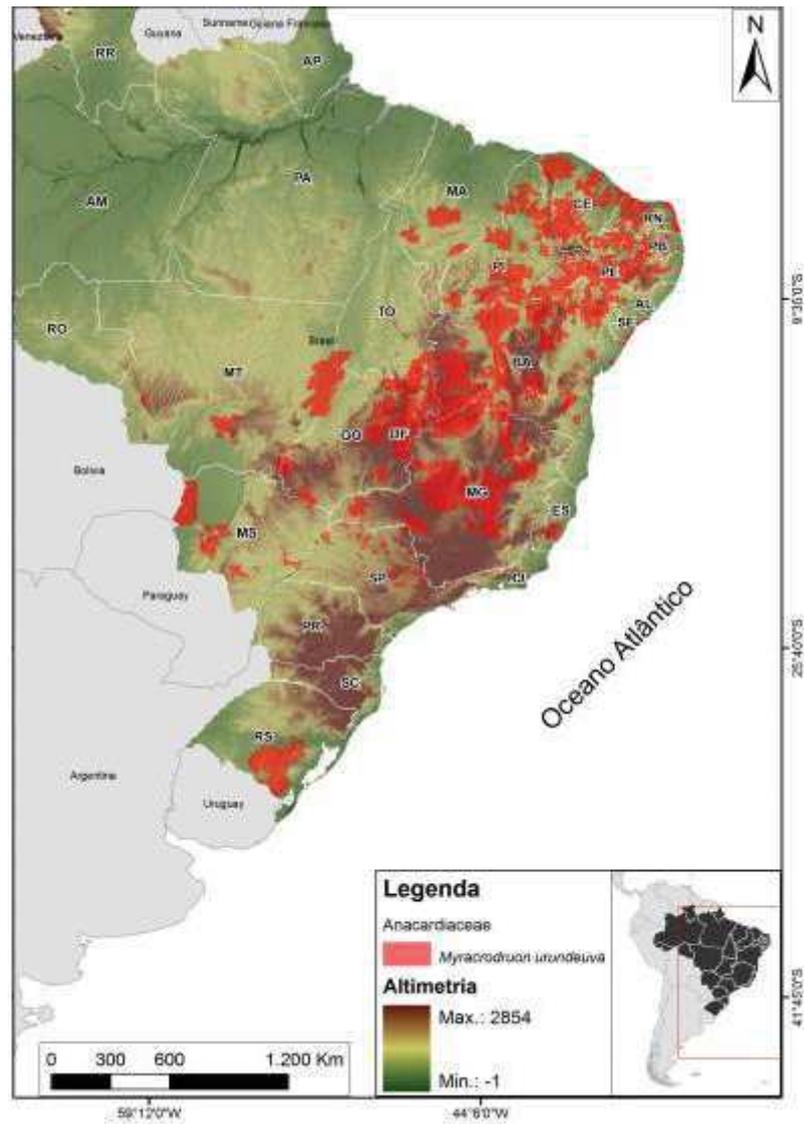
assimilação, como a redutase do nitrato e glutamina sintase (XU *et al.*, 2012).

3.3 A aroeira-do-sertão *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae)

Myracrodruon urundeuva Allemão, uma espécie arbórea pertencente à família Anacardiaceae, é conhecida popularmente como aroeira, aroeira-do-sertão ou urundeúva, sendo uma espécie decídua na estação seca, heliófita e seletiva xerófito (LORENZI, 1992).

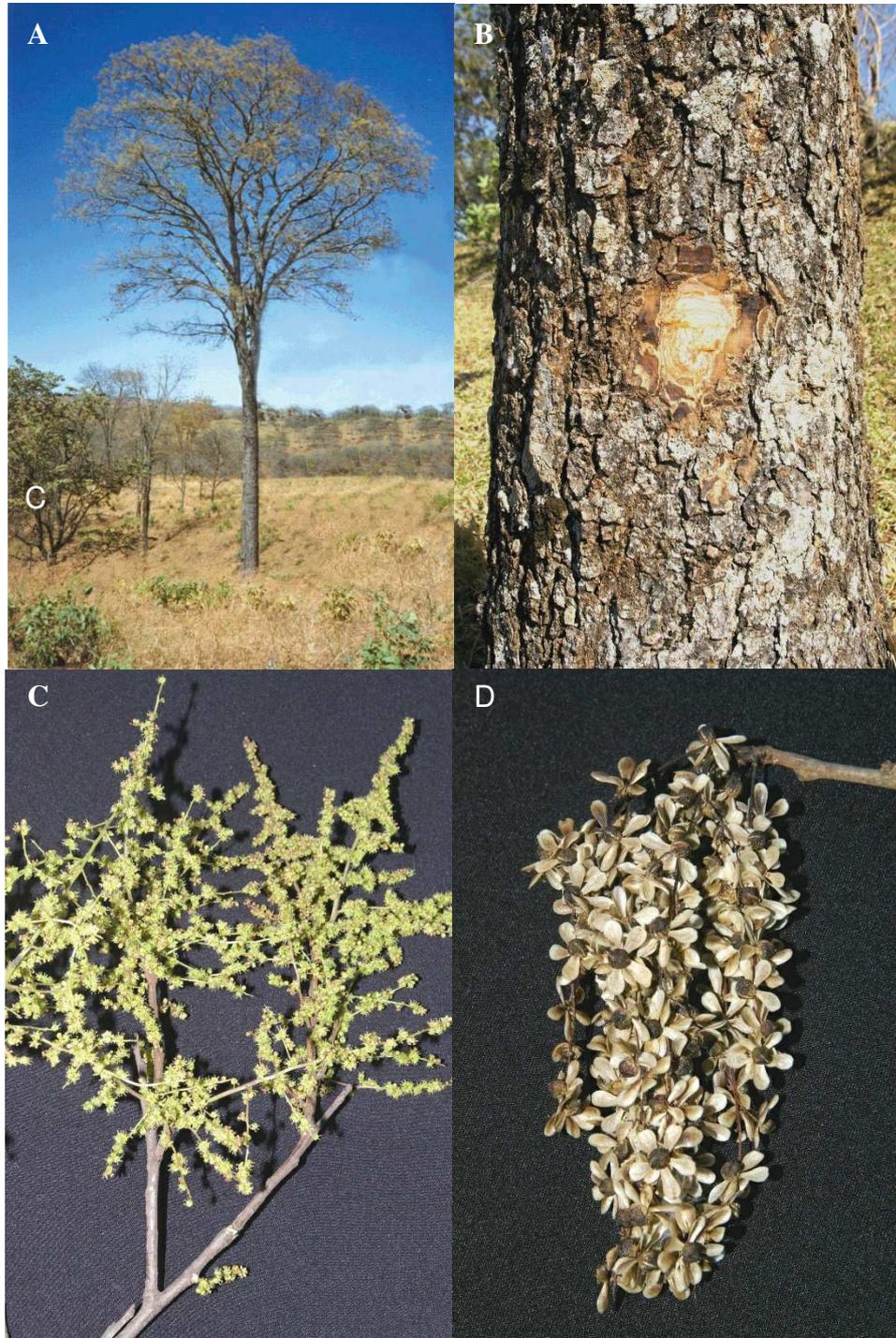
Essa espécie é nativa, porém não endêmica do Brasil, ocorrendo principalmente na região Nordeste do Brasil (Figura 1), e pode atingir altura que varia entre 5 e 20 m quando localizada na Caatinga, Cerrado e em zonas de transição Cerrado-Floresta Estacional e até 35 m nas regiões de Florestas Pluviais (MAIA, 2004; AWEB, 2004). Possui o caule na maioria das vezes ereto (Figura 2-A), com diâmetro superior a 30 cm e casca castanho-escura (Figura 2-B). Suas folhas são compostas, imparipinadas, variando entre onze e quinze folíolos. Possui inflorescências em panículas com 10 a 18 cm de comprimento (Figura 2-C), brácteas e bractéolas deltoides, escariosas, ciliadas e caducas. As flores são díclinas, pentâmeras actinomorfas com uma coloração creme e com aroma. Seus frutos são do tipo drupa globosa ou ovoide, com caule persistente, considerado um fruto-semente (Figura 2-D) (PEREIRA *et al.*, 2003; FIGUEIRÔA *et al.*, 2004; MAIA, 2004).

Figura 1: Mapa de distribuição da espécie *Myracrodruon urundeuva* no Brasil.



Fonte: CNCFlora.

Figura 2: A- *Myracrodruon urundeuva* desfolhada e florida, em floresta caducifolia convertida em pastagem. Paracatu (MG). B- Superfície do ritidoma e cor da casca interna. Vazante (MG). C- Inflorescências. Vazante (MG). D- Cacho de frutos maduros. Douradoquara (MG)



Fonte: Árvores do bioma Cerrado.

A madeira desta espécie é explorada economicamente devido as qualidades físico-mecânicas, alta resistência e durabilidade, podendo ser utilizada na produção de obras externas (devido a sua baixa permeabilidade e ser considerada praticamente imputrescível), estacas,

vigas, ripas, caibros, taco para assoalho, lenha e carvão, sendo também apropriada para uso em pontes, linhas de transmissão de energia, cercas, currais e para confecção de móveis e peças decorativas (LORENZI, 2008). A casca interna e as folhas possuem substâncias como fenóis e taninos que tem propriedades analgésicas, cicatrizantes, anti-inflamatórias, antidiarreicas e anti-ulcerativas, além disso as folhas também servem como alimento, já os frutos entram na dieta de psitacídeos e as flores oferecem néctar e pólen aos seus visitantes. A espécie é indicada para arborização urbana e rural, recomposição de áreas desmatadas e para plantios com vistas à produção de madeira versátil, durável e de alto valor comercial (LORENZI, 2008; CARVALHO, 2003).

Devido ao seu reconhecido valor econômico e adaptação a diferentes condições climáticas a que é submetida, a aroeira-do-sertão é uma das espécies que podem ser utilizadas no enriquecimento ou na recomposição de áreas de reservas já legalizadas (CNCFlora, 2019). Devido à exploração por causa das suas características no mercado, a aroeira estava na lista de espécies ameaçadas de extinção de 1992 do IBAMA e na Instrução Normativa de 2008 do Ministério do Meio Ambiente, mas atualmente é classificada como Pouco Preocupante (CNCFlora, 2019). Os desmatamentos praticados nas áreas de ocorrência de *M. urundeuva* e a extração da sua madeira para fins comerciais dizimaram as principais populações dessa espécie. Atualmente, o seu corte em vegetação primária somente é permitido mediante Plano de Manejo de Rendimento Sustentado aprovado pelo IBAMA, conforme a Portaria 83-N/91 desse órgão.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 *Material vegetal e condições do experimento*

Mudas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (aroeira-do-sertão) foram obtidas no *Arboretum* da Universidade Federal de Alagoas (UFAL) e transplantadas para vasos com capacidade para 20 litros preenchidos com 20 kg de solo peneirado oriundo da região do município de Rio Largo – Alagoas, nas coordenadas 9° 28' 00.3" S, 35° 49' 34.3" O. As plantas que apresentaram bom estado fitossanitário, padronizadas em tamanho e forma foram transferidas para a casa de vegetação do Laboratório de Fisiologia Vegetal do Centro de Ciências Agrárias (CECA) da UFAL. Os vasos receberam perfurações para o escoamento da água e coleta de material necessário para a medição de potencial hídrico e umidade relativa do solo.

Vinte e dois vasos foram identificados distinguindo-os em dois tratamentos: (1) irrigado, que corresponde às plantas cujos solos foram mantidos bem hidratados, de modo que o solo permanecesse em capacidade de campo; e (2) sequeiro, àquelas que tiveram a sua irrigação suspensa para indução ao estresse hídrico após três meses de aclimação dentro da casa de vegetação. As mudas, então, foram distribuídas de forma aleatória sobre bancadas na Casa de Vegetação. O desenho experimental foi o inteiramente casualizado (DIC), com dois tratamentos e onze repetições cada.

O monitoramento da fotossíntese e umidade do solo foram realizados diariamente, para identificar qual seria o período de maior estresse, quando os valores de fotossíntese alcançassem valores próximos a 0. No primeiro dia e ao sétimo dia após a implantação do experimento foram realizadas coletas de umidade do solo, potencial hídrico do solo, potencial hídrico foliar, eficiência fotoquímica máxima, eficiência fotoquímica efetiva do PSII, tanto na antemanhã quanto ao meio-dia e foram calculadas a eficiência no uso da água (EUA) e eficiência intrínseca no uso da água (EIUA). Além disso, foi determinado o índice SPAD para quantificação indireta da clorofila foliar.

No último dia de experimento foi coletado material vegetal para as análises quantitativas dos teores de nitrato foliar, atividade da Redutase do nitrato e as plantas foram separadas em folha, caule e raiz, para a quantificação de massa seca.

4.1.1 *Dados microclimáticos e déficit de pressão de vapor na casa de vegetação*

Os dados microclimáticos do interior da casa de vegetação foram obtidos através de uma estação meteorológica modelo WS-GP1 (AT DELTA-T Devices), instalada no interior da casa de vegetação onde o experimento foi realizado. Foram registrados dados de umidade relativa

do ar, temperatura do ar, e níveis de radiação a cada 15 minutos durante todo o experimento (Figura 3 A-D). A partir dos dados de temperatura e umidade do ar foi possível calcular o déficit de pressão de vapor ($DPV_{folha-ar}$), através da diferença entre as pressões de saturação (es) e pressão real do ar (e) (Figura 3D), de acordo com a fórmula a seguir:

$$DPV_{(folha-ar)} = es - s = \left[0,6108 \exp \left(\frac{17,27 \times T}{237,3 + T} \right) \right] - \left(\frac{es - UR}{100} \right)$$

Onde:

es = Pressão de vapor saturado (kPa)

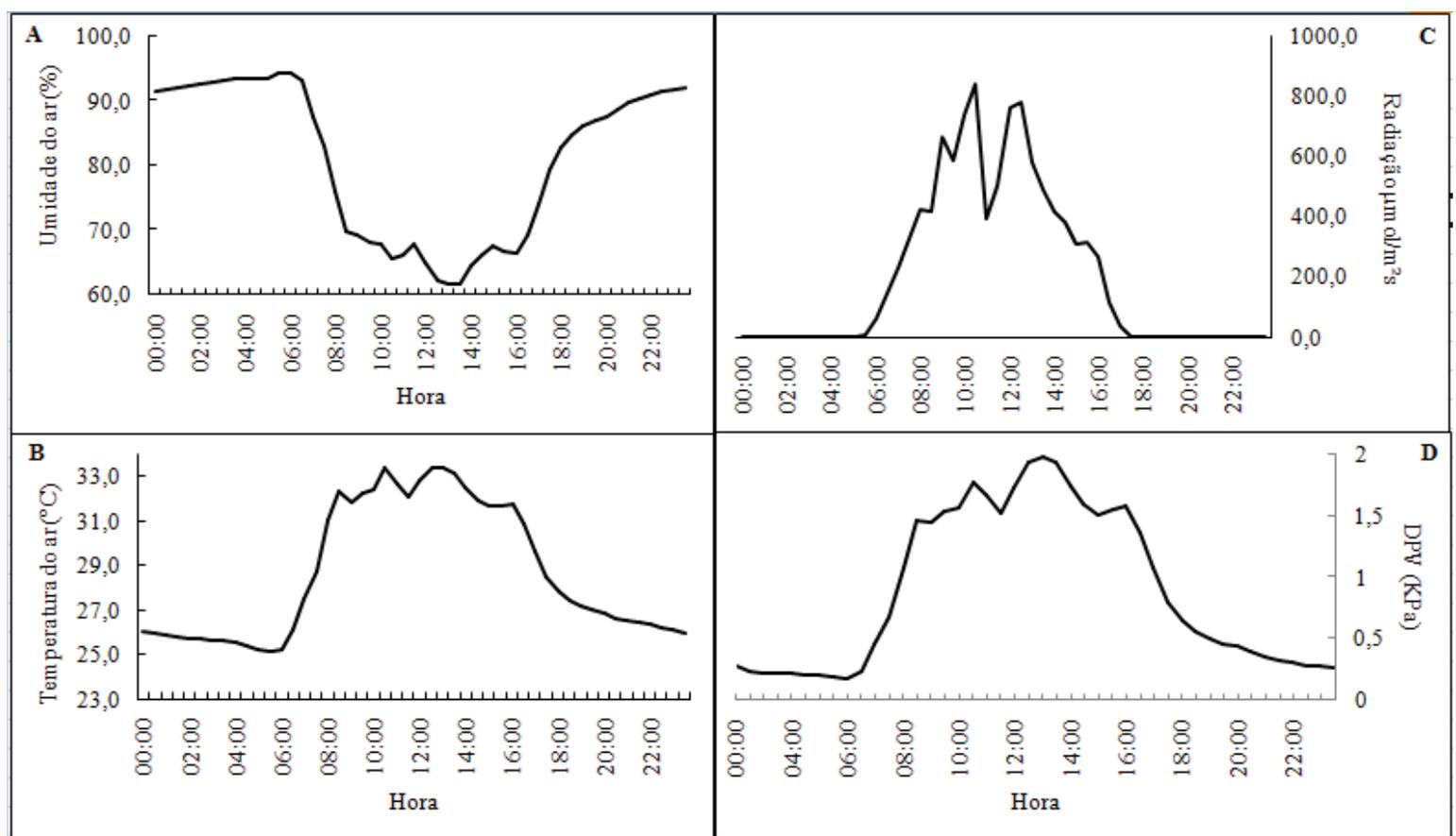
s = Pressão de vapor do ar (kPa)

T = Temperatura ($^{\circ}C$)

UR = Umidade relativa do ar (%)

Na figura 3, é possível observar o aumento do déficit de pressão de vapor (DPV), cujo pico ocorreu no período de 11:00h às 15:00h, quando o ar está mais quente e seco. Durante os picos de DPV a demanda atmosférica por água é maior, então, a redução do Ψ_{wf} , pode aumentar a resistência da folha contra a perda em excesso de água por transpiração (GUCCI *et al.*, 1996).

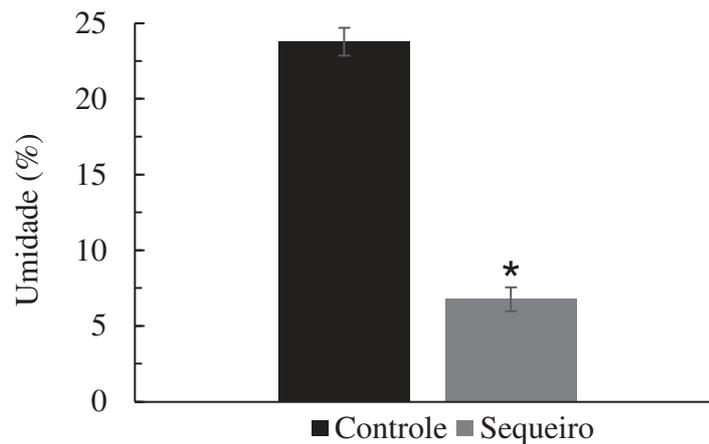
Figura 3: Variação diária média das variáveis microclimáticas no interior da casa de vegetação durante o período do experimento; (A) umidade do ar, (B) temperatura do ar, (C) radiação e (D) déficit de pressão de vapor (DPV folha-ar).



4.2.2 Potencial hídrico e umidade do solo

A umidade do solo foi medida com um sensor de umidade (SM150, Marconi), acoplado a um medidor de umidade modelo HH2 (Marconi). A verificação da umidade do solo dos vasos foi realizada diariamente e é apresentada na Figura 4, onde foi possível observar que a umidade do solo do grupo sequeiro foi significativamente menor do que a do grupo controle.

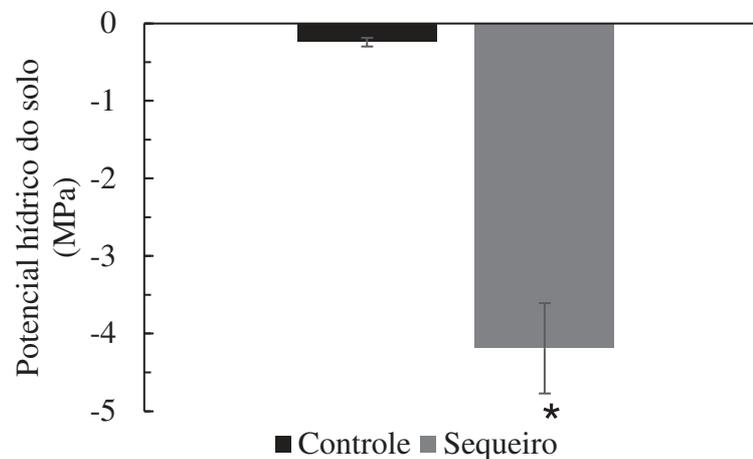
Figura 4: Umidade relativa do solo em vasos com mudas de *M. urundeuva* cultivadas em condições de deficiência hídrica em casa de vegetação.



O '*' Indica diferença significativa pelo teste T($p < 0,05$).

O potencial hídrico do solo dos vasos foi verificado através do *aparelho Water Potential Meters WP4C* (Decagon Devices). O material para análise do potencial hídrico do solo foi coletado através de um orifício basolateral a uma altura de 15 cm da base. Na figura 5 são apresentados os valores de potencial hídrico do solo no último dia de experimento.

Figura 5: Potencial hídrico do solo em vasos com mudas de *M. urundeuva* cultivadas em condições de deficiência hídrica em casa de vegetação ao fim do experimento.



O '*' Indica diferença significativa pelo teste T($p < 0,05$).

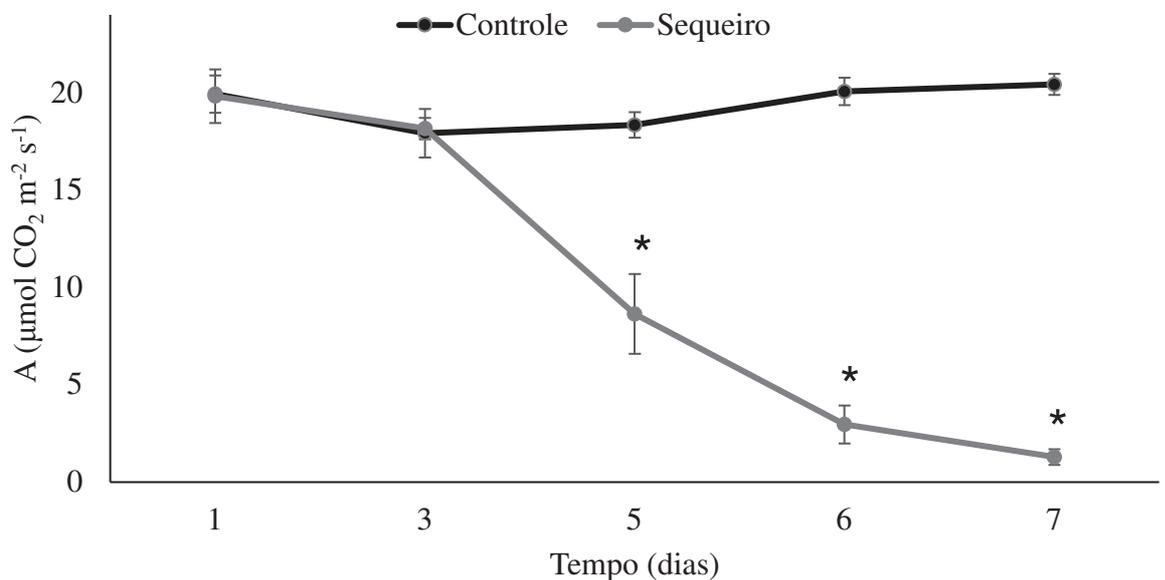
4.2 Avaliações fisiológicas

4.2.1 Monitoramento das trocas gasosas

A análise de trocas gasosas foi usada para monitorar as taxas de fotossíntese, o que foi realizado através da avaliação diária das taxas fotossintéticas (A), que ocorreu entre as 8:00 e 10:00 horas, em uma das folhas completamente expandidas do primeiro par de folhas, através de um analisador portátil de CO_2 à infravermelho (IRGA, LI-COR®, modelo LI-6400XT). As análises foram realizadas com as seguintes especificações: densidade de fluxo de fótons de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, estabelecida com o auxílio de uma curva de luz, CO_2 de referência de 500 ppm e temperatura de 27°C . Na figura 6 é representada a redução da fotossíntese de acordo com o tempo de experimento (após suspensão da hidratação).

No 7º dia, a taxa fotossintética ficou em torno de $1,28 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em plantas cultivadas em condição de estresse. Este dia, então, foi considerado como o dia do estresse máximo, período em que foram analisadas as variáveis mencionadas no item 4.1.

Figura 6: Taxas fotossintéticas de mudas de *M. urundeuva* cultivadas em condições de deficiência hídrica em casa de vegetação durante os sete dias de experimento.



O '*' Indica diferença significativa pelo teste T ($p < 0,05$).

4.2.2 Determinação do “status” hídrico da planta

A verificação do “status” hídrico da planta foi realizada por meio do potencial hídrico foliar (Ψ_w foliar) seguindo metodologia proposta por Scholander et al. (1965). Uma folha completamente expandida do primeiro par de folhas em bom estado fitossanitário foi amostrada e acondicionada na bomba de pressão tipo Scholander (Soil Moisture Equipment, Santa Bárbara, USA), onde foi aplicada pressão até ocorrer a exsudação da seiva pelo pecíolo. Neste momento, a leitura da pressão aplicada conforme metodologia descrita por Turner (1981), forneceu os valores para o cálculo do potencial hídrico foliar. Esta análise foi realizada em dois períodos do dia, na antemanhã e ao meio-dia, no intuito de verificar possíveis efeitos das variações diárias sobre este parâmetro.

4.2.3 Análise da eficiência fotoquímica do PSII

A eficiência fotoquímica foi avaliada com a utilização de um medidor de fluorescência modulada PAM-2500 (Walz, Germany). A eficiência quântica máxima (F_v/F_m) foi determinada na antemanhã e ao meio dia em folhas pré-adaptadas ao escuro por aproximadamente 20 minutos por meio de pinças foliares, de acordo com Maxwell e Johnson (2000). Para avaliar a eficiência quântica efetiva do PSII (Yield) foi utilizada uma haste de medida (*leaf clip holder*).

4.2.4 Eficiência no uso da água (EUA), eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) e eficiência instantânea de carboxilação (CE)

A eficiência no uso da água (EUA ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$)), a eficiência intrínseca no uso da água (EIUA ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$)) e eficiência instantânea de carboxilação (CE ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$)) foram obtidas a partir dos dados de fotossíntese (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s) e concentração interna de CO_2 (C_i) por meio das razões:

$$EUA = \frac{A}{E} \quad EIUA = \frac{A}{g_s} \quad CE = \frac{A}{C_i}$$

4.3 Extração de compostos nitrogenados

4.3.1 Quantificação de prolina foliar livre

O teor de prolina livre foliar foi determinado segundo a metodologia de Bates *et al.* (1973). Foram pesados 0,100 g de folha fresca, maceradas com o auxílio de nitrogênio líquido. As amostras foram preparadas em 8mL da solução de extração por ácido sulfossalicílico e pipetadas em um tubo de ensaio, contendo ninhidrina ácida e ácido acético glacial (1:1:1). O tubo foi colocado em banho-maria por uma hora, à 100 °C, seguido de banho de gelo para

paralisar a reação. Então, foram adicionados 2ml de tolueno em cada tubo, e após agitação vigorosa, estes foram deixados em repouso para divisão das fases. Por fim, foi feita a leitura das absorvâncias em espectrofotômetro à 520 nm.

4.3.2 *Análise quantitativa do nitrato foliar*

O extrato para quantificação de nitrato foliar foi elaborado com 0,1 g de pó de material foliar liofilizado e macerado com auxílio de nitrogênio líquido com 10 mL de MCA (metanol: clorofórmio: água) na proporção 12:5:3, segundo metodologia proposta por Bielecki e Turner (1966), com modificações de Brandão (2005). Em tubos falcon e após agitação vigorosa, as amostras foram mantidas sob refrigeração por 24 horas para que houvesse a extração dos compostos supracitados, seguido de centrifugação a 4.000 x g, por 9 minutos. O material vegetal precipitado foi reservado para a elaboração do extrato para dosagem de proteínas. O sobrenadante foi transferido para um tubo falcon de 50 mL e para cada 4 ml, foi adicionado 1 mL de clorofórmio e 1,5 mL de água deionizada. Posteriormente, este tubo foi agitado vigorosamente por 20 segundos e mantido sob refrigeração por 24 h para separação das fases. Após isso, o sobrenadante foi transferido para tubos de ensaio e levados ao banho-maria à 38 °C, por cerca de 20 h para eliminação dos resíduos de clorofórmio. Após esta etapa, o volume foi medido e o extrato conservado em freezer à -20 °C.

Foram pipetados 50 µL das amostras de folhas e raízes, extraídas por MCA, em tubos de ensaio. Foram adicionados 0,2 mL de ácido salicílico 5% e o material foi agitado, ficando em repouso por 30 minutos em temperatura ambiente. Decorrido esse tempo, foram acrescentados 4,75 mL de NaOH 2 N, e o material ficou em repouso por uma hora. As absorvâncias foram acompanhadas em espectrofotômetro a 410 nm. O nitrato (NaNO₃) foi utilizado como padrão de quantificação.

4.3.3 *Determinação da atividade da Redutase do nitrato em folhas*

A atividade enzimática foi determinada de acordo com recomendação de Stewart (1986). Discos foliares de 0,2 g foram acondicionados dentro de seringas com capacidade para 10 mL e adicionados 5 mL de meio de reação (K₂HPO₄ 0,05 M, pH 7,5, KNO₃ 0,1 M, + propanol 1%). Após colocar-se o êmbolo, foi feita a inversão da seringa para expelir o ar da mesma. A técnica de infiltração do tampão, durante a determinação da atividade da enzima RN foi realizada conforme recomendação de Majerowics *et al.* (2003). A saída da seringa foi fechada com o dedo e o êmbolo foi puxado 5 vezes com o objetivo de se fazer o vácuo com material vegetal

totalmente submerso. O material foi armazenado para análises posteriores. As seringas foram cobertas com papel alumínio, mantidas no escuro e incubadas por 1 hora em temperatura controlada (30 °C). Após esse tempo, a reação foi paralisada, retirando-se o meio de reação passando por um filtro de microfibras de vidro (GF/C 24 mm) acoplado à saída da seringa. As amostras foram utilizadas posteriormente para a dosagem do NO_2^- . A atividade enzimática é expressa em $\mu\text{mol de NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ gMF}^{-1}$.

4.4. Índice SPAD (índice de teor de clorofila total)

O índice SPAD, método não-destrutivo de análise da clorofila, foi realizado através de clorofilômetro portátil – modelo SPAD-502 Minolta Japan, sendo que o resultado foi composto pela média de 5 medições realizadas em diferentes folhas do terço médio.

4.5 Determinação de massa seca

Para determinação da massa seca, no último dia de suspensão hídrica, as plantas foram divididas em folha, caule e raiz, colocadas em sacos de papel e foram armazenadas na estufa à 65 °C por 72 horas. Após as 72 horas, as partes das plantas foram pesadas em uma balança para a obtenção da média de cada parte.

4.6 Análises estatísticas

As médias foram comparadas pelo teste T ($P < 0,05$) e os gráficos foram elaborados com auxílio do software *Microsoft Office*© *Excel*© 2016.

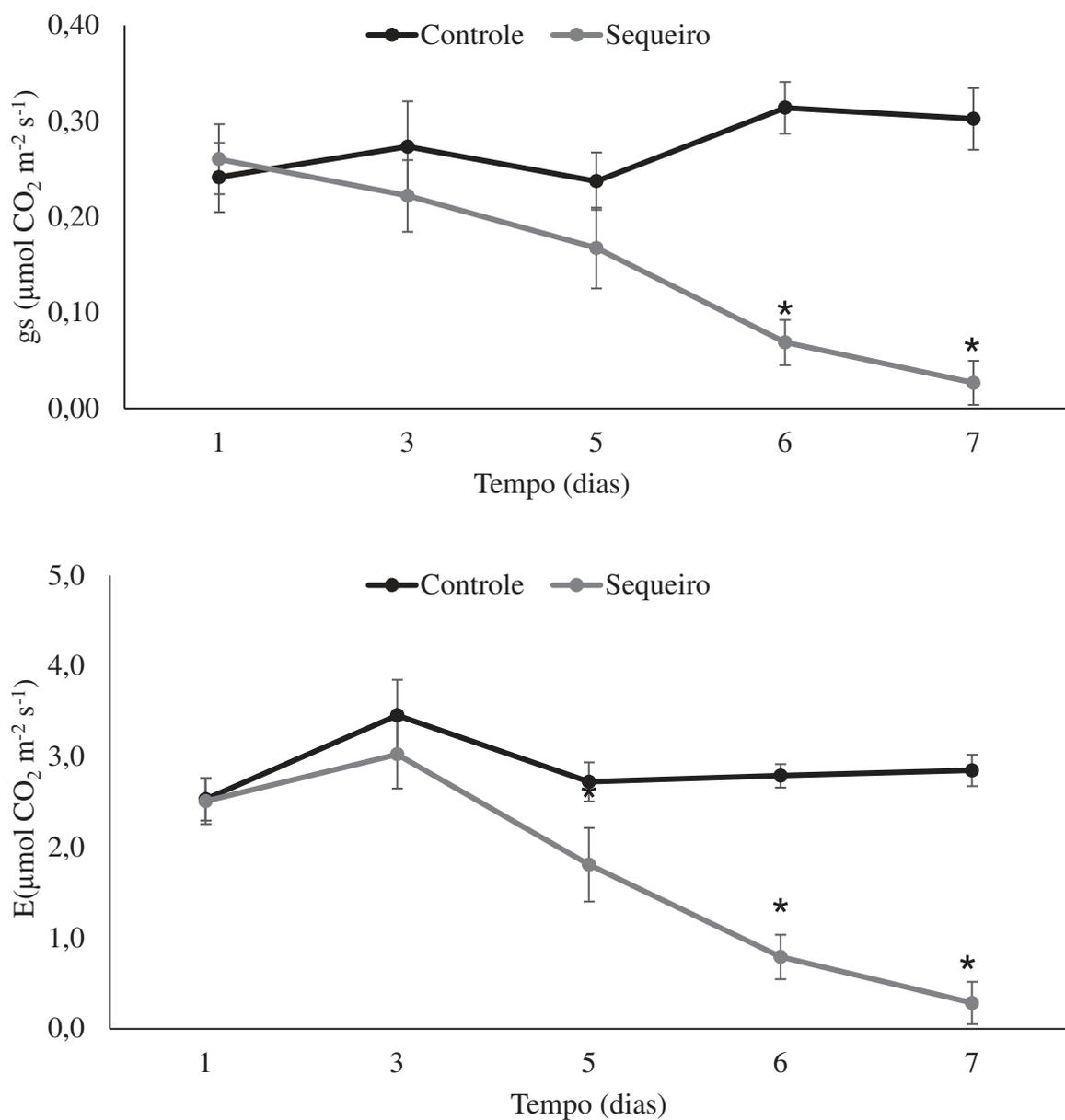
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

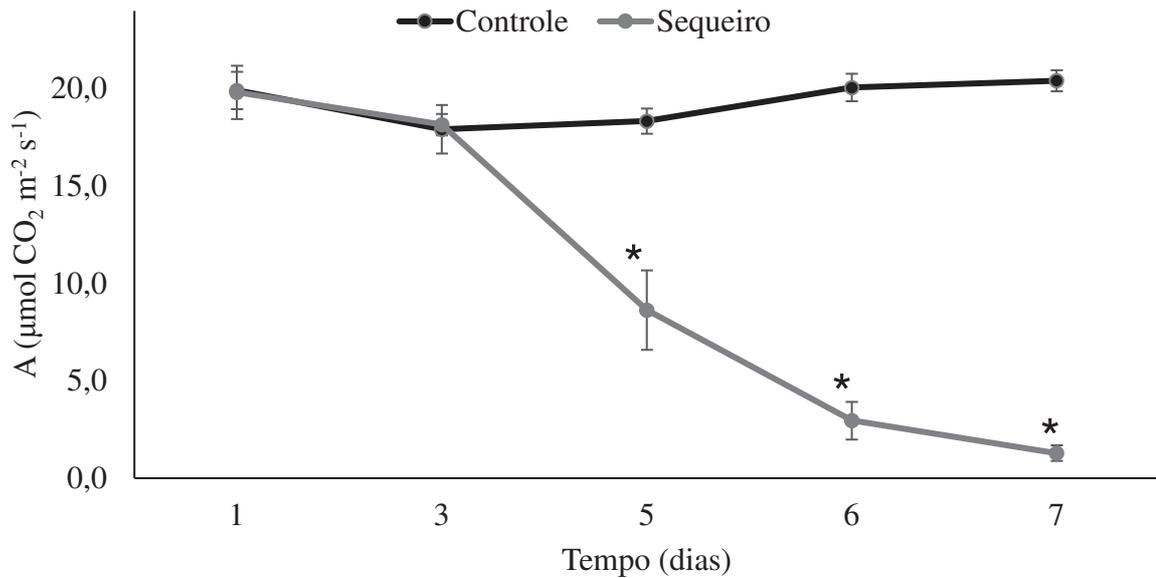
5.1 Trocas gasosas

5.1.1 Condutância estomática, transpiração e fotossíntese

Para as variáveis g_s , E e A , houve uma redução de 91%, 90% e 87%, respectivamente, nos tratamentos sequeiros em comparação com o irrigado (Figura 7) no último dia do experimento. O decréscimo das taxas fotossintéticas até valores próximos de zero, indicam que *M. urundeuva*, tolera pelo menos seis dias de suspensão hídrica total.

Figura 7: Fotossíntese (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) em plantas jovens de *M. urundeuva* cultivadas em condições de deficiência hídrica em casa de vegetação.





O ‘*’ Indica diferença significativa pelo teste T(p<0,05).

O rápido fechamento estomático pode estar associado a uma rápida aclimação das plantas ao estresse hídrico, visto que um dos primeiros efeitos do déficit hídrico nas plantas é o fechamento dos estômatos (COSTA *et al.*, 2015; ROZA, 2010) e esse resultado pôde ser observado nesse experimento, fazendo com que a redução na g_s forneça uma noção de quanto tempo esta planta leva para responder a falta de água. Com essa primeira resposta da planta, sob alto déficit de pressão de vapor (DPV), as plantas também tendem a reduzir a condutância estomática (g_s) com intuito de reduzir a transpiração durante o dia (NASCIMENTO, 2009). No período diurno a condutância estomática responde às mudanças na diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV), no geral os estômatos fecham à proporção que o DPV aumenta (MARENCO; LOPES, 2007).

Nesse experimento foi possível observar que os valores da condutância estomática tiveram um decréscimo desde o primeiro dia de imposição da suspensão hídrica. Essa redução significativa da condutância estomática em plantas sob déficit hídrico está relacionada à diminuição do potencial hídrico foliar (AZEVEDO *et al.*, 2017). Como consequência dessa diminuição da abertura estomática, houve uma redução na taxa transpiratória, corroborando com o experimento realizado por Lawson *et al.* (2014), o que pode ser uma estratégia para a conservação de água na planta, evitando assim a sua perda excessiva pela transpiração (ALBUQUERQUE *et al.*, 2013). Sendo assim, a redução nos valores de g_s , verificada nesse estudo ao longo dos 7 dias de restrição hídrica, está diretamente ligada a necessidade de perda de água, sendo considerada uma estratégia para reduzir a taxa de transpiração foliar e manter seus tecidos hidratados. Dombroski *et al.* (2014) afirma que essa estratégia tem como consequência a limitação da fotossíntese.

Gonçalves *et al.* (2009), em um estudo com plantas jovens de *Carapa guianensis*, também observou valores semelhantes ao presente estudo, com uma redução de 89% quando comparadas com o tratamento controle. Flexas e Medrano *et al.* (2002) relacionam o comportamento estomático com o *status* hídrico da planta, além dos fatores ambientais como o déficit de pressão de vapor elevado, ou seja, devido às perdas de energia na forma de calor, a fotossíntese diminui expressivamente com a irradiância (LOBO *et al.*, 2013).

Silva *et al.* (2003), trabalhando com espécies arbóreas da caatinga (*Crataeva tapia*, *Erythrina mulungu*, *Handroanthus impetiginosus*, *Tabebuia aurea* e *Ziziphus joazeiro*), observaram diminuições nas taxas de transpiração através de mecanismos de restrição hídrica. Nesse mesmo trabalho, na espécie *T. aurea*, a falta de água induziu as plantas a diminuírem a transpiração em resposta ao fechamento estomático.

Gonçalves *et al.* (2009), trabalhando com *C. guianensis*, submetidas a supressão da irrigação, em casa de vegetação, observaram que a diminuição nas respostas fotossintéticas está diretamente associada à alteração do comportamento estomático, resultado semelhante encontrado por Costa e Marengo (2007), para a mesma espécie. Esses resultados evidenciam a variabilidade de respostas apresentadas pelas diferentes espécies arbóreas, quando submetidas à suspensão da irrigação, ou seja, os estômatos sendo fechados, acomete uma redução da força motriz e isso afeta a transpiração (para evitar a perda de água), e o carbono ainda existente na câmara subestomática é consumido e logo se observa redução em taxa fotossintética líquida. Já Liberato *et al.* (2006), trabalhando com *M. guianensis* com 12 meses de idade e em casa de vegetação, verificou que 25 dias foram suficientes para se observar redução significativa de 25, 50 e 50% nas respostas de A, E e g_s , respectivamente, comparado ao tratamento controle.

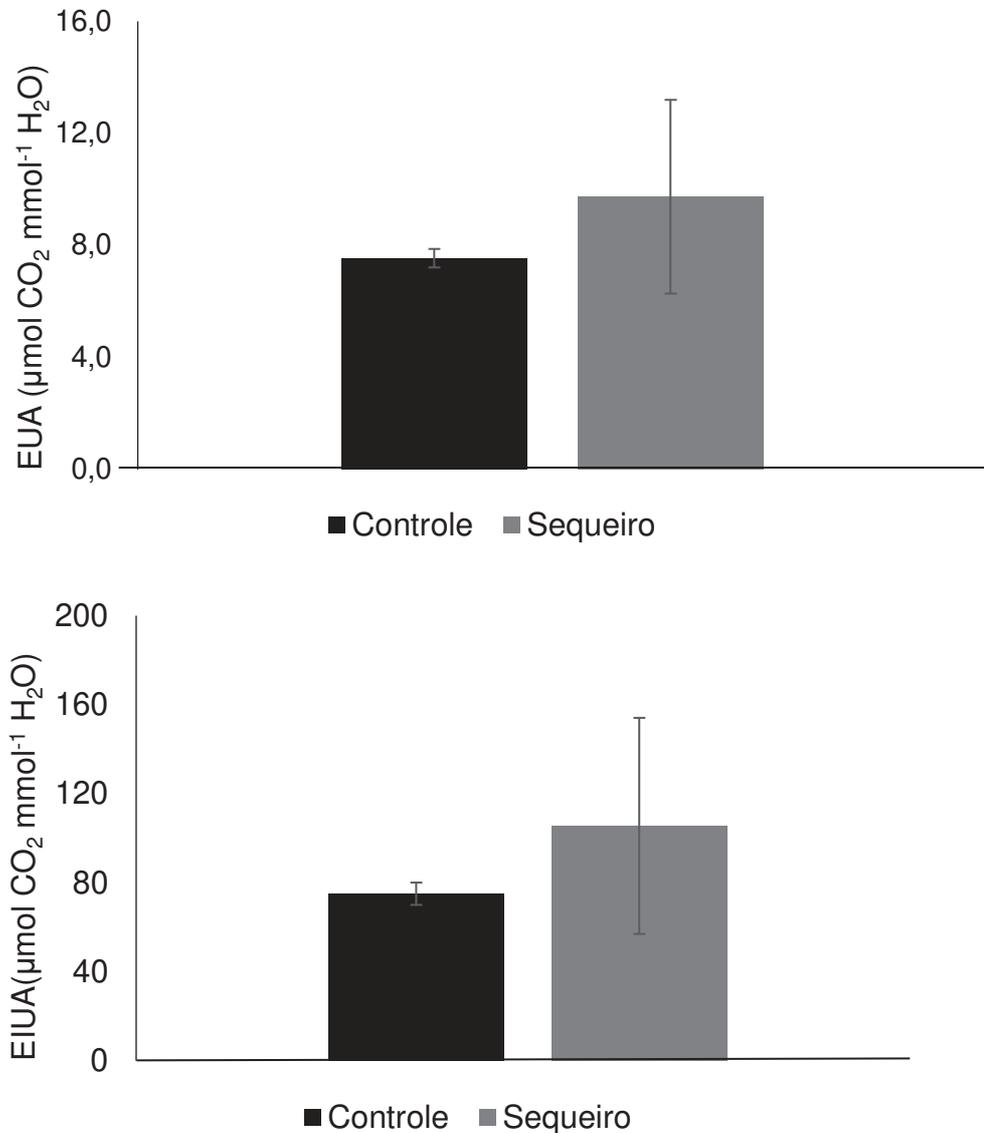
Já Mariano *et al.* (2009), trabalhando com *M. urundeuva*, observaram que as plantas precisaram apenas de 5 dias para que houvesse uma redução significativa da A. Resultados semelhantes foram observados em outras espécies como *H. brasiliensis* (CHEN *et al.*, 2010) e *T. aurea* (OLIVEIRA, 2017).

5.1.2 Eficiência instantânea na utilização da água, eficiência intrínseca da utilização da água e eficiência da carboxilação

Na figura 8 é possível observar que a média dos valores do grupo sequeiro foi superior ao grupo controle. Mesmo depois de 07 dias em suspensão hídrica, não houve diferença na eficiência do uso da água e na eficiência intrínseca do uso da água. Ao sétimo dia sem

hidratação, a maioria das repetições apresentava valores zero ou negativo de A , levando a eficiência do uso da água para 0 (valores não mostrados).

Figura 8: Eficiência do uso da água e eficiência intrínseca do uso da água em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação.



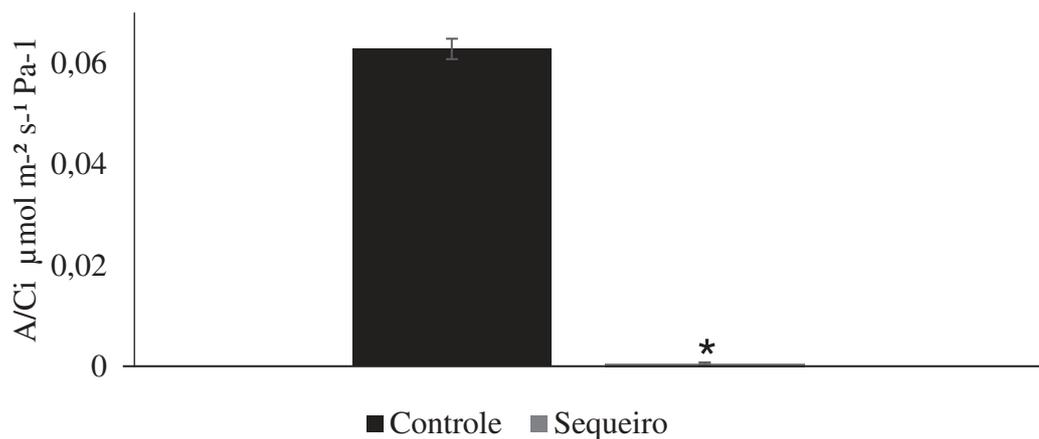
Estudos com espécies arbóreas apontam aumento nas medidas de *EUA* e *EIUA*, durante o déficit hídrico (DROMBOSKI, 2014; FREIRE, 2016; TROVÃO *et al.*, 2004), para otimização do uso da pouca água disponível como uma estratégia utilizada por diversas plantas sob estresse moderado (SILVA-PINHEIRO *et al.*, 2016; ROZA, 2010). Trabalhando com andiroba sob estresse hídrico, Gonçalves *et al.* (2009), não encontraram diferença significativa para os valores de *EUA*, corroborando com os resultados obtidos nesse experimento. Costa *et al.* (2015), que também trabalharam com a aroeira do sertão sob estresse hídrico, observaram redução da *EUA* ao longo do período de suspensão da irrigação, o que diverge dos resultados

obtidos no experimento, já que foi observado um aumento não significativo no último dia de experimento.

Em estudo realizado em casa de vegetação por Gonçalves *et al.* (2009) foi observada uma alta eficiência no uso da água pelas plantas jovens de *C. guianensis*, uma vez que não foi verificada diferença significativa entre os tratamentos de plantas irrigadas e não irrigadas. Esses resultados apontam para uma regulação das perdas de água acoplada ao ganho de carbono nas duas situações hídricas (alta e baixa disponibilidade).

Outra variável realizada e analisada foi a eficiência de carboxilação, que avalia A frente ao C_i . Costa *et al.* (2015) obtiveram resultados similares ao deste experimento, com decréscimos ao passo que os dias de suspensão de irrigação avançavam (Figura 9) revelando queda nas taxas de aproveitamento do CO_2 disponível no meio intracelular para a atividade fotossintética.

Figura 9: Eficiência de carboxilação em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação.



O ‘*’ Indica diferença significativa pelo teste T ($p < 0,05$).

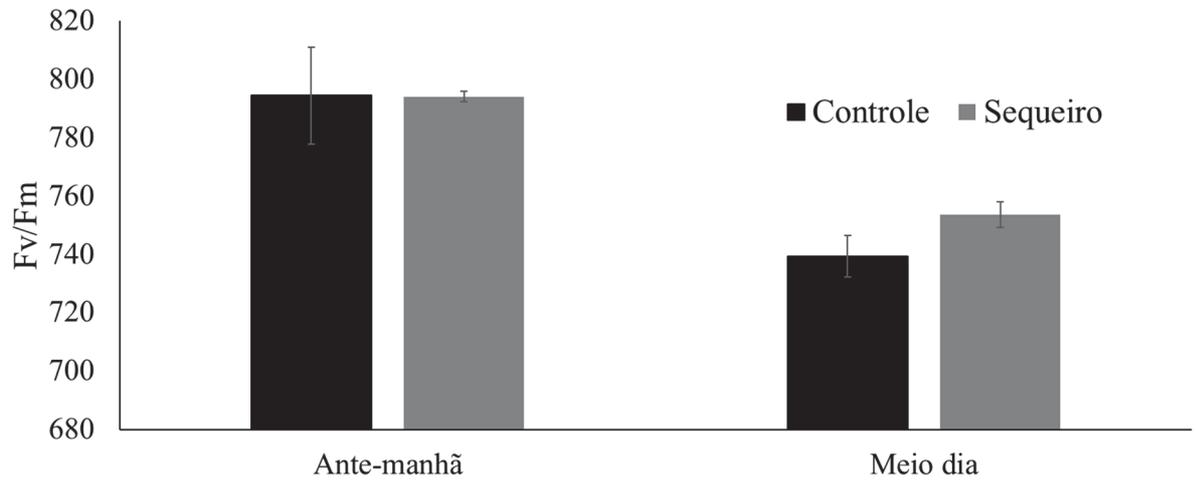
Os valores de C_i encontrado no grupo de plantas irrigadas no último dia de restrição hídrica desse experimento são causados pelo fechamento estomático, o que resultou na redução dos valores de fotossíntese (GALLÉ; FELLER, 2007).

5.2 Eficiência fotoquímica do PSII

No presente trabalho, foram observados valores mais baixos na razão F_v/F_m no tratamento sob suspensão hídrica de 0,708 no período em que os valores da fotossíntese estavam próximos a zero. Entretanto, as plantas recuperaram os fotossistemas, se aproximando do controle no período da noite, com valores médios da razão F_v/F_m de 0,780 (Figura 10). Como

os valores observados entre os dois tratamentos foram semelhantes, não atingindo saturação, pode-se sugerir que *M. urundeuva* com seis dias de suspensão hídrica não sofreu graves danos fotoinibitórios, mostrando resposta fotoprotetora eficiente.

Figura 10: Eficiência quântica do fotossistema II em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica nos períodos da ante-manhã e ao meio dia em casa de vegetação.



Silva *et al.* (2014) ao realizar experimento em casa de vegetação, concluíram que, a redução nos valores de eficiência fotoquímica máxima (F_v/F_m) observada ao meio dia nas plantas estressadas é sugestiva de que o estresse hídrico causou fotoinibição nas mudas de aroeira do sertão. Estes valores estiveram abaixo de 0,725, limite estabelecido por Critchley (1998) e indica que houve dano fotoinibitório. Não houve diferença significativa entre o grupo controle e sequeiro no período da ante-manhã e ao meio dia, porém teve diferença significativa se comparar os grupos sequeiro na parte da ante-manhã e ao meio dia.

Marenco *et al.* (2014), trabalhando com folhas do topo de árvores da Amazônia, observaram que os valores da relação F_v/F_m variam ao longo do dia, de valores próximos de 0,800 ao amanhecer do dia até 0,700 ao meio dia, se recuperando ao final da tarde como observado no presente experimento. Essa pequena redução na relação F_v/F_m mostra que folhas que estão no topo da árvore estão adaptadas às condições de radiação solar intensa ao longo do dia, mas já em um experimento feito por Azevedo e Marenco (2012) em mudas e árvores na fase juvenil submetidas à radiação solar intensa foi verificada fotoinibição em casos de exposição prolongada foto-oxidação foliar (MAGALHÃES *et al.*, 2009).

Resultados semelhantes foram encontrados por diversos autores avaliando o efeito do estresse hídrico, em casa de vegetação, sobre espécies arbóreas nativas de regiões semiáridas, como *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L. P. Queiroz, *Bauhinia monandra* Kurz, *Hymenaea*

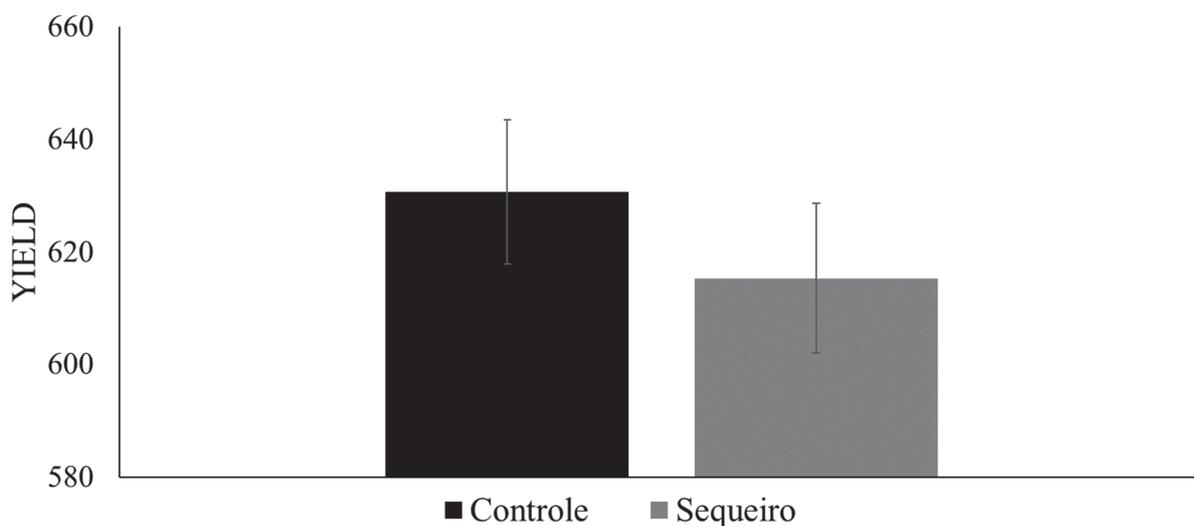
courbaril L. (Fabaceae) e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore (Bignoniaceae) (SANTANA, 2011; FREIRE, 2016; SILVA-PINHEIRO *et al.*, 2016).

A menor taxa fotossintética verificada no dia do estresse máximo, provavelmente levou à diminuição da oxidação de NADPH e ATP, prejudicando o aporte de aceptores de elétrons na etapa fotoquímica, causando acúmulo da energia nos fotossistemas (FRANIĆ *et al.*, 2017). Essa quantidade de energia captada pode exceder a quantidade usada na fotossíntese, nestes casos, mesmo sob níveis de radiação não muito elevados, ocorre o excesso de pressão energética que pode ter prejudicado a eficiência máxima do fotossistema II, causando fotoinibição (MAXWELL; JOHNSON, 2000). De acordo com Franic *et al.* (2017), a dissipação dessa energia em excesso é aprimorada a fim de proteger as folhas contra os danos foto-oxidativos uma vez que as mesmas estavam sob estresse intenso.

Contudo, o fato de que os valores da eficiência efetiva do fotossistema II das plantas estressadas no período da antemanhã se equipararam aos verificados as plantas irrigadas durante a antemanhã indica que houve fotoinibição dinâmica. Então, a aroeira do sertão foi capaz de manter uma transferência eficiente de energia e captura no fotossistema FSII, evidenciando recuperação e maior tolerância fotoquímica ao déficit hídrico (ZHANG *et al.*, 2018). Segundo Kalaji *et al.* (2011), a fotoinibição dinâmica envolve processos de inativação dos centros de reação do PSII, lesados pelos processos fotoinibitórios. De acordo com Cunha *et al.* (2016), estes são posteriormente regenerados através de processos de reparo, que envolvem a dissociação e proteólise e a introdução de proteínas D1 recém-sintetizadas, o que provavelmente ocorreu durante a noite.

Entretanto, na eficiência quântica efetiva do fotossistema II (YEILD), verificada ao meio dia, foi observada uma redução na eficiência do transporte de elétrons no tratamento sequeiro (Figura 11), o que poderia prejudicar a fotossíntese, mas a diferença entre os tratamentos não foi significativa.

Figura 11: Eficiência efetiva do fotossistema II em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação.



O estresse hídrico exerceu um grande impacto sobre a eficiência fotoquímica efetiva nas mudas de aroeira do sertão, visto que houve redução do Yield. A partir dos dados de Yield pode-se avaliar a performance fotossintética nas plantas, mensurando a fração real de energia absorvida pelo PSII e utilizada na etapa fotoquímica, podendo servir de base para avaliar o impacto do estresse sobre a capacidade de transportar elétrons pelos fotossistemas, indicando a eficiência na utilização de energia durante o período do déficit hídrico (LICHTENTHALER *et al.*, 2005, WANG *et al.*, 2016). De forma semelhante, autores como Santana (2011), Freire (2016) e Silva-Pinheiro *et al.* (2016) também relataram diminuições na eficiência fotoquímica efetiva em plantas jovens de outras espécies arbóreas submetidas ao déficit hídrico.

De acordo com Yusuf *et al.* (2010) e Redillas *et al.* (2011) estes resultados indicam que as plantas sofreram redução na capacidade de aproveitamento da energia luminosa captada pelos centros de reação do PSII, o que provoca uma cascata de efeitos deletérios no aparato fotossintético, como danos estruturais nos tilacóides, o que pode auxiliar na compreensão das causas da diminuição na eficiência fotoquímica máxima ($F_v/F_{m_{md}}$).

5.3 Teores de Prolina livre

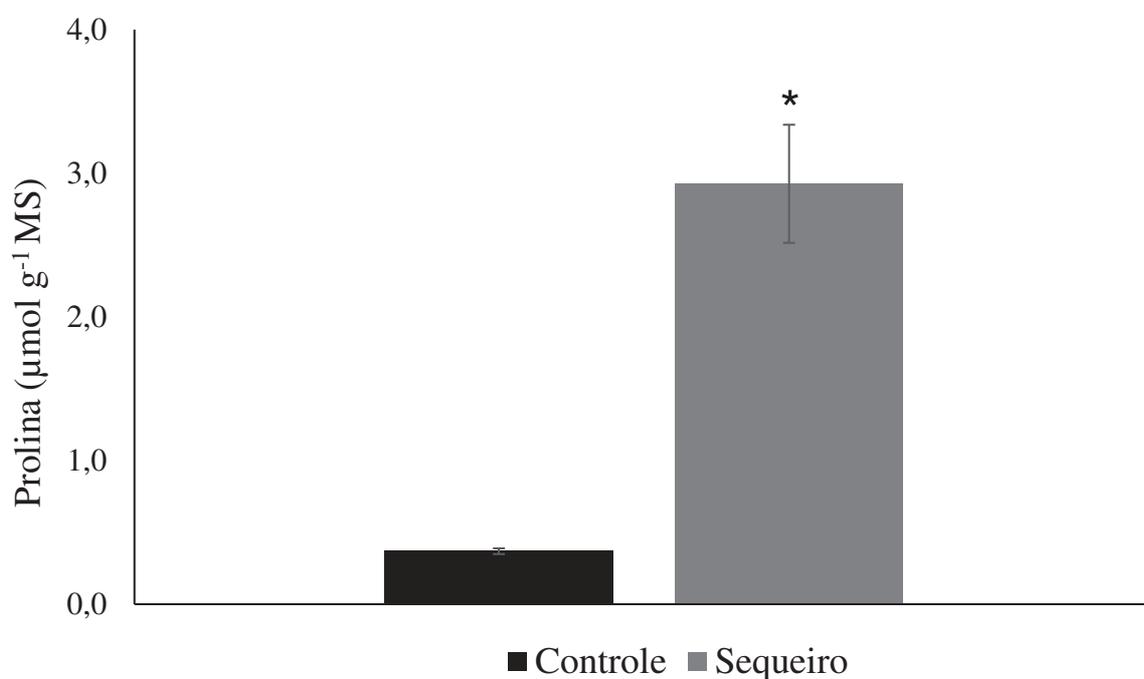
Sob estresse, a absorção de água pelas plantas é reduzida, o que resulta em alterações no potencial osmótico da planta. No entanto, o aumento de solutos ou osmoprotetores

compatíveis (prolina, glicina, betaína e açúcar) ajusta o desequilíbrio osmótico quando as plantas são expostas à seca (NOUNJAN *et al.*, 2018).

Segundo Nogueira *et al.* (2001) e Dombroski *et al.* (2014), que avaliaram espécies arbóreas nativas do semiárido à seca, além de promover o ajuste osmótico, o acúmulo de osmorreguladores atuam na manutenção do turgor celular e contribuem para o controle da abertura estomática. Esta estratégia citada permite que a planta otimize o uso da pouca água disponível e continue assimilando carbono, aumentando a sua eficiência do uso da água (MARCOS *et al.*, 2018).

Os teores de prolina foliar foram maiores nas plantas do tratamento sequeiro do que nas plantas do tratamento irrigado, com valores médios de $2,92 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$ e $0,369 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}^{-1}$, respectivamente (Figura 12). A prolina é um soluto compatível sintetizado em situações estressantes. Estudos relacionam o aumento nas concentrações de compostos orgânicos e a diminuição do potencial hídrico foliar, como uma estratégia importante para a tolerância à diferentes estresses abióticos, dentre eles a seca (NOUJAN *et al.*, 2018; LEE *et al.*, 2013).

Figura 12: Teores de prolina foliar em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação.



O ‘*’ Indica diferença significativa pelo teste T ($p < 0,05$).

O resultado da análise do teor de prolina sugere que a aroeira do sertão utiliza o ajuste

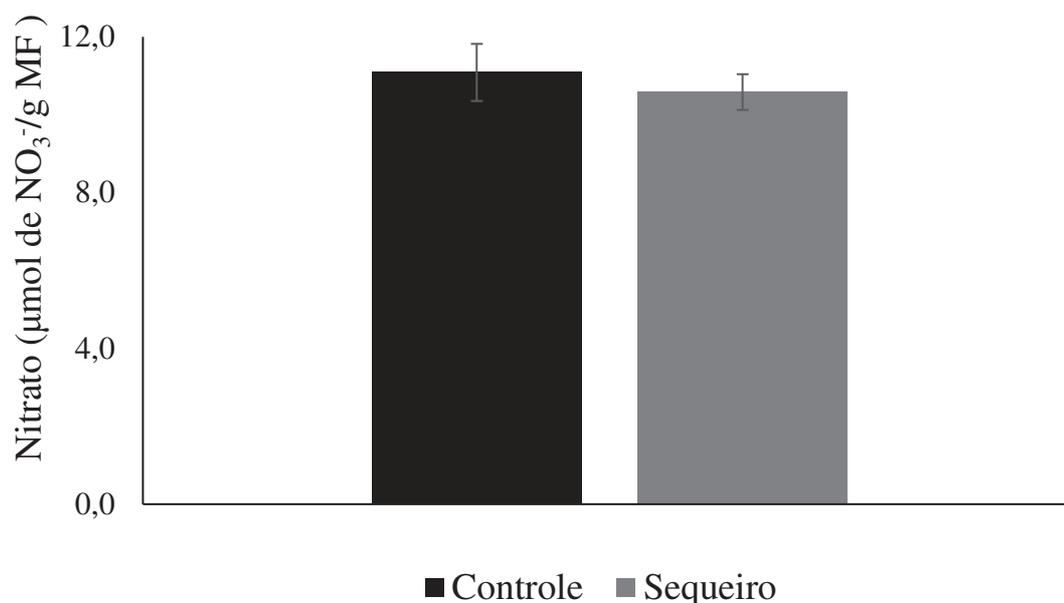
osmótico como estratégia para tolerar situações de déficit hídrico. Sabe-se que a prolina é muito sensível a baixos valores de Ψ_{wf} , começando a ser inibida entre 0,7 MPa e -1,4 MPa, podendo ter sua atividade praticamente paralisada em solos com potencial hídrico abaixo de -1,5 MPa (SZABADOS; SAVOURÉ, 2010). O fato da prolina ter aumentado significativamente e ser o aminoácido que mais se acumula em condições de deficiência hídrica, deve-se a que, além de ser estimulada pelo estresse hídrico, a sua síntese não sofre inibição por retroalimentação, e esse resultado de aumento dos valores de prolina encontrados nesse experimento sugere que a prolina é possivelmente, responsável pelo ajuste osmótico da aroeira do sertão em condições estressantes de desenvolvimento (FALAHÍ *et al.*, 2018). Esse resultado pode ser correlacionado com o estudo realizado por Pérez-Pérez *et al.* (2009) que submeteu plantas à deficiência hídrica, e chegaram a conclusão que o aumento dos teores de prolina pode estar relacionado com a proteção dos tecidos vegetais contra esse estresse por servirem como reserva de nitrogênio, fazendo o ajuste osmótico, melhorando a eficiência do uso da água em condições de estresse hídrico, contribuindo para a manutenção (parcial ou completa) do metabolismo. Então é possível concluir que o teor de prolina aumenta em situações de déficit hídrico auxiliando no ajuste osmótico e, assim, diminuindo a perda de água (AZEVEDO *et al.*, 2017).

5.4 Teores de Nitrato foliar (NF) e atividade da enzima redutase do nitrato (RN)

Os teores de nitrato, aminoácidos livres e proteínas em plantas também são afetados pelo estresse hídrico. A absorção de NO_3^- é prejudicada pela redução da corrente transpiratória em muitas espécies (HUANG *et al.*, 2018; LUO; LUO, 2017), porém pode ser verificado o aumento da concentração deste nutriente devido à sensibilidade da enzima redutase do nitrato à deficiência hídrica (XU *et al.* 2012). Apesar de desfavorável ao processo de assimilação do N, alguns autores sugerem que o acúmulo de nitrato pode ter um papel na regulação osmótica (HUANG *et al.*, 2018).

Neste trabalho não houve diferença significativa nos teores de nitrato foliar entre os tratamentos, com valores médios de 11,1 μmol de NO_3^-/g MF no tratamento controle e 10,6 μmol de NO_3^-/g MF no tratamento sequeiro (Figura 13).

Figura 13: Teores de nitrato foliar em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro no último dia de suspensão hídrica em casa de vegetação.



Foi verificado por Huang *et al.* (2018) em plantas de *Malus prunifolia* (Willd.) Borkh que a concentração de nitrato na folha está positivamente correlacionada com o Ψ_w do solo em plantas irrigadas, o que sugere que o aporte de nitrato à folha é dependente da corrente transpiratória em condições normais de desenvolvimento, e esta correlação se inverteu para plantas estressadas, que possuíam os teores mais elevados de nitrato foliar, apesar da diminuição desta força. Segundo Marur *et al.* (2000), isso pode ser explicado pelo fato de que a concentração de nitrato na folha também é regulada pela atividade da enzima redutase do nitrato, que foi bastante prejudicada pelo estresse.

Em um experimento feito por Parry *et al.* (2002), em condições de estresse hídrico, foi observada a redução na atividade da redutase do nitrato. Mas ao compararmos com os dados obtidos, neste experimento, não foi detectada a atividade da enzima redutase do nitrato (NR) em nenhum dos tratamentos. O que corrobora com a afirmativa feita por Bresinsky *et al.* (2012), que o nitrato é pouco relacionado com o processo de osmorregulação, visto que, neste experimento não foi verificada atividade dessa enzima.

A enzima redutase do nitrato foi sensível ao déficit hídrico em plantas de *Coffea arabica* L., em um estudo realizado por Melo *et al.* (2014), que verificou reduções em sua atividade ao

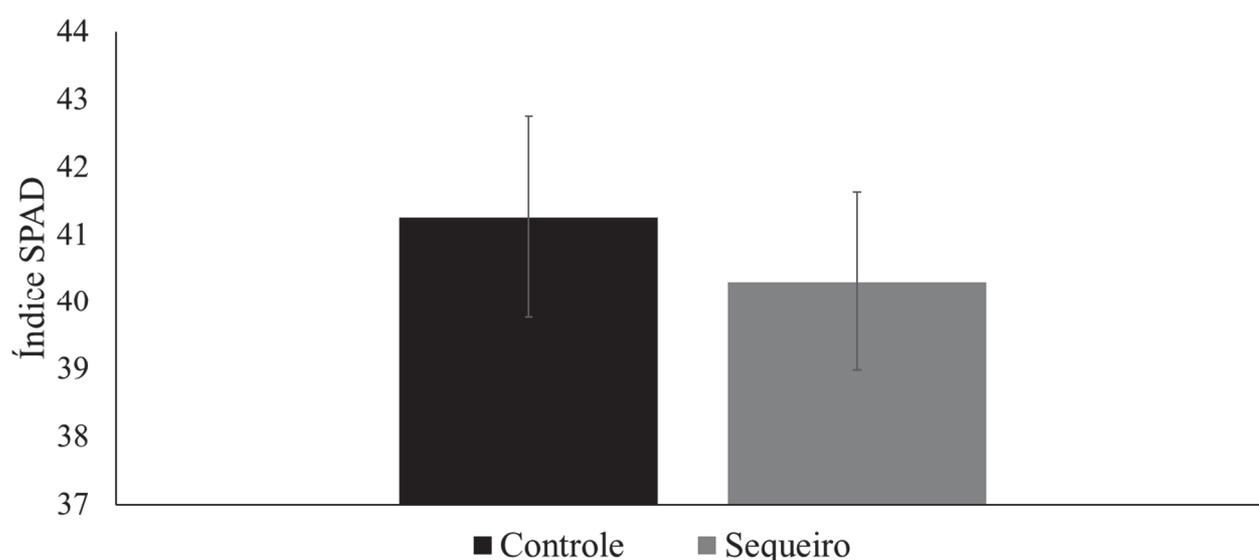
passo que o potencial hídrico da planta diminuía. Os efeitos negativos do estresse hídrico sobre a atividade da redutase do nitrato impactam a assimilação do nitrogênio, afetando negativamente a síntese das biomoléculas fundamentais como ácidos nucleicos, aminoácidos e proteínas, prejudicando o crescimento da planta, mesmo sob estresse moderado (LARCHER, 2004).

As folhas utilizadas para a análise dos teores de nitrato foram coletadas em plantas do tratamento sequeiro, quando o Ψ_{wf} chegou a -1,28 MPa. As plantas podem ter atividade de *NR* apenas no sistema radicular, apenas na parte aérea, ou em ambos, podendo alterar o sítio de maior atividade. A aroeira do sertão pode ser uma espécie cujo sítio de atividade da *NR* é exclusivamente ou majoritariamente a raiz, porém como a atividade desta enzima neste órgão não foi avaliada, necessitando assim de uma nova pesquisa relacionando o déficit hídrico com a atividade da enzima *NR* em folhas e raízes, com o intuito de fazer um comparativo.

5.5 Índice SPAD

O estresse hídrico prolongado acelera a taxa de degradação da clorofila (MAFAKHERI *et al.*, 2010). No presente trabalho, a quantidade de clorofila total foi determinada indiretamente através do índice SPAD, e podem ser observados valores similares entre os tratamentos no sétimo dia de suspensão hídrica (Figura 14), quando a fotossíntese estava próxima de zero (Figura 7). Esse resultado expressa que o estresse hídrico não afetou a concentração de pigmentos, que ao serem associados ao resultado obtido do processo fotossintético, confirmou a integridade do aparato fotossintético.

Figura 14: Índice SPAD realizado no período de meio-dia em plantas jovens de *M. urundeuva* nos tratamentos controle e sequeiro hídrica em casa de vegetação.

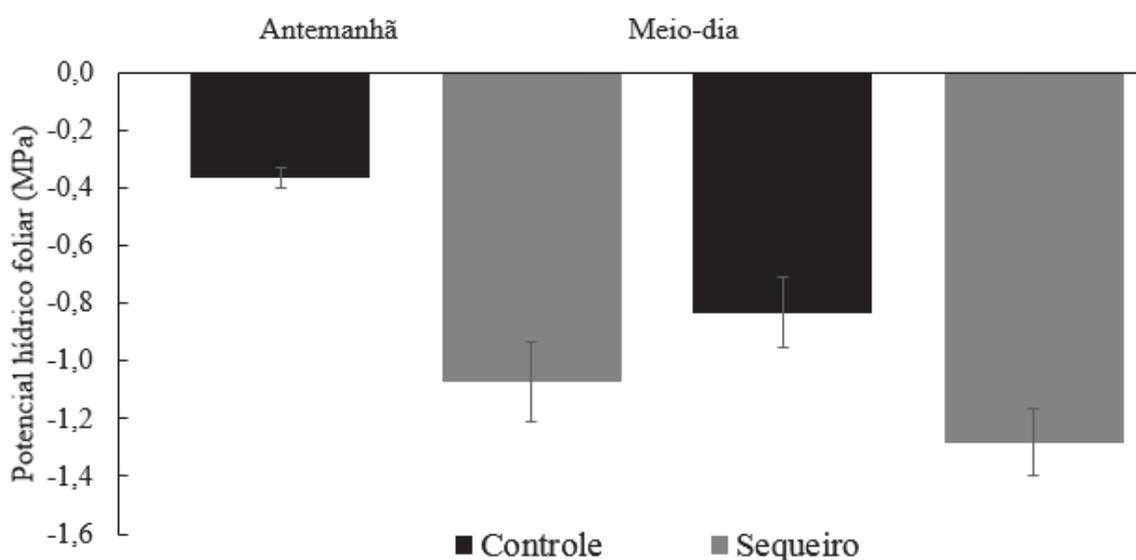


O estresse hídrico imposto neste experimento (7 dias de suspensão da rega) não afetou o teor de clorofilas das mudas de aroeira do sertão. Em estudos utilizando inclusive espécies arbóreas de clima semiárido como a *Moringa oleifera* Lam. não foram verificados diferentes efeitos do estresse sobre o teor de clorofilas, mesmo sob 10 dias de suspensão hídrica (SILVA, 2013; MENDONÇA *et al.*, 2011).

5.6 Potencial hídrico Foliar (Ψ_w foliar)

O potencial hídrico foliar (Ψ_{wf}) das plantas do tratamento sequeiro foram mais baixos (-1,08 Mpa) que os verificados nas plantas controle (-0,37 MPa,) no período da antemanhã, e esse mesmo resultado pôde ser observado no período do meio-dia, o grupo sequeiro teve valor de -1,28 Mpa, e o grupo controle o valor de -0,83 MPa (Figura 15). De acordo com Flexas *et al.* (2004), essa redução do Ψ_w foliar verificadas nas plantas sob estresse refletem o efeito da restrição de água sobre seus 'status' hídrico, o qual proporciona a perda do turgor celular, promovendo também a diminuição na condutância estomática.

Figura 15: Potencial hídrico foliar em plantas jovens de *M. urundeuva*, nos tratamentos controle e sequeiro nos períodos da antemanhã e meio-dia ao fim do experimento em casa de vegetação.



Estudos anteriores com plantas sob déficit hídrico, incluindo *M. urundeuva* corroboram com os resultados encontrados neste estudo (FREIRE, 2016; GONÇALVES *et al.*, 2009; SILVA-PINHEIRO *et al.*, 2016), onde a diminuição do Ψ_{wf} é proposta como estratégia adaptativa ao ambiente semiárido (TROVÃO *et al.*, 2004; DROMBOSKI *et al.*, 2011 e 2014;

ALBUQUERQUE *et al.*, 2013), já que quanto mais seco o solo, mais negativo o Ψ_{wf} para que a planta consiga absorver sua água.

Através dos dados obtidos com auxílio da mini estação meteorológica pôde ser calculado o déficit de pressão de vapor (*DPV*), que mede a demanda por água da atmosfera (SILVA *et al.*, 2003), utilizando dados de temperatura e umidade relativa do ar. Dessa forma, pode ser feita uma correlação, onde os picos do *DPV* são observados nos períodos mais quentes e secos, geralmente por volta do meio-dia (Figura 3), onde também observamos os menores valores de Ψ_{wf} . Os dados deste estudo revelaram que mesmo em um solo em capacidade de campo, a aroeira do sertão altera seu Ψ_{wf} , frente às adversidades atmosféricas. (ALBUQUERQUE *et al.*, 2013; SILVA *et al.*, 2003).

Diversas espécies arbóreas de regiões semiáridas também reduzem o seu Ψ_w foliar em situações de déficit hídrico, incluindo representantes da família Bignoniaceae, como a craibeira (*Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Mooree) e o ipê roxo (*Handroanthus impetiginosus* (Mart. Ex. DC) Mattos)) (FREIRE, 2016; GONÇALVES *et al.*, 2009; SILVA-PINHEIRO *et al.*, 2016; DOMBROSKI *et al.*, 2011; 2014). Essa capacidade de reduzir o Ψ_w foliar, como verificado na aroeira do sertão sob déficit hídrico, é uma das características de espécies tolerantes à seca e funciona como estratégia para a manutenção dos gradientes de potencial hídrico necessários para que a planta consiga absorver água mesmo de solos com pouca umidade, como o solo das plantas estressadas deste estudo (TROVÃO *et al.*, 2004; DOMBROSKI *et al.*, 2011; 2014).

O ajuste do Ψ_w foliar diante do ambiente deve-se ao fato de que a planta consegue manter a absorção de água do solo de acordo com a sua capacidade de reduzir o seu potencial hídrico a níveis menores que os do solo (TAIZ; ZEIGER, 2009). Para que isso ocorra, a planta precisa reduzir seu potencial hídrico, sem que haja alteração no turgor ou no volume de água nas células, o que só é possível por meio do ajuste osmótico, que ocorre através do aumento do conteúdo de compostos orgânicos altamente solúveis, chamados solutos compatíveis (NOUNJAN *et al.*, 2018; TAN *et al.*, 2006).

5.7 Massa seca

Não é observado efeito da sazonalidade das chuvas nos crescimentos de árvores adultas, para as árvores na fase juvenil da Amazônia central (MAGALHÃES *et al.*, 2014), assim como em um estudo realizado por Wagner *et al.* (2014), para regiões como o centro leste, o maior crescimento em épocas de chuva ainda não foi observado para ser uma tendência (WAGNER *et al.*, 2014).

Covre *et al.* (2016) verificou que a escassez de água reduz o crescimento vegetativo das plantas. Sob déficit hídrico, reduções em gs e, conseqüente, redução nas taxas fotossintéticas são frequentemente encontradas, o que pode resultar em redução na capacidade progressiva das raízes em absorver água necessária do solo reduzindo o crescimento normal das plantas (TRABELSI *et al.*, 2019). Neste estudo, os teores de massa de matéria seca de *M. urundeuva* apresentaram um decréscimo (Figura 16) de 21% em relação ao tratamento irrigado, mas não houve alteração com relação a proporção de cada parte nos dois tratamentos (Figura 17).

Figura 16: Média da massa seca de folhas, caule e raízes em plantas jovens de *M. urundeuva*, nos tratamentos controle e sequeiro, após 07 dias de suspensão hídrica em casa de vegetação.

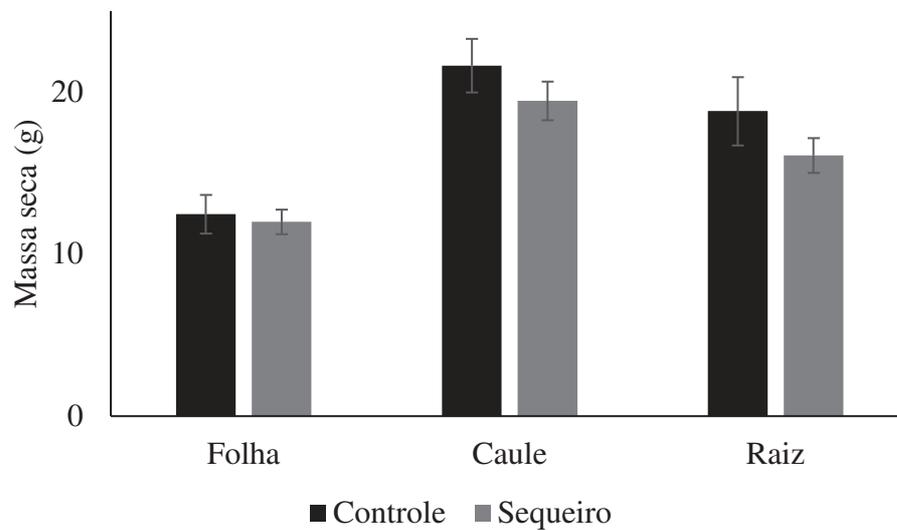
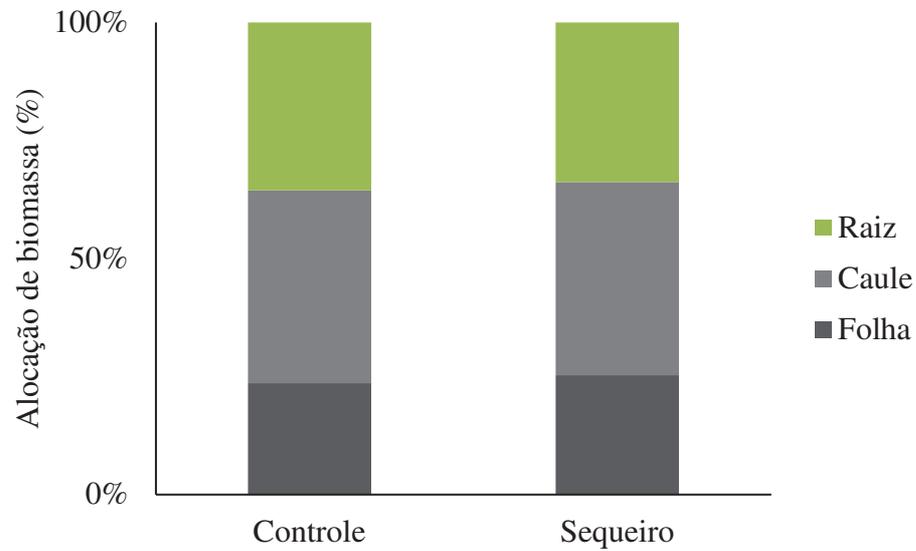


Figura 17: Alocação da biomassa seca de folhas, caules e raízes em plantas jovens de *M. urundeuva*, nos tratamentos controle e sequeiro, após 7 dias de suspensão hídrica em casa de vegetação.



Os resultados encontrados neste trabalho possibilitam inferir que a aroeira é tolerante a baixos níveis de água no solo, já que não houve mudanças significativas no desenvolvimento mantendo-se constante mesmo em condições limitadas de água. Essa constante é possível ser observada na Figura 17, que mostra a alocação de biomassa entre o grupo controle e sequeiro, mostrando que não há diferença na alocação de biomassa entre os dois tratamentos.

6 CONCLUSÕES

O acúmulo de prolina foi uma estratégia utilizada pela planta visando ajustar o potencial osmótico para garantir o estado hídrico das plantas. Por outro lado, após a imposição da suspensão hídrica, as taxas fotossintéticas de *M. urundeuva* tiveram redução bastante proeminentes, porém a integridade do aparato fotossintético foi mantida, o que indica que essa espécie tem estratégias para sobreviver sob condições de restrição hídrica.

REFERÊNCIAS

- AKITHA DEVI, M. K.; P. GIRIDHAR. Variations in physiological response, lipid peroxidation, antioxidant enzyme activities, proline and isoflavones content in soybean varieties subjected to drought stress. **Proceedings National Academy Science**. v. 85, p. 35-44, 2015.
- 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 déficit hídrico e reidratação**. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v. 48, n. 1, p. 9-16, 2013.
- ALBUQUERQUE, U. P; OLIVEIRA, R. F. Isthe use-impactonnative caatinga species in Brazil reducedbythe high speciesrichnessof medicinal plants? **Journal of Ethnopharmacology**, v. 113, p. 156–170, 2007.
- ALVES, J. J. A.; ARAÚJO, M. A.; SANTOS NASCIMENTO, S. Degradação da caatinga: uma investigação ecogeográfica, **Revista Caatinga**, vol. 22, núm. 3, julio-septiembre, Universidade Federal Rural do Semi-Árido Mossoró, Brasil, p. 126-135, 2009.
- ALVES, J. J. A. Geocologia da caatinga no semi-árido do Nordeste brasileiro. **CLIMEP: Climatologia e Estudos da Paisagem**, Rio Claro, v.2, n.1, p. 58-71, 2007.
- ANDRADE, A.C.S.; RAMOS, F.N.; SOUZA, A.F.; LOUREIRO, M.B.; BASTOS, R. Flooding effects in seedlings of *Cytharexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22(2), p. 281-285, 1999.
- AUBRÉVELILLE , A . Etude écologique des principales formations végétales du Brésil. Nogent-sur-Marne, **Centre Technique Forestier Tropical**, p. 1-2, 1961.
- AUMONDE, T.Z.; PEDÓ, T.; MARTINAZZO, E.G.; VILLELA, F.A. **Estresses ambientais e a produção de sementes: Ciência e aplicação**. Pelotas, RS: Ed. Cópia Santa Cruz, p. 313, 2017.
- AUMONDE, T.Z; PEDÓ, T.; MARTINAZZO, E.G; MORAES, D.M.; VILLELA, F.A.; LOPES, N.F. **Análise de crescimento e partição de assimilados em plantas de maria pretinha submetidas a níveis de sombreamento**. Planta daninha, v.31, n.1, p. 99- 108, 2013.
- AWEB 2004 AWEB. *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. Disponível: https://scholar.google.com.br/scholar?hl=pt-BR&as_sdt=0%2C5&q=AWEB+2004+AWEB.+Myracrodruon+urundeuva+Fr.+All&btnG=, 2018.
- AZEVEDO, G. F. C.; MARENCO, R. A. Growth and physiological changes in saplings of *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* during acclimation to full sunlight. **Photosynthetica**, p. 50, 86-94, 2012.
- AZEVEDO, B. M.; SOUSA, G. G.; PAIVA, T. F. P.; MESQUITA, B. R.; VIANA, T. V. A. **Manejo da irrigação na cultura do amendoim**. Departamento de Engenharia Agrícola, Universidade Federal do Ceará. 2017.

BAPTISTA, J. M.; ALMEIDA, M. C.; VIEIRA, P.; SILVA, A. C. M. **Programa nacional para o uso eficiente da água**. Lisboa: Instituto Superior de Agronomia, p. 212, 2001.

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, J. D. **Rapid determination of free proline for water-stress studies**. *Plant and Soil* .ID teare, v. 39, 205-207, 1973.

BATISTA, K. Resposta do Capim – Marandu a combinações de doses de nitrogênio e enxofre. Dissertação (**Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas**) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, p. 18, 2002.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de Crescimento de Plantas (noções básicas)**. Jaboticabal: Funep, p. 41, 2003.

BIELESKI, R. L.; TURNER, N. A. Separation, and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical Biochemistry**, v.17, p. 278-293, 1966.

BOTREL, M. A.; PEREIRA, A. V.; FREITAS, V. P.; XAVIER, D. F. Potencial forrageiro de nove clones de capim Elefante. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 29, p. 334-340, 2000.

BRANDÃO, A. D. **Papel da redutase do nitrato em soja [Glycine max (L.) Merr. Cv iac17] sob condições de hipóxia do sistema radicular**. Dissertação (Mestrado em Biologia vegetal). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 2005.

BRASIL. **Ministério do Meio Ambiente**. Lista oficial das espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção. 2008.

BRESINSKY, A.; KÖRNER, C.; KADEREIT, J. W.; NEUHAUS, G.; SONNEWALD, U. **Tratado de Botânica de Strassburger**. 36^{ed}. ARTMED, Porto Alegre, p. 1192, 2012.

CAPOBIANCO, J. P. R.; OLIVEIRA, J. A. P. (Orgs.) **Meio Ambiente Brasil: avanços e obstáculos**. pós-Rio-92. Estação Liberdade/Instituto Socioambiental/Fundação Getúlio Vargas. 2002.

CARLESSO, R.; ZIMMERMANN, L. F. **Água no solo: parâmetros para dimensionamento de sistemas de irrigação**. Santa Maria, Imprensa Universitária, p. 88, 2000.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, v. 1, 2003.

CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M. L.; RICARDO, C. P. P.; OSORIO, M. L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany Oxford**, v. 89, n. 7, p. 907-916, 2002.

CHEN, J.; ZHANG, Q.; LI, X.; CAO, K. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. **Tree Physiology**, v. 30, n. 7, p. 876-885. 2010.

CNCFlora. Centro Nacional de Conservação da Flora. **Myracrodruon urundeuva – Informações da avaliação de risco de extinção**.

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**, v. 20(4), p. 705-717, 2015.

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazon**, Manaus, v. 37, n. 2, p. 229-234, June 2007 .

COTINGUIBA, G. G.; SILVA, J. R. N.; AZEVEDO, R. R. S.; ROCHA, T. J. M.; SANTOS, A. F. **Método de Avaliação da Defesa Antioxidante: Uma Revisão de Literatura**. UNOPAR CientCiêncBiol Saúde, v.15, n.3, p. 231-237, 2013.

COUTINHO, L. M. O conceito de bioma. **Acta Botânica Brasileira**, v. 20(1), p. 1-11, 2006.

COVRE, A.M.; PARTELLI, F.L.; BONOMO, R.; BRAUN, H.; RONCHI, C.P. Vegetative growth of Conilon coffee plants under two water conditions in the Atlantic region of Bahia State, Brazil. **Acta Scientiarum**, v. 38, n. 4, p. 535-545, 2016.

CRITCHLEY, C., Photoinhibition. In: RAGHAVENDRA, A.S. (Ed.). **Photosynthesis: A Comprehensive Treatise**. Cambridge University Press, Cambridge, v.11, n.3, p. 264-272, 1998.

CUNHA, H. F. V.; GONÇALVES, J. F. C.; SANTOS JUNIOR, U. M.; FERREIRA, M. J.; PEIXOTO, P. H. P. Biomassa, trocas gasosas e aspectos nutricionais de plantas jovens de pau de balsa (*Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb.) Urb.) submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 44, n. 109, p. 215-230, 2016.

DOMBROSKI, J. L. D.; PRAXEDES, S. C.; FREITAS, R. M. O.; PONTES, F. M. Water relations of Caatinga trees in the dry season. **South African Journal of Botany**, v. 77(2), p. 430-434, 2011.

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. **Scientia Forestalis**. Piracicaba, v. 42, n. 101, p. 155-163, mar. 2014.

DRUMOND, M.A.; KIILL, L. H. P.; LIMA, P.C.F.; OLIVEIRA, M. C.; OLIVEIRA, V. R.; ALBUQUERQUE, S. G.; NASCIMENTO, C. E. S.; CAVALCANTI, J. **Estratégias para o uso sustentável da biodiversidade da caatinga**. p. 23, 2000.

FALAH, H.; SHARIFI, M.; CHASHMI, N. A.; MAIVAN, H. Z. Water stress alleviation by polyamines and phenolic compounds in *Scrophularia striata* is mediated by NO and H₂O₂. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 130, p. 139-147, 2018.

FERREIRA, D. T. R. G. Alterações fisiológicas e bioquímica de quatro espécies florestais do bioma caatinga submetidas a alagamento. **Dissertação de mestrado**, Universidade Federal de Alagoas, 2011.

FIGUEIRÔA, J. M.; BARBOSA, D.C.A.; SIMABUKURO, E.A. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. **Acta Botânica Brasilica**, v. 18(3), p. 573-580, 2004.

FIRMANO, R. S.; KUWAHARA, F. A.; SOUZA, G. M. Relação entre adubação fosfatada e deficiência hídrica em soja. **Ciência Rural**, v. 39(7), p. 1967-1973, 2009.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v.89, n.2, p. 183-189, 2002.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; CIFRE, J.; ESCALONA, J. M.; GALMÉS, J.; GULIAS, J.; LEFI, E.; MARTINEZ-CANELLAS, S. F.; MORENO, M. T.; RIBAS-CARBO, M.; RIERA, D.; SAMPOL, B.; MEDRANO, H. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. **Annals of Applied Biology**, <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2004.tb00343.x>, 2004.

FOYER, C.H.; VALADIER, M-H.; MIGGE, A.; BECKER, T.W. Drought-induced effects on nitrate reductase activity and mRNA and on the coordination of nitrogen and carbon metabolism in maize leaves. **Plant Physiology**, p. 117, 283-292, 1998.

FRANIĆ, M.; GALIĆ, V.; MAZUR, M.; ŠIMIĆ, D. Effects of excess cadmium in soil on JIP-test parameters, hydrogen peroxide content and antioxidant activity in two maize in bred and their hybrid. **Photosynthetica**, v. 55, p.1-10, 2017.

FREIRE, F. C. J. **Características fisiológicas de mudas de craibeira sob condições de deficiência hídrica**. Dissertação (Mestrado em Agronomia). Universidade Federal de Alagoas, Rio Largo, AL, 2016.

GALLÉ, A.; FELLER, U. Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 131, n. 3, p. 412-421, 2007.

GATTO, A.; BARROS, N. F.; NOVAIS, R. F.; SILVA, I. R.; LEITE, H. G.; LEITE, F. P.; VILLANI, E. M. A. Estoques de carbono no solo e biomassa em plantações de eucalipto. Seção II química e mineralogia do solo. **Revista Brasileira de Ciência do solo**, v. 34, n.4, 2010.

GONÇALVES, J. F. C.; SILVA, C. E. M.; GUIMARÃES, D. G. Photosynthesis and water potential of andiroba seedlings submitted to water stress and rewetting. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, p. 8-14, 2009.

GUCCI, R.; MASSAI, R.; XILOYANNIS, C.; FLORE, J. A. The effect of drought and vapour pressure deficit on gas exchange of young kiwifruit (*Actinidiadeliciosavar. deliciosa*) vines. **Annals of Botany**, v. 77(6), p. 605-613, 1996.

HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C.; The importance of evolutionary history in studies of plant physiological ecology: examples from cerrados and forests of central Brazil. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, n.3, p. 247-256, 2008.

HOSSAIN, M. M.; LIU, X.; Qi, X.; LAM, H.; ZHANG, J. Differences between soybean genotypes in physiological response to sequential soil drying and rewetting. **The Crop Journal**. v. 2, p. 366-380, 2014.

HUANG, L.; LI, M.; ZHOU, K.; SUN, T.; HU, L.; LI, C.; MA, F. Uptake and metabolism of ammonium and nitrate in response to drought stress in *Malus prunifolia*. **Plant physiology and biochemistry**, v. 127, p. 185-193, 2018.

HUND, A.; RUTA, N.; LIEDGENS, M. Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance. **Plant Soil**, p. 318, 311–325, 2009.

IGBADUN, H. E.; MAHOO, H. F. ; TARIMO, A. K. P. R. ; SALIM, B. A. **Crop water productivity of an irrigated maize crop in Mkoji sub-catchment of the Great Ruaha River Basin, Tanzania**. Department of Agricultural Engineering and Land Planning, Sokoine University of Agriculture, P.O. Box 3003, Morogoro, Tanzania.

KALAJI, H. M.; BOSA, K.; KOŠCIELNIAK, J.; HOSSAIN, Z. Chlorophyll a Fluorescence — A useful tool for the early detection of temperature stress in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). **Journal of Integrative Biology**, v. 15, p. 925 – 934, 2011.

KISHOR, P. B. K.; SANGAM, S.; AMRUTHA, R. N.; LAXMI, P. S.; NAIDU, K. R.; RAO, K. R. S. S.; RAO, S.; REDDY, K. J.; THERIAPPAN, P.; SREENIVASULU, N. “Regulation of Proline Biosynthesis, Degradation, Uptake and Transport in Higher Plants: Its Implications in Plant Growth and Abiotic Stress Tolerance.” **Current Science**, v. 88, no. 3, p. 424–438, 2005.

KO, J.; PICCINNI, G. Corn yield responses under crop evapotranspiration-based irrigation management. **Agricultural Water Management**, v. 96, Issue 5, p. 799-808, 2009.

KOECHLIN, J. Le milieu biologique: la végétation. In: MELO, A. S. T. Géographie et écologie de la Paraíba (Brésil). Talence: Centre d’Etudes de GéographieTropicale, (**Travaux et Documents de Géographie Tropicale**, v. 41, 1980.

KÓVACS, G. J. Modelling of adaptation processes of crops to water and nitrogen stress, **Physics and Chemistry of the Earth**, v. 30, p. 209–216, 2005.

KRASENSKY, J.; JONAK, C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 1593-1608, 2012.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. Rima. São Carlos, SP, p. 531, 2004.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. Tradução: Prado, C.H.B.A. Ed Rima, São Carlos, 2006.

LAWLOR, D. W. Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. **Annals of Botany**, v. 89, issue 7, p. 871-885, 2002.

LAWSON, T.; BLATT, M. R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. **Plant Physiology**, v.164, p. 1556-1570, 2014.

LEAL, I. R.; SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; LACHER JÚNIOR, T. E. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do nordeste do Brasil. **Megadiversidade**. v.1, p.139-146, 2005.

LEE, B. R.; MUNEEER, S.; PARK, S.; ZHANG, Q.; KIM, T. Ammonium- induced proline and sucrose accumulation, and their significance in antioxidative activity and osmotic adjustment. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 35, p. 2655–2664, 2013.

LIBERATO, M. A. R.; GONÇALVES, J. F. C.; CHEVREUIL, L. R.; NINA JÚNIOR, A. R.; FERNANDES, A. V.; SANTOS JÚNIOR, U. M. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 18, n. 2, p. 315-323, 2006.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C.; KNAPP, M. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the PAM fluorometer. **Photosynthetica**, v. 43(03), p. 379-393, 2005.

LOBO, A. K. M. **Modulação da fotossíntese por açúcares e deficiência hídrica em plantas de cana-de-açúcar**. 107 f. Dissertação (Mestrado em Bioquímica) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, 2013.

LOPES, N.F.; LIMA, M.G. S. **Fisiologia da produção**. Edição 1, Viçosa, MG: Ed. UFV, p. 492, 2015.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. São Paulo: Plantarum, v.1, p. 368, 1992.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, v. 1, edição 5, 2008.

LUO, Z.; LUO, J. Uncovering the physiological mechanisms that allow nitrogen availability to affect drought acclimation in *Catalpa bungei*. **Tree Physiology**, v. 37, p. 1453–1456, 2017.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. 2º Ed. Springer, Berlin, GE, p. 456, 2007.

MACHADO, A.F.L.; FERREIRA, L. R.; SANTOS, L. D. T.; FERREIRA, F. A.; VIANA, R. G.; MACHADO, M. S.; FREITAS, F. C. L. Eficiência fotossintética e uso da água em plantas de eucalipto pulverizadas com glyphosate. **Planta daninha**, Viçosa, v. 28, n. 2, p. 319-327, June 2010.

MAFAKHERI, A.; SIOSEMARDEH, A.; BAHRAMNEJAD, B.; STRUIK, P. C.; SOHRABI, Y. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. **Australian Journal of Crop Science**, v. 4(8), p. 580–585, 2010.

MAGALHÃES, N. S.; MARENCO, R. A.; CAMARGO, M. A. B. Do soil fertilization and forest canopy foliage affect the growth and photosynthesis of Amazonian saplings? **Scientia Agricola**, p. 71, 58-65, 2014.

MAGALHÃES, N. S.; MARENCO, R. A.; MENDES, K. R. Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiância. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, p. 44,687-694, 2009.

MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. Leitura & Arte, 2004.

MAJEROWICZ, N.; FRANCA, M. G. C.; PERES, L. E. P.; MÉDICI, L. O.; FIGUEIREDO, S. A. **Fisiologia vegetal: Curso prático**. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições Ltda, p. 138, 2003.

MARCOS, F. C. C.; SILVEIRA, N. M.; MOKOCHINSKI, J. B.; SAWAYA, A. C. H. F.; MARCHIORI, P. E. R.; MACHADO, E. C.; SOUZA, G. M.; LANDELL, M. G. A.; RIBEIRO, R. V. Drought tolerance of sugarcane is improved by previous exposure to water deficit. **Journal Plant Physiology**, p. 223, 9-18, 2018.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia Vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. 3 edição. Viçosa: UFV, p. 451, 2007.

MARENCO, R. A.; ANTEZANA-VERA, S. A.; GOUVÊA, P. R. S.; CAMARGO, M. A. B.; OLIVEIRA, M. F.; SANTOS, J. K. S. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, p. 61, 786-789, 2014.

MARIANO, K. R.; BARRETO, L. S.; SILVA, A. H. B.; NEIVA, G. K. P.; AMORIM, S. M. Fotossíntese e tolerância protoplasmática foliar em *Myracrodruon urundeuva* fr. All. submetida ao déficit hídrico. **Caatinga**, Mossoró, v. 22, n. 1, p. 72-77, 2009.

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

MARTINS, S. V. **Recuperação de matas ciliares**. Editora Aprenda Fácil. Viçosa - MG, 2001.

MARTIUS, K. P. V. **A viagem de Von Martius: tabula ephysiognice: 1840**. Rio de Janeiro, v. 1, 1996.

MARUR, C. J.; MAZZAFERA, P.; MAGALHÃES, A. C. Atividade da enzima redutase do nitrato em algodoeiro submetido ao déficit hídrico e posterior recuperação da turgescência. **Scientia Agricola**, v. 57(2), p. 277-281, 2000.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll Fluorescence - A Practical Guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659-668, 2000.

MELO, E. F.; FERNANDES-BRUM, C. N.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; CHALFUN-JÚNIOR, A. Anatomic and physiological modifications in seedlings of *Coffea arabica* cultivar Siriema under drought conditions. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 38, n. 1, p. 25-33, 2014.

MENDONÇA, A. M. C. **Respostas de curto prazo à seca na fase inicial do desenvolvimento da moringa**. In: III Encontro Nacional da Moringa. Anais do III Encontro Nacional da Moringa. Aracajú, 2011.

MILLER, G.; SUZUKI, N.; CIFTCI-YILMAZ S.; MITTLER, R. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, p. 453-467, 2010.

MORALES, R. G. F.; RESENDE, L. V.; BORDINI, I. C.; GALVÃO, A. G.; REZENDE, F. C. Caracterização do tomateiro submetido ao déficit hídrico. **Scientia Agraria**, v. 16(1), p. 09-17, 2015.

NASCIMENTO, J. L. **Crescimento e assimilação de carbono em plantas jovens de *Attalea unifera* Mart. submetidas ao sombreamento e ao estresse hídrico**. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus – Bahia, 97 f.

2009.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; MORAES, J. A. P. V.; BURITY, H. A.; BEZERRA NETO, E. Alterações na resistência à difusão de vapor das folhas e relações hídricas em aceroleiras submetidas a déficit de água. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13(1), p. 75-87, 2001.

NOUNJAN, N.; CHANSONGKROW, P.; CHAROENSAWAN, V.; SIANGLIW, J. L.; TOOJINDA, T.; CHADCHAWAN, S.; THEERAKULPISUT, P. High Performance of Photosynthesis and Osmotic Adjustment Are Associated With Salt Tolerance Ability in Rice Carrying Drought Tolerance QTL: Physiological and Co-expression Network Analysis. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1135, 2018.

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J. Trocas gasosas e grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *Tabebuia aurea* (PARATUDO) submetidas a alagamento. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 27, n. 1, p. 181-191, 2017.

OLIVEIRA, I.; MEYER, A.; AFONSO, S.; GONÇALVES, B. Compared leaf anatomy and water relations of commercial and traditional *Prunus dulcis* (Mill.) cultivars under rain-fed conditions. **Scientia Horticulturae**. p. 229, 226–232, 2018.

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

PEIXOTO, C. P.; PEIXOTO, M.F.S.P. Dinâmica do crescimento vegetal: princípios básicos. In: CARVALHO, C. A. L.; DANTAS, A. C. V. L.; PEREIRA, F. A. C.; SOARES, A. C. F.; MELO FILHO, J. F. (Org.). **Tópicos em Ciências Agrárias**. 1 ed. Cruz das Almas - BA: Editora Nova Civilização, v. 1, p. 37-53, 2009.

PEREIRA, S. C.; GAMARRA-ROJAS, G.; LIMA, M.; GALLINDO, F. A. T. **Plantas úteis do Nordeste do Brasil**. Recife: Associação Plantas do Nordeste, 2003.

PEREIRA-NETTO, A. B. Crescimento e desenvolvimento. In: WACHOWICZ, C. M.; CARVALHO, R. I. N. (Eds.) **Fisiologia vegetal - produção e pós-colheita**. Curitiba: Champagnat, p. 17-42, 2002.

PÉREZ-PÉREZ, J. G.; ROBLES, J. M.; TOVAR, J. C.; BOTÍA, P. Response to drought and salt stress of lemon 'Fino 49' under field conditions: water relations, osmotic adjustment and gas exchange. **Scientia Horticulturae**, v. 122, n. 1, p. 83–90, 2009.

QUEIROZ, C. G. S.; GARCIA, Q. S.; LEMOS FILHO, J. P. Atividade fotossintética e peroxidação de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após reidratação. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 14(1), p. 59-63, 2002.

QUEIROZ, M. G.; SILVA, T. G. F.; ZOLNIER, S.; SOUZA, C. A. A.; SOUZA, L. S. B.; STEIDLE NETO, A. J.; ARAUJO, G. G. L.; FERREIRA, W. P. M. Seasonal patterns of deposition litterfall in a seasonal dry tropical forest. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 279, 107712. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107712>, 2019.

REDILLAS, M. C. F. R.; STRASSER, R. J.; JEONG, J. S.; KIM, Y. S.; KIM, J. K. The use of JIPtest to evaluate drought-tolerance of transgenic rice overexpressing OsNAC1, **Plant**

Biotechnology Reports, v. 5, p. 169-175, 2011.

REICHARDT, K.; TIMM, L.C. **Solo, planta e atmosfera; conceitos, processos e aplicações**. Barueri, SP (Brazil). Editora Manole Ltda, p. 478, 2004.

ROYER, D. L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 114, n. 2, p. 1-28, 2001.

ROZA, F. A. **Alterações morfofisiológicas e eficiência de uso da água em plantas de *Jatropha curcas* L. submetidas à deficiência hídrica**. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus – Bahia, p. 67, 2010.

SAMPAIO, E. Overview of the Brazilian Caatinga. In: S.H. Bullock; H.A. Moonev & E. Medina (eds.). **Seasonally dry Tropical Forests**. Cambridge, New York, p. 35-63, 1995.

SANTANA, C. S. **Mecanismos de tolerância à seca em quatro espécies arbóreas ocorrentes no semi-árido brasileiro**. 2011. Dissertação (Mestrado em Agronomia). Universidade Federal de Alagoas, Rio Largo, AL, 2011.

SANTIAGO, E. F.; PAOLI, A. S.; Respostas morfológicas em *Guibourtia hymenifolia* (Moric.) J. Leonard (Fabaceae) e *Genipa americana* L. (Rubiaceae), submetidas ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n.1, p.131-140, 2007.

SCHNELL, R. Le problème des homologues phytogéographiques entre l’Afrique et l’Amérique tropicales. **Mém. Mus. D’Hist. Nat. Nouv. Série, Paris**, v. 11, p. 137-241, 1961.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; HEMMINGSEN, E. A.; BRADSTREET, E.D. Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy Science**, v. 51, p.119-125, 1965.

SCHULZ, K.; VOIGT, K.; BEUSCH, C.; ALMEIDA-CORTEZ, J.S.; KOWARIK, I.; WALZ, A.; CIERJACKS, A. Grazing deteriorates the soil carbon stocks of Caatinga forest ecosystems in Brazil. **Ecology Management**, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.011>, p. 367, 62-70, 2016.

SILVA, D. J.; QUEIROZ, A. C. **Análise de alimentos: Métodos químicos e biológicos**. 3.ed. Viçosa: UFV, p. 235, 2002.

SILVA, E. C. A. **Respostas fisiológicas bioquímicas e enzimáticas em mudas de *Moringa oleífera* Lam. Submetidas a estresses abióticos**. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais). Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, 2013.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Crescimento de quatro espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico em casa de vegetação. **Revista Ceres**, v.50, n.288, p.203-217, 2003.

SILVA, M. A.; SANTOS, C. M.; VITORINO, H. S.; RHEIN, A. F. L. Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD como descritores de intensidade do estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar, **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 30, n. 1, p. 173-181, 2014.

SILVA, R. M. A. **Entre o combate à seca e a convivência com o semi-árido: transições paradigmáticas e sustentabilidade do desenvolvimento.** Tese (Doutorado em Desenvolvimento Sustentável) - Universidade de Brasília, Brasília, p. 298, 2006.

SILVA-PINHEIRO, J.; LINS, L.; SOUZA, F. C.; SILVA, C. E. M.; MOURA, F. B. P.; ENDRES, L.; JUSTINO, G. C. Drought-stress tolerance in three semi-arid species used to recover logged areas. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39(4), p. 1031-1038, 2016.

SISTEMA DE MONITORAMENTO DA DEGRADAÇÃO E RECUPERAÇÃO DA TERRA – Mapbiomas Árida, disponível: <https://arida.mapbiomas.org/entenda-a-unccd>, 2018.

SILVEIRA, J. A. G.; MELO, A. R. B.; VIÉGAS, R. A.; OLIVEIRA, J. T. A. Salinity-induced effects on nitrogen assimilation related to growth in cowpea plants. **Environmental and Experimental Botany**, p. 46:171–179, 2001.

SOARES, M. R.; CASAGRANDE, J. C. Recuperação e remediação de solos degradados pela mineração incluindo as áreas ciliares. In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS, Mogi Guaçu. **Anais**. São Paulo: Instituto de Botânica, p.116-125, 2008.

STEWART, J. M. Integrated events in flower and fruit. In: MAUNEY, J. R.; STEWART J. McD. (Ed.). **Cotton physiology**. USA. The Cotton Foundation Publisher, Memphis, Tennessee, p. 261-300, 1986.

SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends in Plant Science**. Oxford, v. 15, n. 2, p. 89-97. Feb. 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5. edição. Porto Alegre: Artmed, p. 918, 2009.

TAN, Y.; LIANG, Z.; SHAO, H.; DU, F. Effect of water deficits on the activity of anti-oxidative enzymes and osmoregulation among three different genotypes of *Radix astragali* at seeding stage. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, v. 49, n. 1, p. 5-60, 2006.

TOSTA, A. L. **Tolerância ao déficit hídrico e eficiência do uso de água em genótipos de cebola.** Dissertação (Mestrado em Agronomia) Universidade Federal de Goiás- UFG, Goiânia – GO, 2014.

TRABELSI, L.; GARGOURI, K.; HASSENA, A. B.; MBADRA, C.; GHRAB, M.; NCUBE, B.; STADEN, J. V.; GARGOURI, R. Impact of drought and salinity on olive water status and physiological performance in an arid climate. **Agricultural Water Management**, p. 213, 749–759, 2019.

TROVÃO, D. M. B. M.; DANTAS, P. F.; ALVES, L. A.; NETO, J. D.; BATISTA, A. O.; ARAÚJO, J. Q. Avaliação do potencial hídrico de espécies da Caatinga sob diferentes níveis de umidade do solo. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 04(2), 2004.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; NETO, J. D. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11(3), p. 307-311, 2007.

TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and Soil**, v. 58, p. 339-366, 1981.

VERSLUES, P. E.; AGARWAL M.; KATIYAR-AGARWAL, S.; ZHU, J.; **Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status**, p. 45, 523–539, 2006.

VIANA, E. M. **Interação de nitrogênio e potássio na nutrição, no teor de clorofila e na atividade da enzima redutase do nitrato em plantas de trigo**. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, p. 95, 2007.

WAGNER, F.; ROSSI, V.; AUBRY-KIENTZ, M.; BONAL, D.; DALITZ, H.; GLINIARS, R.; STAHL, C.; TRABUCCO, A.; HÉRAULT, B. Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. PLoS One Collection, **Journal Pone**, 2014.

WANG, Y.; XU, C.; WU, M.; CHEN, G. Characterization of photosynthetic performance during reproductive stage in high-yield hybrid rice LYPJ exposed to drought stress probed by chlorophyll a fluorescence transient, **Plant Growth Regulation**, v. 81, p. 489 – 499, 2016.

XU, G. H.; FAN, X.; MILLER, A. J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency. **Annual Review of Plant Biology**, v. 63, p. 153–182, 2012.

YUSUF, M. A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI, R.; STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N.B. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic Brassica juncea plants alleviates abiotic stress: physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, p. 1428-1438, 2010.

ZHANG, J.; WANG, H.; LIAO, S.; CUI, K. **Appropriate ultra-low seed moisture content stabilizes the seed longevity of Calocedrus macrolepis, associated with changes in endogenous hormones, antioxidant enzymes, soluble sugars and unsaturated fatty acids** **New Forests**, p. 1–14, 2018.