

UNIVERSIDADE FEDERAL DA GRANDE DOURADOS

RESTRIÇÃO HÍDRICA NA EMERGÊNCIA,
CRESCIMENTO, METABOLISMO E ANATOMIA
FOLIAR DE *Campomanesia Xanthocarpa* O. Berg

LARISSA FATARELLI BENTO DE ARAÚJO

DOURADOS MATO
GROSSO DO SUL
2016

RESTRIÇÃO HÍDRICA NA EMERGÊNCIA, CRESCIMENTO,
METABOLISMO E ANATOMIA FOLIAR DE *Campomanesia*
Xanthocarpa O. Berg

LARISSA FATARELLI BENTO DE ARAÚJO
Engenheira Agrônoma

Orientador: PROF^a. DR^a. SILVANA DE PAULA QUINTÃO SCALON

Tese apresentada à Universidade Federal da
Grande Dourados, como parte das
exigências do Programa de Pós-Graduação
em Agronomia – Produção Vegetal, para
obtenção do título de Doutor

Dourados
Mato Grosso do Sul
2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP).

A658r	<p>Araújo, Larissa Fatarelli Bento de. Restrição hídrica na emergência, crescimento, metabolismo e anatomia foliar de <i>Campomanesia Xanthocarpa</i> O. Berg. / Larissa Fatarelli Bento de Araújo. – Dourados, MS : UFGD, 2016. 106f.</p> <p>Orientadora: Prof^a. Dr^a. Silvana de Paula Quintão Scalon. Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade Federal da Grande Dourados.</p> <p>1. Frutífera nativa do cerrado. 2. Disponibilidade hídrica. 3. Enzimas antioxidantes. 4. Trocas gasosas. 5. Plasticidade fenotípica. I. Título.</p>
-------	---

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central – UFGD.

©Todos os direitos reservados. Permitido a publicação parcial desde que citada a fonte.

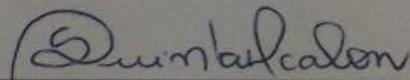
**RESTRIÇÃO HÍDRICA NA EMERGÊNCIA,
CRESCIMENTO, METABOLISMO E ANATOMIA
FOLIAR DA *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg**

por

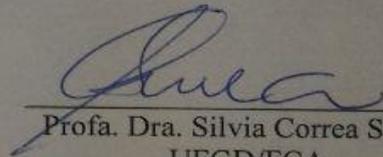
Larissa Fatarelli Bento de Araújo

Tese apresentada como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de
DOUTOR EM AGRONOMIA

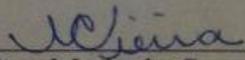
Aprovada em: / /



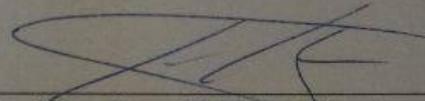
Profª. Dra. Silvana de Paula Quintão Scalon
Orientador – UFGD/FCA



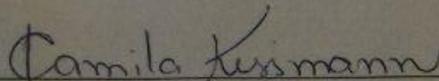
Profª. Dra. Silvia Correa Santos
UFGD/FCA



Profª. Dra. Maria do Carmo Vieira
UFGD/FCA



Prof. Dr. Etenaldo Felipe-Santiago
UEMS/Dourados



Profª. Dra. Camila Kissmann
UNESP

DEDICATÓRIA

Àqueles que sempre foram exemplos de vida, amor incondicional e Fé, meus pais,
Eliosé (in memoriam) e Estela...

Dedico!

Aos meus amigos e familiares, meu irmão Hector e principalmente ao meu marido
Leonardo por todo Amor, companheirismo, cuidado e força nos momentos mais
difíceis.

Ofereço!

AGRADECIMENTOS

Infinitamente à Deus.

A minha orientadora Silvana de Paula Quintão Scalon pela oportunidade, pela confiança, pelas orientações, pela amizade, apoio e por toda compreensão durante esta jornada de crescimento profissional e pessoal.

A Daiane Mugnol Dresch por toda ajuda, orientação, paciência, apoio, enfim por todos os bons conselhos, que a gente só recebe de verdadeiros amigos.

A todos os amigos que fiz durante o curso do doutorado, em especial aos irmãos Fernanda e Mário Junglos e Mirian Analy Alves que fizeram as horas mais difíceis ficarem muito mais leves, melhores e isso mudou minha vida para sempre.

Ao programa de pós-graduação em Produção Vegetal da Universidade Federal da Grande Dourados-UFGD por toda infraestrutura e apoio para realização desta pesquisa.

À Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul - FUNDECT, pela concessão de bolsa de estudos.

A todos os professores, técnicos de laboratório e funcionários que compartilharam um pouco do seu conhecimento, tempo e ajuda.

Enfim, a todas as pessoas que colaboraram direta ou indiretamente para realização deste trabalho, meu muito obrigada!

SUMÁRIO

PÁGINA

RESUMO GERAL	ix
ABSTRACT	xi
1 INTRODUÇÃO GERAL	13
2 OBJETIVOS	26
3 CAPÍTULO I: EMERGÊNCIA E MORFOFISIOLOGIA DO CRESCIMENTO INICIAL DE <i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg EM DIFERENTES DISPONIBILIDADES HÍDRICAS	27
Resumo	28
3.1. Introdução	29
3.2. Material e métodos.....	31
3.3. Resultados	34
3.4. Discussão	39
3.5. Conclusões	43
3.6. Referências Bibliográficas	44
4 CAPÍTULO II: POTENCIAL DE RECUPERAÇÃO DE MUDAS DE <i>Campomanesia xanthocarpa</i> AO DÉFICIT HÍDRICO	47
Resumo	48
4.1. Introdução	49
4.2. Material e métodos.....	51
4.3. Resultados	54
4.4. Discussão	62
4.5. Conclusões	68
4.6. Referências Bibliográficas	69
5 CAPÍTULO III: CRESCIMENTO INICIAL, ENZIMAS ANTIOXIDANTES E ANATOMIA FOLIAR DE MUDAS <i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg. EM FUNÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO INTERMITENTE.....	74
Resumo	75
5.1. Introdução	76
5.2. Material e métodos.....	78
5.3. Resultados	82
5.4. Discussão	92
5.5. Conclusões	100
5.6. Referências Bibliográficas	101
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	106

LISTA DE FIGURAS

PÁGINA

CAPÍTULO I. EMERGÊNCIA E MORFOFISIOLOGIA DO CRESCIMENTO INICIAL DE *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg EM DIFERENTES DISPONIBILIDADES HÍDRICAS

FIGURA 1. Emergência (E) (A), índice de velocidade de emergência (IVE) (B), comprimento da parte aérea (CPA) (C), comprimento de raiz (CR) (D) e comprimento total (CT) (E) de *C. xanthocarpa* em função das diferentes disponibilidades de retenção água.....34

FIGURA 2. Comprimento da parte aérea (A), comprimento de raiz (B), comprimento total (C), Massa seca de raiz (D), Massa seca da parte aérea (E) e Massa Seca Total (F) de mudas de *C. xanthocarpa* em função das diferentes capacidades de retenção água no substrato.....35

FIGURA 3. Índice de clorofila (SPAD) (A), fluorescência inicial (F_o) (B), fluorescência máxima (F_m) (C), fluorescência variável (F_v) (D), eficiência fotoquímica do FSII (F_v/F_m) (E) e eficiência efetiva da conversão de energia (F_v/F_o) (F) de *C. xanthocarpa* em função das diferentes disponibilidades de retenção água36

FIGURA 4. Secção frontal da lâmina foliar de *Campomanesia xanthocarpa*. (A) Epiderme da face abaxial e (B) epiderme da face adaxial.....37

FIGURA 5. Diâmetro polar (DP), diâmetro equatorial (DE), abertura estomática (AE) e índice estomático de *C. xanthocarpa* em função das diferentes disponibilidades de retenção água38

CAPÍTULO II. POTENCIAL DE RECUPERAÇÃO DE MUDAS DE *Campomanesia xanthocarpa* AO DÉFICIT HÍDRICO

FIGURA 1. Dados médios de temperatura (C°) e umidade relativa (UR) durante os meses de Fevereiro à Julho de 201553

FIGURA 2. Valores médios do potencial hídrico em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico54

FIGURA 3. Valores médios da taxa fotossintética (A), taxa de transpiração (B), eficiência do uso da água - A/E (C) em função dos dias de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico55

FIGURA 4. Valores médios da concentração interna de CO_2 (A) e eficiência instantânea de carboxilação de CO_2 -A/C (B) em função dos dias de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico57

FIGURA 5. Valores médios de condutância estomática (A) e eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) em função dos dias de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico58

FIGURA 6. Valores médios do índice de clorofila em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico59

FIGURA 7. Fluorescência mínima (A); fluorescência máxima (B); fluorescência variável (C); eficiência quântica do fotossistema II (D) e eficiência do fotossistema efetiva da conversão de energia absorvida (E) em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico60

CAPÍTULO III. CRESCIMENTO INICIAL, ENZIMAS ANTIOXIDANTES E ANATOMIA FOLIAR DE MUDAS *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. EM FUNÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO INTERMITENTE

FIGURA 1. Dados médios de temperatura (C°) e umidade relativa (UR) durante os meses de Fevereiro à Julho de 201581

FIGURA 2. Altura (cm) (A e B) e diâmetro do colo (C e D) em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico82

FIGURA 3. Número folhas em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico83

FIGURA 4. Comprimento de raiz (A), parte aérea (B), massa fresca de raiz (C), massa fresca da parte aérea (D), massa seca de raiz (E) e massa seca da parte aérea (F) em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico84

FIGURA 5. Atividade antioxidante das enzimas superóxido dismutase (SOD) nas folhas (A) e nas raízes (B); e da Peroxidase (POD) nas folhas (C) e nas raízes (D) em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico85

FIGURA 6. Secção transversal da lâmina foliar de *Campomanesia xanthocarpa*. (A) Visão geral do Limbo, (B) Nervura central, (C) Região internervural e (D) Pecíolo87

FIGURA 7. Valores médios da espessura (µm) de estruturas/tecidos foliares em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico88

FIGURA 8. Valores médios da espessura (µm) de estruturas/tecidos foliares em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de estresse hídrico90

LISTA DE FIGURAS

PÁGINA

FIGURA 9. Índice estomático (%), espessura (μm) de estruturas dos estômatos e razão diâmetro polar/diâmetro equatorial em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de <i>Campomanesia xanthocarpa</i> e submetidas a condições de estresse hídrico	91
---	----

RESUMO GERAL

Um dos grandes desafios a serem vencidos em qualquer cultivo, principalmente o de plantas nativas, como as do Cerrado, onde o processo de seleção natural ainda se encontra em andamento, está relacionado ao comportamento e as respostas dessas plantas aos estresses ambientais, como o hídrico. Em condições de déficit hídrico as repostas das plantas podem variar de acordo com a espécie, tempo de exposição e fatores edáficos, entre outros. Estudos com déficit hídrico baseados apenas em características fisiológicas nem sempre fornecem dados suficientemente robustos para compreender a tolerância a seca, fazendo-se necessário avaliar outras características conjuntamente como morfológicas, anatômicas, metabólicas uma vez que o mesmo promove mudanças em todos os níveis funcionais do vegetal. Assim, o presente trabalho teve como objetivo avaliar o efeito do déficit hídrico sobre a emergência, crescimento inicial, metabolismo, atividade antioxidante de enzimas e anatomia foliar de *Campomanesia xanthocarpa*, bem como o potencial de recuperação das mudas após a retomada da irrigação. Para isso o estudo foi dividido em três capítulos. No primeiro capítulo foi avaliada a emergência e aspectos morfofisiológicos do crescimento inicial de *C. xanthocarpa* sob diferentes capacidades de retenção hídrica e realizada a descrição anatômica da folha. A semeadura foi realizada em tubetes de 50 x 190 mm, contendo como substrato a mistura de Latossolo Vermelho distroférico, areia e substrato comercial Bioplant[®] na proporção de 1:1:1 e nas disponibilidades hídricas de 25, 50, 75 e 100% da capacidade de retenção. Foram avaliadas a emergência, o crescimento inicial, a fluorescência da clorofila, além da descrição da anatomia foliar. Concluiu-se que *C. xanthocarpa* em sua fase inicial tolera o cultivo em solos com redução até 50% da capacidade de retenção de água, apresentando elevada emergência e crescimento inicial das plântulas, não apresentando danos ao aparelho fotossintético. No segundo capítulo foi avaliado o efeito do déficit hídrico e o potencial de recuperação após reidratação sobre o potencial hídrico e metabolismo de mudas de *Campomanesia xanthocarpa*. As mudas foram separadas em dois grupos: primeiro grupo foi o controle, na qual, as plantas foram irrigadas periodicamente a fim de manter 70% da capacidade de retenção de água e o segundo grupo caracterizado pelo tratamento com estresse, em que a irrigação foi suspensa até que a taxa fotossintética apresentasse níveis próximos de zero, quando então as plantas foram reidratadas com irrigação diária durante uma semana, mantendo a capacidade de retenção de água a 70%. As características avaliadas foram o potencial hídrico, índice de clorofila e trocas gasosas. Concluiu-se que o déficit hídrico diminui o potencial hídrico nas folhas e todas as características do metabolismo fotossintético das mudas de *C. xanthocarpa* em vinte dias após a suspensão da irrigação. Estas características foram recuperadas com o restabelecimento da irrigação. No entanto, a exposição das mudas a um segundo ciclo de déficit hídrico durante o período de avaliação demonstrou que as características do metabolismo não restabeleceram o equilíbrio. No terceiro capítulo foi avaliado o efeito do déficit hídrico sobre o crescimento, presença de enzimas antioxidantes e anatomia foliar de mudas de *C. xanthocarpa* submetidas ao déficit hídrico e posterior recuperação. Para isso, a obtenção das mudas e a condução do experimento foi realizada seguindo a mesma metodologia proposta na segunda fase. As características avaliadas foram de crescimento e biomassa (altura, diâmetro do caule, número de folhas, comprimento de raiz e parte aérea, massa fresca e seca de raiz e parte aérea), atividade antioxidante de enzimas (Superóxido dismutase - SOD, Catalase - CAT e Peroxidase - POD) e anatomia foliar (diâmetros polar e equatorial de estômatos, abertura do ostíolo, índice estomático, cutícula, epiderme, parênquima, nervura central, feixe vascular e mesófilo e a relação diâmetro polar/diâmetro equatorial). Concluiu-se que o déficit hídrico afetou

negativamente o crescimento das mudas que apresentaram reduções em altura, diâmetro do caule e número de folhas. Como resposta ao estresse as mudas investem na produção de raízes e reduzem o da parte aérea, apresentam um sistema antioxidante ativo comprovado pela presença das enzimas SOD e POD que amenizam os danos a membrana celular, comprovado pelo restabelecimento do funcionamento do fotossistema PSII após retomada da reidratação. As mudas exibem alterações anatômicas na estrutura foliar, como espessamento de epiderme adaxial, parênquima paliçádico e mesófilo, além de promover modificações no formato dos estômatos como forma de evitar a dessecação e manter o metabolismo fotossintético. Conclui-se que a espécie apresenta plasticidade fenotípica expressando respostas morfológicas, metabólicas e anatômicas, das quais permitiram tolerar o déficit hídrico frente as condições a que foi submetida.

Palavras chave: Frutífera nativa do cerrado, disponibilidade hídrica, enzimas antioxidantes, trocas gasosas, plasticidade fenotípica

ABSTRACT

One of the great challenges to be overcome in any crop, especially that of native plants, such as the Cerrado, where the process of natural selection is still in progress, is related to the behavior and responses of these plants to environmental stresses, such as water. Under conditions of water deficit the plant responses may vary according to species, time of exposure and edaphic factors, among others. Studies with water deficit based only on physiological characteristics do not always provide sufficiently robust data to understand drought tolerance, making it necessary to evaluate other characteristics together as morphological, anatomical, metabolic as it promotes changes in all functional levels of the plant. The objective of this study was to evaluate the effect of water deficit on emergence, initial growth, metabolism, antioxidant enzyme activity and leaf anatomy of *Campomanesia xanthocarpa*, as well as the potential for recovery of the seedlings after irrigation recovery. For this the study was divided into three chapters. In the first chapter we evaluated the emergence and morphophysiological aspects of the initial growth of *C. xanthocarpa* under different water retention capacities and performed the anatomical description of the leaf. The sowing was done in 50 x 190 mm tubes, containing as substrate the mixture of dystroferric Red Latosol, sand and commercial substrate Bioplant® in a ratio of 1: 1: 1 and in the water availability of 25, 50, 75 and 100% of Retention capacity. The emergence, initial growth, chlorophyll fluorescence and leaf anatomy were evaluated. It was concluded that *C. xanthocarpa* in its initial phase tolerates the cultivation in soils with a reduction of up to 50% in the water retention capacity, presenting high emergence and initial growth of the seedlings, with no damage to the photosynthetic apparatus. In the second chapter the effect of the water deficit and the potential of recovery after rehydration on the water potential and metabolism of *Campomanesia xanthocarpa* seedlings were evaluated. The seedlings were separated into two groups: the first group was the control, in which the plants were irrigated periodically in order to maintain 70% of the water retention capacity and the second group characterized by stress treatment, in which irrigation was suspended until the photosynthetic rate had levels near zero, when the plants were rehydrated with daily irrigation for one week, maintaining the water retention capacity at 70%. The evaluated characteristics were water potential, chlorophyll index and gas exchange. It was concluded that the water deficit diminishes the water potential in the leaves and all the characteristics of the photosynthetic metabolism of the seedlings of *C. xanthocarpa* in twenty days after the suspension of the irrigation. These characteristics were recovered with the reestablishment of irrigation. However, the exposure of the seedlings to a second cycle of water deficit during the evaluation period showed that the characteristics of the metabolism did not reestablish the equilibrium. In the third chapter the effect of water deficit on growth, presence of antioxidant enzymes and leaf anatomy of *C. xanthocarpa* seedlings submitted to water deficit and subsequent recovery were evaluated. For this, the seedlings were obtained and the experiment was conducted following the same methodology proposed in the second phase. The evaluated characteristics were growth and biomass (height, stem diameter, number of leaves, root and shoot length, fresh and dry root and shoot mass), antioxidant activity of enzymes (Superoxide dismutase - SOD, Catalase - CAT And peroxidase - POD) and leaf anatomy (polar and equatorial diameters of stomata, opening of the ostrich, stomatal index, cuticle, epidermis, parenchyma, central vein, vascular and mesophilic bundle and the polar diameter / equatorial diameter relationship). It was concluded that the water deficit negatively affected the growth of the seedlings that showed reductions in height, stem diameter and number of leaves. In response to stress, the saplings invests in the production of roots and reduce the aerial

part, they present an active antioxidant system proven by the presence of SOD and POD enzymes that ameliorate cell membrane damage, proven by the reestablishment of the functioning of the PSII photosystem after resumption of the rehydration. The seedlings exhibit anatomical changes in leaf structure, such as adaxial epidermis thickening, palisadic and mesophylic parenchyma, as well as to promote changes in stomata shape as a way to avoid desiccation and to maintain photosynthetic metabolism. It is concluded that the species presents phenotypic plasticity expressing morphological, metabolic and anatomical responses, from which they allowed to tolerate the water deficit against the conditions to which it was submitted

Keu words: Cerrado native fruit, water availability, antioxidant enzymes, gas exchange, phenotypic plasticity

1 INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado é considerado o ecossistema tropical de savana mais rico em biodiversidade do mundo, com cerca de 10 mil espécies de plantas, sendo 4.400 endêmicas deste bioma (BARRETO, 2007). Dentro deste ecossistema tropical, as frutíferas têm ocupado um lugar destaque, pois, seus frutos apresentam importantes características nutricionais como elevados teores de açúcares, proteínas, vitaminas e sais minerais, podendo ser consumidos in natura ou na forma de sucos, licores, sorvetes, geléias etc (ÁVIDOS e FERREIRA, 2000). Além disso, estas espécies nativas já são reconhecidas pelo seu papel social e econômico na sobrevivência de comunidades locais e pela possibilidade de comercialização nos centros urbanos.

A *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. conhecida popularmente como gabiroba, é uma dessas frutíferas que apresenta grande potencial de exploração, devido ao valor nutricional de seus frutos, qualidade de sua madeira e possibilidade da sua utilização em áreas de reflorestamento. Esta espécie é encontrada desde o Amazonas ao Rio Grande do Sul, com ocorrência em Florestas Ombrófilas Densas, Florestas Ombrófilas Mistas, Florestas Estacionais Decíduas e Semidecíduas e outras formações vegetais (CARVALHO, 2006).

Nos últimos anos, devido maior reconhecimento de suas qualidades como produtoras de frutos ou outros produtos para o aproveitamento humano, algumas dessas espécies nativas têm recebido maior atenção, surgindo como alternativa de exploração econômica sustentável e para preservação do meio ambiente da região. Contudo, os grandes entraves para produção comercial e utilização dessas espécies em programas de reflorestamento, está relacionada com a restrição de informações sobre o crescimento, desenvolvimento e produtividade dessas plantas, principalmente, diante a limitação de fatores essenciais a sua sobrevivência como água.

As plantas durante seu ciclo de vida nem sempre encontram condições ambientais onde todos os fatores são favoráveis ao seu crescimento e desenvolvimento, estabelecendo o estresse (CHAVES FILHO e STACCIARINI-SERAPHIN, 2001). O termo estresse pode ser definido como um desvio de forma significativa das condições normais para a vida da planta, causado pela influência de um ou mais fatores externos, que pode originar mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo (LARCHER, 2006).

Inicialmente estas respostas podem ocorrer de diferentes formas através de mecanismos de retorno rápido que evitam os efeitos dos fatores estressantes possibilitando a reparação dos danos causados, ou em alguns casos podem tornar-se permanentes. Contudo, independente de como tais respostas são moduladas pelas plantas, elas estão relacionadas com características genéticas e informações presentes no genoma (característica constitutiva) ou associadas com os mecanismos de respostas (característica adaptativa) aos diferentes fatores ambientais (TAIZ e ZEIGER, 2013).

Dentre os fatores abióticos, a deficiência hídrica é um dos fatores de estresse que causa maiores danos nos processos fisiológicos e metabólicos das plantas, acarretando em reduções na produtividade (PIMENTEL, 2004; TAIZ e ZEIGER, 2013). Isso acontece, porque todos os aspectos de crescimento e desenvolvimento das plantas são afetados pela deficiência hídrica nos tecidos, causada pela excessiva demanda evaporativa e/ou limitado suprimento de água. Como consequência dessa deficiência, ocorre desidratação do protoplasto, resultando na diminuição do volume celular e aumento na concentração de solutos. Dessa maneira, o processo de crescimento, principalmente em expansão, dependente da turgescência celular é o primeiro afetado quando em situações de déficit hídrico (NOGUEIRA et al., 2005).

Outra estratégia das plantas para tolerar o déficit hídrico, porém, também afeta o crescimento e o desenvolvimento, se trata do maior crescimento de raízes em detrimento a parte aérea. O ácido abscísico (ABA) responsável por manter o balanço funcional nas plantas, quando em situação de estresse por deficiência hídrica, induz o crescimento da raiz e estimula a emergência de raízes laterais, enquanto suprime o crescimento foliar (TAIZ e ZEIGER, 2013). Esta resposta propicia uma maior capacidade das plantas em manter o potencial hídrico foliar elevado mesmo sob deficiência hídrica, o que pode garantir a sobrevivência do vegetal (NOGUEIRA et al., 2005; SILVA et al., 2010; NASCIMENTO et al., 2011).

Além de restringir o crescimento por meio da turgescência celular, o estresse hídrico atua como o principal redutor da capacidade fotossintética (FLEXAS et al., 2002) uma vez que tem efeito sobre vários componentes estomáticos e não estomáticos, incluindo pigmentos fotossintéticos, sistema de transporte de elétrons e vias de redução do CO₂ (ARAUS et al., 2002; RAHANAMA et al., 2010). Sob condições de baixa disponibilidade de água, o fechamento estomático, promovido por altos níveis de ABA, constitui uma das primeiras estratégias utilizadas pelas plantas para diminuir a taxa de transpiração e manter a turgescência celular (MELCHER et al., 2009). Este fechamento

estomático promove uma redução da condutância estomática e limita a assimilação de CO₂ (SAIBO et al., 2009, ASHARAF et al., 2013). Ainda, sob estresse hídrico severo, ocorre à desidratação das células do mesófilo e uma inibição da base metabólica do processo de fotossíntese (DAMAYANTHI et al., 2010; ANJUN et al., 2011).

Por outro lado, com aumento da intensidade e duração do estresse hídrico, a redução da capacidade sintética pode ser proveniente de fatores não estomático como o decréscimo da atividade da rubisco, da disponibilidade de CO₂ no cloroplasto, da eficiência fotoquímica do PSII, da taxa de transporte de elétrons e da fotoinibição (GRASSI e MAGNANI, 2005; FLEXAS et al., 2006; XU et al., 2009).

Para melhor compreender os efeitos e danos causados pela restrição hídrica aos componentes fotossintéticos, além de estudos avaliando as trocas gasosas, conjuntamente, têm-se investigado parâmetros relacionados a fluorescência da clorofila a. Sob condições extremas de estresse ambiental os processos que ocorrem nas membranas dos tilacóides podem ser afetados, o que acaba interferindo na eficiência da fotossíntese, inativando o fotossistema FSII e a cadeia de transporte de elétrons, comprometendo a produção de ATP e NADPH+H (COSTA et al., 2003; SILVA et al., 2006). Assim, a análise da fluorescência da clorofila a é uma importante ferramenta para avaliar a capacidade fotossintética de uma planta, especialmente o comportamento do FSII e tem sido amplamente utilizada em estudos para avaliar os efeitos e danos causados pelo déficit hídrico nas plantas (DA CRUZ et al., 2009; GONÇALVES et al., 2009; GONÇALVES et al., 2010; YUSUF et al., 2010; MARTINAZZO et al., 2013; SAPETA et al., 2013; SANTOS et al., 2014; SILVA et al., 2015; SCALON et al., 2015).

Além disso, a ocorrência da deficiência hídrica, especialmente sob alta intensidade de luz ou em combinação com outros tipos de estresse, afeta a fotossíntese e aumenta a fotorespiração, alterando a homeostase das células e causando um aumento na produção das espécies reativas de oxigênio (ERO) (MILLER et al., 2010). As ERO são formas reduzidas de oxigênio atmosférico, que normalmente resultam da excitação do O₂ para formar oxigênio singleto (O₂[·]) ou a partir da transferência de um, dois ou três elétrons para O₂ para formar, respectivamente, um radical superóxido (O₂⁻), peróxido de hidrogênio (H₂O₂) ou um radical hidroxila (OH⁻) (MITTLER, 2002).

Estas substâncias químicas têm sido reconhecidas por influenciar na expressão de vários genes envolvidos no metabolismo e em vias de transdução de sinais, agindo, como “moléculas sinalizadoras” ou “mensageiros secundários” de condições estressantes (BARBOSA et al., 2014). Em baixas concentrações, as ERO induzem genes

de defesa e resposta adaptativa. Níveis subletais, contudo, podem levar plantas a condições de estresses bióticos e reduzir seu crescimento, provavelmente como parte de uma resposta de adaptação (BREUSEGEM et al., 2001). Por outro lado, quando acumuladas, estas moléculas são altamente prejudiciais aos vegetais, pois podem reagir com qualquer molécula da célula, tais como, proteínas, ácidos desoxirribonucleicos e até ocasionar danos irreversíveis como a peroxidação lipídica causando uma desordem celular (SOARES e MACHADO, 2007) ou até a morte celular (DEUNER et al., 2011).

Para proteger suas células e compartimentos sub-celulares dos efeitos citotóxicos das ERO, as plantas contam com o auxílio de um sistema de enzimas antioxidantes como superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.1), glutatona redutase (GR, EC 1.6.4.2), peroxidases (POD, EC 1.11.1.7), catalase (CAT, EC 1.11.1.6) e polifenoloxidase (PPO, EC 1.14.18.1) (MITTLER, 2002; DINAKAR et al., 2012). Essas enzimas são responsáveis por manter a homeostase celular e são essenciais para a manutenção adequada de qualquer organismo.

Em situações de estresses ambientais, como o déficit hídrico a produção de ROS aumenta, sendo observada principalmente a produção superóxido (O_2^-) (BIAN e JIANG, 2009) e do peróxido de hidrogênio H_2O_2 em folhas e raízes (SILVA et al., 2016; HURA et al., 2015) e o aumento da atividade antioxidante de enzimas (ACOVERDE et al., 2011; PEREIRA et al., 2012; MESSCHMIDT et al., 2015). A remoção tóxica dessas substâncias é realizada inicialmente pela SOD, que é a primeira enzima a atuar na dismutação do O_2^- formando H_2O_2 e O_2 . Entretanto, o H_2O_2 formado é tão nocivo quanto o superóxido, sendo necessário que outras enzimas completem o processo de degradação em H_2O e O_2 como a CAT, POD e APX.

Quando sob estresse ambiental e o equilíbrio entre a produção de ROS e a atividade antioxidante é rompido a favor dos compostos oxidantes, ocorrem danos oxidativos nas estruturas celulares (KIM e KWAK, 2010). Dessa forma, a capacidade de acionar mecanismos de defesa antioxidantes pode prevenir o acúmulo de ROS e o estresse oxidativo extremo (BHATTACHARJEE, 2012), sendo considerado fator determinante de tolerância entre as espécies.

Outro fator relacionado a tolerância das plantas a estresses ambientais, corresponde as mudanças na anatomia foliar. Quando uma planta é submetida a uma situação de restrição hídrica ela promove algumas modificações na tentativa de adaptar-se as condições do local e manter sua sobrevivência.

A lâmina foliar é a estrutura que mais se modifica em resposta as alterações ambientais e constitui o principal sítio na produção de fotoassimilados. Dentre as primeiras modificações que podem ser observadas na anatomia foliar em relação ao déficit hídrico, estão aquelas relacionadas a epiderme. Por se tratar de um tecido de revestimento, responsável pela proteção dos vegetais as intempéries ambientais, geralmente são observadas várias alterações como aumento da sua espessura, do número de tricomas, deposição de cera, a espessura da cutícula, estômatos em cavidades (criptas estomáticas) entre outras (CASTRO et al., 2009).

A cutícula é uma estrutura composta por ácidos graxos, que tem como função principal minimizar a perda de água pela folha. Além disso, atua também na proteção contra o excesso de luminosidade ou radiação por se tratar de uma camada brilhante e refletora (OLIVEIRA, 2011). Em estudos realizados com plantas submetidas ao déficit hídrico, foi observado o aumento do espessamento da cutícula (RISTIC e JENKS, 2002; BATISTA et al., 2010), sendo essa, uma adaptação para reduzir a transpiração cuticular. Da mesma forma, outros trabalhos evidenciaram o aumento da espessura da epiderme adaxial, atribuindo este comportamento a proteção contra dessecação e dos tecidos clorofilianos (OLIVEIRA et al., 2014a; OLIVEIRA et al., 2014b).

É amplamente reconhecido que mudanças no tamanho e densidade dos estômatos são características bastante variáveis em função do ambiente e ocorrem frequentemente em plantas submetidas a diferentes estresses (CASTRO et al., 2005; SOUZA et al., 2010). A diminuição do tamanho dos estômatos é um importante mecanismo de regulação das trocas gasosas, no qual, folhas com estômatos menores apresentam maior eficiência no uso da água por apresentarem um menor tamanho dos poros estomáticos, condicionando, assim, uma menor perda de água por transpiração. Da mesma forma, o aumento na densidade estomática é uma alternativa para o fornecimento adequado de CO₂ necessária para a fotossíntese, sem que haja perda de água excessiva em detrimento dos estômatos com poros de menor tamanho (MELO et al., 2007).

Tem-se observado, que folhas desenvolvidas durante períodos de déficit hídrico apresentam maior densidade estomática, estômatos de menor tamanho e maior relação entre diâmetro polar e diâmetro equatorial (GRISI et al., 2008; MELO et al., 2014). A maior relação para diâmetro polar/equatorial observada em plantas submetidas a restrição hídrica tem sido apontada como uma adaptação, no qual, na busca da maior funcionalidade, os estômatos adquirem uma morfologia mais elíptica (fechada), visando

reter o máximo de água existente no seu interior (CASTRO et al., 2009; BATISTA et al., 2010).

A modulação da frequência e da quantidade com que os estômatos se desenvolvem em um novo órgão durante seu processo de crescimento (KOUWENBERG et al., 2004; MARTINS, 2010) reflete a resposta das plantas diante a variações ambientais. Tais mudanças podem ser expressas na forma de densidade estomática (número de estômatos por unidade de área) ou índice estomático (razão, expressa em porcentagem, entre o número de estômatos e número de estômatos mais o número de células epidérmicas), sendo considerado um evento longo no tempo, por se tratar de um evento em nível estrutural e irreversível.

Modificações no mesófilo e nos parênquimas clorofilianos também têm sido observadas em estudos com plantas submetidas ao estresse hídrico. A redução dos espaços intercelulares, tem sido apontada como uma alternativa de diminuir a evaporação de água e garantir a eficiência no uso da água. Com a redução dos espaços intercelulares ocorre uma maior compactação do mesófilo, desta maneira, ocorre um aumento da resistência interna ao movimento de vapor d'água, reduzindo assim, a evaporação (CHARTZOULAKIS et al., 2002; BURNETT et al., 2005; KUTLU et al., 2009). Por outro lado, o aumento observado no espessamento dos parênquimas clorofilianos, permite as plantas uma maior capacidade fotossintética devido ao aumento dos sítios de armazenamento e difusão de CO₂ (RIBEIRO et al., 2012; TRUTTIJLO et al., 2013; MELO et al., 2014), além de que, o aumento da espessura em plantas sob déficit hídrico ou condições de pleno sol são responsáveis por minimizar o aquecimento foliar devido à canalização e dispersão da luz (BATISTA et al., 2010).

Em situações de seca, o aumento da nervura central, tem sido relacionada a um maior fluxo de fotossintatos e água na planta necessária à manutenção da turgidez celular nas folhas, fato essencial para o correto metabolismo (BATISTA et al., 2010; BOUGHALLEB, et al., 2014). Por conseguinte, a redução do seu espessamento tem sido relacionada com a proteção do sistema vascular contra problemas hidráulicos.

Todas essas modificações e mecanismos citados, fazem parte do conjunto diversificado de respostas que as plantas apresentam diante do déficit hídrico. Isso acontece porque cada organismo possui informações genéticas únicas, refletindo na maior ou menor habilidade de expressar sua plasticidade fenotípica diante de fatores ambientais, determinando dessa forma a ocorrência de seus representantes em diversos ambientes ou não, respectivamente (TAIZ e ZEIGER, 2013).

No caso das espécies arbóreas e frutíferas nativas, os aspectos agronômicos ainda são poucos estudados, principalmente, aqueles que poderiam elucidar melhor a distribuição geográfica e comportamento dessas espécies diante ausência de fatores essenciais a sua sobrevivência como água. Atualmente, com o crescente mudanças climáticas, sendo evidenciadas pela redução nos níveis de precipitação e pelo aumento dos períodos de estiagem, trabalhos que visem conhecer os efeitos da restrição hídrica e as respostas das plantas frente a este fator limitante, podem contribuir com o manejo, produção de mudas para formação de pomares comerciais, reflorestamento, distribuição da espécie e com melhor aproveitamento da água.

A *C. xanthocarpa* é encontrada em formações vegetais, cuja ocorrência de água não é um fator limitante ao desenvolvimento da vegetação. Dessa forma, acredita-se que o déficit hídrico pode ser um limitante ao desenvolvimento e distribuição da espécie.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARCOVERDE, G. B.; RODRIGUES, B. M.; POMPELLI, M. F.; SANTOS, M. G. Water relations and some aspects of leaf metabolism of *Jatropha curcas* young plants under two water deficit levels and recovery. *Brazilian Society of Plant Physiology*, v. 23, n. 2, p. 23-130, 2011.
- ANJUN, S. A.; XIE, X.; WANG, L.; SALEEM, F.; MAN, C.; LEIL, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, v. 6, p. 2026-2032, 2011.
- ARAUS, J. L.; SLAFER, G. A.; REYNOLDS, M. P.; AND ROYO, C. Plant breeding and water relations in C₃ cereals: what should we breed for? *Annals of Botany*, v. 89, p. 925-940, 2002.
- ASHARAF, M.; HARRIS, P. J. C.; Photosynthesis under stressful environments: Naoverview. *Photosynthetica*, v. 51, 163-190, 2013.
- ÁVIDOS, M. F. D.; FERREIRA, L. T. Frutos dos cerrados: preservação gera muitos frutos. *Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento*, v. 3, n. 15, p. 36-41. Disponível em: <http://www.biotecnologia.com.br/revista/bio15/frutos.pdf>
Acessado em: 25 de setembro de 2016.
- BARBOSA, M. R.; DE ARAÚJO, M. M.; WILLADINO, S. L.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. *Ciência Rural*, v. 44, n. 3, 2014.
- BARRETO, L. (org.). *Cerrado Norte do Brasil*. Pelotas: USEB, 2007. 378 p.
- BATISTA, L.A.; GUIMARÃES, R. J.; PEREIRA, F. J.; CARVALHO, G. R.; CASTRO, E. M. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. *Revista Ciência Agronômica*, v. 41, n. 3, p. 475-481, 2010.
- BHATTACHARJEE, S. The language of reactive oxygen species signaling in plants. *Journal of Botany*, 2012. doi:10.1155/2012/985298.
- BIAN, S.; JIANG, Y. Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves and roots of kentucky bluegrass in response to drought stress and recovery. *Scientia Horticulturae*, v. 120, p. 264-270, 2009.
- BOUGHALLEB, F.; ABDELLAOUI, R.; BEN-BRAHIM, N.; NEFFAT, M. Anatomical adaptations of *Astragalus gombiformis* Pomel. under drought stress. *Central European Journal of Biology*, v. 12, p. 1215-1225, 2014.
- BURNETT, S.E.; PENNISI, S.V.; THOMAS, P.A.; VAN IERSEL, M.W. Controlled Drought Affects Morphology and Anatomy of *Salvia splendens*. *American Society for Horticultural Science*, v. 130, p. 775-781, 2005.
- BREUSEGEM, F.V. et al. The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Science*, v.161, p.405-414, 2001.

CARVALHO, P.E.R. Espécies arbóreas brasileiras. Coleção Espécies Arbóreas Brasileiras, v. 2, Brasília, DF: Embrapa informações Tecnológica; Colombo, PR: Embrapa Floretas, 2006. 627 p.

CASTRO, E.M.; PINTO, J.E.B.P.; MELO, H.C.; SOARES, A.M.; ALVARENGA, A.A.; LIMA JÚNIOR, E.C. Aspectos anatômicos e fisiológicos de plantas de guaco submetidas a fotoperíodos. Horticultura Brasileira, v. 23, n.3, p.846-850, 2005.

CASTRO, E.M.; PEREIRA, F.J.; PAIVA, R. Histologia vegetal: estrutura e função dos órgãos vegetativos. Lavras: UFLA, 2009. 234p.

CALDEIRA JUNIOR, C. F. Xilema e propriedades hidráulicas de plantas Caryocar brasiliense CAMB. (pequi) em diferentes ambientes. 2009. 42 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.

CORCUERA, L.; CAMARERO, J. J.; GIL-PELEGRÍN, E. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy, *Trees*, v. 18, p. 83-92, 2004.

COSTA, E. S; BRESSAN-SMITH, R.; OLIVEIRA, J. G.; CAMPOSTRINI, E. Chlorophyll a fluorescence analysis in response to excitation irradiance in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. and *Vigna unguiculata* L. Walp) submitted to high temperature stress. *Photosynthetica*, v.41, p.77-82, 2003.

CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; BOSABALIDIS, A.M. Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, v. 42, n. 2, p. 113-120, 2002.

CHAVES FILHO, J. T.; STACCIARINI-SERAPHIN, E. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 24, n. 2, p.199-204, 2001.

DA CRUZ, M.C. M.; SIQUEIRA, D. L.; SALOMÃO, L. C. C.; CECON, P. R. Fluorescência da clorofila a em folhas de tangerineira ‘Ponkan’ e limeira ácida ‘tahiti’ submetidas ao estresse hídrico. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 31, n. 3, p. 896-901, 2009.

DAMAYANTHI, M. M. N.; MOHOTTI, A. J.; NISSANKA, S. P. Comparison of tolerant ability of mature Field grown tea (*Camellia sinensis* L.) cultivars exposed to drought stress in Passara area. *Trop Agricultural Reserch*, v. 22, p. 66-75, 2010.

DEUNER, S.; ALVES, J. D.; ZANANDREA, I.; LIMA, A. A.; GOULART, P. F. P.; SILVEIRA, N. M.; HENRIQUE, P. C.; MESQUITA, A. C. Stomatal behavior and components of the antioxidative system in coffe plants under water stress. *Scientia Agricola*, v. 55, n. 1, p. 77-85, 2011

DINAKAR, C.; DJILIANOV, D.; BARTELS, D. Photosynthesis in desiccation tolerant plants: energy metabolism and antioxidative stress defense. *Plant Science*, v. 182, p. 29-41, 2012.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; ESCALONA, J.M.; SAMPOL, B.; MEDRANO, H. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions. *Funct. Plant Biology*, v. 29, p. 461- 471, 2002.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; BOTA, J.; GALMÉS, J.; HENKLE, M.; MARTÍNEZCAÑELLAS, S.; MEDRANO, H. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *The New phytologist*, v. 172, n. 1, p. 73–82, 2006.

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

GONÇALVES, E. R.; FERREIRA, V. M.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; BARBOSA, T. P.; DUARTE, W. G. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a em variedades de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v.14, n.4, p.378–386, 2010.

GRASSI, G.; MAGNANI, F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environmental*, v. 28, p. 834–849, 2005.

GRISI, F. A.; ALVES, J. D.; CASTRO, E. M.; OLIVEIRA, C.; BIAGIOTTI, G.; MELO, L. A. Avaliações foliares em mudas de café ‘Catucaí’ e ‘Siriema’ submetidas ao estresse hídrico. *Ciência e Agrotecnologia*, v. 32, n.6, p. 1730-1736, 2008.

HURA, T.; HURA, K.; OSTROWSKA, A; DZIURKA, K. Rapid plant rehydration initiates permanent and adverse changes in the photosynthetic apparatus of triticale. *Plant and Soil*, 2015. doi. 10.1007/s11104-015-2607-1

KIM, Y. H.; KWAK, S. S. The role of antioxidant enzymes during leaf development. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfi eld: Science Publishers, 2010. p.129-150.

KOUWENBERG, L. L. R.; KÜRSCHNER, W. M.; VISSCHER, H. Changes in stomatal frequency and size during elongation of *Tsuga heterophylla* Needles. *Annals of Botany*, v. 94, p. 561-569, 2004.

KUTLU, N.; TERZI, R.; TEKELI, C.; SENEL, G.; BATTAL, P.; KADIOGLU A. Changes in anatomical structure and levels of endogenous phytohormones during leaf rolling in *Ctenanthe setosa*. *Journal of Biology*, v.33, p. 115-122, 2009.

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. Rima: São Carlos. 2006. 531 p

MARTINAZZO, E. G.; PERBONI, A. T.; OLIVEIRA, P.V.; BIANCHI, V.J.; BACARIN, M. A. Atividade fotossintética em plantas de ameixeira submetidas ao déficit hídrico e ao alagamento. *Ciência Rural*, v. 43, n. 1, p. 35 - 41, 2013.

MARTINS, G. A. Avaliação de características de estômatos de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) com uso da geoestatística. 2010. 73 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2010.

MELCHER, K.; NG, L. M.; ZHOU, X. E.; SOON, F. F.; XU, Y.; SUINO-POWELL, K. M.; PARK, S.; WEINWE, J. J.; FUJII, H.; CHINNUSAMY, V.; KOVACH, A.; LI, J.; WANG, Y.; LI, J.; PETERSON, F. C.; JENSEN, D. R.; YOUNG, E.; VOLKMAN, B. F.; CUTLER, S. R.; ZHU, J.; XU, H. E. A gate-latch-lock mechanism for hormone signalling by abscisic acid receptors. *Nature*, v. 462, p. 602-608, 2009.

MELO, H. C.; CASTRO, E. M.; SOARES, Â. M.; MELO, L. A.; ALVES, J. D. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. *Hoehnea*, v. 34, n.2, p. 145-153, 2007.

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*, v.38, n. 1, p.25-33, 2014.

MESSCHMIDT, A. A.; BIANCHI, V. J.; ZANANDREA, I.; MARTINAZZO, E. G.; RADMANN, E. B.; BACARIN, M. A. Trocas gasosas e atividade antioxidante de portaenxertos de *Prunus* spp. submetidos ao estresse seca e alagamento. *Revista de la Facultad de Agronomia*, v. 114, n. 1, p. 71-81, 2015.

MILLER, G.; SUZUKI, N.; CIFCIT-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.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, v. 9, p. 405-410, 2002.

NASCIMENTO, H. H. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, E. C.; SILVA, M. A. Análise do crescimento de mudas de Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes níveis de água do solo. *Revista Árvore*, v. 35, n. 3, Edição Especial, p. 617-626, 2011.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B.; SILVA, E. C. Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T. Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 2005. p.22-31.

OLIVEIRA, N. K.; DE CASTRO, E. M.; GUIMARÃES, R. J.; PIEVE, L. M.; BALIZA, D. P.; MACHADO, J. L.; FREITAS, T. Anatomia foliar de cafeeiros implantados com o uso de polímero hidrorretentor. *Coffee Science*, v. 9, n. 2, p. 258-265, 2014a.

OLIVEIRA, D. A. S. Respostas ecofisiológicas e morfoanatômicas de licuri e macaúba sob condições de campo. 2011. 53 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia Vegetal) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2014b.

PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C. Evolução da anatomia radicular do milho 'Saracura' em ciclos de seleção sucessivos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 43, n. 12, p.1649-1656, 2008.

PEREIRA, J. W. L.; MELO FILHO, P. A.; ALBUQUERQUE, M. B.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SANTOS, R. C. Mudanças bioquímicas em genótipos de amendoim submetidos a déficit hídrico moderado. *Revista Ciência Agronômica*, v. 43, n. 4, p. 766-773, 2012.

PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. Rio de Janeiro: Seropédica, 2004. 191 p.

RAHANAMA, A.; POUSTINI, K.; MUNNS, R.; JAMES, R. A. Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. *Functional Plant Biology*, v. 37, p. 255-263, 2010.

RIBEIRO, M. N. O.; CARVALHO, S. P.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M. Anatomia foliar de mandioca em função do potencial para tolerância à diferentes condições ambientais. *Revista Ciência Agronômica*, v. 43, n. 2, p. 354-361, 2012.

RISTIC, Z.; JENKS, M. A. Leaf cuticle and water loss in maize lines differing in dehydration. *Journal of Plant Physiology*, v. 159, n. 6, p. 645- 651, 2002.

SAIBO, N. J. M.; LOURENÇO, T.; OLIVEIRA, M. M. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. *Annals of Botany*, v. 103, p. 609-623, 2009.

SANTOS, L. M. de J.; SILVA, C. D. da.; SILVA, J. Análise preliminar das trocas gasosas, fluorescência da clorofila e potencial hídrico de plantas de juazeiro em uma região semi-árida de Sergipe, Brasil. *Scientia Plena*, v. 10, n.02, p. 1-10, 2014.

SCALON, S. P. Q.; KODAMA, F. M.; DRESCH, D. M.; MUSSURY, R. M.; PEREIRA, Z. V. Gas exchange and photosynthetic activity in *Hancornia speciosa* Gomes seedlings under water deficit conditions and during rehydration. *Biosci. Journal*, v. 31, p. 1124–1132, 2015.

SAPETA, H; COSTA, J. M; LOURENÇO, T; MAROCOD, J; LINDEE; P. V. D; OLIVEIRA, M. M. Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environmental and Experimental Botany*, v.85, p.76-84, 2013.

SILVA, M.M.P.; VASQUEZ, H.M.; BRESSAN-SMITH, R.; da SILVA, J.F.C.; ERBESDOBLER, E.D.; ANDRADE-JUNIOR, P.S.C. Eficiência fotoquímica de gramíneas forrageiras tropicais submetidas à deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v. 35, n.1, p.67-74, 2006.

SILVA, E. N.; FERREIRA-SILVA, S. L.; FONTENELE, A. V.; RIBEIRO, R. V.; VIEGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *Journal Plant Physiology*, v. 167, p. 1157-1164, 2010.

SILVA, F. G. DA.; DUTRA, W. F.; DUTRA, A. F.; OLIVEIRA, I. M.; FILGUEIRAS, L. M. B.; MELO, A. S. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v.19, n.10, p.946–952, 2015.

SILVA, P. A.; OLIVEIRA, I. V.; RODRIGUES, K. C. B.; COSME, V. S.; BASTOS, A. J. R.; DETMANN, K. S. C.; CUNHA, R. L.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; DAMATTA, F. M.; PINHEIRO, H. A. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. *Trees*, v. 30, p. 203–214, 2016.

SOARES, A. M. S.; MACHADO, O. T. L. Defesa de planta: Sinalização química e espécies reativas de oxigênio. *Revista Tropical*, v.1, n.1, p. 9-20, 2007.

SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; DA SILVA JUNIOR, J. M.; PARENTONI, S. N. Leaf plasticity in successive selection cycles of ‘Saracura’ maize in response to periodoc soil flooding. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 46, n. 1, 16-24, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia vegetal*. 3.ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 719p.

TRUJILLO, I.; RIVAS, M.; CASTRILLO, MARISOL. Leaf recovery responses during rehydration after water deficit in two bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars. *Journal of Plant Interactions*, v. 8, n. 4, p. 360-369, 2013.

YUSUF, M. A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI R.; STRASSER, R. J.; TSIMILLIMICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N. B. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. *Biochimica et Biophysica Acta*, v. 179, p. 1428-1438, 2010.

XU, Z.; ZHOU, G.; SHIMIZU, H. Are plant growth and photosynthesis limited by predrought following rewatering in grass? *Journal of Experimental Botany*, v. 60, n. 13, p. 3737–49, 2009.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Avaliar o efeito do déficit hídrico sobre a emergência das sementes, crescimento inicial de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. e relacionando suas respostas metabólicas, bioquímicas e anatômicas visando a produção de mudas, o manejo da espécie e a exploração sustentável.

2.2 Objetivos específicos

Verificar a emergência, o crescimento inicial de plantas e aspectos fotoquímicos da fotossíntese de *Campomanesia xanthocarpa* em diferentes disponibilidades hídricas;

Conhecer o crescimento da planta, trocas gasosas, atividade de enzimas antioxidantes e respostas anatômicas após períodos de déficit hídrico e posterior retomada da irrigação;

CAPÍTULO I

EMERGÊNCIA, CRESCIMENTO INICIAL E ANATOMIA FOLIAR DE Campomanesia xanthocarpa O. Berg EM DIFERENTES DISPONIBILIDADES HÍDRICAS

EMERGÊNCIA, CRESCIMENTO INICIAL, E ANATOMIAFOLIAR DE
Campomanesia xanthocarpa O. Berg EM DIFERENTES DISPONIBILIDADES
HÍDRICAS

Resumo

Estudos sobre as respostas de plantas nativas como a *Campomanesia xanthocarpa* quando submetidas a restrição hídrica, além de escassos, são necessários para exploração sustentável, restauração de áreas degradadas e preservação da espécie. Considerando o habitat dessa espécie, acredita-se que suas sementes e plântulas germinem e cresçam melhor em solo com maior disponibilidade hídrica, não tolerando déficit hídrico. Diante do exposto, este trabalho teve como objetivo avaliar a emergência, crescimento inicial, aspectos fotoquímicos e estomáticos de *C. xanthocarpa* sob diferentes capacidades de retenção água no substrato. A semeadura foi realizada em tubetes 50 x 190 mm em Latossolo Vermelho distroférico, areia e substrato comercial Bioplant[®] na proporção de 1:1:1 e a disponibilidade hídrica mantida a 25, 50, 75 e 100% da capacidade de retenção de água no substrato. Foram avaliadas a emergência, o crescimento inicial, a fluorescência da clorofila a e estruturas estomáticas. Concluiu-se que *C. xanthocarpa* tolera cultivo em solos com redução de até 50% da capacidade de retenção de água, apresentando elevada emergência e crescimento inicial das plântulas, não apresentando danos permanentes ao aparelho fotossintético. A baixa expressão da plasticidade morfológicas das folhas evidenciadas através das estruturas estomáticas sugerem baixo valor adaptativo em sua fase jovem. Substratos com capacidade de retenção de água de 25% não devem ser adotados para o cultivo dessa espécie.

Palavras-chave: frutífera nativa, Cerrado, fluorescência da clorofila, restrição hídrica

3.1. Introdução

O Cerrado do ponto de vista da diversidade biológica é reconhecido como a savana mais rica do mundo, abrigando 11.627 espécies de plantas nativas já catalogadas (ALVES, 2013). Muitas destas espécies potencialmente aptas para o cultivo, podem servir para diversos fins quer seja pelo valor ornamental, madeireiro, alimentício ou de preservação (NIETSCHKE et al., 2004), algumas outras, com seu potencial medicinal e nutricional pouco explorado.

Nos últimos anos tem-se observado um aumento do interesse em pesquisas com espécies nativas do Cerrado, buscando técnicas de cultivo e produção de mudas, objetivando a restauração de áreas degradadas e/ou reflorestamento (SCREMIN-DIAS, 2006; GUIMARÃES et al., 2010; VERMA et al., 2012; SCALON et al., 2013). No entanto, um dos grandes desafios a serem vencidos para o cultivo, principalmente o de plantas nativas onde o processo de seleção natural ainda se encontra em andamento, está relacionado ao comportamento dessas plantas diante dos estresses ambientais, dentre eles a restrição hídrica.

A *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. (Myrtaceae), é uma árvore decídua que pode atingir 25m de altura, conhecida popularmente como guabirobeira ou gabioba. Ocorre em diversos ambientes nos Biomas Mata Atlântica e no domínio Cerrado (savana e lato sensu) preferencialmente em Florestas ombrófilas e ripárias, em solos com fertilidade alta, úmidos em sítios mal drenados. A importância econômica dessa espécie está na utilização para produção de carvão e lenha de boa qualidade mas principalmente na apicultura, alimentação humana e de pássaros como os papagaios, e medicinal. Os frutos, amarelos ou alaranjados quando maduros, são ricos em vitamina C, são apreciados para consumo in natura e industrialização na fabricação de licores e sorvetes (CARVALHO, 2006).

Dentre as etapas do ciclo de vida de uma planta, a fase de plântula e a mais crítica, cuja sobrevivência está diretamente ligada à capacidade de germinar e aprofundar rapidamente as raízes no solo, durante a estação chuvosa (FIGUEIROA et al., 2004; MARTINS et al., 2010). Com a restrição hídrica, seja causada pela suspensão das chuvas e/ou por baixas reservas disponíveis no solo, o seu estabelecimento fica comprometido (ENDRES et al., 2010).

Da mesma forma, o estresse imposto tanto pelo déficit hídrico quanto pela saturação hídrica do solo implica em modificações na morfologia, fisiologia e no

metabolismo das plantas. Como consequência têm-se o crescimento de raízes e também da parte aérea das plantas afetados, tanto pela inibição do alongamento dos entrenós, quanto pela inibição da expansão das folhas, podendo também acelerar a senescência e abscisão além da redução na eficiência fotossintética e processos relacionados (TAIZ e ZEIGER, 2013; MEDRI et al., 2012; DAMOLIM 2013).

Em condições de baixa disponibilidade de água no solo, as plantas apresentam como resposta mudanças em vários processos metabólicos, como o fechamento estomático, redução da condutância estomática, redução da fotossíntese e transpiração, alteração na eficiência quântica do fotossistema e na fluorescência da clorofila a levando ao declínio da taxa de crescimento (PORTES et al., 2006; JALEEL et al., 2009; TAIZ e ZEIGER, 2013; DAMOLIM, 2013).

São escassos os estudos das interações causadas pelo déficit hídrico nos processos fisiológicos em espécies nativas, uma vez que, este estresse abiótico tem efeitos sobre diversos processos das plantas, muitos dos quais refletem mecanismos de adaptação a diferentes habitat. Dessa forma o conhecimento sobre os aspectos morfofisiológicos durante a fase inicial de vida de espécies nativas como *C. xanthocarpa*, permitirá a produção de mudas com qualidade, uma vez que ocorre a necessidade de replantio decorrente dos altos índices de mortalidade das mudas quando expostas a estresses ambientais aos quais não estão adaptadas (CARVALHO FILHO et al., 2003), além de permitir a exploração sustentável e a possibilidade de restauração de áreas degradadas.

Considerando o habitat de *C. xanthocarpa*, acredita-se que suas sementes e plântulas germinem e cresçam melhor em solo com maior disponibilidade hídrica, não tolerando a restrição hídrica. Com base no exposto, este trabalho teve como objetivo avaliar a emergência, crescimento inicial, aspectos fotoquímicos e estomáticos de *C. xanthocarpa* sob diferentes capacidades de retenção água.

3.2. Material e métodos

Os frutos de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. foram coletados no início do mês de dezembro de 2013, a partir de matrizes distribuídas em áreas remanescentes de Cerrado, localizadas próximas ao município de Dourados/MS. Após a coleta, os frutos foram levados ao laboratório de Nutrição e Metabolismo de Plantas da Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), em Dourados-MS, onde foram processados manualmente e as sementes extraídas, selecionadas quanto à integridade e uniformidade. Posteriormente, as sementes foram lavadas em água corrente para a eliminação dos resquícios de polpa e enxugadas em folhas de papel Germitest®.

3.2.1. Local

O experimento foi conduzido em casa de vegetação da Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), com sombrite de 40%, situada a latitude de 22°11'43"S, longitude de 54°56'08"W e altitude de 458 m. O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é Mesotérmico Úmido do tipo Cwa, com temperaturas e precipitações médias anuais variando de 20 a 24°C e de 1250 mm a 1500 mm, respectivamente.

3.2.2. Condução do experimento e avaliações

Para a avaliação da emergência sob déficit hídrico a semeadura foi realizada com em tubetes 50 x 190 mm a um centímetro de profundidade contendo como substrato Latossolo Vermelho distroférico, areia e substrato comercial Bioplant® na proporção de 1:1:1. Os tubetes foram vedados na parte inferior com fita adesiva e receberam irrigação de forma a manter 25, 50, 75 e 100% da capacidade de retenção de água segundo Souza et al. (2000), onde a CRA (Capacidade de retenção de água no substrato) de 100% foi determinada por meio do conteúdo de água retida após o escoamento e as CRA de 25, 50 e 75%, obtidas por meio de regra de três simples em função do peso. Em seguida, todos os tubetes foram pesados em balança de precisão (0,001 g) e a irrigação individualizada dos mesmos foi realizada a cada dois dias, com água em quantidade suficiente para atingir o peso pré-estabelecido para cada tratamento. Os tubetes foram mantidos sob telado plástico para evitar contato com a água de chuva.

Ao longo do 60 dias após a semeadura foram avaliadas as seguintes características:

-Porcentagem de emergência (E%) e índice de velocidade de emergência (IVE) empregando-se a fórmula proposta por Maguire (1962):

$$IVE = E1/N1 + E2/N2 + \dots + En/Nn.$$

Onde: IVE = índice de velocidade de emergência.

E1, E2,... En = número de plântulas normais computadas na primeira contagem, na segunda contagem e na última contagem.

N1, N2,... Nn = número de dias da semeadura à primeira, segunda e última contagem.

-Comprimento da raiz primária, parte aérea e total: as medidas foram obtidas com auxílio de régua milimetrada e os resultados expressos em centímetros (cm).

-Massa seca da parte aérea, raiz primária e total: obtida a partir das plântulas secas em estufa regulada a 60°C por 48 horas, determinada em balança analítica de precisão (0,0001g) com os resultados expressos em gramas (g).

-Índice de clorofila: efetuado com auxílio do clorofilômetro SPAD.

-Fluorescência da clorofila a: obtida por meio de fluorômetro portátil modelo OS-30p (Opti-Sciences Chlorophyll Fluorometer, Hudson, USA). Foram medidas a fluorescência inicial (Fo), fluorescência máxima (Fm), a eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm) e determinada a fluorescência variável (Fm-Fo) e a razão (Fv/Fo). A determinação da fluorescência foi realizada nas folhas do segundo nó, entre 8 e 11h da manhã, submetidas a um período de 30 minutos de adaptação ao escuro com o auxílio de cliques adaptadores, para que todos os centros de reação nessa região foliar adquirissem a condição de “aberto”, ou seja, oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons.

-Anatomia foliar (estômatos). As secções paradérmicas foram preparadas no período da manhã, entre 8 e 11 horas, com impressões em cola Super Bonder® de amostras da região mediana do limbo na face adaxial e abaxial de folhas do segundo nó. Foram determinados: diâmetro polar (DP µm) e diâmetro equatorial dos estômatos (DQ µm), abertura ostiolar (AE µm) e o índice estomático (IE %) que será calculado por meio da fórmula proposta por Salisbury (1927): $IE = [NE / (CE + NE)] \times 100$, sendo (NE) o número de estômatos e (CE) o número de células da epiderme. O laminário obtido foi fotografado com auxílio de câmera digital Moticam 2000 acoplada ao microscópio óptico. Por meio do programa Motic Image 2000 foram mensuradas as estruturas e ajustadas escalas nas condições ópticas adequadas.

3.2.3. Delineamento experimental

Para avaliação da porcentagem de emergência e do índice de velocidade de emergência o delineamento adotado foi de blocos causalizados com quatro tratamentos (25, 50, 75 e 100% da capacidade de retenção de água) e quatro repetições, sendo cada repetição composta por 25 sementes.

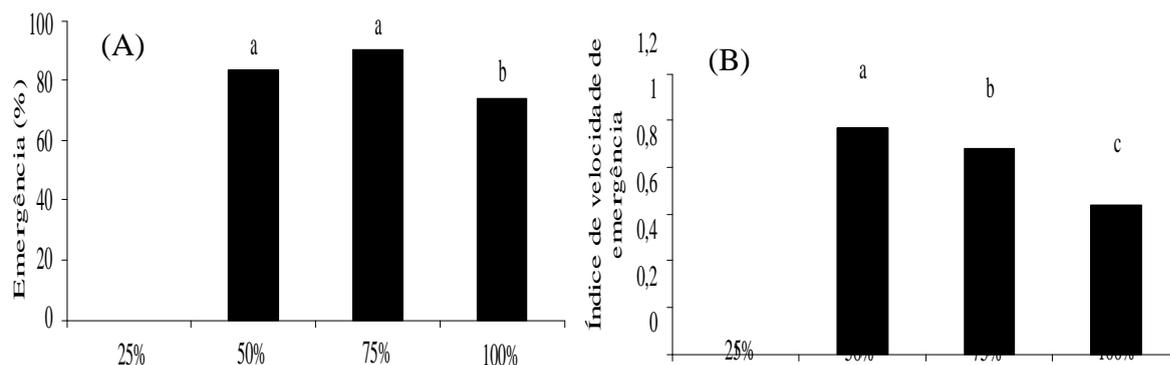
Para avaliação das demais características o delineamento adotado foi de blocos causalizados com quatro tratamentos (25, 50, 75 e 100% da capacidade de retenção de água) e quatro repetições, sendo cada repetição composta por uma muda.

Os resultados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de significância com o auxílio do programa estatístico SISVAR (Ferreira, 2011).

3.3. Resultados

Emergência e crescimento

As maiores porcentagens de emergência de plântulas foram observadas nas capacidades de retenção de água de 50% (83,3%) e 75% (90,4%) e o maior índice de velocidade de emergência (IVE), na capacidade de retenção hídrica de 50% (0,97) (Figura 1-A e 1-B).

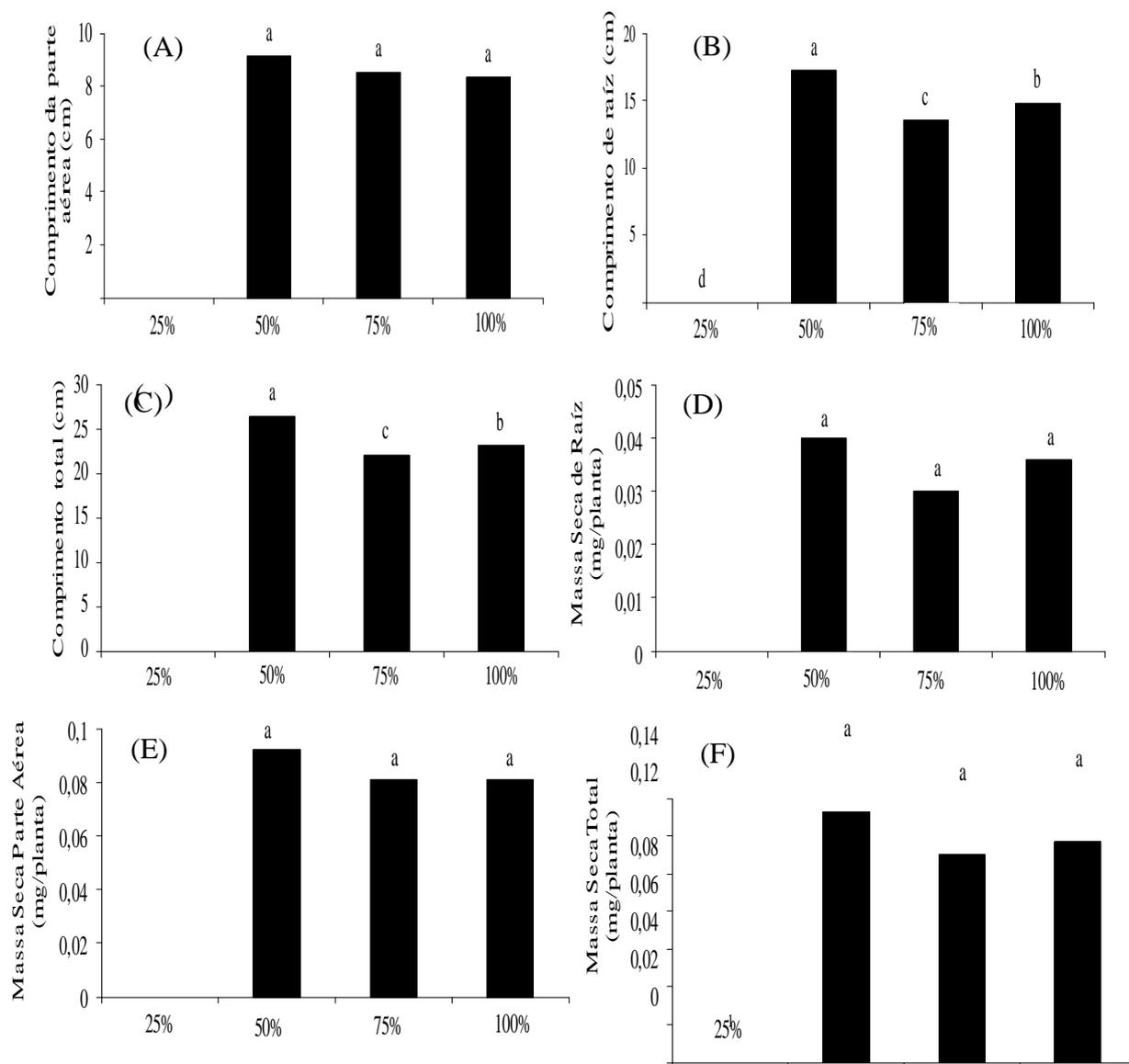


Capacidade de retenção de água no substrato

FIGURA 1. Emergência (A) e índice de velocidade de emergência (B) de plântulas de *C. xanthocarpa* em função das diferentes capacidades de retenção água no substrato. * Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de significância

O comprimento da parte aérea não variou significativamente entre as capacidades de 50%, 75% e 100% (Figura 1-C), entretanto, o crescimento da raiz primária e total foram maiores na capacidade de retenção de água de 50% (17,26 cm e 26,4 cm respectivamente) (Figura 1-D e 1-E).

Em relação ao acúmulo de massa seca de raiz, parte aérea e total, não foram observadas diferenças significativas entre as plântulas nas capacidades de retenção de água de 50%, 75% e 100% (Figura 2-A, B e C).

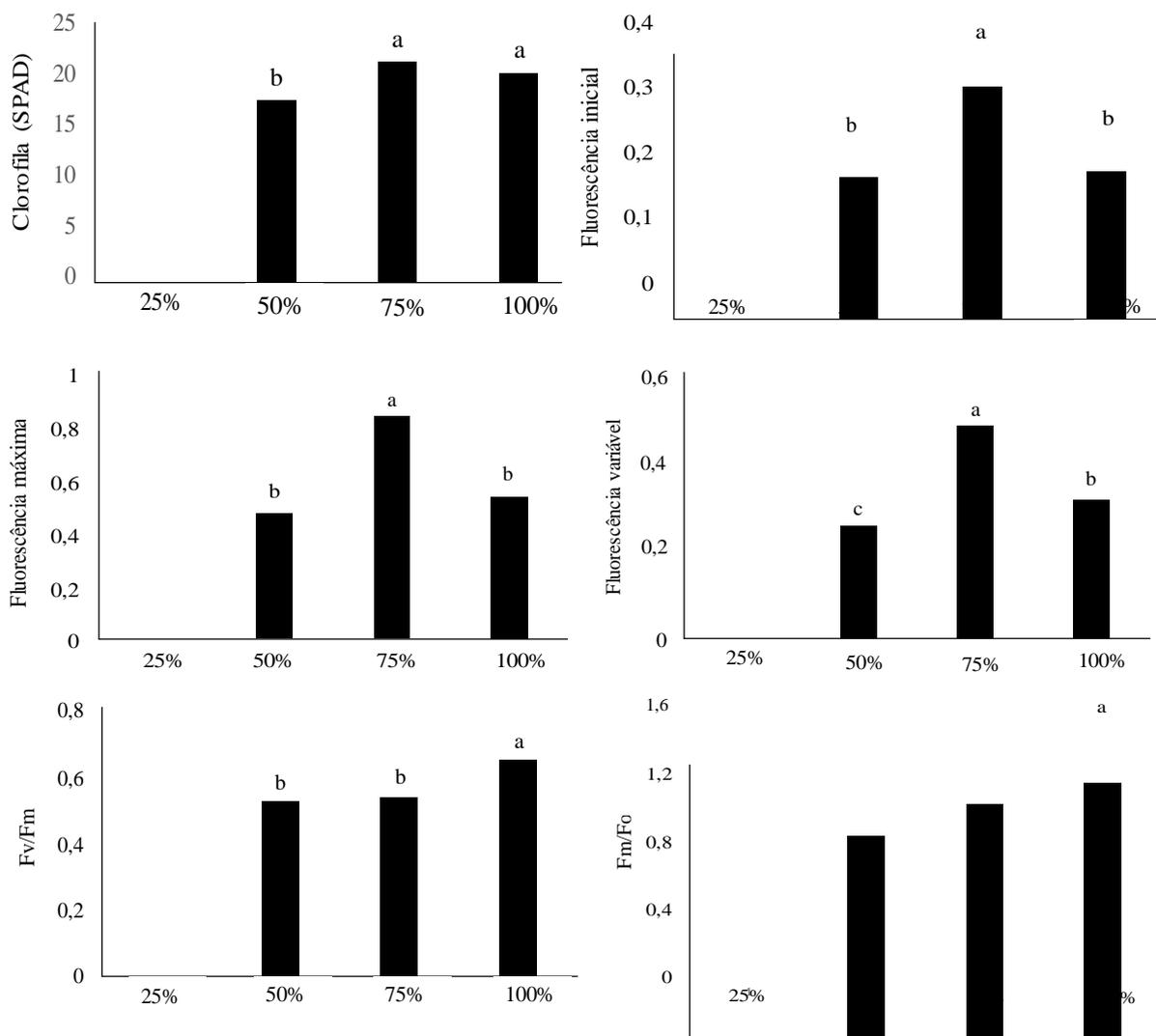


Capacidade de retenção de água no substrato

FIGURA 2. Comprimento da parte aérea (A), comprimento de raiz (B), comprimento total (C), Massa seca de raiz (D), Massa seca da parte aérea (E) e Massa Seca Total (F) de mudas de *C. xanthocarpa* em função das diferentes capacidades de retenção água no substrato * Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de significância

Índice de clorofila e fluorescência da clorofila a

As mudas mantidas nas capacidades de retenção de água de 75% e 100% apresentaram as maiores médias para o índice de clorofila (20,10 e 21, 20 SPAD respectivamente) (Figura 3-A).



Capacidade de retenção de água no substrato

FIGURA 3. Índice de clorofila (SPAD) (A), fluorescência inicial (B), fluorescência máxima (C), fluorescência variável (D), eficiência fotoquímica do FSII (Fv/Fm) (E) e eficiência efetiva da conversão de energia (Fv/Fo) (F) de mudas de *C. xanthocarpa* em função das diferentes capacidades de retenção água no substrato * Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de significância

Para plântulas cultivadas na capacidade de retenção de água de 75%, os valores de F_0 (fluorescência inicial) e F_m (fluorescência máxima) e F_v (fluorescência variável) foram maiores (0,351, 0,833 e 0,482 elétron quantum⁻¹, respectivamente) quando comparados aos demais tratamentos (Figura 3-B, C e D).

Para razão F_v/F_m , que corresponde a eficiência quântica potencial do fotossistema II (FSII), observou-se que, as plântulas cultivadas na capacidade de 100% de retenção de água apresentaram os maiores valores (0,643 elétron quantum⁻¹ (Figura 3-E). Para relação F_v/F_0 (eficiência quântica efetiva da conversão de energia absorvida) não foram observadas diferenças entre as plântulas mantidas nas capacidades avaliadas (50%, 75% e 100%) (Figura 3-F).

Descrição foliar

Em vista frontal, a folha de *C. xanthocarpa* apresenta epiderme com parede levemente sinuosa, providas de tricomas tectores unicelulares, unisseriados e estômatos de dois tipos anomocíticos e paracíticos na face abaxial (Figura 4-A). Na face adaxial, ocorrem células de parede levemente sinuosas, com tricomas tectores unicelulares, unisseriados de forma esparsa (Figura 4-B).

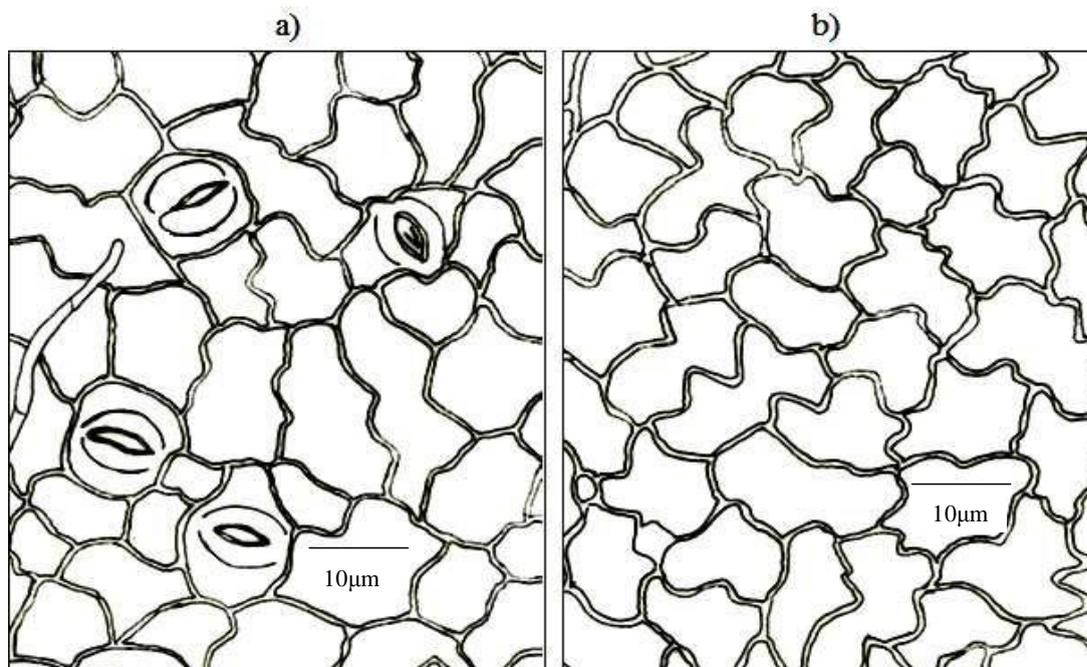


FIGURA 4. Desenho esquemático da secção frontal da lâmina foliar de *Campomanesia xanthocarpa*. (A) Face abaxial da epiderme e (B) Face adaxial da epiderme. Escala: 10µm

Anatomia estomática

As mudas mantidas sob as capacidades de retenção de água de 50%, 75% e 100% não apresentaram diferenças para o diâmetro equatorial e abertura estomática, apresentando valor médio de 7,31 μm e 2,70 μm respectivamente (Figura 5-A).

Para o diâmetro polar, o maior valor observado foi para mudas mantidas sob a capacidade de retenção de água de 50% (7,5 μm), não diferindo das mudas mantidas sob a capacidade de retenção de água de 100% (Figura 5-A).

Em relação ao índice estomático, este parâmetro foi maior nas mudas cultivadas com 75% da capacidade de retenção de água, apresentando valor médio de 11,67, não diferindo das mudas mantidas com 100% da capacidade de retenção de água (Figura 5-B).

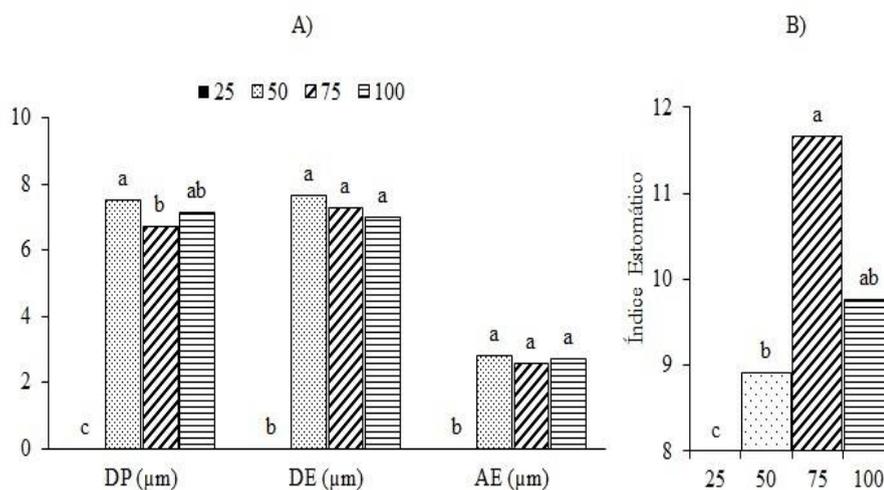


FIGURA 5. Diâmetro polar (DP) e diâmetro equatorial (DE) dos estômatos, abertura estomática (AE) e índice estomático de *C. xanthocarpa* em função das diferentes disponibilidades de retenção água*. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de significância

3.4. Discussão

As maiores taxas de emergência de plântulas e índice de velocidade de emergência foram proporcionadas pelas capacidades de retenção hídrica de 50% e 75%, sugerindo que o suprimento de água fornecido em ambos os regimes hídricos, juntamente com as reservas das sementes, foi suficiente para proporcionar condição satisfatória para processo de germinação e, conseqüentemente a emergência das plântulas.

Por outro lado, a capacidade de retenção de água de 100% afetou negativamente a emergência de plântulas, comportamento este, semelhante ao verificado por Scalón e Jeromine (2013) em *Eugenia pyriformis* sob a mesma capacidade de retenção de água. De acordo com as autoras, tal fato foi atribuído a redução da aeração no substrato desencadeada pelo excesso de água, causando assim, uma situação desfavorável para as plantas desta espécie nestas condições.

Um dos principais efeitos impostos pelo excesso de água é o impedimento das trocas gasosas entre o sistema radicular e o espaço poroso do solo, visto que a resistência à difusão do O_2 é aproximadamente 100 vezes maior na água que no ar (TAIZ e ZEIGER, 2013). Sendo assim, as limitações à difusão do oxigênio, podem impedir o processo germinativo, provavelmente porque a ausência ou escassez de oxigênio favorece a produção de etanol nas células, que é tóxico ao metabolismo normal por levar acidificação e conseqüentemente morte das sementes (KOLB e JOLY, 2010).

Quando se trata da emergência de espécies arbóreas e frutíferas vários resultados são encontrados relacionados ao conteúdo de água considerado satisfatório para emergência (GUIMARÃES et al., 2010). Isto ocorre por que cada espécie possui seu teor crítico de água para que ocorram os processos que culminam com a germinação e que, na ausência de outro fator limitante, resultam na emergência da plântula (MARCOS FILHO, 2005). Ainda, a respostas das plantas ao déficit hídrico, irão depender do estágio fenológico, características genéticas, da magnitude e intensidade com que o estresse ocorre (PIMENTEL, 2004; SILVA et al., 2008).

Em relação ao ganho de biomassa, os regimes hídricos disponibilizados em cada capacidade de retenção água não promoveram diferenças no crescimento da parte aérea (Figura 1-C), diferentemente para o comprimento de raiz, em que a capacidade de retenção de água de 50% promoveu maiores comprimentos de raiz primária quando comparada com as capacidades de 100% e 75%.

Geralmente, em condições de estresse hídrico, devido a estímulos hormonais, as plantas apresentam maior alongamento e partição de assimilados para a raiz e reduzem o crescimento da parte aérea, o que favorece a absorção de água nas camadas mais profundas do solo e reduz a transpiração foliar garantindo assim sua sobrevivência (FIGUEIROA et al., 2004; SILVA et al., 2008; MARTINS et al., 2010; AROCA et al., 2011; RAMOS JUNIOR et al., 2013; MELO et al., 2014). Esta resposta em via de regra é atribuída ao ácido abscísico (ABA) que induz o crescimento da raiz e estimula a emergência de raízes laterais, enquanto suprime o crescimento foliar, auxiliando as plantas a enfrentar as condições de seca (TAIZ e ZEIGER, 2013).

Dessa forma, o comportamento observado para *C. xanthocarpa* indica que a disponibilidade de água na condição de 50%, induz o maior crescimento das raízes como sinal de sensibilidade à restrição hídrica. Entretanto, esta sensibilidade não refletiu nas demais características de crescimento (parte aérea e acúmulo de matéria seca) sugerindo que, mesmo sob uma situação de ligeira redução na disponibilidade de água, a *C. xanthocarpa* durante sua fase jovem, pode ser cultivada em solos com até 50% da capacidade de retenção de água sem comprometer seus processos vitais e o seu crescimento, assim como já evidenciado para outras espécies arbóreas (PIMENTEL, 2004; SILVA et al.; 2008, ACHTEN et. al., 2010; SAPETA et al., 2013).

Em relação ao conteúdo de clorofila, ele vem sendo utilizado como uma ferramenta efetiva, de fácil obtenção, e confiável para diferenciar plantas tolerantes e susceptíveis ao estresse hídrico, pois tem papel direto no processo fotossintético de captação de luz e início do transporte de elétrons (ZARCO-TEJADA et al., 2002; O'NEILL et al., 2006). Normalmente, plantas submetidas ao estresse hídrico apresentam decréscimo acentuado no conteúdo de pigmentos fotossintéticos (DIN et al., 2011; ASHARAF e HARRIS, 2013) devido à degradação da clorofila ou devido à deficiência na síntese desta (DALMOLIM, 2013). A redução dos níveis de clorofila das plântulas submetidas à capacidade de retenção de 50%, provavelmente, se deve à menor síntese de pigmentos, uma vez que não foi observado o amarelamento das folhas e nem abscisão foliar.

Em relação aos parâmetros de fluorescência, observou-se um aumento na fluorescência inicial (F_0), máxima (F_m) e variável (F_v) nas plântulas mantidas sob a capacidade de retenção hídrica 75%. Na literatura o aumento de F_0 tem sido relacionado a danos no centro de reação do FSII ou pela redução da capacidade de transferência da

energia de excitação da antena para o centro de reação (BAKER e ROSENQVST, 2004; BAKER, 2008).

Aparentemente, como não foi observado decréscimo para conteúdo de clorofila nas plântulas mantidas sob a capacidade de retenção de água de 75%, acredita-se que algum outro fator além da água tenha promovido o aumento de F_0 nestas plântulas, porém, o mesmo, não interferiu no processo de captação e conversão de energia evidenciado através dos valores de F_m e F_v .

Quando a planta está com seu aparelho fotossintético intacto, a razão F_v/F_m deve variar entre 0,75 e 0,85 enquanto uma queda nesta razão reflete a presença de dano fotoinibitório nos centros de reação do FSII para muitas espécies (MAXWELL e JOHNSON, 2000). O valor máximo observado (0,64 elétron quantum⁻¹) para eficiência do fotossistema II (F_v/F_m) para as plântulas submetidas na capacidade de retenção hídrica 100% ficou abaixo dos valores descrito na literatura. Provavelmente, esta redução na eficiência quântica do fotossistema II esteja relacionada com a redução na transferência de elétrons.

Os valores de F_v/F_0 verificados oscilaram pouco, não apresentando diferenças entre as plântulas mantidas em cada um dos regimes hídricos avaliados. Na literatura, a razão F_v/F_0 tem sido recomendada para detectar mudanças induzidas por condições estressantes, embora tenha as mesmas informações básicas que a razão F_v/F_m ela é mais sensível, amplificando pequenas alterações no fotossistema detectadas pela F_v/F_m (LICHTENTHALER et al., 2005; SANTOS et al., 2014). Assim, os dados observados sugerem que *C. Xantocarpha* pode tolerar redução de até 50% na disponibilidade de água do substrato durante sua fase jovem, não apresentando comprometimento permanente do seu aparato fotossintético.

Em relação as estruturas estomáticas avaliadas, as mudas mantidas sob capacidade de retenção de água de 50% apresentaram maior diâmetro polar e as mantidas sob 75% apresentaram maior índice estomático, porém, para ambos parâmetros avaliados o comportamento foi igual ao observado para as mudas sob 100% da capacidade de retenção de água. Normalmente plantas que crescem em ambientes com restrição hídrica apresentam estômatos de menor tamanho, para que haja uma menor perda de água pela transpiração e apresentam aumento de sua densidade, para garantir um suprimento adequado de CO_2 necessário para fotossíntese (CASTRO et al., 2009). Dessa forma, a baixa expressão da plasticidade morfológica evidenciada nas características DP, DE e AE

nas capacidades de retenção de água de 50% e 75%, sugerem baixo valor adaptativo para estas variáveis do que para IE.

Assim, a melhor condição para a emergência e crescimento de plântulas de *C. xanthocarpa* corresponde à capacidade de retenção hídrica de 75%, mostrando que mudas não necessitam serem produzidas com 100% da capacidade de retenção de água. Apesar disso, as plântulas produzidas na capacidade de retenção hídrica de 50% apresentaram características de crescimento satisfatórias para produção de mudas, porém, apresentaram indícios observados através da redução do teor de clorofila e do maior crescimento de raízes que esta condição é o máximo tolerado pela espécie em sua fase jovem.

3.5. Conclusões

C. xanthocarpa tolera o cultivo em solos com até 50% da capacidade de retenção de água onde apresentando elevada emergência e crescimento inicial das plântulas, não apresentando danos permanentes no aparelho fotoquímico.

A baixa expressão da plasticidade morfológicas das folhas evidenciadas através das estruturas estomáticas sugerem baixo valor adaptativo em sua fase jovem.

3.6. Referências bibliográficas

ACHTEN, W.M.J.; MAES, W.H.; REUBENS, B.; MATHIJS, E.; SINGH, V.P.; VERCHOT, L.; MUYS, B. Biomass production and allocation in *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Biomass and Bioenergy*, v. 34, n.5, p. 667-676, 2010.

AROCA, R; PORCEL, R; RUIZ-LOZANO, J. M. *Journal of Experimental Botany Advance*, v.13, p.1-15, 2011.

ASHARAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, v. 51, p. 163-190, 2013.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany Advance*, v. 55, n. 403, p.1607-1621, 2004.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v. 59, p. 89-113, 2008.

CARVALHO FILHO, J. L. S. ARRIGONI-BLANK, M. F.; BLANK, A. F.; ALVES RANGEL, M. S. Produção de mudas de jatobá (*Hymenaea acourbaril* L.) em diferentes ambientes, recipientes e composições de substratos. *Cerne*, v.9, n.1, p.109-118, 2003.

CARVALHO, P. E. R. *Espécies arbóreas brasileiras*. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2006. 627p.

CASTRO, E.M.; PEREIRA, F.J.; PAIVA, R. *Histologia vegetal: estrutura e função dos órgãos vegetativos*. Lavras: UFLA, 2009. 234p.

DALMOLIN, Â. C. Relações hídricas, trocas gasosas e anatomia foliar de *Vochysia divergens* Pohl., espécie invasora no pantanal mato-grossense. Tese (doutorado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2013.106p.

DIN, J.; KHAN, S.U.; ALI, I.; GURMANI, A. R. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. *Journal Animal Plant Science*. v. 21. p. 78- 82, 2011.

FIGUEIROA, M. F. et al. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Acta Botânica Brasilica*, v. 18, n. 3, p. 1-14, 2004.

GUIMARÃES, T. P; MANESCHY, R. Q; OLIVEIRA, I. K. S; COSTA, K. C. G; CASTRO, A. A. Avaliação do crescimento inicial de frutíferas em sistema agroflorestais no P. A. Belo Horizonte I, São Domingos do Araguaia, PA. *Agroecossistemas*, v. 2, n. 1, p. 39-47, 2010.

GONÇALVES, E. R.; FERREIRA, V. M.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; BARBOSA, T. P.; DUARTE, W. G. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a em variedades de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v.14, n.4, p.378–386, 2010.

KOLB, R. M.; JOLY, C. A. Germination and anaerobic metabolism of seeds of *Tabebuia cassinoides*(Lam.) DC subjected to flooding and anoxia. *Flora*, v. 205, n.2, p.112-117, 2010.

JALEEL, C. A., MANIVANNAN, P., WAHID, A., FAROOQ, M., AL-JUBURI, H. J. SOMASUNDARAM, R., PANNEERSELVAM, R. Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. *International Journal Agricultural Biology*, v. 11, p. 100-105, 2009.

JIANG, C; GAO, H; ZOU, Q; JIANG G; LI, L. Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. *Environmental and Experimental Botany*, v. 55, p. 87–96, 2006.

LICHTENTHALER, H. K. et al. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio Rfd of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica*, v. 43, n. 03, p. 379- 393, 2005.

MAGUIRE, J.D. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science*, v. 2, n. 1, p.176-177, 1962.

MARCOS FILHO, J. Fisiologia de sementes de plantas cultivadas. Piracicaba-SP: FEALQ, 2005. 495 p.

MARTINS; M.O; NOGUEIRA, R. J. M.C; NETO, A. D. A; SANTOS, M. G. Crescimento de plantas jovens de nim-indiano (*Azadirachta indica* A. Juss. - Meliaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Revista Árvore*, v.34, n.5, p.771-779, 2010.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, v.51, p.659- 668, 2000.

MEDRI, C.; PIMENTA, J. A.; RUAS, E. A.; SOUZA, L. A.; MEDRI, P. S.; SAYHUN, S.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E. O alagamento do solo afeta a sobrevivência, o crescimento e o metabolismo de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae). *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde*, v. 33, n. 1, p. 123-134, 2012.

MELO, A. S.; SUASSUNA, J. F.; FERNANDES, P. D.; BRITO, M. E. B.; SUASSUNA, A. F.; AGUIAR NETTO, A. O. Crescimento vegetativo, resistência estomática, eficiência fotossintética e rendimento do fruto da melancia em diferentes níveis de água. *Acta Scientiarum. Agronomy, Maringá*, v. 32, n. 1, p. 73-79, 2010

MELO, P. R. M; BEZERRA, J. D; VIEIRA, F. A; MELO, D. R. M; MELO, A. S. Crescimento e produção de fitomassa de mudas de tamarindeiro sob estresse hídrico. *Agropecuária Científica no Semiárido, Campina Grande-PB*, v.10, n.1, p.80-84, 2014.

NIETSCHE, S. et al. Tamanho da semente e substratos na germinação e crescimento inicial de mudas de cagaiteira. *Ciência e Agrotecnologia*, v. 28, n. 6, p. 1321-1325, 2004.

O'NEILL, P. M.; SHANAHAN, J. F.; SCHEPERS, J. S. Use of chlorophyll fluorescence assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. *Crop Science*, v. 46, p. 681-687, 2006.

PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. Seropédica: Edur, 2004. 191p.

PORTES, M. T. et al. Water deficit affects photosynthetic induction in *Bauhinia forficata* Link (Fabaceae) and *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) growing in understorey and gap conditions *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v. 18, n. 4, p. 491-512, 2006.

RAMOS JUNIOR, E. U; MACHADO, R. A. F; OLIBONE, D; CASTOLDI, G; RAMOS, B. M. Crescimento de plantas de cobertura sob déficit hídrico. *Semina: Ciências Agrárias* v. 34, n. 1, p. 47-56, 2013.

SALISBURY, E.J., 1927. On the Causes and Ecological Significance of Stomatal Frequency, with Special Reference to the Woodland. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, v. 216, p. 1-65, 1927.

SAPETA, H; COSTA, J. M; LOURENÇO, T; MAROCOD, J; LINDEE; P. V. D; OLIVEIRA, M. M. Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environmental and Experimental Botany*, v.85, p.76-84, 2013.

SCALON, S. P. Q; JEROMINE, T. S. Substratos e níveis de água no potencial germinativo de sementes de uvaia. *Revista Árvore*, v.37, n.1, p.49-58, 2013.

SCREMIN-DIAS, E. (Org.). Produção de sementes de espécies florestais nativas. Campo Grande: Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, 2006. 43p. (Série Rede de Sementes do Pantanal).

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

VERMA, K. K; VATSA, S; GUPTA, R. K; RANJAN, S; VERMA, C. L; SINGH, M. Influence of water application on photosynthesis, growth and biomass characteristics in *Jatropha curcas*. *Current Botany*, v.3, n.4, p.26-30, 2012.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia vegetal*, 5ª edição Internacional. Ed. Artmed. 954 p., 2013.

ZARCO-TEJADA, P. J. HABOUDANE, D.; MILLER, J.R.; TREMBLAY, N.; DEXTRAZE, L. Leaf Chlorophyll a+band canopy LAI estimation in crops using R-T models and Hyperspectral Reflectance Imagery. In: CONGRESS OF THE EUROPEAN SOCIETY FOR AGRONOMY, 7., 2002. Proceedings. Cordoba, 2002.

CAPÍTULO II

POTENCIAL DE RECUPERAÇÃO DE MUDAS DE *Campomanesia xanthocarpa*
AO DÉFICIT HÍDRICO¹

¹ Artigo publicado em Julho/2016 na revista *African Journal of Agricultural Research*, v.11, n. 30, p. 2775-2785. DOI: 10.5897/AJAR2016.11231

POTENCIAL DE RECUPERAÇÃO DE MUDAS DE *Campomanesia xanthocarpa* AO DÉFICIT HÍDRICO

Resumo

Objetivou-se avaliar o efeito do déficit hídrico e o potencial de recuperação após reirrigação sobre o potencial hídrico e metabolismo de mudas de *Campomanesia xanthocarpa*. As mudas foram distribuídas em dois grupos sendo: 1 – Controle, onde a irrigação das plantas ocorreu periodicamente a fim de manter 70% da capacidade de retenção de água, 2 – caracterizado pelo estresse, onde a suspensão da irrigação foi mantida até que a taxa fotossintética apresentasse níveis próximos de zero (1° F0), quando então as plantas receberam irrigação diária por uma semana (1° S/R), mantendo 70% da capacidade de retenção de água. No segundo ciclo as mudas foram avaliadas novamente quando a taxa fotossintética atingiu níveis próximos de zero (2° F0) e posteriormente receberam irrigação por uma semana (2° S/R) e as mudas avaliadas até completar 172 dias do início dos tratamentos. O déficit hídrico diminui o potencial hídrico nas folhas e todas as características do metabolismo fotossintético das mudas de *C. xanthocarpa* em vinte dias após a suspensão da irrigação. Estas características foram recuperadas com o restabelecimento da irrigação. No entanto, a exposição das mudas a um segundo ciclo de déficit hídrico durante o período de avaliação demonstrou que as características do metabolismo não restabeleceram o equilíbrio.

Palavras-chave: Cerrado, guabiroba, fotossíntese

4.1 Introdução

As plantas estão frequentemente expostas às condições de múltiplos estresses, os quais limitam seu crescimento e desenvolvimento. Dentre os fatores ambientais, a deficiência hídrica é um dos fatores de estresse que causa maiores danos nos processos fisiológicos e metabólicos das plantas (LARCHER, 2006; TAIZ e ZEIGER, 2013), determinando a distribuição das espécies vegetais (SAKAMOTO e MURATA, 2002).

Como efeito do déficit hídrico observa-se uma variedade de respostas fisiológicas e bioquímicas. Assimilação de CO₂ pelas folhas é reduzida principalmente pelo fechamento dos estômatos, ocorrem danos de membrana e redução da atividade enzimática, especialmente as de fixação de CO₂ e a síntese de ATP. Entretanto, também tem sido relatado que sob estresse hídrico severo, além das restrições estomáticas no suprimento de CO₂, podem ocorrer limitações em componentes não estomáticos, como decréscimo da atividade da rubisco, disponibilidade de CO₂ no cloroplasto e danos nos centros de reação do fotossistema II (FLEXAS et al., 2006; XU ZHOU; SHIMIZU, 2009).

A extensão dos efeitos da deficiência hídrica nas espécies vegetais vai depender da sua intensidade e duração (XU et al., 2009), da capacidade genética das plantas em responder às mudanças do ambiente (SANTOS e CARLESSO, 1998), e do seu potencial de recuperação, uma vez que, envolvem mudanças adaptativas e/ou efeitos deletérios.

O Brasil apresenta flora rica e diversificada em espécies frutíferas, muitas delas com potencial tecnológico. A *Campomanesia xanthocarpa* (Myrtaceae) popularmente conhecida como gabirobeira, sendo nativa do Brasil e encontrada em quase todas as formações florestais, desde o estado de Minas Gerais até o extremo sul do Rio Grande do Sul (LORENZI, 1992). O fruto apresenta polpa abundante e suculenta, sendo apreciado e utilizado na produção de refrescos, sorvetes, licores e doces caseiros, devido a presença de substâncias pécticas em teores significativos. Os frutos de gabiropa apresentam propriedades nutricionais devido ao seu alto teor de vitamina C, sais minerais e compostos fenólicos, o que permite considerá-la alimento funcional (SANTOS et al., 2009). A espécie também tem grande importância para produção de carvão e lenha de qualidade.

São escassos os estudos das interações causadas pelo déficit hídrico nos processos fisiológicos em espécies nativas, uma vez que este estresse abiótico tem efeitos sobre diversos processos das plantas, muitos dos quais refletem mecanismos de adaptação

a diferentes habitats. Dessa forma o conhecimento sobre o metabolismo da *C. xanthocarpa*, permitirá a produção de mudas com qualidade, considerando a necessidade de replantio decorrente dos altos índices de mortalidade quando expostas a estresses ambientais aos quais não estão adaptadas (CARVALHO FILHO et al., 2003), além de permitir a exploração sustentável e a possibilidade de regeneração de áreas degradadas.

Considerando o habitat de *C. xanthocarpa*, acredita-se que a sua ocorrência está relacionada à maior eficiência fotossintética e capacidade de recuperação da espécie, após períodos de estresse hídrico sofridos no seu ambiente natural. Diante do exposto, este trabalho teve como objetivo avaliar o efeito do déficit hídrico e o potencial de recuperação após ciclos de retomada da irrigação sobre o metabolismo de mudas de *C. xanthocarpa*.

4.2 Material e métodos.

Os frutos de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. foram coletados no início do mês de dezembro de 2013, a partir de matrizes distribuídas em áreas remanescentes de Cerrado, localizadas próximas ao município de Dourados/MS. Após a coleta, os frutos foram processados manualmente e as sementes extraídas, selecionadas quanto à integridade e uniformidade. Posteriormente, as sementes foram lavadas em água corrente para a eliminação dos resquícios de polpa e enxugadas em folhas de papel Germitest®.

Para obtenção das mudas, as sementes foram semeadas em tubetes 50 x 190 mm a um centímetro de profundidade contendo como substrato o Latossolo Vermelho distroférico, areia e substrato comercial Bioplant® na proporção de 1:1:1. As mudas, com cerca de 15cm, foram transplantadas para vasos com capacidade de 5kg com o mesmo solo, sendo aclimatadas durante 30 dias, com irrigação na capacidade de retenção de água de 70% e mantidas em casa de vegetação com sombrite 40% de sombra. Durante o experimento as plantas foram protegidas da precipitação pluviométrica por cobertura plástica.

No início do experimento (T0), os vasos foram distribuídos em dois lotes sendo: 1 – Controle, onde a irrigação das plantas ocorreu periodicamente a fim de manter 70% da capacidade de retenção de água e 2 – caracterizado pelo estresse, onde a suspensão da irrigação foi mantida até que a taxa fotossintética apresentasse níveis próximos de zero (1° F0) (Gomes et al., 2008) quando então as plantas receberam irrigação diária por uma semana (1° S/R), mantendo 70% da capacidade de retenção de água. No segundo ciclo as mudas foram avaliadas novamente quando a taxa fotossintética atingiu níveis próximos de zero (2° F0) e posteriormente receberam irrigação por uma semana (2° S/R). Ao final dos 172 dias após o início dos tratamentos as mudas foram novamente avaliadas.

Para avaliar o efeito do déficit hídrico intermitente, as plantas foram monitoradas a cada dois dias, até que a taxa fotossintética apresentasse níveis próximos de zero e após a retomada da irrigação por uma semana, quando então foram avaliadas as seguintes características:

- Índice de clorofila: obtido com auxílio de um medidor de clorofila (Konica Minolta, SPAD 502);

- Trocas gasosas: taxa fotossintética ($A \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração foliar ($E \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática ($G_s \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e concentração interna de

CO₂ (C_i μmol mol⁻¹) utilizando-se analisador de gases no infravermelho (IRGA), marca ADC, modelo LCi PRO (Analytical Development Co. Ltda, Hoddesdon, UK). As avaliações foram realizadas em três mudas por tratamento no período da manhã, entre 8 e 11 horas, em duas folhas completamente expandidas e previamente marcadas, de modo que todas as medições fossem realizadas nas mesmas, sendo considerados apenas os dados medidos sob fluxo fotossintético de fótons (FFF) maior que 700 mmol m⁻² s⁻¹. A partir dos dados de trocas gasosas foram calculadas as seguintes relações: eficiência instantânea do uso da água (EUA=A/E μmol CO₂/ mmol⁻¹ H₂O), eficiência intrínseca do uso de água (EIUA=A/Gs μmol CO₂/ mmol⁻¹ H₂O) e eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i μmol m⁻² s⁻¹/ μmol mol⁻¹) (ZHANG et al., 2001);

- Fluorescência da clorofila a: obtida por meio de fluorômetro portátil modelo OS-30p (Opti-Sciences Chlorophyll Fluorometer, Hudson, USA), sendo anotadas as medidas de fluorescência inicial (F₀), fluorescência máxima (F_m) e a eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m). A partir dos dados de fluorescência foram calculados: fluorescência variável (F_v=F_m-F₀) e eficiência efetiva da conversão de energia absorvida (F_v/F₀). A determinação da fluorescência foi realizada entre 8 e 11h da manhã, nas mesmas folhas utilizadas para as avaliações das trocas gasosas, estas foram submetidas a um período de 30 minutos de adaptação ao escuro com o auxílio de cliques adaptadores, para que todos os centros de reação nessa região foliar adquirissem a condição de “aberto”, ou seja, oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons.

-Potencial hídrico da folha (Ψ_ω): obtido a partir de leituras realizadas em folhas individuais pertencentes ao segundo par de folhas totalmente expandidas do ápice para a base, entre 10 e 11h da manhã, usando uma câmara de pressão tipo Scholander (Portable Plant water status console - modelo 3115) (Scholander et al.; 1964), imediatamente após a coleta das folhas. Os valores foram obtidos em bar e posteriormente convertidos em MPa (1 bar = - 0,1 MPa).

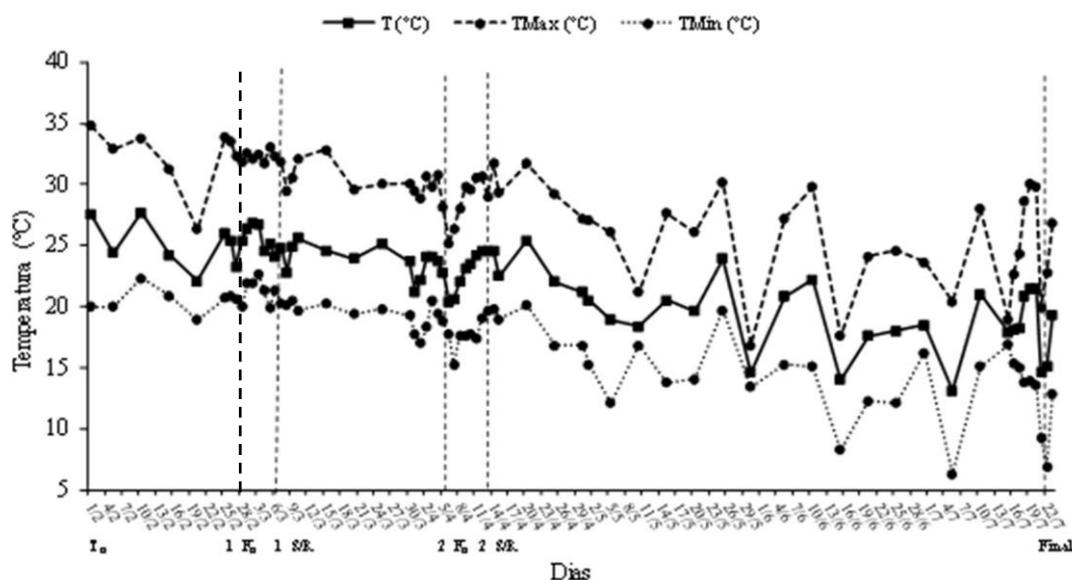
Para as trocas gasosas o delineamento utilizado foi inteiramente casualizado com dois tratamentos (Controle e estresse) com quatro repetições, onde cada repetição correspondeu a uma muda. Os resultados foram submetidos à análise de variância e havendo efeito estatístico as médias de cada tratamento foram submetidas ao teste t a 5% de probabilidade.

Para as demais avaliações, o delineamento utilizado foi o inteiramente casualizado em esquema fatorial com 6 períodos de avaliação (T0, 1º F0, 1º S/R, 2º F0, 2º

S/R e 90 dias após retomada da irrigação) x 2 tratamentos (controle e estresse) com quatro repetições, onde cada repetição correspondeu a uma muda. Os dados foram submetidos a análise de variância e havendo efeito significativo às médias dos tratamentos foram comparados pelo teste t a 5% de probabilidade e as médias dos períodos de avaliação pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade, com auxílio do programa estatístico Sisvar.

Os dados de umidade relativa (UR) e temperatura (C°) durante o período de condução do experimento foram retirados do banco de dados da estação da Embrapa Agropecuária Oeste, Dourados/MS (Figura 1).

(A)



(B)

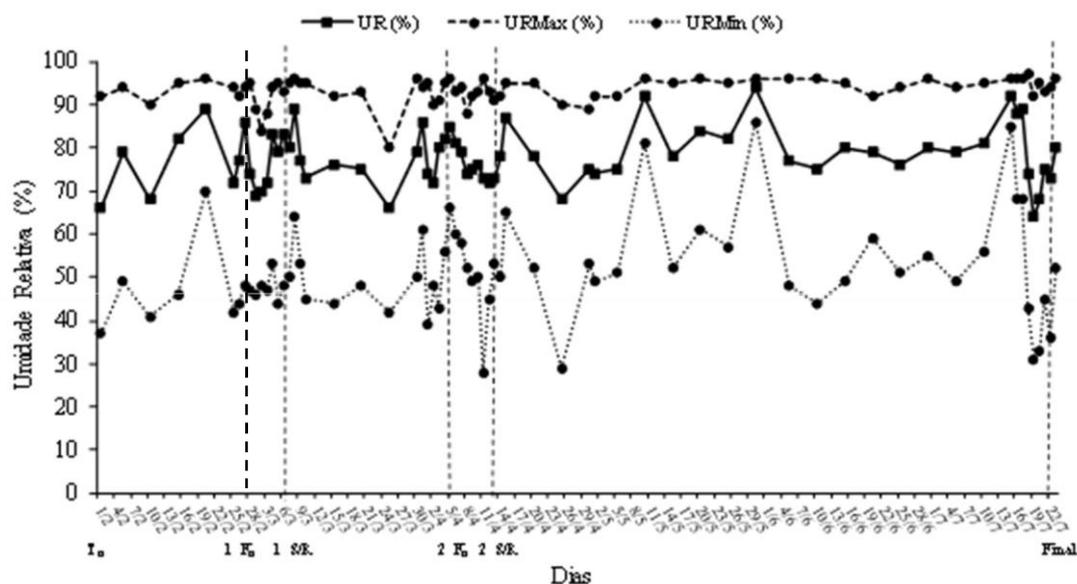


FIGURA1. Dados médios de temperatura (C°) e umidade relativa (UR) durante os meses de Fevereiro à Julho de 2015.

4.3 Resultados

O potencial hídrico (Ψ_w) das mudas de *Campomanesia xanthocarpa* foi influenciado pela interação entre os tratamentos (Figura 2). As mudas sob déficit hídrico apresentaram reduções significativas para Ψ_w nos períodos referentes ao primeiro e segundo ciclo de fotossíntese nula (1° e 2° F0) com valores médios de -2,6 e -2,3 MPa respectivamente chegando a ser 26 vezes menor do que às plantas controle, o que permitiu a visualização de murcha das folhas causada pela redução da disponibilidade hídrica. Após 90 dias da retomada da irrigação, as mudas sob estresse não diferiram do controle.

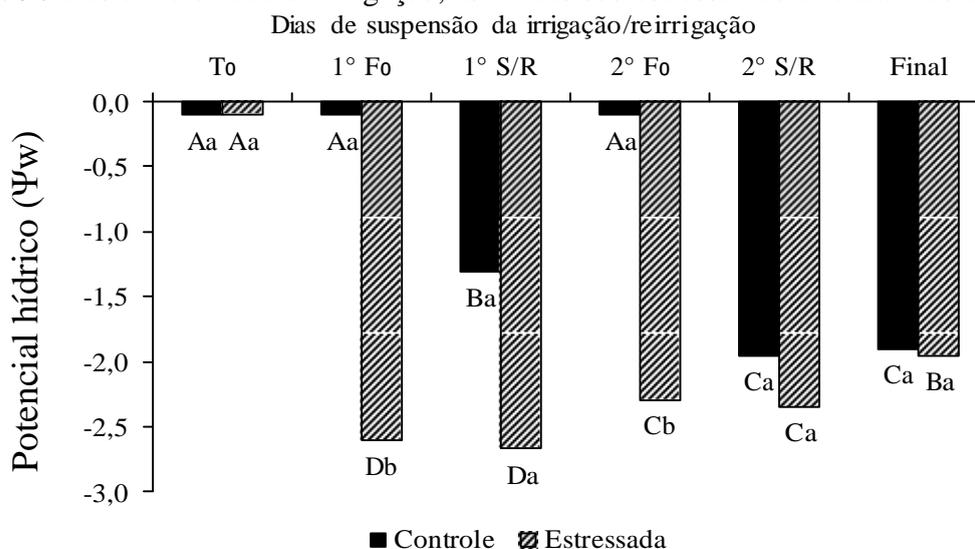
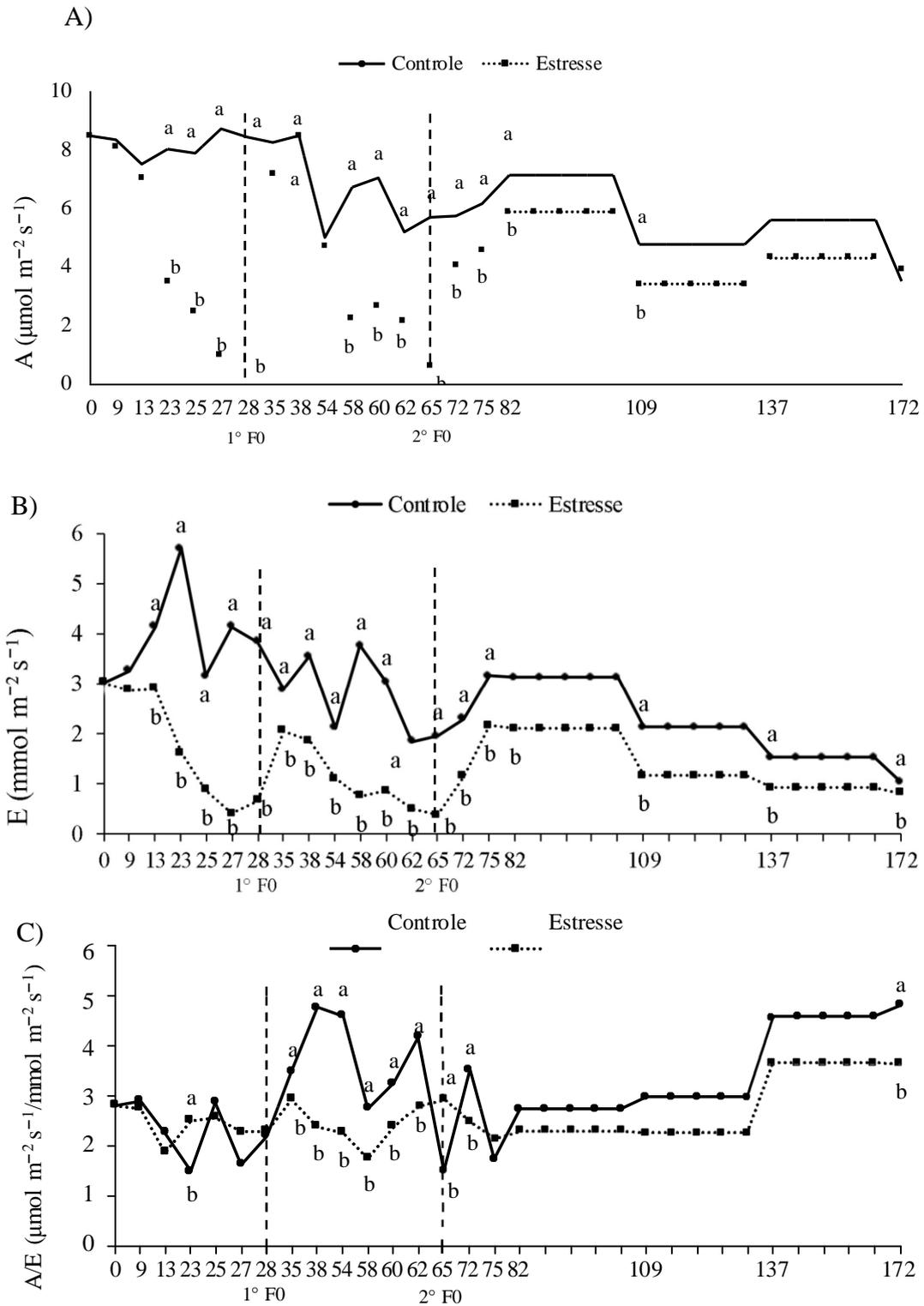


FIGURA 2. Valores médios do potencial hídrico em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e sendo que medias distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em itálico comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Durante o período experimental, as mudas controle* apresentaram taxas fotossintéticas médias (A) de $6,81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 3-A). As mudas sob déficit hídrico demonstraram variações significativas em suas taxas fotossintéticas, com reduções a partir do 23° dia que se intensificaram até 28° dia com média de $0,79 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no primeiro ciclo de suspensão da irrigação/retomada da irrigação (1° SR) e do 58° até 65° dia no segundo ciclo com $0,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ quando a taxa aproximou-se de zero e a irrigação foi reiniciada.



Dias após a suspensão da irrigação/retomada da irrigação

FIGURA 3. Valores médios da taxa fotossintética (A), taxa de transpiração (B), eficiência do uso da água - A/E (C) em função dos dias de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste t 5% de probabilidade

Após a retomada da irrigação, as mudas expostas ao déficit hídrico recuperaram rapidamente o seu metabolismo fotossintético, de modo que os valores alcançaram o mesmo nível do controle no 38º dia ($8,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) levando assim, apenas 7 dias para recuperar a taxa fotossintética. Entretanto, esta recuperação atingiu os valores das mudas controle apenas no primeiro ciclo de SR, nos demais dias de avaliação, incluindo o segundo ciclo de SR, essa taxa permaneceu inferior até o final do período experimental (Figura 3-A).

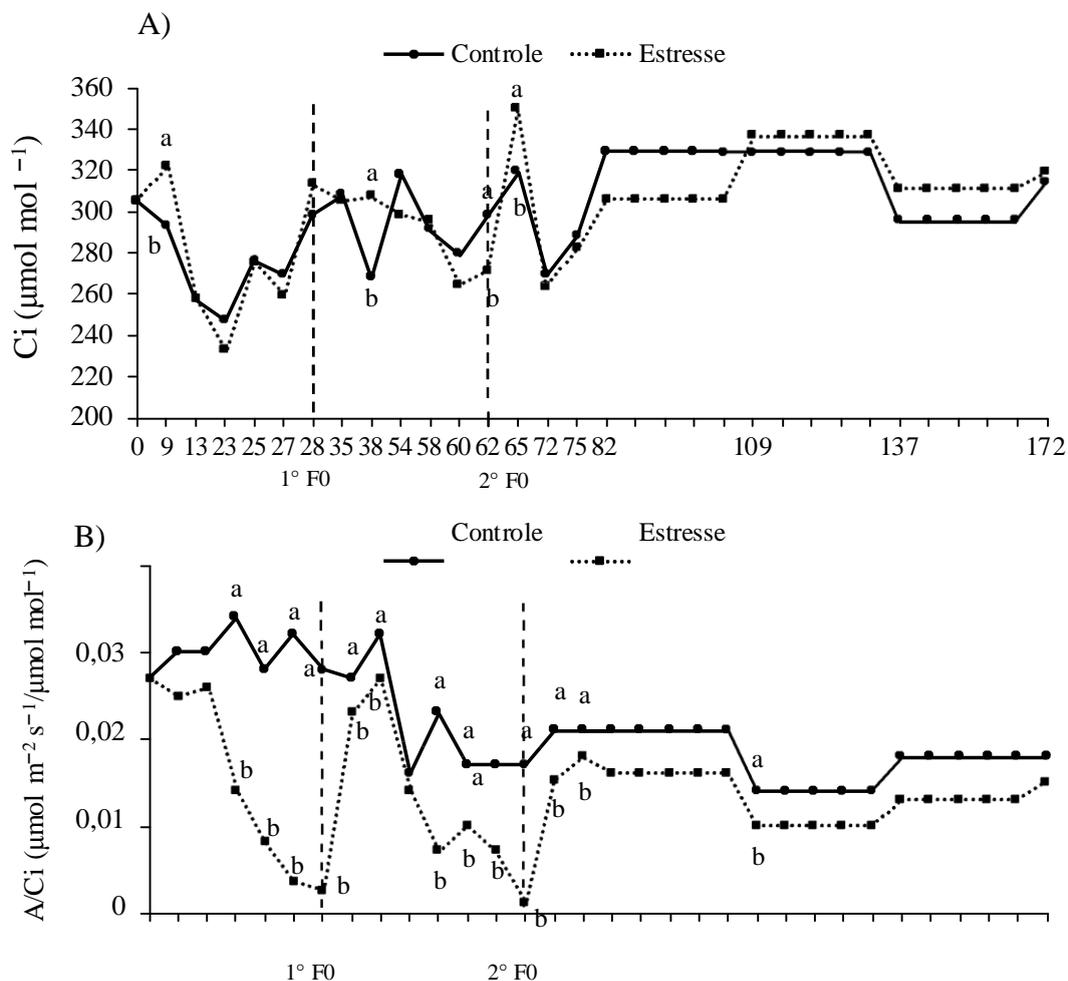
No primeiro ciclo de S/R os valores da taxa de transpiração (E) das mudas sem irrigação de mantiveram-se próximos aos das mudas controle até o 13º dia (Figura 3-B). A partir desse dia, as mudas estressadas apresentaram reduções significativas para taxa de E até 27º dia com média de $0,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ quando houve a reidratação. Já no segundo ciclo de S/R, estas reduções foram observadas a partir do 35º até 65º dia com média de $0,38 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Semelhante à taxa fotossintética, a taxa de transpiração foi recuperada após restabelecida a irrigação, todavia, com valores inferior aos observados para mudas do controle com média de $2,98 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante todo período de avaliação.

Em relação à razão de eficiência do uso da água (A/E), as mudas de ambos os tratamentos não demonstraram diferenças significativas até o 23º dia de avaliação (Figura 3-C). Após o 35º dia, as mudas sob déficit hídrico apresentaram flutuações para as médias de A/E, indicando valores inferiores aos observados para o controle até o final do período de avaliação, exceto no 65º dia ($2,9 \mu\text{mol de CO}_2 / \text{mmol de H}_2\text{O}$) quando as mudas estressadas demonstraram maior A/E do que as mudas do controle.

As médias da concentração interna de CO_2 (C_i) flutuaram durante todo o experimento (Figura 4-A). As mudas estressadas apresentaram aumento significativo na concentração do gás no 9º dia de suspensão da irrigação ($322 \mu\text{mol mol}^{-1}$), sendo este comportamento também observado no 38º e 65º dia apresentando em média $326 \mu\text{mol mol}^{-1}$, até o final do período experimental. Vale ressaltar, que o 28º e 65º, foram os dias em que as mudas sob estresse apresentaram taxas fotossintéticas próximas de zero, além das maiores reduções da transpiração e condutância estomática.

Os valores médios da eficiência instantânea de carboxilação (A/ C_i) foram semelhantes em ambos os tratamentos até o 23º dia (Figura 4-B). Entretanto, as plantas sob déficit hídrico apresentaram um declínio acentuado até o 28º ($0,014 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol mol}^{-1}$) no primeiro ciclo de S/R, e no segundo ciclo esta redução foi mais

pronunciada no 65° dia ($0,001 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}/\mu\text{mol mol}^{-1}$) independente do restabelecimento da irrigação, condição esta, que se manteve até o final do experimento.

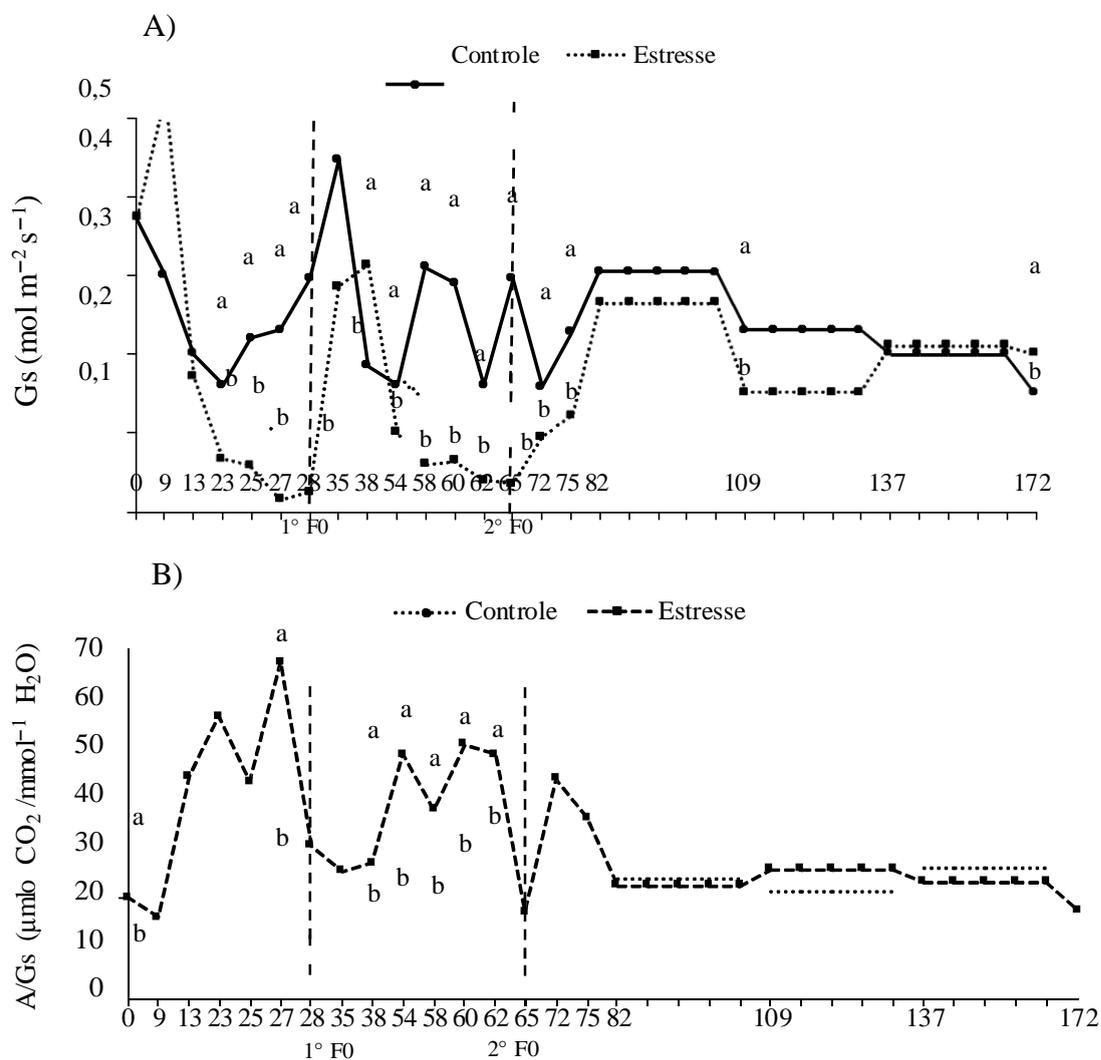


Dias após a suspensão da irrigação/retomada da irrigação

FIGURA 4. Valores médios da concentração interna de CO_2 (A) e eficiência instantânea de carboxilação de CO_2 -A/C (B) em função dos dias de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste t 5% de probabilidade

As mudas estressadas apresentaram reduções significativas da condutância estomática (G_s) a partir do 23° até 27° no primeiro ciclo de SR, quando então houve reidratação e foi observada rápida recuperação (Figura 5-A). Entretanto, no segundo ciclo essa redução foi evidenciada a partir do 38° até 65° dia, porém o comportamento observado demonstra recuperação lenta após a retomada da irrigação e, em ambos os

ciclos, os níveis verificados permaneceram inferiores aos do controle até o 137º dia de avaliação, sugerindo que os estômatos dessa espécie demoram para recuperar sua hidratação e/ou a folha seu potencial hídrico.



Dias após a suspensão da irrigação/retomada da irrigação

FIFURA 5. Valores médios de condutância estomática (A) e eficiência intrínseca do uso da água (A/Gs) em função dos dias de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste t 5% de probabilidade

Para o índice de clorofila (SPAD) houve interação significativa entre as formas de irrigação e períodos de avaliação (Figura 6). As mudas sob déficit hídrico apresentaram reduções do índice de clorofila nos períodos referentes ao primeiro ciclo de

suspensão da irrigação/retomada da irrigação (1° S/R), segundo ciclo de fotossíntese nula (2° F0) e segundo ciclo de suspensão da irrigação/retomada da irrigação (2° S/R). Após 90 dias da retomada da irrigação, as mudas estressadas não diferiram do controle.

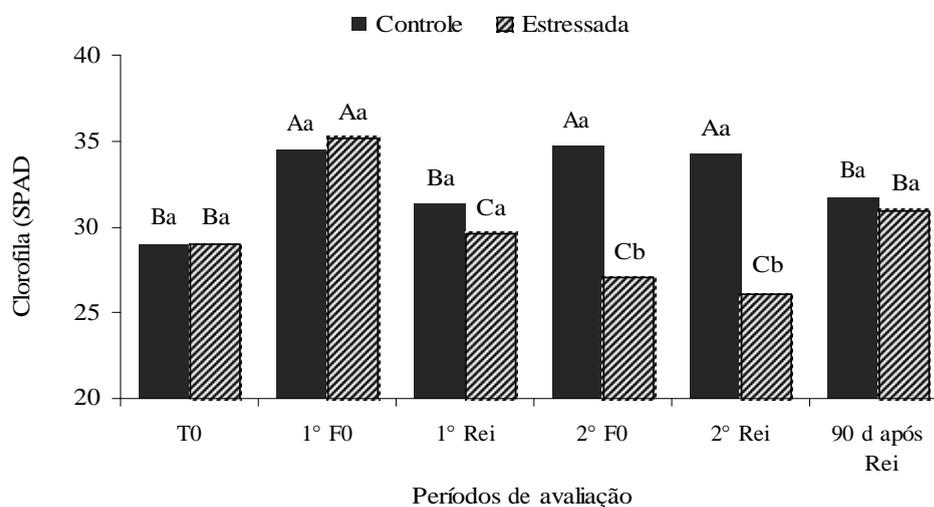


FIGURA 6. Valores médios do índice de clorofila em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e sendo que médias distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em itálico comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Quanto à eficiência intrínseca do uso da água (A/Gs) as médias observadas apresentaram oscilações durante todo o período de avaliação, mas observa-se uma tendência dos valores serem maiores nas mudas estressadas, exceto no (Figura 5-B) no 9° dia e no 38° dias que reduziram significativamente com médias de 16,03 e 26,95 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$, respectivamente.

De maneira geral, os parâmetros da fluorescência da clorofila a foram influenciados pela interação entre os tratamentos (Figura 7), exceto a fluorescência inicial (F0), que não apresentou diferenças significativas entre os períodos avaliados, com média de 0,274 elétrons quantum⁻¹, mas foram maiores nas mudas sob estresse hídrico quando comparado ao controle (Figura 7-A).

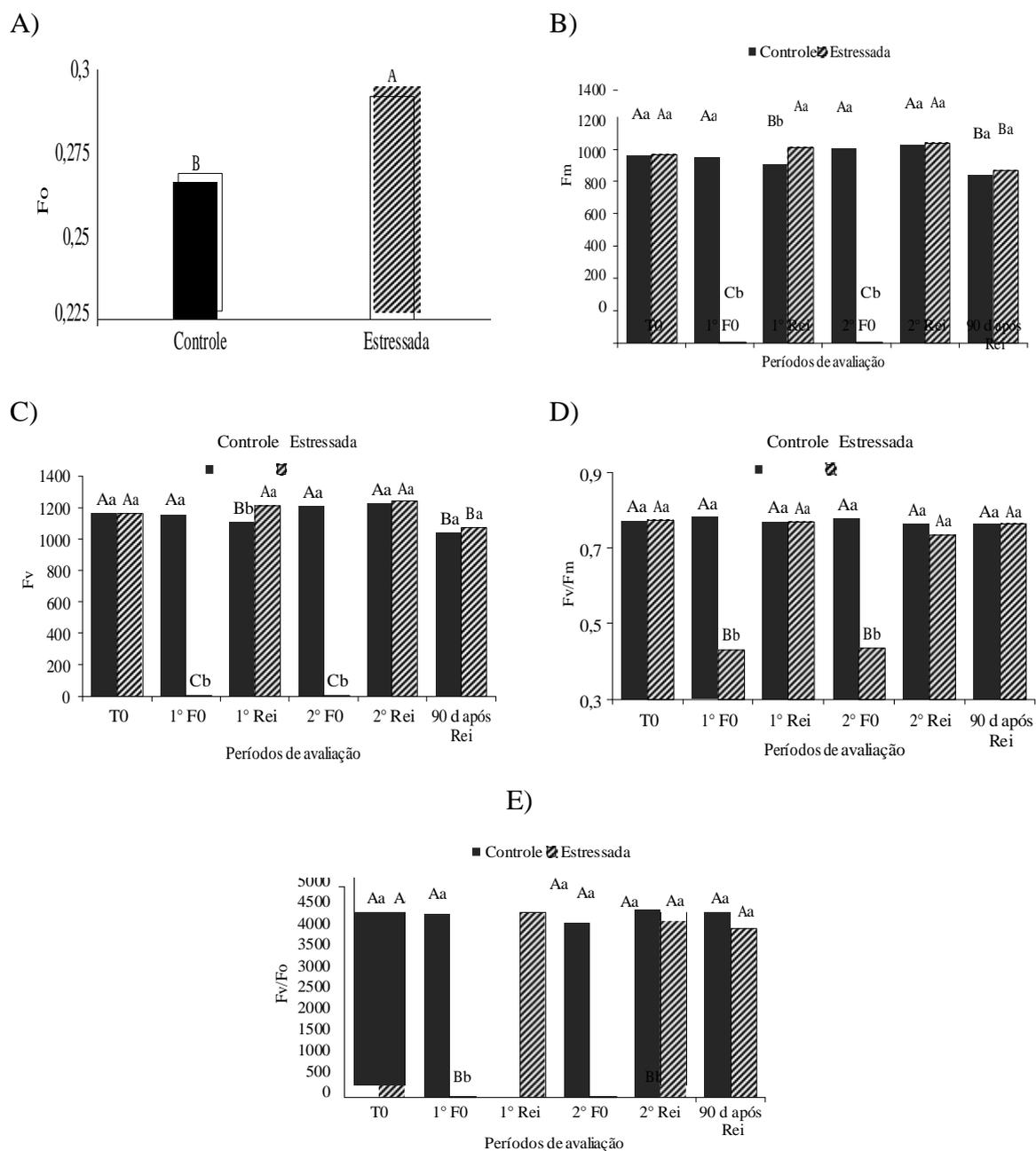


FIGURA 7. Fluorescência inicial (A); fluorescência máxima (B); fluorescência variável (C); eficiência quântica do fotossistema II (D) e eficiência do fotossistema II efetiva da conversão de energia absorvida (E) em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e sendo que médias distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em itálico comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade.

A fluorescência máxima (Fm) e a fluorescência variável (Fv) foram influenciadas negativamente pelo déficit hídrico (Figura 7 B e C) que promoveu reduções significativas no 1° F0 e 2° F0, apresentando médias de 0,59 e 0,60 elétrons quantum⁻¹ para Fm e de 0,276 e 0,287 elétrons quantum⁻¹ para Fv. Após 90 dias de retomada da irrigação, as mudas estressadas diferiram do controle, apresentando aumento de Fm e Fv (Figura 7-B e C).

A eficiência quântica do fotossistema II (Fv/Fm) foi reduzida em função do estresse causado pela deficiência hídrica. Observou-se que os menores valores (0,431 e 0,435 elétrons quantum⁻¹) ocorreram nos períodos em que as mudas alcançaram fotossíntese nula (Figura 7-D), porém, no 2° Rei as mudas anteriormente sob estresse, demonstraram recuperação significativa dessa característica (0,743 elétrons quantum⁻¹), que se manteve até o final da avaliação.

Para a eficiência efetiva do fotossistema na conversão de energia absorvida (Fv/F₀) foi observado o mesmo comportamento de resposta de Fv/Fm (Figura 7 D), apresentando recuperação dessa variável no 2° Rei (3993,16 elétrons quantum⁻¹) (Figura 7-E).

4.4 Discussão

As mudas de *Campomanesia xanthocarpa* sob restrição hídrica apresentaram redução do potencial hídrico (Ψ_w), atingindo valor médio de -2,4 MPa quando a taxa fotossintética foi reduzida a valores próximos de zero, sendo evidenciada perda da turgescência nas folhas. Estes valores de Ψ_w são considerados críticos para plantas lenhosas do Cerrado (FRANCO et al., 2005), sendo suficientes para gerar alterações no conteúdo e na energia livre da água no solo e nas plantas. Por sua vez, essa redução afeta processos fisiológicos, interrompendo inicialmente a expansão celular, induzindo fechamento estomático, reduzindo a fotossíntese além de interferir em muitos outros processos metabólicos básicos como síntese e degradação de carboidratos, proteínas e na acumulação de solutos afetando o crescimento e produtividade do vegetal (KUMAR e SING, 1998).

Após a retomada da irrigação, houve recuperação Ψ_w das mudas anteriormente mantidas sob restrição hídrica, as quais atingiram valores próximos ao do controle. Porém, os valores observados tanto para as mudas irrigadas quanto para as mantidas sob restrição hídrica se mantiveram até o final do estudo acima do considerado crítico (- 1,5 MPa) e que poderia afetar a fotossíntese em condições de campo (DA MATTA et al., 2007). Este fato, provavelmente, está relacionado à menor umidade relativa do ar (Figura 2) verificada nos dias próximos aos períodos de avaliação, promovendo dessa forma perda de água pelas folhas. Sabe-se que, fatores do ambiente não atuam somente de forma direta sobre a perda de água, mas também podem exercer sua ação indiretamente através de efeito controlador sobre o comportamento estomático, como acontece com a umidade do ar (SEIXAS, 2009).

O decréscimo inicial da fotossíntese acompanhada da condutância estomática (G_s) e do aumento da (C_i) após a suspensão da irrigação no 23º dia, sugere que a limitação estomática seja inicialmente, a responsável pela redução da assimilação de CO_2 nas mudas nos primeiros dias de deficiência hídrica. Isso acontece porque o fechamento parcial dos estômatos governado pela desidratação das células-guarda, ou por resposta hormonal, restringe a perda de água das folhas por meio da transpiração estomática, que reduziu significativamente já a partir do 13º dia e ao mesmo tempo, leva à queda na entrada e da assimilação de CO_2 , reduzindo assim o processo fotossintético (MAGALHÃES FILHO et al., 2008; ARAÚJO e DEMINICIS, 2009).

Entretanto, foi observado que mesmo sob valores de G_s reduzidos, as mudas estressadas no maior período de estresse, quando a taxa fotossintética aproximou-se de zero, apresentaram níveis de concentração interna de carbono semelhante aos das mudas irrigadas, isto no primeiro ciclo de S/R, e no segundo ciclo, incremento da concentração do gás nas mudas, indicando através deste comportamento que outros fatores influenciam na assimilação de CO_2 . Este comportamento sugere a presença de sinais químicos nas plantas, como o ácido abscísico, que sob seca, controla a abertura estomática (HIRAYAMA e SHINOZAKI, 2010; OLIVEIRA et al., 2011) constituindo em uma estratégia das plantas para reduzir a perda excessiva de água pela transpiração (ALBUQUERQUE et al., 2013), evitando, assim, a desidratação dos tecidos, além de permitir a manutenção da integridade do sistema de transporte de água e o desenvolvimento de potencial hídrico, quando o solo está em processo de secamento progressivo (MAGALHÃES FILHO et al., 2008).

Do mesmo modo, o comportamento de redução de taxa transpiratória (E) antecipada à G_s pela ação de fatores intrínsecos (ácido abscísico) também ficou evidenciado através da eficiência instantânea do uso da água, onde, nos primeiros dias de suspensão da irrigação, manteve-se semelhante ao controle até o 23º dia. Isto acontece porque, no início do estabelecimento da deficiência hídrica, a eficiência no uso da água (A/E) pode ser incrementada, uma vez que o fechamento parcial dos estômatos afeta mais a saída de molécula de água do que a quantidade de CO_2 fixado (POMPELLI et al., 2010; SILVA et al., 2010).

Tem sido proposto que tanto fatores estomáticos (resistência à entrada de CO_2) como fatores não estomáticos (baixa atividade enzimática na assimilação de CO_2 ,) podem ser as principais causas da redução da assimilação de carbono, sendo reflexos das mudanças dos padrões de condutância estomática e carbono interno (FARQUHAR e SHARKEY, 1982; MIELKE et al., 2003; HERRERA et al., 2008). Além do mais, a limitação não estomática é gradualmente progressiva com a intensidade e a duração do estresse hídrico, tal como o decréscimo da atividade da rubisco, disponibilidade de CO_2 no cloroplasto e eficiência fotoquímica do PSII (FLEXAS et al., 2006; XU et al., 2009).

Desse modo, a queda da fotossíntese nas mudas de *C. xanthocarpa* pode ser atribuída à redução inicial da condutância estomática associada à redução da eficiência de carboxilação (A/C_i) do CO_2 pela Rubisco (Figura 4 B) à medida que a duração e intensidade do estresse aumentaram. Valores inferiores a $0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, observados neste estudo, são indicativos de déficit hídrico severo e são acompanhados por limitações

não-estomáticas (MEDRANO et al., 2002; SIRCELJ et al., 2007) como danos no aparato fotoquímico, através da desestruturação das membranas dos tilacóides (DIAS; BRÜGGERMANN, 2010), diminuição da atividade das enzimas envolvidas nas reações fotossintéticas, como a Rubisco, ocasionando a interrupção dos processos fotossintéticos (TANG et al., 2002; GHANNOUM et al., 2003; LIU et al., 2014).

A capacidade das plantas em recuperar a taxa fotossintética (A) após reidratação é de fundamental importância, tanto quanto a capacidade de evitar e/ou suportar um estresse hídrico, e representa a resistência das plantas à seca, além de impedir decréscimos na produtividade da cultura (CHAVES et al., 2009; PINHEIRO e CHAVES, 2011).

Após a retomada da irrigação, foi observada recuperação total da assimilação de carbono pelas mudas no primeiro ciclo de S/R, contudo, no segundo ciclo, esta recuperação foi parcial, apresentando recuperação de 70% em relação às mudas mantidas sob irrigação (Figura 1-A). Normalmente, plantas submetidas ao estresse hídrico severo apresentam uma recuperação máxima da taxa fotossintética de 40 a 60% após a reidratação, sendo que, essa recuperação continua nos dias seguintes, no entanto a máxima taxa de fotossíntese nem sempre é alcançada (FLEXAS et al., 2004; SOFO et al., 2004; SOUZA et al., 2004). Isto ocorre porque, o ganho de carbono durante o período de estresse hídrico e reidratação pode depender tanto da velocidade e do grau de recuperação fotossintético, quanto do grau e velocidade do declínio da fotossíntese durante a baixa disponibilidade de água (FLEXAS et al., 2006b; XU; ZHOU et al., 2009).

No caso das mudas de *C. xanthocarpa*, a recuperação total de A em sete dias é considerada rápida, conforme também observado para mudas *Hancornia speciosa* Gomes (SCALON et al., 2015), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (COSTA et al., 2015), *Khaya ivorensis* A. Chev (ALBUQUERQUE et al., 2013), *Eucalyptus* e *Acacia* spp. (WARREN et al., 2011), *Tabebuia aurea* S. Manso (OLIVEIRA, et al., 2011) e *Carapa guianensis* Fusée-Aublet (GONÇALVES et al., 2009), uma vez que, para outras espécies, esta recuperação das características fotossintéticas ocorreu apenas quatorze dias após a reirrigação (CALBO e MORAES, 2000).

Com o prolongamento do estresse, as mudas de *C. xanthocarpa* apresentaram um decréscimo acentuado da Gs (após 23º dia de suspensão da irrigação) (Figura 5-A), causando reduções de A, devido à baixa concentração de CO₂ intracelular (C_i) e pela inibição do metabolismo foliar (fatores não estomáticos) (BEN AHMED, 2009; ASHRAF, 2010). Tais reduções de A refletiram na menor A/E pelas mudas

estressadas, no qual, mantiveram-se a níveis inferiores ao controle, mesmo após retomada da irrigação, durante todo período experimental.

Em algumas espécies, a manutenção da menor condutância estomática após a retomada da irrigação impõe uma substancial limitação para a recuperação da fotossíntese (GALLÉ e FELLER, 2007; GALMÉS et al., 2007) e da transpiração. No presente trabalho foi possível observar tal comportamento, pois, mesmo após sete dias de retomada da irrigação, a recuperação da condutância estomática foi parcial e inferior em ambos os ciclos de S/R quando comparadas às mudas irrigadas, chegando ao nível máximo de 63% (Figura 5-A).

Resultados semelhantes aos observados para a *C. xanthocarpa* foram observados para outras espécies. Em *H. speciosa* a recuperação da condutância estomática (63%) ocorreu seis dias após retomada da irrigação, contudo, a níveis inferiores das plantas irrigadas, sugerindo que os estômatos dessa espécie demoram para recuperar sua hidratação (SCALON et al., 2015). Da mesma forma, em *Populus euphratica* foi observada 60% da recuperação da condutância estomática após seis dias de reidratação (BOGEAT-TRIBOULOT et al., 2007), entretanto em mudas de *Bactris gasipaes* Kunth (pupunha), a recuperação de 50% da condutância estomática ocorreu depois de três dias após a reposição de água no solo (OLIVEIRA et al., 2002).

No caso das mudas de *C. xanthocarpa*, o que chama atenção mesmo com a recuperação da condutância estomática parcial e inferior ao controle, é o fato de que essa recuperação foi muito mais lenta no segundo ciclo de S/R, sugerindo, que o prolongamento do estresse sobre as mudas, possa ter criado uma tensão de água no xilema, que afetou o sistema de condução de água. Segundo Manzoni et al. (2012) quando a água se torna limitante, tanto a condutância estomática como a condutância do xilema são reduzidas em relação às plantas bem hidratadas, pois a regulação da condutância hidráulica foliar depende da cavitação e da recuperação dos vasos do xilema, sendo que estes vasos são mais sensíveis nas nervuras das folhas (COCHARD et al., 2002).

Em condições de estresse hídrico os teores de clorofila nas folhas podem ser reduzidos e assim afetar a fotossíntese (DIN et al., 2011; ASHARAF e HARRIS, 2013). No presente estudo, a manutenção dos teores de clorofila nas mudas cultivadas sob suspensão da irrigação em um dos períodos de maior estresse (1° F0), pode ter ocorrido devido ao menor estado de hidratação das células das folhas o que causou concentração desse pigmento e contribuiu para levar a uma quantificação superior da clorofila,

encobrendo desse modo o efeito do estresse, já que foi observado redução da taxa fotossintética no mesmo período.

No entanto, no primeiro ciclo de suspensão da irrigação/retomada da irrigação (S/R), as mudas estressadas apresentaram reduções nos níveis de clorofila que se mantiveram nos períodos de 2º F0 e 2º S/R, indicando que o déficit hídrico promoveu redução na eficiência do aparelho fotossintético que se mantiveram mesmo com o restabelecimento da irrigação. Estes danos, normalmente, são decorrentes da degradação das moléculas de clorofila ou pela deficiência na sua síntese (DALMOLIN, 2013). Ao que tudo indica, a diminuição no conteúdo de clorofila nas mudas de *C. xanthocarpa* ocorreu mais pronunciadamente em resposta a menor síntese de pigmentos, uma vez que, não foi verificado o amarelamento das folhas, sinal típico de clorose ocasionada por degradação de clorofila. Entretanto, essas mudas recuperam seus níveis de clorofila 90 dias após a retomada da irrigação.

O aumento da fotossíntese inicial (F_0) nas mudas cultivadas sob suspensão da irrigação indica o comprometimento da funcionalidade do aparelho fotossintético, como consequência de danos no centro de reação do fotossistema II (PSII) ou da redução da capacidade de transferência da energia de excitação da antena para o centro de reação (MAXWELL e JOHNSON, 2000; BAKER, 2008). Com a redução do conteúdo de clorofila nas folhas, acredita-se que a energia absorvida pelo complexo antena foi absorvida em menor quantidade, ou seja, não foi transmitida, provocando maiores alterações na capacidade fotossintética em decorrência do estresse causado pela deficiência hídrica.

Além disso, a eficiência quântica fotoquímica do PSII (F_v/F_m) também foi reduzida em função do déficit hídrico, sendo observada média de $0,433 \text{ elétrons quantum}^{-1}$, sugerindo ocorrência do dano fotoinibitório nos centros de reação do PSII, uma vez que, quando intacto, os valores observados para F_v/F_m permanecem entre 0,75 e 0,85 elétrons quantum^{-1} (BAKER e ROSENQVIST, 2004). Sob estresse hídrico severo, as plantas frequentemente apresentam um marcante efeito fotoinibitório, caracterizado por um decréscimo significativo do rendimento quântico (ARAÚJO e DEMINICIS, 2009). Esse dano ao aparato fotossintético ocorre devido à foto-oxidação das proteínas D1 do PSII, que são localizadas nas membranas dos tilacóides, e apresentam alta sensibilidade às espécies reativas de oxigênio, produzidas na fase fotoquímica da fotossíntese (BISWAL et al., 2011) que aumentam devido ao déficit hídrico e, comprovada pela redução da F_m

e pela redução do fluxo de elétrons entre os fotossistemas (TATAGIBA et al., 2014) confirmado pelo decréscimo da F_v nos períodos de maior estresse hídrico (1° F0 e 2° F0).

Do mesmo modo, a relação F_v/F_o foi reduzida semelhante à relação F_v/F_m , sendo o valor médio encontrado (0,901 elétrons quantum⁻¹) muito inferior a faixa de 4 a 6 elétrons quantum⁻¹ que reflete a preservação da funcionalidade dos centros de reação do PSII diante do estresse hídrico (ROHÁČEK, 2002). Assim, os valores verificados para relação F_v/F_o confirmam o prejuízo ao aparelho fotossintético, uma vez que, essa relação tem sido amplamente utilizada para amplificar pequenas variações detectadas em F_v/F_m (REIS e CAMPOSTRINI, 2011) por ser um indicador mais sensível de perturbações na funcionalidade do PSII.

Ao final dos 90 dias após o restabelecimento da irrigação, as plantas anteriormente submetidas ao estresse, apresentaram normalidade para o funcionamento do PSII evidenciado pela recuperação das razões F_v/F_m e F_v/F_o , demonstrando que os prejuízos causados pelo estresse hídrico foram reversíveis. Porém, o tempo gasto para essa recuperação, indica que o tipo de fotoinibição desenvolvido pelas mudas estressadas foi crônica, no qual, o menor conteúdo de água nas folhas danificam o sistema fotossintético por intensificar os danos provenientes a exposição a luz, que diminuem a eficiência quântica e a taxa fotossintética máxima, apresentando efeitos que têm duração relativamente longa, persistindo por semanas ou meses (TAIZ e ZEIGER, 2013).

4.5 Conclusão

Campomanesia xanthocarpa apresenta como primeira linha de resposta ao déficit hídrico à redução da condutância estomática, porém, à medida que a intensidade e o período do estresse aumentam, fatores não estomáticos são evidenciados, apresentando redução na eficiência do fotossistema PSII que é reparada após a retomada da reidratação.

O déficit hídrico reduz o potencial hídrico nas folhas e todas as características do metabolismo fotossintético em mudas de *C. xanthocarpa* em vinte dias de suspensão da irrigação, sendo posteriormente recuperadas com restabelecimento do fornecimento de água.

Todavia, à exposição das mudas a um segundo ciclo de déficit hídrico durante o período de avaliação, demonstraram que as características envolvendo o metabolismo não restabelecem o equilíbrio.

Ao final dos 172 dias de cultivo, as plantas recuperam a taxa fotossintética, eficiência de carboxilação da rubisco, índice de clorofila e a eficiência quântica do fotossistema

II.

4.6 Referências Bibliográficas

- ALBUQUERQUE, M. P. F.; MORAES, F. K. C.; SANTOS, R. I. N.; CASTRO, G. L. S.; RAMOS, E. M. L. S.; PINHEIRO, H. A. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a deficit hídrico e reidratação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* v.48, n.1, p. 9-16, 2013.
- ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da Fotossíntese, *Revista Brasileira de Biociências*, v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.
- ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: some recent advances. *Biotechnology Advances*, v. 28, p. 169-183, 2010.
- ASHARAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, v.51, p. 163-190, 2013.
- BEN AHMED, C.; BEN ROUINA, B.; SENSOY, S.; BOUKHRIS, M.; BEN ABDALLAH, F. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, v. 67, p. 345-352, 2009.
- BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, v. 55, n. 403, p. 1607-1621, 2004.
- BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v. 59, p. 89-113, 2008.
- BISWAL, B. P. N.; JOSHI, M. K.; RAVAL, U. C. BISWAL. Photosynthesis, a global sensor of environmental stress in green plants: stress signaling and adaptation, *Current Science*, v.101, p.47-56, 2011.
- BOGEAT-TRIBOULOT, M. B.; BROSCHE, M.; RENAUT, J.; JOUVE, L.; LE THIEC, D.; FAYYAZ, P.; VINOUCUR, B.; WITTERS, E.; LAUKENS, K.; TEICHMANN, T.; ALTMAN, A.; HAUSMAN, J. F.; POLLE, A.; KANGASJÄRVI, J.; DREYER, E. Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology, and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiology*, 143, 876–892, 2007.
- CALBO, M. E. R.; DE MORAES, J. A. P.V. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). *Revista Brasileira de Botânica*, v.23, n.3, p. 225-230, 2000.
- CARVALHO FILHO, J. L. S.; ARRIGONI-BLANK, M. F.; BLANK, A. F.; RANGEL, M. A. S. Produção de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes ambientes, recipientes e composições de substratos. *Cerne*, v. 9, n.1, p.109-118, 2003.
- COCHARD H, COLL L, LE ROUX X, AMEGLIO T. Unraveling the Effects of Plant hydraulics on Stomatal Closure during Water Stress in Walnut. *Plant Physiology*, v. 128, p. 282-290, 2002.

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, n. 4, p. 705-717, 2015.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J. PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, v. 103, p. 551–560, 2009.

DALMOLIN, A. C. Relações hídricas, trocas gasosas e anatomia foliar de *Vochysia divergens* pohl., espécie invasora no pantanal mato-grossense. 2013. 106 f. Tese (doutorado em Física Ambiental) - Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2013.

DA MATTA, F. M.; RONCHI, C.; MAESTRI, M.; BARROS, R. S. Ecophysiology of coffee growth and production. *Brazilian Journal Plant Physiology*, v. 19, n.4, p.485-510, 2007.

DIAS, M. C.; BRUGGEMANN, W. Limitations os photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes. *Photosynthetica*, v. 48, n.1, p.96-102, 2010.

DIN,J.; KHAN,S.U.; ALI, I.; GURMANI, A. R. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. *Journal Animal Plant Science*, v. 21. p. 78- 82, 2011.

FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 33, n. 1, p. 317–345, 1982.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; CIFRE, J.; MARIANO ESCALONA, J.; GALMES, J.; GULIAS, J.; LEFI, K.; FLORINDA MARTINEZ-CANELLAS, S.; TERESA MORENO, M.; RIBASCARBO, 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*, v. 144, n. 3, p. 273–283, 2004.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; BOTA, J.; GALMÉS, J.; HENKLE, M.; MARTÍNEZCAÑELLAS, S.; MEDRANO, H. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *The New phytologist*, v. 172, n. 1, p. 73–82, 2006.

FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M.; CALDAS, L. S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; KOZOVITS, A. R.; RUNDEL, P.; CORANDIN, V. T. R. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water déficit. *Trees*, v.19, p. 326-335, 2005.

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

- GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *The New phytologist*, v. 175, 81–93, 2007.
- GHANNOUM, O.; CONROY, J. P.; DRISCOLL, S. P.; PAUL, M. J.; FOYER, C. H. & LAWLOR, D. W. Nonstomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C₄ species. *New Phytologist*, v.159, p. 599- 608, 2003.
- GONÇALVES, J.F. de C.; SILVA, C.E.M. da; GUIMARÃES, D.G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.44, p.8-14, 2009.
- HERRERA, A.; TEZARA, W.; MARÍN, O.; RENGIFO, E. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest. *Physiologia Plantarum*, v.134, n.1, p.41–48, 2008.
- HIRAYAMA, T.; SHINOZAKI, K. Research on plant abiotic stress responses in the postgenome era: past, present and future. *The Plant journal: for cell and molecular biology*, v. 61, n. 6, p. 1041-52, 2010.
- KUMAR, A.; SINGH, D. P. Use of physiological indices as a screening technique for drought to tolerance in oilseed Brassica species. *Annual Botany*, v. 81, n.3, p. 413-420, 1998.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima. 2006, 532p.
- LIU, Z. B.; CHENG, R. M.; XIAO, W. F.; GUO, Q. S.; WANG, N. Effect of off-Season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Distylium chinense*. *PloS One*, v. 9, n. 9, p. 1-9, 2014.
- LORENZI, H. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum, 1992, 368p.
- MAGALHÃES FILHO, J. R.; AMARAL, L. R.; MACHADO, D. F. S. P.; MEDINA, C. L.; MACHADO, E. C. Deficiência hídrica, trocas gasosas e crescimento de raízes em laranjeira “Valência” sobre dois tipos de porta enxerto. *Bragantia*, v.67, n. 1, p. 75-82, 2008
- MANZONI, S.; VICO, G.; PORPORATO, A.; KATUL, G. Biological constraints on water transport in the soil–plant–atmosphere system. *Advances in Water Resources*, v. 51, p. 292–304, 2012.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, v. 51, p. 659-668, 2000.
- MEDRANO, H.; ESCALONA, J. M.; BOTA, J.; GULÍAS, J.; FLEXAS, J. Regulation of photosynthesis in C₃ plants in response of progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, v. 89, p. 895-905, 2002.

MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A. A. F.; GOMES, F. P.; AGUILAR, A. G.; MANGABEIRA, P. A. O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ. Environmental and Experimental Botany*, v.50, n.3, p.221–231, 2003.

OLIVEIRA, M. A. J.; BOVI, M. L. A.; MACHADO, E. C.; GOMES, M. M. A.; HABERMANN, G.; RODRIGUES, J. D. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. *Scientia Agricola*, v. 59, p. 59–63, 2002.

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

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of experimental botany*, v. 62, p. 869–882. 2011.

POMPELLI, M. F.; BARATA-LUÍS, R.; VITORINO, H. S.; GONÇALVES, E. R.; ROLIM, E. V.; SANTOS, M. G.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; FERREIRA, V. M.; LEMOS, E. E.; ENDRES, L. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *Biomass and Bioenergy*, v. 34, n. 8, p. 1207–1215, 2010.

REIS, F. O.; CAMPOSTRINI, E. Microaspersão de água sobre a copa: um estudo relacionado às trocas gasosas e à eficiência fotoquímica em plantas de mamoeiro. *Revista Brasileira Agrociência*, v.17, p. 284-295, 2011.

ROHÁČEK, K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*, v. 40, n. 1, p. 13-29, 2002.

SAKAMOTO, A.; MURATA, N. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant and Cell Environ*, v. 25, p.163-171, 2002.

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológicos e fisiológicos das plantas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v. 2, n. 3, p. 287-294, 1998.

SANTOS, M. S.; CARNEIRO, P. I. B.; WOSIACKI, G.; PETKOWICZ, C. L. O.; CARNEIRO, E. B. B. Caracterização físico-química, extração e análise de pectinas de frutos de *Campomanesia xanthocarpa* B. (Gabirola). *Ciências Agrárias*, v. 30, p. 101-106, 2009.

SCALON, S. P. Q.; KODAMA, F. M.; DRESCH, D. M.; MUSSURY, R. M.; PEREIRA, Z. V. Gas exchange and photosynthetic activity in *Hancornia speciosa* Gomes seedlings under water deficit conditions and during rehydration. *Biosci. Journal*, v. 31, p. 1124–1132, 2015.

SEIXAS, G. B. Determinação da transpiração em plantas de Nim Indianos (*Azadirachia Indica* A. Juss) utilizando métodos de estimativa de fluxo de seiva. Dissertação (Mestrado em Física Ambiental) – Universidade Federal de Mato Grosso, MT. 2009. 88p.

SILVA, E. N.; FERREIRA, S. L. S.; FONTENELE, A. V.; RIBEIRO, R. V.; VIÉGAS, R. A.; SILVERIA, J. A. G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *Journal Plant Physiology*, v. 167, p. 1157-1164, 2010.

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

SOFO, A.; DICHIO, B.; XILOYANNIS, C.; MASIA, A. Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. *Plant Science*, v. 166, n. 2, p. 293–302, 2004.

SOUZA, R. P.; MACHADO, E. C.; SILVA, J. A. B.; LAGÔA, A. M. M. A.; SILVEIRA, J. A. G. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany*, v. 51, n. 1, p. 45–56, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia vegetal*. 3.ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 719p.

TANG, A. C.; KAWAMITSU, Y.; KANECHI, M. & BOYER, J. S. Photosynthetic oxygen evolution at low water potential in leaf discs lacking an epidermis. *Annals of Botany*, 89:61- 870. 2002.

TATAGIBA, S. D.; MORAES, G. A. B. K.; NASCIMENTO, K. J. T.; PELOSO, A.F. Limitações fotossintéticas em folhas de plantas de tomateiro submetidas a crescentes concentrações salinas. *Revista Engenharia na Agricultura*, v.22, p.138-149, 2014.

XU, Z.; ZHOU, G.; SHIMIZU, H. Are plant growth and photosynthesis limited by predrought following rewatering in grass? *Journal of Experimental Botany*, v. 60, n. 13, p. 3737–49, 2009.

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

CAPÍTULO III

CRESCIMENTO, ENZIMAS ANTIOXIDANTES E ANATOMIA FOLIAR de
Campomanesia xanthocarpa O. Berg. EM FUNÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO
INTERMITENTE

CRESCIMENTO, ENZIMAS ANTIOXIDANTES E ANATOMIA FOLIAR
DE *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. EM FUNÇÃO DO DÉFICIT
HÍDRICO INTERMITENTE

Resumo

O déficit hídrico promove alterações em todos os níveis funcionais das plantas, muitas vezes acompanhadas de danos, dos quais, não se restabelece, mesmo após a retomada a irrigação. Assim, objetivou-se avaliar o efeito do déficit hídrico sobre o crescimento, atividade enzimática e anatomia foliar de mudas de *Campomanesia xanthocarpa* submetidas ao déficit hídrico e posterior retomada da irrigação. Para a condução do trabalho as mudas foram separadas em dois grupos: 1º Controle - hidratação com 70% da capacidade de retenção de água no substrato e o 2º com a suspensão da irrigação, proteção da precipitação e retomada da irrigação quando a taxa fotossintética apresentou níveis próximos de zero. Foram avaliados parâmetros de crescimento e biomassa, atividade antioxidante de enzimas (Superóxido dismutase - SOD, Catalase - CAT e Peroxidase - POD) e anatomia foliar. O déficit hídrico afetou negativamente o crescimento das mudas que apresentaram reduções em altura, diâmetro do caule e número de folhas. Como resposta ao estresse as mudas investiram na produção de raízes e reduziram o comprimento da parte aérea, apresentam um sistema antioxidante ativo evidenciado pela presença das enzimas SOD e POD que amenizam os danos a membrana celular, comprovado pelo restabelecimento do funcionamento do fotossistema PSII após retomada da irrigação. Ainda, exibem alterações anatômicas na estrutura foliar, como espessamento de epiderme adaxial, parênquima paliçádico e mesófilo, além de promover modificações no formato dos estômatos como forma de evitar a dessecação e manter o metabolismo fotossintético.

Palavras-chave: Suspensão da irrigação, estresse oxidativo, Cerrado, gabioba

5.1 Introdução

As plantas durante seu ciclo de vida encontram-se sujeitas a condições ambientais adversas como o déficit hídrico, o qual limitam seu desenvolvimento e suas chances de sobrevivência. Como consequência deste estresse, respondem com a redução do potencial hídrico, turgescência foliar e fechamento dos estômatos, consequentemente, com uma menor taxa fotossintética que reflete no alongamento (NOGUEIRA et al., 2005) e no crescimento celular (JALEEL et al., 2009).

Normalmente, reduções mínimas no regime hídrico podem reduzir intensamente o crescimento das plantas, mesmo que, em alguns casos não ocorra sintomas típicos nas plantas como a perda da turgescência foliar (SILVA et al., 2008). Neste contexto, as características da estrutura interna das folhas podem ser importantes para determinar o nível de tolerância ao estresse hídrico (BATISTA et al., 2010), bem como, detectar as modificações anatômicas de plantas submetidas a tratamentos que envolvam as condições hídricas, em uma fase anterior ao murchamento foliar (OLIVEIRA et al., 2014).

Dentre estas modificações apresentadas pelo vegetal como forma de adaptar-se as condições estressantes estão o aumento da espessura da epiderme, aumento do número de tricomas, aumento da deposição de cutícula, estômatos em cavidades (criptas estomáticas) (CASTRO et al., 2009), aumento da densidade estomática, redução no tamanho dos estômatos, entre outras.

Além do crescimento e modificações na anatomia foliar, o déficit hídrico promove alterações na fotossíntese que podem impedir com que os fótons sejam absorvidos pelos pigmentos, gerando um dano oxidativo. Com isso, a energia proveniente da excitação das moléculas de clorofila que não foram utilizadas na fotossíntese e nem eliminadas em forma de calor, provocam uma produção de espécies reativas de oxigênio (ERO), que são altamente prejudiciais ao vegetal, uma vez que podem reagir com qualquer molécula da célula e até ocasionar a morte da planta (BARBOSA et al., 2014).

Contudo, é importante ressaltar que os efeitos do déficit hídrico sobre as plantas são bastante variáveis, pois dependem da intensidade, da velocidade de imposição do estresse e do estágio da fase de desenvolvimento (PIMENTEL, 2004). Além disso, a capacidade genética das plantas e o seu potencial de recuperação são fatores determinantes para o desenvolvimento e sobrevivência de cada espécie diante de fatores estressantes como a deficiência hídrica.

A *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. (Myrtaceae), é uma árvore decídua, conhecida popularmente como guabirobeira ou gabiroba de ocorrência nos Biomas Mata Atlântica e Cerrado (savana e lato sensu). Sua importância econômica vem da utilização da madeira para produção de carvão e lenha de boa qualidade, mas principalmente, na apicultura, alimentação humana e medicinal. Os frutos, amarelos ou alaranjados quando maduros, são ricos em Vitamina C, são muito apreciados para consumo in natura e industrialização na fabricação de licores e sorvetes (CARVALHO, 2006).

Embora o crescimento e desenvolvimento de diversas espécies nativas em condições ambientais adversas já tenham sido investigados, informações sobre o comportamento da *C. xanthocarpa* diante a estresses ambientais, como o hídrico, são escassas. Além disso, as características entre o clima e o solo do Cerrado causam uma complexidade de respostas fotossintéticas nas plantas que determinam a adaptação desses vegetais a tal ambiente (PALHARES et al., 2010).

Assim, devido a sua importância econômica e social, é de suma importância conhecer o comportamento da espécie diante a fatores estressantes como hídrico, uma vez que, a água é o principal fator limitante a sobrevivência das plantas. Portanto, o presente trabalho teve por objetivo avaliar o efeito do déficit hídrico sobre crescimento, atividade antioxidante de enzimas e anatomia foliar de mudas de *Campomanesia xanthocarpa* submetidas ao déficit hídrico e posterior recuperação.

5.2 Material e métodos

Frutos de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. foram coletados em áreas remanescentes de Cerrado, localizadas próximo do município de Dourados/MS, no período de 12/2013. Após a coleta, os frutos foram processados manualmente, onde as sementes foram lavadas em água corrente para a eliminação dos resquícios de polpa e enxugadas em folhas de papel Germitest®.

Para obtenção das mudas, procedeu-se a semeadura em tubetes 50 x 190 mm a um centímetro de profundidade contendo Latossolo Vermelho distroférrico, areia e substrato comercial Bioplant® na proporção de 1:1:1, colocando uma semente por tubete. As mudas foram transplantadas para vasos com o mesmo solo e capacidade de 5kg quando atingiram cerca de 15cm, sendo aclimatadas durante 30 dias, com irrigação na capacidade de retenção de água de 70% e mantidas em casa de vegetação com sombrite 40% de sombra. Durante o experimento as plantas foram protegidas da precipitação pluviométrica por cobertura plástica.

No início do experimento (T0), os vasos foram distribuídos em dois lotes sendo: tratamento 1 – Controle, onde a irrigação das plantas ocorreu periodicamente a fim de manter 70% da capacidade de retenção de água e 2 – caracterizado pelo déficit hídrico (DE), mudas com suspensão da irrigação.

Os períodos de avaliação foram seis: T0- início do experimento; 1° F0- quando as mudas com suspensão da irrigação apresentaram níveis próximos de zero da taxa fotossintética (Gomes et al., 2008); 1° S/R: sete dias após a irrigação diária das mudas com EH; 2° F0: quando as mudas com DE apresentaram níveis próximos de zero da taxa fotossintética, após passar por um segundo ciclo de suspensão da irrigação; 2° S/R: sete dias após a irrigação diária das mudas com DE que passaram pelo segundo ciclo de estresse; Final: 90 dias após a retomada da irrigação das mudas anteriormente exposta ao estresse hídrico.

O delineamento utilizado foi o inteiramente casualizado em esquema fatorial com 6 períodos de avaliação (T0, 1° F0, 1° S/R, 2° F0, 2° S/R e 90 dias após retomada da irrigação) x 2 regimes hídricos (controle e déficit hídrico) com quatro repetições, onde cada repetição correspondeu a uma muda.

Para avaliar o efeito do déficit hídrico intermitente, as plantas foram monitoradas a cada dois dias, até que a taxa fotossintética apresentasse níveis próximos

de zero e após a retomada da irrigação diária por uma semana, quando então foram avaliados:

Característica de crescimento e biomassa: Foram coletadas três mudas de cada tratamento por período de avaliação. A altura foi mensurada com uma régua graduada, sendo considerada a distância entre a base do solo e o ápice do caule, e os resultados expressos em centímetros (cm); diâmetro do caule mensurado com auxílio de um paquímetro digital de precisão (0,001 mm) e os resultados expressos em milímetros (mm), número de folhas determinado contando-se o número total de folhas completamente expandidas por planta e o comprimento da parte aérea medido a partir de uma régua graduada e os resultados expressos em centímetros (cm); Os métodos destrutivos foram utilizados para determinar o comprimento de raiz a partir de uma régua graduada e os resultados expressos em centímetros (cm); A massa fresca (parte aérea e raiz), a partir das pesagens de cada órgão fresco em balança analítica de precisão (0,0001g) e Massa seca (Parte aérea e raiz) a partir da secagem de cada órgão em estufa de circulação forçada de ar, regulada à 70°C por 72 horas ou até atingir massa constante, posteriormente pesadas em balança analítica de precisão (0,0001g).

Atividade antioxidante: Para as análises da atividade das enzimas antioxidantes, o extrato foi obtido a partir da homogeneização de 1g de folhas, retiradas de cada tratamento, fragmentada em almofariz, inicialmente na presença de nitrogênio líquido. Em seguida foram adicionados 2 ml de solução de extração, constituída de EDTA 0,1 M em tampão de fosfato de potássio 0,1 M, pH 6,8, contendo 20 mg de PVP (Polivinilpirrolidona), procedendo-se uma nova homogeneização. O homogeneizado foi centrifugado por 20 minutos a 4000 rpm e o sobrenadante coletado, utilizado nas valiações das enzimas catalase – CAT (ANDERSON et al., 1995), peroxidase – POD (MACEDO et al., 2005) e superóxido dismutase – SOD (GIANNOPOLITIS E RIES, 1977; BEAUCHAMP e FRIDOVICH, 1971; DEL LONGO el at., 1993).

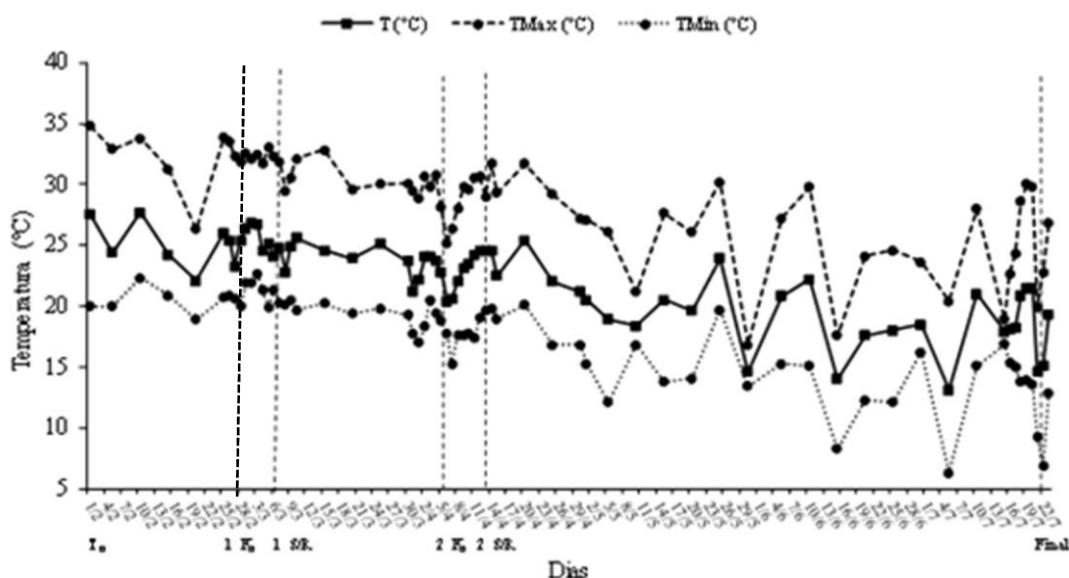
Anatomia foliar: folhas completamente expandidas de cada tratamento em cada período foram seccionadas transversalmente e impressas de forma paradérmica. Os cortes transversais foram realizados a mão livre, em material fresco com lâmina de aço, sendo submetidos à clarificação em hipoclorito de sódio 2%, neutralização em água acética 1%, tríplice lavagem com água destilada e coloração com safrablau (5 mL de solução aquosa de safranina 1% - 95 mL de solução aquosa de azul de Astra 1% - duas gotas de ácido acético glacial), para posterior montagem de lâminas com água glicerinada. A partir desta secção transversal foram determinados a espessura dos seguintes

tecidos/estruturas foliares constituintes do limbo: cutícula adaxial (CA_d μm) e abaxial (CA_b μm), epiderme adaxial (EA_d μm) e abaxial (EA_b μm), parênquima paliçádico (PP μm) e lacunoso (PL μm), nervura central (NC μm) e feixe vascular (FV μm). As impressões paradérmicas foram preparadas no período da manhã, entre 8 e 11 horas, com cola Super Bonder® de amostras da região mediana do limbo na face adaxial e abaxial. Foram determinados: diâmetro polar (DP μm) e diâmetro equatorial dos estômatos (DQ μm), abertura ostiolar (AE μm) e o índice estomático (IE %) calculado por meio da fórmula proposta por Salisbury (1927): $IE = [NE / (CE + NE)] \times 100$, sendo (NE) o número de estômatos e (CE) o número de células da epiderme. O laminário obtido foi fotografado com auxílio de câmera digital Moticam 2000 acoplada ao microscópio óptico. Por meio do programa Motic Image 2000 foram mensurados os tecidos/estruturas e ajustadas escalas nas condições ópticas adequadas.

Os dados foram submetidos a análise de variância e havendo efeito significativo às médias dos tratamentos foram comparados pelo teste t a 5% de probabilidade e as médias dos períodos de avaliação pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade, com auxílio do programa estatístico Sisvar.

Os dados de umidade relativa (UR) e temperatura (C°) durante o período de condução do experimento foram retirados do banco de dados da estação da Embrapa Agropecuária Oeste, Dourados/MS (Figura 1).

(A)



(B)

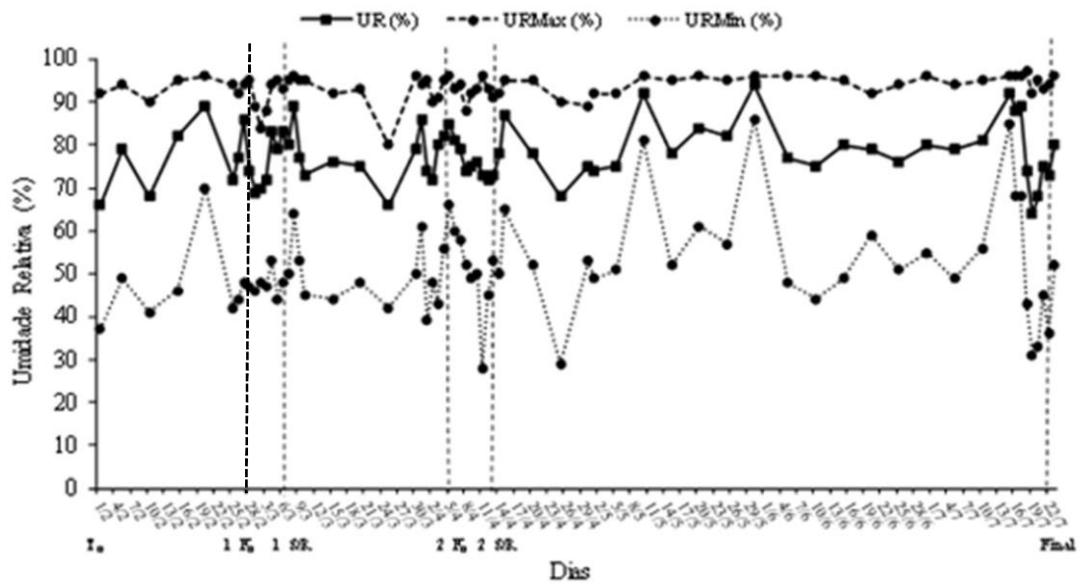


FIGURA 1. Dados médios de temperatura (C°) e umidade relativa (UR) durante os meses de Fevereiro à Julho de 2015.

5.3 Resultados

Monitoramento das características de crescimento

As características de crescimento das mudas de *Campomanesia xanthocarpa* foram influenciados pela interação entre os tratamentos controle e estresse, exceto para altura e diâmetro do colo.

As mudas sob déficit hídrico apresentaram redução no crescimento em altura de 14,32 cm e diâmetro do caule de 3,03 cm, quando comparada ao controle que apresentaram crescimento em altura de 16,41 cm e diâmetro de 3,66 cm nas mudas, com diferenças significativas apenas no final dos 90 dias após a retomada da irrigação (Figura 2).

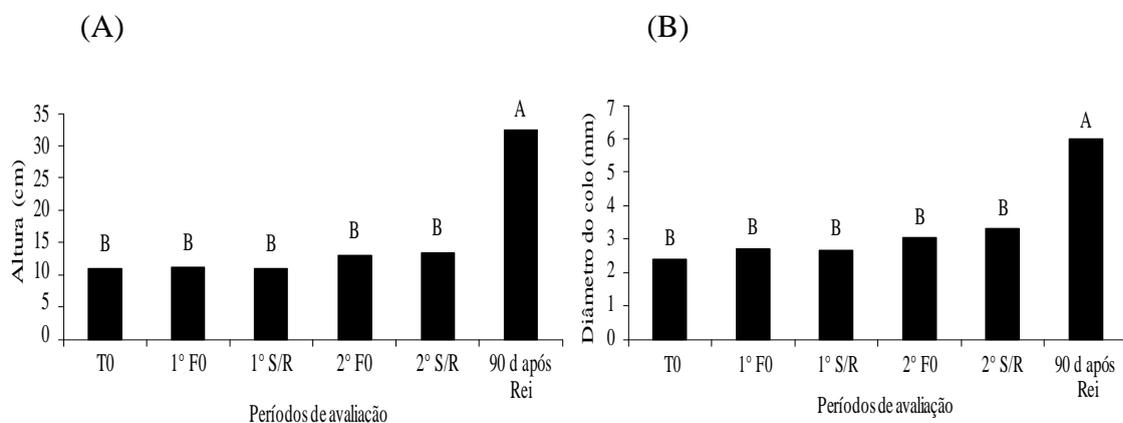


FIGURA 2. Altura (cm) (A) e diâmetro do caule (B) em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Em relação ao número de folhas, as mudas sob déficit hídrico apresentaram redução na emissão de folhas no primeiro ciclo de suspensão da irrigação/retomada da irrigação quando comparada as do controle (Figura 3). Entretanto, no segundo ciclo de S/R, houve uma inversão, e as mudas sob restrição hídrica, apresentaram aumento significativo no número de folhas quando comparado ao controle.

Quanto ao comprimento de raiz as mudas sob déficit hídrico apresentaram um incremento de 32 cm no primeiro ciclo de fotossíntese nula (1 F0) (Figura 4-A), porém, após 90 dias da retomada da irrigação esse incremento foi significativamente inferior ao controle. O comprimento da parte aérea foi reduzido nos períodos de primeiro ciclo de

S/R, 2° F0, 2° S/R e ao final dos 90 dias de retomada da irrigação sendo observados valores médios de 23,7 cm, 20,4 cm, 22 cm e 37 cm respectivamente (Figura 4-B).

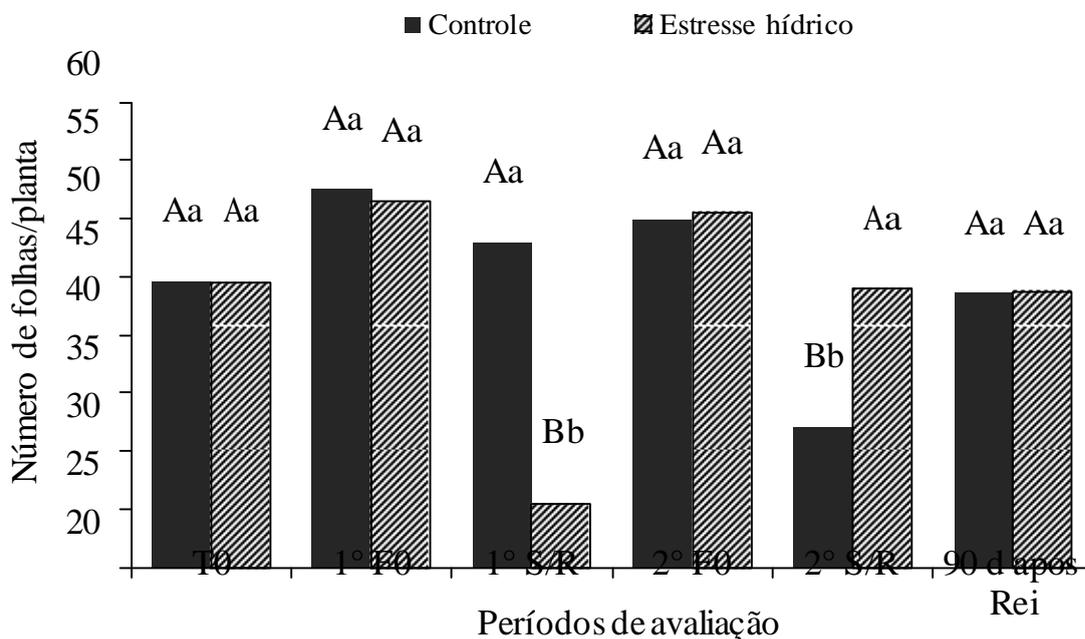


FIGURA 3. Número de folhas em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e letras distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em itálico comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade

Quanto ao acúmulo de biomassa, apenas ao final dos 90 dias de retomada da irrigação foram verificadas diferenças significativas no acúmulo de massa fresca de raiz para as mudas controle (24,12 g) (Figura 4-C). Entretanto a massa fresca da parte aérea foi reduzida nas mudas sob restrição hídrica nos períodos do 1° F0, 1° S/R e 2° F0 com valores médios de 3,46 g, 3,06 g e 6,04 g respectivamente (Figura 4-D). Após 90 dias da retomada da irrigação, não diferiram das mudas controle.

Para a massa seca de raiz, apenas ao final dos 90 dias de retomada da irrigação foi constatado aumento de massa nas mudas anteriormente estressadas com valor de 11,99 g, entretanto inferior ao observado para o controle (Figura 4-E). Entretanto, em relação à massa seca da parte aérea, apenas no 1° S/R foi observada redução nas mudas sob restrição hídrica com valor médio de 1,16 g, ao final dos 90 dias não foram observadas diferenças significativas (Figura 4-F).

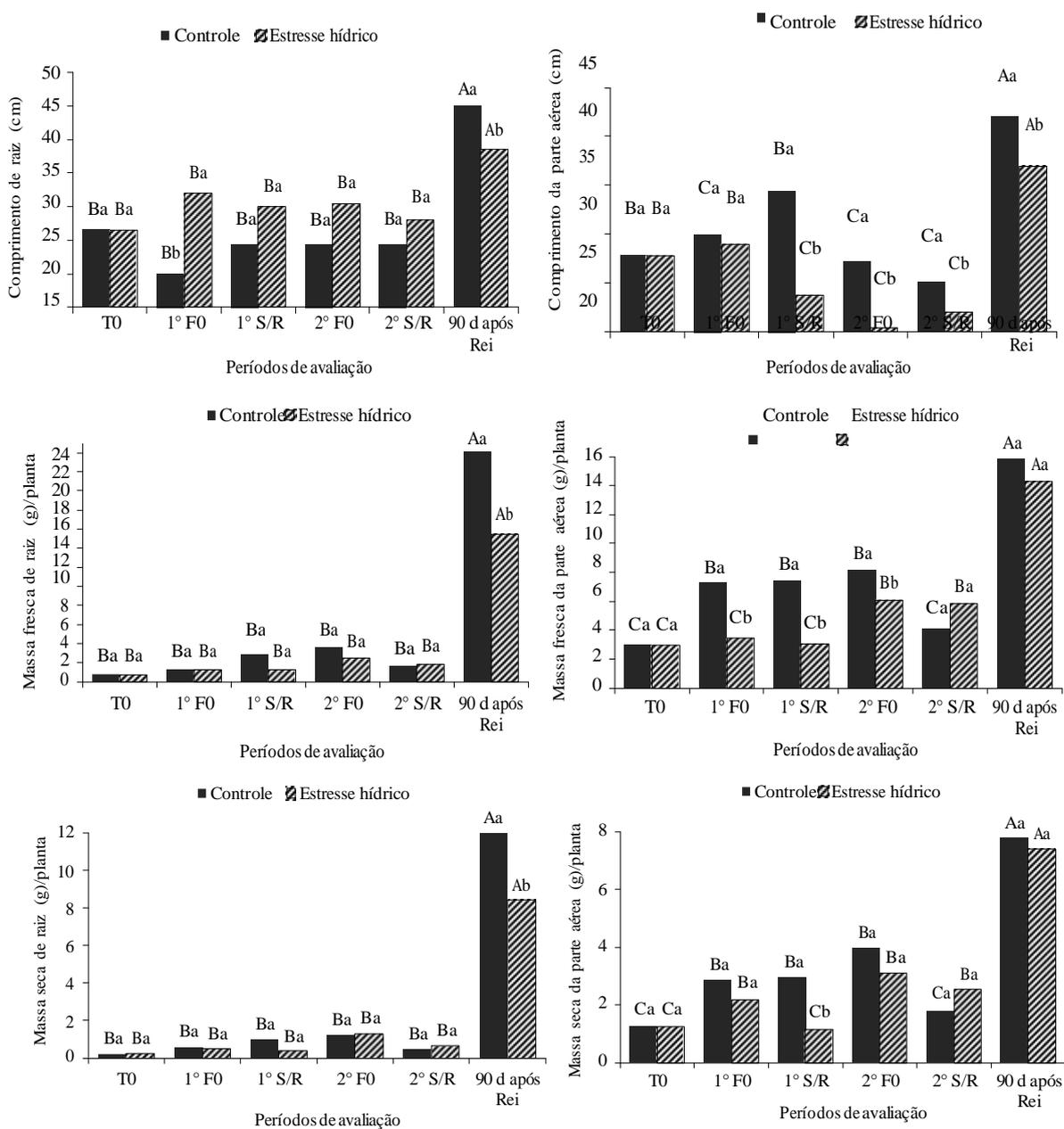


FIGURA 4. Comprimento de raiz (A), parte aérea (B), massa fresca de raiz (C), massa fresca da parte aérea (D), massa seca de raiz (E) e massa seca da parte aérea (F) em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e sendo que médias distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em *itálico* comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Atividade de enzimas antioxidantes SOD e POD

A atividade enzimática da superóxido dismutase (SOD) e da peroxidase (POD) foi influenciada pela interação entre os tratamentos controle e estresse (Figura 5). O déficit hídrico promoveu aumento significativo da atividade enzimática da SOD nas folhas, apresentando níveis de 0,16 mM e 0,35 mM nos períodos de 1° F0 e 2° F0 respectivamente. Foi observado também um aumento expressivo da atividade desta enzima nas folhas das mudas controle no primeiro ciclo de suspensão de irrigação/retomada da irrigação e ao final dos 90 dias (Figura 5-A). No entanto a atividade da SOD na raiz foi maior nos períodos de 1° S/R e ao final dos 90 dias apresentando níveis de 0,023 mM e 0,018 mM respectivamente (Figura 5-B).

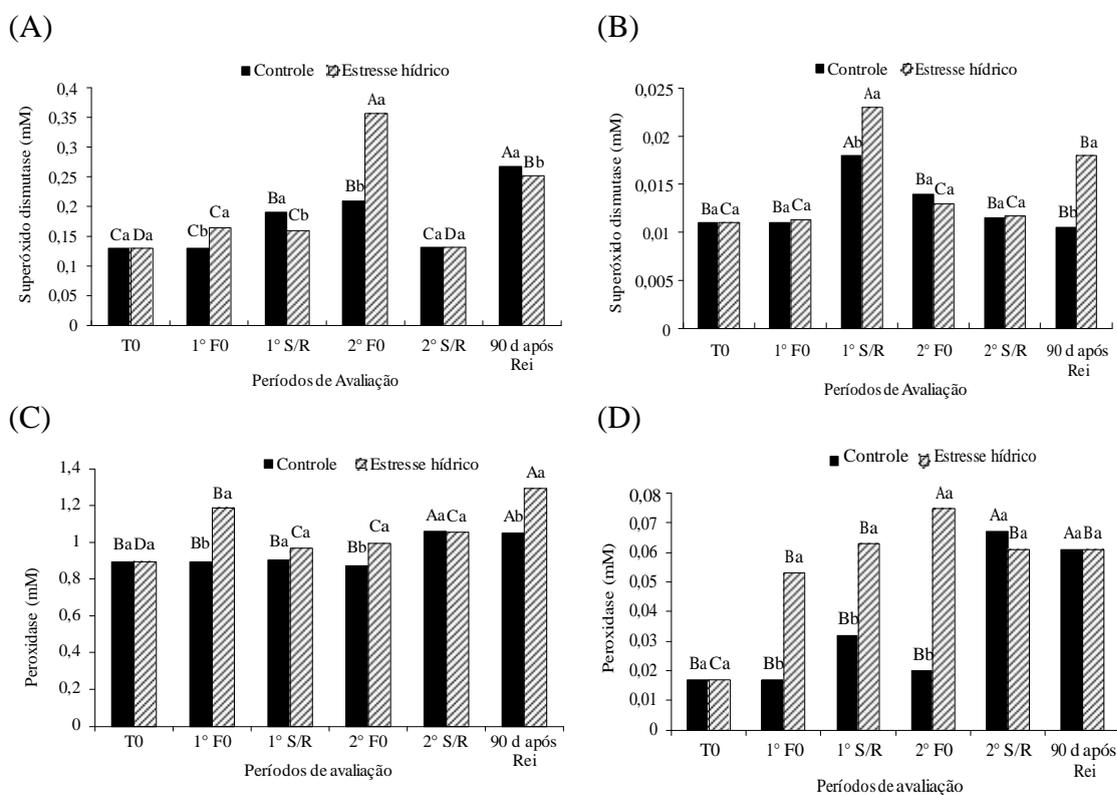


FIGURA 5. Atividade antioxidante das enzimas superóxido dismutase (SOD) nas folhas (A) e nas raízes (B); e da Peroxidase (POD) nas folhas (C) e nas raízes (D) em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e sendo que médias distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em *itálico* comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade

Em relação à atividade da POD nas folhas, foi constatado aumento dos níveis desta enzima nos períodos de 1° F0, 2° F0 e ao final dos 90 dias de retomada da irrigação nas mudas sob déficit hídrico (1,18; 0,99 e 1,29 mM respectivamente) (Figura 5-C). Nas raízes este aumento foi verificado nos períodos de 1° F0, 1° S/R e 2° F0 (Figura 5-D).

Descrição da anatomia foliar

Em secção transversal da região internervural, a epiderme é uniestratificada com cutícula delgada (Figura 6). A nervura mediana em secção transversal (Figura 6-A) apresenta contorno côncavo-convexo, com cutícula delgada, provida de tricomas tectores unicelulares bem agrupados. Adjacente as faces adaxial e abaxial da epiderme ocorrem (Figura 6-B) de uma a duas camadas de colênquima angular, seguida de parênquima clorofiliano. Na região vascular ocorre um único feixe, bicolateral circundado por uma bainha de fibras esclerenquimáticas contínua. Observa-se presença de drusas.

O mesofilo dorsiventral (heterogêneo assimétrico), constituído de uma camada de parênquima paliçádico e de duas a quatro camadas de parênquima lacunoso, sendo observados ocasionalmente idioblastos no parênquima paliçádico (Figura 6-C). A região vascular estão presentes feixes colaterais com bainha esclerenquimática formando um cordão de uma face a outra da epiderme. Observa-se cavidades secretoras dispersas no mesofilo (Figura 6-C).

O pecíolo, em secção transversal, apresenta formato praticamente circular. A epiderme é unisseriada, com tricomas tectores unicelulares esparsos. Adjacente a epiderme observa-se de colênquima angular em faixa contínua. O feixe vascular é bicolateral, circundado por uma bainha esclerenquimática. Observa-se a presença de vários canais secretores.

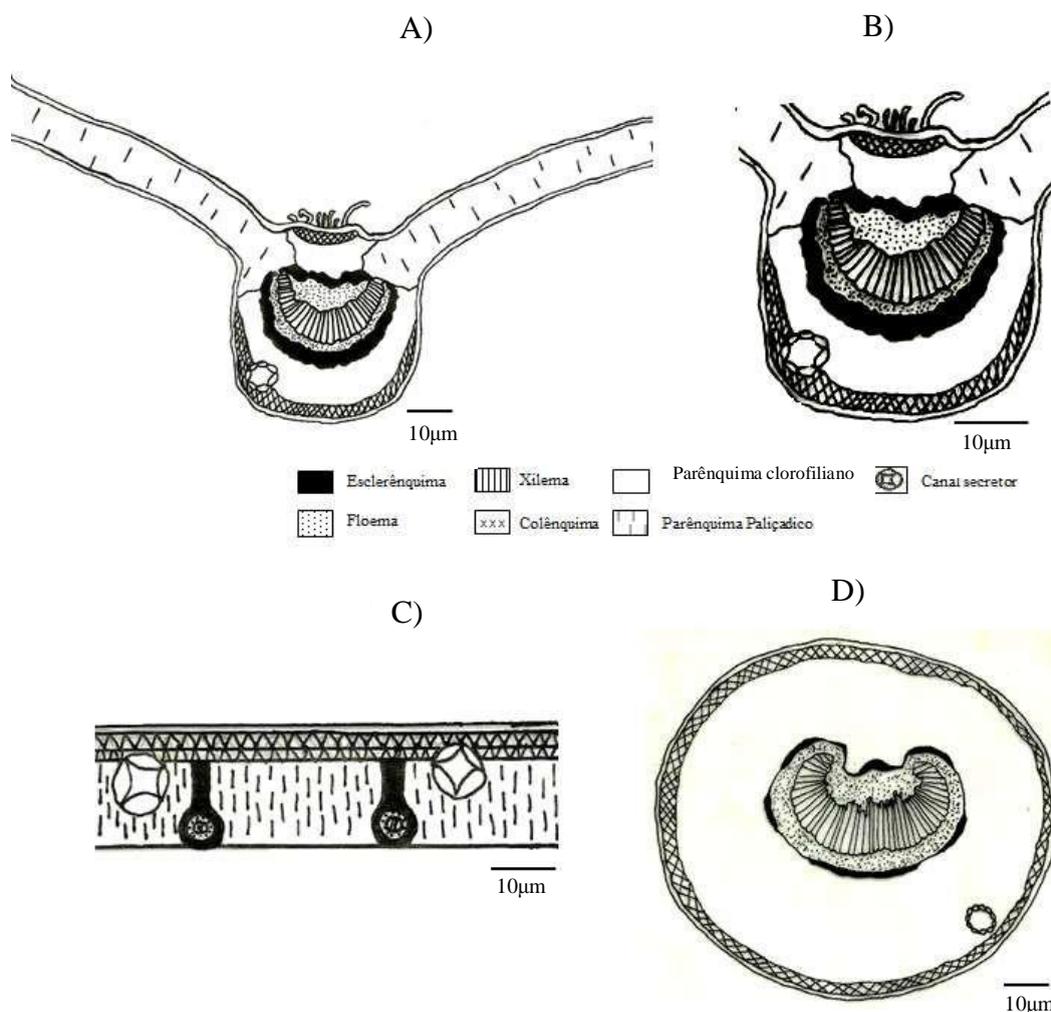


FIGURA 6. Desenho esquemático da secção transversal da lâmina foliar de *Campomanesia xanthocarpa*. (A) Visão geral do Limbo, (B) Nervura central, (C) Mesófilo foliar e (D) Pecíolo. Escala: 10µm

A anatomia foliar das mudas de *Campomanesia xanthocarpa* foi influenciada pela interação entre os períodos de avaliação e as condições de irrigação (Figuras 7, 8 e 9). As mudas sob restrição hídrica apresentaram reduções significativas na espessura da cutícula da face adaxial a partir do primeiro ciclo de fotossíntese nula (1°F0) com valor médio de 1,53 µm que se manteve até o segundo ciclo de suspensão da irrigação/retomada da irrigação (2° S/R). Após 90 dias da retomada da irrigação ocorreu uma inversão, no qual as mudas anteriormente estressadas apresentaram aumento da espessura da cutícula da face adaxial (Figura 7A).

Para cutícula da face abaxial, as mudas sob déficit hídrico apresentaram aumento da espessura apenas no 2° S/R (Figura 7-B).

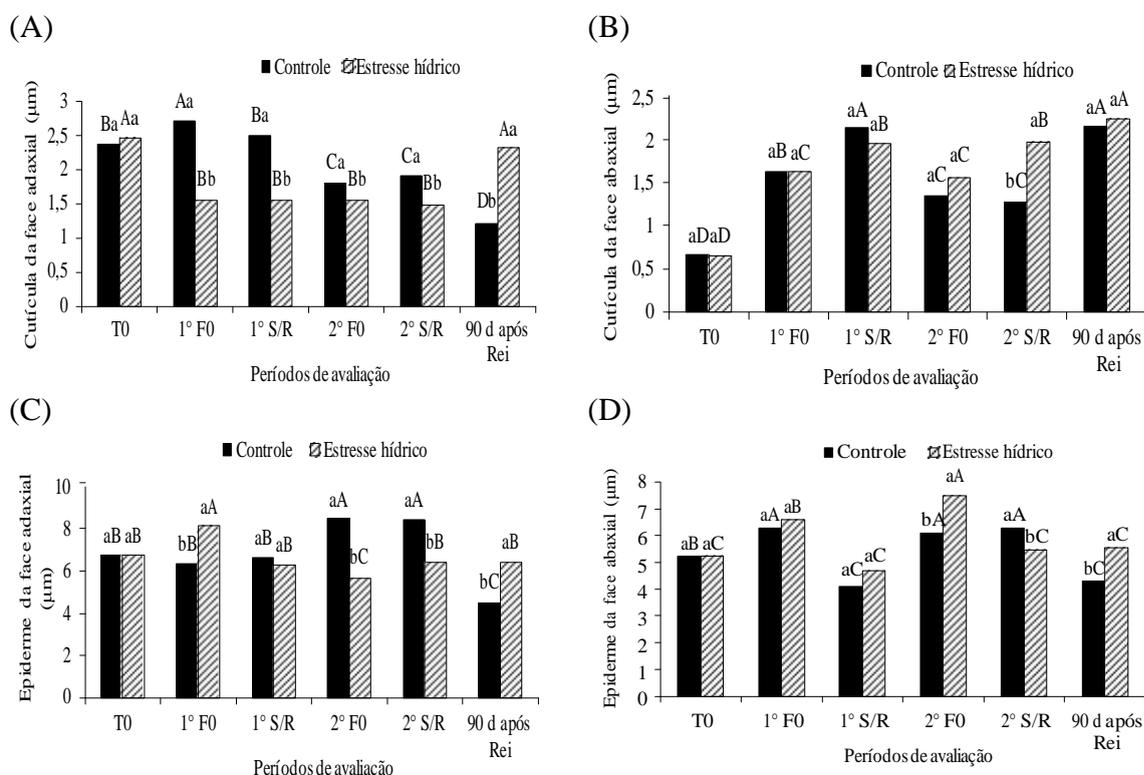


FIGURA 7. Valores médios da espessura (µm) de estruturas/tecidos foliares em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. *Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e sendo que medias distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em itálico comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade

Em relação às faces da epiderme, foi observado aumento nas espessuras das faces adaxial e abaxial promovidas pelo déficit hídrico. Para epiderme da face adaxial este aumento foi constatado nos períodos de 2° F0, 2° S/R e ao final dos 90 dias de retomada da irrigação (7,5 µm, 6,3 µm e 5,5 µm respectivamente) (Figura 7-C). Já para epiderme da face abaxial, nos períodos de 1° F0 e ao final dos 90 dias de retomada da irrigação (Figura 7-D).

Quanto aos parênquimas, as mudas sob restrição hídrica apresentaram reduções na espessura do parênquima paliçádico na 1° F0 e ao final dos 90 dias de retomada da irrigação (Figura 8-A). No entanto, na 2° F0 foi observado aumento da

espessura com valor de 19,3 μm . Para o parênquima lacunoso foram observadas reduções na espessura no primeiro e segundo ciclo de suspensão da irrigação/retomada da irrigação (S/R) e ao final dos 90 dias de retomada da irrigação nas mudas submetidas ao déficit hídrico, quando comparadas com as mudas controle (Figura 8-B).

O déficit hídrico promoveu aumento da região internervural nas folhas das mudas estressadas, sendo observado aumento da espessura de 58,2 μm e 56,6 μm nos períodos de maior estresse hídrico (1° F0 e 2° F0) (Figura 8-C). A espessura da nervura central das mudas estressadas foi reduzida a partir do primeiro ciclo de suspensão da irrigação/retomada da irrigação (1° S/R), apresentando valor médio de 219 μm , permanecendo até os 90 dias após retomada da irrigação (Figura 8-D).

As mudas sob restrição hídrica apresentaram aumento na espessura do feixe vascular nos períodos de 1° F0, 1° S/R e 2° F0 (Figura 8-E). Entretanto, a partir do 2° S/R até o final dos 90 dias após retomada da irrigação, foi observado uma inversão de comportamento, em que, as mudas anteriormente estressadas apresentaram reduções da sua espessura.

A abertura dos ostíolos e o diâmetro polar dos estômatos foram influenciados pela interação entre os períodos de avaliação e as condições de irrigação (Figura 9). Para abertura dos ostíolos as reduções observadas foram constatadas nos períodos de maior estresse hídrico 1° F0 e 2° F0 (0,85 μm e 0,50 μm respectivamente) (Figura 9-A). Em relação ao diâmetro polar, foi verificada redução deste parâmetro na 1° F0, no entanto, no segundo ciclo de fotossíntese nula (2° F0), foi observada uma inversão no comportamento sendo constatado aumento do diâmetro polar dos estômatos nas mudas estressadas em relação às mudas controle (Figura 9-B).

O diâmetro equatorial, foi influenciado pelos fatores isoladamente, sendo os resultados menor nas mudas submetidas ao déficit hídrico, reduzido a partir do primeiro ciclo de suspensão da irrigação/retomada da irrigação permanecendo com valor médio de 2,96 μm até o final do período de avaliação (Figura 9-C e D).

O índice estomático nas mudas estressadas oscilou durante todo período experimental, sendo observado nos períodos de 1° F0, 2° F0 e 2° S/R reduções, e nos períodos de 1° S/R e ao o final dos 90 dias após retomada da irrigação, aumento do índice estomático.

Quanto a relação diâmetro polar/diâmetro equatorial (DP/DE) só foi possível observar diferenças significativas promovidas pelo déficit hídrico a partir do segundo ciclo de fotossíntese nula (Figura 9-F) no qual as mudas sob restrição apresentaram valor

para este parâmetro de 3,62, superior ao observado para as mudas controle, que se mantiveram até o final dos 90 dias após a retomada da irrigação.

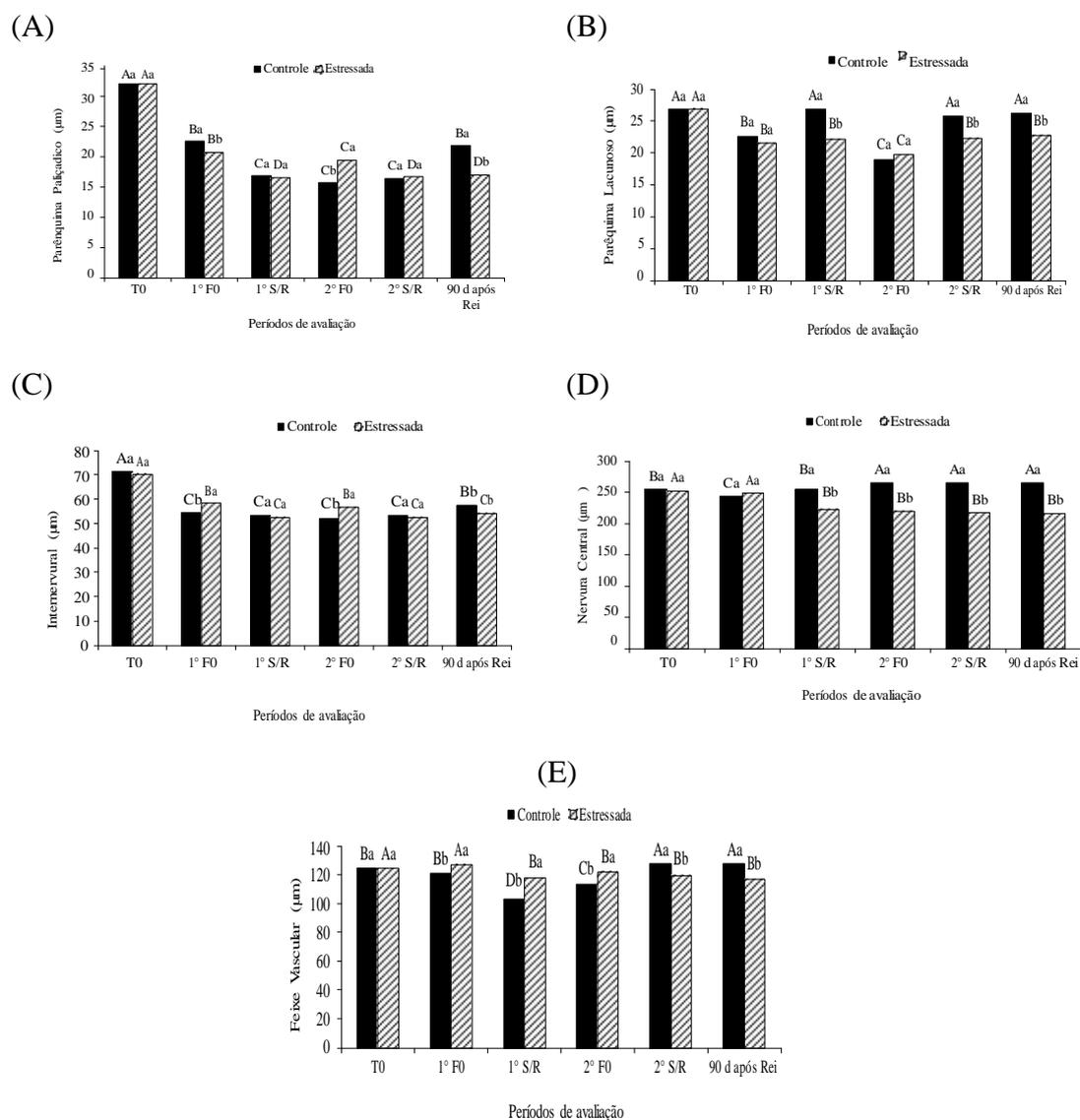


FIGURA 8. Valores médios da espessura (µm) de estruturas/tecidos foliares em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e sendo que medias distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em itálico comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade

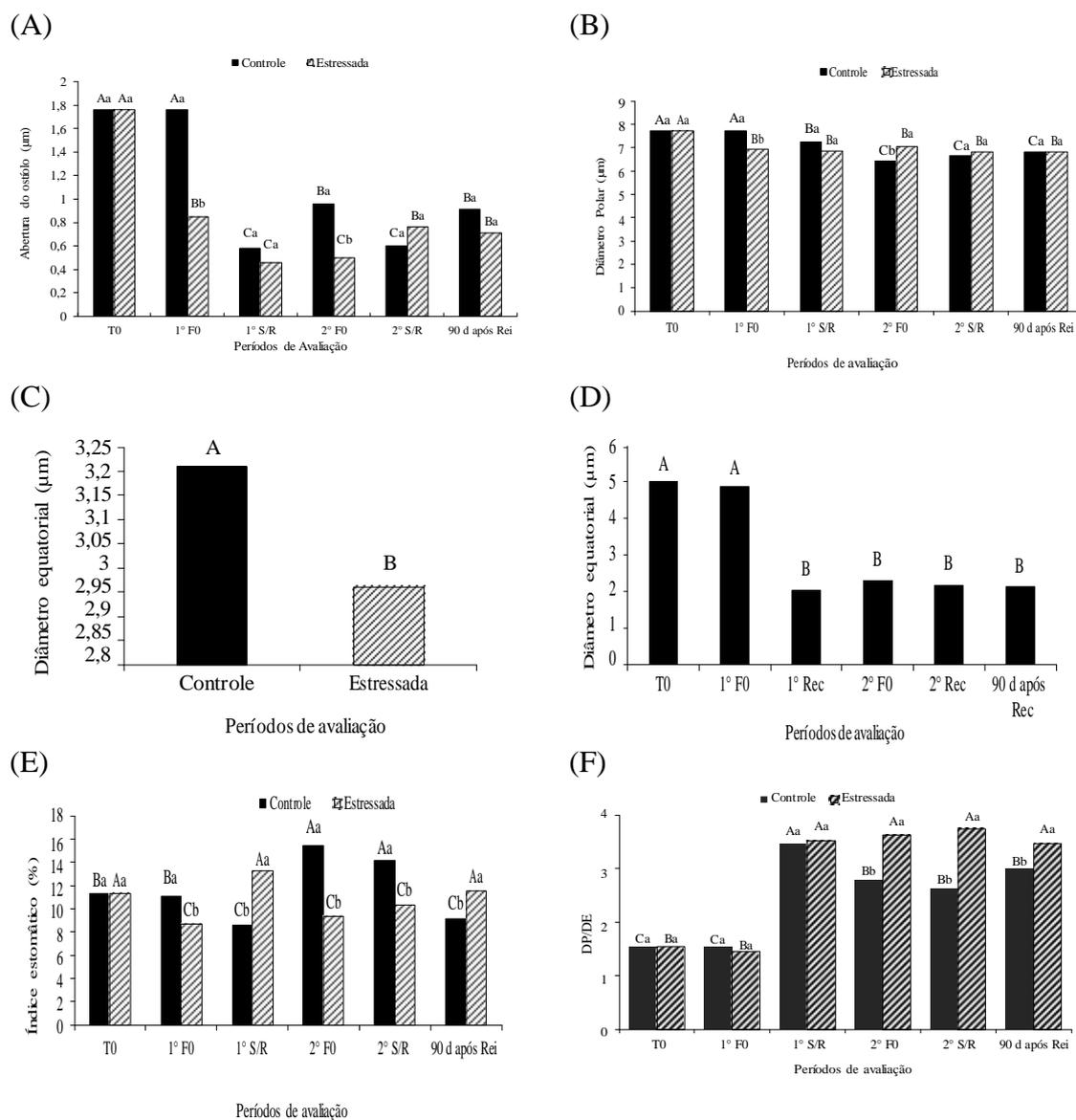


FIGURA 9. Índice estomático (%), espessura (µm) de estruturas dos estômatos e razão diâmetro polar/diâmetro equatorial em função dos períodos de avaliação entre mudas irrigadas de *Campomanesia xanthocarpa* e submetidas a condições de déficit hídrico. Letras minúsculas comparam os diferentes tratamentos (controle e estresse) no mesmo período de avaliação e sendo que médias distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam o tratamento controle nos diferentes períodos de avaliação e letras maiúsculas em itálico comparam o tratamento estresse nos diferentes períodos de avaliação, ambas médias distintas diferem entre si pelo teste Scott-Knott a 5% de probabilidade.

5.4 Discussão

O déficit hídrico afetou negativamente o crescimento das mudas de *Campomanesia xanthocarpa*, que apresentaram redução no diâmetro do caule na altura. Este efeito no desenvolvimento ocorre devido a baixos valores de assimilação de CO₂ pela planta, ocasionadas por limitações decorrentes das mudanças na fisiologia, na anatomia e morfologia das folhas (JALEEL et al., 2009). Estas mudanças, foram evidenciadas através da redução na emissão de folhas novas mesmo após o primeiro ciclo de S/R, provavelmente, reflexo da redução das divisões e expansão das células provocada pela menor disponibilidade de água (MARTINS et al., 2010).

Entretanto, no segundo ciclo de S/R, as mudas mantidas sob restrição hídrica apresentaram maior número de folhas. Este fenômeno é conhecido como endurecimento (hardening) que permite ao vegetal um maior ajustamento osmótico, quando este já tenha sido submetido a um primeiro ciclo de estresse por falta de água. Os solutos acumulados no 1º déficit hídrico não são prontamente assimilados e permitem um maior acúmulo e ajuste osmótico no 2º ciclo de déficit hídrico (KRAMER e BOYER, 1995) permitindo a continuidade dos processos de desenvolvimento.

Como resposta ao déficit hídrico crítico (1º F0), as mudas investiram na produção de raízes como estratégia de adaptação ao estresse, visto que a produção da parte aérea foi reduzida a partir deste momento até o final do período de avaliação. Esse fato pode estar relacionado com a percepção do estresse, através da produção de ácido abscísico (ABA), que induz o crescimento da raiz e estimula a emergência de raízes laterais, enquanto suprime o crescimento foliar. Esta resposta propicia as plantas manter o potencial hídrico foliar elevado mesmo sob deficiência hídrica, o que pode garantir a sobrevivência do vegetal (NOGUEIRA et al, 2005; SILVA et al., 2010; NASCIMENTO, 2011) principalmente em situações de seca, uma vez que as mesmas ampliam suas raízes para regiões mais profundas do solo o que favorece a obtenção de água.

Contudo, após 1º F0, as mudas estressadas cessaram o crescimento das raízes e reduziram o da parte aérea, que se manteve até o final do experimento. Estes efeitos do déficit hídrico sobre o crescimento das mudas se devem alterações no metabolismo com reduções observadas da condutância estomática, taxa de transpiração e fotossíntese (Figuras 5 e 3, Capítulo II), pois, a diminuição da disponibilidade hídrica afeta o crescimento das plantas, por controlar a abertura dos estômatos (ASHRAF, 2010) que bloqueiam o influxo de CO₂ para as folhas, além de reduzir a transpiração como forma

de manter o potencial hídrico da folha, afetando assim a atividade fotossintética e produção de biomassa.

Da mesma forma como o déficit hídrico alterou o padrão de crescimento em altura, raiz e diâmetro das mudas, o estresse reduziu a massa fresca da raiz e parte aérea. Este comportamento pode estar diretamente ligado a mudanças na morfologia observada com menor número de folhas, altura e diâmetro do caule, no entanto, estas mudas não deixaram de acumular massa seca de parte aérea ao mesmo nível do controle.

Situações adversas como reduções da disponibilidade hídrica, causam limitações no desenvolvimento da planta devido a baixos valores na assimilação de CO₂ que comprometem taxas fotossintéticas, contribuindo para o menor acúmulo de biomassa. Todavia, a recuperação da taxa fotossintética após a retomada da irrigação é fundamental para prever a capacidade da planta de resistir ao estresse e prevenir grandes perdas de produção (CHAVES et al., 2009).

No presente estudo, após o 1° S/R a taxa fotossintética foi totalmente recuperada (Figura 3-A, Capítulo II), porém foi o único período em que as mudas reduziram o acúmulo de massa seca da parte aérea, entretanto, foi observado um investimento das mudas no desenvolvimento de raízes no período anterior de estresse (1° F0). Assim, com a redução da condutância estomática, acompanhado das taxas fotossintéticas devido ao menor influxo de CO₂, as mudas priorizaram crescimento das raízes que requer uma maior quantidade de energia, a qual é desviada dos tecidos fotossintéticos em desenvolvimento, que resultou no menor acúmulo de biomassa da parte aérea.

Diante de estresses ambientais, as plantas que exibem tolerância, tendem minimizar danos no seu metabolismo através da regulação da atividade enzimática, mostrando um aumento na atividade destas enzimas que inativam e/ou transformam as espécies reativas de oxigênio (ERO) logo após o estresse.

No presente trabalho, a maior atividade da SOD foi registrada nos períodos de maior estresse hídrico (1° F0 e 2° F0). Este comportamento comprova que esta enzima seja a primeira resposta contra os efeitos tóxicos que a *C. xanthocarpa* apresenta frente ao aumento dos níveis de ERO produzidas pelo déficit hídrico, visto que, em outros trabalhos, o mesmo padrão tem sido observado, no qual a SOD tem desempenhando com eficiência a remoção tóxica do radical superóxido (O₂⁻) gerando H₂O₂ (SILVA et al. 2012; SILVA, 2013; HURA et al., 2015), demonstrando o importante papel desta enzima na

tolerância das plantas a vários estresse abióticos (GILL e TUTTEJA, 2010; SILVA et al., 2016).

Ainda, juntamente com a SOD, foi observada a atividade da POD nas folhas das mudas sob restrição hídrica para mesmos períodos críticos. Provavelmente, tal fato esteja associado ao aumento do nível intracelular de H_2O_2 , proveniente do processo de remoção tóxica do superóxido. Assim, em resposta a atividade da SOD, enzimas secundárias de neutralização são acionadas para proteger e converter o H_2O_2 (PEREIRA et al., 2012) neste caso, a POD por apresentar maior afinidade com tal molécula.

Além disso, o aumento da atividade dessas enzimas antioxidantes decorrentes ao estresse gerado pelo déficit hídrico observados nas mudas *C. xanthocarpa* também foi constatado em outros trabalhos com plantas jovens de *Jatropha curcas* (POMPELLI et al., 2010; SILVA et al., 2010; ARCOVERDE et al., 2011, SILVA et al., 2012), no qual, tal comportamento, foi relacionado a ocorrência de um ajustamento favorável da atividade dessas enzimas ou nova síntese destas proteínas (JIN et al., 2009) como forma de defesa e tolerância das plantas frente ao estresse. Assim, o aumento da atividade antioxidante observado para *C. xanthocarpa* pode ser mais um indicador de resposta ao déficit hídrico que esta espécie apresenta, uma vez que, para minimizar a perda de água, inicialmente, o metabolismo é reduzido devido ao fechamento estomático, porém sabe-se que tal mudança leva ao aumento do estresse oxidativo (ARCOVERDE et al., 2011), sendo este, amenizado pela ação ativa da SOD como primeira linha de defesa a este dano.

Este estresse oxidativo proveniente das mudanças no metabolismo das mudas e do aumento dos níveis intracelular das EROs em função da restrição hídrica, foi observado através da redução dos teores de clorofila, da eficiência quântica do fotossistema II (Fv/Fm) e no metabolismo fotossintético das mudas de *Campomanesia xanthocarpa*. Isso acontece, porque o acúmulo dessas substâncias tóxicas causa degradação de lipídios, ocasionando desintegração da membrana plasmática, no qual perde ou reduz sua funcionalidade, gerando mudanças em sua fluidez (POSCH e BENNETT, 2009) que podem afetar a atividade respiratória e a fotossíntese nos cloroplastos (SCANDALIOS, 2005).

Outro fato relevante foi o aumento da atividade da SOD nas folhas das mudas controle no primeiro ciclo de S/R e ao final dos 90 dias e da POD ao final dos 90 dias das mudas submetidas ao estresse. Tal comportamento pode estar relacionado às mudanças ambientais registradas para estes períodos como à redução da umidade relativa do ar

(Figura 1B) e as baixas temperaturas registradas no final do período de avaliação (Figura 1A).

Na literatura, trabalhos têm sido desenvolvidos com intuito de elucidar o papel das ERO como agentes sinalizadores de estresses ambientais na codificação de genes de defesa, fatores de transcrição, proteínas estruturais e desmistificar sua ação apenas nociva as plantas (APEL e HIRT, 2004; SCANDALIOS, 2005; HURA et al., 2015).

Embora não tenha sido quantificado nesta pesquisa, o peróxido de hidrogênio é uma espécie de ERO que tem sido apontado por desempenhar dois papéis importantes nas plantas: em baixa concentração age como um sinal molecular envolvendo uma sinalização a aclimatação, acionando a tolerância a vários estresses bióticos e abióticos. Em alta concentração, ele causa a morte programada da célula (BHATTACHARJEE, 2012). Dessa forma, o registro da atividade SOD e POD nas mudas de *C. xanthocarpa*, fora dos períodos de restrição hídrica, provavelmente, está relacionada com a presença do superóxido e do peróxido de hidrogênio formados em função das condições ambientais estressantes registradas para os períodos, atuando como agentes sinalizadores destes estresses (SCANDALIOS, 2005), suficientes para promover alterações no funcionamento metabólico das mudas (HURA et al., 2015) (Figuras 3-A e B, Capítulo II), porém em níveis não nocivos para danificar os elementos estruturais das células e ocasionar a morte das plantas.

Já nas raízes, a atividade das enzimas foi inferior aos níveis observados nas folhas e registrada em outros períodos além dos que já tinham sido identificados nas folhas. Isso ocorre por que atividade enzimática pode variar nos diferentes órgãos das plantas em função dos diversificados sítios de atuação de cada enzima. A CAT atua nos peroxissomos, enquanto a ascorbato peroxidase (APX) e as PODs atuam basicamente nos cloroplastos e mitocôndrias; paredes celulares e vacúolo, respectivamente (GECHEV et. al, 2006; JALEEL et. al, 2009) e a SOD no citoplasma, cloroplastos e mitocôndrias (MAIA et al, 2012). Além disso, a produção nas folhas de H_2O_2 nos peroxissomos e cloroplastos diante de estresses ambientais pode ser de 30 a 100 vezes mais rápida do que nas mitocôndrias (FOYER e NOCTOR, 2003; BHATTACHARJEE, 2012). Assim, o registro da maior atividade das enzimas nas folhas do que nas raízes diante do déficit hídrico, indica que a sinalização para defesa frente a este estresse em *Campomanesia xanthocarpa* seja exercida primeiramente nas folhas e depois traduzida para as demais partes da planta.

Ainda sobre as raízes, o registro da atividade antioxidante da SOD e da POD nas mudas estressadas no 1° S/R, assim como já constatado para as folhas, está relacionada à redução da umidade relativa do ar registrada nesse período (Figura 1B). Sabe-se que algumas enzimas são constitutivamente expressas, enquanto outras são induzidas por estresses ambientais, como constatado em estudos em que baixas atividades mostram sintomas de estresse menos graves e as altas, sintomas mais graves (BARBOSA et al., 2014).

Dessa forma, as condições ambientais registradas para este período (1° S/R) induziram a continuidade de proteção ao dano oxidativo realizada pelas enzimas sobre as mudas, frente à produção de novas moléculas tóxicas, uma vez que, a SOD é considerada primeira linha de defesa contra os efeitos tóxicos das espécies reativas de oxigênio (GILL e TUTEJA, 2010; AMADOR et al., 2012). Contudo, o H₂O₂ formado pela SOD precisa ser eliminado, sendo este realizado pela POD por apresentar alta afinidade com H₂O₂ quando em baixas concentrações (GECHEV et al., 2006; JALEEL et al., 2009; LOCATO et al., 2010) justificando dessa forma a presença de ambas enzimas.

Normalmente, uma das respostas mais comuns das plantas submetidas ao déficit hídrico é a produção de uma cutícula foliar mais espessa como forma de reduzir a perda de água pela transpiração, sendo, portanto, um importante mecanismo de tolerância ao déficit hídrico (CASTRO et al., 2009; BATISTA et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2014). Aparentemente este não é o padrão empregado pela *C. xantocarpha*, pois, o déficit hídrico promoveu reduções na espessura cuticular da face adaxial nos períodos de maior estresse (1° F0 e 2° F0) e na face abaxial a espessura permaneceu inalterada provavelmente devido à radiação ser diretamente incidente sobre a face adaxial.

Em relação às faces da epiderme, pode-se observar que primeiramente como resposta ao déficit hídrico a *C. xantocarpha* promove o aumento da espessura da epiderme da face abaxial como estratégia para aumentar a resistência contra a perda de água, justamente, por se tratar de uma folha hipoestomática. Em paralelo, foi observado uma tendência de aumento na espessura da epiderme da face adaxial a partir 2° F0 permanecendo até o final do período de avaliação. Tal mudança, na espessura da epiderme adaxial, provavelmente, está relacionada com a defesa da planta contra dessecação e proteção às células parenquimáticas clorofiladas (OLIVEIRA et al., 2014).

Outra modificação, inicialmente observada na anatomia foliar da *C. xantocarpha* em função da deficiência hídrica severa (1° F0), foi a redução da espessura do parênquima paliçádico, provavelmente, devido à redução dos espaços intercelulares

(CHARTZOULAKIS et al., 2002). Tal modificação refletiu na redução do crescimento das mudas em altura e diâmetro (Figuras 2ª, B, C e D) devido a diminuição da capacidade fotossintética (Figura 3-A, Capítulo II), uma vez que, o parênquima paliçádico está intimamente relacionado com a maior fixação de CO₂ com uma abertura dos estômatos em curto espaço de tempo (CASTRO et al., 2009).

Após o 1º S/R, as mudas apresentaram alterações na espessura do parênquima que se igualaram ao controle, contudo, quando expostas novamente ao déficit hídrico (2º F0), as mudas apresentaram aumento da espessura do parênquima paliçádico, sendo este comportamento inverso ao verificado no primeiro período crítico (1º F0). Acredita-se que esta transição estrutural, possa estar relacionada também ao aumento da epiderme da face adaxial ocorrida no mesmo período, como estratégia da espécie de proteger os tecidos internos contra dessecação e assim favorecer a atividade fotossintética protegendo os tecidos clorofilianos.

Quanto ao parênquima lacunoso, não foi observada nenhuma modificação estrutural promovida pelo déficit hídrico, mesmo comportamento foi observado para as mudas *Coffea arabica* L. Siriema (MELO et al., 2014), no entanto, nos períodos de reirrigação e ao final dos períodos de avaliação foram observadas reduções no parênquima. Na literatura, observa-se comportamentos distintos aos observados neste estudo, como aumento da espessura do parênquima promovidas pelo déficit hídrico (NASCIMENTO et al., 2006; BATISTA et al., 2010; TRUTIJILLO et al., 2013) e reduções na estrutura do parênquima em função da restrição hídrica (CHARTZOULAKIS et al., 2002; OLIVEIRA, et al., 2014).

Sendo assim, acredita-se que a manutenção do parênquima lacunoso da *C. xantocarpa* sem nenhuma alteração frente ao déficit hídrico, seja, devido ao investimento da espécie no espessamento da epiderme da face adaxial (Figura 8C) como forma de proteger os tecidos clorofilianos da dessecação por estarem diretamente ligados a fotossíntese. Entretanto, as alterações observadas nos períodos de reirrigação e ao final dos 90 dias de avaliação provavelmente estão relacionadas as condições climáticas registradas para os períodos (Figura 1-Ae B), que podem ter promovido tal mudança estrutural.

A redução da disponibilidade hídrica (1º F0 e 2º F0) favoreceu o aumento da espessura do mesófilo (região internervural) da *C. xantocarpa*. Em via de regra, as plantas como forma de tolerar o déficit hídrico tendem a reduzir os espaços intercelulares como alternativa de diminuir a evaporação da água e garantir a eficiência no uso da água

(SILVA et al., 2001; TEZARA et al., 2011) levando a compactação do mesofilo. Desta maneira, o comportamento oposto observado em *C. xantocarpa* apresentando aumento do espessamento do mesofilo, da epiderme adaxial e do parênquima paliçádico, sob deficiência hídrica, são um indicativo de estratégias da espécie para manter a capacidade fotossintética através da redução da resistência do mesófilo ao dióxido de carbono e de evitar a dessecação por meio da absorção, canalização e dispersão da luz.

Em se tratando da nervura central, as mudas sob déficit hídrico apresentaram reduções a partir do 1º S/R, e este comportamento se manteve até o final do período de avaliação. No entanto, a restrição hídrica promoveu aumento do feixe vascular nos períodos mais críticos de estresse (1º F0 e 2º F0).

Geralmente, como forma de evitar a dessecação, as plantas aumentam a capacidade de condução pela ampliação da região da nervura central (LARCHER, 2006; SACK e HOLBROOK, 2006), do mesmo modo que a reduzem, como estratégia de proteger o sistema hidráulico. Sendo assim, acredita-se que a redução da nervura central, foi o mecanismo adotado pela espécie para evitar danos hidráulicos e, ao mesmo tempo favorecer o fluxo de fotossintatos e água pela expansão observada do feixe vascular como tentativa de manter o metabolismo diante do estresse.

Em relação aos estômatos, foi observado que o déficit hídrico promoveu alterações que refletiram na redução da abertura ostiolar, nos diâmetros polar e equatorial. Na literatura, tais modificações (densidade, índice, abertura, tamanho, diâmetros) estão relacionadas com a regulação das trocas gasosas sob situações de estresse (CASTRO et al, 2005; CASTRO et al., 2009; SOUZA et al. 2010) no qual, folhas que apresentam estômatos menores em condições de restrição hídrica, possuem maior capacidade de eficiência no uso da água, por apresentarem um menor tamanho dos poros estomáticos, condicionando assim, uma menor perda de água por transpiração (BOEGER e WISNIEWSKI, 2003).

No caso da *C. xantocarpa*, a redução no tamanho do estômatos foi mais uma estratégia adotada pela espécie para evitar a perda de água diante do estresse, comportamento este, comprovado pela redução da taxa transpiratória que ocorreu antecipadamente a da fotossíntese (Figura 3, Capítulo II), indicando ainda, que a diminuição observada para abertura ostiolar, apresenta maior efeito sobre a difusão da água, do que sobre a difusão de CO₂, podendo desse modo, manter o influxo de CO₂ e uma menor perda de água pela transpiração (KERBAUY, 2004).

Além da redução no tamanho dos estômatos, as mudas sob déficit hídrico apresentaram aumento do índice estomático no 1° S/R e ao final dos 90 dias após a reirrigação e, ainda, a relação DP/DE foi superior nas mudas estressadas a partir do 2° F0 e, se mantiveram até o final dos 90 dias após a reirrigação. Estes resultados, juntamente com outras modificações nas estruturas da folha já evidenciadas, indicam que *C. xantocarpa* ao ser submetida a situação de restrição hídrica severa promove adaptações em sua anatomia foliar, porém, algumas destas alterações, por serem em nível estrutural e irreversíveis, demandam tempo, como a diferenciação das células epidérmicas em novos estômatos (CASSON e GRAY, 2008), evidenciada somente a partir do 1° S/R pelo aumento do índice estomático.

No presente estudo, o aumento da relação DP/DE observada para as plantas estressadas, demonstram que os estômatos, adquiriram uma morfologia mais elíptica em relação às plantas mantidas sob irrigação, como forma de reter ao máximo a água existente em seu interior (MELO et al., 2014). Essa modificação na anatomia foliar promovida pela espécie na busca de maior funcionalidade dos estômatos, juntamente com outras alterações como espessamento da epiderme da face adaxial, parênquima paliçádico e mesófilo podem servir como um indicador de reposta de tolerância das plantas quanto ao seu estado hídrico.

Aos 90 dias, as mudas que foram submetidas ao déficit hídrico e posterior retomada da irrigação, apresentavam maior cutícula e epiderme das faces adaxial e abaxial, índice estomático e relação diâmetro polar/equatorial quando comparadas ao controle. Tais características, comprovam o valor adaptativo da planta em investir na proteção dos tecidos clorofilianos e reduzir a transpiração por meio de uma cutícula e epiderme mais espessa e principalmente em manter o máximo possível o conteúdo de água em seu interior através de uma modificação estrutural dos estômatos evidenciados pelo índice estomático e pela relação DP/DE. E que, embora não tenha sido significativa, foi observado aumento do parênquima lacunoso a partir do 2° F0 até o final dos 90 dias de avaliação, sugerindo que inicialmente a prioridade da espécie seja a manutenção da turgescência como forma de manter o metabolismo, mesmo que reduzido e, que talvez com um período maior de avaliação as plantas podem intensificar ou recuperar completamente os parâmetros do metabolismo fotossintético.

5.5 Conclusões

Campomanesia xanthocarpa apresenta como primeira linha de resposta ao déficit hídrico à redução da abertura ostiolar, produzindo mudas menores em altura, diâmetro do caule e número de folhas.

Como resposta ao estresse *Campomanesia xanthocarpa* em sua fase jovem investe na produção de raízes e reduz o da parte aérea, apresentando um sistema antioxidante ativo comprovado pela atividade das enzimas Superóxido dismutase e Peroxidase.

Além disso, as mudas de *Campomanesia xanthocarpa*, exibem alterações anatômicas na estrutura foliar, como espessamento de cutícula, epiderme, parênquima paliçádico e mesófilo, ainda, alterações no formato dos estômatos, no índice estomático e diâmetro dos estômatos como forma de minimizar a perda de água.

5.6 Referências bibliográficas

- ACHTEN W. M. J., MAES M. H., REUBENS B., MATHIJS, E., SINGH, V. P., VERCHOT, L., MUYS B. Biomass production and allocation in *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Biomass Bioenergy*, v. 34, n. 5, p. 1-10, 2010.
- ANDERSON, M. D.; PRASAD, T. K.; STEWART, C. R. Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase, and glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotylus of maize seedlings. *Plant Physiology*, v. 109, n. 4, p. 1247-1257, 1995.
- AMADOR, M. L.; SANCHO, S.; BIELSA, B.; GOMES-APARISI, J.; RUBIOCUBETAS, M. J. Physiological and biochemical parameters controlling waterlogging stress tolerance in *Prunus* before and after drainage. *Physiologia Plantarum*, v. 144, p. 357-368, 2012.
- ARCOVERDE, G. B.; RODRIGUES, B. M.; POMPELLI, M. F.; SANTOS, M. G. Water relations and some aspects of leaf metabolism of *Jatropha curcas* young plants under two water deficit levels and recovery. *Brazilian Society of Plant Physiology*, v. 23, n. 2, p. 23-130, 2011.
- ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: some recent advances. *Biotechnology Advances*, v. 28, p. 169-183, 2010.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, v. 55, p. 373-399, 2004.
- BARBOSA, M. R.; DE ARAÚJO, M. M.; WILLADINO, S. L.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. *Ciência Rural*, v. 44, n. 3, 2014.
- BATISTA, L.A.; GUIMARÃES, R. J.; PEREIRA, F. J.; CARVALHO, G. R.; CASTRO, E. M. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. *Revista Ciência Agronômica*, v. 41, n. 3, p. 475-481, 2010.
- BHATTACHARJEE, S. The Language of reactive oxygen species signaling in plants. *Journal of Botany*, 2012. doi:10.1155/2012/985298.
- BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, v. 44, n. 1, p. 276-287, 1971.
- BOEGER, M.R.T.; WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 26, p. 61-72, 2003.
- CASSON, S.; GRAY, J. E. Influence of environmental factors on tomato development. *New Phytologist*, v. 178, n. 1, p.9-23, 2008.

CASTRO, E.M.; PINTO, J.E.B.P.; MELO, H.C.; SOARES, A.M.; ALVARENGA, A.A.; LIMA JÚNIOR, E.C. Aspectos anatômicos e fisiológicos de plantas de guaco submetidas a fotoperíodos. *Horticultura Brasileira*, Brasília, v.23, n.3, p.846-850, 2005.

CASTRO, E.M.; PEREIRA, F.J.; PAIVA, R. *Histologia vegetal: estrutura e função dos órgãos vegetativos*. Lavras: UFLA, 2009. 234p.

CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; KOFIDIS, G.; BOSABALIDIS, A.; NASTOU, A.; Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, v.95, p.39–50, 2002.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J. PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, v. 103, p. 551–560, 2009.

DEL LONGO, O. T.; GONZÁLEZ, C. A.; PASTORI, G. M.; TRIPPI, V. S. Antioxidant defenses under hyperoxygenic and hyperosmotic conditions in leaves of two lines of maize with differential sensitivity to drought. *Plant Cell Physiology*, v. 34, n. 7, p. 1023-1028, 1993.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiologia Plantarum*, v. 119, p. 355-364, 2003.

GECHEV, T. S.; BREUSEGEM, F. V.; STONE, J. M.; DENEV, I.; LALOI, C. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. *BioEssays*, v. 28, p. 1091-1101. 2006.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases I Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, v. 59, n. 2, p. 309-314, 1977.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 48, p. 909-930, 2010.

HURA, T.; HURA, K.; OSTROWSKA, A; DZIURKA, K. Rapid plant rehydration initiates permanent and adverse changes in the photosynthetic apparatus of triticale. *Plant and Soil*, v. 397, n. 1, p. 127-145, 2015.

JALEEL, C.A.; MANIVANNAN, P.; WAHID, A.; FAROOQ, M; AL-JABURI, H.J.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R.; Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture & Biology*. v. 11, p. 100-105, 2009.

JIN, X.; HUANG, Y.; ZENG, F.; ZHOU, M.; ZHANG, G. Genotypic difference in response of peroxidase and superoxide dismutase isozymes and activities to salt stress in barley. *Acta Physiology of Plant*, v. 31, p. 1103-1109, 2009.

KERBAUY, G.B. *Fisiologia Vegetal*. Editora Guanabara Koogan, São Paulo. 2004.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. Evolution and agriculture. In: KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. (Eds.). Water relations of plants and soils. San Diego: Academic, 1995. p. 377-404.

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima, 2006. 532p.

LISAR, S. Y. S.; MOTAFAKKERAZAD, R.; HOSSAIN, M. M., RAHMAN, I. M. M. Water stress in plants: Causes, effects and responses. In: Water Stress, Edited by: Ismail M. M. Rahman and Hiroshi Hasegawa. Rijeka, Croatia: In Tech, p.1-14, 2012.

LOCATO, V.; PINTO, M. C; PARADISO, A.; DE GARA, L. Reactive oxygen species and ascorbateglutathione interplay in signaling and stress responses. In: S. Dutta Gupta, Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, p. 45-64, 2010.

MACEDO, G. A.; PASTORE, G. M.; SATO, H. H.; PARK, Y. K. *Bioquímica Experimental de alimentos*. São Paulo: Livraria Varela, 2005, 187 p.

MAIA, J. M.; SILVA, S. L. F.; VOIGT, E. L.; MACEDO, C. E. C.; PONTE, L. F. A.; SILVEIRA, J. A. G. Atividade de enzimas antioxidantes e inibição do crescimento radicular de feijão caupi sob diferentes níveis de salinidade. *Acta Botanica Brasilica*, v. 26, n. 2, p. 342-349, 2012.

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*, v. 38, n. 1, p.25-33, 2014.

NASCIMENTO, E. A.; OLIVEIRA, L. E. M.; CASTRO, E. M.; DELÚ FILHO, N.; MESQUITA, A. C.; VIEIRA, C. V. Alterações morfofisiológicas em folhas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) consorciado com seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Ciência Rural*, v. 36, n. 3, p. 852-857, 2006.

NASCIMENTO, H. H. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, E. C.; SILVA, M. A. Análise do crescimento de mudas de Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes níveis de água do solo. *Revista Árvore*, v. 35, n. 3, Edição Especial, p. 617-626, 2011.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B.; SILVA, E. C. Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T. Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, p. 22-31, 2005.

OLIVEIRA, N. K.; DE CASTRO, E. M.; GUIMARÃES, R. J.; PIEVE, L. M.; BALIZA, D. P.; MACHADO, J. L.; FREITAS, T. Anatomia foliar de cafeeiros implantados com o uso de polímero hidrorretentor. *Coffee Science*, v. 9, n. 2, p. 258-265, 2014.

PALHARES, DARIO.; FRANCO, AUGUSTO CÉSAR.; ZAIDAN, LÍLIAN BEATRIZ PENTEADO. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. *Brazilian Journal of Biosciences*, v. 8, n. 2, p. 213-220, 2010.

PEREIRA, J. W. L.; MELO FILHO, P. A.; ALBUQUERQUE, M. B.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SANTOS, R. C. Mudanças bioquímicas em genótipos de amendoim submetidos a déficit hídrico moderado. *Revista Ciência Agronômica*, v. 43, n. 4, p. 766-773, 2012.

PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. Rio de Janeiro: Seropédica, 2004. 191 p.

POMPELLI, M. F.; BARATA-LUÍS, R.; VITORINO, H. S.; GONÇALVES, E. R.; ROLIM, E. V.; SANTOS, M. G.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; FERREIRA, V. M.; LEMOS, E. E.; ENDRES, L. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *Biomass and Bioenergy*, v. 34, n. 8, p. 1207-1215, 2010.

POSCH, S.; BENNET, L. Photosynthesis, photochemistry and antioxidative defence in response to two drought severities and with re-watering in *Allocasuarina luehmannii*. *Plant Biological*, v. 11, p. 83-93, 2009.

SACK, L.; HOLBROOK, N. M. Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology*, v. 57, p. 361-381, 2006.

SALISBURY, E.J., 1927. On the Causes and Ecological Significance of Stomatal Frequency, with Special Reference to the Woodland. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, v. 216, p. 1-65, 1927.

SCANDALIOS, J.G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, v. 38, p. 995-1014, 2005.

SILVA, H.; ACEVEDO, E.; SILVA, P. Anatomia del tejido fotosintético de diez taxa de *Opuntia* establecidos en el secano árido mediterráneo de Chile. *Revista Chilena de História Natural*, v. 74, p. 341-351, 2001.

SILVA, A. C. et al. Produtividade e potencial hídrico foliar do cafeeiro Catuaí, em função da época de irrigação. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v. 12, n. 1, p. 21-25, 2008.

SILVA, E. N.; FERREIRA-SILVA, S. L.; FONTENELE, A. V.; RIBEIRO, R. V.; VIEGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G.. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *Journal Plant Physiology*, v. 167, p. 1157-1164, 2010.

SILVA, E.N. et al. Coordinate changes in photosynthesis, sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress. *Biomass and Bioenergy*, v.45, p.270-279, 2012.

SILVA, L. D. 2013. Alterações fisiológicas e bioquímicas em genótipos de *Jatropha curcas* L. submetidos ao déficit hídrico. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Iheus, Bahia. 56p

SILVA, P. A.; OLIVEIRA, I. V.; RODRIGUES, K. C. B.; COSME, V. S.; BASTOS, A. J. R.; DETMANN, K. S. C.; CUNHA, R. L.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; DAMATTA, F. M.; PINHEIRO, H. A. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. *Trees*, v. 30, p. 203–214, 2016.

SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; DA SILVA JUNIOR, J. M.; PARENTONI, S. N. Leaf plasticity in successive selection cycles of ‘Saracura’ maize in response to periodoc soil flooding. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 46, n. 1, 16-24, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia vegetal*, 5ª edição Internacional. Ed. Artmed. 954 p., 2013.

TEZARA, W.; COLOMBO, R.; CORONEL, I.; MARIN, O.; Water relations and photosynthetic capacity of two species of *Calotropis* in a tropical semi-arid ecosystem. *Annals of Botany*, v.107, p. 397–405, 2011.

TRUJILLO, I.; RIVAS, M.; CASTRILLO, MARISOL. Leaf recovery responses during rehydration after water deficit in two bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars. *Journal of Plant Interactions*, v. 8, n. 4, p. 360-369, 2013.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sob as condições de déficit hídrico a que foram expostas, pode se observar que o grupo de plantas de *C. xanthocarpa* expressaram importantes características de valor adaptativo em sua fase jovem, como controle dos estômatos, maior alocação de fotoassimilados para produção de raízes, redução da parte aérea, sistema antioxidante ativo comprovado pela atividade das enzimas Superóxido dismutase e Peroxidase e alterações anatômicas na estrutura foliar, como espessamento de cutícula, epiderme, parênquima paliádico e mesófilo, além de alterações no formato dos estômatos, no índice estomático e diâmetro dos estômatos como forma de minimizar a perda de água.

Os relatos sobre o comportamento e as respostas de espécies nativas a fatores de estresse como a deficiência hídrica ainda são restritos, dessa forma, este estudo pode contribuir com informações valiosas com respostas sobre o comportamento e mecanismos adotado pela espécie frente as diferentes disponibilidades hídricas, visando a produção de mudas, o manejo da espécie e a exploração sustentável.

Em novos trabalhos com a *C. xanthocarpa*, sugere-se avaliar a recuperação das características do metabolismo fotossintético por um período maior e controlar outros fatores.