



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

**RESPOSTAS AO DÉFICE HÍDRICO DE QUATRO LEGUMINOSAS ARBÓREAS, COM
USO POTENCIAL EM SISTEMA DE CORTE E TRITURAÇÃO**

ENEIDA REGINA NASCIMENTO OLIVEIRA

BELÉM
2005



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA**

**RESPOSTAS AO DÉFICE HÍDRICO DE QUATRO LEGUMINOSAS ARBÓREAS, COM
USO POTENCIAL EM SISTEMA DE CORTE E TRITURAÇÃO**

ENEIDA REGINA NASCIMENTO OLIVEIRA

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), como parte das exigências do Curso de Mestrado em Agronomia, área de concentração Biologia Vegetal Tropical, para obtenção do título de Mestre.

Orientador:
Engenheiro Agrônomo Dr. Cláudio José Reis de
Carvalho

Co-orientador:
Biólogo Prof. Dr. Roberto Cezar Lobo da Costa

**BELÉM
2005**



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA**

**RESPOSTAS AO DÉFICE HÍDRICO DE QUATRO LEGUMINOSAS ARBÓREAS, COM
USO POTENCIAL EM SISTEMA DE CORTE E TRITURAÇÃO**

ENEIDA REGINA NASCIMENTO OLIVEIRA

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), como parte das exigências do Curso de Mestrado em Agronomia, área de concentração Biologia Vegetal Tropical, para obtenção do título de Mestre.

Aprovada em agosto de 2005

BANCA EXAMINADORA

Engenheiro Agrônomo Dr. Cláudio José Reis de Carvalho
Orientador
Embrapa Amazônia Oriental

Engenheiro Agrônomo Prof. Dr. Marco Antonio Menezes Neto
Universidade Federal do Pará-UFPA

Engenheiro Agrônomo Dr. Osvaldo Ryohei Kato
Embrapa Amazônia Oriental

Engenheiro Agrônomo Prof. Dr. Benedito Gomes dos Santos Filho
Universidade Federal Rural da Amazônia-UFRA

Aos meus pais Manoel Lima Nascimento e Maria do Carmo das Neves Nascimento, por me formarem uma pessoa de caráter e persistente.

À minha querida filha Gabriele Oliveira, pela ausência, mesmo eu estando perto, no momento final da conclusão desta dissertação.

Ao meu esposo Antonio Oliveira, pelas ajudas valiosas, mesmo não entendendo nada do meu trabalho, me ajudou como pôde para que eu concluísse com êxito minha dissertação.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus por ter me dado o dom da vida e a coragem para prosseguir pelos tortuosos caminhos da vida.

À Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA, pela oportunidade de realização desse curso.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa nos últimos 12 meses de estudo.

Ao Dr. Cláudio José Reis de Carvalho, que acreditou no meu potencial e aceitou me orientar neste trabalho, mesmo faltando apenas um ano para o prazo final da minha defesa, muito obrigada Dr. Cláudio!

Aos professores do curso de Pós-Graduação em Agronomia/Biologia Vegetal Tropical.

Aos amigos do curso de mestrado pelas horas de estudo e pelos incentivos um aos outros para que nunca desistíssemos.

À secretária da coordenação do curso de mestrado Sra. Regina Santos aos íntimos “Tia Regina”, que sempre esteve disposta a ajudar a todos sem nenhuma distinção.

Ao professor Benedito Filho por sempre estar disposto a tirar minhas dúvidas dos assuntos relacionados ao curso e ao meu trabalho, sempre que o procurei.

Ao professor Raimundo Lázaro Cunha pela orientação durante o estágio de docência na matéria de fisiologia Vegetal.

Aos amigos do Laboratório de Ecofisiologia: Ewerton Cunha, Tereza Primo, Fabíola Costa, Marília Mesquita, Lívia Vasconcelos, Tânia Leite, Bruno Serrão, Alessandra Pedreira, Mariléia Malcher, Ronaldo Oliveira, Sanae Rayashi e Cléo Marcelo Souza, por me acolherem com carinho e sempre dando atenção para que eu acertasse. Gente valeu!

À amiga Daniela Mônica Gouvêa que também passou pelo mesmo sufoco, mas sempre de bom humor me ajudou encarar a situação.

Ao amigo Ivanildo Trindade, pela dedicação que teve comigo, mesmo estando de férias não se recusou em ajudar na coleta dos meus dados.(agüentando minhas chatices).

Ao Steel Vasconcelos, que não sei como, mas achou tempo para me ajudar com as minhas análises estatísticas, sempre bem disposto e receptivo, colaborou muito. Obrigada Steel!

Ao Laboratório de sementes, pela concessão de sementes para a realização do meu trabalho.

Ao Sr. Roberto Souza pela ajuda valiosa na obtenção das sementes.

Ao Robson Sousa que me ajudou a desinstalar o meu experimento e também a moer minhas amostras no momento de sufoco pelo qual estava passando.

A Roberta Velucci pelas explicações esclarecedoras de como resumir um artigo e também sobre conceitos de análises estatísticas e ao Brian Marlow pela ajuda com meus textos em inglês.

Ao colega Fábio Dutra, que mesmo estando ocupado com seus trabalhos, me ajudou muito com minhas análises químicas, nunca se recusando em repetir quantas vezes fossem necessárias. Valeu Fábio!

Enfim, a todos aqueles que, de alguma forma, colaboraram para a conclusão desta dissertação, meu muito Obrigada!

AGRADECIMENTO ESPECIAL

Ao Dr. Vitor Moutinho pela oportunidade de trabalhar durante oito anos, e mais se fosse preciso ao seu lado, sempre me incentivando a concluir a minha graduação e depois o mestrado, mesmo com todas as dificuldades pelas quais passei. Sempre entendendo as minhas faltas e relevando os meus descuidos.

Dr. Vitor meu muito OBRIGADA!

RESUMO

Na Amazônia, a agricultura de corte–queima praticada pela maioria dos pequenos agricultores não apresenta sustentabilidade ecológica, agrônômica e econômica. Nesse contexto, existe uma grande preocupação da comunidade científica em ajudar esses pequenos agricultores a diminuir as áreas desmatadas por esse tipo de agricultura e aumentar o uso de sistemas como o de corte e trituração, com utilização de leguminosas com maior capacidade de ciclagem de nutrientes e, sobretudo, tolerantes aos períodos de baixa pluviosidade. Dessa forma, este trabalho objetivou estudar a reação de quatro espécies de leguminosas [*Schizolobium amazonicum* (Paricá), *Clitoria racemosa* (Palheteira/Clitória), *Sclerobium paniculatum* (Tachi) e a *Inga cinnamomea* (Ingá)] à deficiência de água no solo em casa de vegetação, induzida pela supressão da irrigação, com vistas a detectar possíveis diferenças quanto à tolerância ao estresse hídrico na fase jovem, para ajudar em seleções de espécies com maior potencial de sobrevivência na fase de implantação no campo, e posterior capacidade de crescimento, mesmo durante a época de menor disponibilidade de água. O experimento foi conduzido no período de maio a outubro de 2004, em casa de vegetação situada no campus da Embrapa Amazônia Oriental, na cidade de Belém, capital do estado do Pará, Brasil. As plantas foram arranjadas em blocos casualizados e analisados segundo esquema fatorial 4x2, correspondendo quatro espécies e dois tratamentos (seco e úmido) com cinco repetições. Foram avaliados os efeitos da deficiência hídrica sobre a fotossíntese e o crescimento, através de medidas da taxa assimilatória líquida e taxa de crescimento absoluto; acompanhando a progressão do déficit hídrico interno das plantas através de medidas do potencial de base; conteúdo relativo de água dos tecidos foliares no potencial de base; condutância estomática; e, dos efeitos de mecanismos adaptativos ao déficit através da análise dos componentes do potencial hídrico total, usando-se a técnica de curvas pressão-volume e modificações nos teores intracelulares de substâncias osmoticamente ativas, como os açúcares solúveis totais, aminoácidos totais, prolina e potássio. As plantas jovens de paricá, ingá, clitória e tachi diminuíram seus potenciais de base e condutância estomática, tendo a espécie clitória maior redução do potencial de base (-2,7 Mpa) e da condutância ($0,02 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) no 12º dia de déficit de água. Todavia os conteúdos relativos de água das quatro espécies em estudo foram mantidos sem muitas oscilações, com exceção da espécie clitória que baixou gradativamente atingindo 51% aos 12º dias de déficit de água. A taxa de crescimento e a taxa assimilatória líquida foram reduzidas nas quatro espécies. Todas as quatro espécies acumularam solutos e tenderam ao ajustamento osmótico, sendo o acúmulo de prolina maior na espécie clitória. Dessa forma, as quatro espécies estudadas apresentaram mecanismos diferenciais em termos de tolerância aos doze dias de déficit hídrico que foram submetidas.

Palavras-chave: paricá; ingá; clitória; tachi; déficit hídrico; relações hídricas; ajustamento osmótico

ABSTRACT

In Amazonian, the slash-and-burn agriculture practiced by the small farmers is not ecologically, ergonomically or economically sustainable. In this context, the scientific community wants to help the farmers to decrease the deforestation by changing a slash-and-burn agriculture to slash-and mulch practices, which use legume trees with a higher capacity to cycle nutrients and, moreover, are tolerant to low rainfall periods. Therefore, the objective of this study was to test the reaction of four legume species [*Schizolobium amazonicum* (paricá), *Clitoria racemosa* (palheteira/clitória), *Sclerobium paniculatum* (tachi), *Inga cinnamomea* (Ingá)] grown under drought conditions in greenhouse twelve days of water stress were induced by suppressing irrigation to study, in young plants, the differences in water stress tolerance, and select species that best survive to field implantation and show the best capacity to grow with less water. The experiment was conducted from may to October of 2004 at the Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Pará, Brazil. The plants were arranged in random complete block design following the factorial 4x2, four species and 2 treatments (dry and wet) with five repetitions. The effects of water stress and rehydration on the photosynthesis and growth were evaluated measuring net assimilatory rate (NAR) and absolute growth rate (AGR). Were also monitored the internal water deficit of the plants by measuring the potential pre-drawn, the relative leaf water content (RWC) in leaves tissues at potential pre-drawn and the stomatal conductance. The effects of drought on adaptatives mechanisms were monitored by the total water potential components, using the volume-pressure curve, along with the modifications in the rates of osmotic active intracellular substances, total soluble sugars, total aminoacids, proline, and K^+ . The young paricá, ingá, clitória and tachi plants showed decreased potential pre-drawn and stomatal conductance. The clitoria has lesser potential pre-dawn (-2,7 MPa) and stomatal conductance ($0,02 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) after 12 days of water stress. However, the RWC of four species remained constant without any oscillations, with the exception of clitória that decrease gradually until 51% at the 12th day of water stress. The NAR and AGR decrease in the four species. All the four species accumulated solutes and tended to osmotic adjustment, with the higher accumulation of proline in clitória young plants. The four studied species presented differential mechanisms in terms of tolerance the twelve days of déficit hídrico that were submitted.

Keywords: Paricá; ingá; clitória; tachi; water stress; water relation; osmotic ajustement

SUMÁRIO

	p.
RESUMO	7
ABSTRAT	8
LISTA DE TABELA	11
LISTA DE FIGURA	12
1 INTRODUÇÃO	14
2 REVISÃO DA LITERATURA	16
2.1 IMPORTÂNCIA DA ÁGUA PARA OS VEGETAIS.....	16
2.2 DÉFICE HÍDRICO.....	17
2.3 EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NO DESENVOLVIMENTO VEGETAL.....	18
2.4 EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR.....	19
2.5 EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NA CONDUTÂNCIA FOLIAR.....	20
2.6 CONSIDERAÇÕES SOBRE O DÉFICE HÍDRICO EM PLANTAS.....	21
3 MATERIAL E MÉTODOS	22
3.1 ESPÉCIES BOTÂNICAS ESTUDADAS.....	22
3.1.1 Paricá (<i>Schizolobium amazonicum</i> (Hub.) Ducke).....	22
3.1.2 Ingá (<i>Inga cinnamomea</i> spruce ex Benth.).....	22
3.1.3 Clitória ou Palheteira (<i>Clitoria racemosa</i> Bent).....	23
3.1.4 Tachi ou tachi-branco (<i>Sclerolobium paniculatum</i> var <i>rubiginosum</i> (Mart. Ex Tul.) Benth).....	24
3.2 MATERIAL VEGETAL.....	25
3.3 CONDIÇÕES DE CULTIVO.....	25
3.4 MEDIDAS INICIAIS.....	26

3.5	IMPOSIÇÃO DOS TRATAMENTOS.....	26
3.6	CARACTERÍSTICAS AVALIADAS.....	26
3.6.1	Avaliação do potencial de base (pre-dawn).....	27
3.6.2	Conteúdo relativo de água no potencial de base.....	27
3.6.3	Condutância estomática.....	27
3.6.4	Curvas pressão-volume.....	28
3.6.5	Taxa de crescimento absoluto e Taxa assimilatória líquida.....	29
3.7	ANÁLISES BIOQUÍMICAS.	30
3.8	TRATAMENTO ESTATÍSTICO.....	30
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	31
4.1	AVALIAÇÃO DO POTENCIAL DE BASE (PRE-DAWN).....	31
4.2	AVALIAÇÃO DO CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA NO POTENCIAL DE BASE.....	33
4.3	AVALIAÇÃO DA CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA.....	34
4.4	TAXA DE CRESCIMENTO ABSOLUTO (TCA) E TAXA ASSIMILÁTORIA LÍQUIDA (TAL).....	36
4.5	AVALIAÇÃO DO POTENCIAL OSMÓTICO E DO CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA PELA TÉCNICA DE CURVA PRESSÃO-VOLUME.....	39
4.6	ANÁLISES BIOQUÍMICAS.....	42
4.6.1	Avaliação dos níveis de aminoácidos solúveis totais e prolina livre.....	43
4.6.2	Avaliação dos níveis de açúcares solúveis totais.....	46
4.6.3	Avaliação do teor de potássio.....	48
5	CONCLUSÕES.....	49
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	50

LISTA DE TABELAS

	p.
Tabela 1 Potencial osmótico no ponto de saturação (π_{100} , MPa), potencial osmótico no ponto de turgescência zero (π_{zero} , MPa) e conteúdo relativo de água (CRA) nos tecidos de folhas de paricá, ingá, clitória e tachi, submetidos a doze dias de seca e posteriormente reidratadas durante cinco dias, estimados pela técnica de curva pressão-volume.....	41

LISTA DE FIGURAS

	p.
Figura 1	
Valores do potencial de base de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e posteriormente reidratadas (seta) durante cinco dias. Cada ponto representa média de quatro repetições e as barras indicam o desvio padrão.....	32
Figura 2	
Valores do conteúdo relativo de água em quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas (seta) após cinco dias. Cada ponto representa médias de quatro repetições e barras verticais representam o desvio padrão.....	33
Figura 3	
Condutância estomática em quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas (seta) após cinco dias. Cada ponto representa médias de quatro repetições e barras verticais representam o desvio padrão.....	36
Figura 4	
Taxa de crescimento absoluto (TCA) em quatro leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente. Barras verticais representam o desvio padrão, n = 4.....	37
Figura 5	
Taxa assimilatória líquida nas quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente. Barras verticais representam o desvio padrão, n = 4.	38
Figura 6	
Relação entre o potencial de pressão (P, MPa) e potencial hídrico (Ψ , MPa) obtidos a partir da técnica curva pressão-volume em quatro espécies de	

	leguminosa submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente	42
Figura 7	Teores de aminoácidos solúveis totais em material vegetal fresco (M.V.F.) de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.....	44
Figura 8	Quantificação de prolina em material vegetal fresco (M.V.F.) de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.	45
Figura 9	Avaliação de açúcares solúveis totais em material vegetal fresco (M.V.F.) de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.....	47
Figura 10	Avaliação dos teores de potássio em material vegetal seco (M.V.S.) de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.....	48

1 INTRODUÇÃO

Na Amazônia, há um número muito grande de pequenos produtores que ainda praticam a agricultura de corte-e-queima com todas as conseqüências negativas ao ambiente como a emissão de gases de efeito estufa, perda substancial de nutrientes, redução da biodiversidade e impactos negativos na biologia do solo. Esse sistema de uso da terra apresenta baixa sustentabilidade ecológica, agrônômica e econômica, o que resulta em uma grande preocupação em diminuir as áreas desmatadas por esse tipo de agricultura e aumentar a utilização de sistemas alternativos de preparo da terra, como o de corte e trituração onde espécies leguminosas com capacidade de ciclagem de nutrientes e, principalmente, com eficiência quanto a absorção da água, sejam usadas.

A agricultura de corte-e-queima praticada na Amazônia envolve a produção por um período de um a dois anos, e normalmente períodos de pousio que vai de três a oito anos (BRIENZA JUNIOR et al., 1998). Esses sistemas tradicionais de produção na Amazônia representam uma categoria de sistemas agroflorestais (SAFs) onde a queima da vegetação secundária (principalmente espécies arbóreas e arbustivas), que cresce durante o pousio, é fonte de nutrientes (RODRIGUES, 1998).

A tecnologia de utilização de espécies de leguminosas para o enriquecimento de capoeira, segundo Mocheutti et al. (1998), é uma estratégia agroflorestal muito recomendada, principalmente como forma de repor o nitrogênio perdido pelo processo de queima, além do que, apresenta grande rendimento de massa verde por unidade de área, constituindo-se em uma excelente fonte de matéria orgânica, possuindo assim sistema radicular bastante ramificado e profundo, o que permite extrair nutrientes das camadas mais profundas do solo (FURTADO; FRANKE, [s.d.]).

Outra tecnologia de uso sustentável da terra diz respeito ao sistema de corte e trituração, que visa o preparo da terra sem uso do fogo, por meio da trituração da biomassa da capoeira enriquecida com leguminosas, com a utilização de uma máquina denominada de Tritucap, a qual permite depositar essa biomassa como cobertura da terra, que resultaria em uma rápida liberação dos nutrientes minerais para o solo (KATO et al., 1999; AMBICENTER, 2004).

Inúmeros benefícios são atribuídos ao sistema de corte e trituração como: a diminuição da emissão de carbono para a atmosfera, com redução no efeito estufa; permitir ao agricultor o plantio em outras épocas do ano; melhoria das propriedades físicas e químicas do solo, e,

sobretudo a diminuição da pressão para expansão agrícola sobre novas áreas florestais (AMBICENTER, 2004).

O conhecimento de espécies de leguminosas potenciais para o uso em sistemas de corte e trituração tem despertado grande interesse na comunidade científica. Porém, ainda não há muita literatura sobre espécies de leguminosas tropicais, sobretudo no aspecto da economia hídrica.

Em detrimento ao exposto acima, investigações das respostas ao déficit hídrico das diferentes espécies envolvidas no sistema alternativo de corte e trituração são muito importantes, embora a Amazônia seja uma zona de pluviometria elevada, em algumas regiões e em determinadas épocas ocorrem irregularidades quanto à distribuição de chuvas, como por exemplo, em anos de El Niño. Portanto, a deficiência hídrica pode acarretar impactos negativos relevantes no crescimento e desenvolvimento das plantas (NEPSTAD, 1999).

Em trabalhos preliminares, realizados com as espécies *Schizolobium amazonicum* (Paricá), *Clitoria racemosa* (Palheteira/Clitória), *Sclerolobium paniculatum* (Tachi) e a *Inga cinnamomea* (Ingá), em sistema de enriquecimento de capoeira, Igarapé Açu – PA, foi observado que o período mais crítico para o sucesso no estabelecimento das mudas no campo foi o transplântio, decorrente dos efeitos do déficit hídrico induzido pelo ambiente, agravado por danos e abalos no sistema radicular decorrentes desta operação (BRIENZA JUNIOR, 1999). Portanto, é fundamental o estudo mais detalhado e sistemático da reação dessas quatro espécies à deficiência de água, principalmente na fase jovem, para que se possam selecionar espécies de melhor performance neste aspecto.

O objetivo geral deste trabalho foi o de estudar a reação dessas quatro espécies de leguminosas à deficiência de água no solo, em casa de vegetação, induzidas pela supressão da irrigação, com vistas a detectar possíveis diferenças quanto à tolerância ao estresse hídrico na fase jovem, para ajudar em seleções de espécies com maior potencial de sobrevivência a fase de implantação no campo, e posterior capacidade de crescimento, mesmo durante a época de menor disponibilidade de água.

Procurou-se avaliar os efeitos da deficiência hídrica sobre a fotossíntese e o crescimento, através de medidas da taxa assimilatória líquida e taxa de crescimento absoluto; acompanhando a progressão do déficit hídrico interno das plantas através de medidas do potencial de base; conteúdo relativo de água dos tecidos foliares no potencial de base; condutância estomática; e dos efeitos de mecanismos adaptativos ao déficit através da análise dos componentes do potencial hídrico total, usando-se a técnica de curvas pressão-volume e

modificações nos teores intracelulares de substâncias osmoticamente ativas como os açúcares solúveis totais, aminoácidos totais, prolina e potássio.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 IMPORTÂNCIA DA ÁGUA PARA OS VEGETAIS

A água atua em praticamente todos os processos fisiológicos e bioquímicos. Desempenha a função de solvente, por meio do qual gases, minerais e outros solutos entram nas células e movem-se na planta. Tem, ainda, papel importante na regulação térmica da planta (TAIZ; ZEIGER, 2004), agindo tanto no resfriamento como na manutenção e distribuição do calor. Além disso, a água é o mais abundante e, inquestionavelmente, o melhor solvente que se conhece. Como solvente, constitui o meio onde as moléculas movimentam-se dentro de células e entre elas, influenciando grandemente a estrutura de proteínas, ácidos nucléicos, polissacarídeos e outros constituintes celulares, ela forma o ambiente onde ocorre à maioria das reações químicas essenciais (TAIZ; ZEIGER, 2004).

De todos os recursos que a planta necessita para crescer e funcionar, a água é o mais abundante, e ao mesmo tempo, o mais limitante para a produtividade agrícola, visto que, em muitas regiões esse recurso é tão abundante, podendo-se fazer uso irrestrito dele, já em outras é tão escasso.

Especificamente, havia dúvidas se o movimento de água para dentro das células limitava-se à difusão de moléculas de água por meio da dupla camada lipídica da membrana plasmática, ou envolvia difusão pelos poros protéicos. Essa incerteza foi desfeita com a descoberta recente das aquoporinas, que são proteínas que integram a membrana (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Tal mecanismo pode ser especialmente importante durante períodos de déficit de água nos tecidos e no solo (JOHANSSON et al., 1998), uma vez que a água difunde-se mais rapidamente através desses canais do que pela camada lipídica, as aquoporinas facilitam o movimento de água para dentro das células vegetais (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Para as atividades bioquímicas do protoplasma não é importante a quantidade de água nele existente, mas sim o estado termodinâmico da água. Pois a disponibilidade de água é expressa como o potencial hídrico de um sistema aquoso (células, compartimentos celulares e solução externa), tendo por referência o potencial da água pura, e isto significa quanto menor o potencial hídrico do sistema considerado, menor será também a disponibilidade de água nesse sistema (LARCHER, 2000).

2.2 DÉFICE HÍDRICO

O déficit hídrico pode ser definido segundo Taiz e Zeiger (2004), como todo conteúdo de água de um tecido ou célula que está abaixo do conteúdo de água mais alto, exibido no estado de maior hidratação. Quando esta falta de água ocorre no solo, devido a um período sem chuvas prolongado, denominamos esse período de seca. Um estresse causado pela seca, gradualmente intensificado, pode ser também resultado da absorção inadequada de água pelas plantas que crescem em solos muito rasos, incapazes de proporcionar um desenvolvimento pleno para o sistema radicular (LARCHER, 2000).

As plantas tropicais podem apresentar uma variedade de respostas de aclimação metabólicas e comportamentais à seca que inclui acumulação de compostos osmoreguladores (açúcares, aminoácidos, potássio e etc.), mudanças na área foliar e no sistema radicular, mudanças no sistema de endomembranas, no ciclo de divisões celulares. Todas essas respostas ajudam as plantas a tolerarem períodos mais longos de estresse hídrico.

Plantas em curtos ou moderados períodos de seca desenvolvem mecanismos de defesa, nas quais várias mudanças ocorrem em seu metabolismo, altas taxas de hormônios são produzidas (BROCARD-GIFFORD et al., 2003; ZAMBRANO, 2004), genes são transcritos para haver a síntese de proteínas e aumentando assim a tolerância das plantas a ambientes adversos (YU; SETTER, 2003).

Nestas circunstâncias de estresse hídrico, os hormônios desempenham um importante papel na percepção de estímulos desfavoráveis do meio ambiente e na geração de respostas adequadas que garantam a sobrevivência das plantas.

O hormônio mais estudado em relação ao estresse originado por deficiência hídrica é o ácido abscísico (ABA). Em geral, é reconhecido que as plantas submetidas a carências hídricas no solo produzem altos níveis de ABA na raiz que é transportado via xilema para a parte aérea da planta, onde atua como sinal de transdução que promove o fechamento estomático, evitando desta forma a perda de água por transpiração (DAVIES; ZHANG, 1991).

A tolerância à seca em plantas não é uma característica simples, mas sim um complexo de mecanismos que trabalham em conjunto ou isoladamente para evitar ou tolerar períodos de déficit hídrico. Dessa forma, permitem que o vegetal tolere a falta de água em maior ou menor intensidade. Nas plantas, períodos de seca limitam a produtividade sempre

que a deficiência hídrica é suficiente para interferir na assimilação de carbono (MULKEY et al., 1996) e, conseqüentemente, na produção de fotoassimilados.

A adaptação da planta à seca, portanto, depende tanto de características morfológicas quanto fisiológicas desenvolvidas no decorrer de sua evolução (BRAY, 1993). Genótipos que diferem em tolerância ao déficit hídrico devem apresentar diferenças qualitativas e quantitativas na expressão gênica quando submetidos a períodos de seca. O genótipo que mantiver elevado potencial hídrico na folha, comparado aos demais, provavelmente apresentará um maior controle estomático, diminuindo as perdas de água e um sistema radicular desenvolvido para maior absorção de água (PIMENTEL; PEREZ, 2000; KRAMER; BOYER, 1995).

2.3 EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NO DESENVOLVIMENTO VEGETAL

A primeira e mais sensível resposta ao déficit hídrico, é a diminuição da turgescência e, associada a este evento está à diminuição do processo de crescimento em extensão da planta (LARCHER, 2000). A inibição desse crescimento em extensão provoca uma diminuição da área foliar e, conseqüentemente, uma redução na taxa transpiratória, levando uma maior economia de água no solo para a planta.

Durante o déficit hídrico, os diversos mecanismos fisiológicos das plantas, determinam as respostas adaptativas (anatômicas e morfológicas). Porém, essas respostas adaptativas sofrem variações de acordo com a espécie, com a cultivar, com o estado de desenvolvimento, velocidade de desenvolvimento, intensidade e duração do estresse.

A adversidade ambiental, como um estresse por falta de água no solo, causa impactos negativos significativos na estrutura e nas funções das plantas. Em relação aos sistemas florestais, na maioria das vezes, o declínio das chuvas determina os padrões da anatomia, morfologia e de crescimento (CORLETT; LAFRANKIE, 1998). Como conseqüência, a comunidade vegetal pode responder às mudanças climáticas através da evolução adaptativa, migração para outros sítios ou até mesmo pela extinção (BAWA ; DAYANANDAN, 1998).

A quantidade de água disponível vai representar um importante fator ecológico, regulador desses eventos, que incluem a mudança foliar (pois muitas espécies são decíduas) e mudanças na reprodução, que engloba plantas que completam seu ciclo durante a estação úmida. Assim, para a maioria das plantas, a variação sazonal das chuvas influi no desenvolvimento das plantas tropicais ao longo do ano (REICH; BORCHERT, 1984).

Existem poucas informações sobre o efeito do déficit hídrico na função, estrutura e diversidade de populações florestais tropicais (CONDIT et al., 1995; HARRISON, 2001; NAKAGAWA et al., 2001) e, principalmente, em leguminosas arbóreas. Porém, sabe-se que fatores ambientais estão diretamente associados ao desenvolvimento das plantas (ACKERLY et al., 2000) contribuindo para que haja uma adaptação das plantas a ambientes adversos.

2.4 EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR

A disponibilidade de água (ou seja, sua capacidade de realizar trabalho e translocação) é expressa como potencial hídrico de um sistema aquoso, tendo por referência o potencial da água pura, significando que, quanto maior for a negatividade do potencial hídrico do sistema considerado, menor será também a disponibilidade de água nesse sistema (LARCHER, 2000).

Quando o solo passa por um déficit de água progressivo, as plantas sofrem estresses hídricos, resultando na diminuição do potencial hídrico das folhas. Isso ocorre quando há uma redução no potencial total da água a ponto de afetar os processos fisiológicos da planta (JONES, 1998), levando a diminuição da turgescência e conseqüente fechamento estomático (MANSUR; BARBOSA, 2000). Nestes termos, a resposta das plantas à falta de água parece estar relacionada mais extremamente com o potencial total da água no solo (CARVALHO et al., 2000).

Medidas de potenciais da água da folha vêm sendo feitas, por diversos autores como bom indicador do estado hídrico da planta (SALVADOR et al., 1997; BRUNINI; CARDOSO, 1997; PIMENTEL; HÉRBET, 1999; PIMENTEL; PEREZ, 2000; SILVA et al., 2003; PRADO et al., 2004). Em todos os trabalhos realizados por esses autores, o potencial hídrico é influenciado pela quantidade de água disponível no solo.

As folhas e os galhos freqüentemente apresentam uma redução no potencial hídrico ao meio-do-dia em dias ensolarados, quando a demanda de água para a atmosfera é alta (HSAIO et al., 1976). À noite, a demanda de água para a atmosfera é menor, permitindo que o potencial hídrico das folhas, dos galhos e o do solo atinjam o equilíbrio (HAKE et al., 1984).

Espécies tolerantes, que coexistem no sub-bosque de florestas, podem exibir diferenças nas características fisiológicas em resposta à seca. Estudos realizados em florestas úmidas neotropicais demonstraram que estações de seca intensa limitam a disponibilidade de água no solo para plantas de sub-bosque (TOBIN et al., 1999).

2.5 EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NA CONDUTÂNCIA FOLIAR

Estômatos são estruturas epidérmicas existentes principalmente nas folhas, mas podem ser encontradas em frutos, flores e caules jovens, formados por duas células estomáticas (células guardas), que delimitam uma fenda (ostíolo), duas ou mais células anexas (acessórias ou subsidiárias) adjacentes e uma câmara sub-estomática, a qual está em conexão com os espaços intercelulares, através dos estômatos há uma comunicação direta do interior da planta com o ambiente (RELAÇÕES HÍDRICAS, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004; KERBAUY, 2004).

A condutância foliar é composta em pequena parte pela condutância cuticular da epiderme e, quando os estômatos estão abertos, pela condutância estomatal, que é controlada pelas células guardas dos estômatos. Assim, a condutância é proporcional ao número e tamanho dos estômatos e também ao diâmetro da abertura estomatal e depende da interação de um grande número de fatores ambientais como a radiação solar, nível de CO₂ no mesófilo, umidade relativa (défice de pressão de vapor do ar), potencial hídrico, umidade do solo e outros, de menor magnitude, como vento, substâncias de crescimento e ritmos endógenos próprios de cada espécie (LOPES; WANDELLI, 2003).

O efeito do estresse hídrico é muito variado e depende muito da intensidade de déficit de água no solo que a planta está submetida. Uma redução na condutância estomática afeta uma série de interações planta-ambiente, uma vez que os estômatos são pontos de controle de vapor d'água e balanço de energia entre o vegetal e o ambiente.

Embora a redução na taxa de perda de água possa representar uma vantagem imediata para prevenir a desidratação do tecido, ela pode afetar diretamente o balanço de calor sensível sobre o vegetal, e ainda a absorção de CO₂ e conseqüentemente a taxa fotossintética (BRUNINI; CARDOSO, 1997).

O comportamento hidráulico de várias espécies vem sendo muito estudado, principalmente quando plantas são submetidas à seca, pela importância do surgimento da cavitação no xilema. Para Choat et al. (2003), a cavitação consiste na entrada de ar na corrente xilemática que provoca a embolia (bolhas de ar que podem quebrar a coluna de água dentro do xilema). Em trabalhos com plantas florestais, isso tem demonstrado ser uma importante limitação no comportamento estomatal e fotossintético (HUBBARD et al., 2001).

A diminuição da água no solo leva a redução da condutividade hidráulica do xilema, provocando uma queda no potencial hídrico foliar, essa diminuição leva ao aparecimento do fenômeno da embolia, pela grande tensão que fica submetida a corrente de água dentro do xilema. A regulação da atividade estomatal é importante para evitar, de modo crítico, o baixo potencial hídrico na folha e, conseqüentemente, o fenômeno da cavitação (STILLER, 2003).

Em resposta ao estresse hídrico, a transpiração é regulada pelas plantas através do decréscimo da condutância estomática. Assim que o estresse hídrico se manifesta nas folhas, os estômatos se fecham para conservar a água, isso ocorre para evitar o prejuízo causado pela desidratação das células e tecidos. No entanto, esse evento reduz a capacidade fotossintética das plantas pela redução na absorção de CO₂ (SPERRY, 2000; MOONEY; EHLERINGER, 1997).

Estudos realizados com *Tectona grandis* e *Gmelina arborea*, durante a estação de seca na Nigéria, mostraram que, no início da manhã, a condutância estomática de ambas espécies aumenta rapidamente, decrescendo após o meio-dia. Isso pode ser causado pela variação na abertura dos estômatos durante o dia, principalmente devido à radiação solar e ao déficit de pressão de vapor da atmosfera (WHITEHEAD et al., 1981).

2.6 CONSIDERAÇÕES SOBRE O DÉFICE HÍDRICO EM PLANTAS

De modo geral, as plantas sempre vão possuir estratégias de prevenção à seca, seja pelo abaixamento de seu potencial hídrico, para evitar a perda de água, seja pela manutenção do conteúdo relativo de água favorecendo a turgescência e conseqüentemente a expansão foliar, pela diminuição de sua condutância estomática e com isso, uma menor absorção de gás carbônico diminuindo, assim, a taxa fotossintética, ou até mesmo, pela acumulação de solutos orgânico e inorgânico, promovendo um ajustamento osmótico.

Dessa forma, o que se percebe é a evolução lenta, mas gradual de organismos que irão procurar se adaptar às mais adversas condições ambientais, usando vários desses mecanismos ou outros, que a sua estrutura organizacional dispuser, sempre com o objetivo de promover a perpetuação de suas espécies.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ESPÉCIES BOTÂNICAS ESTUDADAS

3.1.1 Paricá (*Schizolobium amazonicum* (Hub.) Ducke)

É uma árvore conhecida na Amazônia por bandeira, pinho cubano, paricá-grande-da-mata e guapuruvu-da-amazônia. Árvore da família *Cesalpiniaceae*, de crescimento rápido que pode alcançar 15 a 20 m, por volta dos 12 a 15 anos (VIDAL, 2000).

Por sua extraordinária capacidade de dispersão, o paricá é componente importante na sucessão secundária da floresta tropical úmida, fornece madeiras brancas leves, que são bastante utilizadas em caixotarias, nas indústrias de laminado e nas indústrias de papel (VIDAL, 2000).

O paricá por apresentar características importantes como o desenvolvimento precoce, elevado índice de sobrevivência, uma grande dominância apical, tendo com isso fuste longo sem ramificações, também apresenta copa rala. É bastante indicado para compor Sistemas Agroflorestais (SAFs) (CORAL et al., 1999).

Planta perenifólia, heliófita, característica da mata de terra firme da região amazônica. Ocorre no interior de matas primárias densas com formações secundárias. Produz, anualmente, moderada produção de sementes viáveis. Floresce durante os meses de agosto-outubro. A maturação dos frutos verifica-se no período de novembro-dezembro (VIDAL, 2000).

3.1.2 Ingá (*Inga cinnamomea* spruce ex Benth.)

Espécie conhecida por ingá chichica (Pará), ingá-de-chinelo (Pará), ingá-branco (Goiás, Paraná), ingá-da-praia (Espírito Santo), ingá mirim (Mato Grosso), ingáí (Amazonas) (LORENZI, 2002a).

Planta da família *Leguminosae-Mimosoideae*. Originária da Amazônia brasileira, encontrada em estado silvestre nas várzeas marginais dos rios Amazonas, Madeira e Purus, com distribuição em toda região até as Guianas. Com 10-20 m de altura (LORENZI, 2002a).

Apresenta frutos legume chatos ou convexos, retos ou levemente curtos, de 5-20 cm de comprimento, contendo de 5-15 sementes envoltas por arilo flocoso branco e adocicado muito apreciado pela fauna. Possui ampla distribuição no país, ocorre desde a Amazônia até o nordeste, sendo que no norte é espontânea nas margens da região. Também na faixa litorânea (restinga) e nos demais países da América Latina, Central e Caribe (LORENZI, 2002a).

Sua madeira é de textura média a grossa, pouco resistente e de baixa durabilidade, pode ser empregada por caixotaria e para lenha e carvão. Possui uma copa frondosa e é fornecedora de ótima sombra, tem sido usada para sombreamento de cafezais na América Central e vem sendo utilizada na arborização urbana em muitas cidades de Mato Grosso do Sul (LORENZI, 2002a).

Espécie perenifólia, heliófita, seletiva, higrófitas, com exigências pluviométricas de 1.100 mm a 2.000 mm ao ano, ocorre em solos úmidos e profundos de drenagem regular (CARVALHO, 1994). Produz anualmente grande quantidade de sementes viáveis, amplamente dispersas pela fauna. Floresce durante os meses de agosto-dezembro e os frutos amadurecem a partir de novembro e prolonga-se até fevereiro (LORENZI, 2002a).

O ingazeiro é uma planta comumente encontrada em ecossistemas florestais e, especialmente em regiões ciliares, por esta razão, a sua utilização pode ser recomendada para reflorestamento e vegetação de margens de cursos de rios e represas (CORAL et al., 1999; CUNHA, 2003).

3.1.3 Clitória ou palheteira (*Clitoria racemosa* Benth.)

A clitória, conhecida popularmente como palheteira, sombreiro, sombra-de-vaca, pertence a família Leguminosae-Papilionoideae, é uma árvore com 6-12 m de altura, com tronco curto e revestido de casca fina e lisa. Folhas compostas trifolioladas, estipuladas, longo-pecioladas. Inflorescências em racemos terminais. Com flores de coloração azul-violeta. Frutos vagens achatadas (LORENZI, 2002b).

É uma espécie encontrada no Amazonas, Pará, Maranhão, Tocantins e floresta pluvial amazônica de terra firme. Sua madeira é moderadamente pesada, mole, medianamente resistente e fácil de trabalhar, porém de baixa durabilidade sob condições naturais, muito usadas na construção civil como divisórias internas, forros e para confecção de brinquedos e caixotaria (LORENZI, 2002b).

A árvore proporciona ótima sombra, além de apresentar características ornamentais, é usada para arborização urbana e rural, o que já vem sendo largamente utilizada nas regiões sudeste e norte do país. Como planta rústica e de rápido crescimento, é presença indispensável nos reflorestamentos heterogêneos destinados à reconstituição da vegetação de áreas alteradas e preservação permanente (LORENZI, 2002b).

Plantas decíduas, heliófitas, seletiva, higrófitas, características de formações secundárias de floresta pluvial amazônica. Apresenta nítida preferência por solos férteis e úmidos. Produz,

anualmente, grande quantidade de sementes viáveis. Floresce durante o verão, prolongando-se até abril-maio em certas regiões. Os frutos amadurecem em maio-julho quando se dá o início da queda das folhas (LORENZI, 2002b).

3.1.4 Tachi ou tachi-branco (*Sclerolobium paniculatum* var *rubiginosum* (Mart. Ex Tu Benth)

Espécie conhecida como veludo (Bahia), velame, pau-bosta, carvoeiro, carvão-de-ferreiro, tachizeiro-branco, tachi-branco. Família das *Leguminosae-Caesalpinioide*. Sua altura varia de 5-10 m, dotado de copa arredondada e mais ou menos densa. Tronco geralmente tortuoso e mais ou menos cilíndrico, com casca rugosa, de 30-50 cm de diâmetro (LORENZI, 2002b).

Encontrada na região Amazônica até o oeste da Bahia, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul e Mato Grosso em cerrados e cerradões. Sua madeira é muito pesada (densidade 1,02 g/cm³), de aspecto fibroso, textura grossa, muito resistente e durável. Utilizada apenas localmente para madeira e carvão de grande poder calorífico, bem como para carpintaria e para obras externas (moirões, dormentes, estacas, etc). A árvore, rústica e de rápido crescimento, é recomendada para reflorestamentos heterogêneos destinados a áreas degradadas (LORENZI, 2002b).

É uma planta semidecídua, heliófita seletiva xerófila, pioneira, característica de cerradões e matas semidecíduas de regiões com altas altitudes, acima de 800 m. Produz, anualmente, abundante quantidade de sementes viáveis disseminadas pelo vento. Floresce durante os meses de outubro a novembro e os frutos amadurecem em julho a agosto (LORENZI, 2002b).

O tachi é considerado uma espécie importante, pois possui raízes fixadoras de nitrogênio do ar através de associações com bactérias do gênero *Rhizobium*, formando nódulos e enriquecendo o solo com esse elemento. Apresenta rápido crescimento, acompanhado de elevada produção de derrama de folha, possibilitando rápida formação de manta, mesmo em solos de baixa fertilidade (THOMAZ, 1997). Esta espécie demanda luz e sua utilização é adequada para recuperação de áreas alteradas, bem como, enriquecimento de áreas que permanecerão em pousio.

O experimento foi conduzido no período de maio a outubro de 2004, em casa de vegetação situada no campus da Embrapa Amazônia Oriental, na cidade de Belém, capital do estado do Pará, Brasil.

3.2 MATERIAL VEGETAL

Foram utilizadas sementes de *Clitoria racemosa*, coletadas no campo de pesquisa da Embrapa Amazônia Oriental-Pa, sementes de *Inga cinamomea*, procedentes do município de Barcarena-PA, sementes de *Schizolobium amazonicum* e *Sclerolobium paniculatum*, obtidas no Laboratório de Sementes Florestais da Embrapa Amazônia Oriental.

Procedeu-se a escarificação para a quebra de dormência nas espécies *Schizolobium amazonicum* e *Sclerolobium paniculatum*. Após esse tratamento as sementes foram plantadas em areia lavada.

As primeiras espécies a germinar foram *Inga cinamomea* e *Schizolobium amazonicum* após sete dias decorridos da semeadura, e depois de dez dias, ocorreu a germinação da espécie *Clitoria racemosa*. A espécie *Sclerolobium paniculatum* foi a mais demorada a germinar em comparação às outras, germinando em onze dias após a semeadura.

Após a germinação, as plantas foram transplantadas para vasos de plástico com 20 litros de capacidade, contendo aproximadamente 20 kg de substrato constituído de terriço de vegetação secundária (horizonte A) e areia branca na proporção de 3:1 e peneirada em malha de 2 mm.

3.3 CONDIÇÕES DE CULTIVO

Foram plantadas quinze unidades de cada espécie. As plantas foram molhadas normalmente a cada dois dias, conduzidas sem tratamentos diferenciados durante quatro meses, nesse período foram realizados mondas e controle fitossanitário. Decorrido esse tempo, as plantas receberam adubação líquida via radicular, usando-se adubos comerciais contendo macronutrientes (Green Mix 10-48-10) e micro nutrientes (Green Mix 10-Zn 10%, S 10%, Mg 4% Mn 3% B 3%).

3.4 MEDIDAS INICIAIS

Depois de quatro meses, foram selecionadas cinco plantas de cada espécie, as quais foram cortadas três centímetros acima do coleto. Foram coletados dez discos foliares com

diâmetro conhecido (um centímetro) de cada planta, os quais foram colocados em envelopes menores e postos a secar, juntamente com as folhas. Esses discos foram usados para estimar o AFE (área foliar específica) e para estimar a própria área foliar através da relação área massa seca. As partes aéreas foram separadas em folhas e ramos, secadas em estufa a 65° C por uma semana, pesadas e utilizadas para análises de nutrientes e de crescimento (este foi o tempo zero).

3.5 IMPOSIÇÃO DOS TRATAMENTOS

As plantas restantes foram separadas em quatro grupos com dez indivíduos de cada espécie, perfazendo quarenta indivíduos, os quais foram posteriormente alocados em blocos casualizados, em cada bloco mantiveram-se sempre dois indivíduos de cada espécie, sendo um mantido com a irrigação e outro sem irrigação, totalizando cinco blocos com oito plantas cada. A suspensão da irrigação durou doze dias e durante esse período as plantas de cada espécie foram usadas para diversas avaliações destrutivas e não destrutivas. Nas espécies em que as folhas eram bi-paripenadas (Paricá), algumas observações foram efetuadas nos folíolos e outras nos foliolulos.

3.6 CARACTERÍSTICAS AVALIADAS

No início do ciclo de secamento (tempo zero) e a cada dois dias, foram avaliadas as características nas plantas: potencial de base, conteúdo relativo de água no potencial de base, condutância estomática. Nos cinco dias de reidratação foram avaliados: curvas pressão-volume, teores de aminoácidos solúveis totais, açúcares solúveis totais e prolina. Após o experimento ter sido desinstalado as plantas foram usadas para determinação dos teores de potássio.

3.6.1 Avaliação do Potencial de base (pre-dawn)

O potencial de base foi medido com uma câmara de pressão, modelo EL 540-300 (*Wagtech International Ltd, Berkshire, England*), no pecíolo de um folíolo da parte mediana da folha. Devido as dificuldades para as coletas de dados ao amanhecer, na véspera, as plantas a serem avaliadas foram cobertas com um saco de plástico negro (200 l), a partir das 18 horas. As mensurações foram feitas no período de 7 horas às 8 horas da manhã do dia seguinte, ficando as plantas cobertas até o momento de serem usadas. A cobertura de plástico foi retirada de cada planta no momento da medida, o pecíolo do folíolo foi cortado e imediatamente inserido na câmara de pressão (o tempo decorrido entre a retirada da cobertura e a mensuração foi de ± 2 minutos), uma pressão suficientemente alta de N_2 foi aplicada para que a seiva do xilema fluísse na extremidade cortada e, logo após a secção transversal cortada, fosse umedecida, a pressão era interrompida e a leitura realizada.

3.6.2 Conteúdo relativo de água (CRA) no potencial de base

Após a medida do potencial de base, foram retirados dez discos de um centímetro de diâmetro (um de cada foliolulo e cinco de cada lado do folíolo), os quais foram colocados em um tubo tipos Eppendorf de 1,5 ml, fechados e pesados para obter a massa fresca. Estes mesmos discos foram colocados para flutuar em água destilada, em placa de petri por doze horas a $5^\circ C$, após esse tempo foram enxugados superficialmente, colocados de novo no tubo Eppendorf e pesados para obter a massa saturada. E finalmente, os tubos foram abertos e colocados em estufa a $75^\circ C$ por 72 horas e novamente pesados para se obter a massa seca. O conteúdo relativo de água foi calculado segundo equação abaixo (WEATHERLEY, 1950).

$$CRA = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}}{\text{Peso saturado} - \text{Peso seco}} \times 100$$

3.6.3 Condutância estomática

No início do ciclo de secamento (tempo zero) e a cada dois dias foram realizadas leituras da resistência estomática, com o porômetro marca DELTA-AP4 nas folhas de cada espécie, duas leituras em cada folha, sempre se tendo o cuidado para escolher a folha completamente expandida de cada planta. Posteriormente a reidratação das plantas, foram novamente realizados as leituras com o porômetro a fim de obter a resistência estomática no

tempo final. Estas leituras de resistência estomática foram transformadas para condutância estomática em mm. s^{-1} , usando-se o inverso da resistência estomática multiplicada por dez. Levando-se em consideração a temperatura total da folha, foi calculado o fator de correção para transformar a condutância estomática de mm. s^{-1} para $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

3.6.4 Curvas pressão-volume

Os folíolos/folhas usados para as curvas pressão-volume, foram coletados ao amanhecer do quinto dia de reidratação das plantas cultivadas. As avaliações foram feitas nos dois tratamentos (seco e úmido) e nas quatro espécies (paricá, ingá, clitória e tachi) com quatro repetições.

Foi escolhida a última e mais jovem folha/folíolo totalmente expandida dos dois tratamentos (seco e úmido). Procedeu-se o corte no pecíolo com um estilete, então o pecíolo foi imediatamente colocado em um recipiente contendo aproximadamente 500 ml de água, e em seguida, dentro do mesmo recipiente, procedeu-se um novo corte, para que se evitasse uma cavitação, e o conjunto foi envolto com saco de plástico para compor uma câmara úmida, onde as folhas/folíolos permaneceram por 3 h até atingirem uma máxima saturação (PARKER; PALLARDY, 1987).

Passadas as 3 horas de hidratação, a primeira folha/folíolo foi retirada do recipiente e, cuidadosamente retirado o excesso de água com papel toalha e rapidamente colocado na balança para a obtenção do peso fresco (Pf), logo em seguida seu pecíolo foi introduzido em um disco de borracha da câmara de pressão, semelhante à descrita anteriormente, para a avaliação do potencial hídrico da folha. O folíolo/folha foi rapidamente retirado da câmara deixado sobre a bancada para a desidratação natural, em intervalos de tempo gradativamente maiores, para permitir a perda de água natural dos tecidos (TURNER, 1981), após o que, foram avaliados o peso fresco e a nova pressão de equilíbrio.

O mesmo procedimento foi aplicado a todas folhas/folíolos e a seqüência foi repetida até serem obtidos, no mínimo, 16 pontos ou então, até que a pressão máxima tivesse sido aplicada, ou seja, quando a folha já estivesse bastante desidratada, ou também no caso de ocorrência de embolia (cavitação). Depois das avaliações as folhas/folíolos foram colocados para secar em estufa com ventilação forçada a 80°C , para ser obtido o peso seco.

O peso na saturação (Pst) foi obtido por extrapolação a um potencial zero da relação entre o peso fresco e o potencial de pressão dos três ou quatro primeiros pontos, dependendo da espécie e de seus primeiros pesos frescos (LADIGES, 1975).

3.6.5 Taxa de Crescimento Absoluto (TCA) e Taxa Assimilat3ria L3quida (TAL)

As taxas de crescimento foram determinadas utilizando plantas cujas biomassas e 3reas foliares foram obtidas no in3cio da imposi33o dos tratamentos (tempo zero) e no final do experimento (tempo final).

No tempo zero, foram separadas cinco plantas de cada esp3cie e cortadas tr3s cm acima do coleto, retirados dez discos de cada planta com di3metro conhecido (um cent3metro) e posteriormente postas para secar em estufa a 65° C por 48 horas. A partir dessas plantas foram determinados peso da mat3ria seca em balança anal3tica e a 3rea foliar no tempo zero.

Depois de conclu3das todas as medi33es e an3lises, o experimento foi desinstalado e procedeu-se a determina33o do peso da mat3ria seca no tempo final, igualmente feito para o tempo zero, ent3o foram obtidas a partir da mat3ria seca, as biomassas e 3reas foliares do tempo final. Foram feitas as determina33es de taxa de crescimento absoluto (TCA) e taxa assimilatr3ria l3quida (TAL), segundo a equa33o (HUNT, 1978) .

$$TCA(g.d^{-1}) = \frac{(w_1 - w_0)}{(t_1 - t_0)}$$

$$TAL (g.m^{-2}.d^{-1}) = \frac{(w_1 - w_0)}{(t_1 - t_0)} \cdot \frac{(\ln S_0 - \ln S_1)}{(S_1 - S_0)}$$

onde:

W_0 = biomassa total no tempo zero (t_0)

W_1 = biomassa total ap3s 19 dias (t_1)

S_0 = 3rea foliar total no tempo zero (t_0)

S_1 = 3rea foliar total ap3s 19 dias (t_1)

\ln = logaritmo neperiano

3.7 AN3LISES BIOQU3MICAS

Paralelamente 3 coleta dos fol3olos a serem usados nas curvas press3o-volume, foram retiradas duas amostras de dez discos de um cent3metro de di3metro (um de cada foliolulo e

cinco de cada lado do folíolo), os quais foram colocados em sacos de plástico e congelados até a sua utilização.

Os teores de prolina foram avaliados segundo metodologia descrita em Bates et al. (1973) e os aminoácidos e açúcares solúveis totais foram avaliados, espectrofotometricamente, após extração com etanol (70% v/v), água quente e purificação (desproteínização) dos extratos com um sistema de hidróxido de bário e sulfato de zinco. Os açúcares solúveis totais foram dosados pela reação com Antrona em ácido sulfúrico, usando-se curva de calibração com glicose (YEMM; WILLIS, 1954). Os aminoácidos solúveis totais foram dosados no mesmo extrato por reação com ninhidrina segundo Yemm e Cocking, (1955), usando-se para curva padrão, uma mistura de glicina, prolina e leucina. A determinação do potássio (K^+) foi feita com as folhas moídas, por digestão em ácido sulfúrico (H_2SO_4), a leitura foi realizada no fotômetro de chama Analyser modelo-910-M, segundo metodologia descrita por Möller et al. (1997).

3.8 TRATAMENTO ESTATÍSTICO

As plantas foram arranjadas em blocos casualizados e analisados segundo esquema fatorial 4x2, correspondendo quatro espécies e dois tratamentos (seco e úmido) com cinco repetições. Para as análises de variância, foi usado o programa Sigma Stat versão 3.1 (2004). As médias das taxa de crescimento absoluto (TCA), taxa assimilatória líquida (TAL), potencial osmótico, teores de açúcares solúveis totais, aminoácidos solúveis totais, prolina e potássio, foram transformados para que se enquadrassem nas análises de variâncias e teste de significância. A significância das medias das diversas variáveis de resposta foram avaliadas usando-se o teste de Bonferroni a 5% de probabilidade.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 AVALIAÇÃO DO POTENCIAL DE BASE (PRE-DAWN)

O estado hídrico de uma planta é avaliado através do seu potencial hídrico foliar, esse potencial hídrico fornece um índice relativo do estresse hídrico que a planta está submetida. O potencial de base nada mais é, do que, as medidas do potencial hídrico ao amanhecer.

Na Figura 1 observando-se o potencial de base nas quatro espécies, pode-se dizer que, no tratamento seco, foi observado comportamentos semelhantes para as espécies ingá e tachi, ambas obtiveram reduções de seu potencial hídrico até os cinco dias, tendendo a estabilidade até aos doze dias, ressaltando-se que estas espécies não responderam com grandes reduções em seus potenciais hídrico, os doze dias de estresse hídrico que foram submetidas.

Para a espécie paricá, do primeiro ao quinto dia, ocorreram pequenas variações em seu potencial hídrico, porém a partir do quinto dia, a espécie reduziu gradativamente seu potencial hídrico, atingindo aos doze dias de seca, valores de -1,4 MPa, enquanto que, para a espécie clitória ocorreu redução até o quinto dia, porém, observou-se uma recuperação rápida do quinto dia até o oitavo dia e, a partir daí, ocorreu uma redução abrupta do seu potencial hídrico (de -0,88 MPa, aos oito dias para -2,7 MPa aos doze dias).

Do ponto de vista fisiológico, sensibilidade da planta em reagir com oscilações em seus potenciais hídricos, como as quatro espécies, indicam modificações no metabolismo da planta, para que esta possa ajustar seus mecanismos de defesa contra uma desidratação rápida e com isso tolerar períodos de estresse hídrico mais prolongado.

Os cinco dias de reidratação foram suficientes para que todas as espécies em estudo recuperassem os valores iniciais de potencial hídrico foliar. Dessa forma, os doze dias de seca que as plantas foram submetidas, não foram suficientes para provocarem alterações letais, mesmo quando algumas plantas da espécie clitória chegaram a apresentar sintomas de murcha severa em algumas folhas, seguida de senescência e posterior abscisão, deduzindo-se que a espécie clitória, sendo decídua (perde suas folhas na estação seca), diminuiu sua área foliar como forma de reduzir a perda de água pela evaporação. Perdas de folhas também ocorreram na espécie paricá, mesmo essa espécie sendo perenifolia (as folhas não caem antes das novas estarem desenvolvidas), o que leva a concluir que esta espécie também reduziu sua superfície de evaporação. Perdas de folhas não ocorreram para a espécie ingá e tachi, talvez por essas duas espécies não se mostrarem tão sensíveis aos doze dias de estresse que foram submetidas, quanto às espécies paricá e clitória.

Resultados semelhantes foram encontrados por Silva et al. (2003), quando trabalhando com três espécies lenhosas submetidas a 30 dias de estresse hídrico obtiveram as variações de

-0,34 para -0,87 MPa em *Mimosa caesalpinifolia*, -0,52 para -0,97 MPa em *Enterolobium contortisiliquum*, e de -0,71 para -0,99 MPa em *Tabebuia áurea*. Também Pimentel Perez, (2000), quando trabalhando com genótipos de feijoeiro, após 10 dias de seca em casa de vegetação obteve potencial hídrico máximo de -1,8 MPa, enquanto que neste estudo foi obtido potencial máximo de -2,7 MPa. Salvador et al. (1997) em estudos com plantas de *Pinus halepensis* sob o estresse leve, moderado e severo, obteve potenciais de base com valores de -1,2 MPa -1,8 MPa e -2,2 MPa, respectivamente.

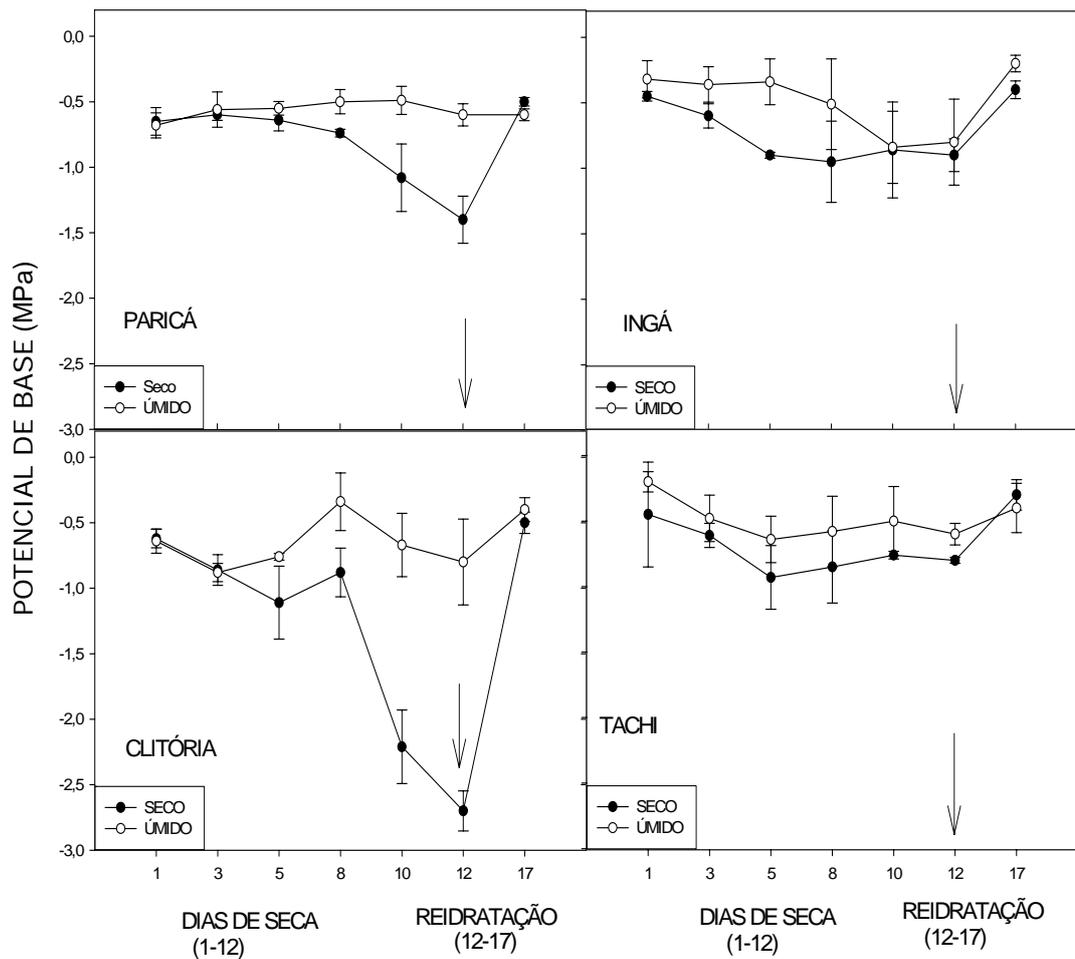


Figura 1: Valores do potencial de base de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e posteriormente reidratadas (seta) durante cinco dias. Cada ponto representa média de quatro repetições e as barras indicam o desvio padrão.

4.2 AVALIAÇÃO DO CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA (CRA) NO POTENCIAL DE BASE

O conteúdo relativo de água (CRA) no potencial de base é mostrado na Figura 2.

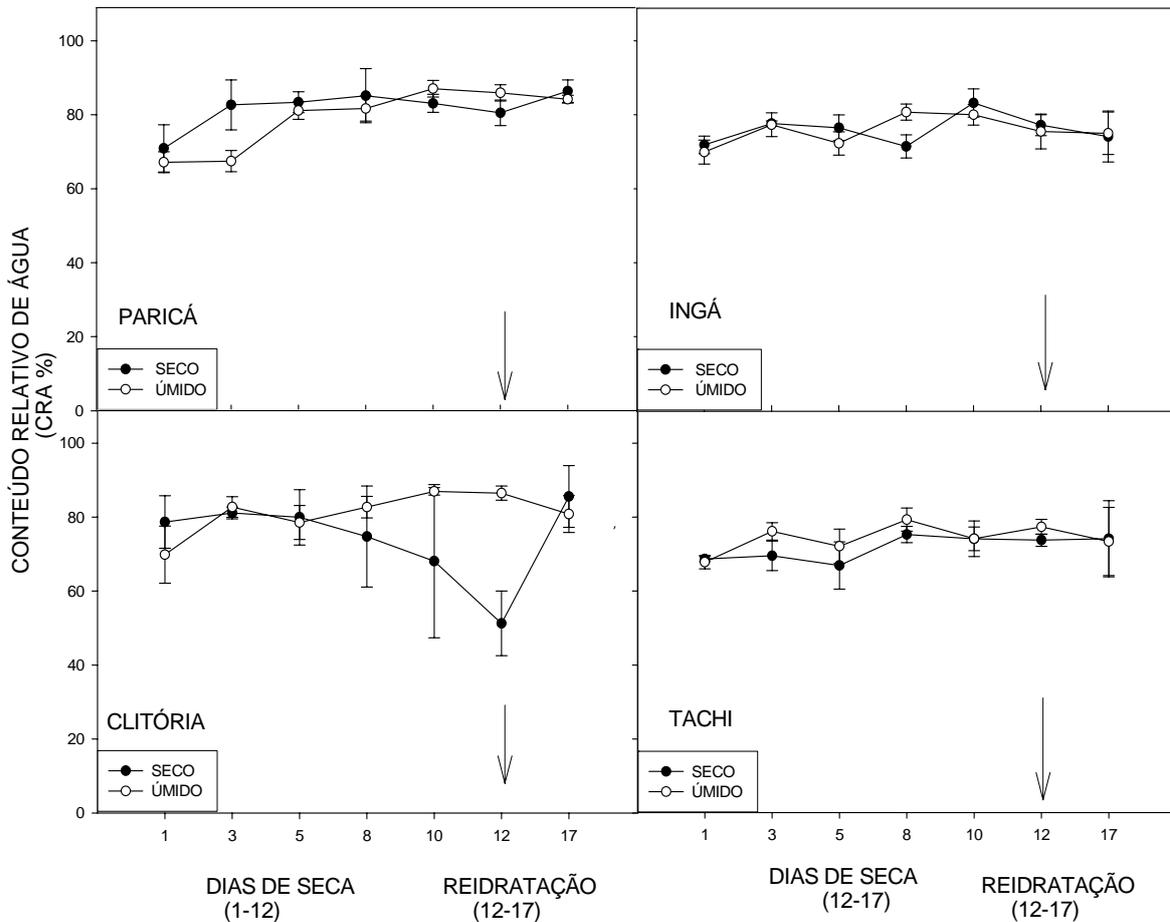


Figura 2: Valores do conteúdo relativo de água em quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas (seta) após cinco dias. Cada ponto representa médias de quatro repetições e barras verticais representam o desvio padrão.

Observa-se que nas espécies paricá, ingá e tachi o CRA variou pouco, tanto no tratamento seco quanto no úmido. Em relação à espécie clitória no tratamento seco, o CRA diminui gradativamente com o decorrer do período de estresse atingindo 51,28% no 12º dia de seca, no tratamento úmido o CRA variou de 69,85% (1º dia) a 80,83% (17º dia), após a reidratação a espécie clitória no tratamento seco recuperou rapidamente seu CRA atingindo, no 17º dia 85,5%, superior, inclusive ao tratamento úmido (80,35%). Comportamento semelhante à espécie clitória foi observado por Pattanagul e Madore (2002), quando estudando o metabolismo de *Coleus blumei Benth* submetida ao déficit hídrico por 12 dias em casa de vegetação, obteve uma redução de conteúdo relativo de água de 80% (plantas do tratamento úmido) para 60% (plantas do tratamento seco).

Analisando-se ainda a figura 2, observa-se que esse nível de estresse hídrico não pode ser considerado letal para as espécies estudadas, visto que as plantas de paricá, ingá e tachi tiveram comportamentos semelhantes quando comparadas a seus respectivos tratamentos secos e, as plantas da espécie clitória rapidamente recuperam seu turgor depois da reidratação, passando dos 51% (aos doze dias de seca) para 85% (depois de cinco dias de reidratação).

4.3 AVALIAÇÃO DA CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA

O estresse hídrico alterou a intensidade e a duração da abertura estomática ao longo dos doze dias de avaliação que as plantas foram submetidas (Figura. 3).

A condutância estomática nas plantas úmidas de paricá no 1º dia de tratamento apresentou valor maior ($0,35 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) do que nas plantas secas ($0,23 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), porém no 3º dia de estresse ambas apresentaram resultados semelhantes ($0,20 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para plantas secas e $0,21 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para plantas úmidas). A partir desse ponto, as plantas de ambos os tratamentos tenderam a uma divergência. Nas plantas úmidas, ocorreu um aumento da condutância estomática com algumas oscilações e as secas tenderam a um fechamento estomático gradual até aos 12 dias de estresse, no qual foi observada uma condutância de $0,09 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

As plantas de ingá, tanto no tratamento úmido quanto no seco, apresentaram resultados semelhantes, tendendo a um aumento basicamente constante com leves variações em sua flutuação. No entanto, a espécie clitória apresentou variações consideráveis em relação às outras espécies, apesar de sua condutância estomática nas plantas úmidas, no 1º dia de tratamento, ser maior que nas secas, elas tenderam a uma convergência no 3º dia e apresentaram resultados semelhantes ($0,41 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para as plantas secas e $0,42 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para as úmidas) e no decorrer dos dias de estresse verificou-se um aumento gradual nas plantas do tratamento úmido com pequenas variações no 8º e 12º dia. Já as plantas secas fecharam quase que completamente seus estômatos, fato este constatado pelo decréscimo contínuo de condutância que ocorreu ($0,108 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no 1º para $0,02 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no 12º de estresse).

Com relação às plantas de tachi, a condutância estomática no tratamento seco foi maior do que no úmido, isso até o 3º dia de estabelecimento do estresse hídrico, a partir desse

dia a condutância das plantas no tratamento úmido aumentou e das plantas no tratamento seco diminuiu, tendo esse aumento variações no 5º e 12º dia de tratamento e a diminuição para as plantas secas foi de $0,61 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no 1º dia para $0,07 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no 5º dia e então, aumentado novamente linearmente até o 10º dia e posteriormente, ocorrendo reduções até o 12º dia de estresse hídrico.

A reidratação proporcionou uma recuperação rápida nos valores de condutância estomática em todas as espécies, porém esta recuperação foi mais intensa na espécie clitória. Essa recuperação pode permitir uma alta atividade fotossintética e uma retomada mais rápida do crescimento (PIMENTEL; HÉBERT, 1999) após o secamento, indicando que o embolismo que possivelmente teria sido formado, foi desfeito.

Em termos gerais pode-se dizer que as condutâncias estomáticas nas plantas do tratamento seco tenderam a um decréscimo à medida que o estresse hídrico foi se estabelecendo, com exceção da espécie ingá. Ressaltando-se também, que a condutância estomática nas plantas úmidas manteve-se maior em relação às secas na maioria dos dias em que estas plantas foram testadas.

Estes resultados concordam com os obtidos por Prado et al. (2004) trabalhando com 22 espécies lenhosas em condições naturais obteve para condutância estomática variações de $0,37$ a $0,04 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ na estação seca. Nas plantas de aroeira-do-sertão, espécies lenhosas, cultivadas em casa de vegetação sob 14 dias de suspensão da irrigação, Queiroz et al. (2002) observaram também uma redução da condutância estomática de $34,4 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em plantas irrigadas para $3,1 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em plantas não irrigadas, quando o estresse se estabeleceu.

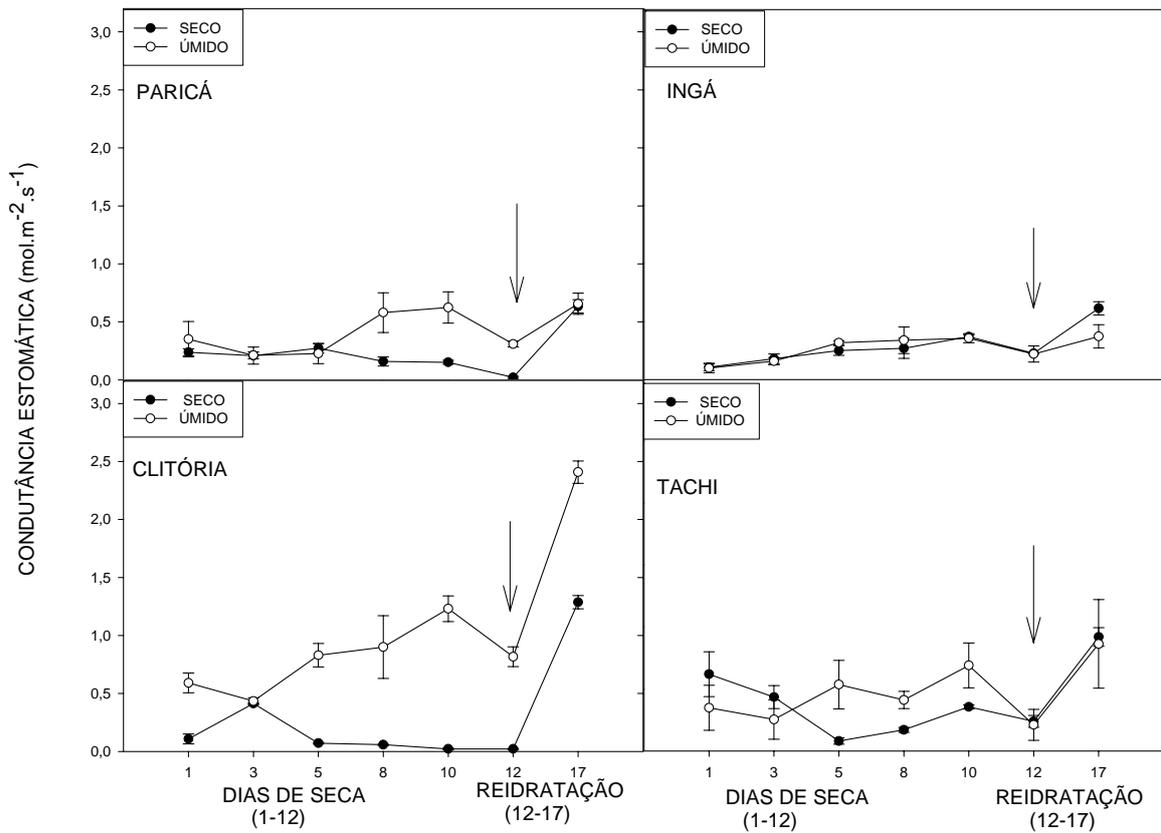


Figura 3: Condutância estomática em quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas (seta) após cinco dias. Cada ponto representa médias de quatro repetições e barras verticais representam o desvio padrão.

4.4 TAXA DE CRESCIMENTO ABSOLUTO (TCA) E TAXA ASSIMILATÓRIA LÍQUIDA (TAL)

Avaliou-se o efeito do déficit hídrico sobre a fotossíntese e o crescimento, através das medidas de taxa de crescimento absoluto e taxa assimilatória líquida, nas espécies estudadas.

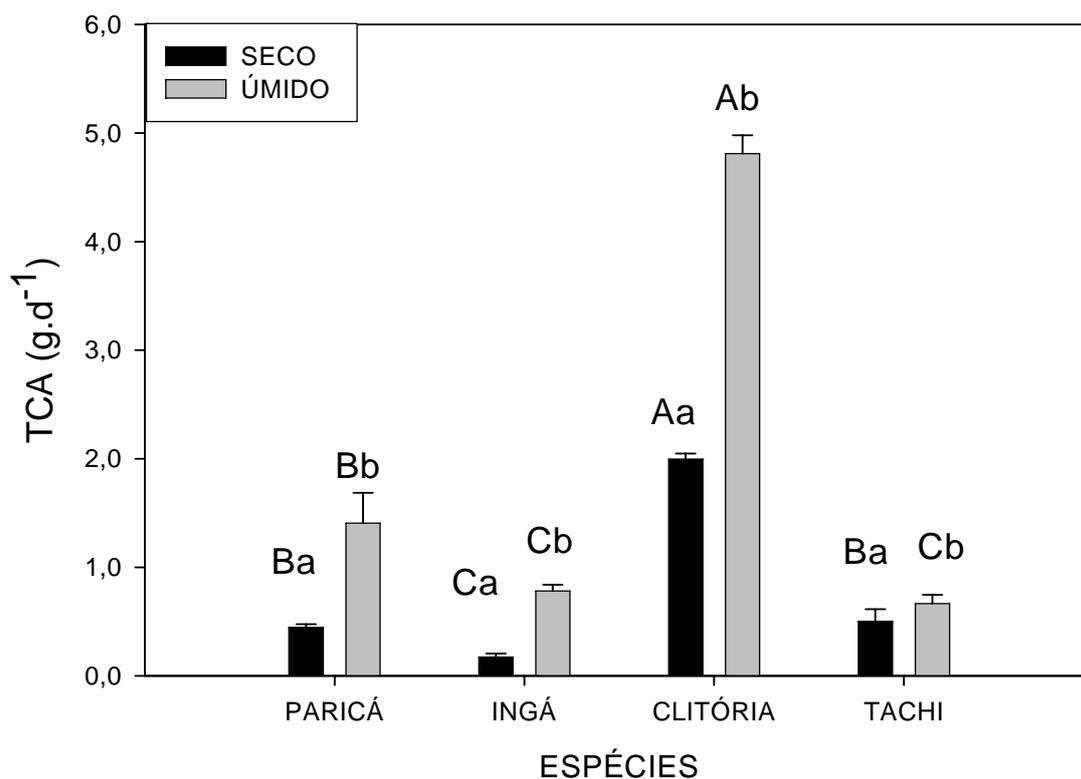


Figura 4: Taxa de crescimento absoluto (TCA) em quatro leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente. Barras verticais representam o desvio padrão, $n = 4$.

Letras diferentes indicam significância ao nível de 5% de probabilidade, teste de Bonferroni.

Letras maiúsculas indicam comparação entre espécies com o mesmo tratamento.

Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos da mesma espécie.

Para Taxa de Crescimento Absoluto (TCA) obtiveram-se diferenças significativas para as fontes de variação ($P < 0,001$). Os resultados obtidos com a TCA (Figura 4), mostra que entre as espécies do tratamento seco, a espécie ingá foi a mais afetada, sofrendo uma redução significativa ($P < 0,001$) na sua TCA em cerca de 77,83%, seguida pela espécie paricá que obteve uma redução de 68,67%, juntamente com a espécie clitória, a qual reduziu em cerca de 58,64%. Por outro lado, a espécie que menos variou a sua TCA foi à espécie tachi, ocorrendo redução de cerca de 24,86%, ressaltando que, mesmo ocorrendo pouca variação nas médias analisadas da espécie tachi, esta foi estatisticamente significativa ($P = 0,024$).

Em relação ao desempenho da espécie clitória, sua TCA foi superior às outras três espécies, tanto no tratamento úmido como no seco, confirmando assim as observações feitas na casa de vegetação, onde essa espécie manteve seu crescimento sempre em níveis mais elevados em relação às outras espécies.

Neste sentido, observou-se que plantas jovens de paricá, ingá, clitória e tachi responderam de diferentes formas a imposição dos tratamentos seco e úmido. Entendendo-se desta forma, que a maior produção de biomassa ocorreu na espécie clitória, tanto no tratamento seco quanto no úmido, sinalizando-a pelo seu rápido crescimento e maior produção de biomassa, como uma espécie potencial para uso em sistema de corte e trituração.

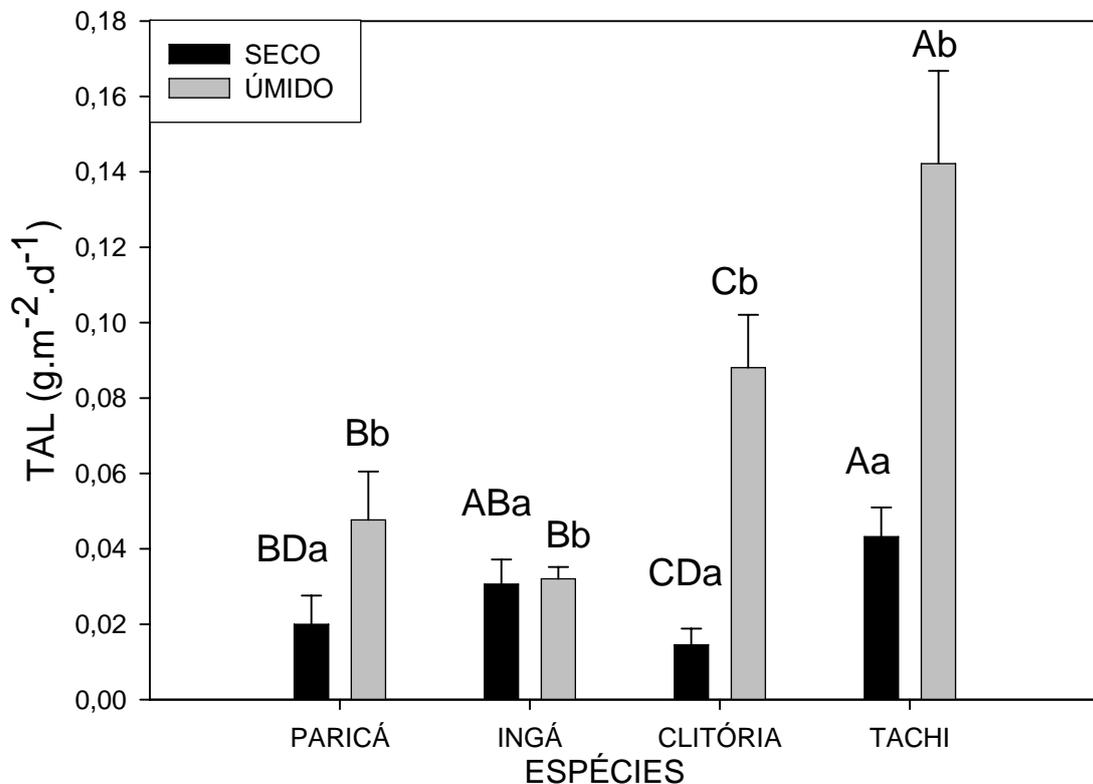


Figura 5: Taxa assimilatória líquida nas quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente. Barras verticais representam o desvio padrão, n = 4.

Letras diferentes indicam significância ao nível de 5% de probabilidade, teste de Bonferroni.

Letras maiúsculas indicam comparação entre espécies com o mesmo tratamento.

Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos da mesma espécie.

Em relação à taxa assimilatória líquida (TAL) (Figura 5) nas quatro espécies de leguminosas, houve diferenças significativas, tanto para tratamento (P=0,002) quanto para espécie e tratamento x interação (P<0,001).

Nas espécies submetidas ao tratamento seco (paricá, ingá, clitória e tachi), pôde-se constatar que estas sofreram uma redução em sua taxa assimilatória líquida, quando comparadas com seus respectivos tratamentos úmidos, sendo a espécie clitória a mais afetada significativamente ($P < 0,001$) pelos dias de estresse hídrico, apresentando uma redução de 83,54%, juntamente com a espécie tachi (redução de 69,62%) e paricá (redução de 58,07%), enquanto que a menos afetada foi à espécie ingá (4,36%). As espécies clitória e tachi reduziram a produção de fotoassimilados como mecanismo de defesa aos dias de estresse hídrico que foram submetidas.

A taxa assimilatória líquida expressa o aumento da matéria seca em relação a toda área foliar, responsável por este aumento por unidade de tempo, e esta varia durante o desenvolvimento individual e em relação aos fatores ambientais (LARCHER, 2000), estando dessa forma, relacionada com a assimilação de CO_2 e conseqüentemente produção de carboidratos, os quais são responsáveis pelo crescimento e produção de matéria seca da planta. Em relação a TAL, as espécies paricá e principalmente a ingá tiveram uma maior eficiência, quando comparamos o tratamento úmido com o seco, quanto à formação de fotoassimilados nos dias que foram submetidas ao estresse hídrico por apresentarem pequenas reduções em sua TAL.

Todavia, a redução da TAL na espécie clitória foi surpreendente, visto que, essa espécie foi a que acumulou uma maior quantidade de biomassa, conseqüentemente apresentando maiores valores para a TCA, dessa forma era de se esperar valores elevados para sua TAL, no entanto isso não ocorreu, talvez por essa espécie ter diminuído sua área foliar com quedas de algumas folhas, como forma de reduzir a superfície de evaporação e manter sua turgescência.

4.5 AVALIAÇÃO DO POTENCIAL OSMÓTICO E DO CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA PELA TÉCNICA DE CURVAS PRESSÃO-VOLUME

Através da técnica conhecida como curva pressão-volume os componentes osmóticos potenciais de solutos, potencial de pressão e potencial total da água, podem ser estimados em uma mesma folha (MARUR, 1999). Não houve diferenças significativas para as fontes de variações nos potenciais osmóticos, ou ponto de perda de turgor e conteúdo relativo de água

no potencial osmótico. No potencial osmótico e na saturação houve diferenças significativas apenas para espécies ($P=0,023$).

Na Tabela 1, foi observado que as espécies ingá e tachi, quando submetidas ao tratamento úmido, obtiveram valores similares entre si para os parâmetros potencial osmótico a plena saturação (π_{100}) e potencial osmótico no ponto de turgescência zero (π_{zero}). Quando observamos as plantas do tratamento seco os valores obtidos para aqueles parâmetros foram menores em cerca de -0,4 MPa na espécie clitória.

Mesmo não se obtendo diferenças significativas para esses parâmetros, podem-se afirmar que ocorreu um ajustamento osmótico, talvez não tão expressivo quanto se poderia esperar, mas bastante claro, apesar das plantas terem sido submetidas apenas a doze dias de estresse hídrico em casa de vegetação.

O ajustamento osmótico obtido aqui, pela diferença entre os valores do tratamento úmido e seco, em plena turgescência foi de -0,05 MPa para ingá e tachi e -0,25 MPa; -0,23 MPa para espécies paricá e clitória respectivamente, enquanto que em turgescência zero foram -0,18; -0,13 MPa para tachi e clitória e -0,23; -0,22 MPa para ingá e paricá. Esse ajuste osmótico é importante porque há um acúmulo de solutos pelas células e o potencial hídrico pode ser diminuído sem que haja decréscimo abrupto do turgor e volume celular. Porém os valores encontrados neste estudo são menores do que encontrados por muitos autores. Valores mais altos de ajustamento osmótico foram encontrados por Jiang e Huang (2001) em (*Poa pratensis L.*) -0,23; -0,90 e -0,42 MPa e BABU (1999) (*Oryza sativa L.*) valores -0,72; -0,89 e -0,51 MPa.

Os menores valores negativos de potencial osmótico a plena saturação (π_{100}) e potencial osmótico no ponto de turgescência zero (π_{zero}) obtidos para as espécies clitória e paricá sugerem maior tolerância à deficiência hídrica, pois os tecidos suportam condições adversas por um tempo maior, antes das células atingirem um estado de murcha.

Para muitos autores o ajustamento osmótico envolve acumulação líquida de solutos e que o abaixamento do potencial osmótico seria provavelmente conseqüência da acumulação líquida de solutos no simplasto (AUGÉ et al., 1998; BABU, 1999; MARUR, 1999; PARRA, 2002; LACERDA, 2003).

O valor do conteúdo relativo de água (CRA) no ponto de turgescência zero também variou entre as espécies e, apesar de não se ter obtido diferenças estatísticas, os resultados sugerem que os tecidos foliares de ingá suportaram maiores reduções no conteúdo relativo de água (de 85% no tratamento úmido para 78% no seco), para que houvesse a anulação da

turgescência das células. Decréscimo no turgor para Taiz e Zeiger (2004) é o primeiro efeito biofísico significativo do estresse hídrico, por que as atividades dependentes do turgor, como expansão foliar e alongamento de raízes, ficam mais sensíveis.

Tabela 1 – Potencial osmótico no ponto de saturação (π_{100} , MPa), potencial osmótico no ponto de turgescência zero (π_{zero} , MPa) e conteúdo relativo de água (CRA) nos tecidos de folhas de paricá, ingá, clitória e tachi, submetidos a doze dias de seca e posteriormente reidratadas durante cinco dias, estimados pela técnica de curva pressão-volume^(*)

TRATAMENTO	ESPÉCIES			
	PARICÁ	INGÁ	CLITÓRIA	TACHI
POTENCIAL OSMÓTICO ($P\pi_{100}$, MPA)				
SECO	-1,31 ($\pm 0,12$)	-1,20 ($\pm 0,2$)	-1,30 ($\pm 0,11$)	-1,04 ($\pm 0,11$)
ÚMIDO	-1,06 ($\pm 0,22$)	-1,15 ($\pm 0,40$)	-1,07 ($\pm 0,18$)	-0,99 ($\pm 0,02$)
POTENCIAL OSMÓTICO NO PONTO DE TURGESCÊNCIA ZERO (π_{ZERO} , MPA)				
SECO	-1,52 ($\pm 0,25$)	-1,38 ($\pm 0,07$)	-1,61 ($\pm 0,28$)	-1,30 ($\pm 0,03$)
ÚMIDO	-1,30 ($\pm 0,18$)	-1,15 ($\pm 0,40$)	-1,48 ($\pm 0,20$)	-1,12 ($\pm 0,003$)
CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA NO PONTO DE TURGESCÊNCIA ZERO (%)				
SECO	81 ($\pm 0,04$)	78 ($\pm 0,07$)	76 ($\pm 0,10$)	82 ($\pm 0,05$)
ÚMIDO	83 ($\pm 0,01$)	85 ($\pm 0,08$)	77 ($\pm 0,06$)	86 ($\pm 0,01$)

(*) Cada resultado representa a média de três repetições e os valores entre parênteses representam o desvio padrão da média. Ausência de letra significa que não houve diferença significativa ao nível de 5% de probabilidade, teste de Bonferroni.

Na Figura 6 pode-se observar que as espécies clitória e paricá mantiveram maior potencial de pressão em potenciais hídricos baixos, em comparação com as outras espécies em estudo (ingá e tachi). Dessa forma, pode-se confirmar seu ajustamento osmótico e sua capacidade de desidratar somente em potenciais hídricos muito baixos. Plantas com capacidade de desenvolver um maior potencial de pressão, tendem a tolerar mais longos

períodos de seca nos mais baixos potenciais hídricos, do que as outras espécies que não desenvolvem tal modificação no seu metabolismo.

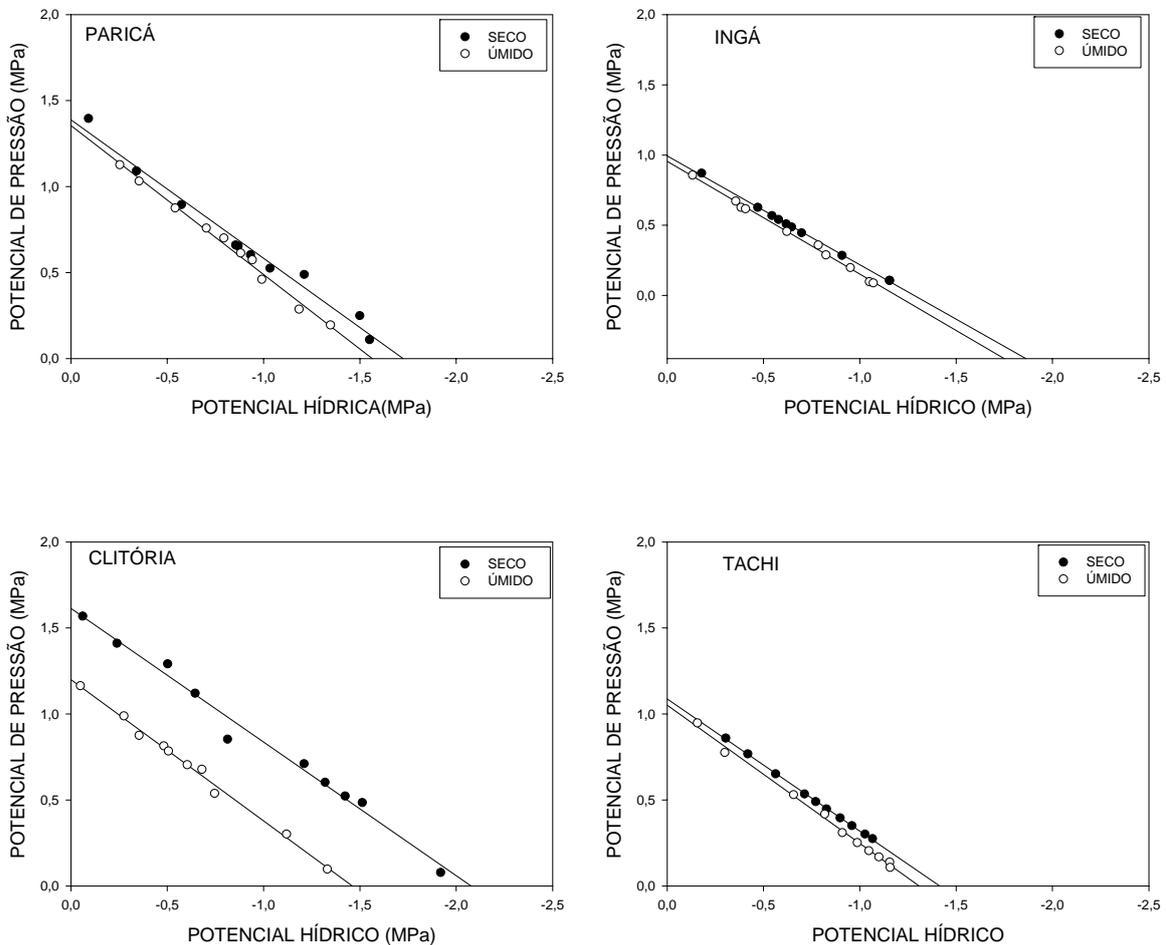


Figura 6: Relação entre o potencial de pressão (P, MPa) e potencial hídrico (Ψ , MPa) obtidos a partir da técnica curvas pressão-volume em quatro espécies de leguminosa submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.

4.6 ANÁLISES BIOQUÍMICAS

Dentre os mecanismos de tolerância ao estresse hídrico, destaca-se a osmorregulação, o qual inclui um aumento na concentração de solutos. Sendo que muitos desses solutos (aminoácidos, açúcares e potássio) diminuem os possíveis danos decorrentes da alta concentração iônica gerada pelo estresse hídrico (GREENWAY; MUNNS; 1980; LARCHER, 2000) e também para um ajustamento osmótico na planta. Esse ajuste osmótico pode ser

percebido como um mecanismo de sobrevivência importante ao estresse hídrico (TURNER, 1997).

Quando as plantas estão submetidas a estresses hídricos, a concentração de íons aumenta dentro das células, esses íons podem interferir na atividade das enzimas no citosol, dessa forma ocorre uma compartimentação desses íons no vacúolo, porém a célula fica descompensada, para que isso não ocorra, há um acúmulo de solutos orgânicos e inorgânicos que não interferem nas atividades das enzimas dentro do citoplasma, com isso o equilíbrio do potencial hídrico dentro da célula é mantido (TAIZ; ZEIGER, 2004).

4.6.1 Avaliação dos níveis de aminoácidos solúveis totais e prolina livre

Após doze dias de cultivo sob deficiência hídrica induzida e cinco dias de reidratação, os teores de aminoácidos solúveis totais nos tecidos de paricá, ingá, clitória e tachi (Figura 7) apresentaram uma diferença estatística para tratamento ($P=0,004$), para a espécie ($P<0,001$) e existindo também diferença estatística para tratamento x interações ($P=0,018$).

Observou-se em todas as quatro espécies no tratamento seco, um aumento nos teores desse soluto quando comparado com os teores dos tratamentos úmidos, mesmo nas espécies ingá e tachi que não tiveram grandes reduções de seus potenciais de base observou-se acúmulo de aminoácidos, sugerindo que essas espécies responderam a deficiência de água no solo acumulando fotoassimilados como consequência de uma redução de suas negatividade no potencial hídrico interno

O papel que os aminoácidos desempenham nas plantas sob estresse hídrico, seria o de atuar como fonte de nitrogênio e carbono prontamente utilizáveis após o término do estresse. Turner (1997) considera que os aminoácidos também teriam função de ajuste osmótico. Portanto, o acúmulo de aminoácidos para muitos autores é considerado como sinal de tolerância das plantas tanto ao estresse salino, como hídrico (MUNNS, 1998, 2002; KRAMER; BOYER, 1995; ARORA; SARADHI 1995). O que leva a constatar que as quatro espécies modificaram seu metabolismo, acumulando aminoácidos, pelas reduções de seus potenciais osmóticos, como forma de tolerar mais esses doze dias de estresse hídrico a qual ficaram submetidas.

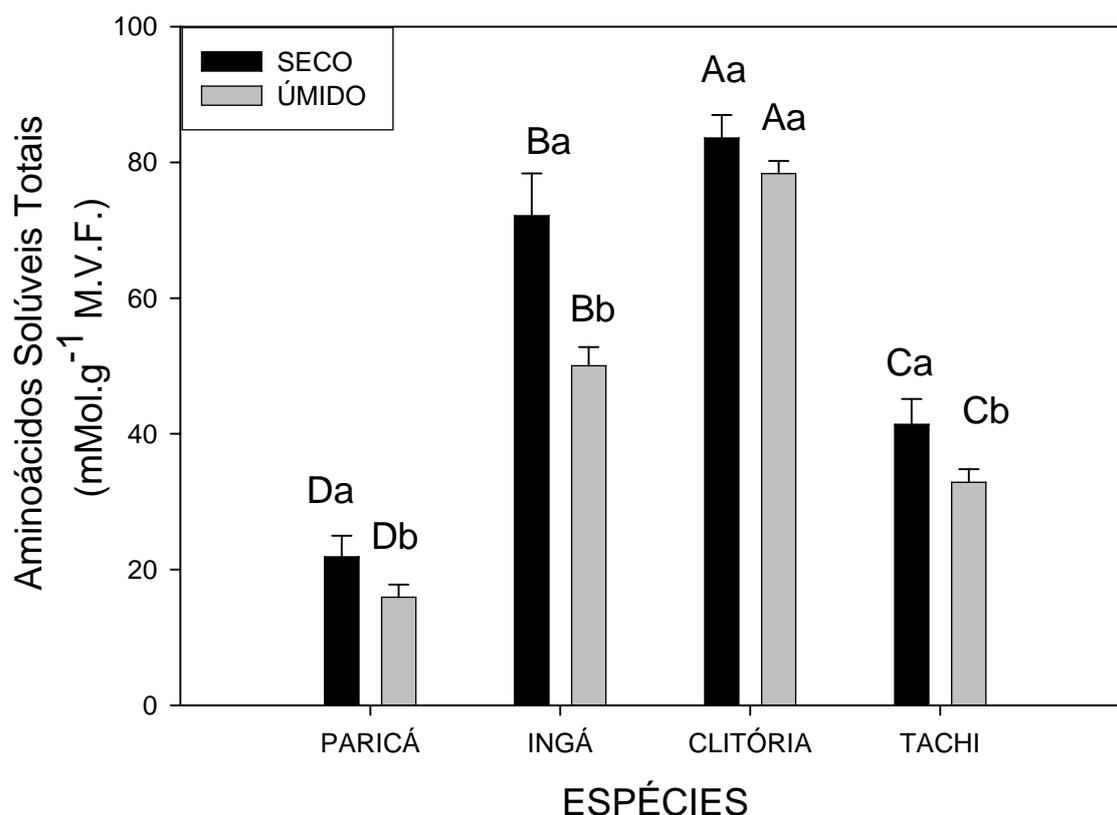


Figura 7: Teores de aminoácidos solúveis totais em material vegetal fresco (M.V.F.) de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.

Letras diferentes indicam significância ao nível de 5% de probabilidade, teste de Bonferroni.

Letras maiúsculas indicam comparação entre espécies com o mesmo tratamento.

Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos da mesma espécie.

Em relação aos teores de prolina (Figura 8), observou-se um efeito significativo para tratamento ($P=0,013$), espécies ($P<0,001$), e para tratamento x espécies ($P=0,336$).

Tanto no tratamento seco, quanto no úmido, nas quatro espécies submetidas à deficiência hídrica foram observados os menores valores de médias para espécie ingá ($2,362$ e $1,120 \mu\text{Mol.g}^{-1}$) respectivamente, e os maiores valores de médias foram alcançados pela espécie clitória ($9,361$ e $6,186 \mu\text{Mol.g}^{-1}$) respectivamente, para tratamento úmido e seco.

A espécie clitória no tratamento seco apresentou um acúmulo significativo ($P<0,001$) de prolina em relação às espécies ingá, tachi e paricá. No entanto, as espécies paricá e tachi tanto no tratamento seco quanto no úmido, não se diferenciaram entre si e também dentro dos tratamentos, apresentando acúmulo de prolina nos mesmos patamares. Já na espécie ingá,

mesmo esta espécie não tendo reduzido seu potencial de base como as espécies paricá e clitória, ocorreu uma sinalização para o ajustamento osmótico e esta espécie aumentou significativamente seus teores de prolina, quando comparado com sua espécie no tratamento úmido.

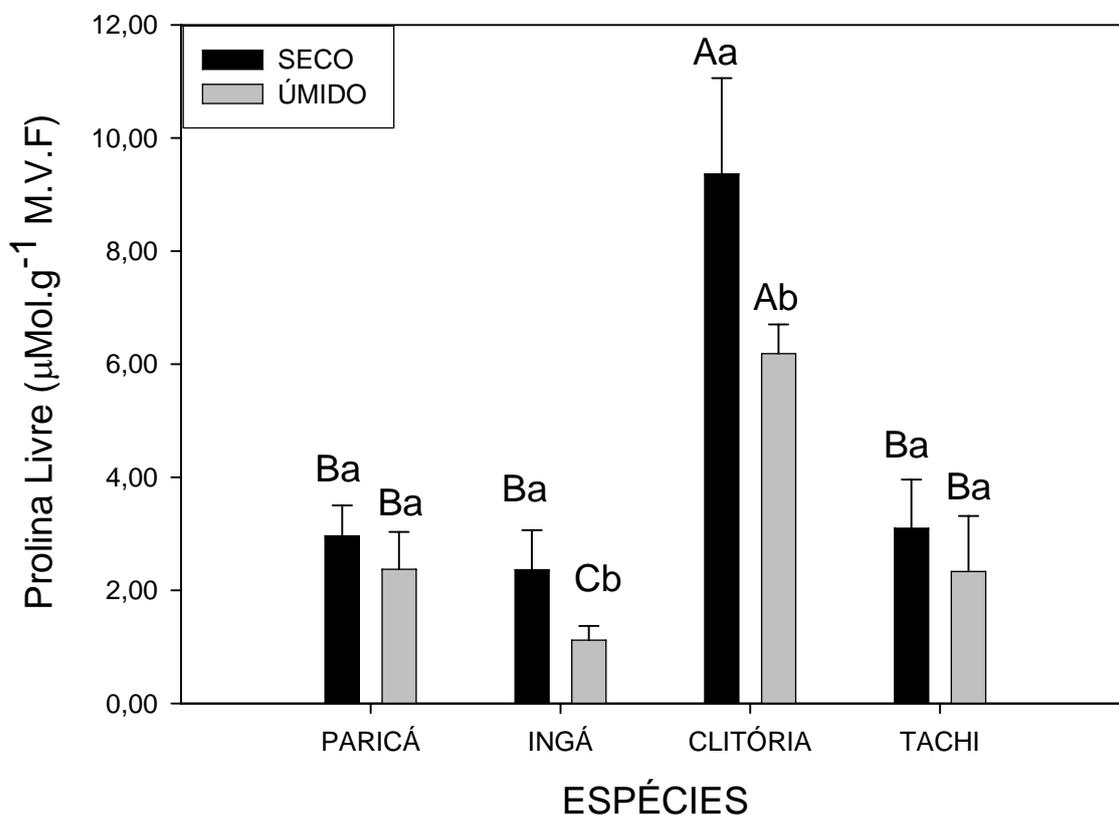


Figura 8: Quantificação de prolina em material vegetal fresco (M.V.F.) de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.

Letras diferentes indicam significância ao nível de 5% de probabilidade, teste de Bonferroni.

Letras maiúsculas indicam comparação entre espécies com o mesmo tratamento.

Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos da mesma espécie.

O aumento do déficit hídrico promoveu incremento nos teores de prolina nas folhas das plantas. Resultados semelhantes de aumento de prolina sob condições de deficiência hídrica também foram obtidos para o algodão, trigo (HEERDEN; VILLIERS, 1996; STRAUSS; AGENBAG, 1998); feijão (LAZCANO-FERRAT; LOVATT, 1999); e milho (CARCELLER et al., 1999).

Para alguns autores Kerbauy (2004); Hare e Cress (1997), plantas em condições de estresse hídrico ou salino apresentam elevados teores de prolina em comparação com plantas em condições normais. A prolina é um mecanismo de proteção à falta de água, pois ajuda a baixar o potencial hídrico foliar, retendo água nos tecidos, pela sua alta solubilidade em relação aos outros solutos.

O acúmulo de prolina pode está relacionado às vias metabólicas ligadas ao ácido abscísico (HARE et al., 1999), sugerindo que quem acumula mais prolina pode acumular mais potássio (Figura 10), uma vez que as concentrações de potássio são dependentes de altas concentrações de ácido abscísico nas células estomáticas, regulando o fechamento estomático e ajudando a manter a turgescência das células do mesofilo. Porém neste trabalho não se pode concordar com este fato, pois a espécie que mais acumulou prolina não foi a que mais acumulou potássio, conforme pode ser vista na Figura 10.

4.6.2 Avaliação dos teores de açúcares solúveis totais

A deficiência hídrica induziu o acúmulo de açúcares solúveis totais (Figura 9). Houve uma diferença significativa para tratamento ($P < 0,006$), espécies ($P = < 0,001$) e também tratamento x espécies se diferenciaram significativamente ($P = 0,006$).

Tanto no tratamento seco quanto no úmido, a espécie clitória foi a que acumulou uma maior quantidade de açúcares solúveis totais (211,0 e 150,8 g.Kg⁻¹) respectivamente, sendo que no tratamento seco e novamente no úmido, clitória e ingá não se diferenciaram entre si, porém se diferenciaram significativamente de paricá e tachi, mas clitória x ingá e tachi x paricá não se diferenciaram significativamente.

Aumentos nos teores de açúcares solúveis totais foram observados também por Marur (1998) em plantas de algodoeiros e por Chaves Filho et al. (2001) em plantas jovens de lobeira, sob condições de estresse hídrico.

Observando-se um maior valor de média em plantas estressadas pela falta de água, pode-se sugerir que houve um ajustamento fisiológico no metabolismo dessas plantas, para que as mesmas pudessem acumular estes açúcares e, assim, reduzir seus potenciais osmóticos e pela diferença de gradiente de concentração (saída de água de um maior potencial para um menor potencial) manter a turgescência e com isso retardar o déficit de água em seus tecidos.

Açúcares solúveis totais segundo Larcher (2000) contribuem para a proteção das biomembranas que poderiam ser degradadas sob deficiência hídrica pelo aumento de substâncias iônicas dentro do citosol. Uma vez que, as enzimas dentro do citosol são inativadas por muitos desses íons, o que poderia dificultar modificações no metabolismo em um período de estresse hídrico.

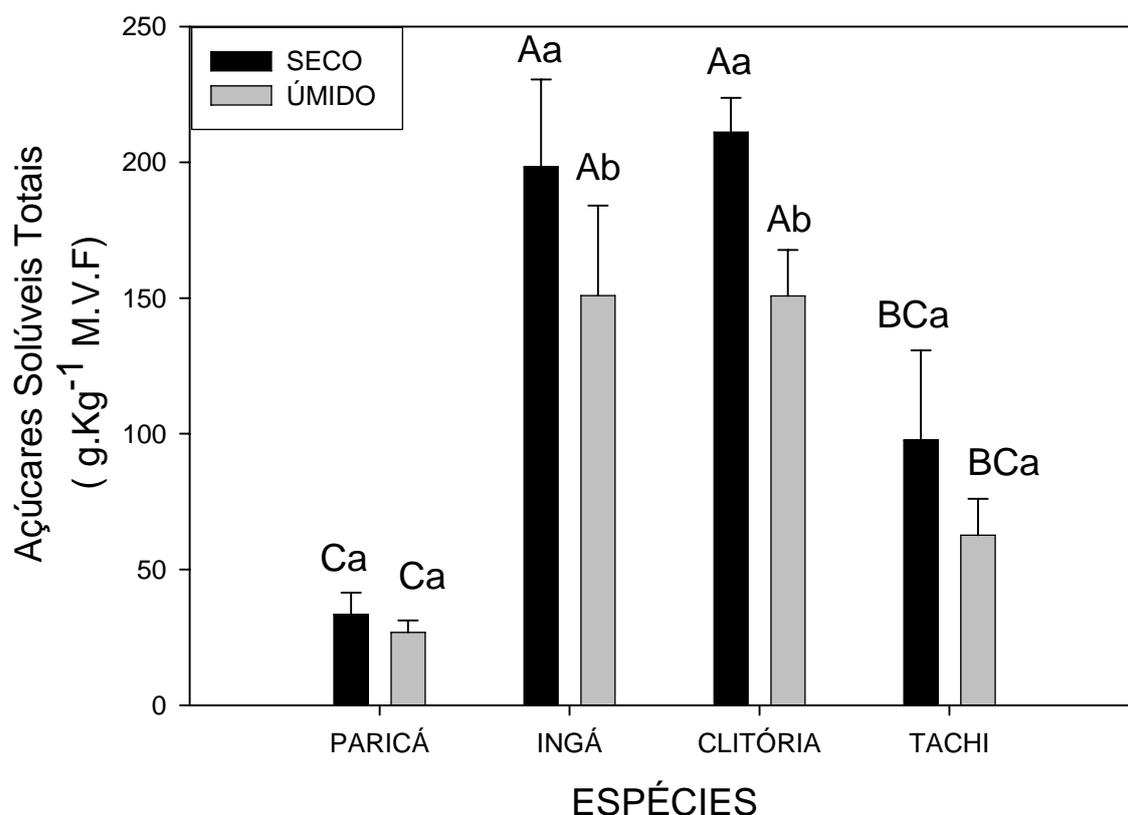


Figura 9: Avaliação de açúcares solúveis totais em material vegetal fresco (M.V.F.) de quatro espécies de leguminosas submetidas à doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.

Letras diferentes indicam significância ao nível de 5% de probabilidade, teste de *Bonferroni*.

Letras maiúsculas indicam comparação entre espécies com o mesmo tratamento.

Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos da mesma espécie.

4.6.3 Avaliação dos teores de potássio

Na Figura 10, não se observou resultado significativo para as fontes de variação, tratamento e tratamento x interação, por outro lado, encontrou-se resultado significativo para espécies ($P < 0,001$). Verificou-se também que a espécie ingá acumulou maior teor de potássio ($10,20 \text{ g. Kg}^{-1}$) em relação às espécies paricá ($3,12 \text{ g. Kg}^{-1}$), clitória ($3,65 \text{ g. Kg}^{-1}$) e tachi ($4,78 \text{ g. Kg}^{-1}$) no tratamento seco, e estatisticamente se diferenciando das mesmas ($P < 0,001$) e também quando comparada a sua espécie do tratamento úmido.

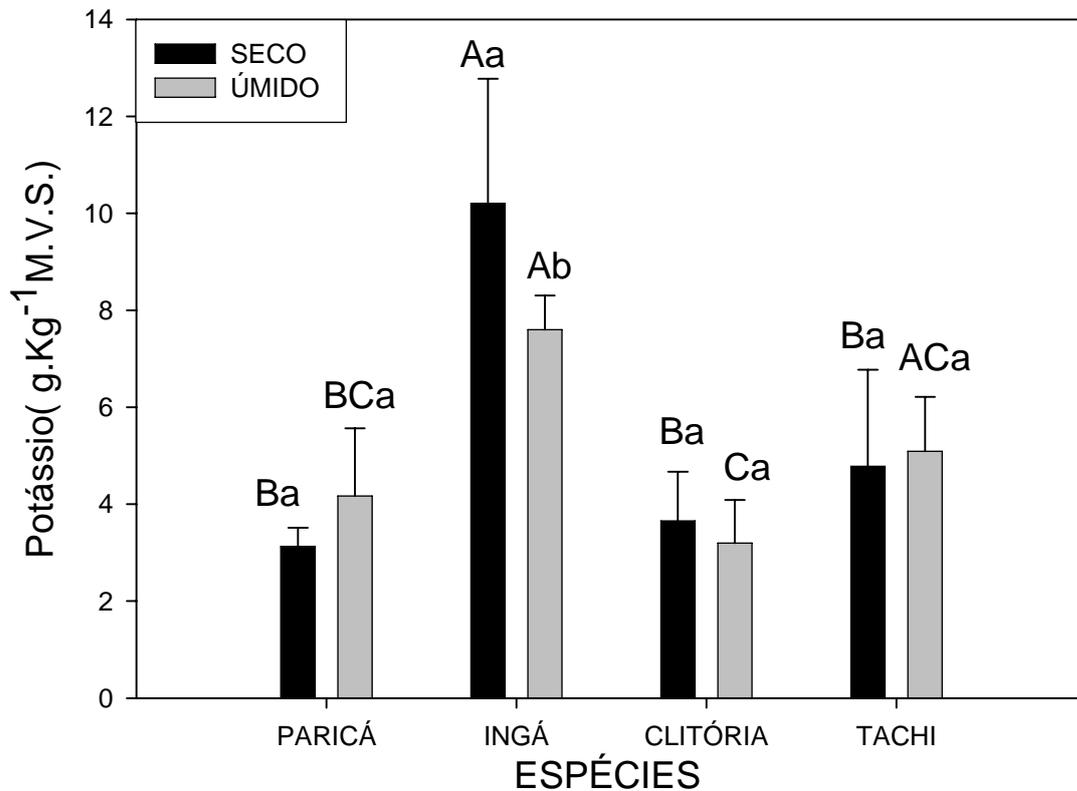


Figura 10 – Avaliação dos teores de potássio em material vegetal seco (M.V.S.) de quatro espécies de leguminosas submetidas a doze dias de déficit hídrico e reidratadas posteriormente.

Letras diferentes indicam significância ao nível de 5% de probabilidade, teste de Bonferroni.

Letras maiúsculas indicam comparação entre espécies com o mesmo tratamento.

Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos da mesma espécie.

Em relação ao tratamento úmido, a espécie ingá se diferenciou significativamente apenas de clitória ($P < 0,001$) e paricá ($P < 0,007$). Entre às espécies paricá, clitória e tachi, não ocorreu diferença significativa.

Estes resultados concordam com os propostos por Jiang e Huang (2001) que encontraram um aumento no teor de potássio para a espécie *Poa pratensis* L e também neste estudo o soluto inorgânico mais acumulado foi o K^+ .

O potássio é um cátion importante nas relações hídricas dos vegetais, pois ele juntamente com outros íons, controla a abertura e fechamento estomático, deste modo influenciando na condutância estomática, e conseqüentemente, no potencial hídrico da célula.

Quando a água é limitante, a perda de turgescência e a murcha das folhas são sintomas típicos de deficiência de potássio, sendo que, plantas bem nutridas em potássio são mais resistentes ao estresse de água, à geada e ao ataque de fungos (KERBAUY, 2004). As funções do potássio no alongamento celular e outros processos dirigidos pela turgescência dependem do seu armazenamento nos vacúolos.

5 CONCLUSÕES

1- Em termos de relações hídricas, as quatro espécies toleraram bem os doze dias de déficit de água a que foram submetidas, mantendo a hidratação de seus tecidos para que suas atividades metabólicas não fossem comprometidas.

2- Somente com os resultados das Taxa Assimilatória Líquida e Taxa de Crescimento Absoluto não foi possível tirar conclusões mais precisas a respeito da influência do estresse hídrico sobre a fotossíntese dessas espécies, uma vez que, não se pôde utilizar outro método.

3- Neste estudo não se obteve resultados significativos quanto ao ajustamento osmótico das espécies estudadas, porém concluiu-se que, elas tenderam a um ajustamento osmótico, pois ocorreu redução de seus potenciais osmóticos e também acumulação de solutos, como o potássio (exceção paricá), açúcares, prolina e aminoácidos, tidos como bons indicadores de tolerância à desidratação.

4- Concluiu-se também que as espécies, de maneira geral, apresentaram mecanismos de tolerância ao estresse hídrico, como a espécie paricá que não acumulou potássio, manteve sua condutância estomática, porém acumulou prolina, açúcares e aminoácidos, para manter a turgescência de seus tecidos, mesmo com os estômatos abertos.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D. D. et al. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. **BioScience**, 50(11):979-995, 2000.

AMBICENTER. Disponível em: www.ambicenter.com.br/queimadas007.htm. Acesso em 19/5/2004.

ARORA, S.; SARADHI, P. Light-induced entrancement in proline leves in *vigna radiata* exposed to enviromental stress. **Plant Physiology**, v. 22, p.383-386, 1995.

AUGÉ, R. M. et al. Foliar dehydration tolerance of twelve deciduous tree species. **Journal Experimental Botany**, 49(321)753-759, 1998.

BABU, R. C. et al. Comparison of meassurement methods of Osmootic Adjustment in Rice cultivars **Crop science**. 39:150-158, 1999.

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and Soil** (39):205-207, 1973.

BAWA, K. S. ; DAYANANDAN, S. Global Climate Change and Tropical Forest Genetic Resources. Climate Change and Tropical Forest Genetic Resources. **Climatic Change**, 39:473-485, 1998.

BRAY, E. A. Update on water deficit. Molecular responses to water déficit. **Plant physiology**, 103:1034-1040, 1993.

BRIENZA JUNIOR, S. et al Enricherd fallow vegetation with leguminosa Trees: Possibilites to improve the slash and-burm agriculture in Eastern Brazilian Amazônia. In: CONGRESSO BRASILEIRO EM SISTEMA AGROFLORESTAIS, 2.,1998. **Anais...** 1998. p. 17-19.

BRIENZA JUNIOR, S. **Biomass Dynamics of fallow vegetation enriched with leguminous trees in the eastern Amazon of Brazil**.1999. Tese (Doutorado em Silvicultura)-University of Göttingen , Alemanha, 1999.

BROCARD-GIFFORD, I. M.; LYNC, T. J. ; FINKELSTEIN, R. R. Regulation Networks in Seeds Integrating developmental, Abscisic Acid, Sugar, and Light Signaling. **Plant physiology**, 131:78-92, 2003.

BRUNINI, O. ; CARDOSO, M. **Efeito do déficit hídrico no solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira.**[S.I, s.n.]1997.

CARCELLER, M.; PRYSTUPA, P.; LEMCOFF, J. H. Remobilization of proline and other nitrogen compounds from senescing leaves of maize under water stress. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Berlin, (183):61-66, 1999.

CARVALHO, J. A. et al. Efeito do déficit sobre o rendimento do feijão caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp). **Ciências agrotécnica**, Lavras, 24(3):710-717, 2000.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações, silviculturais, potencialidades e uso da madeira.** Empresa Brasileira de Pesquisa de Florestas- Colombo. EMBRAPA-CNPQ: Brasil- SP, 1994, p. 640.

CHAVES FILHO, J. T. ; SERAPHIN, E. S. Alterações no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. **Revista Brás. Bot.** São Paulo, 24(2):199-204, 2001.

CHOAT, B.; BALL, M.; LULY, J. ; HOLTUM, J. Pit membrane porosity and water stress-induced cavitation in four co-existing dry rainforest. **Plant physiology** 131: 41-48, 2003.

CONDIT, R.; HUBELL, S. P. ; FOSTER, R. B. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecol. Monogr.**, 65:419-439, 1995.

CORLETT, R. T. ; LAFRANKIE, J. V. Potential impacts of climate change on tropical Asian forests through and influence on phenology. **Climatic Change**, 39:439-453, 1998.

CORAL, S. C. T.; LUIZÃO, F. J.; WANDELLI, E. V. Macrofauna da liteira em sistemas agroflorestais sobre pastagens abandonadas na Amazônia central. **Acta Amazonica**, 29(3):477-495, 1999.

CUNHA, R. L. **Fotossíntese do nitrogênio anaeróbico em plantas de ingá, durante períodos de submersão total e pós submersão.** 2003. Dissertação de Mestrado- Universidade Federal de Lavras-UFLA, Lavras, 2003.

DAVIES, W. J.; ZHANG, J. Root signal the regulation of growth and development of plant in drying soil. **Annual Review of plant physiology and Plant Molecular biology**, 42:55-76, 1991.

FURTADO, S. C. ; FRANKE, I. D. **Dinâmica da fitomassa em sistema agroflorestal capoeira melhorada na Amazônia ocidental**. Embrapa- Acre [s.d].

GRENWAY, H. ; MUNNS, R. Mechanism of salt tolerance in nohalophytes. **Annual Review of Plant physiology**, 31:149-190, 1980.

HAKE, D. R. et al. Water stress of tallgrass prairie plants in Central Oklahoma. **Journal of Range Management**, 32(2):147-151, 1984.

HARE, P. D. ; CRESS, W. A. Metabolic implications of stress induced proline accumulation in plants. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, 21:79-102, 1997.

HARE, P.D. ; CRESS, W.A. ; STADEN, J. Proline synthesis and degradation: a model system for elucidating stress-related signal transduction, **Journal of Experimental Botany**, 50:413-434, 1999.

HARRISON, R. D. Drought and the consequences of El Niño in Borneo: a case study of figs. **Population Ecology**, 43:63-75, 2001.

HEERDEN, P. D. R. ; VILLIERS, O. T. Evaluation of proline accumulation as an indicator of drought tolerance in spring wheat cultivars. **South African Journal of Plant and Soil**, Pretoria, (13):17-21, 1996.

HSAIO, T. C. et al. Water stress, growth, and osmotic adjustment. **Philosophical Transactions of the Royal Society London**, 273:479-500, 1976.

HUBBARD R. M. et al. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. **Plant Cell Environ** 24 :113-121, 2001.

HUNT, R. **Plant growth analysis studies in biology**, Editora McGraw Hill, 1978. 96p.

JIANG, Y. ; HUANG, B. Turgor science. Osmotic Adjustment and Root Growth Associated with Drought Preconditioning-Enhanced Heat Tolerance in Kentucky Bluegrass. **Crop Science**, 41:1168-1173, 2001.

JOHANSSON, I. et al. Water transport activity of the plasma membrane aquaporin PM28A is regulated by phosphorylation. **The plant cell**, (10):451-459, 1998.

JONES, H. G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, 49:387-398, 1998.

KATO, M. S. A. et al. Fire-free alternatives to slash-and-burn for shifting cultivation in the east Amazon region: The role of fertilizers. **Field Crop Research**, n.62, p.225-237, 1999.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Ed Guanabara-São Paulo-SP p.452, 2004

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

LACERDA, C F. Et al. Osmotic adjustment in roots and leaves of sorghum genotypes under NaCl stress. **Braz. J. Plant Physiol.**,15(2):113-118, 2003.

LADIGES, P. Y. Somme aspects of tissue water relations in the three populations of *Eucalyptus viminalis* Labill. **New Phytologist**,(75):53-62, 1975.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. RiMa, São Carlos. P.531, 2000.

LAZCANO-FERRAT, I. ; LOVATT, C. J. Relationship between relative water content, nitrogen pools, and growth of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray during water deficit. **Crop Science**, Madison, (39):467-475, 1999.

LOPES, ODALICE; WANDELLI, ELISA. **Ecofisiologia**. Disponível em:<http://www.usra.edu/iai/topics/ecophys/ecophys.html>. Acesso em: 08 out. 2003.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. Vol 1. 4ª ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa. São Paulo. 2002a p.212.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. Vol 2. 4ª ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa. São Paulo. 2002b, p.169.

MANSUR, R. J. C. N. ; BARBOSA, D. C. A. Comportamento fisiológico em plantas jovens de quatro espécies lenhosas da caatinga submetidas a dois ciclos de estresse hídrico. **Phyton**, 68:97-106, 2000.

MARUR, C. J. Fotossíntese e translocação de carboidratos em algodoeiros submetidos a déficit hídrico após a aplicação de cloreto de mepiquat. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 10(1):59-64, 1998.

MARUR, C. J. Curvas Pressão-Volume e Expansão Foliar em cultivares de algodoeiro submetidos ao déficit hídrico. **Scientia Agrícola**, 56(3):563-569, 1999.

MOCHEUTTI, S. et al. Utilização de Taxi-Branco para a recuperação de solos degradados pela agricultura migratória. Congresso Brasileiro em SAFs, 1998, Belém. **Anais...** Belém, 1998.

MÖLLER, M. R. F. et al. **Análises de tecido vegetal: manual de laboratório**. Belém: - Embrapa Amazônia Oriental, 1997. 32p.

MOONEY, H. A. ; EHLERINGER, J. R. Photosynthesis. **In: Plant Ecology**. Crawley, M.J. (ed.). Second Edition. Black Well **Science**. p.1-27, 1997 .

MULKEY, S. S.; KITAJIMA, K. ; WRIGHT, S. J. Plant physiological ecology of tropical forest canopies. **Tree**, 11(10):408-412, 1996.

MUNNS, R. Why measure osmotic adjustment?. **Plant physiology**, 15:717-726, 1998.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant Cell Environment**. 25:239-250, 2002.

NAKAGAWA, M. K. et al. No prelo. Impact of severe drought associated with the 1997-1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. **Journal of Tropical Ecology**, 2001.

NEPSTAD, D. C.; MOREIRA, A. G. ; ALENCAR, A. A. **A Floresta em Chamas: Origem, Impactos e Prevenções de Incêndios Acidentais na Amazônia**. Brasília, PPG-7 Banco Mundial. 147p, 1999.

PATTANAGUL, W. ; MADORE, M. A. Water deficit effects on raffinose family oligosaccharide metabolism in coleus. **Plant physiology**, 121:987-993, 2002.

PARKER W. C.; PALLARDY S. G. The influence of resaturation method and tissue type on pressure-volume analysis of *Quercus alba* L. seedlings. **Journal of Experimental Botany**, 38(188):535-549, 1987.

PARRA et al (s.n.). Transpiracion, Resistência estomática y poptenciales hídricos em golden delicious. **Terra**, 20(2):114-121, 2002.

PIMENTEL, C. ; HÉBERT, G. Potência fotossintético e condutância estomática em espécie de feijão caupi sob deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 11(1):7-11,1999.

PIMENTEL, C. ; PEREZ, J. DE LA C.; Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, .35(1):31-39, 2000.

PRADO, C. H. B. DE A. et al. Seasonal leaf gás Exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brz. J. Plant physiol.**, 16(1)7-16, 2004.

QUEIROZ, C. G. S. ; GARCIA, Q. S.; FILHO, J. P. L. Atividade fotossintética e peroxidação de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após reidratação. **Braz. J. Plant Physiol.**,14(1):59-63, 2002.

RAMPAZZOL, L. **Metodologia científica** [para alunos dos cursos de graduação e pós-graduação]. São Paulo- SP Edições Loyola, 2002, 139p.

REICH, P. B. ; BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, 72:61-74, 1984

RELAÇÕES HÍDRICAS II. Fisiologia dos estômatos. Disponível em: <http://www.RELAÇÕES%20HÍDRICAS%20Fisiologia%20dos%20estômatos.htm>. Acesso em: 27 dez. 2004.

RODRIGUES, V. G. S.. Produção de biomassa em capoeira melhorada (um Passo SAFs sustentáveis. In: Congresso Brasileiro em SAFs, 2, 1998, Belém. **Anais...** Belém, 1998. p.246.

SALVADOR, P. V. et al. Relaciones hídricas y potencial de formación de raíces em plântulas de Pinus halepensis Mill. Sometidas a diferentes niveles de nedurecimiento por estrés hídrico. **Cuardernod de la Sociedad Espanola de Ciências Floretales**, 4:81-92, 1997.

SILVA E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C. ; SANTOS, V. F. Comportamento estomático e potencial de água da folha em três espécies lenhosa cultivadas sob estresse hídrico. **Acta Botânica Brasileira**, 17(2):231-246, 2003.

SPERRY, J. S. Hydraulic constraints on plant gas exchange. **Agricultural and Forest Meteorology**, 140:13-23. . 2000.

STILLER, V. ; LAFITTE, H. ; SPERRY, J. Hydraulic properties of rice and the response of gas exchange to water stress. **Plant physiology**, 132:1698-1706, 2003.

STRAUSS, J. A. ; AGENBAG, G. A. A comparison of two methods of inducing water stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). **South African Journal of Plant and Soil**, Pretoria, (15): 121-122, 1998.

TAIZ, L. ; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3° Edição. Porto Alegre. Editora Artmed, 2004. p.615.

THOMAZ, M. A. A. **Crescimento e nutrição mineral de tachi-branco em função da idade e da aplicação do fósforo de traúna superior**. 1997. 80 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Faculdade de Ciências Agrária do Pará, Belém, 1997..

TOBIN, F. M.; LOPEZ, O. R. ; KURSAR, T. A responses of Tropical Understory Plants to a Severe Drought: Tolerance and Avoidance of Water Stress. **Biotropica**, 31(4):570-578, 1999.

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

TURNER, N. C. Further progress in crop water relations. **Advances in Agronomy**, 58:293-338, 1997.

VIDAL, W. N.; VIDAL, M. R. R. **Taxonomia vegetal**. Viçosa: UFV, 2000. 89 p. (Cadernos didáticos, 57).

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

WHITEHEAD, D.; OKALI, D. U. U. ; FASEHUM, F. E. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **J. Appl. Ecol.**, 18:571-587, 1981.

YEMM, E. W. ; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plants extracts by antrone. **Biochemical journal**, 57:508-514, 1954.

YEMM, E. W.; COCKING, A. C. The determination of amino-acids winth ninhydrin. **Analyst**, London 80:209-214, 1955.

YU, L. ; SETTER, T. L. Comparative tanscription profiling of placenta and endosperm in developing maize kernels in response to water deficit. **Plant physiology**..131:568-582, 2003.

ZAMBRANO, O. D. B. **Sinalização entre os sistemas radiculares e caulinares em genótipos contrastante de *Lycopersicon* sob estresse por deficiência hídrica**. 2004. Dissertação de Mestrado – ESALQ/USP, Piracicaba, 2004.

