

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE AROEIRA (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) AO DÉFICIT HÍDRICO E POSTERIOR RECUPERAÇÃO

AMANDA SILVA COSTA¹; ANTONIO LUCINEUDO DE OLIVEIRA FREIRE²;
IVONETE ALVES BAKKE³ E FRANCISCO HEVILÁSIO FREIRE PEREIRA⁴

¹Engenheira Florestal - Mestre em Ciências Florestais pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais – Unidade Acadêmica de Engenharia Florestal - Universidade Federal de Campina Grande/UFCG, Patos, PB, Brasil, amanda.florestal@gmail.com

²Engenheiro Agrônomo – Doutor - Unidade Acadêmica de Engenharia Florestal - Universidade Federal de Campina Grande/UFCG, Patos, PB, Brasil, lucineudofreire@gmail.com

³Engenheira Florestal – Doutora - Unidade Acadêmica de Engenharia Florestal - Universidade Federal de Campina Grande/UFCG, Patos, PB, Brasil, ivonete@cstr.ufcg.edu.br

⁴Engenheiro Agrônomo – Doutor - Unidade Acadêmica de Ciências Agrárias - Universidade Federal de Campina Grande/UFCG, Pombal, PB, Brasil, fhfpereira@ccta.ufcg.edu.br

1 RESUMO

A aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) vem sendo explorada de forma desordenada, ocasionando redução drástica no número de indivíduos, fazendo com que passasse a fazer parte da lista de espécies ameaçadas de extinção, sendo oportuna a prioridade da conservação. No entanto, pouco se sabe a respeito de aspectos relacionados à sua fisiologia, principalmente acerca dos mecanismos fisiológicos que determinam sua tolerância à seca. O objetivo deste trabalho foi avaliar as trocas gasosas e o acúmulo de solutos orgânicos em plantas jovens de aroeira submetidas ao déficit hídrico e posterior recuperação. Plantas com doze meses de idade, mantidas em sacos plásticos pretos, contendo 5 kg de uma mistura de solo e esterco bovino (2:1) foram submetidas aos tratamentos irrigados (controle) e de déficit hídrico, o qual foi imposto através da suspensão da irrigação. Decorridos 12 dias de déficit hídrico, as plantas foram reidratadas. As plantas sob déficit hídrico apresentaram teor relativo de água de 70% ao final do período de estresse. O déficit hídrico promoveu redução progressiva na condutância estomática, na transpiração, na fotossíntese líquida e na eficiência no uso da água das plantas. A concentração intercelular de CO₂ e as concentrações foliares de açúcares totais e aminoácidos solúveis totais aumentaram. Após a retomada da irrigação, ocorreu rápida recuperação no teor relativo de água, mas a recuperação da condutância estomática e da fotossíntese líquida ocorreu mais lentamente. As plantas de aroeira foram capazes de recuperar o status hídrico e o funcionamento do mecanismo estomático e fotossintético após a recuperação, demonstrando tolerância ao déficit hídrico.

Palavras-chave: Fotossíntese, solutos orgânicos, trocas gasosas, tolerância à seca.

COSTA, A. S.; FREIRE, A. L. O.; BAKKE, I. A.; PEREIRA, F. H. R.
PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL RESPONSES OF *Myracrodruon urundeuva*
Allemão PLANTS TO WATER DEFICIT AND REHYDRATION

2 ABSTRACT

Myracrodruon urundeuva Allemão plants have been explored in a disorderly way, which has caused a sharp reduction in the number of individuals, and put them on the list of endangered species. Therefore, their conservation became timely priority. However, little is known about aspects concerning their physiology, mainly those related to physiological mechanisms which determine their drought tolerance. The objective of this study was to evaluate the stomatal behavior and accumulation of organic solutes in young plants subjected to water stress and subsequent rehydration. Twelve month-old plants, kept in black plastic bags, with 5 kg of a mixture of soil and bovine manure (2:1) were subjected to irrigation treatment (control) and water deficit by irrigation withdrawal. After 12 day-water deficit, plants were rehydrated. Plants under water deficit showed relative water content of 70% at the end of the stress. Water stress caused progressive reduction in stomatal conductance, transpiration, photosynthesis rate and water use efficiency of plants. Intercellular concentration of CO₂ and leaf concentrations of total sugar and soluble amino acids increased. After resumption of irrigation, rapid recovery of relative content of water was observed in the second day, but recovery of the stomatal conductance and photosynthesis rate was slower. Plants were able to recover the water status and functioning of the stomatal and photosynthetic mechanisms after rehydration, which shows their tolerance to water stress.

Keywords: Photosynthesis, organic solutes, gas exchanges, drought tolerance.

3 INTRODUÇÃO

A aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão), também conhecida como aroeira-do-sertão, é uma planta decídua, heliófita, secundária tardia, pertencente à família Anacardiaceae, possui ampla distribuição geográfica, podendo ser encontrada nos estados de Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás, sendo mais frequente no Nordeste brasileiro (MAIA, 2004). Devido à exploração desordenada, principalmente para fins madeireiros, ocorreu grande redução no número de indivíduos, o que a levou a ser incluída na lista de espécies ameaçadas de extinção (BRASIL, 2008), sendo oportuna a prioridade da conservação. No entanto, pouco se sabe a respeito de aspectos relacionados à sua fisiologia, principalmente acerca dos mecanismos fisiológicos que determinam sua tolerância à seca.

Os efeitos do estresse hídrico vão desde redução no potencial hídrico foliar e teor relativo de água (FAROOQ et al., 2009), na condutância estomática e na taxa de transpiração, causadas pelo fechamento dos estômatos (OTIENO et al., 2005), até a queda acentuada na taxa fotossintética (FAROOQ et al., 2009). Esse declínio na fotossíntese pode ocorrer devido a fatores estomáticos, em virtude da redução na condutância estomática, restringindo as trocas gasosas entre a planta e o meio externo (FLEXAS; MEDRANO, 2002; FLEXAS et al., 2004), ou por fatores não estomáticos, como danos no aparato fotossintético (FU; HUANG, 2001) e decréscimo na atividade de enzimas do Ciclo de Calvin (MONAKHOVA; CHERNYAD'EV, 2004).

Para sobreviver sob condições de déficit hídrico, uma das estratégias desenvolvidas pelas plantas é o fechamento dos estômatos, evitando assim a perda excessiva de água, e, conseqüentemente, perda da turgescência (FLEXAS et al., 2004; ALBUQUERQUE et al., 2013), podendo ocorrer queda das folhas ou acúmulo de substâncias osmoticamente ativas (PINHEIRO; PASSARINHO; RICARDO, 2004; CHEN et al., 2010; NIO et al., 2011). Esse

processo, também denominado de ajustamento osmótico, proporciona decréscimo no potencial osmótico celular, garantindo a absorção de água e pressão de turgescência celular, que podem contribuir para a manutenção de processos fisiológicos essenciais, como abertura dos estômatos, fotossíntese e expansão celular (SAKAMOTO; MURATA, 2002).

Em virtude da importância da espécie e do número reduzido de informações, na literatura especializada, acerca dos efeitos do déficit hídrico na mesma durante a fase inicial de crescimento, conduziu-se esse experimento com o objetivo de avaliar as trocas gasosas e o acúmulo de solutos orgânicos em plantas jovens de aroeira submetidas ao déficit hídrico e posterior recuperação.

4 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em ambiente telado, no Viveiro Florestal da Universidade Federal de Campina Grande (UFCG), Patos-PB, nas coordenadas geográficas 7°03'34" S e 37°16'30" O, altitude de 242m, entre os meses de julho de 2012 e agosto de 2013. Durante o período experimental, a temperatura média do ar foi de 33,2 °C e a umidade relativa do ar média de 56,1%, de acordo com a Estação Meteorológica de Observação e Superfície Automática do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), da cidade de Patos-PB, localizada a 3,5 km do local do experimento. Esses valores correspondem à média obtida entre as 9 e 12 horas da manhã.

O clima da região, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo BS'h', semiárido, com temperatura média anual superior a 25°C e índice pluviométrico médio anual inferior a 1.000 mm/ano, com chuvas irregulares.

As plantas foram mantidas em sacos plásticos pretos (28cm x 12cm), contendo 5 kg de substrato, composto de uma mistura de terra de subsolo e esterco bovino, na proporção 2:1 (v/v), sendo irrigadas uma vez por dia, procurando-se manter a umidade do substrato próximo a 60% da capacidade de retenção, de maneira que não haveria encharcamento do substrato, nem a possibilidade de déficit hídrico às plantas. O solo utilizado na composição do substrato foi coletado ao acaso na Fazenda Nupeárido (Núcleo de Pesquisa do Semiárido/UFCG), com as seguintes características químicas: pH 6,5; P 2,9 mg kg⁻¹; Ca 5,0 cmol_c dm⁻³; Mg 2,0 cmol_c dm⁻³; K 4,6 cmol_c dm⁻³; H+Al 0,22 cmol_c dm⁻³; e T 94,1 cmol_c dm⁻³.

A superfície superior dos sacos foi coberta com plástico opaco, no intuito de evitar a perda de água do substrato por evaporação. O controle do teor de umidade do substrato foi realizado diariamente conforme metodologia descrita por Souza et al. (2000), em que cinco sacos plásticos com 5 kg do substrato supra citado foram imersos em baldes contendo água, até que fosse observado o encharcamento. Em seguida, os mesmos foram retirados até completa lixiviação, o que ocorreu cinco dias após e, posteriormente, submetidos à pesagem, cujo valor correspondeu a 100% da capacidade de retenção e, baseado nele, foi determinado o nível de 60%.

Quando atingiram doze meses de idade, foram selecionadas plantas com alturas similares (\pm 60 cm), e os tratamentos foram iniciados, correspondendo a dois regimes hídricos, o tratamento irrigado (controle) e sem irrigação (déficit hídrico). No tratamento controle, a irrigação foi feita manualmente, adicionando-se água de forma a manter o nível de umidade em 60% da capacidade de retenção do substrato. No tratamento de déficit hídrico, as plantas tiveram a irrigação interrompida até que se verificasse fotossíntese com valores próximos de zero, o que aconteceu no 12º dia (valor médio de 0,032 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Decorrido esse tempo, houve a retomada do fornecimento de água às plantas não irrigadas, até atingir

novamente 60% da capacidade de retenção do substrato (reidratação). O experimento prosseguiu até que a taxa de fotossíntese das plantas do tratamento de déficit hídrico atingisse valores próximos aos observados nas plantas irrigadas, o que se deu seis dias após a retomada do fornecimento de água.

Os parâmetros abaixo discriminados foram avaliados durante a imposição do déficit hídrico e após a recuperação. O teor relativo de água (TRA) foi determinado usando-se discos foliares e foi calculado conforme Weatherley (1950) através da fórmula $TRA = [(massa\ fresca - massa\ seca) / (massa\ saturada - massa\ seca)] \times 100$.

Através do analisador portátil de fotossíntese LCpro-SD (ADC BioScientific Ltd.), foram medidas a taxa de transpiração (E), a condutância estomática (g_s), a taxa de fotossíntese (A) e a concentração interna de CO_2 (C_i). Essas leituras foram feitas em folíolos completamente expandidos inseridos no terceiro nó a partir do ápice das plantas, entre 9:00 e 10:00 horas da manhã, por ser considerado o período mais favorável às trocas gasosas (PEREZ; MORAES, 1991), além de ser determinada a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) no momento de cada análise. Os dados corresponderam à média de cada tratamento. De posse dos valores de A e E , foi calculada a Eficiência instantânea no uso da água (EUA) (A/E) e, com os dados de A e C_i , obteve-se a Eficiência de carboxilação (A/C_i), conforme Gonçalves; Silva; Guimarães (2009).

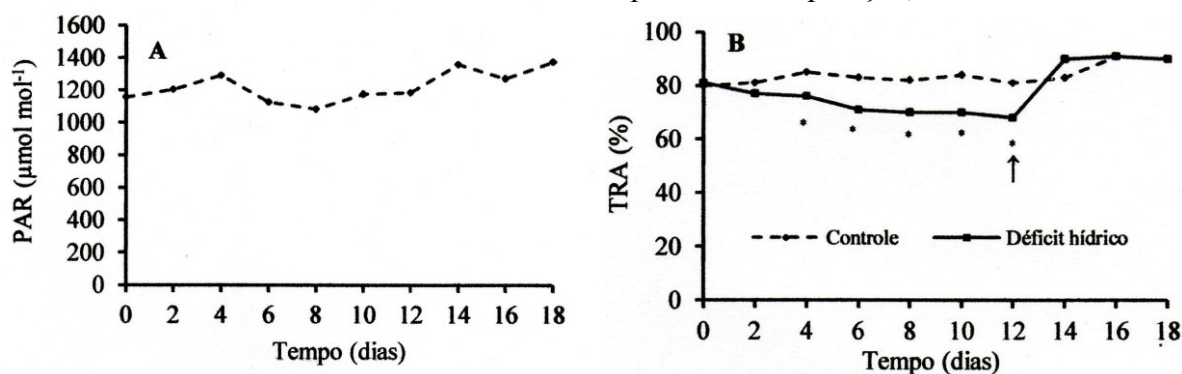
Para as análises bioquímicas, 0,5 g de folhas foram maceradas em cadinho contendo 12 mL de uma solução de metanol:clorofórmio:água, na proporção 12:5:3, segundo Bieleski e Turner (1966). As análises das concentrações foliares de açúcares solúveis totais, proteínas e aminoácidos livres totais foram realizadas de acordo com metodologias propostas, respectivamente, por Yemm e Willis (1954), Bradford (1976) e Yemm e Cocking (1955).

Os tratamentos foram distribuídos em delineamento inteiramente casualizado, com quatro repetições, e uma planta por repetição. Os dados foram submetidos à análise de variância e os tratamentos foram comparados, em cada dia de avaliação, pelo teste de Tukey.

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os dados de PAR e TRA estão apresentados na Figura 1. A PAR durante o período de condução de experimento variou de 1.084 a 1.375 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ (Figura 1A).

Figura 1. Radiação fotossinteticamente ativa (PAR) durante o período de imposição dos tratamentos (A) e Teor relativo de água (TRA) (B) em folhas de plantas de aroeira-do-sertão sob déficit hídrico e posterior recuperação, em Patos-PB.



A seta indica o dia da retomada da irrigação. *Diferença significativa entre os tratamentos, em cada dia de avaliação, a 5% de probabilidade.

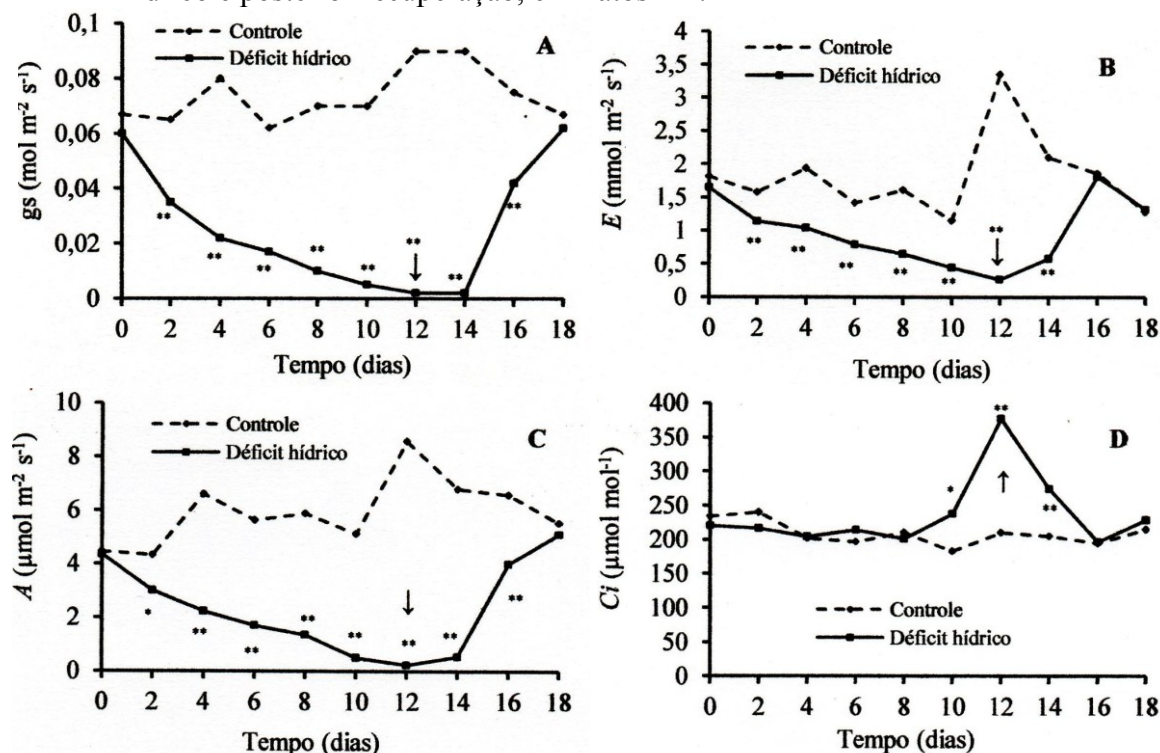
Quanto ao TRA, nos dois primeiros dias após o início dos tratamentos, não foi verificada diferença significativa entre os mesmos, sendo que, em ambos, os valores observados permaneceram próximos a 80% (Figura 1B). Nas plantas irrigadas, ocorreu variação entre 82 e 91%, enquanto que, naquelas submetidas ao déficit hídrico, houve redução progressiva até o 12º dia, atingindo TRA de 70%. Esse valor está acima do considerado como crítico, de acordo com Pardo (2010), o qual afirmou que o TRA em tecidos bem hidratados varia entre 85 e 95%, e 50% é considerado como o ponto crítico e letal para as plantas, apesar de que algumas espécies xerófilas podem atingi-lo sem que ocorra a morte dos tecidos.

A redução no TRA em resposta ao déficit hídrico tem sido verificada em vários estudos (CARVALHO, 2005; GALLÉ; HALDIMANN; FELLER, 2007; CHEN et al., 2010). No entanto, esta resposta varia com a espécie vegetal e o nível de estresse imposto. Em *Schizolobium amazonicum* e *S. parahyba*, o teor relativo de água diminuiu de 95-98% para, aproximadamente, 70%, entre o primeiro e o sexto dia de estresse hídrico (CARVALHO, 2005). Em plantas de *Hevea brasiliensis*, Chen et al. (2010) verificaram redução significativa no TRA após 17 dias da suspensão da irrigação, atingindo, no 35º dia sem irrigação, o menor valor (70%).

Após a retomada do fornecimento da irrigação, observou-se rápida recuperação nessa variável (Figura 1B). Esse comportamento também foi verificado por Gallé et al. (2007) em plantas de *Quercus pubescens*, e por Chen et al. (2010), em plantas de seringueira. Sob condições de períodos prolongados sem água, o estresse hídrico pode trazer vários efeitos nos vasos do xilema, como redução na condutividade hidráulica (CHEN et al., 2010) e cavitação (HOLBROOK et al., 2001; OTIENO et al., 2005). Entretanto, a cavitação pode ser imediatamente neutralizada após a reidratação, aumentando a condutividade hidráulica em virtude da absorção de água (HOLBROOK et al., 2001; OTIENO et al., 2005).

Em relação às trocas gasosas, observou-se redução progressiva em g_s , E , A e aumento em C_i (Figura 2), devido ao fechamento dos estômatos em resposta ao déficit hídrico. Quanto à g_s das plantas irrigadas (Figura 2A), verificou-se variação ao longo do período de avaliação, permanecendo entre 0,062 e 0,091 mol m⁻² s⁻¹, enquanto que nas plantas sob déficit hídrico, diminuiu de 0,06 mol m⁻² s⁻¹ para 0,002 mol m⁻² s⁻¹ no 12º dia sem irrigação, equivalendo a uma redução de, aproximadamente, 97%. Comparando-se com as plantas irrigadas, neste mesmo dia, a redução na g_s foi de 98%, demonstrando forte influência da disponibilidade de água do substrato na abertura dos estômatos.

Figura 2. Condutância estomática (A), taxa de transpiração (B), taxa de fotossíntese (C) e concentração intercelular de CO₂ (D) das plantas de aroeira em função do déficit hídrico e posterior recuperação, em Patos-PB.



A seta indica o dia da retomada da irrigação. **Diferença significativa entre os tratamentos, em cada dia de avaliação, respectivamente a 5% e 1% de probabilidade.

O comportamento da g_s (Figura 2A) corrobora com o verificado por Gonçalves; Silva; Guimarães (2009), os quais constataram redução de 93% e 91% na condutância estomática de plantas de *Carapa guianensis*, após permanecerem quatorze dias sem irrigação, em comparação com as plantas do tratamento controle.

Após a retomada do fornecimento de água às plantas, a recuperação da g_s ocorreu de forma gradativa, e apenas no 18º dia, seis dias após a reidratação do substrato, é que foi observada igualdade estatística entre os tratamentos. Percebe-se, então, que, apesar da imediata recuperação no estado hídrico das folhas, conforme constatado no TRA, a abertura dos estômatos não ocorreu na mesma intensidade. Recuperação gradativa na g_s também foi verificada em *Tabebuia aurea*, pois, apenas aos quatorze dias após a reidratação, é que foi observada igualdade estatística em relação às plantas do tratamento controle (OLIVEIRA; GUALTIERI; BOCCHESI, 2011).

Aumento no período de déficit hídrico promoveu redução gradativa na E (Figura 2B), e o menor valor ($0,26 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foi obtido no 12º dia, correspondendo a uma diminuição de, aproximadamente, 92% em relação às plantas do tratamento controle, demonstrando os efeitos do fechamento dos estômatos no processo transpiratório. Em *T. aurea*, semelhante ao observado na g_s , apenas após 14 dias sem irrigação é que foi verificada a diminuição significativa na E , reduzindo de 3,5 para $0,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, no décimo primeiro dia de estresse hídrico (OLIVEIRA; GUALTIERI; BOCCHESI, 2011). Após a reidratação do substrato, tanto na g_s como na E , os valores continuaram praticamente inalterados após quatro dias, elevando-se após este dia, evidenciando uma lenta recuperação no mecanismo estomático. Comportamento similar foi verificado por Calbo e Moraes (2000) em plantas de açai (*Euterpe*

oleracea), em que a recuperação na g_s ocorreu somente no décimo quarto dia após a reidratação. De acordo com Oliveira; Gualtieri; Bocchese (2011), algumas espécies apresentam lenta recuperação na g_s devido o acúmulo de ácido abscísico (ABA) durante o período de déficit hídrico.

O comportamento de A (Figura 2C) foi similar ao da g_s (Figura 2A), tanto nas plantas do tratamento irrigado como naquelas do tratamento de déficit hídrico. Os valores de A e das plantas irrigadas variaram entre 4,33 e 8,59 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, durante todo o experimento. Em relação às plantas submetidas ao déficit hídrico, observou-se redução rápida já no segundo dia sem irrigação, verificando-se diminuição de 31% em relação às plantas irrigadas. No último dia de déficit hídrico, o valor de A das plantas sob déficit hídrico (0,2275 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) representava apenas 3% (redução de 97%) da obtida nas plantas irrigadas (8,59 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Em plantas de *M. urundeuva* submetidas a cinco dias de estresse hídrico, foi verificada a redução significativa de A em relação às plantas irrigadas (MARIANO et al., 2009). Redução drástica nesse parâmetro, devido ao déficit hídrico, também foi observada em *H. brasiliensis* (CHEN et al., 2010) e *T. aurea* (OLIVEIRA; GUALTIERI; BOCCHESE, 2011). Aos dois dias após a reidratação do substrato, verificou-se que o comportamento de A (Figura 2C) foi semelhante ao da g_s (Figura 2A), com pouca alteração nos valores. De acordo com Flexas e Medrano (2002), a lenta recuperação em A é um indicativo do efeito prejudicial do estresse hídrico ao aparato fotossintético e/ou bioquímico de fixação do CO_2 .

A diminuição na disponibilidade hídrica causa o fechamento dos estômatos devido à redução no potencial hídrico foliar, o qual proporciona perda de turgescência, promovendo declínio na condutância estomática (FLEXAS; MEDRANO, 2002; FLEXAS et al., 2004). Isso se constitui em uma estratégia das plantas para reduzir a perda excessiva de água pela transpiração (ALBUQUERQUE et al., 2013), evitando, assim, a desidratação dos tecidos.

Sendo assim, a diminuição progressiva na g_s verificada nesse estudo, quase chegando a zero, aos doze dias de déficit hídrico, pode ser encarada como estratégia para reduzir a taxa de transpiração e manter os tecidos foliares hidratados. De acordo com Medrano et al. (2002), valores de g_s entre 0,05 e 0,1 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ demonstram déficit moderado, e a fotossíntese é limitada pelos estômatos, reduzindo o influxo de CO_2 (SIRCELJ et al., 2007). Ainda segundo aqueles autores, valores inferiores a 0,05 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, observados neste estudo, são indicativos de déficit hídrico severo e são acompanhados por limitações não-estomáticas. Dentre essas limitações encontram-se os danos no aparato fotoquímico, através da desestruturação das membranas dos tilacóides (DIAS; BRÜGGERMANN, 2010). Isso pode causar diminuição na taxa de transporte de elétrons no PSII (fotossistema II), refletindo na síntese de ATP, reduzindo-a; queda na atividade ou na taxa de regeneração da enzima Rubisco (FLEXAS et al., 2004), assim como diminuição da capacidade de regenerar a RuBP (BOUSSADIA et al., 2008).

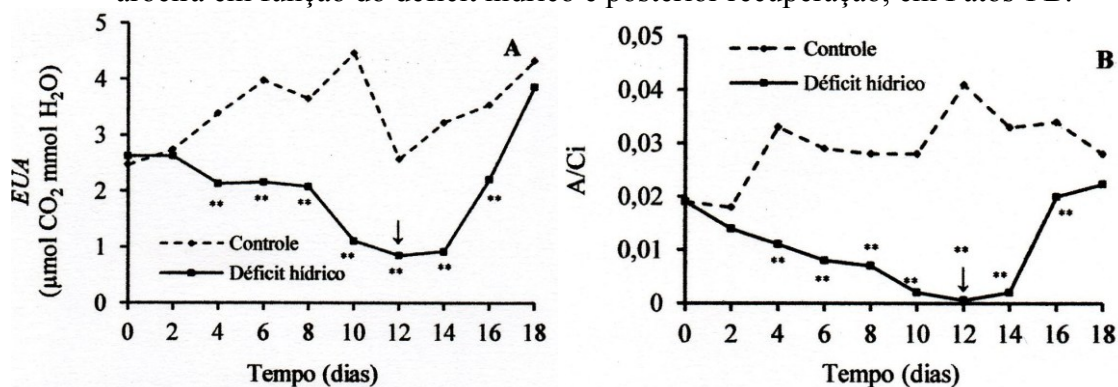
Em relação à C_i (Figura 2D), verificou-se aumento significativo nas plantas sob déficit hídrico a partir do oitavo dia da suspensão da irrigação, em relação às plantas do tratamento irrigado. No último dia de déficit hídrico, o aumento foi de 24%, possivelmente resultante da redução no grau de abertura dos estômatos, causando diminuição A , significando que o CO_2 presente não estava sendo utilizado no processo fotossintético. Em *Quercus pubescens* (GALLÉ; HALDIMANN; FELLER, 2007), foi observada elevação na C_i à proporção que o período sem irrigação aumentava. Após a reidratação do substrato, a recuperação na C_i ocorreu no quarto dia, à semelhança do observado em g_s e E (Figura 2).

Analisando-se a EUA (Figura 3A), verificou-se redução dos valores nas plantas com déficit hídrico após o segundo dia sem irrigação, atingindo o menor valor no último dia do tratamento de déficit. Em comparação com o valor obtido as plantas irrigadas, houve redução

de 67%. Esse comportamento reflete o efeito do déficit hídrico, limitando tanto a transpiração como a fotossíntese. Após a retomada do fornecimento de água, houve aumento gradativo na *EUA*, porém, em função do comportamento apresentado pela taxa de fotossíntese, a recuperação ocorreu apenas no último dia de avaliação, chegando a 4,5 vezes o valor verificado no último dia de imposição do déficit hídrico.

Quanto à eficiência de carboxilação (*A/Ci*) (Figura 3B), observou-se redução progressiva e acentuada nas plantas sob déficit hídrico, à proporção que o período sem irrigação avançava, apresentando comportamento idêntico ao obtido na taxa de fotossíntese. A redução na eficiência de carboxilação das plantas irrigadas no último dia de déficit hídrico, tanto em relação ao início dos tratamentos, como em relação às plantas irrigadas, correspondeu a 98,5%. Igualmente ao observado na taxa de fotossíntese, a recuperação na eficiência de carboxilação foi obtida apenas seis dias após a reidratação.

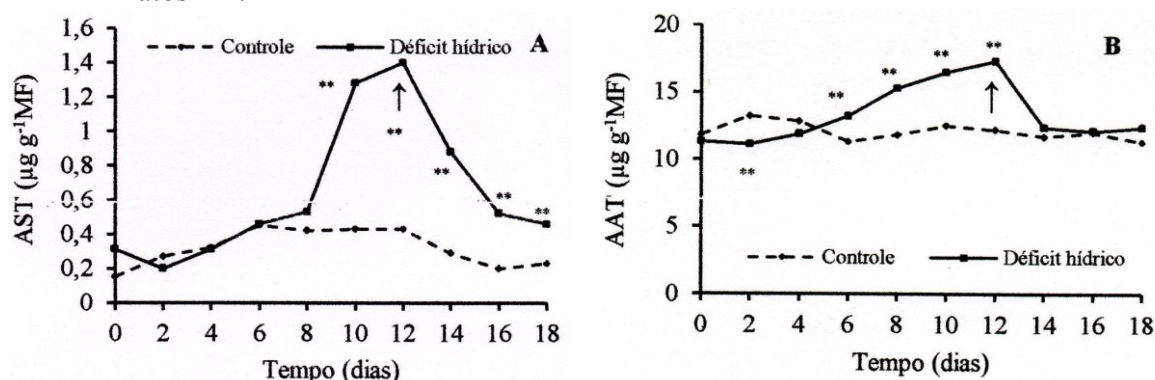
Figura 3. Eficiência no uso da água (A) e Eficiência de carboxilação (B) das plantas de aroeira em função do déficit hídrico e posterior recuperação, em Patos-PB.



A seta indica o dia da retomada da irrigação. **Diferença significativa entre os tratamentos, em cada dia de avaliação, a 1% de probabilidade.

Em relação à concentração de açúcares solúveis totais nas folhas, observou-se que o déficit hídrico proporcionou aumento após o 8º dia após a suspensão da irrigação (Figura 4A). No 12º dia, as plantas do tratamento controle apresentaram concentração de 12,2 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{MF}$, enquanto que, nas plantas sob déficit hídrico, foi de 17,3 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{MF}$, representando aumento de 41%. Após a retomada do fornecimento da água ao substrato, houve redução na concentração desses açúcares nas plantas, porém os valores encontrados continuaram superiores estatisticamente aos das plantas irrigadas.

Figura 4. Concentrações foliares de açúcares solúveis totais (A) e aminoácidos livres totais (B) em plantas de aroeira em função do déficit hídrico e posterior recuperação, em Patos-PB.



A seta indica o dia da retomada da irrigação. **Diferença significativa entre os tratamentos, em cada dia de avaliação, a 1% de probabilidade.

Não foi observada diferença significativa entre os tratamentos, ao longo do período experimental, na concentração foliar de proteínas. No entanto, observou-se aumento progressivo nas concentrações foliares de aminoácidos totais a partir do 6º dia (Figura 4B), e, no último dia de déficit os valores obtidos nas plantas sob déficit hídrico ($1,4 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{MF}$) eram cerca de 3,2 vezes maiores do que aqueles das plantas do tratamento controle ($0,43 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{MF}$). Esse aumento nas concentrações foliares de aminoácidos totais pode ter sido causado pelo aumento na síntese dos mesmos, ou ser resultante da não utilização desses para a síntese de proteínas, uma vez que não houve alteração na concentração de proteínas.

Em *Malus domestica*, Sircelj et al. (2007) afirmaram que o acúmulo de aminoácidos livres pode ter sido reflexo do aumento na proteólise ou inibição da síntese de proteínas. Aumento nas concentrações de aminoácidos também foi verificado em *Lupinus albus* (PINHEIRO; PASSARINHO; RICARDO, 2004).

Vários estudos têm mostrado acúmulo de solutos osmoticamente ativos causado pelo déficit hídrico (ZHU et al., 2005; SIRCELJ et al., 2007; DICHIO et al., 2009; NIO et al., 2011), sendo que a quantidade e o tipo de soluto acumulado depende da espécie vegetal e da duração do período de déficit. Em relação aos carboidratos solúveis, o manitol, juntamente com glicose e sacarose, aumentaram significativamente nas plantas de *Olea europaea*, contribuindo, de forma significativa, para o potencial osmótico e posterior ajustamento osmótico dessas plantas (DICHIO et al., 2009). Frutose e sacarose também foram os açúcares encontrados em maiores concentrações em *Triticum aestivum* (NIO et al., 2011).

Além de contribuírem para o ajustamento osmótico dos tecidos, esses compostos podem desempenhar outras funções. A glicina betaína pode exercer o papel de proteção às enzimas sob condições de estresse hídrico (RHODES; HANSON, 1993), além de aumentar e estabilizar a atividade do complexo de proteínas envolvido no transporte de oxigênio no fotossistema II (PSII) (PAPAGEORGIOU; MURATA, 1995). Por sua vez, a prolina pode contribuir para a estabilização de macromoléculas, além de ser fonte de carbono e nitrogênio para as plantas após a condição de estresse hídrico ser eliminada (RAYMOND; SMIRNOFF, 2002), podendo também ser utilizada na síntese de proteínas ou ser convertida em intermediários do ciclo de Krebs, contribuindo para a síntese de ATP (SZABADOS; SAVOURÉ, 2010). Albuquerque et al. (2013) relataram que o acúmulo de prolina contribuiu, de forma significativa, na recuperação do status hídrico das plantas após a reidratação.

6 CONCLUSÕES

- O déficit hídrico promoveu rápido fechamento dos estômatos, reduzindo a condutância estomática e a fotossíntese das plantas. Porém foram capazes de recuperar o status hídrico e o funcionamento do mecanismo estomático e fotossintético após a reidratação, evidenciando tolerância ao déficit hídrico de 12 dias.

- Ocorreu acúmulo de açúcares solúveis e aminoácidos totais nas folhas à proporção que o déficit hídrico aumentou.

7 AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pela concessão de bolsa de estudo ao primeiro autor.

8 REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, M. P. F.; MORAES, F. K. C.; SANTOS, R. I. N.; CASTRO, G. L. S.; RAMOS, E. M. L. S.; PINHEIRO, H. A. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 48, n. 1, p. 9-16, 2013.

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

BOUSSADIA, O.; MARIEM, F. B.; MECHRI, B.; BOUSSETTA, W.; BRAHAM, M.; EL HADJ, S. B. Response to drought of two olive tree cultivars (cv Koroneki and Meski). **Scientia Horticulturae**, v. 116, p. 388-393, 2008.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-254, 1976.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Lista oficial das espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção**. 2008. Disponível em: http://www.mma.gov.br/estruturas/ascom_boletins/_arquivos/83_19092008034949.pdf. Acesso em 12 fev. 2014.

CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.23, p.225-230, 2000.

CARVALHO, C. J. R. Respostas de plantas de *Schizolobium amazonicum* [*S. parahyba* var. *amazonicum*] e *Schizolobium parahyba* [*Schizolobium parahybum*] à deficiência hídrica. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 29, n. 6, p. 907-914, 2005.

- CHEN, J. W.; ZHANG, Q.; LI, X. S.; CAO, K. F. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. **Tree Physiology**, v. 30, p. 876-885, 2010.
- DIAS, M. C.; BRÜGGERMANN, W. Limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes. **Photosynthetica**, New York, v. 48, p. 96-102, 2010.
- DICHIO, B.; MARGIOTTA, G.; XILOYANNIS, C.; BUFO, S. A.; SOFO, A.; CATALD, T. R. I. Changes in water status and osmolyte contents in leaves and roots of olive plants (*Olea europaea* L.) subject to water deficit. **Tree**, v. 23, p. 247-256, 2009.
- FAROOQ, M.; BASRA, S. M. A.; WAHID, A.; AHMAD, N.; SALLEM, B. A. Improving the drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by exogenous application of salicylic acid. **Journal of Agronomy & Crop Science**, v. 195, p. 237-246, 2009.
- FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v. 89, p. 183-189, 2002.
- FLEXAS, J.; BOTA, J.; LORETO, F.; CORNIC, G.; SHARKEY, T. D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. **Plant Biology**, v. 6, p. 269-279, 2004.
- FU, J.; HUANG, B. Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. **Environment and Experimental Botany**, v. 45, p. 105-112, 2001.
- GALLÉ, A.; HALDIMANN, P.; FELLER, U. Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. **New Phytologist**, v. 174, p. 799-810, 2007.
- GONÇALVES, J. F. C.; SILVA, C. E. M.; GUIMARÃES, D. G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 1, p. 8-14, 2009.
- HOLBROOK, N. M.; AHRENS, E. T.; BURNS, M. J.; ZWIENIECKI, M. A. In vivo observation of cavitation and embolism repair using magnetic resonance imaging. **Plant Physiology**, v. 126, p. 27-31, 2001.
- MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. 1 ed. São Paulo: D&Z Computação Gráfica e Editora, 2004. 413p
- MARIANO, K. R. S.; BARRETO, L. S.; SILVA, A. H. B.; NEIVA, G. K. P.; RIBEIRO, A. J.; AMORIM, S. M. C. Fotossíntese e tolerância protoplasmática foliar em *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. **Floresta**, Curitiba, v. 39, n. 4, p. 853-859, 2009.

- MEDRANO, H.; ESCALONA, J. M.; BOTA, J.; GULÍAS, J.; FLEXAS, J. Regulation of photosynthesis in C₃ plants in response of progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany**, v. 89, p. 895-905, 2002.
- MONAKHOVA, O. F.; CHERNYAD'EV, L. I. Effects of cytokinin preparations on the stability of the photosynthetic apparatus of two wheat cultivars experiencing water deficiency. **Applied Biochemical and Microbiology**, v. 40, p. 573-580, 2004.
- NIO, S. A.; CAWTHRAY, G. R.; WADE, L. J.; COLMER, T. D. Pattern os solutes accumulation during leaf osmotic adjustment as related to duration of water deficit for wheat at the reproductive stage. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, p. 1126-1137, 2011.
- OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J.; BOCCHESI, R. A. Gas exchange of potted *Tabebuia aurea* plants under hydric stress. **Acta Scientiarum. Agronomy**, Maringá, v. 33, n. 4, p. 641-647, 2011.
- OTIENO, D. O.; SCHMIDT, M. W. T.; ADIKU, S.; TENHUNEN, J. Physiological and morphological responses to water stress in two *Acacia* species from contrasting habitats. **Tree Physiology**, v. 25, p. 361-371, 2005.
- PAPAGEORGIOU, G.; MURATA, N. The unusually strong stabilizing effects of glycine betaine on the structure and fuction of the oxygen-evolving Photosystem II complex. **Photosynthesis Research**, v. 44, p. 245-252, 1995.
- PARDO, J. M. Biotechnology of water and salinity stress tolerance. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 21, p. 185-196, 2010.
- PEREZ, S. C. J. G. A.; MORAES, J. A. P. V. Curso diário e sazonal do potencial da água e da condutância estomática em espécies do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 51, n. 4, p. 804-811, 1991.
- PINHEIRO, C.; PASSARINHO, J. A.; RICARDO, C. P. Effect of drought and rewatering on the metabolism of *Lupinus albus* organs. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 1203-1210, 2004.
- RAYMOND, M. J.; SMIRNOFF, N. Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential. **Annals of Botany**, v. 89, p. 812-823, 2002.
- RHODES, D.; HANSON, A. D. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Madison, v. 44, p. 357-84, 1993.
- SAKAMOTO, A.; MURATA, N. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. **Plant and Cell Environment**, v. 25, p. 163-171, 2002.
- SIRCELJ, H.; TAUSZB, M.; GRILL, D.; BATIC, F. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. **Scientia Horticulturae**, v. 113, p. 362-369, 2007.

SOUZA, C. C.; OLIVEIRA, F. A.; SILVA, I. F.; AMORIM NETO, M. S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 4, n. 3, p. 338-342, 2000.

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

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

YEMM, E. W.; COCCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhidrin. **Analyst**, v. 80, p. 209-213, 1955.

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

ZHU, X.; GONG, H.; CHEN, G.; WANG, S.; ZHANG, C. Different solute levels in two spring wheat cultivars induced by progressive field water stress at different development stages. **Journal of Arid Environments**, v. 62, p. 1-14, 2005.