

ORLANDO DE OLIVEIRA DOS SANTOS

**RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS EM TRÊS GRAMÍNEAS  
FORRAGEIRAS**

GARANHUNS, PERNAMBUCO - BRASIL

JULHO - 2013

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**UNIDADE ACADÊMICA DE GARANHUNS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO AGRÍCOLA**

**RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS EM TRÊS GRAMÍNEAS**  
**FORRAGEIRAS**

**ORLANDO DE OLIVEIRA DOS SANTOS**

**SOB ORIENTAÇÃO DO PROFESSOR**  
**MAURO GUIDA DOS SANTOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte das exigências do Programa de Pós Graduação em Produção Agrícola, para obtenção do título de *Mestre*.

**GARANHUNS**  
**PERNAMBUCO - BRASIL**  
**JULHO - 2013**

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**UNIDADE ACADÊMICA DE GARANHUNS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO AGRÍCOLA**

**RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS EM TRÊS GRAMÍNEAS**  
**FORRAGEIRAS**

**ORLANDO DE OLIVEIRA DOS SANTOS**

GARANHUNS  
PERNAMBUCO - BRASIL  
JULHO - 2013

## Ficha catalográfica

S237r Santos, Orlando de Oliveira dos  
Relações hídricas e trocas gasosas em três gramíneas  
forrageiras / Orlando de Oliveira dos Santos. – Recife,  
2013.  
58 f. : il.

Orientador: Mauro Guida dos Santos.  
Dissertação (Mestrado em Produção Agrícola) –  
Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade  
Acadêmica de Garanhuns, Garanhuns, 2013.  
Inclui referências, anexo(s) e apêndice(s).

1. Gramíneas 2. Metabolismo C<sub>4</sub> 3. Fluorescência  
4. Seca I. Santos, Mauro Guida dos, orientador II. Título

CDD 338.1

**RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS EM TRÊS GRAMÍNEAS  
FORRAGEIRAS**

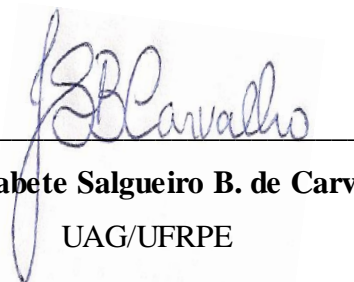
**ORLANDO DE OLIVEIRA DOS SANTOS**

APROVADO EM: 30 DE JULHO DE 2013



**Dr. Egídio Bezerra Neto**

UFRPE



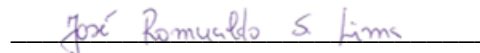
**Dra. Josabete Salgueiro B. de Carvalho**

UAG/UFRPE

---

**Dra. Luciana Maia N. de Oliveira**

UAG/UFRPE



**Dr. José Romualdo S. Lima**

UAG/UFRPE

## Dedicatória

*À Deus toda honra e toda glória pelos séculos dos séculos, Amém!*

*À minha querida mãe e minha amada esposa:*

*“Dulcelisa Balbina de Oliveira e Léa Claudia Mota de Souza Santos”*

*Aos meus irmãos:*

*“Alexandre, Mateus, Maria e Fabrício.”*

*Aos meus sobrinhos:*

*“Anderson, Andreia, Allysson, Maria Aryel, Heitor, Maria Júlia”*

*“E disse o Senhor (Jesus Cristo): Eu sou o caminho a verdade e a vida ninguém vem ao Pai, senão por mim.”*

*João 14:6*

## AGRADECIMENTO

Primeiramente a Deus, pois sem Ele eu não teria existência.

À minha família.

Ao Programa de Pós-Graduação em Produção Agrícola (PGPA/UAG/UFRPE), pela oportunidade de realização do curso.

Ao Professor Mauro Guida dos Santos, pela confiança nas minhas proposições e suporte incondicional para a realização deste trabalho.

Ao Professor José Romualdo, pela co-orientação e acompanhamento do meu trabalho em Garanhuns.

À Professora Júlia Kuklinsky Sobral por ter oferecido suporte experimental “casa da vegetação”, sem o qual esse trabalho não poderia ser realizado.

À FACEPE pelos recursos financeiros por meio dos projetos “Impacto de mudanças climáticas sobre a cobertura e uso da terra em Pernambuco: geração e disponibilização de informações para o subsídio a políticas públicas” (Edital FACEPE 02/2009 - Mudança Climática Global) e “Dinâmica da Água e de Carbono em Ecossistemas no Estado de Pernambuco” (Edital FACEPE 12/2010 PRONEM/FACEPE/CNPq). Além do apoio financeiro durante esses 24 meses de curso.

Ao Instituto Agrônomo de Pernambuco (IPA) de Caruaru por ter cedido às sementes, em especial ao Dr. Antônio;

Aos colegas de trabalho de campo pelo empenho e colaboração: Bruno, Cesar e Adiel.

Aos amigos cientistas do Laboratório de Ecofisiologia da UFPE, não só pelos conhecimentos técnicos e acadêmicos passados, mas também pelos momentos de

descontração e brincadeiras que permeavam esse cotidiano. Tornando assim mais fácil ultrapassar as adversidades que por vezes apareceram no caminho. Em especial ao doutorando Hiram Marinho Falcão por ter auxiliado nas análises químicas e estatísticas de minha dissertação.

A minha querida esposa, amiga e irmã Léa Claudia Mota de Souza Santos, pelo carinho, companheirismo e pelo importante auxílio na montagem e desmontagem do experimento “mão-de-obra familiar”.

A todos que depositaram confiança em mim.



## **BIOGRAFIA**

**NOME**, Orlando de Oliveira dos Santos.

Nascido em Recife na maternidade Barros Lima no dia 23 de novembro de 1983, filho de Orlando dos Santos e Dulcelisa Balbina de Oliveira, compondo assim o quinteto da família Santos. Em sua infância cultivava no solo com seus bisavôs materno, esse primeiro contato se tornou primordial para que tivesse ainda mais apresso pelas questões agrárias que o cercava.

No ano de 2003 forma-se em técnico agrícola pelo Colégio Agrícola Dom Agostinho Ikas-UFRPE localizado em São Lourenço da Mata-PE.

Em 2005, ingressa no Curso de Engenharia Agrônômica na Universidade Federal Rural de Pernambuco e no curso técnico em Administração e Marketing Empresarial (ADMK) Codai-UFRPE. Recebendo o título de técnico em ADMK em 2006 e o de Engenheiro Agrônomo em 2010.

No ano de 2011 ingressa na Pós-graduação em produção Agrícola da Unidade Acadêmica de Garanhuns-UFRPE, sob a orientação do professor doutor Mauro Guida dos Santos. No dia 18 de março de 2012 casa-se com a jovem Léa Claudia Mota de Souza nesse mesmo período inicia-se a montagem do projeto em casa de vegetação ligada à dissertação, defendendo a mesma no dia 30 de julho de 2013 com unânime Aprovação.

## SUMÁRIO

	Página
DEDICATÓRIA.....	vi
AGRADECIMENTO.....	vii
BIOGRAFIA.....	ix

### CAPÍTULO

## RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS EM TRÊS GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS

LISTA DE FIGURAS.....	xii
LISTA DE TABELA.....	xiv
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS.....	xv
RESUMO.....	2
ABSTRACT.....	4
1. INTRODUÇÃO.....	5
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1. Material vegetal e condições de crescimento.....	11
2.2. Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) e umidade do solo ( $U_{solo}$ ).....	12
2.3. Medidas de trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	13
2.4. Análises bioquímicas do tecido foliar.....	14
2.5. Análise estatística.....	14
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	15

3.1. Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ).....	15
3.2. Trocas gasosas.....	15
3.3. Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	18
3.4. Análises bioquímicas do tecido foliar.....	20
4. CONCLUSÕES.....	31
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	32

## LISTA DE FIGURAS

Fig. 1: (A) (A) Déficit de Pressão de Vapor (DPV); onde: ME= Máximo Estresse, R1= Recuperação 1 e R2= Recuperação 2. (B) Umidade do solo; onde: MC= Milho Controle, ME= Milho Estresse, SC= Sorgo Controle, SE= Sorgo Estresse, BC= Braquiária Controle e BE= Braquiária Estresse. Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p>0,05$ ). ( $n=4\pm E.P$ ).....24

Fig. 2: (A) Potencial Hídrico Foliar no Máximo estresse para o *Z. mays* (Milho), *B. decumbens* (Braquiária) e o *S. bicolor* (Sorgo). (B) Recuperação do Milho, Sorgo e Braquiária. Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p>0,05$ ). ( $n=4\pm E.P$ )....25

Fig. 3: Parâmetros de trocas gasosas das espécies Milho, Sorgo e Braquiária. Onde: A, E e I é a Assimilação líquida de  $CO_2$  (A); B, F e J Condutância Estomática (gs); C, G e L Taxa de Transpiração (E) e D, H e M representa a Eficiência do Uso da Água (EUA). Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p>0,05$ ). ( $n=4\pm E.P$ )....26

Fig. 4: Parâmetros de Fluorescência das espécies *Z. mays* (Milho), *S. bicolor* (Sorgo) e *B. decumbens* (Braquiária). Onde: A, B e C Quenching fotoquímico (qP); D, E e F Quenching não fotoquímico (NPQ) e G, H e I representa a Taxa de transporte de elétrons (ETR). Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p>0,05$ ). ( $n=4\pm E.P$ ).....27

Fig. 5: Eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) das espécies *Z. mays* (A), *S. bicolor* (B) e *B. decumbens* (C), no máximo estresse (dia 30) e primeiro e segundo dia da reidratação (31/08 e 01/09). Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p>0,05$ ). ( $n=4\pm E.P$ ).....28

Fig. 6: Bioquímica das espécies *Z. mays* (Milho), *S. bicolor* (Sorgo) e *B.*

decumbens (Braquiária). Onde: CST = Carboidratos Solúveis Totais; ALT = Aminoácidos Livres Totais e PST = Protéínas Solúveis Totais; ME = Máximo Estresse e R = Recuperação. Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p>0,05$ ). (n=6 $\pm$ E.P).....29

Fig. 7: Pigmentos Fotossintetizantes das espécies *Z. mays* (Milho), *S. bicolor* (Sorgo) e *B. decumbens* (Braquiária). Onde: Chl *a* = Clorofila *a*; Chl *b* = Clorofila *b* e Car = Carotenóides; ME = Máximo Estresse e R = Recuperação. Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p>0,05$ ). (n=6 $\pm$ E.P).....30

## LISTA DE TABELA

Tab. 1. Análise granulométrica, classificação textural e densidade (do solo e de partículas) da área experimental na fazenda Riacho do Papagaio, em São João-PE, 2011.....	11
--	----

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

<i>A</i>	Taxa de Assimilação Líquida de CO <sub>2</sub>
ALT	Aminoácidos Livres Totais
AOA	Oxalacetato
ATP	Adenosina trifosfato
CO <sub>2</sub>	Dióxido de Carbono
CP	Capacidade de Pote
CST	Carboidratos Solúveis Totais
DPV	Déficit de Pressão de Vapor
<i>E</i>	Transpiração
EROs	Espécies Reativas de Oxigênio
ETR	Taxa de Transporte de Elétrons
<i>EUA</i>	Eficiência do Uso da Água
$F_m'$	Fluorescência Basal
$F_o$	Fluorescência do estado estacionário
$F_s$	Fluorescência mínima
$F_v/F_m$	Eficiência Quântica Máxima do PSII
$g_s$	Condutância Estomática
IPA	Instituto Agronômico de Pernambuco
IRGA	Analisador de Gases a Infravermelho
ME	Máximo Estresse
MS	Massa Seca
NADP <sup>+</sup>	Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato oxidado

NADPH	Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzido
NPQ	Quenching não Fotoquímico
PAR	Radiação Fotossinteticamente Ativa
pH	Potencial Hidrogeniônico
PST	Proteínas Solúveis Totais
$q_p$	Quenching Fotoquímico
$\Phi_{PSII}$	Rendimento Quântica no Fotossistema II
$\Psi_f$	Potencial Hídrico Foliar
$U_{solo}$	Umidade do solo



**RELAÇÕES HÍDRICAS E TROCAS GASOSAS EM TRÊS GRAMÍNEAS  
FORRAGEIRAS**

## RESUMO

Este trabalho teve como objetivo avaliar as características ecofisiológicas das espécies *Zea mays*, *Sorghum bicolor* e *Brachiaria decumbens* sob condição de déficit hídrico em casa de vegetação. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, utilizando três espécies forrageiras- *Zea mays*, *Sorghum bicolor* e *Brachiaria decumbens*- com 10 plantas de cada espécie sob dois regimes hídricos (controle e estresse). Os parâmetros avaliados foram: umidade do solo ( $U_{\text{solo}}$ ), déficit de pressão de vapor (DPV), potencial hídrico foliar ( $\Psi_{\text{foliar}}$ ); trocas gasosas (assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), transpiração ( $E$ ) e eficiência intrínseca do uso da água ( $EUA$ )); fluorescência de clorofila  $a$  (quenching fotoquímico (qP), quenching não fotoquímico (NPQ), taxa de transporte de elétrons (ETR) e eficiência quântica máxima no fotossistema II ( $F_v / F_m$ )); e análises bioquímicas (carboidratos solúveis totais (CST), aminoácidos livres totais (ALT), proteínas solúveis totais (PST), clorofila  $a$  (Chla), clorofila  $b$  (Chlb) e carotenóides (car)). Os dados de potencial hídrico foliar e umidade do solo foram submetidos ao teste  $T$ , com nível de significância de 5%. Os demais parâmetros foram submetidos à ANOVA fatorial (Regime hídrico x Turno diário) e quando necessário às médias foram comparadas pelo teste de Student Newman Keul's com nível de significância de 5%. Quando submetida à 21 dias de déficit hídrico, a espécie *Z. mays* apresentou uma queda no  $\Psi_{\text{foliar}}$  de 248%, na condutância estomática de 87 %, na assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  de 53%, na transpiração de 84%, na eficiência do uso da água de 156%, no quenching fotoquímico de 54%, na taxa de transporte de elétrons de 67%, na  $F_v / F_m$  de 10% e na Clorofila  $a$  de 17%; já o *S. bicolor* apresentou queda no  $\Psi_{\text{foliar}}$  de 212%, na condutância estomática de 42%, na assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  de 26%, na transpiração de 31% e na taxa de transporte de elétrons de 40%; E na espécie *B. decumbens* foi observado queda no  $\Psi_{\text{foliar}}$  de 105%, na condutância estomática de 36%, na assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  de 31%, na transpiração de 24%, na eficiência do uso da água de 34%, no quenching fotoquímico de 53%, na taxa de transporte de elétrons de 56% e no teor de aminoácidos livres totais de 54%. A espécie que apresentou a menor queda relacionada aos parâmetros avaliados foi o

*S. bicolor*. De 14 parâmetros analisados *S. bicolor* apresentou queda em 5, enquanto que as outras duas espécies avaliadas suas taxas reduziram pelo menos em 9 parâmetros.

PALAVRA-CHAVE: gramíneas, metabolismo C<sub>4</sub>, fluorescência, seca.

## ABSTRACT

This study aimed to evaluate the ecophysiological characteristics of the species *Zea mays*, *Sorghum bicolor* and *Brachiaria decumbens* under water stress conditions in a greenhouse. The experiment was conducted in a completely randomized design, using three species, *Zea mays*, *Sorghum bicolor* and *Brachiaria decumbens*, with 10 plants of each species under two water regimes (control and stress). The parameters evaluated were: soil moisture ( $S_{\text{moisture}}$ ) vapor pressure deficit (VPD), leaf water potential ( $\Psi_{\text{leaf}}$ ); gas exchange (net CO<sub>2</sub> assimilation (A), stomatal conductance ( $g_s$ ), transpiration (E) and intrinsic water use efficiency (WUEi)), chlorophyll *a* fluorescence (photochemical quenching (qP), non-photochemical quenching (NPQ), electron transport rate (ETR) and maximum quantum efficiency in Photosystem II (Fv / Fm)); and biochemical analysis (total soluble carbohydrate (TSC), total free aminoacids (TFA), total soluble protein (TSP), chlorophyll *a* (Chl*a*), chlorophyll *b* (Chl*b*) and carotenoids (car). The data of leaf water potential and soil moisture were submitted to Student's T test with a significance level of 5%. When subjected to 21 days of water deficit, the species *Z. mays* declined 248% in  $\Psi_{\text{leaf}}$ , 87% in stomatal conductance, 53% in net CO<sub>2</sub> assimilation, 84% in transpiration, 156% in intrinsic water use efficiency, 54% in photochemical quenching, 67% in electron transport rate, 10% in Fv / Fm and 17% in chlorophyll *a*; *S. bicolor* showed a decrease in  $\Psi_{\text{leaf}}$  about 212%, 42% in stomatal conductance, 26% in net CO<sub>2</sub> assimilation, 31% in transpiration, and 40% in electron transport rate; and in the species *B. decumbens* was observed a decrease in  $\Psi_{\text{leaf}}$  about 105%, 36% in stomatal conductance, 31% in net CO<sub>2</sub> assimilation, 24% in transpiration, 34% in intrinsic water use efficiency, 53% in photochemical quenching, 56% in electron transport rate, 54% in total free amino acid content. The species which presented the smallest decrease related to the evaluated parameters was *S. bicolor*. From 14 analyzed parameters, *S. bicolor* showed decrease in 5 of them, while the other two species reduced their rates in 9 at least.

**KEYWORD:** grass, C<sub>4</sub> metabolism, fluorescence, drought

## 1. INTRODUÇÃO

Em diferentes lugares da superfície terrestre, onde as temperaturas permitem o estabelecimento e crescimento das espécies vegetais, as plantas buscam como principal suprimento a água. Na região semiárida a distribuição das chuvas é irregular e a escassez de água se torna uma problemática (Silva et al., 2010). Na região semiárida, a vegetação ali estabelecida está condicionada ao déficit hídrico, em decorrência da irregularidade das chuvas (sazonalidade). A variação sazonal nas taxas fotossintéticas e da condutância estomática está relacionada principalmente com as condições de déficit de pressão de vapor, temperatura do ar, precipitação e principalmente umidade do solo, que são características de cada estação do ano (Machado et al., 2006). O déficit hídrico associado a fatores característicos da região como altas temperaturas e alta intensidade luminosa, provoca uma demanda evaporativa alta e consequente desidratação do solo. A disponibilidade de água no solo é um importante fator para determinação da diversidade, crescimento e desenvolvimento das plantas (Silva et al., 2003).

Como mecanismo de tolerância às variações climáticas, em especial na estação seca, os vegetais podem desenvolver uma série de estratégias de adaptação (Chagas et al., 2008) como redução na área foliar, senescência foliar na época mais seca, ciclo de vida rápido, e regulação da abertura estomática, por vezes levando ao fechamento estomático, limitando a aquisição de CO<sub>2</sub> atmosférico. Isso reduz a concentração de CO<sub>2</sub> nos espaços intercelulares na folha (Santos et al., 2006), o que ocasiona redução no metabolismo foliar, podendo levar a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Foyer & Noctor, 2000).

O déficit hídrico é um problema que afeta boa parte das áreas cultivadas no mundo, principalmente em regiões semiáridas, reduzindo o crescimento e a produção vegetal, provocando prejuízos socioeconômicos (Munns, 2002). No Brasil, a região que é mais exposta aos riscos da vulnerabilidade climática é o Nordeste (Salazar et al., 2007). A utilização de espécies adaptadas às condições edafoclimáticas da região, para fins econômicos, é essencial para a manutenção da cadeia produtiva. É importante avaliar o comportamento ecofisiológico e bioquímico de diferentes materiais genéticos frente ao déficit hídrico, de modo a permitir uma posterior recomendação de cultivo (Ribeiro et al., 2004). Nesse cenário entram as espécies forrageiras  $C_4$  capazes de tolerar as variações ambientais refletidas pela seca. Sendo assim, a eficiência de sequestro de carbono com menor uso da água em regiões semiáridas é um dos principais pontos desejado na produção agrícola, dando assim às plantas  $C_4$  uma maior capacidade de produção de matéria seca (MS) (Machado, 2004; Pimentel, 2006).

As plantas  $C_4$  usam a via fotossintética Hatch-Slack-Kortschak para captar o  $CO_2$  da atmosfera. Uma das principais características inerentes às plantas  $C_4$  terrestres é o arranjo em forma de coroa de grandes células do clorênquima em volta dos feixes vasculares da folha (anatomia foliar Kranz). Nessas e em outras células mesofílicas, o  $CO_2$  é ligado ao aceptor primário fosfoenolpiruvato (PEP), por intermédio da enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase), formando o ácido oxalacético (AOA) como primeiro composto estável com quatro carbonos. Este é reduzido pela malato desidrogenase formando malato, necessitando de  $NADPH_2$ . Em algumas espécies é o aspartato, ao invés do malato, que é formado como agente transportador de  $CO_2$ . O malato ou aspartato é conduzido até as

células em volta dos feixes vasculares. Em volta dos feixes vasculares há cloroplastos onde o malato ou aspartato são quebrados por enzimas específicas, liberando CO<sub>2</sub> e piruvato (contendo três moléculas de carbono). O CO<sub>2</sub> liberado é interceptado pela Ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), fixado na Ribulose 1,5 bifosfato (RuBP) e, então, reduzido a triose-P no ciclo de Calvin. Em seguida, o piruvato volta às células do mesófilo e é utilizado na regeneração da PEP (Larcher, 2004).

Em plantas com metabolismo C<sub>4</sub>, a atividade oxigenase da Rubisco é muito baixa, praticamente desprezível, aumentando assim a eficiência fotossintética da planta. As plantas C<sub>4</sub> conseguem manter taxas de fotossíntese satisfatórias mesmo em condições de temperaturas mais elevadas e alta luminosidade, o que torna as C<sub>4</sub> mais eficientes no uso da água, da radiação solar e de nutrientes (Singh et al., 1974).

Devido ao interesse agrônômico, as espécies adotadas nesse estudo foram *Zea mays*, *Sorghum bicolor* e *Brachiaria decumbens*, todas plantas com metabolismo C<sub>4</sub>. A espécie *Z. mays* é uma cultura anual, com ampla adaptação a diferentes condições ambientais, e apresenta máximo potencial produtivo em temperaturas altas ao redor de 24 e 30°C, radiação elevada e adequada disponibilidade hídrica no solo (Silva et al., 2001). As plantas do gênero *Brachiaria*, apresentam boa adaptação a solos ácidos de baixa fertilidade, alto teor de fósforo e cálcio, além de possuir alto poder de rebrota e boa persistência sob condição de intensa ou frequente desfolhação (Fisher & Kerridge, 1996). Existem cerca de 100 espécies do gênero *Brachiaria*, distribuídas nas regiões tropical e subtropical, principalmente nas savanas africanas (Renvoize et al., 1996). Há ainda sete espécies consideradas perenes africanas, entre elas a *B. decumbens* e a *B. dictyoneura*, que são

bastante utilizadas como plantas forrageiras, principalmente no Brasil e América tropical (Argel & Keller-grein, 1998). O *S. bicolor* é uma espécie forrageira de clima temperado e tropical que se adapta a solos medianos e arenosos com boa resistência a seca e excesso de água (Pizarro et al., 1996). Em regiões onde há geadas, as plantas do gênero *Sorghum*, apresentam resistência, por possuir o ciclo bastante curto (Vilela, 2005).

O princípio básico da produção vegetal é a transformação da energia solar em compostos orgânicos, via fotossíntese. Nesse processo, a umidade do solo, a concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, a capacidade fotossintética, além, naturalmente da radiação solar, temperatura, precipitação, associados à fertilidade do solo, exercem um importante papel na produtividade de um vegetal (Peixoto et al., 1994; Chaves et al., 2004; Moya, 2004; Cruz et al., 2008; Pompelli et al., 2010).

De acordo com Pearcy (1987), desvendar as respostas sobre as diferentes espécies aos estresses ambientais significa compreender as respostas fisiológicas das mesmas aos diferentes estímulos físicos e biológicos e suas adaptações evolutivas com o objetivo de superá-los. Podendo futuramente, auxiliar na escolha de espécies para cada tipo de ambiente a ser restaurado, dado a flexibilidade das espécies às variações ambientais (Iannelli-Servin, 2007), assim como auxiliar no esclarecimento da dinâmica de sucessão na floresta (Pezzopane et al., 2002).

A fotossíntese é um processo metabólico sensível ao déficit hídrico (Lu, Chacko et al., 2012), pois este afeta as trocas gasosas, e conseqüentemente o metabolismo de carboidratos, interferindo assim no crescimento e desenvolvimento das plantas (Lima et al. 2002). Há várias formas de medir a integridade do aparato fotossintético frente às variações



ambientais. Torres Neto (2005) relata que as medidas de trocas gasosas e de fluorescência da clorofila *a* podem ser usadas como ferramenta diagnóstica na avaliação da integridade do aparato fotossintético, por ser uma técnica rápida, precisa e não destrutiva. Vale salientar que plantas e órgãos diferentes respondem de forma distinta à deficiência de água. Segundo Pimentel (2006), uma das primeiras consequências do déficit hídrico é a murcha foliar e o fechamento estomático, causando assim uma queda considerável na assimilação CO<sub>2</sub> pelas folhas.

Estratégias adaptativas podem surgir nas plantas, tais como, redução na área foliar, senescência foliar em períodos secos, rapidez no ciclo de vida, regulação da abertura estomática (Santos et al., 2006), alterações no sistema radicular (Santos & Carlesso, 1998) e aumento da eficiência do uso da água (Mansur & Barbosa, 2000). Iznaloo et al. (2008), classifica essas estratégias em escapar, evitar e tolerar. O escape é identificado quando o vegetal reduz seu ciclo vegetativo, completando-o antes de uma redução severa na disponibilidade hídrica; quando uma espécie evita a seca, ela reduz as suas taxas de condutância estomática e transpiração, no intuito de reduzir a perda de água, além de reduzir sua área foliar; e tolerância, mantendo o turgor nas células através do ajustamento osmótico.

Vários estudos mostram a atuação do déficit hídrico nas trocas gasosas sobre as culturas de milho (Bergonci; Pereira, 2002; Cruz, 2006), sorgo (Nable et al., 1999) e braquiária (Ghanoun et al., 2003). Os parâmetros de trocas gasosas e status hídrico podem apresentar alterações distintas, de acordo com a espécie em estudo, tanto por limitação

difusiva, restringindo a disponibilidade dióxido de carbono para assimilação, quanto por limitação metabólica, devido o aumento do efeito fotoinibitório (Glaz et al.,2004).

Dessa forma, este trabalho teve por objetivo avaliar as características ecofisiológicas das espécies *Z. mays*, *S. bicolor* e *B. decumbens* sob condição de déficit hídrico em casa de vegetação. Os objetivos específicos foram:

1. Avaliar o status hídrico;
2. Mensurar trocas gasosas;
3. Avaliar a fluorescência da clorofila *a*;
4. Analisar os parâmetros da bioquímica (carboidratos, proteínas, aminoácidos e pigmentos fotossintetizantes).

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Material vegetal e condições de crescimento

O trabalho foi conduzido em casa de vegetação da Unidade Acadêmica de Garanhuns, pertencente à Universidade Federal Rural de Pernambuco, com coordenadas geográficas S8° 53' 27", W36° 29' 48", e altitude de 807m. Foram avaliadas três espécies forrageiras C<sub>4</sub>: *Z. mays*, *S. bicolor* e *B. decumbens*. O solo utilizado no experimento foi coletado na fazenda Riacho do Papagaio no município de São João-PE (S8° 52' 30'', W36° 22' 00'', e 705m de altitude) e classificado de acordo com Santos et al. (2012) como Neossolo Regolítico.

As características químicas do solo coletado, na camada de 0-20 cm foram: pH em H<sub>2</sub>O (1:2,5), 5,9; matéria orgânica, 43g kg<sup>-1</sup>; C.O., 25 g kg<sup>-1</sup>; P, 171 mg dm<sup>-3</sup>; K, 4,1 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; Ca, 1,2 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; Mg, 0,8 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; Al<sup>3+</sup>, 0 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> e H+Al, 3,11 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>. Não foram necessárias correções para as gramíneas forrageiras utilizadas no experimento. As características físicas são apresentadas na Tabela 1 (Gondim, 2012).

**Tabela 1.** Análise granulométrica, classificação textural e densidade (do solo e de partículas) da área de coleta na fazenda Riacho do Papagaio, em São João-PE, 2011.

Profundidade	Granulometria (%)			Classe Textural	Densidade		Porosidade Total
					Solo	Partícula	
0 – 20	Areia	Silte	Argila	Areia	g.cm <sup>-3</sup>		(%)
	87,7	8,82	3,53		1,52	2,65	

Todas as sementes foram adquiridas no Instituto Agrônomo de Pernambuco (IPA). As plantas foram obtidas mediante o plantio direto das sementes em vasos de 10 litros.

Vinte plantas de cada espécie foram mantidas em condições de hidratação ideal, sendo irrigados à capacidade de pote (CP) – 0,09 g/g, até completarem dois meses de desenvolvimento. A partir deste momento houve suspensão total da rega em metade das plantas, sendo a outra metade mantida na capacidade de pote. Foram utilizadas 10 plantas de cada espécie por tratamento, submetidas a dois regimes hídricos (controle e estresse) perfazendo um total de 60 plantas.

O experimento teve duração de 92 dias. A suspensão da rega se deu 69 dias após semente e foi conduzida por um período de 21 dias até o máximo estresse (ME), sendo o período de reidratação os dois dias subsequentes. O fluxo de fótons fotossintéticos foi observado em cada dia de medição às (9:00h) e (12:00h), sendo utilizado  $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  para o primeiro dia das medidas, e para o segundo e terceiro dia  $1800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado para os três dias e variou de 0,47 a 1,08 kPa (Fig. 1A e B).

## **2.2. Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) e umidade do solo ( $U_{\text{solo}}$ )**

As medidas de  $\Psi_f$  foram realizadas através da câmara de pressão do tipo Scholander (Scholander et al., 1965). As medidas foram realizadas às 05:30 h, tanto no ME quanto na reidratação, em quatro plantas por tratamento. As aferições do  $\Psi_f$  foram realizadas após 21 dias de déficit hídrico e após 48 horas de recuperação. A  $U_{\text{solo}}$  foi obtida a uma profundidade de 30 cm, em cinco indivíduos por tratamento, com a utilização do Medidor Falker HFM 2030, tomando-se cuidado para evitar danos na raiz (Fig. 1A). A  $U_{\text{solo}}$  foi aferida após 21 dias de déficit hídrico seguindo também os dois dias de recuperação.

### 2.3. Medidas de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

As medidas de trocas gasosas e fluorescência de clorofila *a* foram realizados com o analisador de gases por infravermelho (IRGA, LICOR, Lincon, USA NE) com câmara de fluorescência (6400-40) com área de 2cm<sup>2</sup> e fluxo de 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ . As medidas de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* foram realizadas entre às 09:00 h e 12:00 h, e 13:00 e 15:00 h, em cinco plantas de cada espécie, em folhas sadias e totalmente expandidas, não senescentes, tanto no máximo estresse quanto na reidratação (Santos et al., 2006).

Os parâmetros de trocas gasosas avaliados foram: a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (*A*), condutância estomática (*g<sub>s</sub>*), transpiração (*E*). A eficiência do uso da água foi calculada através da relação entre assimilação de CO<sub>2</sub> e transpiração (*A/E*).

A fluorescência da clorofila *a* foi mensurada, no máximo estresse e na recuperação, em cinco plantas de cada tratamento. A concentração de CO<sub>2</sub> dentro da câmara, a irradiância, a umidade do ar e a temperatura oscilaram conforme as condições do ambiente.

O fluxo de fótons fotossintéticos foi determinado através da radiação solar global no momento da mensuração, o qual foi fixado durante todo o horário de medida. O DPV foi calculado através da fórmula  $e - e_s$  (Campbell et al., 1998).

Para a fluorescência da clorofila *a*, realizou-se medidas de fluorescência do claro, simultâneas às trocas gasosas, e fluorescência do escuro em cinco plantas de cada tratamento. Medidas de fluorescência máxima (*F<sub>m</sub>*) e mínima (*F<sub>0</sub>*) foram feitas em folhas adaptadas ao escuro por 40 minutos, ao passo que a fluorescência no estado estacionário (*F<sub>s</sub>*) e máxima (*F<sub>m</sub>'*) foram obtidas em folhas adaptadas à luz (Van Kooten et al., 1990). Os parâmetros abordados foram a eficiência quântica máxima do PSII ( $F_v/F_m$ ); rendimento quântico efetiva do PSII ( $\Phi_{PSII}$ ); taxa de transporte de elétrons (ETR); proporção dos

centros de reações abertos do PSII ou quenching fotoquímico ( $q_p$ ) e quenching não fotoquímico (NPQ) (Maxwell et al., 2000).

#### **2.4. Análises bioquímicas do tecido foliar**

Folhas totalmente expandidas e sadias foram coletadas e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido, sendo posteriormente armazenadas em freezer  $-20^{\circ}\text{C}$ , tanto no máximo estresse quanto na reidratação. Foi determinado o conteúdo foliar de carboidratos solúveis totais (CST), aminoácidos livres totais (ALT), proteínas solúveis totais (PST), clorofilas *a* e *b* (Chl*a* e Chl*b*), e carotenóides (car), seguindo as metodologias propostas por Dubois et al., 1956, Moore & Stein, 1948, Bradford, 1976 e Lichtenthaler, 1987, respectivamente. Todas essas análises foram determinadas com espectrofotômetro modelo Genesys 10s UV – Vis, marca ThermoScientific, ajustado ao comprimento de onda específico para cada composto orgânico.

#### **2.5. Análise estatística**

Os dados de potencial hídrico foliar e umidade do solo foram submetidos ao teste *T*. Os demais dados foram submetidos à uma análise de variância fatorial, tendo como fatores o regime hídrico (controle e estresse) e o turno do dia (manhã e tarde), e quando necessário às médias foram comparadas pelo teste de Student Newman Keul's com nível de significância de 5%. O programa estatístico usado foi o Statistica 8.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 3.1. Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ )

O  $\Psi_{\text{foliar}}$  na espécie *Z. mays* apresentou uma queda de 248% no máximo estresse. Na espécie *S. bicolor* houve uma queda de 212% no máximo estresse. Já para a espécie *B. decumbens* essa queda representou 105% no máximo estresse (Fig. 2A). Após dois dias de reidratação o  $\Psi_{\text{foliar}}$  das três espécies foi recuperado, apresentando valores similares ao controle (Fig. 2B).

Quando os vegetais perdem água para a atmosfera, seu potencial hídrico é reduzido, tornando-se mais negativo que o potencial do solo. Sendo assim, as plantas podem sofrer déficit hídrico causado pela atmosfera, quando o DPV é alto ou quando o potencial hídrico do solo é baixo. Quando há falta de água no sistema solo-atmosfera há redução da abertura estomática e conseqüentemente queda no  $\Psi_{\text{foliar}}$  (Hose et al., 2001; Maia, 2005).

#### 3.2. Trocas gasosas

Na espécie *Z. mays* foi verificado uma queda na taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ) igual a 53,3% no ME da manhã e 66,53% no ME da tarde (fig. 3A). A transpiração na espécie *Z. mays* no período da manhã apresentou uma queda de 84%, e à tarde de 86%, seguindo a queda na condutância estomática, de 87% na manhã e 89% no turno da tarde no máximo estresse (fig. 3D e 3G). Já a eficiência do uso da água, único parâmetro de trocas gasosas que apresentou aumento, foi de 195% na manhã e 156% a tarde ambos no máximo estresse (fig. 3J). A partir do primeiro dia de recuperação todos os parâmetros de trocas

gasosas na espécie *Z. mays* apresentaram recuperação total não diferindo estatisticamente com o seu respectivo controle ( $p > 0,05$ ).

Na espécie *S. bicolor*, foi observado uma queda na assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  no período da tarde de 26% (fig. 3B). A condutância estomática, na espécie *S. bicolor*, apresentou uma queda de 48% no máximo estresse à tarde, seguida da queda na transpiração, também à tarde, de 31% (fig. 3E e H). Nessa espécie, a recuperação dos parâmetros de trocas gasosas foi obtida após 48 horas na capacidade de pote (fig. 3B, E, H e K).

Na espécie *B. decumbens* foi verificado uma redução na taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  (A) de 31% na manhã e de 67% à tarde, ambos na condição de máximo estresse (Fig. 3 C). Em geral, a taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  (A) sofreu aumento com acréscimo moderado de água na folha, ou mesmo antes do status hídrico foliar sofrer alteração, em resposta ao aumento da umidade relativa do ar (Kramer, 1995), ou em resposta ao potencial hídrico do solo com a recuperação (Chaves et al., 2002; Lawlor, 2002). Essa deficiência hídrica também pode causar efeitos na bioquímica dos cloroplastos, contribuindo para a queda do desempenho fotossintético (Santos et al., 2006). Em gramíneas sob déficit hídrico em casa de vegetação, a recuperação de seu status hídrico se dá após um período de 24 horas de reidratação seguido da rápida recuperação da  $g_s$  (Ghanoun et al., 2003). Neste trabalho, a única espécie que apresentou recuperação de dois de seus parâmetros de trocas gasosas (condutância estomática e transpiração) após 48 horas de reidratação foi o *S. bicolor*.

Na espécie *B. decumbens*, foi observado queda na  $g_s$  de 36% pela manhã e 81% a tarde ambos na condição de máximo estresse (fig. 3F), tendo como reflexo diminuição da



transpiração pela manhã de 24%, e à tarde de 75%(fig. 3I). Na condição de máximo estresse, à tarde, foi verificado um aumento de 34% na eficiência do uso da água (fig. 3 L).

O DPV em associação com a restrição hídrica, alta radiação e elevadas temperaturas, pode afetar a abertura estomática (Hose et al., 2001; Tester & Bacic, 2005). Há evidências que sob restrição hídrica, as taxas fotossintéticas podem sofrer redução pelo fechamento estomático, o que reduz a disponibilidade de CO<sub>2</sub> na folha (Pompelli et al., 2010 ). A queda da condutância estomática ao longo do dia pode ser atribuída ao aumento do DPV, à diminuição do potencial hídrico da folha ou ao efeito combinado de ambos os fatores, sem excluir o efeito da radiação. Os estômatos se fecham em resposta a queda de turgor da folha e/ou potencial hídrico devido a reduzida umidade do solo (Ludlow et al., 1976) ou pela baixa umidade atmosférica (Maroco et al., 1997). Nas três espécies *Z. mays*, *S. bicolor* e *B. decumbens*, houve um decréscimo acentuado do  $\Psi_f$ , alcançando valores próximos a -2 MPa no ME. Essa queda levou a uma diminuição da condutância estomática (fig. 3 D, E, e F).

Em condição de estresse ambiental, a  $g_s$  pode reduzir a perda de água para atmosfera, com uma menor abertura estomática o que pode proporcionar maior eficiência do uso da água (Ghannoum, 2003). A queda da  $g_s$  é tida como um dos primeiros mecanismos de reação que as espécies vegetais adotam como resposta ao estresse hídrico (Flexas et al., 2006). Xu et al. (2008) observaram redução da  $g_s$  em milho chinês quando o mesmo foi submetido ao déficit hídrico, algo semelhante ao que foi encontrado nesse trabalho. A queda de  $A$  foi observado nas três espécies em estudo. Acredita-se que essa queda foi provavelmente devido à queda na  $g_s$ . Entretanto, essa queda pode também pode estar ligada à fatores fisiológicos, tais como, início de senescência, variação da respiração, na eficiência

quântica, aumento da resistência difusiva de CO<sub>2</sub>, da atividade enzimática entre outros (Dwyer; Stewart, 1986; Stiriling et al., 1994; Inman-Bamber; Smith, 2005). Quanto a *E*, redução significativa também foi observado por Cruz (2006) em milho e Nable et al. (1999) em sorgo. Quanto ao aumento da eficiência do uso da água observado nas três espécies em estudo, acredita-se que representa uma característica de fuga das espécies C<sub>4</sub> a seca, fator esse observado em maior expressividade no milho. Características semelhantes foram encontradas por Hund et al. (2009) em *Z. mays* submetido ao estresse hídrico. A eficiência do uso da água (*EUA*) é um dos parâmetros de trocas gasosas de grande importância para as plantas que estão estabelecidas em locais de baixa disponibilidade hídrica. Porém, a maior eficiência do uso da água (*EUA*) não garante por si só a maior adaptação à seca, pois dentro da mesma espécie podem ser observadas características fisiológicas variadas (Pompelli, 2010).

### 3.3. Fluorescência da clorofila

A espécie *Z. mays*, apresentou uma queda no quenching fotoquímico na condição de máximo estresse, à tarde, de 54% (fig. 4 A). Houve queda na taxa de transporte de elétrons (ETR) de 67% no máximo estresse manhã, e de 73% no máximo estresse à tarde (fig. 4 G). Para a espécie *S. bicolor*, dos parâmetros de fluorescência analisados, foi observado apenas queda na taxa de transporte de elétrons (ETR) de 40% no período da manhã com a espécie submetida ao estresse (fig. 4 H). Na espécie *B. decumbens* o quenching fotoquímico caiu 53% no máximo estresse manhã, assim como a taxa de transporte de elétrons, que reduziu 56% no mesmo período (fig. 4 C e D). Quanto à fluorescência de clorofila das três espécies

avaliadas, o *S. bicolor* foi a espécie que apresentou menor queda e em apenas um parâmetro (ETR).

Das três espécies em estudo a única que apresentou queda significativa na Fv/Fm quando submetido aos 21 dias de déficit hídrico foi o *Z. mays*. Essa redução foi de 21% pela manhã e de 9,7% à tarde (Fig. 5 A). Uma vez que a relação Fv/Fm é uma indicação do grau de danos no aparato fotossintético sofridos pelo vegetal, o declínio da relação Fv/Fm é um bom indicador do dano fotoinibitório quando as plantas estão sujeitas a estresses abiótico, incluindo frio e seca (Björkman & Powles, 1984). A fotoinibição diminui cerca de 10% do potencial produtivo das culturas (Long et al., 1994) e, a medida que o estresse por falta d'água se intensifica, com o passar dos dias, a fotoinibição é aumentada e os efeitos podem se tornar irreversíveis (Björkman & Powles, 1984). Em plantas em condições normais, os valores de Fv/Fm, se encontrarão nas faixas de 0,75 a 0,85. Sendo assim, valores inferiores a estes indicarão estresse e redução da eficiência quântica máxima do PSII (Bolhàr-Nordenkampf et al., 1989; Maxwell & Johnson, 2000).

A fluorescência da clorofila *a* pode ser utilizada na avaliação de danos causados por estresse hídrico. Segundo Baker (1993), em condição de estresse hídrico severo, as plantas frequentemente apresentam um marcante efeito fotoinibitório, caracterizado por um decréscimo significativo do rendimento quântico. Nesse caso, o déficit hídrico, em combinação com altos níveis de irradiância, pode causar uma significativa redução na eficiência da fotossíntese. Ao observar essas informações acima, é verificada a sensibilidade da espécie *Z. mays* ao estresse hídrico. Entretanto, na mesma não foi observado danos irreversíveis, pois na recuperação os valores da eficiência quântica

máxima no fotossistema II (Fv/Fm) conseguiram apresentar valores próximos à faixa desejada de 0,75 (Fig. 5A) ( $p < 0,05$ ).

### 3.4. Análises bioquímicas do tecido foliar

O estresse hídrico pode causar efeitos na bioquímica dos cloroplastos, contribuindo assim, para a queda do desempenho fotossintético (Farquhar et al., 1982). Na espécie *Z. mays* houve um aumento no teor de carboidratos solúveis totais (CST) no ME manhã de 131% (Fig. 6A), e para o *S. bicolor* de 166% no ME manhã e 69% no ME tarde (Fig. 6D). Na espécie *B. decumbens* o teor de carboidratos solúveis totais apresentaram valores que não diferiram estatisticamente entre os tratamentos ( $p > 0,05$ ) (Fig. 6G). Quando submetido à dois dias de recuperação, houve um aumento de 68% no teor de CST na espécie *Z. mays* (Fig. 6A), e na espécie *B. decumbens* foi notada uma redução da CST no máximo estresse tarde de 45% (Fig. 6G).

Quanto aos aminoácidos livres totais (ALT), *Z. mays* apresentou um aumento de 86% no ME manhã com posterior queda no ME à tarde igual a 50% (Fig. 6B). Na espécie *S. bicolor*, houve um aumento de 98% no ME manhã, mantendo-se estável no período de ME à tarde (Fig. 6E). Já a espécie *B. decumbens*, no ME manhã, apresentou uma queda de no teor de ALT de 54%, e quando submetido à recuperação, de 66% pela manhã e 38% à tarde (Fig. 6H).

Das três espécies em estudo a única que apresentou diferença no teor de PST foi o *S. bicolor*, com aumento de 92% no máximo estresse pela manhã (Fig. 6C). Plantas sob estresse hídrico, podem apresentar um aumento na quantidade de proteínas devido diminuição das enzimas proteolíticas e/ou aumento da sua síntese (Lechinowski et al., 2007).

No geral os carboidratos estão diretamente ligados à fotossíntese (Silva et al., 2010). No presente estudo, inferiu-se aumento do teor de CST nas espécies *Z. mays* e *S. bicolor* quando submetido aos 21 dias de estresse. Os teores de PST apresentaram aumento significativo unicamente na espécie *S. bicolor*. Acredita-se que esse aumento pode ter ocorrido devido à síntese de novas proteínas estruturais e/ou funcionais durante o déficit hídrico (Campos et al., 2012). Já o conteúdo de ALT na espécie *S. bicolor* seguiu o mesmo padrão de aumento da PST, nesse caso, de acordo com Chimenti et al. (2002) os 21 dias de déficit hídrico não foram o suficientes para mobilizar as moléculas de aminoácidos ou mesmo transformou os aminoácidos em moléculas funcionais (Campos et al., 2012). Nas espécies *Z. mays* e *B. decumbens* a perda de aminoácidos na condição de máximo estresse, pode ter ocorrido devido a senescência foliar, fenômeno este que é bastante atuantes em plantas submetidas ao estresse hídrico (Beltrano et al., 2006).

Em relação aos pigmentos fotossintetizantes, foi observado uma diminuição do teor de Chla na espécie *Z. mays* de 17,2% no máximo estresse manhã e 49% no máximo estresse à tarde (Fig. 7A) que de acordo com Santos (2006), pode estar ligada a redução do desempenho fotossintético. O *S. bicolor* e a *B. decumbens* mantiveram o teor de Chla no ME não diferindo estatisticamente ( $p > 0,05$ ) (Fig. 7B). Quando submetidas à recuperação, foi observado aumento de 62% para o *S. bicolor* à tarde e uma queda para a espécie *B. decumbens* à tarde de 53% (Fig. 7A e G).

Em relação o teor de Chlb, para as três espécies quando submetidas ao estresse hídrico de 21 dias, não foi notada nenhuma diferença significativa ( $p > 0,05$ ). Sendo assim, a Chlb para esse experimento não foi um bom indicador de estresse sofrido por essas gramíneas no período do déficit hídrico. Entretanto, quando submetido a 48 horas de reidratação, a

espécie *Z. mays* apresentou um aumento de 84% à tarde no teor de *Chlb* (Fig. 7B).. Já a espécie *B. decumbens* apresentou um aumento de 46% pela manhã, e queda de 53% à tarde (Fig. 7H).

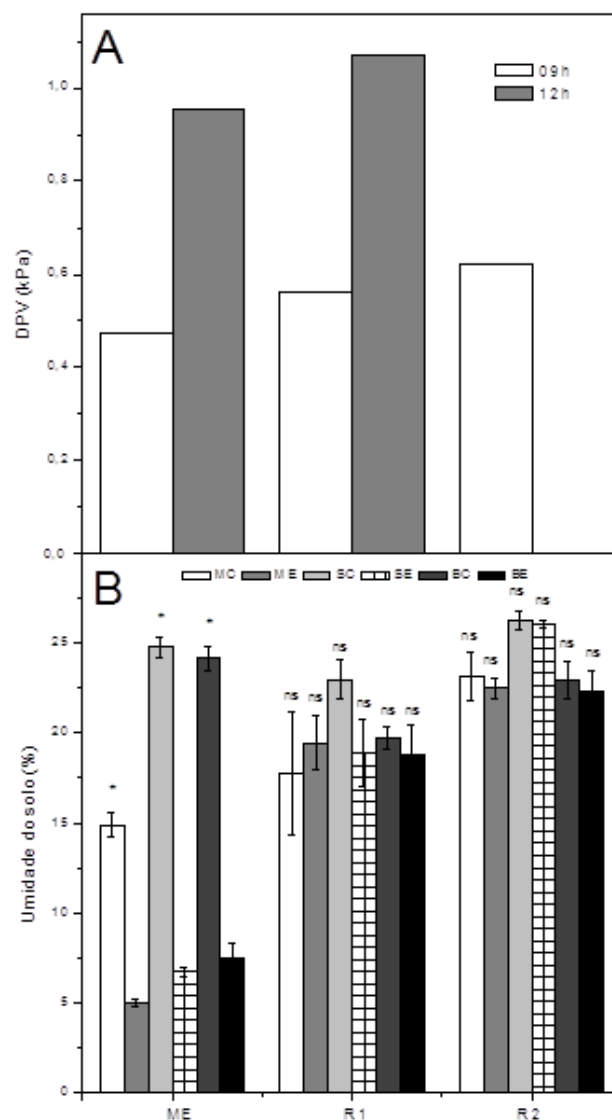
O teor de clorofila foliar é frequentemente associado à capacidade fotossintética de uma espécie, por estar relacionada à captação de luz e transferência de energia. No geral, acredita-se que uma planta que possua altos teores de clorofila, apresentará maiores taxas fotossintéticas. Entretanto, nem sempre essa relação existe, pois a etapa bioquímica da fotossíntese pode limitar o processo (Porra et al., 1989; Chappelle et al., 1992). O aumento no teor de *Chla* serve como mecanismo de fotoproteção para o PSII, evitando danos ao aparato fotossintético (Björkman & Powles, 1994; Maxwell & Johnson, 2000). Entretanto, o decréscimo da *Chla* apresentado pela espécie *Z. mays* no ME (Fig. 7B), pode ser atribuído ao aumento da atividade da enzima clorofilase (Sudhaker et al., 1997) que é fortemente estimulada em consequência do estresse hídrico (Gholami et al., 2012). Segundo campos a diminuição da *Chla* representa queda no desempenho fotossintético (Santos, 2006).

Um maior teor de *Chlb* indica absorção de energia em outros comprimentos de onda, e transferência para uma molécula específica de clorofila *a*, que efetivamente toma parte das reações fotoquímicas da fotossíntese (Whatley & Whatley, 1982). A *Chlb* atua na adaptação da planta a luminosidade reduzida (Carelli et al., 2006). Na verdade o termo correto seria aclimatação, pois a adaptação necessitaria de muitos anos e vários estudos com mapeamento genético. A aclimatação proporcionada pela *Chlb* às espécies vegetais, deve-se ao efeito ampliador de absorção de luz, ou seja, capacidade de captar a luz em

comprimentos de onda maiores e transferência dos mesmos para o centro de reação, compostos basicamente por Chl $a$  (Blankenship, 2006).

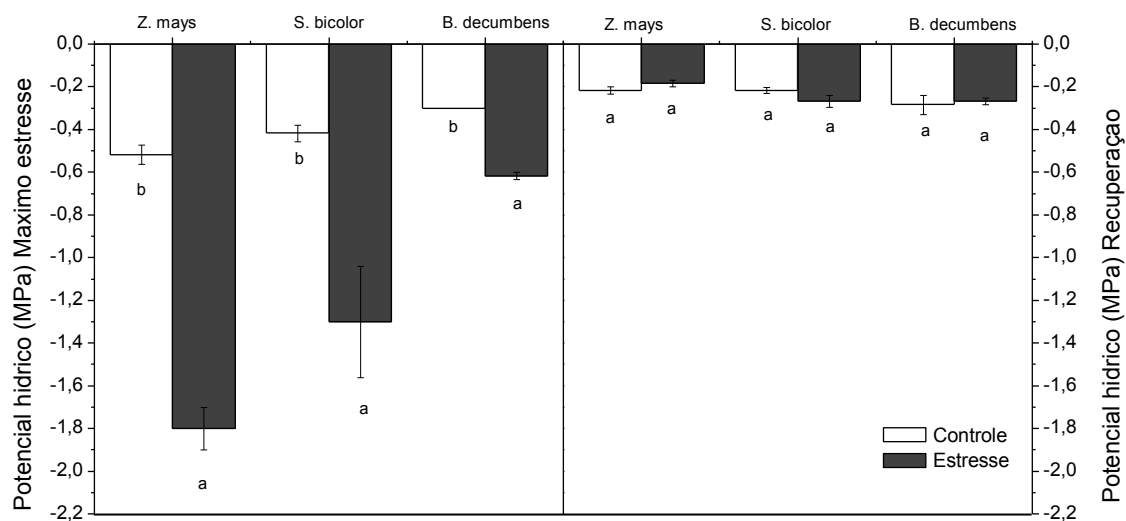
Não houve diferença significativa no teor de carotenóides na espécie *Z. mays* após 21 dias de déficit hídrico, em relação ao controle ( $p>0,05$ ). Entretanto, quando a mesma é submetida a 48 horas de reidratação verifica-se aumento de 79% no ME à tarde (Fig. 7C). Foi verificado um aumento de 48% pela manhã e 31% à tarde no teor de carotenóides em *S. bicolor* no ME. Acredita-se que esse aumento é uma das estratégias que a planta utiliza para se proteger contra o estresse hídrico. A espécie *S. bicolor* quando submetida aos dois dias de reidratação, apresentou valores de carotenóides similares ao controle ( $p>0,05$ ) (Fig. 7F). No entanto, na espécie *B. decumbens* quando submetida a 48 horas de reidratação, houve aumento no teor de carotenóides de 46% pela manhã, com queda à tarde de 53% (Fig. 7I).

Pelo fato dos carotenóides atuarem como moléculas fotoprotetoras, acredita-se que o aumento observado na espécie *S. bicolor* (Fig. 6H), funcionou como mecanismo de dissipação do excesso de energia prevenindo assim a formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (Beltrano et al., 2006). A degradação dos pigmentos fotoquímicos, através da enzima clorofilase (Silva et al., 2001), pode ser um mecanismo eficiente empregado pelas espécies vegetais para evitar danos severos no PSII sob condições estressantes. Durante a reidratação, ocorreu recuperação nas concentrações dos pigmentos fotossintéticos, inclusive carotenóides, o que indica uma retomada dos processos fotossintéticos e metabólicos em condições mais favoráveis, na tentativa de recuperar os danos sofridos durante a seca imposta. (Fig. 7A, B, C, D, E, F, G, H e I).

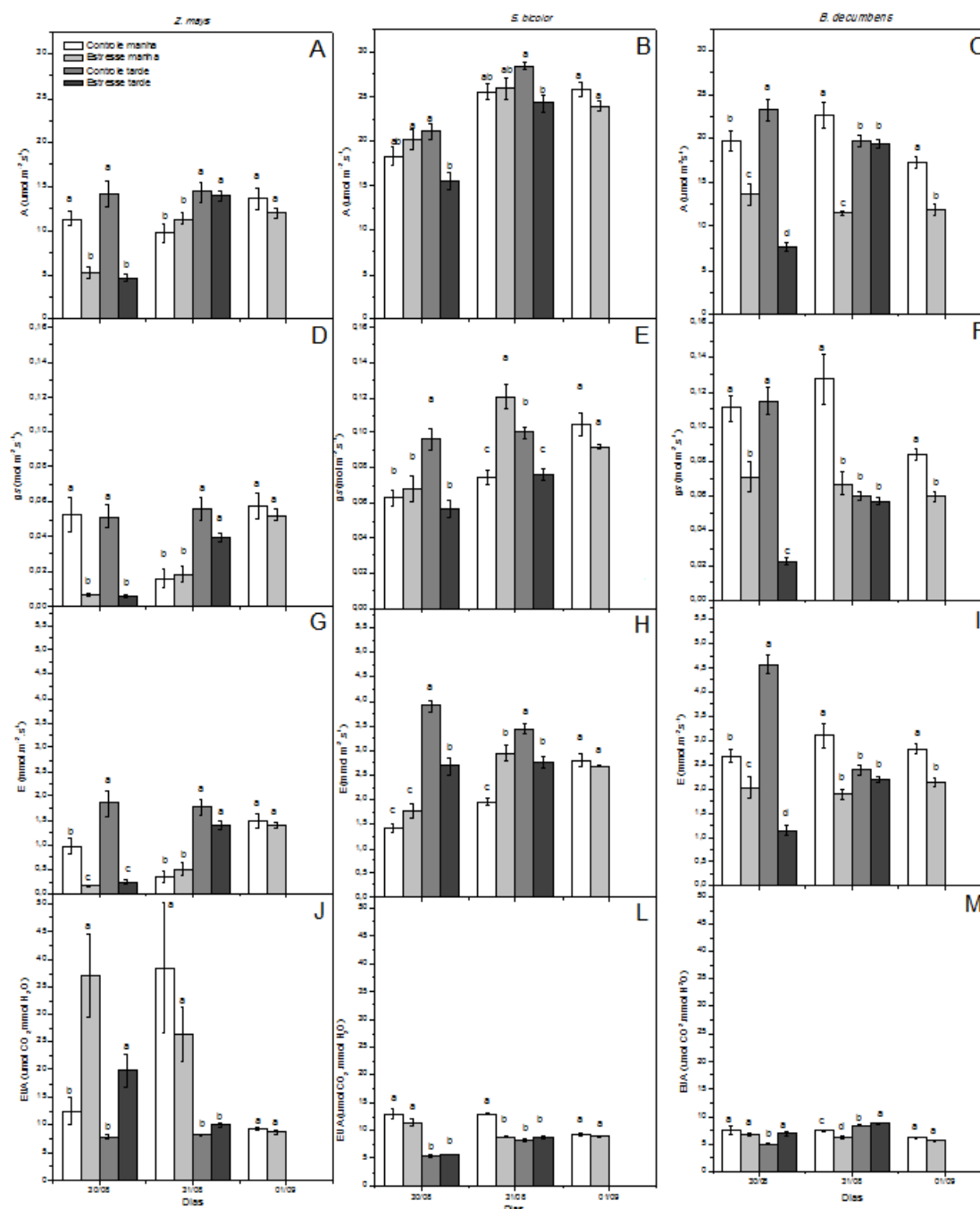


**Fig. 1:**(A) Déficit de Pressão de Vapor (DPV); onde: ME= Máximo Estresse, R1= Recuperação 1 e R2= Recuperação 2. (B) Umidade do solo; onde: MC= Milho Controle, ME= Milho Estresse, SC= Sorgo Controle, SE= Sorgo Estresse, BC= Braquiária Controle e BE= Braquiária Estresse. Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p>0,05$ ). ( $n=4\pm E.P$ ).

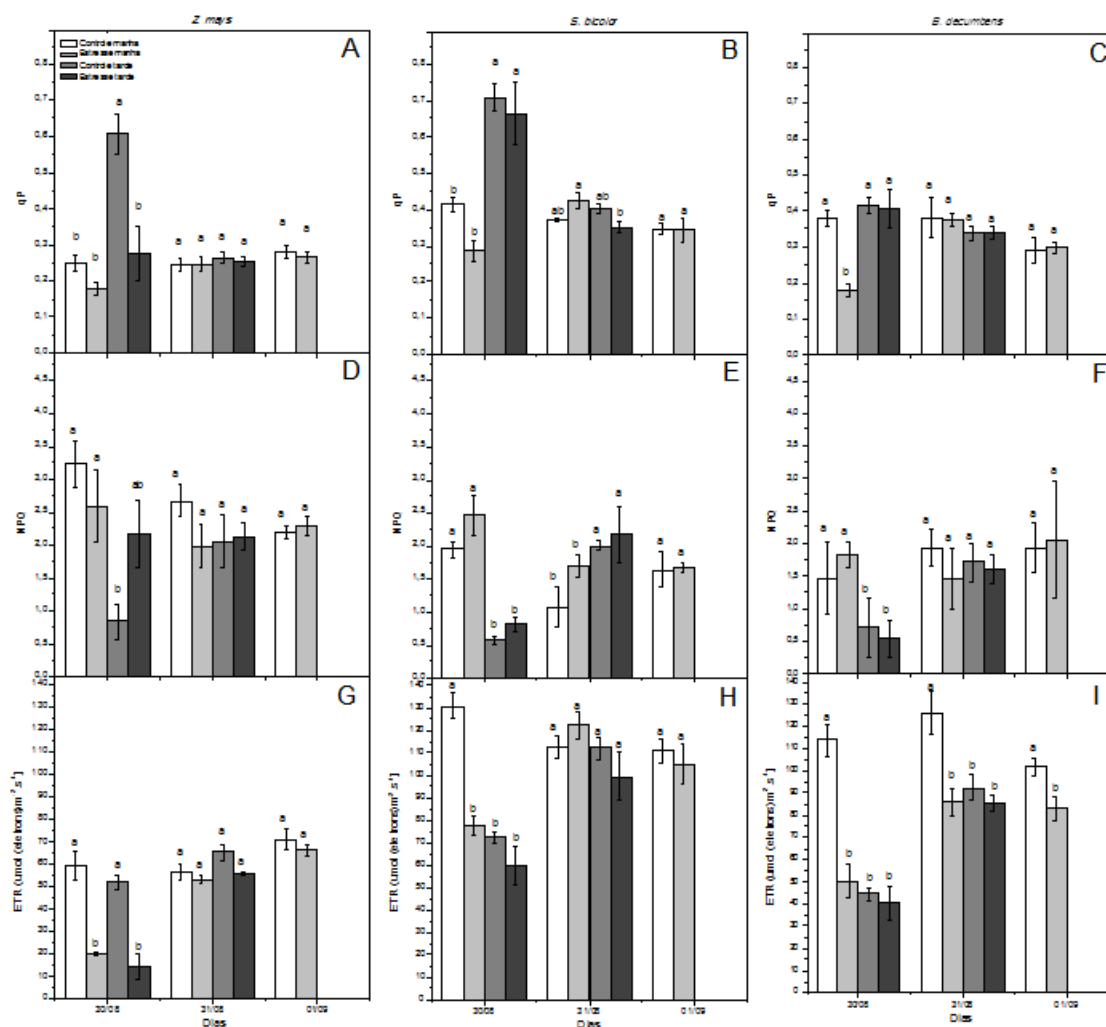




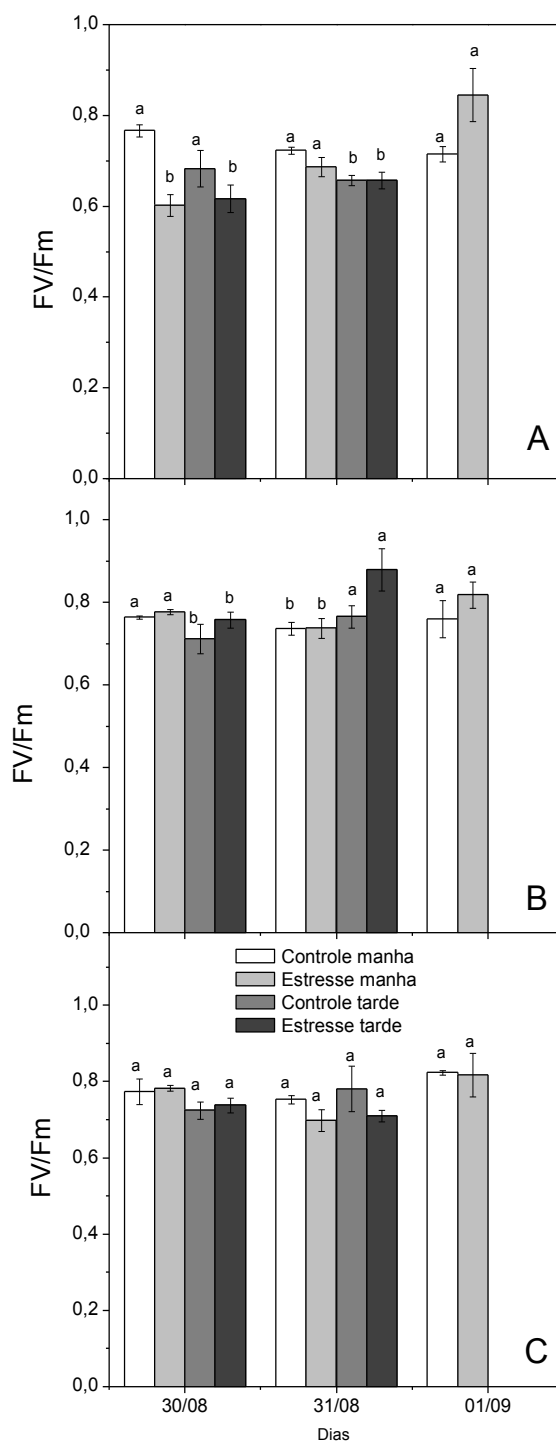
**Fig. 2:** (A) Potencial Hídrico Foliar no Máximo estresse para o *Z. mays* (Milho), *B. decumbens* (Braquiária) e o *S. bicolor* (Sorgo). (B) Recuperação do Milho, Sorgo e Braquiária. Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p > 0,05$ ). ( $n=4 \pm E.P$ ).



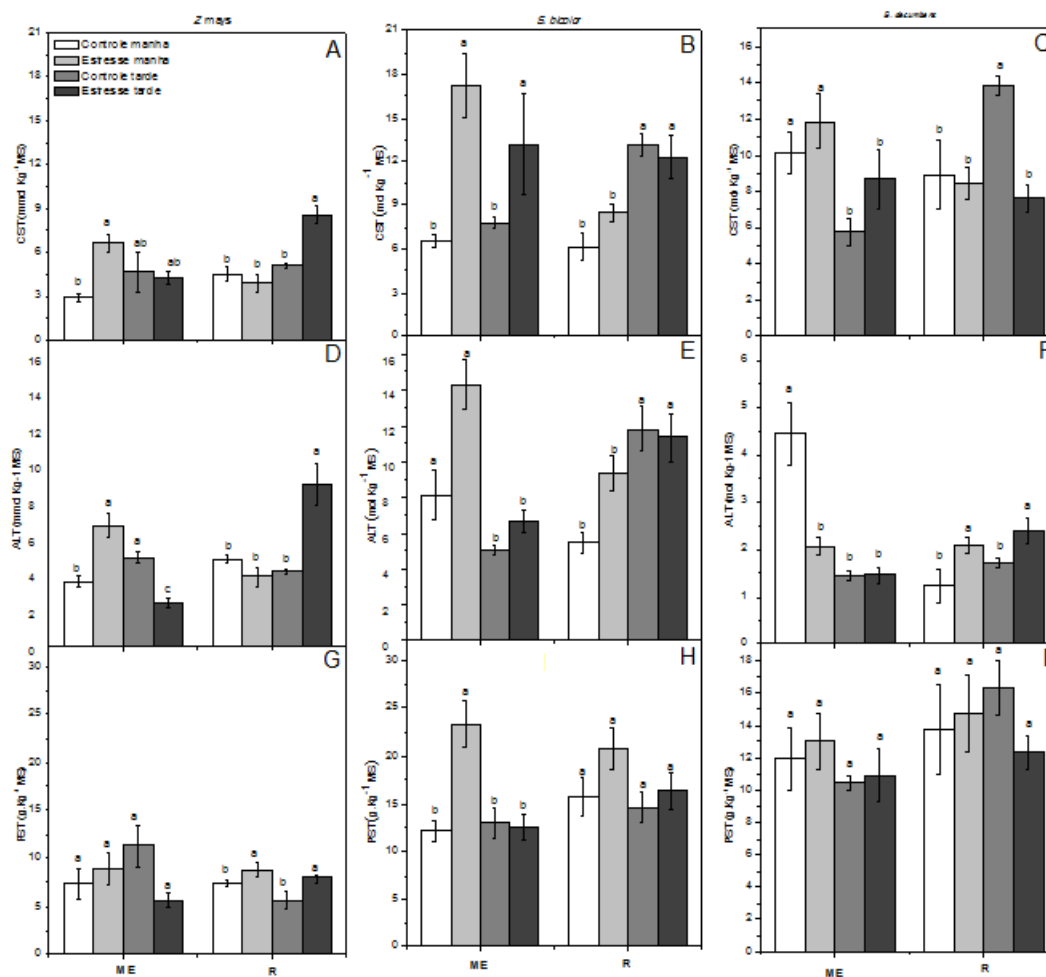
**Fig. 3:** Parâmetros de trocas gasosas das espécies Milho, Sorgo e Braquiária. Onde: A, E e I é a Assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  (A); B, F e J Condutância Estomática ( $g_s$ ); C, G e L Taxa de Transpiração (E) e D, H e M representa a Eficiência do Uso da Água (EUA). Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p > 0,05$ ). ( $n=4 \pm E.P$ ).



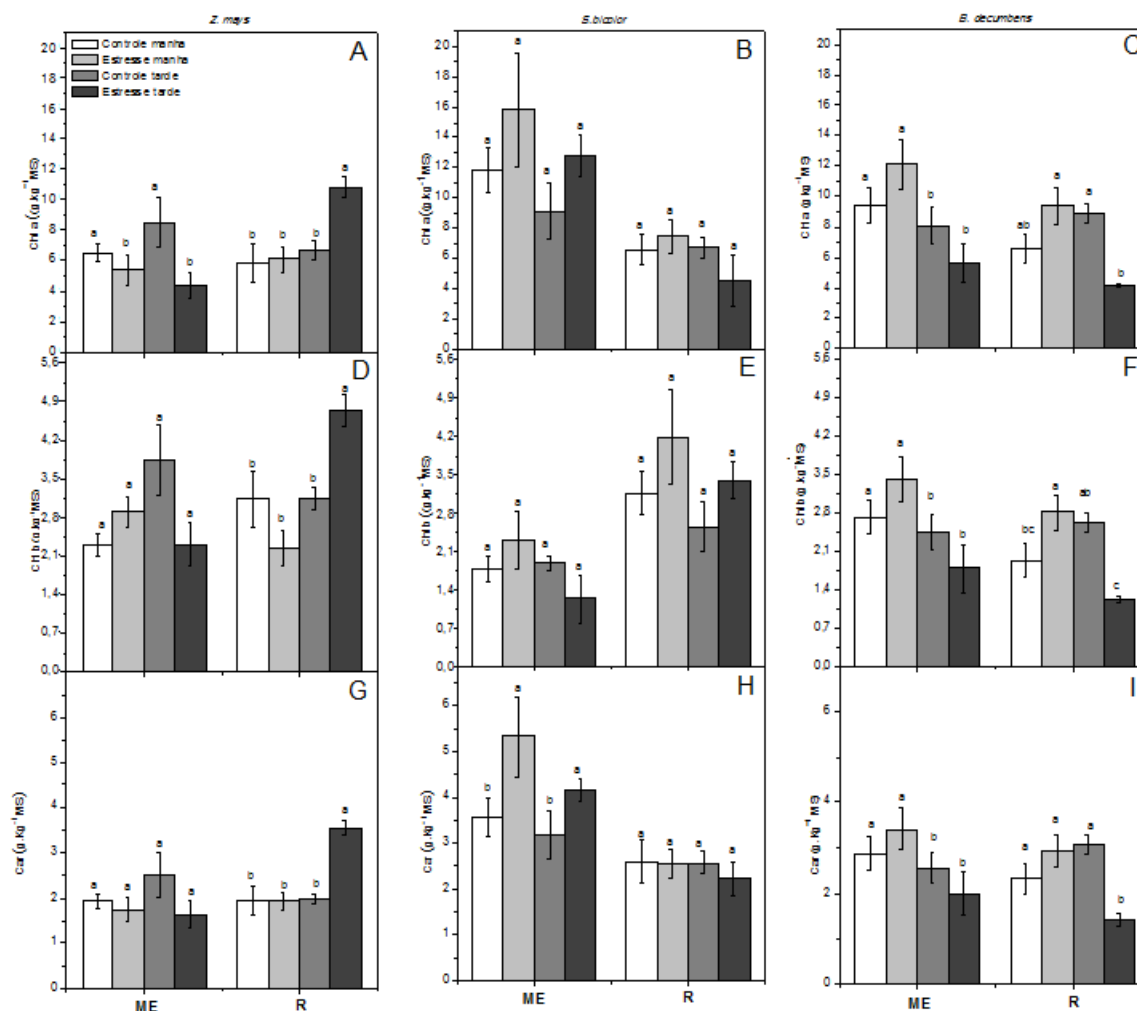
**Fig. 4:** Parâmetros de Fluorescência das espécies *Z. mays* (Milho), *S. bicolor* (Sorgo) e *B. decumbens* (Braquiária). Onde: A, B e C Quenching fotoquímico (qP); D, E e F Quenching não fotoquímico (NPQ) e G, H e I representa a Taxa de transporte de elétrons (ETR). Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p > 0,05$ ). ( $n = 4 \pm E.P.$ ).



**Fig. 5:** Eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) das espécies *Z. mays* (A), *S. bicolor* (B) e *B. decumbens* (C), no máximo estresse (dia 30) e primeiro e segundo dia da reidratação (31/08 e 01/09). Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p > 0,05$ ). ( $n = 4 \pm E.P.$ ).



**Fig. 6:** Bioquímica das espécies *Z. mays* (Milho), *S. bicolor* (Sorgo) e *B. decumbens* (Braquiária). Onde: CST = Carboidratos Solúveis Totais; ALT = Aminoácidos Livres Totais e PST = Proteínas Solúveis Totais; ME = Máximo Estresse e R = Recuperação. Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p > 0,05$ ). ( $n = 6 \pm E.P.$ ).



**Fig. 7:** Pigmentos Fotossintetizantes das espécies *Z. mays* (Milho), *S. bicolor* (Sorgo) e *B. decumbens* (Braquiária). Onde: Chla = Clorofila *a*; Chlb = Clorofila *b* e Car = Carotenóides; ME = Máximo Estresse e R = Recuperação. Médias  $\pm$  erro padrão seguidas da mesma letra não diferiram significativamente pelo teste de Student Newman Keul's ( $p > 0,05$ ). ( $n=6 \pm E.P$ ).

#### 4. CONCLUSÕES

1. Os 21 dias adotado como máximo estresse foi o suficiente para acarretar redução significativa na condutância estomática, transpiração, fotossíntese líquida e na eficiência no uso da água, independente da espécie em estudo.
2. A espécie que apresentou a menor queda relacionada aos parâmetros avaliados foi o *S. bicolor*, sendo dos 14 parâmetros, quatro destes apresentaram quedas, tais como,  $g_s$ ,  $E$ ,  $ETR$  e  $\Psi_{\text{foliar}}$ . Enquanto que as outras duas espécies avaliadas reduziram pelo menos em 7 parâmetros.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARGEL, P. J.; KELLER-GREIN, G. Experiência regional com Brachiaria: Region de América tropical – tierras bajas húmedas. In: MILLES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. do (Ed.) **Brachiaria: biologia, agronomia e mejoramento**. CALI: CIAT, Campo Grande. Embrapa. CNPGC. 1998.
- BAKER, N. R. Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In: SMITH, J. S. C; GRIFFITHS, H. (Eds.) **Water deficit plant responses from cell to community**. Bios Scientific Publisher 1993;221-235.
- BAKER, N. R.; HARBINSON, J.; KRAMER, D. M. Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. **Plant, Cell & Environment**, v.30,p. 1107-1125, 2007.
- BELTRANO, J.; RONCO, M. G.; ARANGO, M. C. Soil drying and rewatering applied at three grain developmental stages affect differentially growth and grain protein deposition in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.18, p. 341-350, 2006.
- BERGONCI, J. I.; PEREIRA, P. G. Comportamento do potencial da água na folha e da condutância estomática do milho em função da fração de água disponível no solo. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.10, n.2, p. 229-235, 2002.
- BETRÁN, F. J.; BECK, D.; BAZINGER, M.; EDMEADES, G. O. Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 83, p. 51-65, 2003.
- BJÖRKMAN, O.; POWLES, S. B. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress interaction with light level. **Planta**, v.161, p. 490- 504, 1984.
- BLANKERSHIP, R. Photosynthesis: The light reactions, in: TAIZ, L.; ZEIGER, E.. (Eds.), **Plant Physiology**. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, pp 111-143, 2006.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; ÖQUIST, G.; SCHREIDER, U.; LECHNER, E. G. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: A review of current instrument. **Functional Ecology**, v.3, p.497- 514, 1989.



- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v.72, p.248-254, 1976.
- CAMPBELL, G. S.; NORMAN, J. M. **An introduction to environmental biophysics**. Springer-Verlag, New York, USA. p.286, 1998.
- CAMPOS, M. L. O.; HSIE, B. S.; GRANJA, J. A. A.; CORREIA, R. M.; SILVA, S. R. S.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; POMPELLI, M. F. Photosynthesis and antioxidant activity mechanisms in *Jatropha curcas* L. under salt stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.24, p.55-67, 2012.
- CARELLI, M. L. C.; FAHL, J. I.; RAMALHO, J. D. C. Aspects of nitrogen metabolism in coffee plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.18, p.9-21, 2006.
- CHAGAS, M. G. S.; GALVÍNCIO, J. D.; PIMENTEL, R. M. M. Avaliação da dinâmica espectral da vegetação de Caatinga em Arcoverde, Pernambuco. **Revista de Geografia**, v. 25, n. 2 p. 45-60, 2008.
- CHAPPELLE, E. W.; KIM, M. S. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): na algorithm for a remote estimation of the concentrations of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, and carotenoids in soybean leaves. **Remote Sensing of Environment**, New York. v. 39, p. 239- 247, 1992.
- CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 407, p. 2365-2384, 2004.
- CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M. L.; RICARDO, C. P. P.; OSÓRIO, M. L.; CARVALHO, I.; FARIA, T. & PINHEIRO, C. . How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v.89, p. 907- 916, 2002.
- CHIMENTI, C.A.; PEARSON, J.; HALL, A.J. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. **Field Crop Research**, v.75, p.235-246, 2002.
- CRUZ, J. P.; LEITE, H. G.; SOARES, C. P. B.; CAMPOS, J. C. C.; SMIT, L.; NOGUEIRA, G. S.; OLIVEIRA, M. L. R. de. Modelos de crescimento e produção para

plantios comerciais jovens de *Tecnona grandis* em Tangará da Serra, Mato Grosso. **Revista Árvore**, v.32, n.5, p.821 - 828, 2008.

- CRUZ, R. F. D. da. **Indução e recuperação do estresse hídrico em variedades portuguesas de milho**. 2006. Braga: Universidade do Minho, 182p. Dissertação Mestrado.
- DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v.28, p.350-356, 1956.
- DWYER, L.M.; STEWART, D.W. Effects of leaf age and position on net photosynthesis rate in maize. **Agricultural and Foresty Meteorology**, v.37, p.29-46, 1986.
- FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v.33, p.317–345, 1982.
- FISHER, M. J.; KERRIDGE, P. C. The agronomy and physiology of Brachiaria species. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L., VALLE, C. B. do (Ed.). **Brachiaria: biology, agronomy and improvement**. Cali, Colômbia: Centro Internacional de Agricultura Tropical, Tropical Forages Program and Communications Unit; Campo Grande: Embrapa – CNPGC. 1996.
- FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v.89, p.183- 189, 2002.
- FLEXAS, J.; BOTA, J.; GALMÉS, J.; MEDRADO, H.; RIBASCARBÓ, M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, v.57, p.343-352, 2006.
- FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. **New Phytologist**, v. 146, n. 3, p. 359-388, 2000.
- FURBANK, R. T.; TAYLOR, W. C. Regulation of photosynthesis in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants: a molecular approach. **Plant Cell**, v.7,p.797-807, 1995.
- GHANNOUM, O.; CONROY, J. P.; DRISCOLL, S. P.; PAUL, M. J.; FOYER, C. H.; LAWLOR, D. W. Nonstomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C<sub>4</sub> grasses. **New Phytologist**, v.159, p.599-608, 2003.

- GHOLAMI, M.; RAHEMI, M.; RASTEGAR, S. Use of rapid screening methods for detecting drought tolerant cultivars of fig (*Ficus carica* L.). **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v.143, p.7-14, 2012.
- GLAZ, B.; MORRIS, D. R.; DAROUB, S. H. Sugarcane photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance due to flooding and water table. **Crop Science**, v.44, p.1633-1641, 2004.
- GONDIM, P. S. de S. **Fluxos de energia, evapotranspiração e desenvolvimento de pastagens no agreste meridional pernambucano**. Universidade Federal Rural de Pernambuco – Unidade Acadêmica de Garanhuns, 2012. Dissertação mestrado
- GRZESIAK, M. T.; RZEPKA, A.; HURA, T.; HURA, K.; SKOCZOWSKI, A. Changes in response to drought stress of triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. **Photosynthetica**, Prague, v. 45, p.280-287, 2007.
- HOSE, E.; CLARKSON, D. T.; STEUDLE, E.; SCHREIBER, L.; HARTUNG, W. The exodermis: a variable apoplastic barrier. **Journal of Experimental Botany**, v.52, p.2245-2264, 2001.
- HUND, A.; RUYA, N.; LIEDGENS, M. Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance. **Plant and Soil**, The Hague, v.318, p. 311-325, 2009.
- IANNELLI-SERVIN, C. M. Caracterização ecofisiológica de espécies nativas da Mata Atlântica sob dois níveis de estresse induzidos pelo manejo florestal em área de restauração florestal no Estado de São Paulo – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. 94p. 2007. Tese doutorado.
- INMAN-BAMBER, N. G.; SMITH, D. M. Water relations in sugarcane and response to water deficits. **Field Crops Research**, v.92, p.185-202, 2005.
- IZANLOO, A.; CONDON, A. G.; LANGRIDGE, P.; TESTER, M.; SCHNURBUSCH, T. Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. **Journal of Experimental Botany**, v.59, n.12,p.3327-3346, 2008.
- KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. Academic Press, New York, 1995.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2000. 77 p.

- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2004. 531p.
- LAWLOR, D. W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, v.89, p.871-885, 2002.
- LECHINOSKI, A.; FREITAS, J. M. N. de; CASTRO, D. DA S.; LOBATO, A. K. DA S.; NETO, C. F. O.; CUNHA, R. L. M.; COSTA, C. L. da Influência do estresse hídrico nos teores de proteínas e aminoácidos solúveis totais em folhas de Teca (*Tectona grandis* L.f). **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre. v.5, p.927-929, 2007.
- LICHTENTHALER, H. K. Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v.148, p.331-382, 1987.
- LIMA, D. U. de; OLIVEIRA, L. E. M. de; SOARES, Â. M.; DELU-FILHO, N. Avaliação sazonal da produção de borracha e da dinâmica de carboidratos solúveis em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Mull. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v.26, n.3, p.377-383, 2002.
- LONG S. P.; HUMPHRIES S.; FALKOWSKI, P. G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology**, v.45, p.633-62, 1994.
- LOOMIS, R. S.; WILLIAMS, W. A. Productivity and the morphology of crops stands: patterns with leaves. In: EASTIN, J. D.; HASKINS, F. A.; SULLIVAN, C. Y.; VAN BAVEL, C. H. M. (Ed.). **Physiological aspects of crop yield**. Madison: ASA: SSA, 1969. p. 27-47.
- LU, P.; CHACKO, E. K.; BITHELLB, S. L.; SCHAPER, H.; WIEBEL, J.; COLE, S.; MÜLLER, W. J. Photosynthesis and stomatal conductance of five mango cultivars in the seasonally wet-dry tropics of northern Australia. **Scientia Horticulturae** Amsterdam, v.138, n.1, p.108-119, 2012.
- LUDLOW, M. M. Ecophysiology of C<sub>4</sub> grasses. In: LANGE, O. L.; KAPPEN, L.; SCHULZE, E. D. **Ecological studies. Water and plant life. Problems and modern approach**. (Ed.) Springer-Verlag. Berlin. v. 19, 1976, p.364-386.
- MACHADO, I. C.; LOPES, A. V.; SAZIMA, M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v.97, n.2, p.277-287, 2006.

- MACHADO, L. C. P. **Pastoreio racional voision – Tecnologia Agroecológica para o 3<sup>o</sup> Milênio**. Ed. Cinco Continentes Porto Alegre-RS. 2004, 29 – 31p.
- MAIA, E. L. **Comportamento vegetativo de três espécies florestais sob estresse hídrico, com adubação orgânica em solos da região semi-árida nordestina**. 2005. p.53 (Mestrado em Manejo de Solo e Água) Universidade Federal da Paraíba, Areia, PB. Dissertação de mestrado.
- 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**, v.68, n.1, p.97-106, 2000.
- MARENCO, R. A.; LOPES, N.F. **Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**, Editora UFV. Viçosa, MG. 2005. 451p.
- MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Stomatal responses to leaf-air vapour pressure deficit in Sahelian species. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.24, p.381-387, 1997.
- MAXIMOV, N. A. **The plant in relation to water. A study of the physiological basis of drought resistance**. Tradução inglesa de Yapp, R. H. George Allen & Unwin Ltd, London. 1929.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.659-668, 2000.
- MOORE, S.; STEIN, W. H. Photometric ninhydrin method for use in chromatography of amino acids. **The Journal of Biological Chemistry**, v.176, p.367-388, 1948.
- MOYA, R. G. Melina arborea en Costa Rica. **Bois et Forêt des Tropique**, v.279, n.1, p.47-57, 2004.
- MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**, v.25, p.239-250, 2002.
- NABLE, R. O.; ROBERTSON, M. J.; BERTHELSEN, S. Response of shoot growth and transpiration to soil drying in sugarcane. **Plant and Soil**, v.207, p.59-65, 1999.
- NOBEL, P. S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. Academic Press, New York, 1999.

- NOCTOR, G.; VELJOVIC-JOVANOVIC, S.; DRISCOLL, S.; NOVITSKAYA, L.; FOYER, C. H. Drought and oxidative load in the leaves of C<sub>3</sub> plants: a predominant role for photorespiration? **Annals of Botany**, v.89,p.841- 850, 2002.
- NOODEN, L.; GUIAMÉT, J.; JOHN, I. Senescence mechanisms. **Physiologia Plantarum**, v.101, p.746-753, 1997.
- OSMOND, C. B.; WINTER, K.; ZIEGLER, H. Functional significance of different pathways of fixation in photosynthesis. In: LANGE, O. L. NOBEL, P. S., OSMOND, C. B. & ZIEGLER, H. **Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation**. (Ed.) Springer-Verla, Berlin, 1982, p.480-547.
- PACCIULLO, D. S. C.; CAMPOS, N. R.; GOMIDE, C. A. M.; CASTRO, C. R. T. de; TAVELA, R. C.; ROSSIELLO, R. O. P. Crescimento de capim-braquiária influenciado pelo grau de sombreamento e pela estação do ano. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.43, n.7, p.917-923, 2008.
- PASSIOURA, J. B. Resistance to drought and salinity: avenues for improvement. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.13, p.191-201, 1986.
- PAUL M. J.; PELLNY T. K. Carbon metabolite feedbackregulation of leaf photosynthesis and development. **Journal of Experimental Botany**, v.54, p.539-547, 2003.
- PEARCY, R.W. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. **Functional ecology**, Oxford, v.1, p. 169. 1987.
- PEIXOTO, A. M.; MOURA, J. C.; FARIA, V. P. **Pastagens: Fundamentos da exploração racional**, 2. Ed. Piracicaba: FEALQ, 1994, p. 1.
- PEZZOPANE, J. E. M.; REIS, G. G., REIS, M. G. F., HIGUCHI, P. H., POLLI, H. Q. Ecophysiological characterization of some tree species in a secondary seasonal semidecidual forest in the domain of the Atlantic Forest. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.10, n.2, p.273-281, 2002.
- PIMENTEL, C. Efficiency of nutrient use by crops for low input agro-environments. In: SINGH, R. P.; SHANKAR, N.; JAIWAL, P. W. (Ed.). **Focus on agriculture: nitrogen nutrition in plant productivity**. Houston: Studium Press, 2006. v.1, p.277-328.

- PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical**. Editora UFRRJ., 2008, 159p.
- PIZARRO, E. A.; VALLE, C. B.; KELLER-GREIN, G.; SCHULTZE-KRAFT, R.; ZIMMER, A. H. Experiência regional co Brachiaria: region de América tropical – savannas. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. do (Ed.). **Brachiaria: biology, agronomy, and improvement**. Cali, Colômbia: Centro 60 Internacional de Agricultura Tropical, Tropical Forages Progam and Communications Unit; Campo Grande: Embrapa - CNPGC. 1996.
- POMPELLI, M. F.; BARATA-LUÍS, R.; VITORINO, H. S.; GONÇALVES, E. R.; ROLIM, E. V.; SANTOS, M. G.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; FERREIRA, V. M.; LEMOS, E. E.; ENDRES, L. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. **Biomass & Bioenergy**, v. 34, n. 8, p. 1207 - 1215, 2010.
- PORRA, R. J.; THOMPSON, W. A.; KRIDEMANN, P. E. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophylls standards by atomic absorption spectroscopy. **Biochimica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v.975, p.384-394, 1989.
- RAHMAN, M. U.; GUL, S.; AHMADI, I. Effects of water stress on growth and photosynthetic pigments of corn (*Zea mays* L.) cultivars. **International Journal of Agriculture & Biology**, v.6, n.4, p.652-655, 2004.
- RASCHKE, K. Movements using turgor mechanisms: Movements of stomata. In: HAUPT, W.; FEINLEIB, M. E. (Ed.). **Encyclopedia of plant physiology**. Springer-Verlag. Berlin. v.7, p.383-441, 1979.
- RENVOIZES, S. A.; CLAYTON, W. D.; KABUYE, C. H. S. Morfologia, Taxonomia e distribuição natural de Brachiaria (Trin.) Griseb. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. **Brachiaria: biology, agronomy, and improvement**. Cali, Colômbia: Centro Internacional de Agricultura Tropical, Tropical Forages Program and Communications Unit; Campo Grande: Embrapa - CNPGC. 1996.

- RIBEIRO, R. V.; SANTOS, M. G. DOS; SOUZA, G. M.; MACHADO, E. C.; OLIVEIRA, R. F. de; ANGELOCCI, L. R.; PIMENTEL, C. Environmental effects on photosynthetic capacity of bean genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.39, n.7, p.615-623, 2004.
- SALAZAR, L.F.; NOBRE, C. A.; OYAMA, M. D. “Climatic change consequences on the biome distribution in tropical South America” *Geophysical Research Letters*, v. 34, L09708, doi: **1029/2007GL029695**, 2007.
- SANTOS, M. G.; RIBEIRO, R. V.; OLIVEIRA, R. F.; MACHADO, E. C.; PIMENTEL, C. The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. **Plant Science**, v.170, p.659-664, 2006.
- SANTOS, J. C. B. dos; JÚNIOR, V. S. de S.; CORRÊA, M. M.; RIBEIRO, M. R.; ALMEIDA, M. da C. DE ; BORGES, L. E. P. Caracterização de neossolos regolíticos da região semiárida do Estado de Pernambuco *Revista Brasileira de Ciência do Solo* [online]. 2012, vol.36, n.3, pp. 683-696. ISSN 0100-0683. **<http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832012000300001>**.
- SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológicos e fisiológicos das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.2, p.287-294, 1998.
- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, E. D.; HEMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants, negative hydrostatic pressure can be measured in plants. **Science**, v.148, p.339-346, 1965.
- SCHULZE, E. D. Carbon dioxide and water vapour exchange in response of drought in the atmosphere and in the soil. **Annual Review of Plant Physiology**, v.37, p.247-274, 1986.
- SILVA, S.; SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M.; MAGALHÃES, P. C. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidas à deficiência hídrica. **Ciência Agrotécnica**, v.25, p.124-133, 2001.



- SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; AZEVEDO-NETO, A. D.; SANTOS, V.F. Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilica**, v.17, n.2, p.231–246, 2003.
- SILVA, M. C. C.; SILVA, A. B. DA; TEIXEIRA, F. M.; SOUSA; P. C. P. DE; RONDON, R. M. M.; HONÓRIO, J. E. R.; SAMPAIO, L. R. L.; OLIVEIRA, S. L.; HOLONDA, A. N. M.; VASCONCELOS, S. M. M. de. Therapeutic and biological activities of *Calotropis procera* (Ait.) R. Br. **Asian Pacific Journal of Tropical Medicine**, v.3, n.4, p. 332-336, 2010.
- SILVA, P. R. F. de. **Indicação de técnicas para a cultura de milho no estado do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: FEPAGRO; EMBRAPA TRIGO, EMATER/RS; FECOAGRO/RS. N.7, ago. 2001. p.17.
- SINGH, M.; OGREN, W.L.; WIDHOLIM, J.M. Photosynthetic characteristics of several C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plant species grown under different light intensities. **Crop Science**, v.14, p.563-566, 1974.
- STIRLING, C. M.; AGUILERA, C.; BAKER, N. R.; LONG, S. P. Changes in the photosynthetic light response curve during leaf development of field grown maize with implications for modelling canopy photosynthesis. **Photosynthesis Research**, v.42, p.217-225, 1994.
- SUDHAKAR, C.; RAMANJULU, S.; REDDY, P.S.; VEERANJANEYULU, K. Response of some calvin cycle enzymes subjected to salinity shock in vitro. **Indian Journal of Experimental Botany**, v.35, p.665-367, 1997.
- TESTER, M.; BACIC, A. Abiotic stress tolerance in grasses. From model plants to crop plants. **Plant Physiology**, v.137, p.791-793, 2005.
- TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G. de; BRESSAN-SMITH, R. E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, v.104, p.199-209, 2005.
- VAN KOOTEN, O.; SNEL, J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research**, v.25, p.147-150, 1990.
- VILELA, H. **Pastagem: seleção de plantas forrageiras, implantação e adubação** – Viçosa, MG: Aprenda Fácil, 2005. p.122.

- WHATLEY, J. M.; WHATLEY, F.R. **A luz e a vida das plantas**. São Paulo, Epu-Edusp 1982. p.101.
- XU, Z. .; ZHOU, G. S.; WANG, Y. L.; HAN, G. X.; LI, Y. J. Changes in chlorophyll fluorescence in maize plants with imposed rapid dehydration at different leaf ages. **Journal Plant Growth Regulation**, Berlin, v. 27, p. 83-92, 2008.
- YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant response to drought, acclimation, and stress tolerance. **Photosynthetica**, v.38, p.171- 186, 2000.