



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS



HUGO HENRIQUE COSTA DO NASCIMENTO

**MECANISMOS FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS EM MUDAS DE
JATOBÁ (*Hymenaea courbaril* L.), SOB CONDIÇÕES ADVERSAS**

RECIFE – PE
2013

Ficha Catalográfica

N244m Nascimento, Hugo Henrique Costa do
Mecanismos fisiológicos e bioquímicos em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.), sob condições adversas / Hugo Henrique Costa do Nascimento. -- Recife, 2013.
162 f. : il.

Orientador (a): Rejane Jurema Mansur Custódio
Nogueira.
Tese (Doutorado em Ciências Florestais) –
Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de
Ciências Florestais, Recife, 2013.
Referência.

1. Silvicultura 2. Fisiologia vegetal 3. Comportamento fisiológico 4. Mudas 5. Jatobá 6. *Hymenaea courbaril* L. 7. Supressão hídrica 8. Salinidade 9. Omissão de macronutrientes I. Nogueira, Rejane Jurema Mansur Custódio,
Orientadora II. Título

CDD 634.9

HUGO HENRIQUE COSTA DO NASCIMENTO

**Mecanismos fisiológicos e bioquímicos em mudas de jatobá
(*Hymenaea courbaril* L.), sob condições adversas**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como requisito para obtenção do Título de Doutor em Ciências Florestais.

Orientadora: Profa. Dra. Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira

Co-orientadores: Prof. Dr. Tercílio Calsa Júnior

Prof. Pós-Dr. Marcos Silveira Buckeridge

RECIFE – PE
2013



HUGO HENRIQUE COSTA DO NASCIMENTO

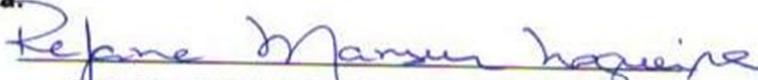
**Mecanismos fisiológicos e bioquímicos em mudas de jatobá
(*Hymenaea courbaril* L.), sob condições adversas**

Tese apresentada à Universidade Federal Rural de Pernambuco como
requisito à obtenção do título de Doutor em Ciências Florestais.

Aprovada em 27 de fevereiro de 2013

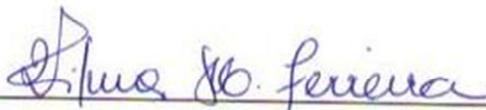
BANCA EXAMINADORA

Orientadora:



Profa. Dra. Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira
Departamento de Biologia – UFRPE

Avaliadores:



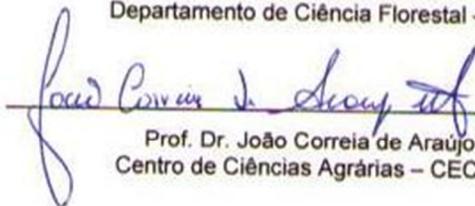
Profa. Dra. Vilma Marques Ferreira
Centro de Ciências Agrárias – CECA/UFAL



Prof. Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque
Departamento de Fitotecnia e Ciências Ambientais do Centro de Ciências Agrárias – UFPB



Prof. Dr. Marco Antônio Amaral Passos
Departamento de Ciência Florestal – UFRPE



Prof. Dr. João Correia de Araújo Neto
Centro de Ciências Agrárias – CECA/UFAL

RECIFE – PE
2013

AGRADECIMENTOS

A Deus, que nos deu a vida como dom, fez-nos livres e dotados de capacidade para entender, pensar, descobrir e criar. Não há, pois, melhor definição para seu ato que amor, nem melhor nome para chamá-lo que Pai.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco, pela realização do curso.

À REUNI, pela concessão da bolsa durante o curso.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestas, que me acolheu durante o mestrado e doutorado, dando-me todo o suporte necessário para a realização do meu sonho. Foi uma honra e um prazer fazer parte do mesmo.

A todos os mestres e funcionários, que direta ou indiretamente me ajudaram durante o curso, especialmente ao secretário do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestas e meu amigo Douglas Menezes pelo apoio, disponibilidade e generosidade.

À Profa. Dra. Rejane J. Mansur C. Nogueira, minha mãe científica, pelas orientações, paciência, incentivo e profissionalismo com que sempre me tratou. Por tudo tenho uma profunda estima, admiração e respeito.

Aos meus irmãos José Juliano e Bruno Fernando, por serem acima de tudo meus amigos e pelo apoio incondicional.

À Jaqueline Mirelle, por ser presença de Deus em minha vida com sua amizade, carinho e dedicação e por me ensinar à força do equilíbrio e do amor, sendo fonte de estímulo para perseguir aquilo que Deus escolheu para mim. Compartilhando todos os momentos e entusiasmando-me para vencer todos os obstáculos.

A todos os componentes da República Sabiá: Bruno de Jesus, Djalma Bandeira, Marcelo Ribeiro, Clebsow Santos, Victor Sgarb, Breno Duarte. Além dos agregados Mariucha de Jesus, Felipe Leite, Rafael Moura e Cinthia Lira pela convivência agradável e os inúmeros momentos de lazer que me ajudaram a minimizar a saudade de casa.

A todas as pessoas que passaram pela família LFV nesses últimos 4 anos, Elizamar Ciríaco, Marcelle Almeida, Maria Alice, Manoel Bandeira, Adenilda Ribeiro, Cynthia Pacheco, Fernanda Alves, Ana Karine, Ana Virgínia, Alison Alberto, Antunes Oliveira, Paulyne Gonçalves, Tássia Melo, Hugo Bentzen, Marcelo Maurício, Natália Vaz, David Medeiros, Elaine Alves, Clarissa Soares, Rafaela Pereira, Flamário Araújo, Cibele Alves, pela ajuda na condução do experimento e pelos inúmeros momentos de muito trabalho e alegria que passamos juntos. Saibam que sem vocês eu não teria conseguido.

Não posso esquecer-me de ratificar um agradecimento especial à Marcelle Almeida, Cibele Alves, Clarissa Soares e Hugo Bentzen pelo incondicional apoio nas inúmeras e “escaldantes” avaliações das trocas gasosas realizadas diariamente na casa de vegetação do LFV. Essa é uma daquelas coisas que nenhum Mastercard paga, por essas e outras, muito obrigado!

E de maneira especial, aos meus pais Fernando e Goretti, por me ensinar que a dignidade é uma dádiva que nenhum homem consegue destruir do coração dos que confiam no Senhor. Saibam que a conclusão desse curso é apenas mais uma pequena prova de que vocês estavam certos, mesmo quando todos os recriminavam. Tudo o que aprendi, exercitei, sofri foi por vocês! Quero expressar o meu agradecimento dizendo-lhes que os amo e que NADA FOI EM VÃO!

A todos que não foram mencionados, e que de alguma forma auxiliaram na realização deste trabalho, meus sinceros agradecimentos.

Senhor...

Por tudo o que vivi, obrigado!
Por tudo o que viverei, Sim!

NASCIMENTO, H. H. C. Mecanismos fisiológicos e bioquímicos em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.), sob condições adversas. 2013. Orientadora: Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira; Co-orientadores: Tercílio Calsa Júnior e Marcos Silveira Buckeridge.

RESUMO

Dentre as espécies arbóreas nativas do Brasil, o jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) tem sido alvo de diversos estudos abordando sua potencialidade na fixação de carbono, bem como na recuperação de ambientes degradados. No entanto, as respostas fisiológicas ante os estresses hídrico, salino e nutricional em plantas de jatobá ainda apresentam lacunas a serem esclarecidas. Visando elucidar algumas desses pontos, o presente estudo objetivou avaliar os efeitos da supressão hídrica, salinidade e omissão de N, P e K no comportamento fisiológico de mudas de jatobá. Para a realização desse trabalho foram conduzidos três ensaios em casa de vegetação do Laboratório de Fisiologia Vegetal do Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil. Para a montagem dos experimentos foram utilizadas as mudas obtidas de sementes colhidas em duas regiões de ocorrência da espécie, situadas no Agreste pernambucano. No primeiro ensaio foram avaliados os efeitos do estresse hídrico por meio da supressão de rega e posterior reirrigação; já para a análise do comportamento das mudas sob estresse salino, conduziu-se um ensaio verificando os efeitos deletérios da adição crescente de NaCl (0, 50 e 100 mM), em sistema hidropônico; por fim, os efeitos da omissão de N, P e K foram avaliados no terceiro ensaio. Em todos os experimentos, foram avaliados as variáveis de crescimento, trocas gasosas, relações hídricas, pigmentos fotossintéticos, eficiência quântica do fotossistema II e aspectos bioquímicos pela quantificação de solutos compatíveis. Os resultados desta pesquisa permitem inferir que mudas de jatobá acumulam pigmentos fotossintéticos e solutos orgânicos, principalmente a prolina, como as principais características de enfrentamento a supressão de rega. Fatos que possibilitam um rápido reestabelecimento de seu metabolismo após a reidratação na fase inicial do desenvolvimento. Outro fato que merece ser destacado é que há indícios de que as mesmas suportem até 12 dias de estiagem sem comprometer seu metabolismo. Informação que pode ser útil a programas de reflorestamento e produtores de mudas da referida espécie.

Quanto ao comportamento ante a salinidade, conclui-se que as plantas de jatobá se ajustaram osmoticamente, uma vez que acumularam solutos orgânicos que promoveram a elevação da turgescência foliar, resultando na continuidade do crescimento e estabilização das trocas gasosas, mesmo após submissão a um estresse salino severo (100 mM). Dentre as variáveis estudadas recomenda-se a avaliação dos teores de cloreto, sódio e potássio nas folhas, caules e raízes para a caracterização do estado de tolerância de mudas de jatobá à salinidade. Em relação ao comportamento das mudas mediante omissão de N, P e K observou-se que o N foi o macronutriente mais limitante ao desenvolvimento de plantas de jatobá, sugerindo que o requerimento nutricional quanto aos macronutrientes da referida espécie obedeça à ordem decrescente de $N > P > K$. Os resultados obtidos nesta pesquisa indicam os principais mecanismos utilizados pelo jatobá para tolerar estresses abióticos. Essas informações podem ser úteis para o estabelecimento de um manejo adequado à exploração da espécie, uma vez que a facilidade de obtenção de mudas aliada a ocorrência em áreas propensas a estresses ambientais diversos, potencializam a utilização do jatobá nos processos de recuperação de áreas degradadas e/ou reflorestamentos.

Palavras-chave: comportamento fisiológico, *Hymenaea courbaril* L., supressão hídrica, salinidade, omissão de macronutrientes.

NASCIMENTO, H. H. C. Physiological and biochemical mechanisms in jatoba (*Hymenaea courbaril* L.) seedlings, under adverse conditions. 2013. Adviser: Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira; Comitê: Tercílio Calsa Júnior e Marcos Silveira Buckeridge.

ABSTRACT

Among the tree species native to Brazil, the jatoba (*Hymenaea courbaril* L.) has been the subject of several studies addressing its potential in carbon sequestration, as well as restoration of degraded environments. However, the physiological responses on the water stress, salinity and nutritional plants jatoba are practically unknown. In order to clarify some of the relationships between these processes, the present study aimed to evaluate the effects of suppression water, salinity and omission of N, P and K in the physiological behavior of seedlings jatoba. To conduct this work were conducted three experiments in the greenhouse of the Laboratory of Plant Physiology, Department of Biology, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brazil. Therefore, the plants were propagated from seeds collected in two regions of occurrence of the species, in the Pernambuco State. The first trial addressed the effects of water stress by suppressing irrigation and later irrigation, while for the evaluation of salt stress, we conducted a test checking the deleterious effects of the incremental addition of NaCl (0, 50 and 100 mM), hydroponically, and finally the effects of omission of N, P and K were evaluated in the third trial. In all experiments, the parameters were evaluated for growth, gas exchange, water relations, photosynthetic pigments, quantum efficiency of photosystem II and biochemical aspects by quantification of compatible solutes. The results of this study infers that jatoba seedlings have a tendency to accumulation of photosynthetic pigments and organic solutes, mainly proline as the main features of coping suppression watering. Fact allowing rapid reestablishment of their metabolism after rehydration in the early stage of development. Another fact that should be emphasized is that there is evidence that they bear up to 12 days of drought without compromising your metabolism. Information that may be useful to reforestation programs and producing seedlings of the species. Regarding the behavior versus salinity, it is concluded that the jatobá plants osmotically adjusted, once accumulated organic solutes that promote the increase of leaf turgidity, resulting in the continued growth and

stabilization of gas exchange, even after subjection to stress severe salt (100 mM). Among the variables is recommended to evaluate the levels of chloride, sodium and potassium in the leaves, stems and roots for the characterization of the state of tolerance to salinity changes of jatoba. Regarding the behavior of seedlings by omission of N, P and K was observed that N was the most limiting macronutrient development of jatoba plants, suggesting that the nutritional requirement regarding macronutrients of that species obeying the order of decreasing $N > P > K$. It is hoped that the results obtained in this study may elucidate the main mechanisms used by jatobá to tolerate abiotic stresses and that information is useful for establishing adequate management exploitation of the species, since the ease of obtaining seedlings and its occurrence in areas prone to various environmental stresses, enhance its use in the processes of reclamation and / or reforestation.

Key-words: physiological behavior, *Hymenaea courbaril* L., suppress irrigation, salinity, omission of macronutrients.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Fatores ecológicos geradores de estresse em plantas. Onde as linhas pontilhadas indicam interrelações (simples e múltiplas) existentes no processo. **Fonte:** adaptado de Larcher (1995)30
- Figura 2** – Definições das categorias de seca: meteorológicas, agrícola e hidrológica. **Fonte:** traduzido de Wilhite e Glantz, 1985.....31
- Figura 3** – Respostas fisiológicas e bioquímicas de tolerância à seca apresentadas por plantas sob estresse. **Fonte:** adaptado de Shao et al. (2008)42
- Figura 4** – Alguns exemplos de formas que permitem às plantas sobreviverem à seca. **a)** Árvores de folha caduca que armazenam água nos troncos; **b)** Suculentas que armazenam água no caule; **c)** Suculentas que armazenam água nas folhas; **d)** Árvores e arbustos de folha persistente e raiz principal profunda; **e)** Arbustos de folha caduca, frequentemente espinhosos; **f)** Arbustos de caules clorofilinos; **g)** Tufos de ervas com gemas de renovo protegidas pelas bainhas das folhas e sistema radicular extenso; **h)** Plantas de hábito em roseta; **i)** Geófitas com raízes de armazenamento; **j)** Geófitas com bolbos ou tubérculos; **k)** Pluvioterófitas (plantas anuais); **l)** Plantas tolerantes à dessecação do tipo poiquilohídricas. **Fonte:** (LARCHER, 1995)43
- Figura 5** – Respostas fisiológicas de plantas ao serem expostas à salinidade. **Fonte:** Larcher (2004)50
- Figura 6** – Enrolamento foliar e expansão da necrose nas bordas foliares de *Lupinus albus* submetidas à salinidade (100 mM de NaCl), na figura A,. Em B, visualização do colapso celular progressivo, decorrente dos efeitos deletérios da salinidade em escala de 100 µm. **Fonte:** Fernandes et al. (2004).....51
- Figura 7** – Casa de vegetação do LFV/UFRPE59
- Figura 8** – Tratamentos pré-germinativos de sementes de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A**, escarificação ácida feita com ácido sulfúrico concentrado por 35 minutos; em **B**, embebição das sementes; em **C**, processo de semeadura em areia lavada.....60
- Figura 9** – Transplântio de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A** e **B**, retirada das mudas das bandejas de germinação; em **C**, avaliações biométricas das mudas; e em **D**, replântio das mudas em local definitivo61
- Figura 10** – Avaliação do crescimento em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A**, medição da altura da planta; em **B**, aferição do diâmetro do caule; e em **C**, quantificação do número de folhas.....62
- Figura 11** – Medições da pressão de turgescência com um Wiltmeter® em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A**, uma visão geral do equipamento; em **B**, compressão das folhas contra uma placa de aplanção feita por uma membrana flexível; e em **C**, realização da análise63
- Figura 12** – Determinação do potencial hídrico foliar em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A** e **B**, corte feito para facilitar a entrada da nervura principal no cabeçote de avaliação; em **C** e **D**, a inserção da folha no cabeçote; em **E**, realização da análise e em **F**, visualização da saída da seiva bruta64
- Figura 13** – Monitoramento das trocas gasosas em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) com um analisador portátil de CO₂ a infravermelho (IRGA). Em **A**, equipamento utilizado nas medidas (IRGA); em **B**, canhão de luz artificial e em **C** e **D**, realização das análises de trocas gasosas.....65

- Figura 14** – Curso diário das trocas gasosas de mudas de Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) expresso em valores médios da fotossíntese, realizado das 6h às 18h em intervalos de duas horas, em dois dias consecutivo66
- Figura 15** – Avaliação da eficiência quântica do fotossistema II em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) utilizando-se um Fluorômetro. Em **A**, o equipamento utilizado; em **B**, pinças de adaptadas ao escuro e em **C**, realização das análises67
- Figura 16** – Determinação dos pigmentos fotossintéticos pelo método destrutivo. Em **A**, a pesagem da biomassa fresca; em **B**, corte da amostra em pequenos pedaços; em **C**, adição do extrator (álcool etílico a 95%) e em **D**, leitura em espectrofotômetro68
- Figura 17** – Protocolo de coleta (**A**) e armazenamento (**B** e **C**) de amostras de folhas e raízes de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Preparo de extratos utilizados nas determinações de solutos orgânicos (**D**, **E** e **F**)69
- Figura 18** – Esquema das coletas realizadas no experimento74
- Figura 19** – Distribuição ao acaso, das mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas à supressão de rega74
- Figura 20** – Vista de parte do sistema hidropônico utilizado na montagem do experimento salino.....76
- Figura 21** – Monitoramento da condutividade elétrica em experimentos com mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas à salinidade76
- Figura 22** – Comportamento diário das variáveis climáticas: temperatura do ar (Tar), umidade relativa do ar (UR) e o déficit de pressão de vapor (DPV), no interior da casa de vegetação, após a diferenciação dos tratamentos hídricos. A linha vertical pontilhada indica o momento do fechamento estomático80
- Figura 23** – Fotossíntese (A), Transpiração (B), Condutância estomática (C), Concentração interna de CO₂ (D) e Eficiência do uso da água (E) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo. Letras maiúsculas e **pretas** comparam os tratamentos hídricos e letras minúsculas **azuis**, **vermelhas** e **verdes** comparam as plantas do tratamento controle, supressão de rega a e reirrigado. Onde médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.....86
- Figura 24** – Pressão de Turgescência Foliar (A e D), Potencial Hídrico Foliar (B e E) e Teor Relativo de Água (C e F) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo, nos horários de 0, 6, 12 e 18h; em duas coletas. Letras maiúsculas e **pretas** comparam os tratamentos hídricos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **vermelhas** e **verdes** comparam as plantas do tratamento controle, supressão de rega e reirrigado. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.....89
- Figura 25** – Eficiência quântica do fotossistema II (**A**) e Índice SPAD (**B**) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento supressão de rega (SR) e reirrigado. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.....90
- Figura 26** – Quantificação dos teores de pigmentos fotossintéticos em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e

- vermelhas** comparam as plantas do tratamento supressão de rega (SR) e reirrigado. Onde letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.....92
- Figura 27** – Altura da planta (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C) e comprimento radicular (D) de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo. Letras maiúsculas e **pretas** comparam os tratamentos hídricos e letras minúsculas **azuis**, **vermelhas** e **verdes** comparam as plantas do tratamento controle, supressão de rega e reirrigado, respectivamente. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey. A linha pontinha vermelha indica o momento da diferenciação dos tratamentos hídricos.94
- Figura 28** – Biomassa seca das folhas (BSF – A), dos caules (BSC – B), das raízes (BSR – C), total (BST – D), Alocação de Biomassa (AB – E) e Relação Raiz/Parte Aérea (R/Pa – F) de mudas de jatobá sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento supressão de rega (SR) e reirrigado, respectivamente. Para a AB, letras maiúsculas comparam a alocação de biomassa para cada órgão e minúsculas comparam os tratamentos. Onde letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5 %.....96
- Figura 29** – Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e Razão de Área Foliar (RAF) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) cultivadas sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento supressão de rega (SR) e reirrigado, respectivamente. Onde letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.....98
- Figura 30** – Valores médios dos teores de carboidratos solúveis totais, proteínas solúveis e prolina livre em folhas (**A**, **C** e **E**, respectivamente) e raízes (**B**, **D** e **F**, respectivamente) de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) cultivadas sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento supressão de rega (SR) e reirrigado, respectivamente. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey100
- Figura 31** – Representação global das respostas fisiológicas de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas a supressão de rega e posterior reirrigação. As variáveis foram agrupadas nos seguintes parâmetros: **Crescimento (A)** – número de folhas (NF), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), Biomassa Seca das Folhas (BSF), Biomassa Seca dos Caules (BSC), Biomassa Seca das Raízes (BSR), Biomassa Seca Total (BST), Alocação de Biomassa nas Folhas (ABF), Alocação de Biomassa no Caule (ABC), Alocação de Biomassa na Raiz (ABR), Relação Raiz/Parte aérea (R/Pa), Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e Razão de Área Foliar (RAF); **Relações hídricas e trocas gasosas (B)** – Pressão de Turgescência Foliar (PTF), Potencial hídrico foliar (Ψ_w), Teor Relativo de Água (TRA), Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs), Concentração de CO₂ intracelular (Ci) e Eficiência do uso da água (A/E); **Pigmentos fotossintéticos e PSII (Eficiência quântica do fotossistema II) (C)** – Fv/Fm, Índice SPAD (SPAD), Clorofila a (Cl a), Clorofila b (Cl b), Clorofila Total (Cl Total), Carotenoides (Carot), Relação Clorofila a/b (a/b); **Solutos orgânicos (D)** - Carboidratos solúveis totais na Folha (Carb Folha) e Raiz (Carb Raiz), Proteínas solúveis na Folha (Prot Folha) e Raiz (Prot Raiz), Prolina livre na Folha (Prol Folha) e Raiz (Prol Raiz). As variáveis mais contrastantes foram marcadas com um asterisco (*) e reagrupadas em **Descritores fisiológicos em destaque (E)**, onde as variáveis mais representativas foram remarcadas com dois asteriscos (**). Os gráficos A, B e C foram construídos com eixo Y uma escala logarítmica.....103

- Figura 32** – Comportamento diário das variáveis climáticas: temperatura do ar (Tar), umidade relativa do ar (UR) e o déficit de pressão de vapor (DPV), no interior da casa de vegetação, durante o período experimental. A linha vertical pontilhada representa o dia em que foi verificado o fechamento estomático104
- Figura 33** – Trocas gasosas em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) cultivadas em três níveis de salinidade. Médias seguidas de mesma letra minúscula **azuil**, **cinza** e **vermelha** não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey e comparam as plantas do tratamento controle, 50 mM e 100 mM de NaCl106
- Figura 34** – Potencial hídrico foliar (MPa) e Teor Relativo de Água (%) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e **pretas** comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam os horários de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey108
- Figura 35** – Eficiência quântica do fotossistema II (**A**) e Índice SPAD (**B**) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas azuis, cinzas e vermelhas comparam os horários de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey109
- Figura 36** – Quantificação dos teores de pigmentos fotossintéticos em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e **pretas** comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam os horários de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey110
- Figura 37** – Altura da planta (**A**), diâmetro do caule (**B**), número de folhas (**C**) e comprimento radicular (**D**) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam os horários de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey113
- Figura 38** – Biomassa seca das folhas (BSF – **A**), dos caules (BSC – **B**), das raízes (BSR – **C**), total (BST – **D**), Alocação de Biomassa (AB – **E**) e Relação Raiz/Parte Aérea (R/Pa – **F**) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam os horários de avaliação. Para a AB, letras maiúsculas comparam a alocação de biomassa para cada órgão e minúsculas comparam os tratamentos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey114
- Figura 39** – Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e Razão de Área Foliar (RAF) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam os horários de avaliação. Para a AB, letras maiúsculas comparam a alocação de biomassa para cada órgão e minúsculas comparam os tratamentos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey116

- Figura 40** – Valores médios dos teores de carboidratos solúveis totais, proteínas solúveis e prolina livre em folhas (**A**, **C** e **E**, respectivamente) e raízes (**B**, **D** e **F**, respectivamente) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam os horários de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey..... 119
- Figura 41** – Valores médios dos teores de Sódio (Na), Potássio (K) e cloreto (Cl-) em folhas (A, D e G, respectivamente), caules (B, E e H, respectivamente) e raízes (C, F e I respectivamente) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e **pretas** comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam os horários de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey..... 121
- Figura 42** – Representação global das respostas fisiológicas de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas salinidade. As variáveis foram agrupadas nos seguintes parâmetros: **Crescimento (A)** – Número de Folhas (NF), Altura da Planta (AP), Diâmetro do Caule (DC), Biomassa Seca das Folhas (BSF), Biomassa Seca dos Caules (BSC), Biomassa Seca das Raízes (BSR), Biomassa Seca Total (BST), Alocação de Biomassa para as Folhas (ABF), Alocação de Biomassa para o Caule (ABC), Alocação de Biomassa para a Raiz (ABR), Relação Raiz/Parte aérea (R/Pa), Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e Razão de Área Foliar (RAF); **Relações hídricas e trocas gasosas (B)** – Pressão de Turgescência Foliar (PTF), Potencial hídrico foliar (Ψ_w), Teor Relativo de Água (TRA), Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs), Concentração de CO₂ intracelular (Ci) e Eficiência do uso da água (A/E); **Pigmentos fotossintéticos e PSII (Eficiência quântica do fotossistema II) (C)** – Fv/Fm, Índice SPAD (SPAD), Clorofila a (Cl a), Clorofila b (Cl b), Clorofila Total (Cl T), Carotenoides (Crt), Relação Clorofila a/b (a/b); **Solutos orgânicos (D)** - Carboidratos solúveis totais na Folha (Car F) e Raiz (Car R), Proteínas solúveis na Folha (Prt F) e Raiz (Prt R), Prolina livre na Folha (Prl F) e Raiz (Prl R). As variáveis mais contrastantes foram marcadas com um asterisco (*) e reagrupadas em Descritores fisiológicos em destaque (E), onde as variáveis mais representativas foram remarcadas com dois asteriscos (**). O eixo Y tem uma escala logarítmica 123
- Figura 43** – Comportamento diário das variáveis climáticas: temperatura do ar (Tar), umidade relativa do ar (UR) e o déficit de pressão de vapor (DPV), no interior da casa de vegetação, durante o período experimental. As linhas verticais pontilhadas, em **azul** e **vermelho** representam o momento das avaliações aos 50° e 100° dias após a diferenciação dos tratamentos nutricionais 124
- Figura 44** – Número de folhas (**A**), altura da planta (**B**) e diâmetro do caule (**C**) em mudas de jatobá cultivadas em casa de vegetação com supressão de N, P e K. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey. O asterisco (*) representa o momento em que ocorreu a diferenciação estatística 126
- Figura 45** – Biomassa Seca da folha (BSF – **A**), Biomassa Seca do Caule (BSC - **B**), Biomassa Seca da Raiz (BSR – **C**), Biomassa Seca Total (BST – **D**), Alocação de Biomassa (AB – **F**) e Relação Raiz/Parte Aérea (R/PA – **E**) em mudas de Jatobá cultivadas em casa de vegetação com supressão de N, P e K. Onde letras iguais não diferem significativamente ($P < 0,05$) entre si pelo o teste de Tukey. Para a AB (**F**), letras maiúsculas comparam a alocação de biomassa para cada órgão e minúsculas comparam os tratamentos 129

- Figura 46** – Potencial hídrico foliar (Ψ_w) de mudas de jatobá cultivadas em casa de vegetação com supressão de N, P e K, determinados às 4 h (antemanhã) e 12 h (meio dia) em duas épocas de avaliação, 50° (A) e 100° (B) dias após a diferenciação. Letras maiúsculas e PRETAS comparam os tratamentos nas avaliações antemanhã e as CINZAS comparam os tratamentos no Ψ_w nas avaliações ao meio-dia. As minúsculas e azuis comparam o tratamento SNC, as vermelhas comparam o tratamento -N, as verdes o tratamento -P e as laranjas o tratamento -K, onde médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey 130
- Figura 47** – Valores médios da fotossíntese (A), transpiração (B), concentração interna de CO₂ (C), condutância estomática (D), eficiência de carboxilação (E), eficiência do uso da água (F), temperatura foliar (G) e eficiência intrínseca do uso da água (H) em mudas de jatobá submetidas à supressão de N, P e K cultivadas em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey 132
- Figura 48** – Valores médios dos teores de clorofila a (A), b (B), Total (D), carotenoides (C), SPAD (E) e relação clorofila a/b (F) em mudas de jatobá submetidas à supressão de N, P e K cultivadas em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey 134
- Figura 49** – Sintomas da deficiência de Nitrogênio (A) e Fósforo (B e C) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) 135
- Figura 50** – Valores médios dos teores de carboidratos solúveis totais, proteínas solúveis e prolina livre nas folhas (A, C e E, respectivamente) e raízes (B, D e F, respectivamente) em mudas de jatobá submetidas à supressão de N, P e K cultivadas em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey 136
- Figura 51** – Representação global das respostas fisiológicas mudas de jatobá submetidas à supressão de N, P e K cultivadas em casa de vegetação. As variáveis foram agrupadas nos seguintes parâmetros: Crescimento (A) – número de folhas (NF), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), Biomassa Seca das Folhas (BSF), Biomassa Seca dos Caules (BSC), Biomassa Seca das Raízes (BSR), Biomassa Seca Total (BST), Relação Raiz/Parte (R/Pa), Alocação de Biomassa para as Folhas (ABF), Alocação de Biomassa para o Caule (ABC) e Alocação de Biomassa para a Raiz (ABR); Relações hídricas e trocas gasosas (B) – Potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{wam}) e ao meio dia (Ψ_{wmd}) aos 50° e 100° dias após diferenciação (DAD), Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs), Concentração de CO₂ intracelular (Ci), Eficiência de carboxilação (A/Ci), Eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s), Eficiência do uso da água (A/E) e temperatura da folha (Tf). Pigmentos fotossintéticos (C) – Clorofila a (Cl a), Clorofila b (Cl b) Clorofila Total (Cl T), Carotenoides (Crt), Relação Clorofila a/b (a/b) e Índice SPAD (SPAD); Solutos orgânicos - Carboidratos solúveis totais na Folha (Car F) e Raiz (Car R), Proteínas solúveis na Folha (Prt F) e Raiz (Prt R), Prolina livre na Folha (Prl F) e Raiz (Prl R). As variáveis mais contrastantes foram marcadas com um asterisco (*) e reagrupadas em Descritores fisiológicos em destaque (E), onde as variáveis mais representativas foram remarcadas com dois asteriscos (**). O eixo Y tem uma escala logarítmica 138

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Respostas de plantas à deficiência hídrica	33
Tabela 2 – Classificação dos substratos em função da concentração de sal realizada aferido através da condutividade elétrica do extrato saturado. Fontes: Amorim et al. (2008)	47
Tabela 3 – Teores médios dos nutrientes suficientes ao desenvolvimento das plantas encontrados na matéria seca Fonte: Hopkins (2000).....	54
Tabela 4 – Características físicas e químicas de uma amostra de solo procedente da Estação Experimental de Cana-de-Açúcar do Carpina - EECAC da UFRPE, coletada a uma profundidade de 0-20 cm. A análise foi realizada na AGROLAB – Análises Ambientais Ltda	72
Tabela 5 – Composição química da solução nutritiva completa N° 2 sugerida por Hoagland e Arnon (1950).....	75
Tabela 6 – Composição química da solução nutritiva completa e soluções modificadas para experimentos com supressão de Nitrogênio (-N), Fósforo (-P) e Potássio (-K) sugeridas por Hoagland e Arnon (1950).....	79

SUMÁRIO	Pag
1 INTRODUÇÃO	22
2 REVISÃO DE LITERATURA	25
2.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE A ESPÉCIE	25
2.2 EFEITOS DOS ESTRESSES ABIÓTICOS SOB OS VEGETAIS	27
- 2.2.1 Mas afinal, o que é estresse?	27
- 2.2.2 A seca como fator de estresse	30
- 2.2.3 Efeito do estresse hídrico em espécies arbóreas	32
2.2.3.1 Déficit hídrico e seus efeitos no desenvolvimento vegetal	33
2.2.3.2 Alterações nas relações hídricas e trocas gasosas	35
2.2.3.3 Influência da deficiência hídrica nos pigmentos fotossintéticos e eficiência quântica do fotossistema II	37
2.2.3.4 Déficit hídrico e os solutos orgânicos	39
- 2.2.4 Mecanismos de tolerância à seca em plantas	42
2.2.4.1 Escape ou fuga à seca	43
2.2.4.2 Mecanismo de tolerância à seca com alto conteúdo de água	44
2.2.4.3 Mecanismo de tolerância à seca com baixo conteúdo de água	45
- 2.2.5 Salinidade	45
2.2.5.1 Respostas fisiológicas dos vegetais à salinidade	47
2.2.5.2 Regulação seletiva do excesso de íons e compartimentalização	48
2.2.5.3 Efeitos da salinidade sob o desenvolvimento vegetal	50
2.2.5.4 Ajustamento osmótico e a proteção contra danos oxidativos	51
- 2.2.6 Efeitos da deficiência nutricional de espécies florestais	53
2.2.6.1 Elementos essenciais: funções e sintomas de deficiência	55
2.2.6.1.1 Nitrogênio (N)	55
2.2.6.1.2 Fósforo (P)	56
2.2.6.1.3 Potássio (K)	57

3 MATERIAL E MÉTODOS	59
3.1 PROCEDIMENTOS COMUNS AOS ENSAIOS	59
- 3.1.1 Localização	59
- 3.1.2 Tratamentos pré-germinativos	60
- 3.1.3 Transplântio e aclimatação	60
- 3.1.4 Acompanhamento das variáveis climáticas	61
- 3.1.5 Variáveis fisiológicas avaliadas	61
3.1.5.1 Crescimento	61
3.1.5.2 Relações hídricas	63
3.1.5.3 Trocas gasosas	65
3.1.5.4 Eficiência quântica do fotossistema II	66
3.1.5.5 Pigmentos fotossintéticos	67
3.1.5.6 Solutos orgânicos	68
- 3.1.6 Análise estatística	70
3.2 ENSAIO I: MONITORAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE JATOBÁ SUBMETIDAS À SUSPENSÃO DE REGA E POSTERIOR REIRRIGAÇÃO	72
- 3.2.1 Delineamento experimental o	73
3.3 ENSAIO II: AVALIAÇÃO DOS EFEITOS DA SALINIDADE SOB O COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE <i>Hymenaea courbaril</i> L. CULTIVADAS EM MEIO HIDROPÔNICO	75
- 3.3.1 Transplântio e aclimatação	75
- 3.3.2 Delineamento experimental	76
- 3.3.2 Avaliação dos solutos inorgânicos	77
3.3 ENSAIO III: SUPRESSÃO DE N, P E K E SEUS EFEITOS NO COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE JATOBÁ	78
- 3.4.1 Tratamentos pré-germinativos	78
- 3.4.2 Transplântio e aclimatação	78
- 3.4.3 Delineamento experimental	78
- 3.4.4 Trocas gasosas	79

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	80
4.1 ENSAIO I: MONITORAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE JATOBÁ SUBMETIDAS À SUSPENSÃO DE REGA E POSTERIOR REIRRIGAÇÃO	80
- 4.1.1 Acompanhamento das variáveis climáticas	80
- 4.1.2 Curso diário das trocas gasosas e monitoramento do comportamento estomático	81
- 4.1.3 Avaliação nictemeral das relações hídricas	87
- 4.1.4 Eficiência quântica do FSII e Pigmentos fotossintéticos	89
- 4.1.5 Monitoramento do crescimento	93
- 4.1.6 Quantificação dos solutos orgânicos	99
- 4.1.7 Avaliação global das respostas fisiológicas	102
4.2 ENSAIO 2: AVALIAÇÃO DOS EFEITOS DA SALINIDADE SOB O CRESCIMENTO E RELAÇÕES HÍDRICAS DE MUDAS DE <i>Hymenaea courbaril</i> L. CULTIVADAS EM MEIO HIDROPÔNICO	104
- 4.2.1 Registro das variáveis climáticas	104
- 4.2.2 Curso diário das trocas gasosas	105
- 4.2.3 Avaliação nictemeral das relações hídricas	107
- 4.2.4 Eficiência quântica do FSII e Pigmentos fotossintéticos	108
- 4.2.5 Monitoramento do crescimento	111
- 4.2.6 Quantificação dos solutos orgânicos e inorgânicos	116
- 4.2.7 Avaliação global das respostas fisiológicas	122
4.3 ENSAIO 3: SUPRESSÃO DE N, P E K E SEUS EFEITOS NO COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE JATOBÁ	124
- 4.3.1 Acompanhamento das variáveis climáticas	124
- 4.3.2 Monitoramento do crescimento	125
- 4.3.3 Produção e Alocação de Biomassa Seca e Relação Raiz/Parte Aérea	127
- 4.3.4 Determinação das relações hídricas	129
- 4.3.5 Avaliação das trocas gasosas	131
- 4.3.6 Estimativa dos pigmentos fotossintéticos	133
- 4.3.7 Quantificação dos solutos orgânicos	135

- 4.3.8 Avaliação global das respostas fisiológicas	137
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	140
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	142

1 INTRODUÇÃO

Há muito que a Silvicultura têm-se apresentado como uma das áreas mais promissoras da ciência, no cenário mundial. Pesquisas revelam que no Brasil, o crescimento das indústrias de base florestal praticamente duplica a cada 10 anos, saltando de 300.000 para 600.000 ha.ano⁻¹, na última década. (LEITE, 2009). De acordo com o IBGE (2011) em 2011, existiam 516 milhões de hectares de florestas, o que corresponde a 60,7% da área do Brasil. Nesse período a produção primária das florestas renderam R\$ 18,1 bilhões ao país. Desse montante a silvicultura responde a 72,6% (R\$ 13,1 bilhões). Logicamente, esse incremento em produtividade não aconteceu por acaso, mas sim como fruto do investimento em pesquisas e da busca por novas tecnologias aplicadas ao setor florestal.

Apesar do entusiasmo do setor, alguns problemas ainda rodeiam a Silvicultura no país, dentre esses a derrubada indiscriminada da mata nativa e a introdução indiscriminada de espécies exóticas para a exploração madeireira em áreas indevidas, são os pontos mais preocupantes.

Dentre várias soluções propostas para essa problemática, o investimento em pesquisas com espécies arbóreas brasileiras parece ser a mais coerente e eficaz (CARVALHO, 2003). Uma vez que grande parte das espécies nativas do Brasil apresentam diferentes estratégias adaptativas que potencializam sua utilização nos diversos setores produtivos como no setor madeireiro, bem como na recuperação de áreas degradadas com sustentabilidade. Vale ressaltar que as mesmas possuem importante papel no equilíbrio ecológico dos habitats e nas comunidades florestais a que pertencem, sendo muitas dessas indicadas a fazer parte de programas de recuperação de áreas degradadas ou sujeitas à degradação (LEITE, 2009).

Partindo do princípio da multidisciplinaridade, estudos em Fisiologia Vegetal tem contribuído bastante no processo evolutivo da Silvicultura, tornando-se uma ferramenta imprescindível para a compreensão dos processos fisiológicos das espécies arbóreas, bem como das interações das plantas com o ambiente. Dessa forma, esta área de estudo pode contribuir, na

seleção de espécies promissoras com maior capacidade produtiva, através da elaboração de fichas de descritores fisiológicos que as classifiquem como tolerantes e adaptadas os diversos fatores de estresses ambientais.

Embora seja notório o aumento de pesquisas abordando a fisiologia de espécies arbóreas nativas, estudos avaliando a tolerância desses vegetais a estresses abióticos ainda são escassos, o que dificulta a compreensão da caracterização de tolerância ou sensibilidade aos estresses existentes em ambientes naturais, por exemplo, o desenvolvimento de mecanismos de tolerância à seca, salinidade, deficiência nutricional, etc (COSTA 2004; NOGUEIRA et al., 2005; GODOY, 2007; NASCIMENTO, 2009).

Contudo há um grupo de espécies vegetais capaz de suportar certos níveis de estresse por determinados períodos (BECK et al., 2007). Essa tolerância, nos casos de estresse hídrico e salino, é precedida por um processo de estabilização osmótica e iônica (ajustamento osmótico) que, na maioria dos casos, possibilitam a sobrevivência em ambientes inóspitos (ZHU, 2002). Apesar dos avanços em pesquisas, estudos abordando tolerância aos estresses ambientais são extremamente complexos, em função das nuances fisiológicas ocorrentes durante o estresse, sendo a atribuição de sensibilidade ou tolerância para uma planta, uma tarefa difícil que exige do pesquisador uma avaliação conjunta das variáveis estudadas, evitando que os estudos sejam realizados isoladamente.

Dentre as diversas espécies florestais nativas do Brasil, o jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) tem despertado o interesse de pesquisadores por apresentar características que potencializam a utilização do mesmo em programas de reflorestamento, tais como facilidade e rusticidade na produção e sobrevivência das mudas no campo, bem como a tolerância a seca (LORENZI & MATOS, 2002; CARVALHO, 2003; GODOY, 2007). Somado a isso, a sua ampla distribuição geográfica (Piauí até o Norte do Paraná) o coloca em posição de destaque, uma vez que ocorre em ecossistemas onde a maioria dos vegetais não consegue se desenvolver satisfatoriamente, principalmente na caatinga e nas florestas estacionais (RIZZINI, 1997; LORENZI & MATOS, 2002; CARVALHO, 2003; COSTA, 2004; MATHEUS et al., 2011; NASCIMENTO, 2011).

Existem alguns trabalhos sobre o comportamento fisiológico do jatobá, sendo que a grande maioria aborda comportamento em diferentes intensidades luminosas (SILVESTRINI, 2000; CAMPOS & UCHIDA, 2002; CARVALHO FILHO et al., 2003; ALMEIDA et al., 2005), em atmosferas enriquecidas com CO₂ (AIDAR et al., 2002; COSTA 2004; GODOY, 2007) e quanto ao crescimento e relações hídricas de plântulas em função da disponibilidade de água no solo (CAIRO 1992; LELES et al., 1998, NASCIMENTO et al., 2011) e deficiência nutricional (DUBOC et al., 1996; MATHEUS et al., 2011). Entretanto, trabalhos objetivando o estudo mais detalhado dos mecanismos fisiológicos de adaptação à seca, a salinidade e a omissão de macronutrientes (N, P e K) com ênfase no crescimento, comportamento estomático, relações hídricas, pigmentos fotossintéticos e solutos orgânicos dessa espécie, ainda são raros na literatura, merecendo o desenvolvimento de pesquisas a esse respeito.

Visando solucionar parte dessa problemática este trabalho objetivou avaliar os efeitos da supressão hídrica, salinidade e omissão de N, P e K no comportamento fisiológico de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.).

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE A ESPÉCIE

O jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) é uma espécie pertencente à Família Leguminosae e a subfamília Caesalpinioideae; caracteriza-se por ser uma árvore semidecídua oportunista (heliófita ou esciófita), seletiva xerófita. No Brasil é amplamente distribuída ocorrendo naturalmente desde o Piauí até o Norte do Paraná, na floresta latifoliada semidecídua, percorrendo cerrados, caatingas, florestas equatoriais e tropicais. Sendo o tipo de ecossistema um fator preponderante ao aumento da densidade de indivíduos da espécie, verificando-se maior densidade nos ecossistemas que compõem o bioma Mata Atlântica (RIZZINI, 1997; CARVALHO, 2003; COSTA, 2004).

Quando adultas, suas árvores podem atingir até 20 m de altura (30 m na região Amazônica), dotadas de copa ampla e densa, com troncos retos, mais ou menos cilíndricos podendo chegar a 2 m de diâmetro, com casca cinza prateada. Possuem folhas alternas, compostas, bifolioladas de textura coriácea, medindo de 6 a 14 cm de comprimento, com estípulas e pecíolos livres do lado interno. Suas flores são brancas e vistosas; períginais com 4 sépalas, 5 pétalas, 10 estames e um pistilo, reunidas em pequenas inflorescências terminais (LORENZI, 1998, 2002). A floração geralmente ocorre durante a estação seca ou na transição para a estação chuvosa. Os frutos são vagens curtas, lenhosas, indeiscentes em formato cilíndrico (ovóides a oblongos); de cor verde quando imaturos e marrom-escuros após amadurecimento, os mesmos chegam ao seu tamanho máximo 2 meses após a fertilização, mas permanecem na árvore por cerca de 6 a 8 meses, para a maturação das sementes, que variam de 3 a 8 por fruto. Sua dispersão é zoocórica, ocorrendo em função da atividade de roedores e outros mamíferos que, em busca de uma polpa farinácea adocicada, com sabor e odor peculiares, existente no interior do fruto (ALMEIDA et al., 2005), quebram as vagens e ingerem as sementes, as quais passam pelo trato digestivo e são escarificadas pelos ácidos ali presentes (MOREIRA et al., 2011). A germinação é epígea, sendo o primeiro par de folhas, denominadas eófilos, unifoliolado e

oposto, diferente das folhas subsequentes, também é característica dessa espécie a presença de um colar entre a base do hipocótilo e a raiz, junto ao solo (MELO et al., 2004).

Na sucessão florestal, o jatobá é considerado uma espécie climácica (CARVALHO, 1994, SANTOS, 2002; COSTA, 2004; GODOY, 2007), típica de dossel de floresta madura e primária (RODRIGUES et al., 1995; SANTOS, 2002; CARVALHO FILHO, et al., 2003; COSTA 2004).

A polpa farinácea que envolve as sementes do jatobá é comestível, rica em nutrientes, sendo consumida por populações rurais das regiões de origem. Além disso, há liberação de uma goma resinosa, usada para o preparo de incenso e verniz (CARVALHO, 1994, 2003; ALMEIDA et al., 2005).

Rizzini (1997) cita que o emprego desta planta na medicina é muito antigo. O primeiro registro data de 1930, quando o médico J. Monteiro da Silva a descrevia como carminativa¹, sedativa e adstringente, recomendando sua casca para hematúria², diarréia, dispepsia, fadiga, problemas de bexiga e hemoptise³. Já sua resina, era indicada para todos os tipos de problemas do trato respiratório e cardio-pulmonares. Um extrato líquido da casca é comercializado até hoje, sendo indicado como tônico e fortificante.

Na sucessão florestal, o jatobá é considerado uma espécie climácica (CARVALHO, 1994, SANTOS, 2002; COSTA, 2004; GODOY, 2007), típica de dossel de floresta madura e primária (RODRIGUES et al., 1995; SANTOS, 2002; CARVALHO FILHO, et al., 2003; COSTA 2004).

Apresenta grande potencialidade na recuperação de sub-bosques, em muitos casos desempenhando sua função ecológica no fechamento do dossel, pelo porte alto de seus indivíduos adultos (TONINI & ARCO-VERDE, 2005). Chudnoff (1984), Santos (2002) e Godoy (2007) afirmam que seu crescimento é lento e duradouro podendo crescer por dezenas de anos, comportamento típico das espécies climácicas. Tal característica propicia um acúmulo contínuo de biomassa, razão que tem feito do jatobá alvo de estudos relacionados ao sequestro de CO₂ (BEERLING et al., 2001; AIDAR et al., 2002).

¹ - Diz-se das substâncias que provocam a expulsão de gases intestinais ou previnem a formação desses gases (COSTA, 2012).

² - Emissão de urina com sangue de origem renal, vesical ou uretral (COSTA, 2012).

³ - Emissão pela boca de sangue proveniente do aparelho respiratório inferior (COSTA, 2012).

É importante salientar ainda que a lentidão no seu crescimento favorece a fixação de elementos crivados em seu fuste, tornando sua madeira apta para a confecção de instrumentos musicais, portas, pisos e a linhas de sustentação domiciliar além do artesanato (RIZZINI, 1997; LORENZI & MATOS, 2002; CARVALHO, 2003; COSTA, 2004).

Lee e Langenheim (1975) afirmaram que o jatobá é pouco exigente em fertilidade e umidade de solo, sendo encontrado em terrenos bem drenados, fato corroborado por CARVALHO, (1994; 2003) que ressaltou ainda que esta espécie apresenta uma melhor adaptação às formações florestais secas do que às formações úmidas, sendo notada sua ocorrência em áreas de caatinga nordestina (FARIAS & CASTRO, 2004; OLIVEIRA et al.,2007) e nas chapadas sedimentares do sertão de Pernambuco (RODAL et al., 1998).

2.2 EFEITOS DOS ESTRESSES ABIÓTICOS SOB OS VEGETAIS

2.2.1 Mas afinal, o que é estresse?

Larcher (2004) afirma que os fatores causadores de estresse normalmente são oriundos de desequilíbrios entre a entrada (*input*) e a saída (*output*) de energia de um ecossistema, ou por uma anomalia (excesso ou deficiência) na ciclagem (*turnover*) de um substrato, submetendo os vegetais a situações às quais não estão adaptados. O referido autor complementa que normalmente essas relações são externas e acontecem de forma inesperada, não havendo tempo de o vegetal alterar seu metabolismo para suportar tal situação sem danificar seu metabolismo.

A primeira definição de estresse no campo da biologia foi apresentada pelo fisiologista canadense Hans Selye em 1936, quando em seu livro se referia “a uma resposta geral e inesperada do organismo a um estressor”. De acordo com o autor, “todos os agentes abióticos podem atuar como fatores indutores de estresse e promovem reações específicas” (SELYE, 1976; REIGOSA & PEDROL, 2003). Em 1980, Levitt complementando os estudos de Selye afirmou que o estresse pode ser definido como “qualquer fator ecológico com potencial deletério aos organismos vivos” (REIGOSA & PEDROL, 2003).

No entanto, Larcher em 1987 revendo os conceitos de Selye e Levitt realizou diversos experimentos e, com base nas suas observações, sugeriu uma alteração, definindo estresse em vegetais como uma condição em que a crescente demanda energética da planta após ser submetida a um agente estressor, promove uma desestabilização inicial das funções metabólicas que são seguidas de um estado de normalização e uma melhora da “resistência”, contudo se a ação do agente estressor exceder os limites de tolerância e a capacidade de aclimação, a consequência poderá ser um dano permanente ou até a morte (REIGOSA & PEDROL, 2003). Aprimorando o conceito proposto por Larcher, Lichtenthaler em 1996 acrescentou que a estabilização e a recuperação só acontecem após a supressão do agente estressor. (LICHTENTHALER, 1998; REIGOSA & PEDROL, 2003). Em 1998, Lichtenthaler dividiu os sintomas do estresse em duas classes: “Eu-stress” e “dis-stress”. Segundo o autor, o “eu-stress” atua como um estímulo positivo, beneficiando o desenvolvimento do organismo, enquanto que o “dis-stress” age desregulando o metabolismo, ocasionando disfunções fisiológicas que podem culminar na morte do mesmo (LICHTENTHALER, 1998).

As inovações sugeridas por Lichtenthaler impulsionaram as pesquisas de Reigosa e Pedrol (2003) que ao final de seus estudos utilizaram a expressão “dinâmico” para descreverem o processo do estresse no vegetal, somado a isso, os referidos autores afirmaram que a ação do estresse pode desencadear quatro fases sucessivas: de alarme, de restituição, fase final e fase de regeneração.

Larcher (2004) complementa que a fase de alarme (fase de resposta ou reação de alarme) é caracterizada pelo início do estresse, sendo o mesmo responsável por graves disfunções metabólicas, onde os processos catabólicos excedem os anabólicos. Durante esta fase ocorre a desestabilização de algumas estruturas moleculares, gerando o declínio das atividades vitais da planta, principalmente a fotossíntese. Na fase de restituição (estágio de resistência), o vegetal desencadeia as etapas de normalização metabólica mesmo sob ação do agente estressor, processo conhecido como aclimação, que objetiva a reparação e regeneração das atividades vitais afetadas. Já na fase final (estágio de exaustão), ocorre um período de esgotamento que é resultante do tempo de exposição e severidade do estresse, causando danos

crônicos que impedem que a planta estabilize seu metabolismo, promovendo senescência celular precoce e morte de células e/ou tecidos. Entretanto, na fase de regeneração ocorre o restabelecimento parcial ou total do funcionamento fisiológico da planta, que só acontecerá após a eliminação do agente estressor, caso as lesões originadas pelo estresse sejam reversíveis (LICHTENTHALER, 1998; REIGOSA & PEDROL, 2003, LISAR et al., 2012).

Atualmente, a definição mais aceita para estresse é a proposta por Larcher (2004), definindo-o como qualquer alteração significativa das condições ótimas à vida, e seus efeitos podem induzir alterações em todos os níveis funcionais do organismo. Em um primeiro instante esses efeitos são reversíveis, no entanto podem tornar-se permanentes em função da severidade e do tempo de exposição ao agente estressor; da espécie em questão; do estágio de desenvolvimento; da natureza do estresse, além dos fatores edafoclimáticos.

No caso específico dos vegetais, sabe-se que os mesmos estão expostos a diversos tipos de estresses bióticos e abióticos (Figura 1), os quais limitam vários processos metabólicos (anabólicos e catabólicos) responsáveis pelo desenvolvimento dos mesmos (XIONG et al., 2002; ZHU, 2002; LARCHER, 2004; MAHAJAN & TUTEJA, 2005; NOGUEIRA et al., 2005; SILVA et al., 2010b; MARAGHNI et al., 2011). Os estresses abióticos, tais como seca, resultante da escassez de chuvas ou má distribuição das mesmas, ao longo dos meses; altas temperaturas; excesso de luz; ventos, geadas; salinidade; deficiência nutricional; acidez etc., são decorrentes das latitudes, tipos de solo, sazonalidade, desastres ambientais, intempéries climáticas e não ocorrem isoladamente. Entre os estresses bióticos, destacam-se as injúrias causadas por pragas, insetos, doenças, competição intra e interespecífica e por agentes antrópicos.

De maneira geral todos os ecossistemas são influenciados por condições adversas, contrastando apenas em função da intensidade e duração dos fatores estressantes, que provocam injúrias em várias etapas dos ciclos de vida do vegetal. Isso limita desde a sobrevivência e estabelecimento, até a produção, partição e alocação de biomassa, refletindo alterações interessantes no estudo dos limites de tolerância e formação dos ecossistemas naturais (NOGUEIRA et al., 2005; ASHRAF, 2010; GORAI et al., 2010; TURKAN, 2011).

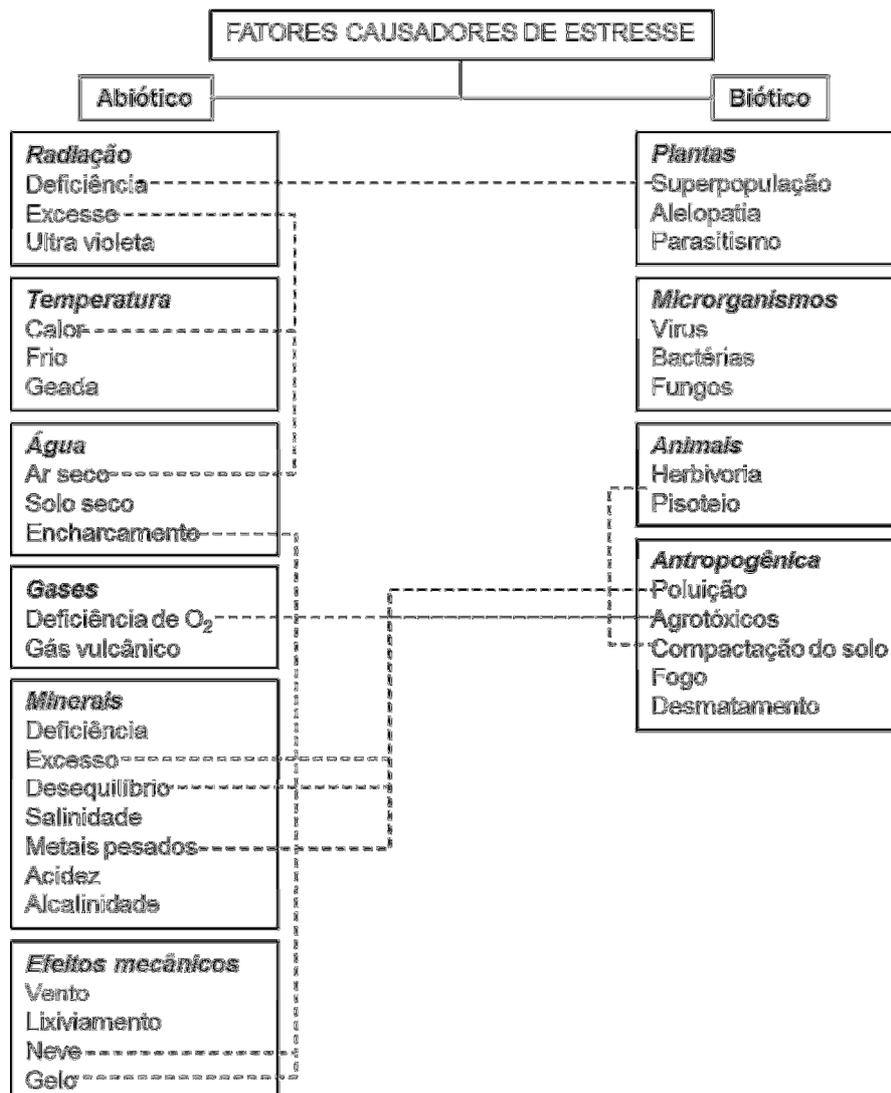


Figura 1 – Fatores ecológicos geradores de estresse em plantas. Linhas pontilhadas indicam interrelações (simples e múltiplas) existentes no processo. **Fonte:** adaptado de Larcher (1995).

2.2.2 A seca como fator de estresse

Em sentido amplo, a seca pode ser entendida como um perigoso fenômeno natural de escassez de água em qualquer sistema que necessite da presença da mesma, sendo comumente atribuída ao desvio da quantidade normal de precipitação durante um período prolongado de tempo (KIRONO et al., 2011). Embora existam diversas definições, diferenças na percepção dos efeitos da seca têm causado divergências na adoção de uma definição mundialmente aceita.

Na tentativa de solucionar tal problemática, Wilhite e Glantz (1985) analisaram mais de 150 definições da terminologia “seca” e agruparam essas

definições em três categorias: seca meteorológica, seca agrícola e seca hidrológica (Figura 2). De acordo com os autores, a **seca meteorológica** (1) é provocada pela deficiência de precipitação (quantidade, intensidade e distribuição), sendo muitas vezes acentuada pela ação das altas temperaturas e consequente elevação nas taxas de evapotranspiração. Em decorrência desses efeitos, os níveis de água são drasticamente afetados, desencadeando à **seca agrícola** (2), esta por sua vez afeta diretamente o crescimento, desenvolvimento e produção dos ambientes produtivos (naturais ou comerciais) em decorrência do déficit hídrico do solo. Por fim, a **seca hidrológica** (3) está relacionada com os efeitos da ausência de precipitação no escoamento superficial e infiltração, que são refletidos na redução da reposição da água armazenada em reservatórios subterrâneos e/ou nos lençóis freáticos. Essas definições são geralmente específicas para cada região e estão intimamente ligadas ao entendimento da climatologia da localidade em questão. Somado a isso, Wilhite e Glantz (1985) e Kirono et al. (2011) afirmaram que é impossível abordar a temática seca sem explorar os impactos provocados pela ação da mesma nas áreas econômica, social e ambiental.

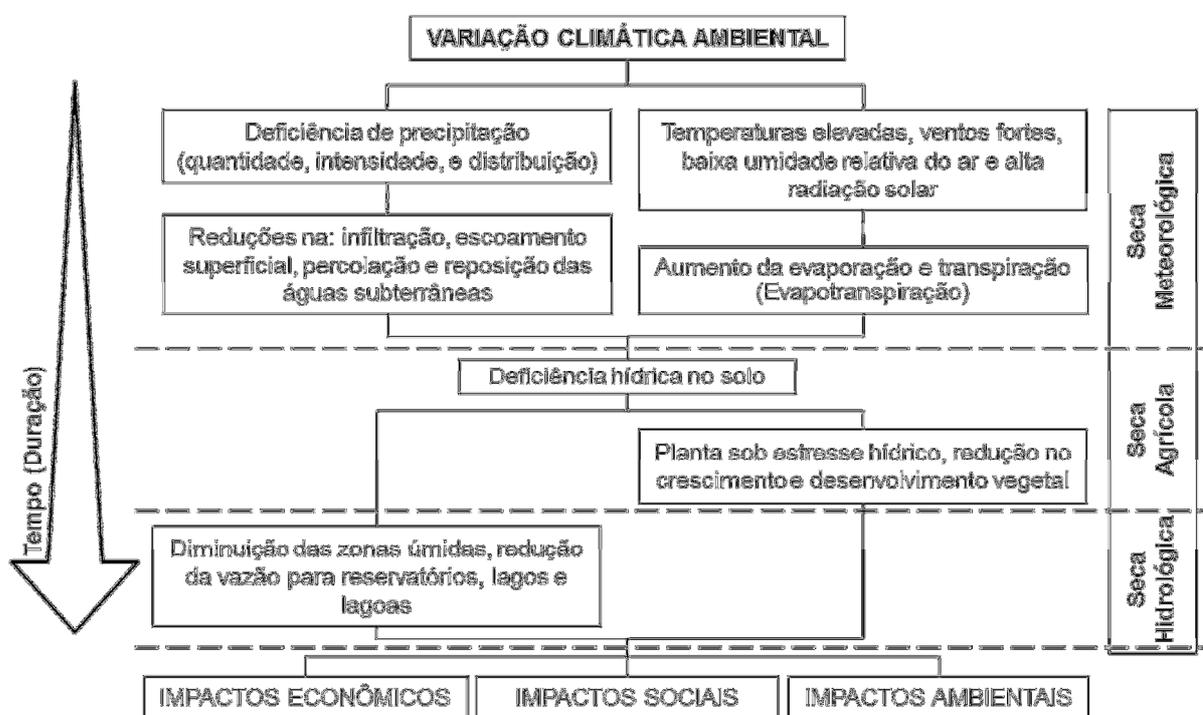


Figura 2 – Definições das categorias de seca: meteorológicas, agrícola e hidrológica. **Fonte:** adaptado de Wilhite e Glantz (1985).

2.2.3 Efeito da deficiência hídrica em espécies arbóreas

Nos últimos anos é notório o aumento de estudos abordando as respostas fisiológicas de espécies arbóreas ante os empecilhos ocasionados pelo excesso ou deficiência hídrica (NOGUEIRA et al., 1998a; b; 2005; MANSUR & BARBOSA, 2000, FIGUEIRÔA et al., 2004; BEN AHMED et al., 2009; BACELAR et al., 2009; GORAI et al., 2010; MARTINS et al., 2010; SILVA et al., 2010a; LIU et al., 2011; MARAGHNI et al., 2011; NASCIMENTO et al., 2011). No entanto, o conhecimento sobre comportamento fisiológico dessas espécies (principalmente as espécies florestais nativas), ainda é incipiente, haja vista que a atribuição de sensibilidade ou tolerância para uma referida espécie é considerada uma tarefa complexa que exige do pesquisador a avaliação conjunta das variáveis estudadas (NASCIMENTO, 2009).

Após a percepção, as espécies sensíveis sofrem de imediato as injúrias causadas pela seca (Tabela 1), o que pode ser evidenciado pela perda da turgescência foliar, com consequentes alterações na divisão e expansão celular, resultando na senescência seguida de morte da planta (MAHAJAN & TUTEJA, 2005; BECK et al., 2007; TURKAN, 2011).

Entretanto, determinadas espécies apresentam comportamento diferenciado após serem expostas ao estresse hídrico, como é o caso das espécies da caatinga e suas estratégias ecofisiológicas de tolerância à seca (NOGUEIRA et al., 1998b; SOUZA, 2009). Sobre tal comportamento, Xiong et al. (2002), Silva et al. (2010b), e Leprince e Buitink (2010) afirmam que a adaptabilidade à seca influencia diretamente o desenvolvimento vegetal em regiões inóspitas, e que a mesma é determinada pela duração e magnitude do agente estressor, além da variabilidade genética.

Tabela 1 – Respostas de plantas à deficiência hídrica.

Classificação da deficiência hídrica/resposta	Efeitos
*Deficiência hídrica semi-moderada: Sem redução na transpiração e que pode ocorrer mesmo em plantas irrigadas	Alteração no conteúdo de fitormônios (↑ ácido abscísico, ↓ citocininas e auxinas); ↓ expansão foliar; ↓ potencial de turgescência; ↓ biossíntese proteica; e ↑ fotoinibição.
*** Deficiência hídrica moderada: com redução da transpiração	↓ Condutância estomática (gs) → ↓ Taxas de assimilação fotossintética e de transpiração; ↑ Atividade das aquaporinas e fluxo apoplástico; ↓ atividade da nitrato redutase, da sacarose fosfato sintetase (SFS), e da invertase ácida (IA); ↑ Conteúdo de carboidratos solúveis e aminoácidos livres (prolina); ↓ Conteúdo de ascorbato (vit. C), tocoferol (vit. E), xantofilas, carotenos, ATP, NADPH ₂ e RuBP;
*Deficiência hídrica severa: transpiração mínima, via cutícula	↓ Atividade das aquaporinas e fluxo apoplástico; ↓ Fluxo de carboidratos para regiões de crescimento e armazenamento; ↑ Atividade de enzimas hidrolíticas, como as α-amilase, proteases e lipases e degradação de galactolipídeos das membranas; ↓ Atividade das peroxidases (superóxido dismutase, ascorbato peroxidase, glutathione redutase e catalase); ↓ Conteúdo de amido, de proteínas solúveis e, por último, de clorofilas; ↑ Conteúdo de espécies reativas de oxigênio (ERO): peróxido, oxigênio singleto e hidroxila; e ↑ Liberação de eletrólitos.
**Deficiência hídrica letal: Morte	↑ Descompartimentalização (desarranjo de membranas, principalmente dos cloroplastos e das mitocôndrias, com perda da integridade membranar).

Fonte: Adaptado de Sinclair e Ludlow (1986)* e Pimentel (2004)**.

2.2.3.1 Déficit hídrico e seus efeitos no desenvolvimento vegetal

Independente da fase de desenvolvimento, a restrição do alongamento e diferenciação celular pode ser indicada como a primeira resposta visível à deficiência hídrica, sendo comumente relacionada à diminuição da turgescência celular (LARCHER, 2004; NOGUEIRA et al., 2005; MARAGHNI et al., 2011), ocasionando redução do desenvolvimento da área foliar (YORDANOV et al., 2000; SILVA et al., 2010b). Como as folhas estão intimamente ligadas aos processos produtivos, às consequências normalmente são os decréscimos na produção, partição e alocação de fitomassa. No entanto, as reduções nas porcentagens de acúmulo de fitomassa seca para os caules, folhas e raízes dependem da severidade da restrição hídrica, podendo haver mais translocação dos produtos da fotossíntese para as raízes do que

para a parte aérea (PIMENTEL, 2004; NOGUEIRA et al., 2005). Por essa razão, Benincasa (2003) indica a análise de variáveis de crescimento como uma ferramenta imprescindível no estudo dos efeitos da seca e suas reações intrínsecas nos vegetais.

Estudos comprovam que o fechamento estomático afeta o crescimento do vegetal, uma vez que promove a redução das taxas fotossintéticas limitando a produção de fitomassa, em função da pouca oferta de CO₂ (ASHRAF, 2010). Concomitantemente, a transpiração e absorção de água também são severamente prejudicadas havendo a interrupção da subida da seiva bruta (água e sais minerais) pelos vasos xilemáticos (Tabela 1), com consequente paralisação dos processos de crescimento vegetal (HOEKSTRA et al., 2001; JALEEL et al., 2009; LISAR et al., 2012).

A área foliar pode ser considerada como a variável fisiológica mais inconstante e extremamente sensível, dentre as diversas variáveis de crescimento, haja vista que se a planta for exposta à deficiência hídrica durante o processo de maturação das folhas, as mesmas podem entrar em senescência, ocorrendo a abscisão foliar precoce (TURKAN, 2011). Algumas espécies florestais perdem, parcialmente ou totalmente, suas folhas durante os períodos de seca, processo denominado de caducifolia, e após as primeiras chuvas ocorre uma rápida recuperação da área foliar. Por essa razão, a regulação do crescimento da área foliar pode ser vista como uma aptidão de sobrevivência à seca, considerando-se importantíssima para a manutenção dos ciclos biogeoquímicos dos ecossistemas naturais (LARCHER, 2004).

Em relação ao crescimento radicular, algumas espécies florestais tendem a incrementar o crescimento das raízes após a submissão à restrição hídrica. Sobre este comportamento, Larcher (2004) afirma que em situações adversas, o crescimento radicular pode ser superior ao da parte aérea, principalmente em situações de seca, uma vez que as mesmas ampliam suas raízes para regiões mais profundas do solo à procura de água, aumentando assim a Relação Raiz/Parte Aérea. Essa característica propicia uma maior capacidade das plantas em manter o potencial hídrico foliar elevado mesmo sob deficiência hídrica, o que pode garantir a sobrevivência do vegetal (NOGUEIRA et al, 2005; SILVA et al., 2010a; NASCIMENTO, 2011).

Vale ressaltar que a Relação Raiz/Parte Aérea é definida pelo “balanço funcional” entre a absorção de água pelas raízes e os processos de translocação dos produtos da fotossíntese, onde o crescimento da parte aérea de uma planta será limitado pela quantidade de água absorvida, uma vez que a água atua diretamente nos processos de diferenciação e expansão celular (PIMENTEL, 2004; TURKAN, 2011). Paralelamente, o crescimento das raízes também será limitado pela quantidade de fotoassimilados translocados para suas regiões meristemáticas, onde as mesmas crescerão até que as suas necessidades se igualem à quantidade de fotoassimilados produzidos na parte aérea (TAIZ & ZEIGER, 2013).

2.2.3.2 Alterações nas relações hídricas e trocas gasosas

O estresse hídrico age diretamente na redução do *status* hídrico do vegetal, no entanto isso varia em função da espécie, do estado vegetativo, bem como do tempo de exposição e intensidade do estresse (PIMENTEL, 2004; NOGUEIRA et al., 2005; SOUZA et al., 2009; ASHRAF, 2010).

A determinação do potencial hídrico foliar (Ψ_w) pode ser considerada a principal forma de se avaliar as relações hídricas de um vegetal, isso porque está relacionado com o estado energético da água no interior da planta, cujo gradiente depende do fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera, o qual varia ao longo do dia (PIMENTEL, 2004). Para Mansur e Barbosa (2000), o Ψ_w é diretamente influenciado pela disponibilidade de água no solo, ocorrendo um declínio quando o balanço hídrico das plantas torna-se negativo, o que promove a redução da turgescência celular, com conseqüente redução da quantidade de água existente no xilema (COSTA, 2012, TAIZ & ZEIGER, 2013). Pimentel (2004) afirma que o Ψ_w responde a fatores edafoclimáticos como o déficit de pressão de vapor (DPV), as principais causas de elevação das taxas de transpiração e redução da disponibilidade de água do solo por diminuir o Ψ_w .

Outra forma de se avaliar a influência do estresse hídrico sobre as relações hídricas nos vegetais é a determinação do Teor Relativo de Água (TRA), que consiste na medida da deficiência de água nas folhas em função do peso e da quantidade de água nos tecidos foliares. Podendo ser utilizada como

uma variável de avaliação do *status* hídrico, bem como do nível de estresse hídrico enfrentado pelo vegetal, pois expressa o déficit existente no momento da amostragem, sendo facilmente quantificado e extremamente confiável (NOGUEIRA et al., 2005; MARAGHNI et al., 2011). Esta técnica foi desenvolvida por Weatherley (1950) e desde então se tornou comum em trabalhos envolvendo estresse hídrico pela praticidade e eficiência do método.

Nos últimos anos a Embrapa instrumentação (São Carlos, SP) juntamente com a Marconi Equipamentos, desenvolveram um método para medir a Pressão de Turgescência Foliar (PTFol) utilizando-se equipamento chamado Wiltmeter® (CALBO et al., 2008; 2010). Segundo Calbo et al., (2008), o método pode ser correlacionado com as medidas tradicionais de verificação do *status* hídrico da planta tendo como principais vantagens a praticidade e o fato do mesmo não ser destrutivo, mantendo a integridade do vegetal.

Sobre as trocas gasosas, sabe-se que estômatos são os primeiros a sentirem os efeitos da deficiência hídrica (NOGUEIRA et al., 1998a; NOGUEIRA e SILVA, 2002, SILVA et al., 2010b). Pimentel (2004) afirma que assim como as relações hídricas, a transpiração também é diretamente proporcional ao DPV de água na atmosfera, e em alguns casos, atribui-se ao mesmo o controle do movimento estomático e a absorção de água. Além do DPV, a taxa de transpiração pode variar ao longo do dia em função da quantidade de radiação absorvida pela folha, do fluxo de energia dissipada, assim como a dimensão da folha e velocidade do vento, sendo uma das variáveis de interesse no estudo do comportamento ecofisiológico de plantas (ANGELOCCI, 2002).

Vários autores afirmam que as trocas gasosas de espécies florestais são alteradas após submissão a estresse moderado e severo, onde normalmente são constatadas reduções acentuadas (principalmente as taxas de fotossíntese - A, condutância estomática - g_s e transpiração - E) nessa variável de avaliação fisiológica. Em contrapartida, quando o Ψ_w decresce, a resistência difusiva ao vapor de água (R_s) dos estômatos aumenta, em função da diminuição da turgescência das células-guarda, promovendo o aumento da temperatura foliar, decorrente da redução da dissipação de calor via transpiração. Em muitos casos, esse comportamento confere a capacidade de minimizar a perda de vapor d'água em momentos oportunos, podendo garantir

a sobrevivência do vegetal em situações hídricas adversas (MANSUR & BARBOSA, 2000; TAIZ & ZEIGER, 2013).

Com o fechamento estomático, a condutância é reduzida, afetando as taxas de fotossíntese líquida. Entretanto, no início do estabelecimento da deficiência hídrica a eficiência instantânea do uso da água (A/E) pode ser incrementada, uma vez que o fechamento parcial dos estômatos vai afetar mais a saída de molécula de água que a quantidade de CO₂ fixado (POMPELLI et al., 2010; SILVA et al., 2010b). Contudo, se os efeitos da seca persistirem a A/E vai diminuir drasticamente em função da baixa concentração de CO₂ intracelular (C_i) e da inibição do metabolismo foliar (BEN AHMED, 2009; ASHRAF, 2010; TURKAN, 2011).

As respostas estomáticas aos efeitos da seca são rápidas e estão diretamente relacionadas com a tensão de água no xilema. Inicialmente, a restrição de água ocasiona o fechamento estomático (total ou parcial) nas horas mais quentes do dia, mesmo em plantas irrigadas (SCHULZE, 1986; TARDIEU & SIMONNEAU, 1998), haja vista que o DPV é alto e a absorção de água pelas raízes não supre a demanda evaporativa, diminuindo assim a disponibilidade de CO₂ no mesófilo foliar. Com a instauração do estresse mais severo, a deficiência hídrica causa diminuição da atividade das enzimas envolvidas nas reações fotossintéticas, como a Rubisco (Ribulose-bifosfato carboxilase oxigenase, enzima responsável pela fixação de carbono) ocasionando a interrupção dos processos fotossintéticos (KRAMER & BOYER, 1995; TANG et al., 2002; GHANNOUM et al., 2003).

Entretanto, o principal objetivo do fechamento estomático não é apenas reduzir as perdas de água pela transpiração e sim minimizar as injúrias permanentes que a seca pode ocasionar no sistema de condução da água (NETTING, 2000; ZWIENIECKI & HOLBROOK, 2000; COCHARD et al., 2002).

2.2.3.3 Influência da deficiência hídrica nos pigmentos fotossintéticos e eficiência quântica do fotossistema II

De maneira geral os pigmentos fotossintéticos mais presentes nos vegetais são as clorofilas *a* e *b*, os carotenóides e as ficobilinas (JALEEL et al., 2009; LISAR et al., 2012). Tais pigmentos apresentam papel fundamental nos

processos de síntese vegetal, pois participam compõem os fotossistemas (LIU et al., 2011).

Freitas et al. (2007) asseguram que a perda de pigmentos fotossintéticos é um indicador visível dos efeitos de um agente estressor e, no caso específico da deficiência hídrica é comum haver reduções nos teores de clorofilas na maioria das espécies florestais. Portes et al. (2010) complementam que essas reduções ocorrem em função da degradação das clorofilas, uma vez que as reações de síntese das mesmas ocorrem em meio líquido. Entretanto, estudos comprovam que algumas espécies arbóreas apresentam comportamento diferenciado, verificando-se incrementos nos teores de clorofila após serem submetidas à seca (CARVALHO et al., 2003; LIU et al., 2011). Essa característica pode estar ligada ao processo de ajustamento osmótico que juntamente com outros processos fisiológicos podem garantir a sobrevivência do vegetal a situações hídricas adversas (LIU et al., 2011).

Uma das melhores formas de avaliação dos danos causados pela deficiência hídrica ao aparato fotossintético é a razão F_v/F_m , sendo a mesma a representação da eficiência quântica do fotossistema II. Alguns autores destacam que quando há mais energia no aparato fotossintético do que ele é capaz de absorver, a mesma normalmente é dissipada na forma de fluorescência (KRAUSE & WINTER, 1996; MAXWELL & JOHNSON, 2000; MELO et al., 2010).

A fluorescência da clorofila *a* (Tabela 1) está intimamente ligada à ativação dos processos fotossintéticos, especificamente do fotossistema II, uma vez que a relação entre a fluorescência e a eficiência da captação dos fótons excitados pelos fotossistemas são características de interesse no estudo dos efeitos do estresse hídrico (BACELAR et al., 2009; JALEEL et al., 2009; TURKAN, 2011). Em termos práticos, sua avaliação quantifica a eficiência do transporte de elétrons utilizados na fixação do CO_2 e de posse dos resultados é possível avaliar a eficiência quântica do fotossistema II (relação F_v/F_m). Machado Filho et al. (2006) afirmam que o declínio da relação F_v/F_m é um bom indicador do dano fotoinibitório quando plantas estão sujeitas à seca e que em situações normais as plantas em geral apresentam valores de F_v/F_m superiores a 0,75.

2.2.3.4 Déficit hídrico e os solutos orgânicos

Os solutos orgânicos são compostos que apresentam baixo peso molecular, não apresentam toxicidade em altas concentrações na célula, são altamente solúveis e não inibem as reações bioquímicas (LIU et al, 2011). Dentre os diversos solutos destacam-se os carboidratos, proteínas e aminoácidos especialmente a prolina.

Os teores de carboidratos solúveis (por exemplo, sacarose, frutose e glicose) e insolúveis, apresentam papel crucial na regulação do metabolismo energético: fotossíntese e respiração (COSTA, 2012). Os carboidratos regulam a taxa de fixação de CO₂ e/ou a síntese ou hidrólise do amido, ambos no cloroplasto (GORAI, 2010). Pimentel (2004) e Lisar et al. (2012) afirmam que sob deficiência hídrica, parte dos carboidratos dispostos no citoplasma, são utilizados na ativação dos mecanismos de tolerância à seca, independente do mecanismo em questão. Fato que promove a hidrólise de amido (reserva), após o fechamento estomático e a inibição da fotossíntese, convertendo-o em açúcares solúveis para exportação às regiões de interesse. Algumas plantas acumulam carboidratos no citosol e vacúolo, na tentativa de buscar o ajustamento osmótico (LIU et al, 2011).

O metabolismo das proteínas também é sensivelmente afetado pela dessecação, sendo que o processo de biossíntese de proteína é um dos primeiros eventos metabólicos paralisados após a percepção do estresse hídrico (YORDANOV et al., 2000; NOGUEIRA et al., 2005; MARAGHNI et al., 2011). Pimentel (2004) e Turkan (2011) afirmam que após o fechamento estomático (estresse moderado) dá-se início a proteólise, promovendo um aumento no conteúdo de aminoácidos livres, com consequente diminuição da concentração de proteínas.

Nas últimas décadas pesquisadores descobriram que algumas proteínas estão relacionadas com a interação hidrofílica (afinidade com moléculas de água) em situações de deficiência hídrica. As principais proteínas são as desidrinas (YORDANOV et al., 2000, ZHU, 2002; LISAR et al., 2012) e as proteínas LEA, do inglês *Late Embryogenesis Abundant proteins*. Dentre essas, as proteínas LEA aparentam apresentar importância nos processos de tolerância à dessecação (SILVA et al., 2010b; TURKAN, 2011) e na

estabilização de outras proteínas citoplasmáticas e membranares (HOEKSTRA et al., 2001, XIONG *et al.*, 2002). Até o momento sabe-se que as proteínas LEA, possuem afinidade com as moléculas de água e são controladas pelo ácido abscísico (ABA) (JOSHI-SAHA et al., 2011a;b). De acordo com Blackman et al. (1992) e Turkan (2011), essas proteínas possuem papel osmoprotetor, uma vez que a maior atividade das mesmas ocorre após o estabelecimento do estresse hídrico severo e sua expressão é paralisada após o restabelecimento do *status* hídrico.

Após a instauração do estresse hídrico (semi-moderado ou moderado) é notório o incremento de aminoácidos livres (SILVA et al., 2010b; COSTA et al., 2012). Este aumento é atribuído à elevação da proteólise, ao estímulo de síntese, a redução de sua oxidação e a diminuição da sua utilização para a produção de novas proteínas (TAIZ & ZEIGER, 2013). Dentre os vários aminoácidos encontrados no vegetal, a prolina é apontada como indicadora de sensibilidade ao estresse hídrico e é considerada uma variável fisiológica confiável para se avaliar os níveis de tolerância à seca de um plantas. Além do papel na regulação osmótica, atua na proteção das membranas e proteínas contra os efeitos nocivos das temperaturas extremas e elevadas concentrações de íons inorgânicos (TURKAN, 2011).

Nogueira et al. (2005); Lisar et al. (2012) e Taiz e Zeiger (2013) atestam que o acúmulo de prolina não pode ser apontado como um fator de resistência e sim um indicador de tolerância adquirida, uma vez que em diversos experimentos foi verificado o aumento de prolina nas células das plantas classificadas como tolerantes, fato que não aconteceu nas plantas sensíveis.

Estudos comprovam que os solutos orgânicos protegem as plantas dos estresses através de diferentes mecanismos, incluindo ajustamento osmótico, remoção das espécies ativas de oxigênio, “proteção da integridade das membranas celulares” e “estabilização de proteínas e enzimas” (POMPELLI, 2010; TURKAN, 2011). Como estes solutos protegem os componentes celulares de injúria por desidratação, são comumente referenciados como osmoprotetores. Dentre esses solutos destacam-se: a prolina, açúcares (sacarose, frutose, glicose), açúcares complexos (trealose), polióis (manitol, glicerol e inositol metilado) e compostos quaternários de amônio, como glicina

betaína, alanina betaína, prolina betaína, hidroxiprolina betaína (LIU et al., 2011; TURKAN, 2011; LISAR et al., 2012).

De acordo com Noctor et al. (2006) sob irrigação plena, os vegetais apresentam uma vasta quantidade de enzimas e compostos antioxidantes que minimizam a ação das formas ativas de Oxigênio (peróxidos, oxigênio singlete e hidroxilas), as EROs (Espécies Reativas de Oxigênio). No entanto, sob déficit hídrico a atividade desses compostos é drasticamente reduzida (PIMENTEL, 2004, LIU et al., 2011), promovendo a elevação dos teores das EROs, aumentando a fotoinibição (POMPELLI et al., 2010; SILVA et al., 2010). Quando isso acontece a concentração dos compostos antioxidantes (xantofilas, ascorbato, glutathione, tocoferol, e outros carotenoides) diminui, originando a peroxidação de lipídeos e outros componentes celulares (TURKAN, 2011). Além disso, os complexos enzimáticos de limpeza de EROs (SOD – Superóxido Dismutase, CAT – Catalase, POX - Peroxidases, APX – Peroxidase do ascorbato, DHR – Dehidroascorbato redutase e GR – Glutathione redutase) também são afetados. Dentre essas enzimas oxidativas, a APX, a DHR e a GR são consideradas enzimas-chave para o início do ciclo ascorbato/glutathione nos cloroplastos e participam da reação de Mehler, responsável pelo consumo do H_2O_2 . Localizada no peroxissoma, a CAT atua protegendo o citoplasma da ação deletéria do H_2O_2 liberado na fotorrespiração. Em contrapartida, Schroeder e Nambara (2006), Joshi-Saha et al. (2011a) afirmam que o aumento da concentração de H_2O_2 no citoplasma, pode ser considerado um sinal intracelular das primeiras respostas à deficiência hídrica, uma vez que o mesmo reage com o ABA nas células-guarda, servindo de alerta para o controle da abertura e fechamento dos estômatos.

Em virtude dos fatos acima mencionados, pode-se afirmar que as espécies florestais que adotam mecanismos de tolerância à seca, conseguem minimizar os impactos das alterações fisiológicas e bioquímicas (Figura 3) que ocorrem durante o estresse hídrico. No entanto, vale ressaltar que o sucesso da implantação do mecanismo, depende de uma complexa cadeia de reações metabólicas, além do estágio fenológico que a planta se encontra e do investimento energético que será feito para tolerar a seca. Caso a planta consiga ativar todas as vias necessárias, a mesma garantirá tolerância e

sobrevivência à escassez hídrica, podendo completar normalmente o seu ciclo de vida.



Figura 3 – Respostas fisiológicas e bioquímicas de tolerância à seca apresentadas por plantas sob estresse. **Fonte:** adaptado de Shao et al. (2008).

2.2.4 Mecanismos de tolerância à seca em plantas

Em revisão sobre o comportamento de plantas ante a seca, Turner (1986) assegura que a maioria dos vegetais consegue se adaptar após a submissão à seca, no entanto o grau de adaptação varia em função da espécie e pode garantir a manutenção de comunidades naturais, haja vista que habilitam os indivíduos a sobreviverem em áreas que apresentam flutuações no conteúdo de água no solo. A essa habilidade, Turner denominou “mecanismos fisiológicos de sobrevivência à seca” (TURNER, 1980 citado por LARCHER, 2004; PIMENTEL, 2004; NOGUEIRA, et al., 2005) e os classificou em três categorias: escape ou fuga à seca, mecanismos de tolerância com alto conteúdo de água e mecanismos de tolerância com baixo conteúdo de água.

2.2.4.1 Escape ou fuga à seca

As espécies que realizam o escape à seca, possuem a habilidade completar todo o seu ciclo de vida antes do período seco. Dessa forma, a planta produz sementes ou órgãos perenes que apresentam capacidade de suportar o período seco (LARCHER, 2004). Vale ressaltar que essa categoria se restringe às espécies de pequeno porte (herbáceas e semi-arbustos), não sendo atribuída às espécies florestais.

As principais representantes dessa categoria são as pluvioterófitas, por serem plantas vasculares de ciclo extremamente curto e possuírem a habilidade de germinar logo após as primeiras chuvas, completando seu ciclo de vida rapidamente. Também são conhecidas como plantas anuais de Inverno (Figura 4, k) por passarem toda a estação seca na forma de semente. Outras representantes são as plantas geófitas, que possuem órgãos especializados (rizomas, bolbos ou tubérculos) em suportar grandes períodos de deficiência hídrica. Atribuindo-se às mesmas, a capacidade de desenvolver a parte aérea e se reproduzir no período chuvoso, utilizando os fotoassimilados estocados nas estruturas de propagação subterrâneas (Figura 4, i;j).

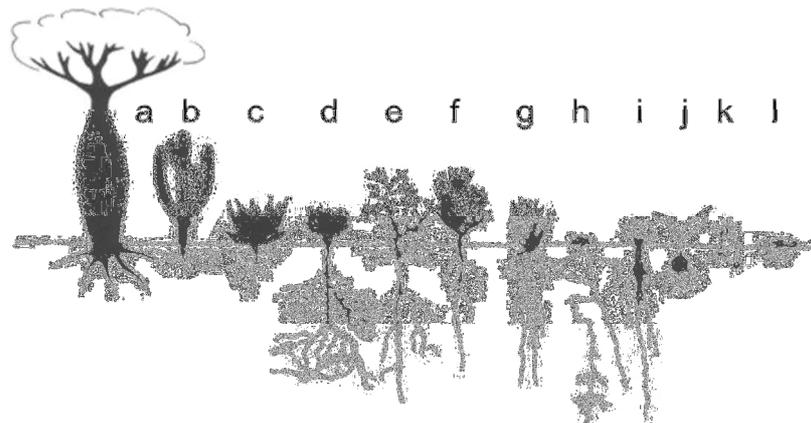


Figura 4 – Alguns exemplos de formas que permitem às plantas sobreviverem à seca. **a)** Árvores de folha caduca que armazenam água nos troncos; **b)** Suculentas que armazenam água no caule; **c)** Suculentas que armazenam água nas folhas; **d)** Árvores e arbustos de folha persistente e raiz principal profunda; **e)** Arbustos de folha caduca, frequentemente espinhosos; **f)** Arbustos de caules clorofilinos; **g)** Tufos de ervas com gemas de renovo protegidas pelas bainhas das folhas e sistema radicular extenso; **h)** Plantas de hábito em roseta; **i)** Geófitas com raízes de armazenamento; **j)** Geófitas com bulbos ou tubérculos; **k)** Pluvioterófitas (plantas anuais); **l)** Plantas tolerantes à dessecação do tipo poiquilohídricas. **Fonte:** (LARCHER, 1995).

2.2.4.2 Mecanismo de tolerância à seca com alto conteúdo de água

As plantas pertencentes a essa categoria, apresentam a habilidade de minimizar a desidratação por diversos processos que possibilitam a manutenção da turgescência celular, independentemente da situação hídrica desfavorável. De acordo com Taiz e Zeiger (2013), isso ocorre em função da maximização da absorção, aperfeiçoamento da capacidade de condução, diminuição das perdas e pelo armazenamento da água.

- Maximização da absorção da água – Processo caracterizado pelo rápido crescimento e aprofundamento radicular (Figura 4, d; e) para camadas mais profundas do solo, em contrapartida é evidenciada uma diminuição da parte aérea, especialmente na área foliar. As espécies arbóreas que se desenvolverem em solos com pouca profundidade, estão propensas a apresentar uma maior sensibilidade à seca, uma vez que possui habilidade potencial para desenvolver sistema radicular profundo, o que será limitado pelo espaço físico do solo (LARCHER, 2004; GORAI et al., 2010).
- Aperfeiçoamento da capacidade de condução da água – Como maior desenvolvimento radicular, a capacidade de condução da água é sensivelmente elevada, uma vez que a área de captação de água é aumentada, promovendo acréscimos nas atividades das aquaporinas e no fluxo apoplástico (TURKAN, 2011).
- Diminuição das perdas de água – Diversos autores (NOGUEIRA et al., 2005; NASCIMENTO et al., 2009; MARTINS et al., 2010; SILVA et al., 2010a;) afirmam que o fechamento estomático é considerado a primeira linha de defesa do vegetal contra o déficit hídrico. Dessa forma, os vegetais que apresentam a habilidade de minimizar as perdas de água por transpiração em situação de estresse, podem maximizar a utilização da água existente no solo.
- Xeromorfismo – Algumas plantas apresentam modificações na epiderme que podem se apresentar de forma múltipla, com cutícula espessa, tricomas e cerosidade. Além disso, algumas espécies apresentam folhas modificadas (espinhos ou acúleos), adaptação que visa à diminuição das taxas transpiratórias (LISAR et al., 2012)

2.2.4.3 Mecanismo de tolerância à seca com baixo conteúdo de água

Esse mecanismo é marcado pela manutenção da turgescência dos tecidos, mesmo em situação de deficiência hídrica e é precedida por um processo de estabilização osmótica e iônica (ajustamento osmótico), que confere habilidade à planta de sobreviver em ambientes inóspitos (ZHU, 2002, LIU et al., 2011).

De forma geral, o ajustamento osmótico ou osmorregulação, ocorre devido a uma alteração no potencial osmótico causado pela concentração de solutos de baixo peso molecular no citosol e vacúolo, resultante da perda de água das células das plantas superiores. Essa característica propicia em várias espécies o aumento da capacidade de tolerar períodos curtos de seca (SILVA et al., 2010b; LIU et al., 2011; NASCIMENTO et al., 2011), pois confere as mesmas a habilidade de manter o turgescência celular por mais tempo.

2.2.5 Salinidade

Dentre os estresses abióticos, a salinidade e seus efeitos deletérios sobre o desenvolvimento das plantas vêm despertando o interesse da humanidade há mais de 2000 anos, quando, após vencerem uma batalha, os romanos incorporavam cloreto de sódio nos arredores das cidades destruídas, no intuito de torná-los improdutivos e impedir o ressurgimento das mesmas (BRADY & WEIL, 2008). No entanto, os primeiros relatos científicos foram realizados pelo pedologista Eugene Woldemar Hilgard em seu livro (*Soils, Their Formation, Properties, Composition, and Relations to Climate and Plant Growth in the Humid and Arid Regions*) em 1906 (RICHARDS, 1954; TURKAN, 2011). E, desde então o monitoramento da salinidade por diversos grupos de especialistas tornou-se essencial, constatando-se os crescentes danos na produtividade de diversos ecossistemas naturais (RIBEIRO, 2010) e na produtividade agrícola (TÜRKAN & DEMIRAL, 2009).

Estudos realizados pela FAO (*Food and Agriculture Organization of the United Nations*) estimam que aproximadamente 6% (800 milhões de hectares) do território mundial são afetados pela salinização dos solos (FAO, 2008). Türkan e Demiral (2009) afirmam que na maioria dessas áreas, isso ocorre de

maneira natural por influência dos sais contidos nas rochas matrizes e suas reações (pedogênese, intemperismo, deposição, lixiviação, etc), entretanto é notório o aumento de áreas salinizadas oriundas da ação antrópica, normalmente advindas de falhas no manejo da irrigação, tais como irrigação sem previsão de drenagem, lâmina insuficiente de água de irrigação, uso de água salina ou mesmo a combinação destes fatores (ESTEVES & SUZUKI, 2008).

Segundo Holanda et al. (2010) e Oliveira et al. (2010), no Brasil, a extensão precisa das áreas afetadas pela salinidade, apesar dos esforços, ainda não está bem definida, no entanto, estima-se que 25% das áreas irrigadas enfrentem dificuldades relativas à salinização. Os autores reafirmam que essas dificuldades são mais visíveis na região Nordeste, que possui aproximadamente 155 milhões de hectares afetados pela salinidade, sendo que 52% estão presentes no semiárido.

Por definição, salinidade é o termo empregado para indicar o processo de acúmulo de sais solúveis na camada superficial do solo ou no ambiente radicular onde as plantas estão crescendo e em sua grande maioria prejudiciais ao desenvolvimento dos vegetais ali presentes (PRISCO, 1980).

A literatura reporta que os principais elementos causadores de salinidade são Na^+ , Cl^- , Ca^{2+} , Mg^+ e K^+ . Em nível molecular os principais representantes são o NaCl e o CaSO_4 , uma vez que são causadores da maioria das reações deletérias ocorrentes nos vegetais, advindas da salinidade (TÜRKAN & DEMIRAL, 2009).

Um fato que merece destaque é a agressividade dos íons de Na^+ e Cl^- que, uma vez unidos, originam o sal mais nocivo disperso nos ecossistemas naturais. De acordo com Oliveira et al. (2010), essa agressividade é conferida pela alta densidade de carga do NaCl , pois mesmo apresentando pequeno diâmetro possui uma forte tendência para retenção de água. E é por essa razão que o estresse salino pode ser considerado um *estresse hídrico e iônico*, em que ambos ocorrem simultaneamente (FLOWERS & COLMER, 2008).

A deficiência hídrica é provocada pela afinidade do NaCl com a molécula de água que, por sua vez, atua como solvente (propriedade de constante dielétrica), separando o Na^+ do Cl^- , onde o Na^+ tende a se unir ao O^- e o Cl^- ao

H^+ , indisponibilizando a água para a planta (absorção de nutrientes, transpiração, etc.) (OLIVEIRA et al., 2010).

Holanda et al. (2010) afirmam que grande parte das culturas são afetadas quando a CE_{es} (Condutividade elétrica do extrato saturado) é igual ou superior a 2 dS.m^{-1} . No entanto, a classificação dos solos salinos realizado pelo “U.S. Salinity Laboratory” (FAO), considera um solo ou substrato salino, quando são verificadas CE_{es} iguais ou superiores a $4,5 \text{ dS.m}^{-1}$ (Tabela 2) (CUNHA, 2009).

Tabela 2 – Classificação dos substratos em função da concentração de sal realizada aferido através da condutividade elétrica do extrato saturado.

CE_{es} (dS.m^{-1})	Classificação do substrato
0 – 4,5	não salino
4,6 – 9	ligeiramente salino
9 – 18	moderadamente salino
>18	altamente salino

dS.m^{-1} (deci-Siemens por metro). **Fonte:** Amorim et al. (2008).

2.2.5.1 Respostas fisiológicas dos vegetais à salinidade

De maneira geral, as plantas apresentam variações quanto à capacidade de tolerância à salinidade, podendo-se destacar dois grupos de plantas: as “glicófitas e as halófitas”. Às glicófitas se caracterizam por apresentar menor tolerância à salinidade, já às halófitas são plantas que possuem a habilidade de completar seu ciclo de vida (crescimento vegetativo e reprodutivo) em ambientes com alta concentração de sal (igual ou superior a 200 mmol de NaCl ou $CE_{es} 20 \text{ dS m}^{-1}$) (FLOWERS & COLMER, 2008).

Essa acumulação de sais no solo acarreta a ação dos íons sobre as plantas, gerando disfunções e injúrias, além de reter a água que normalmente estaria disponível para as reações metabólicas no interior das mesmas (CUNHA, 2009).

A salinidade afeta os vegetais de duas maneiras: uma rápida reação à diminuição do potencial osmótico, com consequente redução na absorção de água pelas raízes (efeito osmótico) e por uma resposta mais lenta ao acúmulo de sais (efeito iônico ou tóxico) (COSTA et al., 2003).

“Seca fisiológica”, esse é o termo utilizado por Prisco (1980) para retratar os efeitos osmóticos que a alta concentração de sais provoca nos vegetais.

Basicamente essa “seca” é desencadeada pela redução na disponibilidade de água “livre” por meio de processos físicos entre os íons presentes nos sais e a água que promovem uma restrição da condutividade hidráulica do sistema Solo-Planta (RIBEIRO et al., 2007). De acordo com RICHARDS (1954), esses efeitos se iniciam imediatamente após a elevação da concentração de sais ao redor das raízes. Dentre os outros efeitos ocasionados pela salinidade nos vegetais, atribui-se ao osmótico ser responsável por grande parte das injúrias causadas à planta, uma vez que induzem à redução da disponibilidade de água.

Segundo Amirjani (2010), as primeiras respostas osmóticas de uma planta à salinidade são as alterações nas relações hídricas que promovem a diminuição do potencial hídrico foliar (Ψ_w), influenciando diretamente o Teor Relativo de Água (TRA) existente da célula (turgescência celular). Com o comprometimento da manutenção da turgescência celular, as trocas gasosas são restringidas (parcial ou totalmente), limitando os processos fotossintéticos e transpiracionais. Essas reduções ocasionam prejuízos significativos no desenvolvimento do vegetal (KHAN et al., 2000; CHINNUSAMY, 2004).

2.2.5.2 Regulação seletiva do excesso de íons e compartimentalização

Além dos efeitos osmóticos, parte da sensibilidade ao estresse salino está relacionada com os efeitos tóxicos da acumulação de íons específicos, principalmente o Cl^- e o Na^+ (SILVEIRA et al., 2012).

Uma das principais diferenças entre o efeito da salinidade sobre as plantas anuais e espécies florestais é o acúmulo gradual destes elementos tóxicos nas folhas e outras partes da planta. E, por serem perenes, pode-se afirmar que as espécies lenhosas são mais sensíveis à ação da toxicidade dos íons, uma vez que estes íons são transportados pelo “puxão transpiracional” e permanecem na planta após a saída da molécula da água. Como o ciclo de vida das mesmas é maior, o tempo de exposição aos efeitos tóxicos dos íons também será maior, haja vista que a maioria dos vegetais não apresentam formas de eliminar tais íons (MUNNS & TESTER, 2008; TÜRKAN & DEMIRAL, 2009).

Apesar de ser um micronutriente essencial ao crescimento e desenvolvimento das plantas, vários autores relatam a ação deletéria do excesso de Cl^- associando-se ao mesmo à redução nas concentrações dos pigmentos fotossintéticos promovendo amarelecimento seguido de clorose generalizada, principalmente em folhas expostas ao sol. A consequência normalmente é a restrição da síntese e/ou destruição dos pigmentos fotossintéticos, com sensíveis reduções no crescimento vegetal (BERNSTEIN, 1980; SHALHEVET & LEVY, 1990; LEVY & SHALHEVET 2004; ESTEVES & SUZUKI, 2008; TAIZ & ZEIGER, 2013).

Em relação ao Na^+ , estudos revelam que o mesmo é um íon potencialmente tóxico as plantas (KINRAIDE, 1999, SILVEIRA et al., 2012), haja vista que os efeitos tóxicos do Na^+ , muitas vezes são ofuscados pela presença do Cl^- . No entanto, o Na^+ pode ser prejudicial à absorção de outros nutrientes, especialmente K^+ , haja vista que apresentam o mesmo raio iônico e utilizam os mesmos carreadores no interior das células (APSE & BLUMWALD, 2007).

Sob salinidade, algumas plantas apresentam a habilidade de restringir a entrada de Na^+ ou acumulá-lo em tecidos mais velhos (estoque) que é eliminado em um momento oportuno (ESTEVES & SUZUKI, 2008; TAIZ & ZEIGER, 2013). As formas de eliminação do Na^+ do citoplasma são feitas por proteínas antiporte Na^+/H^+ (APSE & BLUMWALD, 2007; BAO et al., 2012), que podem removê-lo do citoplasma ou acumulá-lo nos vacúolos, processo chamado de compartimentalização (Figura 5). Para tanto, as proteínas utilizam transportadores (bombas de H^+) que regulam a entrada de K^+ e Na^+ (ZHU, 2002), sendo evidenciada a predileção das plantas pelo K^+ , uma vez que este é um íon com funções osmóticas distintas e apresenta importante papel na regulação das trocas gasosas (abertura dos estômatos), na ascensão do NO_3^- (via xilema) e atua na ativação de diversas enzimas (TURKAN, 2011; TAIZ & ZEIGER, 2013). Porém, vale ressaltar que o Na^+ atua na regeneração da PEP (fosfoenolpiruvato) molécula precursora da fixação de CO_2 em algumas espécies de CAM e metabolismo C_4 (TAIZ & ZEIGER, 2013).

A entrada e compartimentalização dos íons são decisivas não somente para o desenvolvimento da planta, mas também para sua sobrevivência ao ambiente salino (ADAMS et al., 1992), devido aos distúrbios ocasionados pela

tentativa de tolerar a salinidade. Estes organismos restringem o excesso de íons nos vacúolos facilitando suas funções metabólicas (ZHU, 2003).

Alguns autores (YAMAGUCHI & BLUMWALD, 2005; RIBEIRO, 2010) afirmam ainda que a salinidade pode ser causadora de distúrbios nutricionais, que são observados quando a planta apresenta dificuldade de absorção de certos íons essenciais (nutrientes) na presença de uma quantidade elevada de sais solúveis no solo e pela redução da ascensão da seiva bruta (seca fisiológica). Em adição, Larcher (2004) afirma que a absorção de nutrientes minerais, especialmente NO_3^- , K^+ e Ca^{2+} , é severamente afetada em função das altas taxas de NaCl no solo. Esse efeito tem sido estudado por vários autores (MELONI & MARTINEZ, 1999; BEZERRA NETO & NOGUEIRA, 1999; MUNNS & TESTER, 2008) e todos relatam os efeitos deletérios da salinidade na absorção de tais elementos minerais.

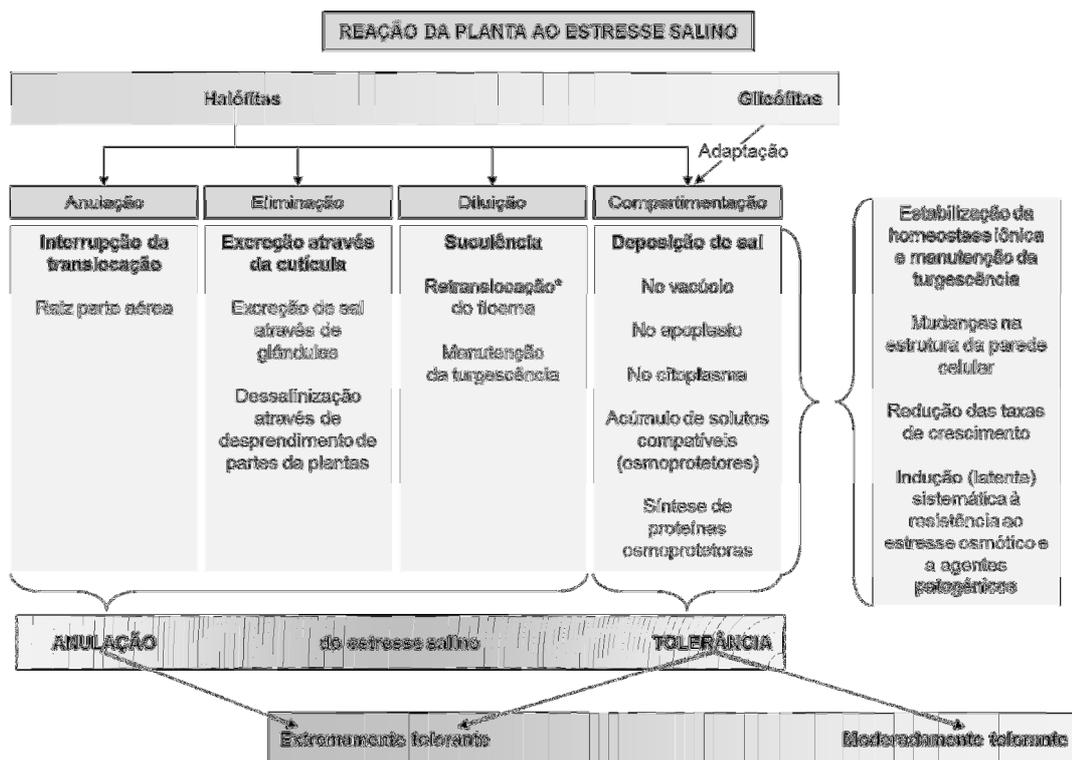


Figura 5 – Respostas fisiológicas de plantas ao serem expostas à salinidade. **Fonte:** Larcher (2004).

2.2.5.3 Efeitos da salinidade sobre o desenvolvimento vegetal

Os sais presentes na solução do solo podem inibir o crescimento de plantas de duas formas: **a)** a salinidade reduz a absorção de água pelas

plantas, o que diminui as taxas de diferenciação e alongamento celular, com consequentes reduções na taxa de crescimento, fato atribuído ao **efeito osmótico**; **b) efeito iônico** se uma quantidade excessiva de sal entrar na planta, a transpiração será comprometida, não havendo a entrada de CO₂. Este por sua vez é essencial aos processos de crescimento e caso a planta não possua órgãos de reserva é possível que o crescimento seja interrompido (GREENWAY & MUNNS, 1980). TURKAN (2011) relata que folhas mais velhas são mais afetadas pela ação iônica da salinidade, uma vez que o fluxo de água para as mesmas é maior em relação às folhas jovens, acarretando em um maior acúmulo de sais. Dessa forma, a diluição dos sais no seu interior será diminuída, podendo ocasionar a morte desta (Figura 6). Além disso, se a abscisão foliar for superior à produção de novas folhas, a capacidade fotossintética da planta não suprirá as exigências de carboidratos das folhas jovens, ocasionando reduções no crescimento da mesma.

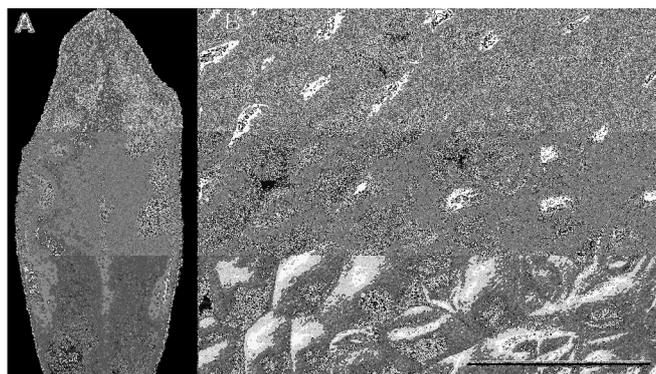


Figura 6 – Enrolamento foliar e expansão da necrose nas bordas foliares de *Lupinus albus* submetidas à salinidade (100 mM de NaCl), na figura A. Em B, visualização do colapso celular progressivo, decorrente dos efeitos deletérios da salinidade em escala de 100 µm. **Fonte:** Fernandes et al. (2004).

2.2.5.4 Ajustamento osmótico e a proteção contra danos oxidativos

Após a percepção da salinidade, as espécies sensíveis sofrem de imediato as injúrias causadas pelo sal, contudo há um grupo de espécies vegetais capaz de suportar certos níveis de estresse por determinados períodos (BECK, 2007). Essa tolerância, no caso do estresse salino, é precedida por um processo de estabilização osmótica e iônica que promove alterações osmorregulatórias que condicionam o vegetal a suportar situações adversas inesperadas (ZHU, 2002, WANG et al, 2012; BECK et al., 2007).

Nogueira et al. (2001) destacam que muitos vegetais quando submetidos a estresses abióticos alteram seu metabolismo. Os autores ressaltam a acumulação de uma mistura complexa de ácidos orgânicos, açúcares e aminoácidos, a qual tem sido denominada de ajustamento osmótico. Em síntese, esse ajustamento osmótico é resultante de uma alteração no potencial osmótico causado pelo acúmulo de solutos compatíveis (MAHAJAN & TUTEJA, 2005).

Liu et al. (2011) ressaltam que os solutos compatíveis são compostos que apresentam baixo peso molecular, são altamente solúveis, não apresentam toxicidade em altas concentrações na célula e não inibem as reações bioquímicas. Além disso, protegem as plantas dos estresses através de diferentes mecanismos como a remoção das espécies reativas de oxigênio (EROS) tais como, o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), o radical superóxido ($O_2^{\cdot-}$) e o radical hidroxil (HO^{\cdot}), garantindo a integridade das membranas celulares e estabilização de proteínas e enzimas (MUNNS & TESTER, 2008; OLIVEIRA et al., 2010).

Como as EROs são altamente reativas e podem alterar o metabolismo celular normal, algumas plantas desenvolveram estratégias de defesas antioxidantes (não enzimáticas e enzimáticas) para evitar o dano oxidativo. Essas reações ocorrem a nível subcelular durante o período de estabilização iônica e caso a produção de EROs seja superior à capacidade de neutralização dos sistemas antioxidantes, haverá comprometimento dos processos energético-metabólicos do vegetal (KANG & SALTVEIT, 2001; OLIVEIRA et al., 2011). As estratégias não enzimáticas são iniciadas por agentes antioxidantes de baixo peso molecular, como o ácido ascórbico, a glutathiona reduzida e os carotenóides (McKERSIE & LESHEM, 1994). Os enzimáticos enquadram a ação das enzimas Superóxido Dismutase (SOD), Catalase (CAT), Peroxidase (POX), Peroxidase do Ascorbato (APX) e Glutathiona Redutase (GR) (SHALATA et al., 2001; ASHRAF & FOOLAD, 2007; CUNHA, 2009)

Essas enzimas, juntamente com alguns solutos orgânicos e inorgânicos protegem os componentes celulares das injúrias ocasionadas pela desidratação e por essa razão são comumente referenciados como osmoprotetores. Tais solutos incluem prolina, açúcares (sacarose, frutose, glicose), açúcares complexos (trealose), polióis (manitol, glicerol e

inositolmetilado) e compostos quaternários de amônio, como glicina betaína, alanina betaína, prolina betaína, hidroxiprolinabetaína (FLOWERS & COLMER, 2008; MUNNS & TESTER, 2008; TÜRKAN & DEMIRAL, 2009).

A alta concentração dos solutos orgânicos no citoplasma funciona como um balanceador das altas concentrações de sais (especialmente Na^+ e Cl^- no exterior da célula) no interior do vacúolo. Em muitos casos, prolina e glicina betaína ocorrem em concentrações suficientemente altas em folhas (>40 mmol), contribuindo para a elevação da pressão osmótica (MUNNS & TESTER, 2008; TÜRKAN & DEMIRAL, 2009).

2.2.6 Efeitos da deficiência nutricional de espécies florestais

De acordo com Malavolta et al. (1997) e Epstein e Bloom (2006), os nutrientes minerais podem ser entendidos como elementos de origem inorgânica que são obtidos do solo. Para absorvê-los, as plantas atuam como “mineradoras” das camadas superficiais da crosta terrestre, característica que diminui a seletividade de absorção de um nutriente específico, possibilitando a entrada de qualquer elemento que esteja nas imediações do sistema radicular. Entretanto, nem todo elemento encontrado no tecido vegetal pode ser considerado fundamental para o desenvolvimento da mesma.

Na tentativa de esclarecer tal questão Arnon e Stout, (1939) definiram os critérios de essencialidade dos nutrientes, denominando como “essenciais” ao desenvolvimento da planta, os nutrientes que atenderem as seguintes exigências:

- a) Sem o nutriente, a planta não é capaz de completar seu ciclo de vida;
- b) A carência do nutriente é específica, não havendo a possibilidade de ser substituído por outro elemento;
- c) O nutriente apresenta papel fisiológico claro, estando diretamente envolvido nos processos de nutrição da planta, sendo muitas vezes constituinte essencial de um metabólito.

Após a definição de tais critérios, diversos grupos de pesquisa começaram a realizar trabalhos visando a caracterização dos nutrientes essenciais ao desenvolvimento dos vegetais. Adotando técnicas de hidroponia

aliadas à supressão de um determinado nutriente, as pesquisas evoluíram rapidamente e atualmente 17 elementos são considerados essenciais (Tabela 3) sendo diferenciados em função. Dentre esses, C, O e H são normalmente obtidos pelas plantas a partir da água absorvida pelas raízes e do CO₂ absorvido para a realização da fotossíntese. Os outros 14 elementos minerais foram divididos em dois grupos, em função da concentração encontrada na matéria seca dos vegetais:

Macronutrientes: N, P, K, Ca, Mg e S

Micronutrientes: B, Cl, Cu, Fe, Mn, Mo, Zn e Ni

Epstein e Bloom (2006) ressaltam que a única distinção entre essas classes de nutrientes é a concentração exigida pelas plantas. Os macronutrientes normalmente são expressos em porcentagem (%), ocorrendo em concentrações de 10 a 5.000 vezes superior a dos micronutrientes (Tabela 3).

Tabela 3 – Teores médios dos nutrientes suficientes ao desenvolvimento das plantas encontrados na matéria seca.

Nutriente	Símbolo Químico	Forma Disponível	Concentração na matéria seca (mmol.kg ⁻¹)
<i>Macronutrientes</i>			
Hidrogênio	H	H ₂ O	60.000
Carbono	C	CO ₂	40.000
Oxigênio	O	O ₂ , CO ₂	30.000
Nitrogênio	N	NH ₄ ⁺ e NO ₃ ⁻	1000
Potássio	K	K ⁺	250
Cálcio	Ca	Ca ²⁺	125
Magnésio	Mg	Mg ²⁺	80
Fósforo	P	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ⁻	60
Enxofre	S	SO ₄ ²⁻	30
<i>Micronutrientes</i>			
Cloro	Cl	Cl ⁻	3
Boro	B	H ₃ BO ₃	2
Ferro	Fe	Fe ²⁺ , Fe ³⁺	2
Manganês	Mn	Mn ²⁺	1
Zinco	Zn	Zn ²⁺	0,3
Cobre	Cu	Cu ⁺ , Cu ²⁺	0,1
Molibdênio	Mo	MoO ₄ ²⁻	0,001
Níquel	Ni	Ni ²⁺	0,0009

Fonte: (Hopkins, 2000).

O suprimento inadequado de um elemento essencial resulta em distúrbio nutricional que se manifesta por sintomas de deficiência característicos (MARSCHNER, 1995; TAIZ & ZEIGER, 2013), que podem aparecer em folhas, caules ou frutos.

Marschner (1995) afirma que o sintoma da ausência de um elemento torna-se típico pelo fato do mesmo exercer funções específicas independente da espécie, o que facilita seu estudo. Entretanto, é sabido que antes da visualização dos sintomas de deficiência, os aspectos metabólicos do vegetal poderão estar restringidos, processo conhecido como “fome escondida”. O que leva a crer que o sintoma visível é a última etapa de uma cascata de eventos, que provavelmente têm início com as reduções do elemento no interior da célula, que evoluem para nível molecular, avançando para modificações celulares que ocasionam mudanças nos tecidos, o que possibilita a visualização da deficiência (MALAVOLTA et al., 1997).

Contudo o amarelecimento ou clorose das folhas, que são sintomas comumente verificados, podem ser causados por outros fatores como toxicidade nutricional, estresse ambiental (temperatura, água, vento, etc.), fatores genéticos, substâncias químicas (herbicidas, pesticidas, etc.), poluentes, animais herbívoros (insetos, etc.) e patógenos (fungos, bactérias, vírus). Esses sintomas podem ser confundidos com sintomas de carência mineral (BOEGER et al., 2005) e por essa razão a determinação do grau de intensidade e durabilidade do estresse provocado pela deficiência nutricional deve ser determinado com o máximo de cautela e convicção possível (EPSTEIN & BLOOM, 2006).

2.2.6.1 Elementos essenciais: funções e sintomas de deficiência

2.2.6.1.1 Nitrogênio (N)

Dentre os elementos minerais, o N pode ser considerado o nutriente mais atuante no metabolismo da planta, por estar diretamente envolvido nos processos de crescimento e desenvolvimento do vegetal, especialmente nos processos fotossintéticos, apresentando papel fundamental na constituição das clorofilas, das proteínas e enzimas (TAIZ & ZEIGER, 2013). Independentemente da fase do desenvolvimento vegetal, a carência desse

elemento é considerada um fator crucial à sobrevivência do mesmo, uma vez que são observadas drásticas reduções nos processos de síntese e consequente redução de seu desenvolvimento (SILVA et al., 2011). No entanto, como na fase inicial de crescimento (plantas jovens), são observadas as maiores taxas de absorção e metabolização de N, pode-se afirmar que a mesma é determinante para o desenvolvimento do vegetal, uma vez que a planta armazena N em seus tecidos de crescimento, podendo utilizá-lo nas diversas fases subsequentes (CHAPIN III, 1980; MALAVOLTA et al., 1997).

A deficiência de nitrogênio é caracterizada pela clorose das folhas, sobretudo das mais velhas, crescimento reduzido da planta e coloração avermelhada do caule, proveniente do acúmulo de antocianina nos vacúolos (MALAVOLTA, et al., 1997). Em leguminosas, grande parte do nitrogênio pode ser suprida às plantas através da fixação simbiótica (50-80%). Vieira et al. (2013) relatam que isso ocorre devido ao processo de fixação biológica do nitrogênio realizado por bactérias popularmente conhecidas como bactérias fixadoras de nitrogênio. Essas por sua vez retiram o nitrogênio diretamente do ar e o convertem em formas assimiláveis pela planta. Uma das associações mais estudadas ocorre entre as bactérias do gênero *Rhizobium* e várias espécies de leguminosas, dessa interação são originados nódulos nas raízes e dentro dos mesmos as bactérias absorvem o nitrogênio na forma gasosa e sintetizam substâncias nitrogenadas que são compartilhadas com a planta hospedeira.

2.2.6.1.2 Fósforo (P)

Sanchez (2007) e Silva et al. (2011) afirmam que o P apresenta papel fundamental no metabolismo (fotossíntese e respiração) do vegetal, por estar envolvido nos processos de produção de energia (ATP). O fósforo possui função comprovada na divisão celular e auxilia no desenvolvimento do sistema radicular, possibilitando uma melhor distribuição das raízes no solo, conferindo à planta uma melhor absorção de água e nutrientes. Somado a isso é constituinte estrutural dos ésteres de carboidratos, fosfolipídeos das membranas celulares, coenzimas e ácidos nucleicos (MALAVOLTA et al., 1997; EPSTEIN & BLOOM, 2006).

As plantas deficientes em fósforo apresentam crescimento retardado,

caules e folhas com coloração avermelhada, devido ao acúmulo de antocianina (SANCHEZ, 2007), principalmente nas nervuras e folhas mais velhas, em função da sua alta mobilidade no vegetal. Inicialmente a manifestação da carência modifica a coloração das folhas fica mais intensa apresentando-se avermelhadas ao redor das nervuras, em seguida surgem pontuações arroxeadas ao longo do limbo foliar que rapidamente se expandem por toda a folha (SILVEIRA & GAVA, 2003).

Apesar do grande número de funções metabólicas dependentes do fósforo, ele é absorvido em pequena quantidade. A eficiência na absorção dos fertilizantes fosforados é muito baixa, daí a necessidade da aplicação de grandes quantidades para atender às exigências da planta. Um problema sério diz respeito ao pH do solo, visto que a máxima disponibilidade do elemento ocorre em torno de pH 6,5 e qualquer variação abrupta pode imobilizar o mesmo, tornando-o indisponível para a planta (SILVEIRA & GAVA, 2003; SANCHEZ, 2007).

2.2.6.1.3 Potássio (K)

O potássio é um cátion necessário a vários processos metabólicos dos vegetais como ativação enzimática, síntese proteica, reações fotossintéticas, osmoregulação, além de clara função nos processos de abertura e fechamento estomático (MENGEL, 2007; FAROOQ et al., 2009; SILVA et al., 2011). Apesar de não fazer parte de nenhum composto orgânico e não desempenhar função estrutural na planta, o potássio é ativador de cerca de 50 enzimas, dentre essas destacam-se as desidrogenases, as sintetases, as quinases e as oxiredutases (MALAVOLTA et al., 1997; SILVEIRA & MALAVOLTA, 2000; MENGEL, 2007).

Outra característica importante do potássio é a sua participação no controle osmótico celular. Plantas com carência desse elemento apresentam menor turgescência celular, maior potencial osmótico e conseqüente diminuição na expansão celular, além de comprometer os mecanismos de abertura estomática, limitando os processos de fixação do CO₂ e o desenvolvimento vegetal (MALAVOLTA et al., 1997; SILVEIRA & MALAVOLTA, 2000).

Os principais sintomas de deficiência desse elemento são: amarelecimento das margens das folhas velhas, menor lignificação dos caules, clorose próximas às nervuras e necrose das folhas, com início nas margens e maior suscetibilidade a algumas pragas e doenças. As folhas do ápice da planta são as menos afetadas (MENGEL, 2007).

3 MATERIAL E MÉTODOS

Para a realização dessa pesquisa tornou-se necessária à realização de três ensaios:

- Ensaio 1: Estudo abordando a influência da supressão total de água do solo e posterior reirrigação no comportamento fisiológico das mudas de jatobá cultivadas em casa de vegetação. O trabalho foi realizado entre os meses de agosto a dezembro de 2010 com duração de 103 dias;
- Ensaio 2: Referente ao monitoramento das respostas fisiológicas de mudas de jatobá após a indução de salinidade em meio hidropônico. Pesquisa realizada entre os meses de agosto à dezembro de 2010, com duração de 106 dias; e
- Ensaio 3: Avaliação dos efeitos da supressão de N, P e K no desenvolvimento de mudas de jatobá cultivadas em areia lavada, em casa de vegetação. Estudo realizado entre os meses de novembro de 2009 a fevereiro de 2010 com duração de 160 dias.

3.1 PROCEDIMENTOS COMUNS AOS ENSAIOS

3.1.1 Localização

O experimento foi desenvolvido em casa de vegetação do Laboratório de Fisiologia Vegetal – LFV, do Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE, Campus Recife, localizado na Rua Dom Manuel de Medeiros s/n, Dois Irmãos - CEP: 52171-900 - Recife/PE (Figura 7).



Figura 7 – Casa de vegetação do LFV/UFRPE.

3.1.2 Tratamentos pré-germinativos

As mudas de jatobá foram produzidas a partir de sementes colhidas em uma única espécie procedente do município de Buíque, Agreste pernambucano (Ensaio 1 e 2).

Para superação da dormência tegumentar e a homogeneidade na germinação das plântulas, as sementes foram submetidas a tratamento com ácido sulfúrico concentrado durante 35 min (Figura 8A), sendo lavadas posteriormente em água corrente durante 20 min (MELO et al., 2004; MOREIRA et al., 2011). Após serem submetidas aos tratamentos pré-germinativos, as sementes foram tratadas com hipoclorito de sódio a 5% durante cinco minutos e depois lavadas em água destilada (DAMIÃO & MÔRO, 2001) seguida de embebição (Figura 8B) em água por 24h (NASCIMENTO, 2009). A semeadura foi realizada em bandejas de polietileno contendo areia lavada como substrato (Figura 8C) sendo as bandejas irrigadas diariamente.

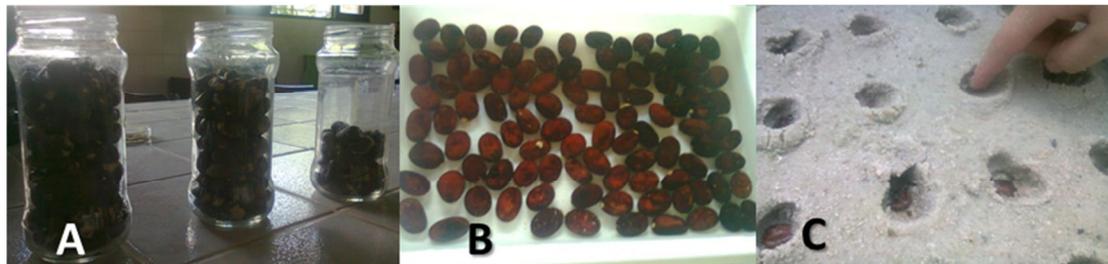


Figura 8 – Tratamentos pré-germinativos de sementes de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A**, escarificação ácida feita com ácido sulfúrico concentrado por 35 minutos; em **B**, embebição das sementes; em **C**, processo de semeadura em areia lavada.

3.1.3 Transplântio e aclimatação

O transplântio das mudas foi realizado ao anoitecer para minimizar fatores de estresse como alta temperatura e luz sobre as plantas. Os processos de retirada e transferência para o local definitivo foi feito com rapidez, priorizando-se a integridade das raízes (Figuras 9A e B).



Figura 9 – Transplântio de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A** e **B**, retirada das mudas das bandejas de germinação; em **C**, avaliações biométricas das mudas; e em **D**, replântio das mudas em local definitivo.

No 30º dia após a sementeira realizaram-se as primeiras avaliações biométricas através da contagem do número de folha e medições (Figura 12C) da altura da planta (cm), do diâmetro do caule (mm) e do comprimento radicular (cm).

3.1.4 Acompanhamento das variáveis climáticas

Foram tomadas medidas da temperatura do ar (T°C) e umidade relativa do ar (UR%) no interior da casa de vegetação diariamente com o auxílio de um termohigrômetro e calculado o déficit de pressão de vapor d'água (DPV), segundo Vianello & Alves (1991).

3.1.5 Variáveis fisiológicas avaliadas

3.1.5.1 Crescimento

Durante o período experimental foram mensuradas semanalmente o número de folhas, a altura da planta (cm) (Figura 10A) e o diâmetro do caule (mm) (Figura 10B). Para a determinação do número de folhas (NF) (Figura 10C), as mesmas foram contadas, quando totalmente expandidas, sendo os dados transformados em $\sqrt{x + 0,5}$, segundo Zar (1999), para realização da análise estatística, entretanto os gráficos foram confeccionados com os valores não transformados. A altura da planta (AP) foi medida com uma trena, baseando-se em uma marca permanente feita no caule a um centímetro do nível do solo até a inserção da folha mais jovem. O diâmetro do caule (DC) foi

aferido com um paquímetro digital de marca Digimess, sempre na região do caule previamente marcada (BENINCASA, 2003).

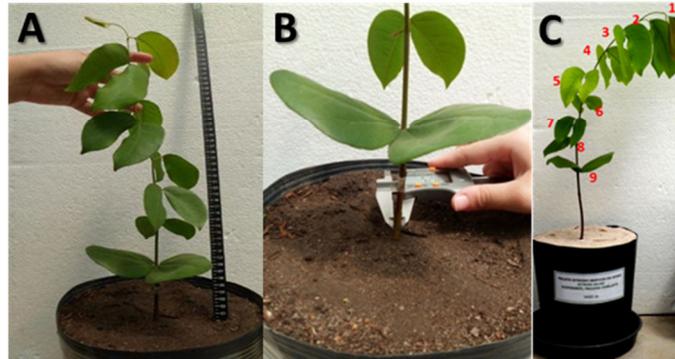


Figura 10 – Avaliação do crescimento em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A**, medição da altura da planta; em **B**, aferição do diâmetro do caule; e em **C**, quantificação do número de folhas.

No final do experimento as plantas tiveram seus órgãos separados em folha, caule e raiz, acondicionados em sacos de papel e levados à estufa de circulação forçada de ar a 65°C até ser verificado peso constante. De posse destes dados foram calculadas a Alocação de Biomassa para as Folhas (ABF), para o Caule (ABC) e para as Raízes (ABR) e determinada a Relação Raiz/Parte Aérea (R/Pa), aplicando-se as fórmulas a seguir (BENINCASA, 1998; 2003):

$$ABF = \frac{BSF}{BST}, \quad ABC = \frac{BSC}{BST}, \quad ABR = \frac{BSR}{BST} \quad \text{e} \quad R/Pa = \frac{BSR}{BSF + BSC}$$

Sendo: BSF= Biomassa Seca das Folhas; BSC= Biomassa Seca dos Caules; BSR= Biomassa Seca das Raízes; e BST= Biomassa Seca Total.

Para a determinação da Área Foliar (AF) foi adotado o método da pesagem de discos foliares descrito por Mielke et al. (1995), utilizando-se um molde com área conhecida, foram destacados discos foliares das porções basal, mediana e apical. Através da área conhecida dos discos foliares destacados, do peso dos mesmos e do peso da folha, tomados através de uma balança analítica foi estimada a área foliar.

A Razão de Área Foliar (RAF) e a Área Foliar Específica (AFE) foram calculadas de acordo com Benincasa (1988; 2003), utilizando-se as seguintes equações:

$$RAF = \frac{AF}{BST} \quad \text{e} \quad AFE = \frac{AF}{BSF}$$

Sendo: AF= Área Foliar; BST= Biomassa Seca Total; e BSF= Biomassa Seca das Folhas.

3.1.5.2 Relações hídricas

Para os ensaios 1 e 2, as relações hídricas foram avaliadas em duas épocas de avaliação: após a constatação do fechamento estomático e, após a reidratação e confirmação da reabertura total dos estômatos. As avaliações ocorreram nictemeralmente⁴ com intervalos de seis horas das 0h às 18h. Já para o ensaio 3, as avaliações foram realizadas aos 50 e 100 dias às 4h (antemanhã) e 12h (meio-dia) em duas épocas de avaliação aos 50 e 100 Dias após a diferenciação (DAD).

Inicialmente priorizou-se a avaliação não destrutiva, utilizando-se um Wiltmeter® (Marconi Equipamentos) (Figura 11A) para a determinação da Pressão de Turgescência Foliar (PTF), segundo metodologia descrita por Calbo et al. (2008; 2010). Para a mensuração, folhas completamente expandidas localizadas no terço médio superior da planta foram pressionadas por uma membrana flexível contra a placa de aplanação (Figura 11B) até que a compressão igualasse à PTF e obstruísse a passagem de ar, condição em que se leu a pressão no manômetro (Figura 11C).

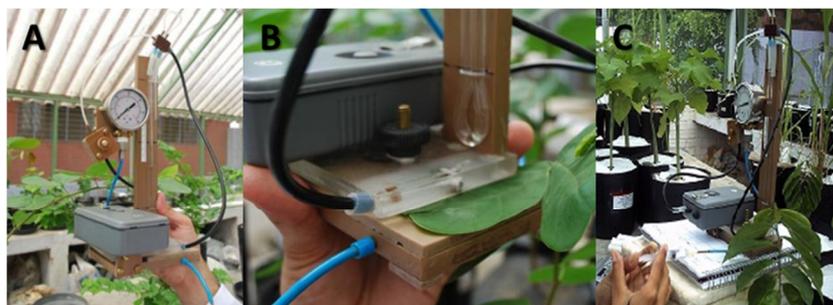


Figura 11 – Medições da pressão de turgescência com um Wiltmeter em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A**, uma visão geral do equipamento; em **B**, compressão das folhas contra uma placa de aplanação feita por uma membrana flexível; e em **C**, realização da análise.

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) (Figura 12) foi avaliado nas mesmas folhas usadas na avaliação da pressão de turgescência foliar utilizando-se uma câmara de pressão de Scholander, modelo 3035 (Soil Mixture Equipment Corp, Santa Barbara, CA, USA), alimentada por gás nitrogênio, onde os valores obtidos em “bar” foram convertidos para “MPa” (SCHOLANDER et al., 1965). Para tanto, as folhas foram destacadas, com o auxílio de uma tesoura,

⁴ Considera-se nictemeral intervalos de medidas no período de 24 h.

rapidamente envolvidas com filme plástico e armazenadas em recipiente refrigerado. Imediatamente após as coletas, as mesmas foram levadas ao laboratório para a realização das medidas do potencial hídrico.

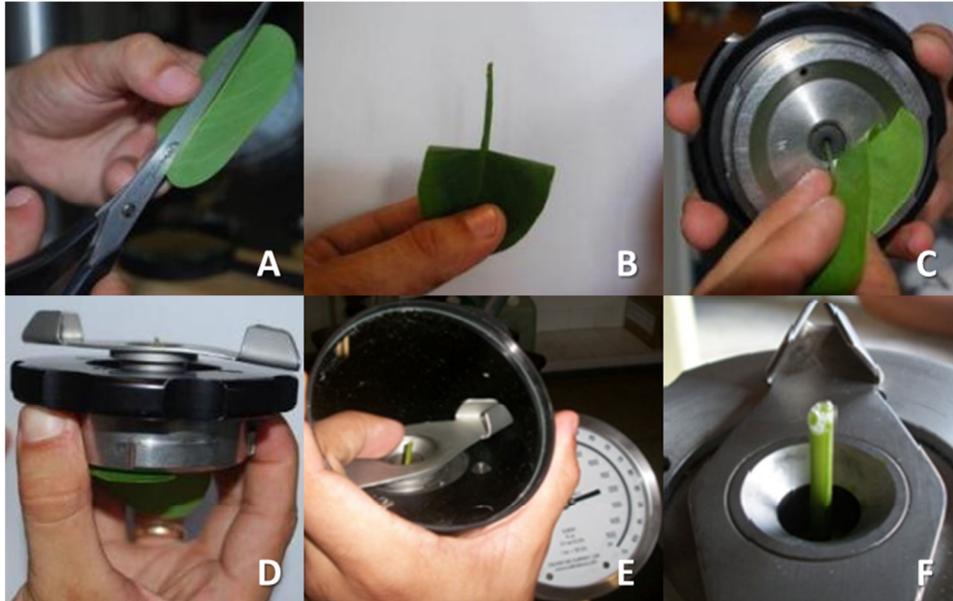


Figura 12 – Determinação do potencial hídrico foliar em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Em **A** e **B**, corte feito para facilitar a entrada da nervura principal no cabeçote de avaliação; em **C** e **D**, a inserção da folha no cabeçote; em **E**, realização da análise e em **F**, visualização da saída da seiva bruta.

A verificação do Teor Relativo de Água (TRA) foi realizada nos folíolos vizinhos aos folíolos utilizados na determinação do Ψ_w seguindo o método descrito por Weatherley (1950). Foram tomadas amostras de seis discos foliares com aproximadamente 1 cm, retirados da região central do limbo sem a nervura central. Os discos foram prontamente pesados para a obtenção do Peso da Biomassa Fresca (PBF). Em seguida, foram colocados em placas de Petri contendo papel de filtro saturado com 5 mL de água deionizada. As placas foram mantidas sob refrigeração por 24 h, e após esse período os discos foram novamente pesados para obtenção do Peso da Biomassa Túrgida (PBT). Por fim, os discos foram levados à estufa de circulação forçada de ar a 65 °C, durante 48 h até atingirem pesos constantes e pesados novamente para a obtenção do Peso da Biomassa Seca (PBS). O TRA foi então calculado através da seguinte fórmula:

$$\text{TRA (\%)} = \frac{\text{PBF} - \text{PBS}}{\text{PBT} - \text{PBS}} \times 100$$

3.1.5.3 Trocas gasosas

Para definição do horário de medição das trocas gasosas foram realizados dois cursos diários realizado das 6 h às 18h em intervalos de duas horas, em dois dias consecutivos. As avaliações ocorreram na folha +2 de mudas regadas diariamente, utilizando-se um analisador portátil de CO₂ a infravermelho (IRGA), ADC, modelo LcPro+ (Figura 13), antes da diferenciação dos tratamentos.

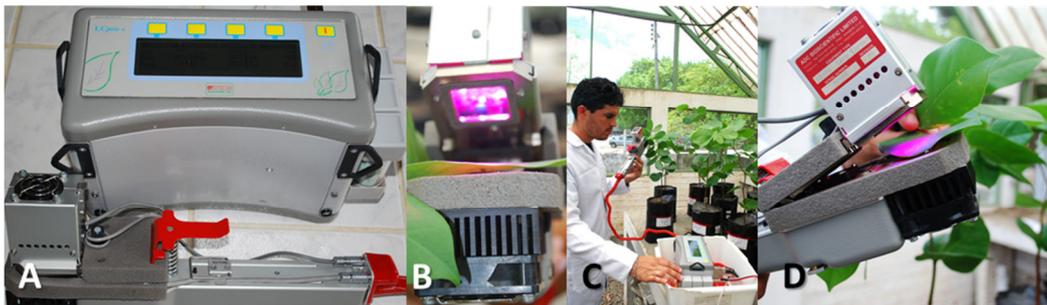


Figura 13 – Monitoramento das trocas gasosas em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) com um analisador portátil de CO₂ a infravermelho (IRGA). Em **A**, equipamento utilizado nas medidas (IRGA); em **B**, canhão de luz artificial e em **C** e **D**, realização das análises de trocas gasosas.

Baseando-se nos resultados observou-se que os valores mais elevados de fotossíntese ($13,77 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) foram registrados entre às 10h e 12h (Figura 14), coincidindo com o momento de maior radiação solar. Onde foram avaliadas a taxa de fotossíntese (A), transpiração (E), Condutância estomática (gs), concentração interna de CO₂ (Ci) e temperatura foliar (Tf), onde a concentração de CO₂ dentro da câmara, a umidade do ar e a temperatura oscilaram conforme as condições do ambiente. De posse dos valores de A e E foi calculada a eficiência instantânea do uso da água (A/E), a eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e a eficiência de carboxilação (A/Ci) baseando-se na equação proposta por Osmond et al. (1980):

$$A/E = \frac{\text{Taxa de assimilação de CO}_2}{\text{Taxa de perdas de H}_2\text{O}}$$

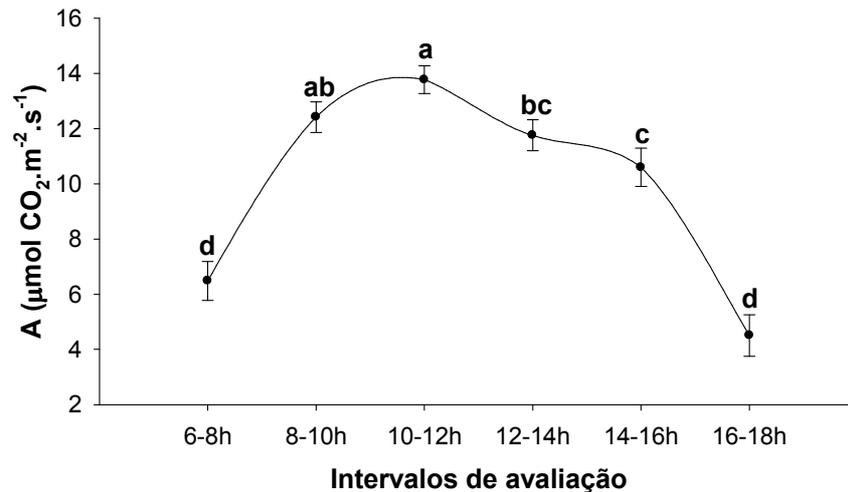


Figura 14 – Curso diário das trocas gasosas de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) regadas diariamente, expresso em valores médios da fotossíntese, realizado das 6h às 18h em intervalos de duas horas, em dois dias consecutivos, realizado antes da diferenciação dos tratamentos hídricos.

Após a confirmação do horário de maior abertura estomática, as demais medições foram realizadas diariamente a partir do 84º e 80º DAS (Dias após a semeadura) para o ensaio 1 (hídrico) e 2 (salino), respectivamente. Já para o ensaio 3 (nutricional) as avaliações ocorreram no 50º e 100º DAD (Dias após a diferenciação).

3.1.5.4 Eficiência quântica do fotossistema II

A eficiência quântica do fotossistema II foi determinada apenas nos experimentos hídrico e salino (Ensaio 1 e 2) nas mesmas folhas utilizadas para a realização das medidas de fotossíntese líquida, com um Fluorômetro de luz modulada, Opti-Sciences, modelo OS – 30 p (Figura 15A). Posteriormente à comprovação do fechamento estomático, em decorrência da supressão hídrica, e após reirrigação e restabelecimento das trocas gasosas.

Com o uso de pinças especiais (Figura 15B), as folhas das plantas foram adaptadas ao escuro por 30 min, para que os centros de reação do FSII adquirissem a condição de “abertos” e a perda de calor fosse mínima. A fluorescência inicial (F_0) foi obtida com luz modulada de baixa intensidade ($< 0,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para não induzir efeito na fluorescência variável. A fluorescência máxima (F_m) foi determinada por um pulso de luz saturante de 0,3 s de duração, com frequência de 20.000 Hz. Essas grandezas (F_0 e F_m) foram obtidas automaticamente pelo equipamento. Já a fluorescência variável

(F_v) foi determinada pela diferença entre F_0 e F_m (Figura 15C). Esse pulso permitiu o fechamento do centro de reação do FSII. Com F_v e F_m foi obtida a relação F_v/F_m (TORRES NETTO & CAMPOSTRINI, 2005).



Figura 15 – Avaliação da eficiência quântica do fotossistema II em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) utilizando-se um Fluorômetro. Em **A**, o equipamento utilizado; em **B**, pinças de adaptadas ao escuro e em **C**, realização das análises.

3.1.5.5 Pigmentos fotossintéticos

As estimativas não destrutivas de clorofila foram expressas em índice SPAD (*Soil Plant Analysis Development*), avaliadas com um medidor portátil de clorofila, Konica Minolta, modelo SPAD-502 (MINOLTA CAMERA Co. Ltd., 1989), realizadas nos limbos medianos de cada folha.

O SPAD é uma ferramenta simples, portátil, de diagnóstico que mede o verde ou a concentração de clorofila relativa de folhas (TORRES NETTO et al, 2005). Permite leituras instantâneas e não destrutivas de uma planta com base na quantificação da intensidade da luz (comprimento de onda de pico: cerca de 650 nm - LED vermelho) absorvida pela amostra de tecido foliar. Um segundo pico (comprimento de onda de pico: cerca de 940 nm - LED infravermelho) é emitido simultaneamente ao LED vermelho para compensar a espessura da folha. Em comparação com os métodos tradicionais, este equipamento pode proporcionar uma economia substancial no tempo, espaço e recursos.

Já para a determinação dos teores de pigmentos fotossintéticos (clorofilas *a*, *b*, *Total*, carotenoides e relação Cl_a/Cl_b) as folhas utilizadas na avaliação do SPAD foram coletadas (Figura 16A), cortadas (Figura 16B) e colocadas em tubos de ensaio com álcool etílico a 95% (Figura 16C), após 48 horas. As leituras (Figura 16D) dos teores de clorofilas *a* e *b*, bem como, dos carotenóides foram realizadas em espectrofotômetro (Biospectro, modelo SP-

220) nos comprimentos de onda de 664 nm, 645 nm e 470 nm, segundo o método de Lichtenthaler e Buschmann (2001). Os valores das leituras foram substituídos nas fórmulas descritas abaixo e a unidade foi expressa em miligrama por grama de biomassa fresca da folha (mg.g^{-1}).

$$\text{Clorofila a } (\mu\text{g/mL}) = 12,25 A_{663,2} - 2,79 A_{646,8}$$

$$\text{Clorofila b } (\mu\text{g/mL}) = 21,50 A_{646,8} - A_{663,2}$$

$$\text{Clorofila total } (\mu\text{g/mL}) = \text{Clo } a + \text{Clo } b$$

$$\text{Carotenóides } (\mu\text{g/mL}) = \frac{1000A_{470} - 1,82 \text{ Cl } a - 85,02 \text{ Cl } b}{189}$$

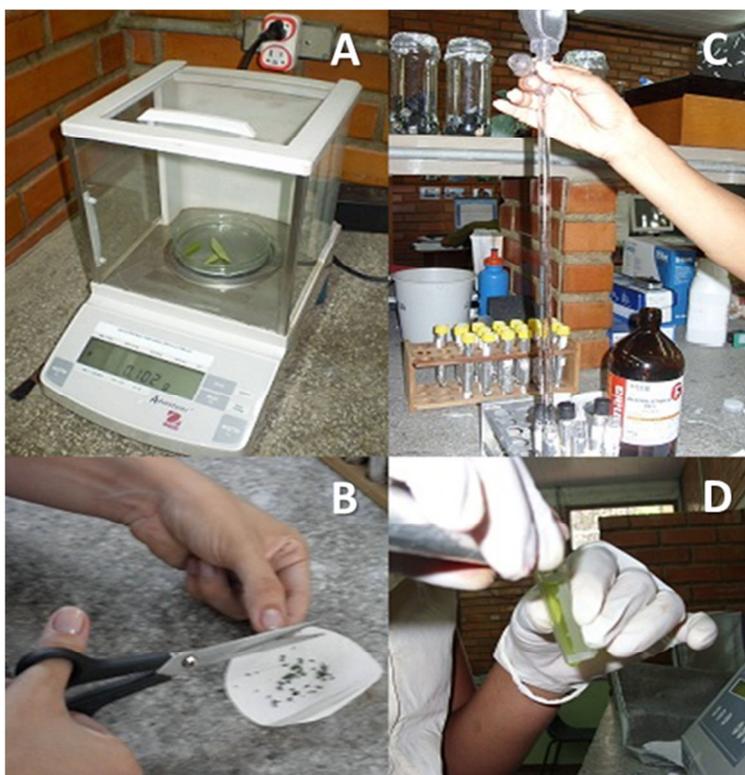


Figura 16 – Determinação dos pigmentos fotossintéticos pelo método destrutivo. Em **A**, a pesagem da biomassa fresca; em **B**, corte da amostra em pequenos pedaços; em **C**, adição do extrator (álcool etílico a 95%) e em **D**, leitura em espectrofotômetro.

3.1.5.6 Solutos orgânicos

Para a quantificação dos solutos orgânicos foi coletado 1 g de folhas e raízes (Figura 17A), onde esse material foi etiquetado, envolto em papel alumínio (Figura 17B) e acondicionado em garrafas térmicas contendo nitrogênio líquido (Figura 17C). Após o congelamento, as amostras foram

armazenadas em ultrafreezer (-80°C) até o preparo dos extratos (Figura 17D; E; F).

Após descongelamento e maceração das amostras, os extratos foram obtidos utilizando-se tampão fosfato de potássio 100 mM, pH 7, contendo EDTA a 0,1 mM. A partir desses extratos foram quantificadas as concentrações de carboidratos solúveis totais, proteína, aminoácidos e prolina livre.

Os carboidratos livres totais foram determinados pelo método de fenol-ácido sulfúrico (DUBOIS et al., 1956) empregando-se a D-(+)-glucose como padrão. Quanto aos teores de proteína, estas foram quantificadas aplicando-se a metodologia da ligação ao corante coomassie brilliant blue (BRADFORD, 1976), utilizando-se albumina sérica bovina como padrão. Já para os aminoácidos, as análises ocorreram aplicando-se o método da ninhidrina (YEMM & COCKING, 1955) tendo a glicina como padrão. Por fim, a concentração de prolina livre foi determinada adotando-se a metodologia da ninhidrina e ácido fosfórico proposta por Bates et al. (1973), tendo a prolina como padrão. As concentrações foram expressas em $\mu\text{mol.g}^{-1}$ biomassa fresca da folha (BFF).



Figura 17 – Protocolo de coleta (A) e armazenamento (B e C) de amostras de folhas e raízes de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). Preparo de extratos utilizados nas determinações de solutos orgânicos (D, E e F).

3.1.6 Análise estatística

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância para detectar possíveis efeitos dos tratamentos sobre as variáveis analisadas (FERREIRA, 2000), utilizando-se o software ASSISTAT (Assistência Estatística, UFCG – Campina Grande) versão 7.6 beta, sendo as médias comparadas entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).

Todas as alterações fisiológicas causadas pela deficiência hídrica foram comparadas com uma condição de referência (Tratamento controle), e, de posse dos resultados normalizados, confeccionou-se um gráfico radar da avaliação global das respostas fisiológicas (SILVA et al., 2010b). As variáveis fisiológicas estudadas foram distribuídas considerando:

Crescimento: Número de folhas (NF), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC); comprimento radicular (CR), biomassa seca das folhas (BSF), biomassa seca dos caules (BSC), biomassa seca das raízes (BSR), biomassa seca total (BST), alocação de biomassa para as folhas (ABF), alocação de biomassa para os caules (ABC), alocação de biomassa para as raízes (ABR), relação raiz/parte aérea (R/Pa), área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF);

Relações hídricas e trocas gasosas: pressão de turgescência foliar (PTF); potencial hídrico foliar (Ψ_w) e teor relativo de água (TRA); fotossíntese (A), transpiração (E), condutância estomática (gs), concentração de CO_2 intracelular (C_i), temperatura da folha (Tf) e eficiência do uso da água (A/E);

Eficiência quântica do fotossistema II e Pigmentos fotossintéticos: F_v/F_m ; índice SPAD (SPAD); clorofila a (Cl_a), clorofila b (Cl_b) clorofila total (Cl_{Total}), carotenoides (Carot), relação clorofila a/b (Cl_a/Cl_b);

Solutos orgânicos: Carboidratos solúveis totais na folha (Car F) e raiz (Car R), proteínas solúveis na folha (Prt F) e raiz (Prt R), prolina livre na folha (Prl F) e raiz (Prl R).

Após normalização dos dados e confecção dos gráficos, realizou-se uma nova análise da variância (WOOLF et al., 2004) onde as variáveis fisiológicas que apresentaram maiores contrastes estatísticos foram marcadas com um asterisco (*). As variáveis marcadas foram agrupadas dando origem ao gráfico **“Descritores fisiológicos em destaque”** sendo remarcadas com dois asteriscos (**)(WOOLF et al., 2004) as variáveis que apresentaram os valores mais expressivos de variâncias dentre as demais.

3.2 ENSAIO I: MONITORAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE JATOBÁ SUBMETIDAS À SUSPENSÃO DE REGA E POSTERIOR REIRRIGAÇÃO

Os procedimentos de localização, tratamentos pré-germinativos, transplântio e aclimatação, acompanhamento das variáveis climáticas, as variáveis fisiológicas avaliadas e análises estatísticas foram realizados de acordo com o exposto no item 3.1 Procedimentos comuns aos ensaios.

Para a realização do ensaio foram selecionadas 36 mudas que aparentavam sanidade e uniformidade biométrica, as mesmas foram transplantadas para sacos plásticos contendo 6 Kg de solo seco oriundo do município de Carpina (Tabela 4), situado na Zona da Mata Norte de Pernambuco (EECAC/UFRPE). Após o transplântio, as mudas permaneceram

Tabela 4 – Características físicas e químicas de uma amostra do solo, argissolo amarelo distrocoeso, procedente da Estação Experimental de Cana-de-Açúcar do Carpina - EECAC da UFRPE, coletada a uma profundidade de 0-20 cm. A análise foi realizada na AGROLAB – Análises Ambientais Ltda.

Atributos	0-20 cm
Químicos	
Condutividade elétrica	0,83 dS m ⁻¹
pH (água – 1:2,5)	5,6
pH (KCl – 1:2,5)	4,0
Ca ²⁺	0,81 cmol _c kg ⁻¹
Mg ²⁺	0,41 cmol _c kg ⁻¹
Na ⁺	0,32 cmol _c kg ⁻¹
N	1.800 g mg kg ⁻¹
P	41 mg kg ⁻¹
K ⁺	0,06 cmol _c kg ⁻¹
Al ³⁺	3,10 cmol _c kg ⁻¹
Matéria orgânica	38,27 g kg ⁻¹
Físicos	
Porosidade total	45%
Densidade aparente	1,42 g cm ⁻³
Densidade real	2,58 g cm ⁻³
Areia	69,1 g kg ⁻¹
Silte	10,4 g kg ⁻¹
Argila	20,5 g kg ⁻¹
Classificação textural	Franco argilo arenoso
Retenção de umidade	
Umidade em 1,5 MPa	14%
Umidade em 0,03 MPa	18,9%
Água útil	4,9%

por 54 dias sob rega diária (período de aclimação), perfazendo 84 dias após a semeadura (DAS) que é o período aproximado das mudas serem levadas ao campo, momento em que as mudas apresentavam altura média de 55,3 cm.

Ao término do período de aclimação, as mudas foram submetidas à supressão da irrigação, simulando uma situação de estiagem e para evitar a perda excessiva de água do solo por evaporação, as superfícies dos sacos foram cobertas com circunferências de plástico.

3.2.1 Delineamento experimental

Para a diferenciação e manutenção dos tratamentos hídricos foi necessário determinar a Capacidade de Pote (CP) aplicando-se a metodologia descrita por Souza et al. (2000). Os tratamentos hídricos foram monitorados através da pesagem diária dos vasos, utilizando-se uma balança (marca Filizola, com capacidade para 15 Kg) para a reposição do volume da água transpirada apenas nas plantas do tratamento Controle que foram mantidas a 100% da CP durante todo o período experimental, aplicando-se a seguinte fórmula:

$$CP = PSU - PSS$$

Sendo: CP = Capacidade de Pote; PSS = Peso do Solo Seco; PSU = peso do solo úmido

A diferenciação dos tratamentos ocorreu após a supressão hídrica dando-se início ao monitoramento diário das trocas gasosas. Por ocasião do fechamento estomático, oito repetições do tratamento Controle e oito repetições do tratamento supressão de rega (SR) foram submetidas às avaliações das variáveis fisiológicas e posterior coleta. O restante das plantas (oito repetições do tratamento controle e oito repetições do tratamento SR) foram reirrigadas a 100% da CP, mantendo-se a rega até o final do experimento, onde as plantas do tratamento SR formaram o tratamento reirrigado (R) (Figura 18).

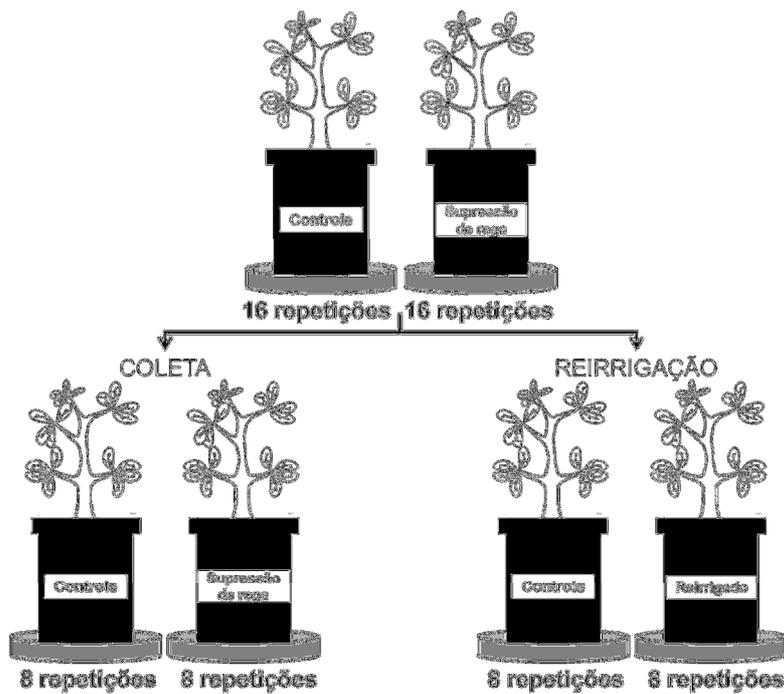


Figura 18 – Esquema das coletas realizadas no experimento.

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado em arranjo fatorial 3 x 2, composto por **três tratamentos hídricos** (controle (C) – regado diariamente, supressão de rega (SR) e reirrigado (R)) e **duas épocas de avaliação**: na ocasião do fechamento estomático (12º dia após a diferenciação (DAD) dos tratamentos) e após a reidratação do tratamento SR (19º DAD), com oito repetições (Figura 14).



Figura 19 – Distribuição ao acaso, das mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas à supressão de rega.

3.3 ENSAIO II: AVALIAÇÃO DOS EFEITOS DA SALINIDADE SOB O COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE *Hymenaea courbaril* L. CULTIVADAS EM MEIO HIDROPÔNICO

Os procedimentos de localização, tratamentos pré-germinativos, transplântio e aclimação, acompanhamento das variáveis climáticas, as variáveis fisiológicas avaliadas e análises estatísticas foram realizados de acordo com o exposto no item 3.1, procedimentos comuns aos ensaios.

3.3.1 Transplântio e aclimação

Para a realização do ensaio, 60 plântulas foram transferidas para um sistema hidropônico composto por recipientes com capacidade para 35 L de solução nutritiva (Tabela 5) de Hoagland e Arnon (1950) a ½ força, submetidas a aeração artificial feita por um sistema de bombas de aquário (Figura 20). Após a transferência de 10 plantas para cada recipiente, as mudas foram aclimatadas por 50 dias, perfazendo um total de 80 dias após a semeadura.

Tabela 5 – Composição química da solução nutritiva completa N° 2 sugerida por Hoagland e Arnon (1950).

Solução estoque (Mol L⁻¹)	Volume
NH ₄ H ₂ PO ₄	1 mL
KNO ₃	6 mL
Ca (NO ₃) ₂	4 mL
MgSO ₄	2 mL
Solução Fe – EDTA (*)	1 mL
Solução de micronutrientes (**)	1 mL

(*) Solução de Fe – EDTA: Dissolver 29,5 g de EDTA (Sal dissódico) em 700 mL H₂O destilada. Em seguida dissolver 24,9 g de FeSO₄. 7H₂O na solução de EDTA. O Arejar uma noite ao abrigo da luz e completar a 1 L de água.

(**) Em 1L: 2,86 g de H₃BO₃; 1,81 g de MnCl₂. 4H₂O; 0,22 g de ZnSO₄. 7H₂O; 0,08 g CuSO₄. 5H₂O; e 0,02 g H₂MoO₄. H₂O.



Figura 20 – Vista de parte do sistema hidropônico utilizado na montagem do experimento salino.

3.3.2 Delineamento experimental

O delineamento implantado foi inteiramente casualizado em arranjo fatorial 3 x 2, composto por **três tratamentos salinos**: Controle (solução nutritiva sem adição de NaCl), Estresse moderado (adição de 50 mM de NaCl) e Estresse severo (adição de 100 mM de NaCl) e **duas épocas de avaliação**: na ocasião do fechamento estomático (45° DAD) e após a constatação da abertura estomática do tratamento 100 mM de NaCl (66° DAD), com 20 repetições para cada tratamento.

Após o período de aclimação foram adicionados à solução nutritiva os percentuais de NaCl. Este procedimento foi realizado em quatro etapas, onde foram adicionados 25 mM de NaCl por dia até que as soluções atingissem as salinidades correspondentes a cada tratamento. Semanalmente foi realizado o monitoramento da condutividade elétrica utilizando-se um condutímetro digital da marca *Soil Control*, onde as soluções (pH 7,0) preparadas foram substituídas quinzenalmente. A aferição da CE da solução contida em cada recipiente (Figura 24) comprovou que as plantas submetidas aos tratamentos 50 mM e 100 mM foram cultivadas nas CE de 5,5 dS m⁻¹ e 8,5 dS m⁻¹, respectivamente.



Figura 21 – Monitoramento da condutividade elétrica em experimentos com mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas à salinidade.

Vale ressaltar que após o fechamento estomático das plantas do tratamento 100 mM, 10 repetições de cada tratamento foram submetidas às avaliações das variáveis fisiológicas e posterior coleta de material vegetal para as análises laboratoriais. As raízes das plantas restantes foram lavadas (50 e 100 mM) para a retirada da solução salina e em seguida as mesmas foram mantidas a 1 dS m⁻¹ até o final do experimento.

3.3.3 Avaliação dos solutos inorgânicos

Além da avaliação dos solutos orgânicos apresentadas no item 3.1 (Procedimentos comuns aos ensaios) foram realizadas a determinação de Na⁺, Cl⁻ e K⁺ a partir da biomassa seca das folhas, caules e raízes moídos em moinho de facas tipo Willey. Para a quantificação dos teores de Na⁺ e K⁺ a matéria seca moída foi submetida à digestão nitroperclórica e posteriormente realizadas as análises por fotometria de chama de emissão, seguindo o proposto por Malavolta et al. (1989) e Bezerra Neto e Barreto (2011). Para a quantificação dos teores de Cl⁻ foi adotado o método de Mohr, utilizando-se de titulometria com nitrato de prata (MALAVOLTA et al., 1989).

3.4 ENSAIO III: SUPRESSÃO DE N, P E K E SEUS EFEITOS NO COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE JATOBÁ

Os procedimentos de localização, transplântio e aclimatação, acompanhamento das variáveis climáticas, as variáveis fisiológicas avaliadas e análises estatísticas foram realizados de acordo com o exposto no item 3.1, procedimentos comuns aos ensaios.

3.4.1 Tratamentos pré-germinativos

As mudas de jatobá foram produzidas a partir de sementes colhidas em uma única espécie procedente do município de Garanhuns, Agreste pernambucano. Para superação da dormência tegumentar e a homogeneidade na germinação das plântulas, as sementes foram escarificadas com o auxílio de uma lixa ferro nº 36 de acordo com o proposto por Carvalho (2003).

3.4.2 Transplântio e aclimatação

Para a realização do ensaio, 24 plântulas foram transplântadas para vasos de polietileno contendo 9 Kg de areia lavada como substrato em um sistema de rega com solução nutritiva completa (Tabela 5) a ½ força (HOAGLAND & ARNON, 1950) e água destilada em dias alternados. O período de aclimatação foi de 30 dias, perfazendo 60 dias após a semeadura (DAS).

3.4.3 Delineamento experimental

O delineamento adotado foi inteiramente casualizado composto por **4 tratamentos**: Solução Nutritiva Completa (SNC); supressão de Fósforo (-P); de Nitrogênio (-N) e de Potássio (-K), com 6 repetições selecionadas ao acaso (Tabela 6).

Após a diferenciação (60 DAS) as plantas passaram a receber apenas as soluções preparadas de acordo com os tratamentos supracitados por um período de 100 DAD dos tratamentos. A manutenção dos tratamentos nutricionais foi realizada através da aplicação da solução nutritiva específica e

água destilada em dias alternados, nos vasos correspondentes até a drenagem da solução.

Tabela 6 – Composição química da solução nutritiva completa e soluções modificadas para experimentos com supressão de Nitrogênio (-N), Fósforo (-P) e Potássio (-K) sugeridas por Hoagland e Arnon (1950).

Solução estoque (Mol L⁻¹)	Completa	- N	- P	-K
NH₄H₂PO₄	1 mL	-	-	1 mL
KNO₃	6 mL	1 mL	6 mL	-
Ca (NO₃)₂	4 mL	-	4 mL	4 mL
MgSO₄	2 mL	2 mL	2 mL	-
K₂SO₄	-	5 mL	-	-
KH₂PO₄	-	1 mL	-	-
CaCl₂	-	4 mL	-	-
Mg (NO₃)₂	-	-	-	2 mL
(NH₄)₂SO₄	-	-	0,5 mL	2 mL
NaNO₃	-	-	-	2 mL
Solução Fe – EDTA (*)	1 mL	1 mL	1 mL	1 mL
Solução de micronutrientes (**)	1 mL	1 mL	1 mL	1 mL

(*) Solução de Fe – EDTA: Dissolver 29,5 g de EDTA (Sal dissódico) em 700 mL H₂O destilada. Em seguida dissolver 24,9 g FeSO₄. 7H₂O na solução de EDTA. O Arejar uma noite ao abrigo da luz e completar a 1 L de água.

(**) Em 1L: 2,86 g de H₃BO₃; 1,81 g de MnCl₂. 4H₂O; 0,22 g de ZnSO₄. 7H₂O; 0,08 g CuSO₄. 5H₂O; e 0,02 g H₂MoO₄. H₂O.

3.4.4 Trocas gasosas

A avaliação foi realizada apenas ao término do estudo (100 DAD) e além das variáveis descritas no item 3.1 foram avaliadas a eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e a eficiência de carboxilação (A/Ci), obtidas a partir dos valores de A, gs e Ci: a segundo metodologia proposta por Osmond et al. (1980):

$$A/gs = \frac{\text{Taxa de assimilação de CO}_2}{\text{Taxa de perdas todos os gases}} \quad \text{e} \quad A/Ci = \frac{\text{Taxa de assimilação de CO}_2}{\text{Concentração interna de CO}_2}$$

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 ENSAIO I: MONITORAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE JATOBÁ SUBMETIDAS À SUSPENSÃO DE REGA E POSTERIOR REIRRIGAÇÃO

4.1.1 Acompanhamento das variáveis climáticas

O registro dos dados climáticos (Figura 22) evidenciou que durante o período experimental a temperatura do ar (T_{ar}) média foi de 31,52 °C variando de 25,8 °C a 41,9 °C, sendo mais elevadas nos horários de maior intensidade luminosa. A umidade relativa do ar (UR) média foi de 50,51% variando de 31% a 81%. Já o DPV médio foi de 2,31 kPa variando de 0,63 a 4,12 kPa, onde os valores mais elevados foram observados nos instantes em que a T_{ar} assumiu os maiores valores e em resposta contrária, a UR apresentou seus menores valores.

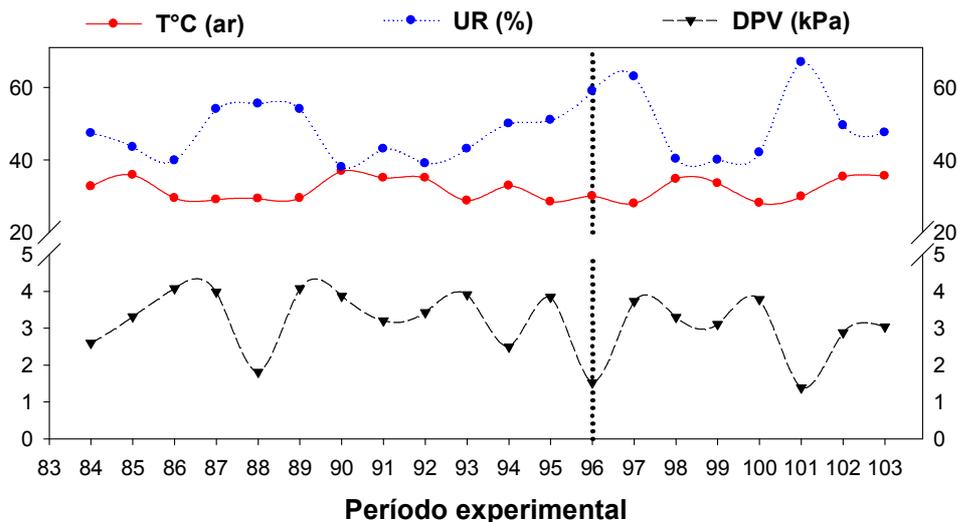


Figura 22 – Comportamento diário das variáveis climáticas: temperatura do ar (T_{ar}), umidade relativa do ar (UR) e o déficit de pressão de vapor (DPV), no interior da casa de vegetação, após a diferenciação dos tratamentos hídricos. A linha vertical pontilhada indica o momento do fechamento estomático.

De acordo com os resultados encontrados no presente estudo pode-se afirmar que nos momentos de maior demanda evaporativa, quando foram registrados os valores mais elevados de DPV (2,5 a 4,12 kPa), as plantas sofreram deficiência hídrica causada pela atmosfera, além da deficiência hídrica causada pela falta de água no solo, o que intensificou a ação dos efeitos do estresse hídrico. Sobre este comportamento, Pimentel (2004), afirmou que a absorção de água pelas raízes não supre a demanda

evaporativa (mecanismo hidropassivo⁵), imposta pelo DPV_{ar} , ocasionando o fechamento estomático, parcial ou total, em plantas adaptadas e/ou dessecação excessivo em plantas não adaptadas.

O mesmo autor ressalta a importância do monitoramento das variáveis climáticas e afirma que o DPV do ar é uma grandeza obtida a partir da T_{ar} (°C) e a UR (%), atribuindo-se ao mesmo influência direta em diversos processos fisiológicos da planta, como o controle da transpiração, regulação na absorção de água pela raiz e ascensão de água via vasos xilemáticos.

4.1.2 Curso diário das trocas gasosas e monitoramento do comportamento estomático

Fotossíntese (A) - Baseando-se no horário de maior abertura estomática obtida no curso diário, os resultados da fotossíntese (Figura 23I) revelam que 24 h após a suspensão da rega é possível verificar reduções nas taxas de fixação de CO_2 , contudo a restrição hídrica só começa a afetar significativamente essas taxas a partir do 3º dia após a diferenciação (DAD) dos tratamentos hídricos, onde essas reduções (95,6% em relação ao tratamento C) se intensificam até o 12º DAD, quando ocorreu o fechamento estomático (média de $0,01 \mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$). Um fato que merece ser destacado é o comportamento fotossintético diferenciado apresentado pelas plantas do tratamento supressão de rega no 6º DAD e 10º DAD, haja vista que as mesmas apresentaram valores superiores de fotossíntese em relação aos dias anteriores (5º DAD e 9º DAD, respectivamente). Esse comportamento deve-se às condições ambientais mais amenas apresentadas nesses dias que ocasionou a redução do DPV, possibilitando um aumento da fotossíntese nas plantas do tratamento supressão de rega, mesmo sem haver reirrigação.

Apesar desse comportamento, o fechamento estomático foi inevitável. Entretanto, 24 h após a reirrigação (13º DAD), observou-se uma sensível recuperação fotossintética nas plantas que estavam sob supressão de rega, embora ainda fossem evidenciadas diferenças estatísticas entre os tratamentos Reirrigado e Controle. Com o passar dos dias, as plantas do tratamento

⁵Taiz e Zeiger (2013) - Ocorre em função da alta demanda evaporativa do ar quando a perda evaporativa de água para a atmosfera supera a reposição pela água vinda das células epidérmicas adjacentes.

Reirrigado mantiveram os valores de fotossíntese estabilizados e no 7º dia após a reirrigação (19º DAD) foram verificadas similaridades estatísticas entre os tratamentos Controle e Reirrigado.

Calbo e Moraes (1997), monitorando plantas de buriti (*Mauritia flexuosa* L.) sob supressão hídrica e posterior reirrigação, comentam que plantas de buriti (*Mauritia flexuosa* L.) recuperam suas taxas de fotossíntese líquida cinco dias após a reirrigação. Os mesmo autores monitorando plantas de açai (*Euterpe oleracea* Mart.) submetidas às condições supracitadas observaram recuperação das trocas gasosas 14 dias após a reirrigação das plantas do tratamento sem rega (CALBO & MORAES, 2000). Para os referidos autores, o tempo de recuperação da fotossíntese após um período de estresse severo é indicado para a avaliação fisiológica de uma determinada espécie quando submetidas a estresses ambientais.

Para diversos autores, uma das primeiras linhas de defesa do vegetal ante a perda da turgescência é o fechamento estomático, e o mesmo pode ser ativado antes de haver reduções na quantidade de água existente na folha (YORDANOV et al., 2000; LARCHER, 2004; PIMENTEL, 2004; TAIZ & ZEIGER, 2013).

Transpiração (E) - Avaliando a transpiração (Figura 23II) percebe-se um comportamento similar ao da fotossíntese, onde foram verificadas reduções a partir do 3º DAD, culminando com redução de 91,8% no 12º DAD, quando ocorreu o fechamento parcial dos estômatos. Contudo, diferentemente da fotossíntese, a recuperação da transpiração nas plantas do tratamento Supressão de rega aconteceu mais rapidamente, sendo observada 24 h (13º DAD) após a reirrigação. Cabe salientar que após a constatação do fechamento estomático foram visualizados perda de turgescência das folhas (murcha), no entanto não houve queda ou amarelecimento das folhas e após a reidratação as mesmas mantiveram-se aparentemente saudáveis em relação às demais.

Como a rega foi mantida até o final do período experimental, em algumas ocasiões (14º DAD, 15º DAD, 17º DAD e 19º DAD), esses valores apresentaram-se maiores que os do tratamento Controle. Nascimento (2009), trabalhando com mudas de *Hymenaea courbaril* L. cultivadas sob quatro níveis

contrastantes de água, confirma os resultados encontrados no presente trabalho para esta variável. O referido autor afirma que o estresse hídrico reduziu a transpiração das plantas sob estresse severo (25% da CP) na ordem de 81% quando comparadas com as plantas do tratamento Controle.

Nogueira et al. (1998a), estudando a transpiração de três espécies da caatinga, *Senna martiana* (Benth), *Parkinsonia aculeata* (L.) e *Senna occidentalis* (L.), observaram que a transpiração foi interrompida após 20 dias de suspensão de rega. Os autores observaram reduções na transpiração das plantas submetidas a déficit hídrico em todos os níveis de estresse (moderado, semi-moderado e severo) quando comparado ao tratamento controle. Os autores atribuem essa redução aos diferentes níveis de água que estão disponíveis as plantas, acarretando diferentes respostas por parte dos vegetais, sendo o fechamento estomático uma forma de evitar a perda excessiva de água nas horas de maior demanda evaporativa.

O mesmo foi observado por Silva et al. (2003a) em plantas jovens de craibeira (*Tabebuia aurea* Manso Benth. & Hook.f.), tamboril (*Enterolobium contortisiliquum* Vell.) e sabiá (*Mimosa caesalpinifolia* Benth.) cultivadas sob 50% da capacidade de campo. Já Silva et al. (2008) estudando as respostas estomáticas de mudas de aroeira (*Schinus terebinthifolius* Raddi) sob estresse hídrico observaram que o fechamento estomático ocorreu aos 11 dias depois da aplicação dos tratamentos nas plantas submetidas a 25% da CP. Os autores atribuem essas respostas aos diferentes níveis de tolerância à seca apresentados por cada espécie, ao estágio de crescimento das plantas, bem como a duração e intensidade da escassez de água as quais as plantas foram submetidas.

Pimentel (2004) verificou que a transpiração é diretamente proporcional ao DPV de água na atmosfera, e por ser um dos processos no sistema solo-planta-atmosfera que possui resposta instantânea, atribui-se a transpiração o controle do movimento estomático e a absorção de água. Além do DPV, a taxa de transpiração pode variar em função da quantidade de radiação absorvida pela folha, do fluxo de energia dissipada, assim como a dimensão da folha e velocidade do vento, sendo uma das variáveis de interesse no estudo do comportamento ecofisiológico de plantas (ANGELOCCI, 2002).

Condutância estomática (gs) - apresentou um comportamento intermediário entre a fotossíntese e a transpiração (Figura 23III), onde a principal característica desta variável foi o retardamento na diminuição dos seus valores, que só ocorreu no 4º DAD. Assim como as variáveis mencionadas anteriormente, a interrupção da condutância foi observada no 12º DAD, todavia a similaridade estatística com o tratamento controle só ocorreu quatro dias após a reirrigação (16º DAD).

Calbo e Moraes (2000) afirmam que plantas de açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) iniciam a recuperação da condutância no 8º dia após a reirrigação, atingindo os valores das plantas irrigadas no 14º dia. Para Mansfield e Davies (1985) e Mcdermit, 1990, a lentidão no reestabelecimento da condutância estomática após um período de déficit hídrico é atribuída à alta concentração de ácido abscísico (ABA) acumulado durante o estresse hídrico. A recuperação completa só ocorre quando a concentração de ABA diminui até a sua estabilização. O tempo gasto para esta estabilização varia em função da intensidade e da duração do agente estressor ao qual a planta foi submetida (BENGTON et al., 1977; JONES, 1998; CHAVES et al., 2003).

Concentração interna de CO₂ (Ci) - Dentre as variáveis envolvidas com as trocas gasosas, a concentração interna de CO₂ (Figura 23IV) apresentou as menores variações no período experimental. Apesar de depender diretamente da condutância estomática, a restrição da gs só afetou a Ci a partir do 7º DAD, havendo um súbito aumento no 12º DAD, culminando com o fechamento estomático.

Pesquisas revelam que em plantas sob estresse severo é observado um ligeiro aumento na concentração de CO₂ no interior da célula (Ci), mesmo após o fechamento dos estômatos (CALBO et al., 1997; RONQUIM, 2005). Isso ocorre devido às reações de descarboxilação, advindas dos processos de respiração celular, proporcionando o aumento da Ci o que explica os resultados encontrados no presente trabalho. Entretanto, em situação de estresse severo, a ausência de água impossibilita a fixação desse carbono, haja vista que a mesma atua diretamente nos processos fotossintéticos, doando elétrons (fotólise da água) para a realização da fase fotoquímica (processo denominado limitação não estomática), sendo a sua presença condição *sine qua nom* para

geração de ATP e NADPH, imprescindíveis nos processos de fixação bioquímica do carbono (PIMENTEL, 1998; CORNIC, 2000; LAWLOR, 2002).

Eficiência do uso da água (A/E) - Dentre todas as variáveis de trocas gasosas estudadas pode-se afirmar que a eficiência do uso da água (A/E) foi a menos afetada pela deficiência hídrica (Figura 23V), uma vez que, mesmo após a supressão da rega, os valores se mantiveram superiores ao tratamento Controle, em várias situações (1°DAD, 2°DAD, 3°DAD, 4°DAD, 5°DAD, 6°DAD, 7°DAD, 9°DAD, 10°DAD e 11°DAD).

Como a A/E é a razão entre a fotossíntese e a transpiração, os aumentos podem ser atribuídos ao fato da transpiração ser mais afetada pela deficiência hídrica que a fotossíntese o que aumenta a relação A/E, fato corroborado por Chaves e Oliveira (2004), que afirmaram que na fase inicial de estabelecimento do déficit hídrico, a transpiração decresce mais rápido que a fotossíntese, o que causa elevação na A/E. Como ambas variáveis (A e E) são diretamente influenciadas pelo DVP é correto afirmar que, no presente trabalho, as elevadas taxas de DPV causaram maior saída de moléculas de água da folha e provocaram deficiência no abastecimento de água desde os vasos terminais do xilema até as células-guarda (PIMENTEL, 2004; NOGUEIRA et al., 2005).

Nesses termos é correto afirmar que no presente trabalho, as elevadas taxas de DPV causaram maior saída de moléculas de água da folha e provocaram deficiência no abastecimento de água desde os vasos terminais do xilema até as células-guarda (rota mesofilo/epiderme) (TYREE & YIANOULIS, 1980; EL-SHARKAWY & COCK, 1984; TORRES NETTO & CAMPOSTRINI, 2005).

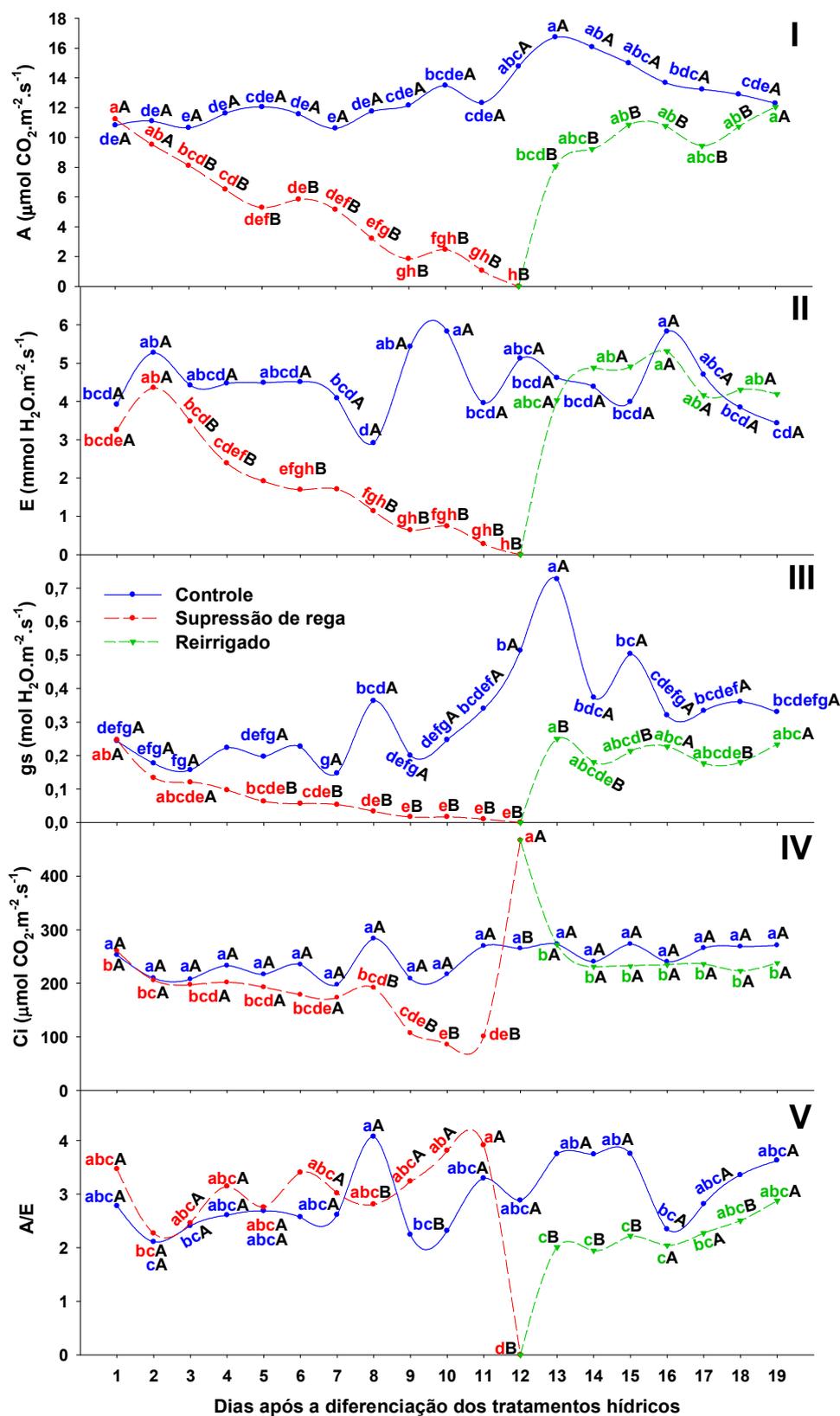


Figura 23 – Fotossíntese (A), Transpiração (B), Condutância estomática (C), Concentração interna de CO_2 (D) e Eficiência do uso da água (E) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo. Letra maiúscula e pretas comparam os tratamentos hídricos e letras minúsculas azuis, vermelhas e verdes comparam as plantas do tratamento controle, supressão de rega e reirrigado. Onde médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.

4.1.3 Avaliação nictemeral das relações hídricas

Pressão de Turgescência Foliar (PTF) - De acordo com as análises estatísticas, as avaliações da pressão de turgescência foliar só apresentaram diferenças entre os tratamentos controle e supressão de rega na primeira coleta (Figura 24A), com reduções na ordem de 38,5%, 36,8% e 32,2%, às 0, 6 e 18 h, respectivamente, o que comprova a recuperação do *status* hídrico das plantas do tratamento reirrigado (Figura 24D).

Quanto aos horários de avaliações observam-se reduções significativas entre às 12 h e os demais horários apenas nas plantas do tratamento C. Tal fato merece ser destacado, haja vista que mesmo sob irrigação plena foram evidenciados valores mais negativos de PTF quando comparadas às plantas do tratamento SR. Isso aconteceu em função da alta taxa de demanda transpiracional encontrada nesse horário, originada pelos elevados valores de DPV (4,12 kPa; Figura 22). Como o suprimento hídrico das plantas do tratamento C era satisfatório, as mesmas permaneceram com os estômatos abertos acarretando uma perda abrupta da turgescência celular e consequente diminuição da PTF.

Nota-se que esse comportamento se repete na segunda coleta, tanto nas plantas do tratamento C quanto nas do R, e em ambos os casos a recuperação da PTF foi reestabelecida às 18 h. No entanto, os valores de PTF avaliados nas plantas do tratamento SR, não apresentaram diferenças estatísticas entre os horários de avaliação na 1ª primeira coleta. Isso ocorreu em virtude da escassez hídrica, que diminuiu o turgor celular e acarretou o fechamento estomático. Como a condutividade hidráulica dos tecidos depende diretamente da transpiração, a PTF foi anulada pela desidratação dos tecidos foliares, fato evidenciado por Calbo (2010) em estudos com a PTF.

Potencial hídrico foliar (Ψ_w) - Dentre as variáveis de relações hídricas estudadas no presente trabalho, o potencial hídrico (Figura 24B e E) foi a que apresentou os valores mais contrastantes entre os tratamentos e horários de avaliação. Independente das coletas, as plantas dos tratamentos controle e reirrigado se comportaram de maneira similar, sendo os valores mais negativos verificados às 12 h. Como esperado, o Ψ_w das plantas cultivadas sob supressão de rega foi severamente afetado pela imposição do déficit hídrico,

apresentando reduções de aproximadamente 7,5x; 7,4x; 3,5x e 5,7x às 0h, 6h, 12h e 18h respectivamente, quando comparado ao tratamento Controle. Apesar dessas reduções, vale ressaltar que valores mais elevados do Ψ_w foram determinados durante a noite (0 h e 18 h) quando as temperaturas mais baixas reduziram o DPV da atmosfera e, assim, o fluxo de água da planta para a atmosfera (transpiração) foi o mais baixo do dia, possibilitando a reidratação máxima da planta (NOBEL, 1999; PIMENTEL, 2004). Fato que justifica a realização de avaliações nectimerais das relações hídricas, pois as mesmas podem servir como importante ferramenta na compreensão de como determinada espécie utiliza os recursos hídricos disponíveis e como as variações ambientais afetam este comportamento fisiológico (TATAGIBA et al., 2007).

Assim como visto na avaliação da PTF (Figura 24D), as mudas de jatobá se mostraram eficientes na recuperação do *status* hídrico, mesmo após um período de 12 dias de restrição hídrica. Outros resultados similares aos encontrados na presente pesquisa foram obtidos por Cairo (1992), Leles et al., (1998) e Nascimento (2009), estudando a ecofisiologia de plântulas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas a estresse hídrico. Os autores asseguram que em avaliações do Ψ_w em plantas submetidas a estresse severo é comum atingir valores inferiores a $-3,0$ MPa para a referida espécie e que dentre as diversas variáveis fisiológicas existentes, o Ψ_w foi o melhor indicador fisiológico de evidencia da ação dos tratamentos hídricos.

Teor Relativo de Água (TRA) - As avaliações do TRA mostram que o estresse hídrico (tratamento Supressão de rega) causou reduções na turgescência foliar das plantas de jatobá, na primeira coleta, apresentando reduções na ordem de 30,9%, 36,8%, 41,2% e 28,1% às 0 h, 6 h, 12 h e 18 h, respectivamente, quando comparado ao tratamento Controle (Figura 24C). De forma semelhante ao apresentado nas avaliações de PTF e Ψ_w , 7 dias após a reirrigação (Figura 24F) foi possível verificar a reidratação dos tecidos foliares, onde as plantas do tratamento reirrigado igualaram-se estatisticamente as do controle.

De maneira geral, os resultados assemelham-se aos obtidos por Cairo (1992) e Nascimento (2009), trabalhando com a mesma espécie, onde os autores afirmam ter encontrado baixos valores de TRA em plantas cultivadas

sob 25% da capacidade de campo (estresse severo). O último autor verificou que plantas de *Hymenaea courbaril* L. apresentaram correlação positiva ($r = 0,947$) entre o Ψ_w e o TRA em situação de seca.

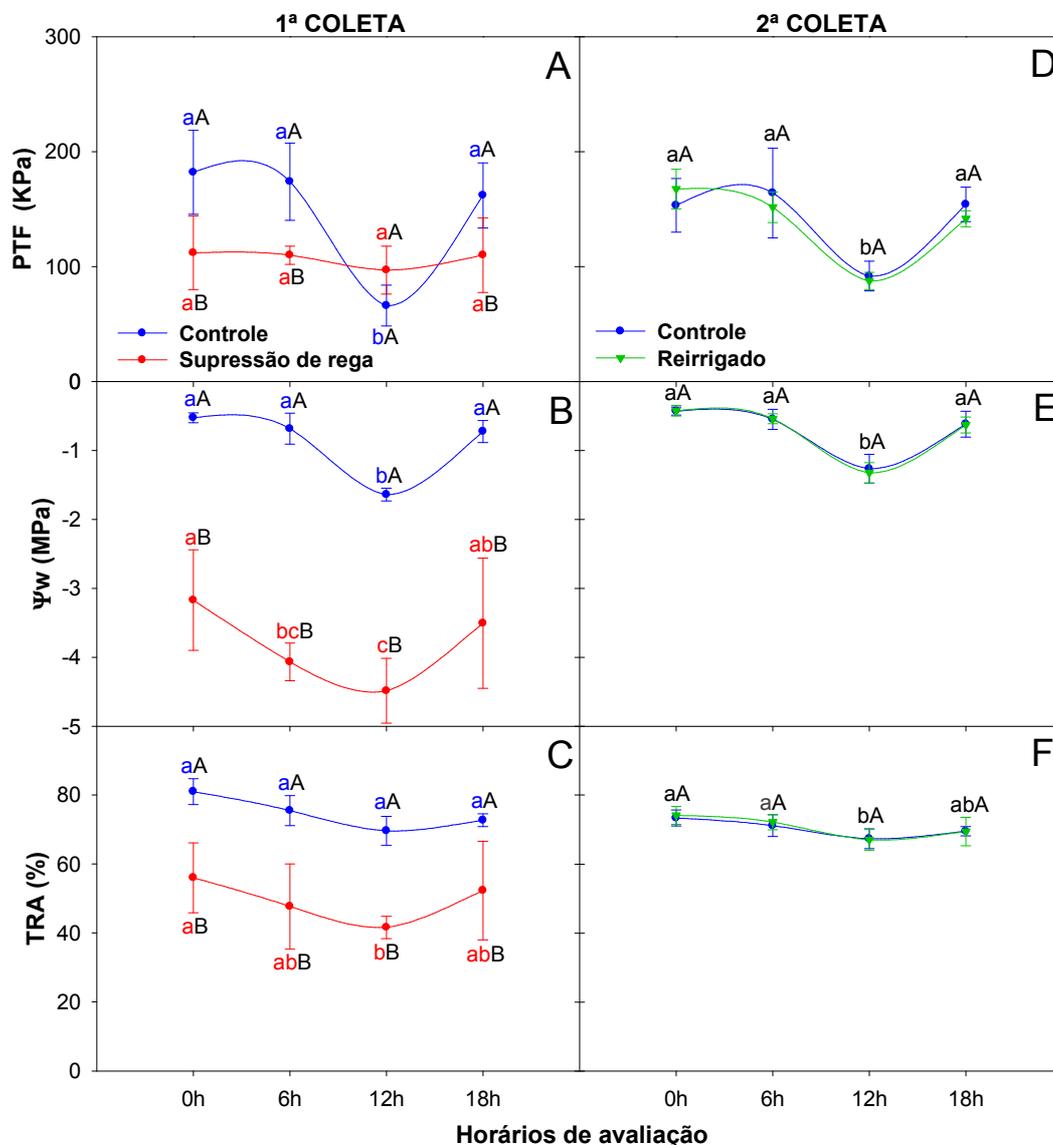


Figura 24 – Pressão de Turgescência Foliar (A e D), Potencial Hídrico Foliar (B e E) e Teor Relativo de Água (C e F) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo, nos horários de 0, 6, 12 e 18h; em duas coletas. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos hídricos em cada coleta e letras minúsculas azuis, vermelhas e verdes comparam as plantas do tratamento controle, supressão de rega e reirrigado. Onde médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.

4.1.4 Eficiência quântica do FSII e Pigmentos fotossintéticos

Eficiência quântica do fotossistema II (Fv/Fm) - Avaliando-se a relação Fv/Fm (Figura 25A), nota-se que a seca reduziu (Fv/Fm= 0,66) a fluorescência da clorofila quando comparadas as plantas regadas diariamente (Fv/Fm= 0,81), o que comprometeu significativamente ($P < 0,05$) a realização da fase fotoquímica

da fotossíntese. Este fato é atribuído à falta de água, haja vista os elétrons utilizados na geração de ATP e NADPH_2 são oriundos da reação de fotólise da água (Reação de Hill) e a escassez prolongada de água impossibilita o transporte de elétrons (LIU et al., 2011; TAIZ & ZEIGER 2013). No entanto, após a reidratação a F_v/F_m foi reestabelecida atingindo valores similares aos obtidos pelas plantas sob rega diária.

Machado Filho et al. (2006) afirmam que o declínio da relação F_v/F_m é um bom indicador do dano fotoinibitório quando plantas estão sujeitas à seca e que em situações normais as plantas apresentam valores superiores a 0,75. Em contrapartida, Lemos Filho et al. (2004) estudando a fluorescência da clorofila em duas espécies de árvores leguminosas, *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) e *Cassia ferruginea* Schrad (Schrad.), não consideram a relação F_v/F_m como sendo uma variável adequada para o estudo de tolerância à seca das espécies. Fato corroborado por Ribeiro et al. (2004) estudando a fluorescência da clorofila de três espécies arbóreas tropicais (*Croton floribundus* Spreng., *Astronium graveolens* Jacq. e *Esenbeckia febrifuga* Juss.).

Já para o índice SPAD (Figura 25B), o estresse aplicado não foi suficiente para evidenciar alterações estatísticas entre os tratamentos estudados. Pesquisas recentes indicam uma estreita relação entre a concentração de clorofila na folha e conteúdo de N foliar, o que faz sentido, uma vez que o N é o constituinte das moléculas de Rubisco (TORRES NETO et al., 2005).

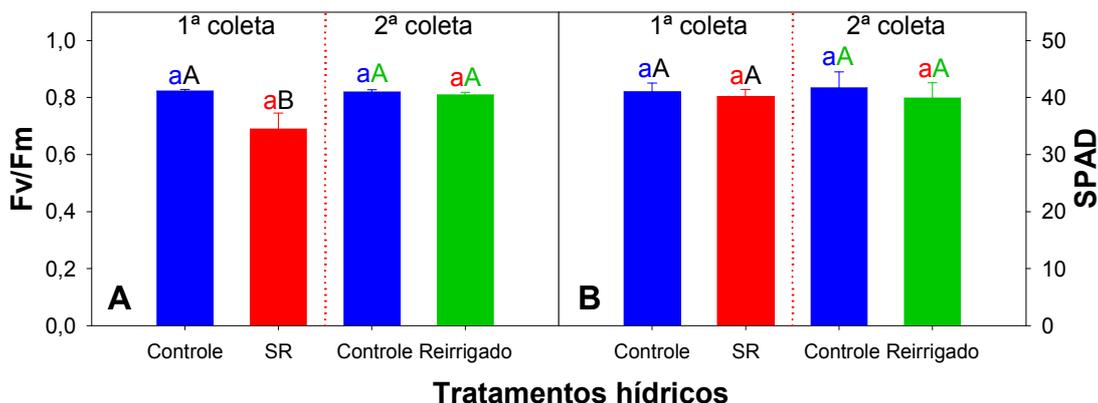


Figura 25 – Eficiência quântica do fotossistema II (A) e Índice SPAD (B) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento supressão de rega (SR) e reirrigado. Onde médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.

Pigmentos fotossintéticos - Os teores de clorofila *a* (Figura 26A), clorofila *b* (Figura 26B), clorofila total (Figura 26C) e carotenóides (Figura 26D) apresentaram um comportamento similar, onde se observou que a supressão hídrica promoveu incrementos significativos ($P < 0,01$) nas variáveis analisadas. Esses incrementos foram de 16,2%, 41,1%, 32,2% e 22,6% para clorofila *a*, *b* e total e carotenoides, respectivamente em relação ao tratamento controle. Uma possível explicação para esse aumento pode estar ligada a maior área da amostra utilizada para fazer as análises, uma vez que após a desidratação dos tecidos houve uma contração das paredes celulares, sendo necessário mais material vegetal o que pode ter aumentado a quantidade de moléculas de clorofila por área.

Trabalhando com plantas de *Pongamia pinnata* (L.) submetidas a diferentes intervalos de irrigação, Nautiyal et al. (1996) verificaram aumento no teor de clorofila *a*, *b* e total, no entanto, após 30 dias de suspensão da rega foi observada uma drástica redução nesses teores. Os autores sugerem que a referida espécie é capaz de sobreviver e manter-se fotossinteticamente ativa em condições moderadas de déficit hídrico, contudo condições mais severas promovem efeitos adversos sobre o teor de clorofila.

Na relação $Cl\ a/Cl\ b$ (Figura 26E) não foram verificadas diferenças significativas entre as plantas do tratamento C e SR, no entanto constatou-se, na segunda coleta, que as plantas do tratamento C apresentaram maiores valores quando comparadas as do tratamento R. Sobre essa relação, Lichtenthaler e Wellburn et al. (1983) afirmam que ambas as clorofilas são componentes das membranas dos cloroplastos e normalmente ocorrem na razão de aproximadamente 3 para 1, relação que também aconteceu na presente pesquisa.

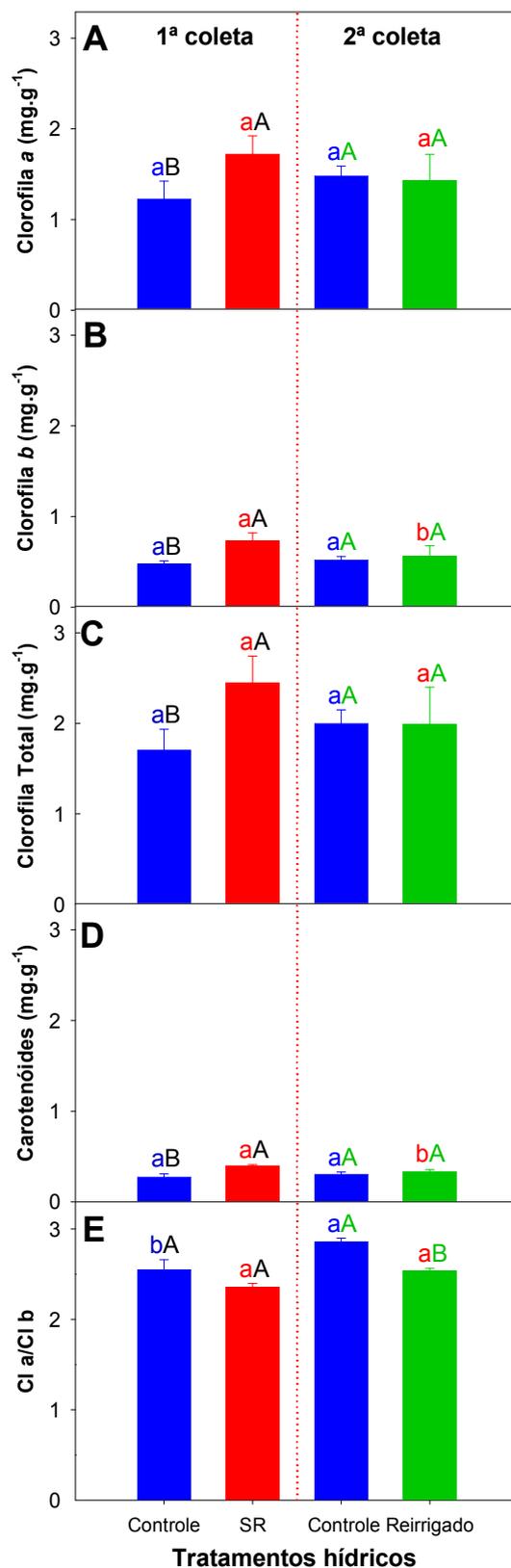


Figura 26 – Quantificação dos teores de pigmentos fotossintéticos em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento supressão de rega (SR) e reirrigado. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey

4.1.5 Monitoramento do crescimento

Crescimento - A supressão de rega afetou de forma altamente significativa ($P < 0.01$) o crescimento das mudas de jatobá. No momento da diferenciação dos tratamentos hídricos, constatou-se similaridade estatística em todas as variáveis analisadas e com o passar dos dias, o tempo de exposição e a intensidade do estresse restringiram o crescimento das mudas.

A falta de água restringiu o crescimento das plantas em altura (Figura 27A), diâmetro do caule (Figura 27B) e número de folhas (Figura 27C), sendo observadas, na ocasião do fechamento estomático, reduções de 11,3%, 9,1% e 27,1% em relação às plantas do tratamento controle, respectivamente.

Um fato que merece ser destacado é que, mesmo após a supressão da rega, as plantas não interromperam seu crescimento, corroborando com os resultados encontrados por Nascimento et al. (2011) ao avaliar o crescimento de mudas de *Hymenaea courbaril* L. cultivadas sob quatro regimes de irrigação. Os autores afirmam que o número de folhas foi a variável de crescimento mais afetada pelo estresse, no entanto apesar da sensível diminuição nos ritmos de crescimento, as plantas continuaram a crescer.

Segundo Cairo (1992), a redução ou a interrupção dos ritmos de crescimento é a primeira consequência fisiológica que as plantas submetidas a estresse hídrico sofrem e isso ocorre devido à redução na diferenciação celular, influenciada pela restrição hídrica imposta pelo tratamento adotado.

Ainda sobre o tema, comportamento similar ao obtido no presente estudo foi observado por Silva e Nogueira (2003b) estudando o efeito do estresse hídrico sobre o crescimento de quatro espécies lenhosas. As autoras afirmaram que mudas de *Mimosa caesalpinifolia* (Benth.), *Prosopis juliflora* e *Tabebuia aurea* (Manso Benth. & Hook.f.) apresentaram reduções no crescimento em virtude da ação do estresse hídrico.

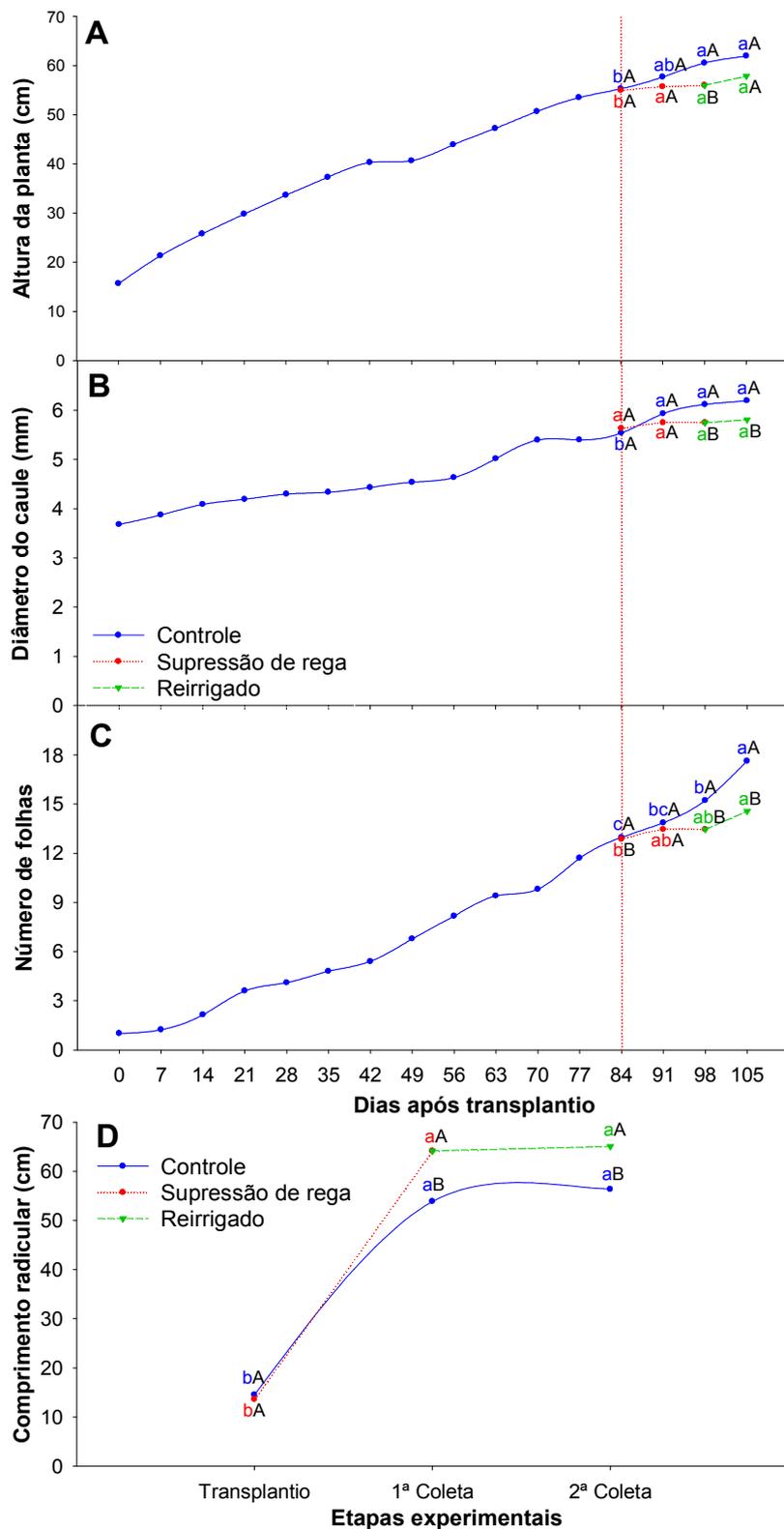


Figura 27 – Altura da planta (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C) e comprimento radicular (D) de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de água no solo. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos hídricos e letras minúsculas azuis, vermelhas e verdes comparam as plantas do tratamento controle, Supressão de rega e Reirrigado, respectivamente. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey. A linha pontinha vermelha indica o momento da diferenciação dos tratamentos hídricos.

Após a reirrigação, as plantas aceleraram o seu crescimento apresentando uma sensível recuperação em todas as variáveis biométricas, destacando-se a rápida emissão de folhas novas. Contudo essas recuperações foram insuficientes para igualar estatisticamente o crescimento das plantas sob rega diária. Avaliando o crescimento de plantas de Nim indiano (*Azadirachta indica* A. Juss) sob suspensão de rega e posterior reirrigação Martins et al. (2010), verificaram que as plantas do tratamento reirrigado iniciaram recuperação no 30º DAD.

O crescimento radicular (Figura 27D) foi a única variável biométrica estimulada pela deficiência hídrica, onde as plantas apresentaram um incremento de 15,5% nas raízes em relação ao tratamento controle (56,4 cm). Vários estudos relatam que o aprofundamento radicular é uma característica comum às plantas tolerantes a seca. Os estudos mais famosos são os desenvolvidos por Turner (1986) que classifica esse comportamento como um *mecanismo de tolerância à seca com alto potencial de água nos tecidos*, onde as plantas evitam à seca através do aprofundamento das raízes, para extração de água de camadas mais profundas do solo, no intuito de manter suas funções fisiológicas em ordem, o que explica o acréscimo no desenvolvimento radicular, mesmo em situação hídrica adversa, verificado no presente estudo.

Produção e alocação de biomassa seca - Exceto para a produção de Biomassa Seca do Caule (BSC – Figura 28B) e Total (BST – Figura 28D) as variáveis, Biomassa Seca das Folhas (BSF – Figura 28A), das Raízes (BSR – Figura 28C), Alocação de Biomassa (AB – Figura 28E) e Relação Raiz/Parte Aérea (R/Pa – Figura 28F) não foram afetadas pela ação do estresse hídrico.

Um fato interessante é que mesmo apresentando maiores valores de comprimento radicular (Figura 27D), as plantas do tratamento supressão de rega não obtiveram maior peso para as mesmas (raízes finas). Indicando que todo o investimento na partição e alocação de fotoassimilados foi destinada ao aumento da exploração do solo pelas raízes, na tentativa de aumentar a captação de água.

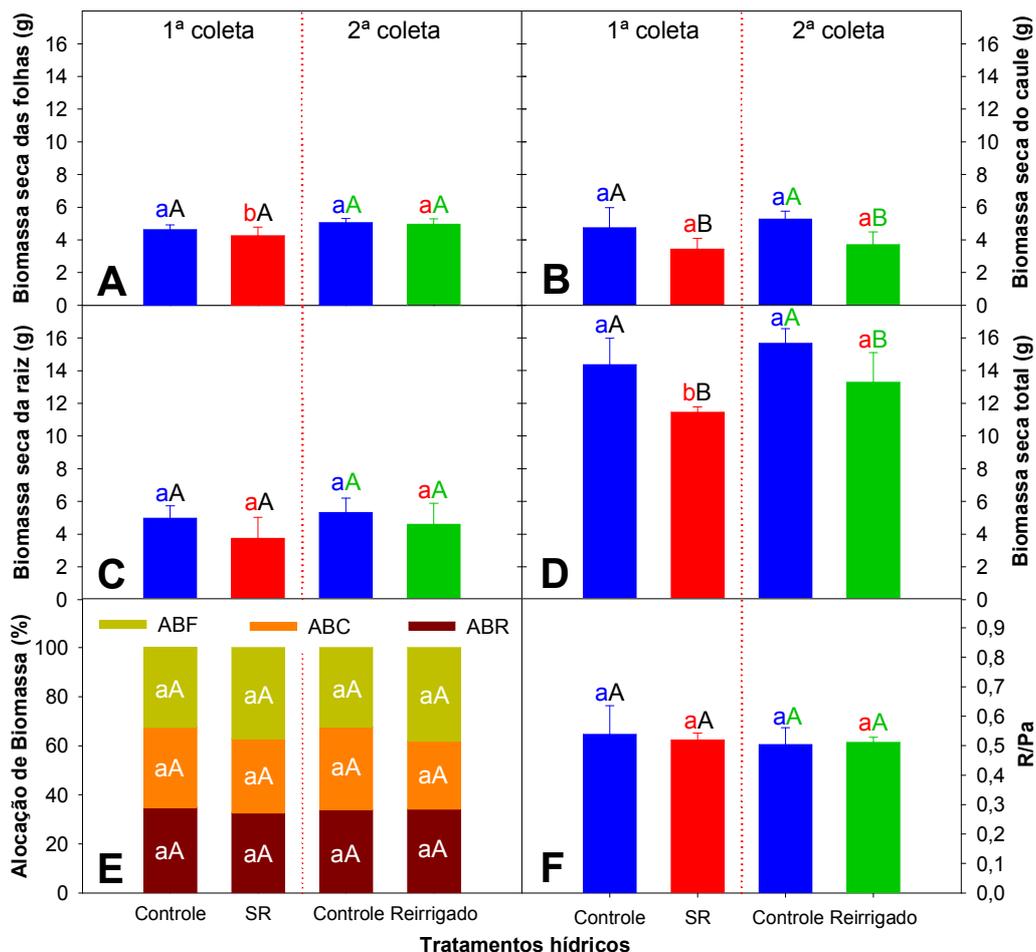


Figura 28 – Biomassa Seca das Folhas (BSF – A), dos Caules (BSC – B), das Raízes (BSR – C), Total (BST – D), Alocação de Biomassa (AB – E) e Relação Raiz/Parte Aérea (R/Pa – F) de mudas de jatobá sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento Supressão de Rega (SR) e Reirrigado, respectivamente. Para a AB, letras maiúsculas comparam a alocação de biomassa para cada órgão e minúsculas comparam os tratamentos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.

Griffiths e Parry (2002) sugeriram que a redução da produção de biomassa seca, em plantas sujeitas a estresse hídrico, se torna mais visível à medida em que a exposição ao estresse é mais prolongada. O que explica o comportamento ocorrido no presente estudo, haja vista que tempo de exposição ao estresse (12° DAD) não foi suficiente para causar reduções significativas em tais variáveis. Fato que justifica a realização de avaliações de produção de biomassa, independentemente de serem verificadas reduções no crescimento em experimentos com temática de crescimento.

Aidar et al. (2002) e Santos (2002), estudando *Hymenaea courbaril* var. *Stilbocarpa*, encontraram valores que se assemelham aos encontrados neste

estudo. Os autores afirmam que mesmo em condições adversas de luminosidade, concentração de CO₂ e deficiência hídrica as baixas taxas de crescimento apresentadas pela espécie, foram verificadas taxas de translocação e acúmulo de fotoassimilados mais eficiente. Já Lovelock et al. (1998), estudando o crescimento de espécies arbóreas tropicais submetidas a restrições hídricas, complementam que de acordo com o grupo sucessional da espécie, os valores de alocação de biomassa apresentaram similaridade estatística, independente dos tratamentos hídricos, principalmente nas espécies secundárias tardias e climácicas, como é o caso do jatobá, que se enquadra com espécie climácica na sucessão ecológica (LORENZI, 1998; 2002; CARVALHO 2003).

Quanto à relação raiz/parte aérea, Cairo (1992) e Leles et al. (1998), também estudando mudas de *Hymenaea courbaril* L. submetidas a diferentes disponibilidades de água no solo, atribuem tal equilíbrio à lentidão no crescimento apresentado pela espécie.

Área Foliar - Apesar de provocar redução na ordem de 12,1% e 8,9%, o estresse aplicado foi insuficiente para causar alterações significativas na AF (Figura 29A) e RAF (Figura 29C), respectivamente. Já para a AFE (Figura 29B), o tratamento controle apresentou a maior média com 166,9 cm², quando comparado ao tratamento supressão de rega (redução de 29,6%). Dessa forma, pode-se afirmar que a redução da AFE pode ser atribuída, ao menos em parte, à diminuição na emissão de novas folhas que ocasionou baixos valores de AF e BSF (Figura 28A) nas plantas submetidas ao estresse, variáveis utilizadas no cálculo da AFE.

Estudando a área foliar de mudas de *Hymenaea courbaril* L. cultivadas em diferentes níveis de água Nascimento et al. (2011), encontraram reduções significativas apenas na AF, os autores atribuíram esse comportamento ao tempo de exposição ao estresse. Já em *Enterolobium contortisiliquum* Vell., Silva e Nogueira (2003 b) evidenciaram que a restrição hídrica promoveu abscisão foliar, ocasionando redução na AF, RAF e AFE, diferente dos resultados de AF e RAF verificados nesse estudo.

Já Silva et al. (2010b) trabalhando com *Erythrina velutina* Willd. cultivadas em quatro níveis de água afirmam que, sob efeito de estresse

severo, a referida espécie apresenta reduções na AF e AFE, no entanto essas reduções não foram suficientes para causar reduções na RAF, no entanto no presente trabalho não foram verificadas diferenças estatísticas na avaliação da AF. Cairo (1992) e Lovelock et al. (1998) estudando espécies florestais lenhosas também verificaram alterações na AF, RAF e AFE e afirmaram que a área foliar é extremamente afetada pela quantidade de água disponível no solo.

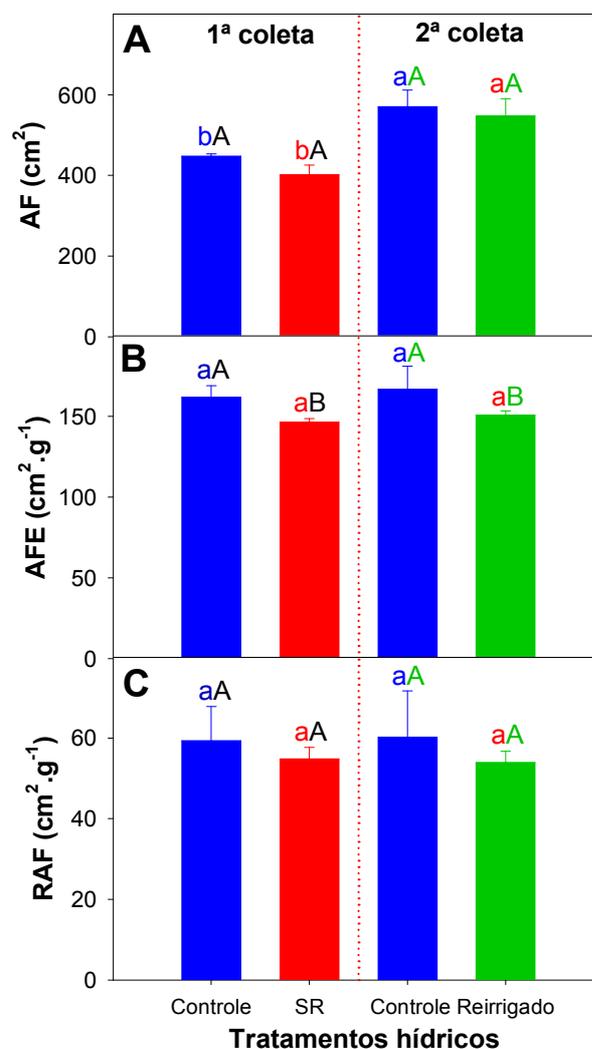


Figura 29 – Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e Razão de Área Foliar (RAF) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) cultivadas sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento Supressão de Rega (SR) e Reirrigado, respectivamente. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.

Ellswort et al. (1995), Van Volkenburgh (1999) e Larcher (2004) em seus estudos asseguram que o desenvolvimento foliar está diretamente relacionado à AF podendo estar associada à redução na emissão ou ao tamanho das

folhas, conseqüentemente a área de captação de luz, as reações fotossintéticas e as trocas gasosas são severamente influenciadas.

Por fim, Figueirôa et al. (2004) atestam que a AF de uma planta é determinada pela disponibilidade de água, a qual as plantas estão submetidas, sendo maior em ambientes úmidos e menores em ambientes áridos, o que justifica as diferenças encontradas na presente pesquisa, uma vez que a AFE das plantas cultivadas foi significativamente afetada pela restrição hídrica. Tal característica é vista como um importante mecanismo de tolerância à seca, pois minimiza as perdas excessivas de água sendo observada em vegetais sob déficit hídrico como uma das características xeromórficas (VILLAGRA & CAVAGNARO, 2006),

4.1.6 Quantificação dos solutos orgânicos

De maneira geral nota-se que todos os solutos orgânicos estudados foram afetados ($P < 0,01$) pela ação da deficiência hídrica, sendo verificado o reestabelecimento de todas as variáveis após a reidratação, tanto nas folhas quanto nas raízes. Os resultados evidenciaram que houve decréscimo nos teores de carboidrato (30,2%; Figura 30A) e de proteína (62,3%; Figura 30C) nas folhas das plantas submetidas à supressão de rega. No entanto, o estresse hídrico propiciou maior acúmulo nos demais solutos estudados (aminoácido e prolina, nas folhas e carboidrato, aminoácido e prolina nas raízes).

Os teores de aminoácido (Figura 30E) e prolina livre (Figura 30G) na folha foram aumentados em 2,4 x e 40 x, respectivamente, após a indução da seca. Comportamento similar foi observado nas raízes, onde os valores de carboidratos (Figura 30B), proteínas (Figura 30D), aminoácidos (Figura 30F) e prolina (Figura 30H) apresentaram incremento de 1,7x, 1,4x, 2,5x e 13x, respectivamente.

Dentre os vários solutos avaliados em estudos abordando o comportamento fisiológico de plantas, a prolina é apontada como um aminoácido indicador de sensibilidade ao estresse hídrico, considerada uma variável confiável para o estudo de contrastes fisiológicos. Além do papel na regulação osmótica, atua na proteção das membranas contra os efeitos nocivos das temperaturas extremas e altas concentrações de íons inorgânicos.

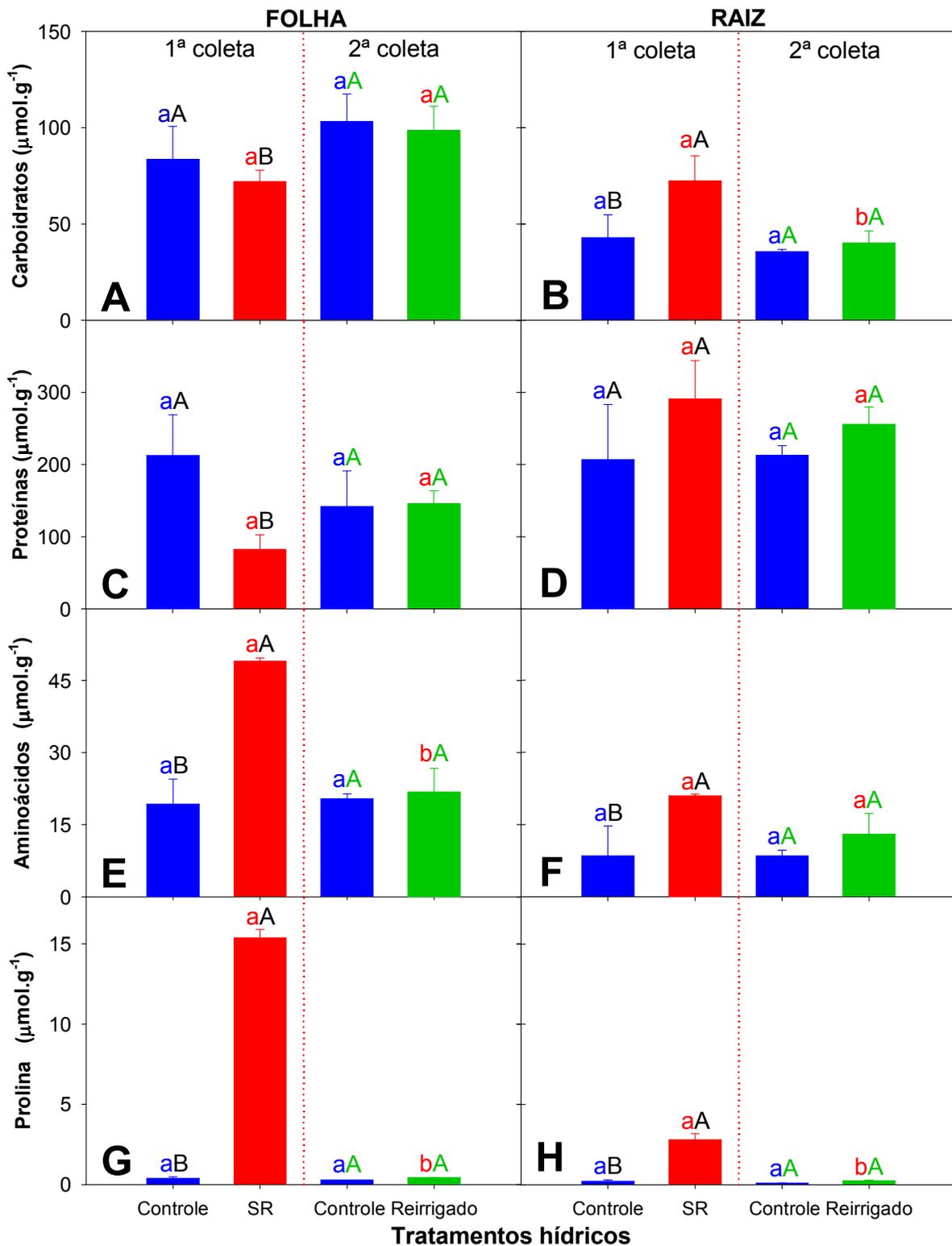


Figura 30 – Valores médios dos teores de carboidratos solúveis totais, proteínas solúveis e prolina livre em folhas (A, C e E, respectivamente) e raízes (B, D e F, respectivamente) de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) cultivadas sob diferentes níveis de água no solo, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas **pretas** e **verdes** comparam os tratamentos hídricos, assim como letras minúsculas **azuis** comparam as plantas do tratamento controle e **vermelhas** comparam as plantas do tratamento Supressão de Rega (SR) e Reirrigado, respectivamente. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.

Wyn e Gorham (1983) atestaram que o acúmulo de prolina não pode ser apontado como um fator de resistência e sim um indicador de tolerância adquirida, uma vez que em diversos experimentos foi verificado o aumento de prolina nas células das plantas classificadas tolerantes, fato que não aconteceu nas plantas tidas como não tolerantes. Em contrapartida, Ashraf e Foolad (2007) destacaram que a acumulação de prolina pode também ser interpretada como sintoma de danos causados na planta pelo estresse.

Os resultados de solutos orgânicos corroboram com os obtidos por Nascimento (2009) trabalhando com a mesma espécie sob quatro níveis de rega, onde o referido autor afirmou que plantas de *Hymenaea courbaril* L. realizam o ajustamento osmótico quando submetidas a estresse hídrico severo.

Reportando a literatura, observa-se que diversos autores (MORGAN, 1984; HOPKINS, 1995; NOGUEIRA et al., 1997; 2001; IYER & CAPLAN, 1998; SAMUEL et al., 2000; WHITE et al., 2000; CHAVES et al., 2003; VILLADSEN et al., 2005; LARCHER, 2004; LEE et al., 2008; BEN AHMED et al., 2009; HESSINI et al., 2009; LIU et al., 2011) relatam ajustamento osmótico em espécies florestais submetidas à deficiência hídrica severa.

Essa característica propicia o aumento na capacidade de tolerar períodos curtos de seca, uma vez que facilita a extração de água do solo, por diferença de concentração, mantendo as células túrgidas e os estômatos abertos para a realização das trocas gasosas mesmo em ambientes com baixa disponibilidade hídrica (AYELE et al., 2001; CHAVES et al., 2003; LIU et al., 2011).

No entanto, os resultados do presente estudo sugerem que as plantas de jatobá não se ajustaram osmoticamente, uma vez que os referidos acúmulos de substâncias não promoveram a elevação da turgescência foliar, comprovado pelos baixos valores de TRA (Figura 24). Dessa forma, o acúmulo de solutos orgânicos (Figura 30) e pigmentos fotossintéticos (Figura 26) nas folhas devem-se à perda de turgescência celular, somado a isso, há indícios que o aumento nos teores de aminoácidos e prolina, nas folhas e raízes, sejam decorrentes da proteólise (degradação de proteína), um efeito deletério da deficiência hídrica sobre as folhas.

4.1.7 Avaliação global das respostas fisiológicas

As análises dos dados através da representação global das respostas fisiológicas revelaram que os solutos orgânicos (Figura 31D) seguido das relações hídricas e trocas gasosas (Figura 31B) são as variáveis mais recomendadas para a detecção de sensibilidade ao estresse hídrico em mudas de jatobá.

Quanto às variáveis, observou-se que a Área Foliar (AF) e a Biomassa Seca de Caule (BSC) e de Raiz (BSR), para o **crescimento**; o Potencial hídrico foliar (Ψ_w) em todos os horários de avaliação (0h, 6h, 12h e 18h), para as **relações hídricas**; a Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs) nas **trocas gasosas**; e os teores de Proteínas solúveis na Folha (Prt F), Aminoácido na Folha (AA F) e Raiz (AA R) e Prolina livre na Folha (Prl F) e Raiz (Prl R) para os **solutos orgânicos** foram indicados como os descritores fisiológicos em destaque (Figura 31E). No entanto, ao analisar o desempenho das variáveis em conjunto, recomenda-se a avaliação do potencial hídrico foliar nos horários de 0h, 6h e 18h e principalmente a Prolina livre na Folha (Prl F) e Raiz (Prl R).

Trabalhando com mudas de *Hymenaea courbaril* L. sob estresse hídrico, Nascimento (2009) recomenda a avaliação do potencial hídrico antemanhã (entre 0 e 6h) e os solutos orgânicos, especialmente a prolina, como as variáveis fisiológicas que melhor indicam contrastes fisiológicos entre os tratamentos hídricos estudados, recomendando as mesmas para estudos futuros com a referida espécie.

Em síntese, observou-se que após a supressão da rega houve um maior crescimento em extensão das raízes, acúmulo de pigmentos fotossintéticos e solutos orgânicos, principalmente a prolina que teve papel primordial na manutenção da integridade das membranas durante a dessecação, atribuindo-se a ela a rápida recuperação das trocas gasosas após a reidratação (LIU et al., 2011). Sugerindo que essas características garantiram a sobrevivência das mudas de jatobá ao curto período de seca que foram submetidas, evidenciando que o mesmo não paralisa o seu crescimento quando cultivado com baixa disponibilidade de água na fase inicial do desenvolvimento, informação que

pode ser útil a programas de reflorestamento e produtores de mudas da referida espécie.

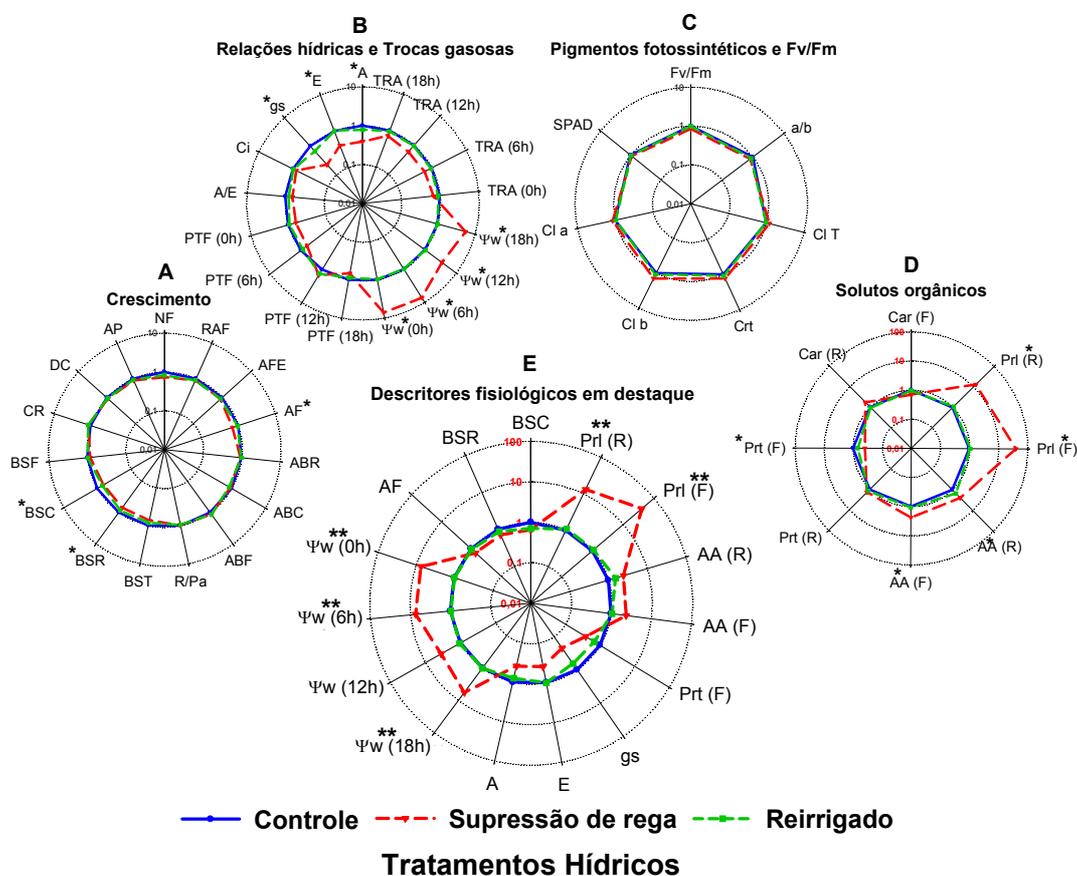


Figura 31 – Representação global das respostas fisiológicas de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas à supressão de rega e posterior reirrigação. As variáveis foram agrupadas nas seguintes variáveis: **Crescimento (A)** – número de folhas (NF), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), Biomassa Seca das Folhas (BSF), Biomassa Seca dos Caules (BSC), Biomassa Seca das Raízes (BSR), Biomassa Seca Total (BST), Alocação de Biomassa nas Folhas (ABF), Alocação de Biomassa no Caule (ABC), Alocação de Biomassa na Raiz (ABR), Relação Raiz/Parte aérea (R/Pa), Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e Razão de Área Foliar (RAF); **Relações hídricas e trocas gasosas (B)** – Pressão de Turgescência Foliar (PTF), Potencial hídrico foliar (Ψ_w), Teor Relativo de Água (TRA), Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs), Concentração de CO_2 intracelular (Ci) e Eficiência do uso da água (A/E); **Pigmentos fotossintéticos e Fv/Fm (Eficiência quântica do fotossistema II) (C)** – Índice SPAD (SPAD), Clorofila a (Cl a), Clorofila b (Cl b), Clorofila Total (Cl T), Carotenoides (Crt), Relação Clorofila a/b (a/b) e Fv/Fm; **Solutos orgânicos (D)** - Carboidratos solúveis totais na Folha (Car F) e Raiz (Car R), Proteínas solúveis na Folha (Prt F) e Raiz (Prt R), Prolina livre na Folha (Prl F) e Raiz (Prl R). As variáveis mais contrastantes foram marcadas com um asterisco (*) e reagrupadas em **Descritores fisiológicos em destaque (E)**, onde as variáveis mais representativas foram remarcadas com dois asteriscos (**). O eixo Y tem uma escala logarítmica.

4.2 ENSAIO 2: AVALIAÇÃO DOS EFEITOS DA SALINIDADE SOBRE O CRESCIMENTO E RELAÇÕES HÍDRICAS DE MUDAS DE *Hymenaea courbaril* L. CULTIVADAS EM MEIO HIDROPÔNICO

4.2.1 Registro das variáveis climáticas

Após a diferenciação dos tratamentos salinos (84 DAS), observou-se que a Tar média foi de 31,6 °C variando de 25,8 °C a 41,9 °C (Figura 32), sendo mais elevadas nos horários de maior intensidade luminosa. A UR média foi de 54,9% variando de 32% a 82%. Já o DPV médio entre a folha e o ar foi de 2,45 kPa variando de 0,72 a 4,12 kPa, onde os valores mais elevados foram observados nos instantes em que a Tar apresentou os valores mais elevados e de maneira antagônica a UR apresentou seus menores valores.

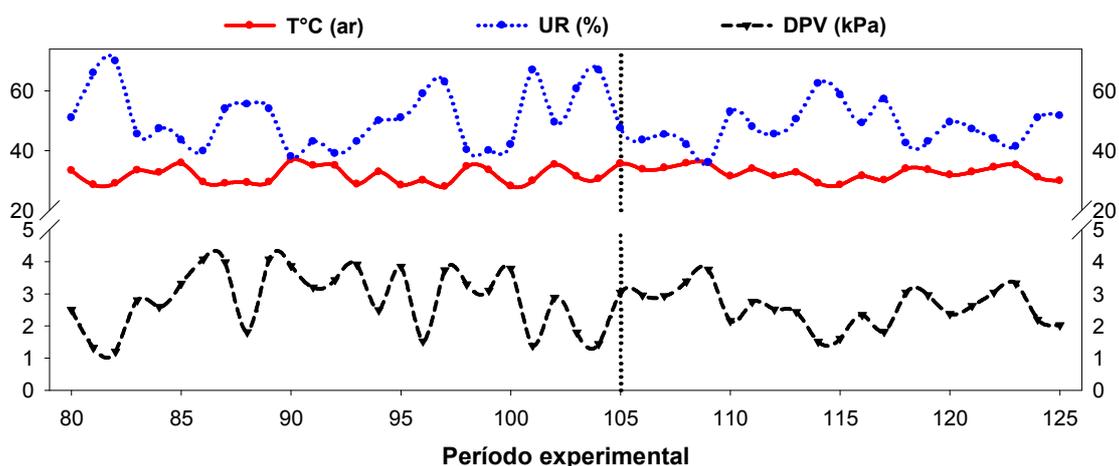


Figura 32 – Comportamento diário das variáveis climáticas: temperatura do ar (Tar), umidade relativa do ar (UR) e o déficit de pressão de vapor (DPV), no interior da casa de vegetação, durante o período experimental. A linha vertical pontilhada representa o dia em que foi verificado o fechamento estomático.

O monitoramento das variáveis climáticas revelou que na maioria do período experimental as plantas foram submetidas a condições climáticas adversas, fato constatado pelos altos valores de DPV (2,5 a 4,12 kPa), o que no momento de maior demanda evaporativa pode ser considerado um estresse abiótico e recomenda-se ser somado aos efeitos da salinidade, alvo desse estudo, durante a interpretação dos resultados (PIMENTEL, 2004).

4.2.2 Curso diário das trocas gasosas

De maneira geral todas variáveis estudadas foram significativamente ($P>0,01$) alteradas pelos efeitos da salinidade.

A avaliação conjunta das variáveis revelou que a fotossíntese (Figura 33A), a transpiração (Figura 33B) e a condutância estomática (Figura 33C) apresentaram comportamento similar, onde após a imposição da salinidade foram observadas as primeiras alterações no 3° e 5° DAD, respectivamente, mantendo-se até o 45° DAD, momento em que se constatou similaridade na fixação de CO_2 entre os tratamentos. No entanto, o fechamento estomático (Condutância estomática (gs) = $0 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ocorreu no 25° DAD para o tratamento 100 mM de NaCl e apesar de apresentar reduções, as plantas do tratamento 50 mM, não fecharam seus estômatos durante o período avaliado, evidenciando taxas fotossintéticas similares ao tratamento controle no 40°, 44° e 45° DAD.

Outro fato que merece ser ressaltado ocorreu no 7°, 8° 12° e 17° DAD, quando as plantas do tratamento 100 mM apresentaram sinais de recuperação fotossintética, uma vez que as mesmas apresentaram valores superiores de fotossíntese em relação aos dias anteriores (6°, 11° e 16° DAD, respectivamente), oscilações também observadas nos outros tratamentos.

Após a lavagem das raízes (25 DAD), observou-se um discreto aumento da fotossíntese em ambos os tratamentos salinos. Este aumento foi sendo intensificado gradativamente. Larcher (2004) classifica esse comportamento como um estágio inicial da rustificação e pode ser interpretado como uma tentativa de recuperação das trocas gasosas, a depender do tipo de agente estressor e do DPV.

Na avaliação da concentração interna de CO_2 (Figura 33D) e da eficiência do uso da água (Figura 33E), nota-se que ambas apresentaram poucas oscilações em função dos tratamentos salinos, no entanto a partir do 23° aos 26° DAD foram observadas alterações drásticas nestas variáveis, onde a C_i foi elevada em função da continuidade dos processos respiratórios e a eficiência do uso da água foi restringida pela ausência de fixação de carbono e transpiração (TAIZ e ZEIGER, 2013).

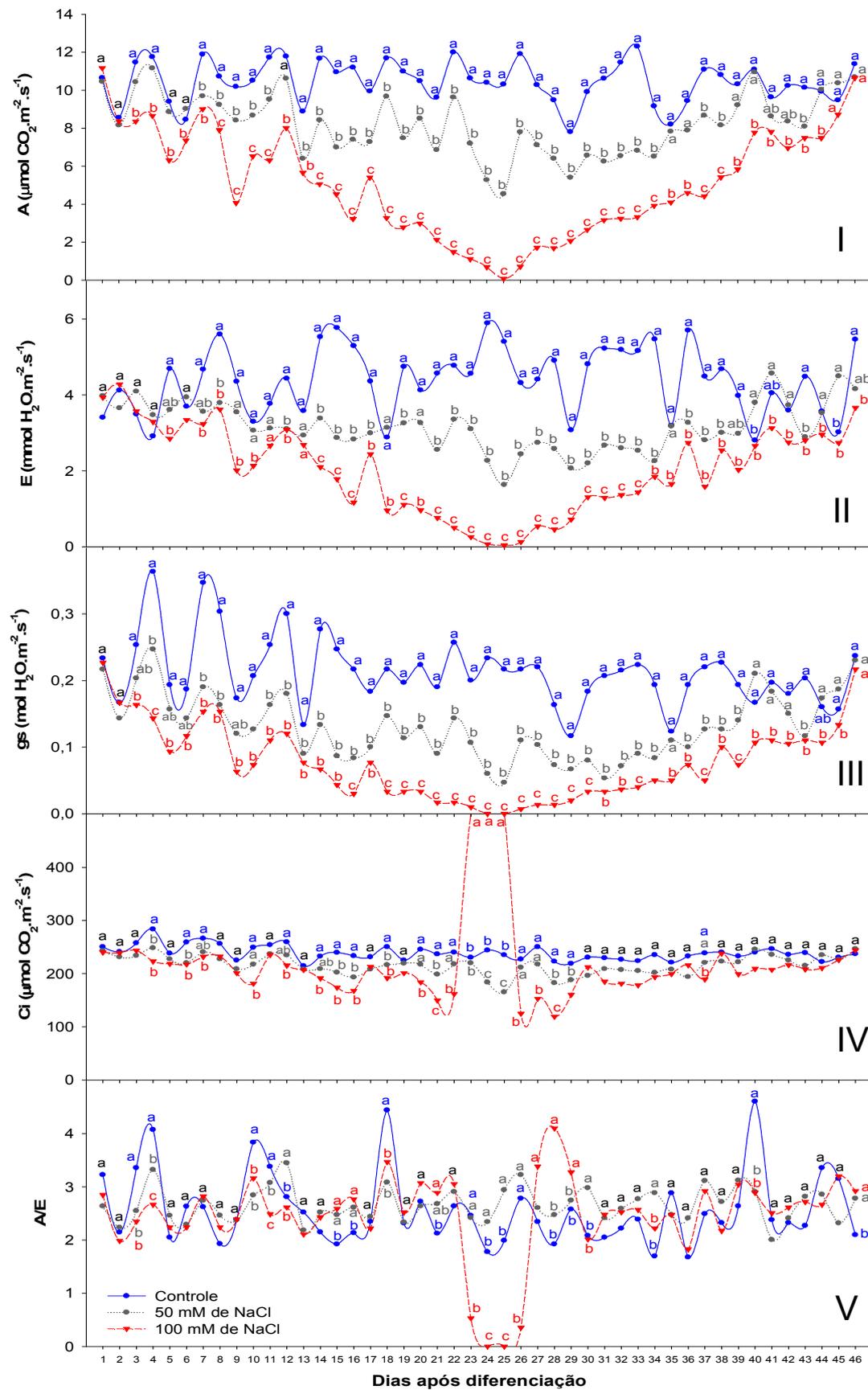


Figura 33 – Trocas gasosas em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) cultivadas em três níveis de salinidade. Médias seguidas de mesma letra minúscula **azuil**, **cinza** e **vermelha** não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey e comparam as plantas do tratamento controle, 50 mM e 100 mM de NaCl.

4.2.3 Avaliação nectimeral das relações hídricas

As determinações das relações hídricas revelaram que o Ψ_w foi afetado pela salinidade, apresentando contrastes estatísticos em função dos tratamentos e horários de avaliação. Na primeira coleta, observa-se que os valores mais elevados de Ψ_w foram verificados nas plantas do tratamento controle, independente dos horários de avaliação, onde foram evidenciados os maiores contrastes nas horas mais frias do dia (Figura 34A). Tal fato leva a crer que a salinidade auxilia nos processos de reidratação das plantas, uma vez o acúmulo de NaCl proveniente da elevada carga iônica dos solutos no interior da planta, faz com que que nesses horários se verificam os menores DPVs do dia, e de acordo com Nobel (1999), Pimentel (2004) e Nogueira et al. (2005) e as plantas apresentam reidratação máxima, podendo em muitos casos equilibrar o Ψ_w ao Ψ_m (potencial mátrico) do solo.

Na segunda coleta de Ψ_w , nota-se que após a substituição da solução salina por uma solução nutritiva completa sem a adição de NaCl, as plantas do tratamento 100 mM apresentaram os valores mais constantes, mesmo às 12h, diferenciando-se dos demais tratamentos (Figura 34B). Quando as plantas dos tratamentos controle e 50 mM apresentaram reduções na ordem de 55,6 e 60%, respectivamente para o Ψ_w , em comparação ao referido tratamento. Apesar dessas reduções, vale ressaltar que os demais horários de avaliação não diferiram entre si.

Ainda sobre estes resultados Silva et al. (2008) trabalhando com mudas de umbuzeiro submetidas à salinidade, concluíram que o mesmo mantém o Ψ_w elevado nas horas mais frias do dia (antemanhã). Contudo os autores atribuem essa elevação do Ψ_w , mesmo em condições severas de salinidade, à capacidade que a espécie possui de estocar solutos orgânicos nos xilopódios, estruturas localizadas nas raízes que auxiliam a espécie em situações de estresse hídrico e/ou salino.

As avaliações do TRA (Figura 34C) mostram que, exceto para o tratamento 100 mM avaliado às 12 h, a salinidade não causou reduções na turgescência foliar das plantas de jatobá, na primeira coleta, onde apenas as plantas submetidas ao estresse severo (100 mM) apresentaram reduções na ordem de 12,8%, quando comparado ao tratamento Controle. De forma

semelhante ao apresentado nas avaliações do Ψ_w , 23 dias após a retirada do sal (46° DAD) foi possível verificar que as plantas do tratamento 100 mM mostraram-se mais hidratadas no horário de maior demanda evaporativa, diferenciando-se estatisticamente dos demais tratamentos, os quais tiveram reduções de 15,3 e 12,3% para os tratamentos controle e 50 mM de NaCl (Figura 34D).

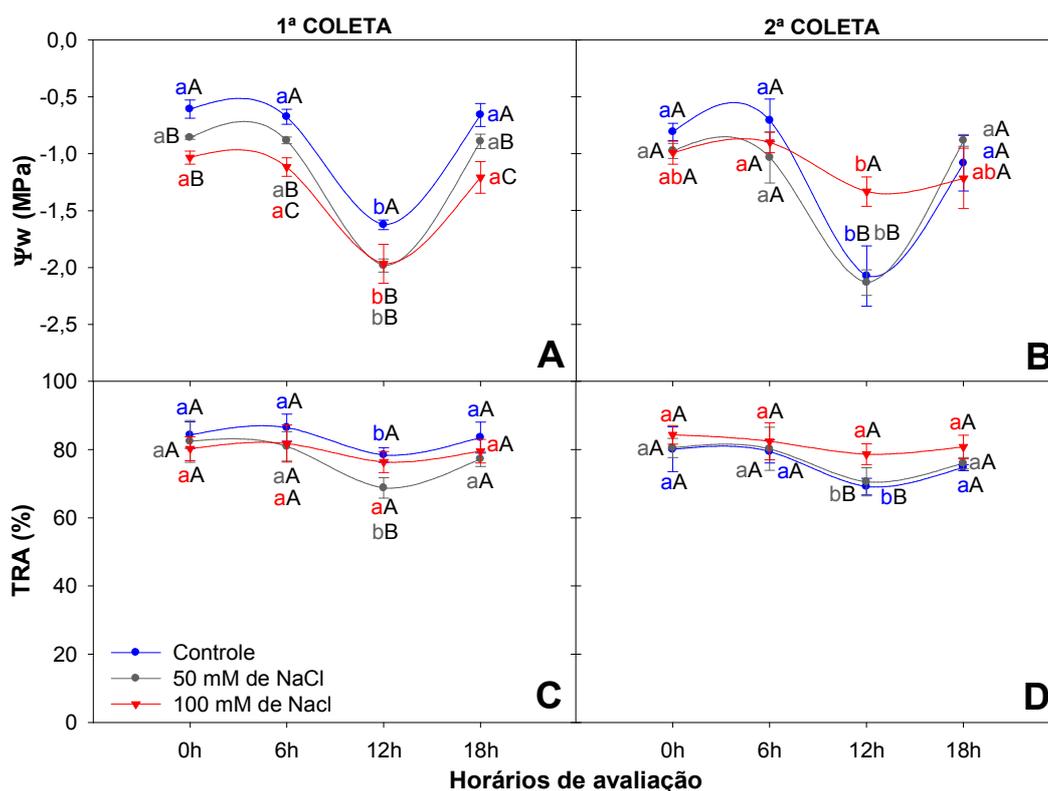


Figura 34 – Potencial Hídrico Foliar (MPa) e Teor Relativo de Água (%) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas azuis, cinzas e vermelhas comparam os horários de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.

4.2.4 Eficiência quântica do FSII e Pigmentos fotossintéticos

Avaliando-se a eficiência quântica do fotossistema II (Figura 35A), nota-se que a ação do NaCl promoveu a redução ($F_v/F_m = 0,78$) quando comparadas às plantas controle ($F_v/F_m = 0,84$). Embora tenham sido verificadas diferenças estatísticas ($P < 0,05$), valores de F_v/F_m superiores a 0,7 são considerados normais e de acordo com Torres Netto e Campostrini (2005), nesta ocasião, não há a interrupção do fluxo de elétrons úteis à fotossíntese.

Machado Filho et al. (2006) verificaram que o declínio da relação Fv/Fm é um bom indicador do dano fotoinibitório quando plantas estão sujeitas à seca e a salinidade e que em situações normais as plantas em geral apresentam valores de Fv/Fm superiores a 0,75.

De maneira geral, sugere-se que em mudas de jatobá, a formação de ATP e NADPH₂ são continuadas mesmo em situações de estresse salino severo, uma vez que a relação Fv/Fm e manteve estável. Na segunda coleta, a eficiência quântica do fotossistema II das plantas sob estresse severo (100 mM) foi reestabelecida atingindo valores similares aos obtidos nos demais tratamentos.

Outro ponto importante é que o estresse aplicado não foi suficiente para evidenciar alterações estatísticas no desempenho do índice SPAD (Figura 35B) o que de acordo com Torres Neto et al. (2005), pode mostrar que a concentração de clorofila na folha também não foi comprometida pela salinidade.

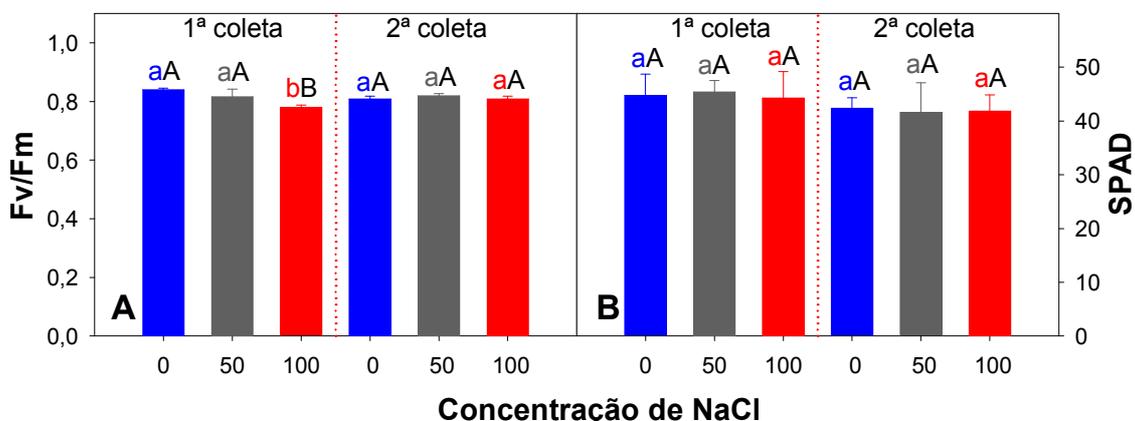


Figura 35 – Eficiência quântica do fotossistema II (A) e Índice SPAD (B) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas azuis, cinzas e vermelhas comparam as épocas de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5 % de probabilidade, pelo teste Tukey.

Assemelhando-se ao Índice SPAD, os teores de clorofila *a* (Figura 36A), *b* (Figura 36B) e relação Cl *a*/Cl *b* (Figura 36E) não diferiram significativamente entre os tratamentos. No entanto, verifica-se que a salinidade induziu incrementos significativos ($P < 0,01$) nos teores de clorofila total (para 50 e 100 mM, respectivamente) (Figura 36C) e carotenóides (Figura 36D). Esses incrementos foram de 25,25 e 27,6% para clorofila total e de 26,25 e 28,7%,

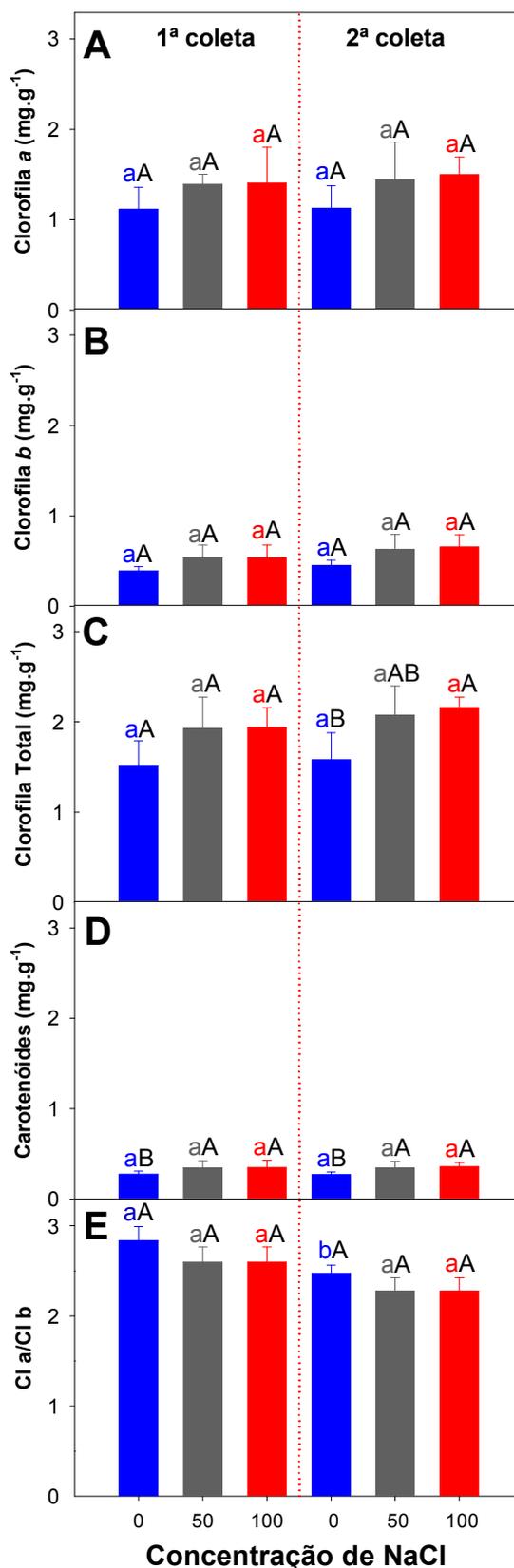


Figura 36 – Quantificação dos teores de pigmentos fotossintéticos em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas azuis, cinzas e vermelhas comparam as épocas de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

para 50 e 100 mM, respectivamente, para os carotenóides.

Este acúmulo nos carotenoides (quando comparado as diferentes concentrações de NaCl) também ocorreu no o trabalho realizado com mamona (*Ricinus communis* L.), em que também observaram um incremento nos teores de carotenóides e clorofilas totais quando as plantas foram submetidas ao estresse por NaCl. (Pinheiro et al. 2006)

Ainda sobre os carotenóides, Esteves e Suzuki (2008) afirmam que os mesmos são pigmentos relacionados à proteção celular contra danos fotooxidativos. De acordo com Vidal (1997), os carotenóides estão presentes nas membranas do cloroplasto e tem a função de dissipar, na forma de calor, a energia química armazenada pelas clorofilas. Sugerindo que o aumento deste pigmento influenciou na recuperação da eficiência quântica do fotossistema II (Figura 35A) após a retirada do sal.

Na relação Cl a/ Cl b, não foram verificadas diferenças significativas, no entanto constatou-se, nas duas coletas, que as plantas do tratamento controle apresentaram uma maior relação Cl a/ Cl b quando comparadas aos demais do tratamento.

De maneira geral, as avaliações da eficiência quântica do FSII e dos pigmentos fotossintéticos revelaram que o aparato fotoquímico do jatobá não foi danificado pela aplicação da salinidade, o que é de extrema importância para a espécie, uma vez que as mudanças no conteúdo de clorofila e carotenóides podem ser indicadas como importantes fatores para o crescimento e tolerância das plantas a ambientes adversos (RÊGO e POSSAMAI, 2004).

4.2.5 Monitoramento do crescimento

Os valores apontam que o estresse aplicado foi suficiente para promover reduções ($P < 0.01$) no crescimento das mudas de jatobá. No momento da imposição da salinidade (80° Dia após a semeadura – DAS), constatou-se similaridade estatística em todas as variáveis analisadas, com aumento do período de exposição a salinidade afetou o crescimento de todas as variáveis estudadas.

Os efeitos deletérios da salinidade restringiram as alturas das plantas (Figura 37A) em 13,3%, a partir do 14° DAD. O diâmetro do caule (Figura 37B) evidenciou redução apenas no 21° DAD sugerindo que a mesma é a variável de crescimento menos afetada pela salinidade. Em contrapartida, a variável mais sensível foi o número de folhas (Figura 37C) que evidenciou reduções (12,9%) significativas no 7° DAD em relação ao número de folhas abtidos nas plantas do tratamento controle.

Quanto ao crescimento radicular (Figura 37D), pode-se afirmar que o estresse moderado estimulou o desempenho desta variável, onde as plantas apresentaram incremento de 21% em relação ao tratamento controle (86,2 cm). Prisco (1980) em seus estudos afirma que, em plantas adaptadas a estresses moderados, o aprofundamento radicular surge como uma característica de superar os danos secundários causados pela dessecação em resposta à ação do sal. Em adição, o referido autor acrescenta que resultados opostos são evidenciados em plantas sensíveis, sendo a paralisação do crescimento radicular uma das primeiras respostas da planta frente à salinidade. E, apesar de Santos (2002), não ter verificado diferenças significativas para as variáveis altura e número de folhas em mudas de *Moringa oleifera* (Lam.) sob cinco níveis crescentes de sal (0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl), Silva et al. (2008a) afirmam que o efeito osmótico e o efeito direto de toxicidade iônica promovidos pelo excesso de sais dissolvidos no substrato provocaram reduções no crescimento de plantas de umbuzeiro (*Spondias tuberosa*, L.). Fato corroborado por Taiz e Zeiger (2013), atestam que a salinidade afeta o desenvolvimento inicial dos vegetais, tanto através da redução na pressão de turgescência como na extensibilidade da parede celular. O que justifica a redução do crescimento encontrado no presente trabalho.

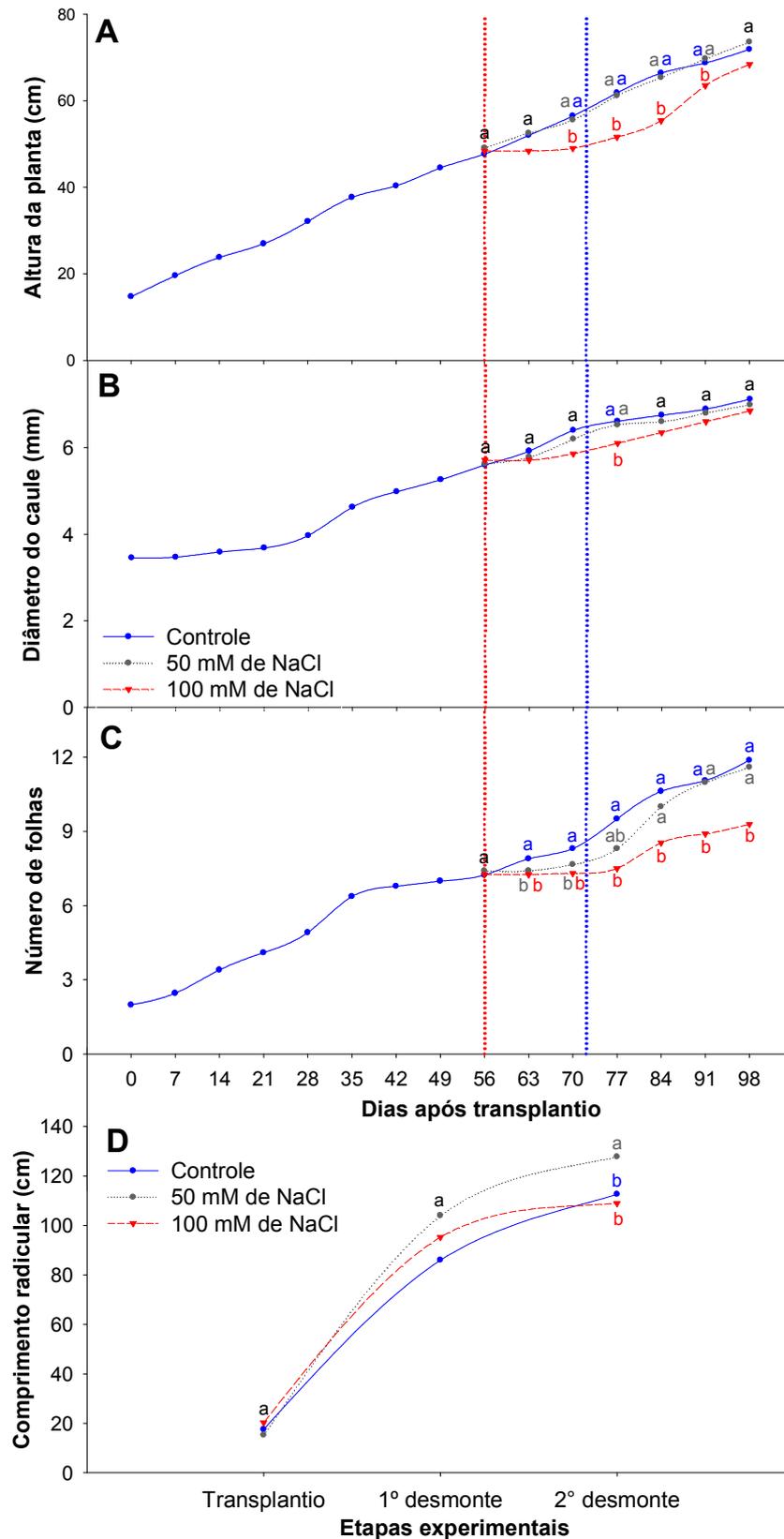


Figura 37 – Altura da planta (A), diâmetro do caule (B), número de folhas (C) e comprimento radicular (D) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Onde letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam os tratamentos controle, 50 mM e 100 mM de NaCl. Onde médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

Exceto para a produção de Biomassa Seca do Caule (BSC – Figura 38B) todas as demais variáveis de Biomassa Seca foram afetadas pela salinidade. Na Biomassa Seca das Folhas (BSF – Figura 38A) e Total (BST – Figura 38D) observa-se diferença estatística apenas na 2ª coleta, comprovando que apesar de haver recuperação das trocas gasosas, as taxas de fixação de CO₂ não foram suficientes para igualar a produção de biomassa dos outros tratamentos.

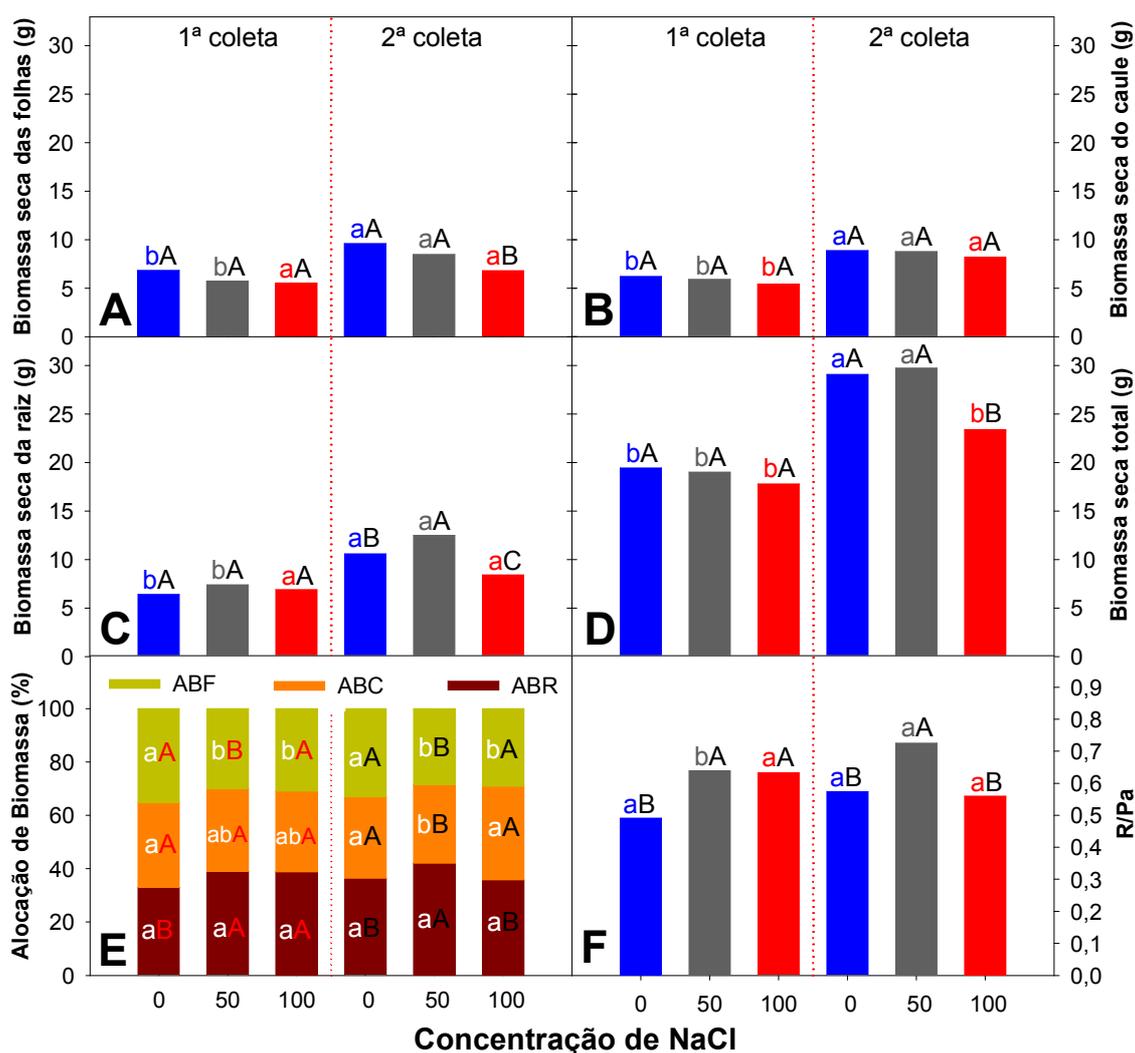


Figura 38 – Biomassa seca das folhas (BSF – A), dos caules (BSC – B), das raízes (BSR – C), total (BST – D), Alocação de Biomassa (AB – E) e Relação Raiz Parte Aérea (R/Pa – F) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas azuis, cinzas e vermelhas as épocas de avaliação. Para a AB, letras maiúsculas comparam a alocação de biomassa para cada órgão e minúsculas comparam os tratamentos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

Na Biomassa Seca da Raiz (BSR – Figura 38C) nota-se que o tratamento 50 mM apresentou um incremento de 15,6% em relação ao tratamento controle, sendo os menores valores verificados no tratamento 100 mM (8,4 g). Esse incremento sugere que um estresse salino moderado estimula o crescimento e produção de biomassa da raiz em mudas de jatobá. Em concordância, Cunha (2009), trabalhando com *Jatropha curcas*, afirma que esse incremento radicular garante à referida espécie explorar o solo de forma mais adequada e caso haja disponibilidade a mesma pode, se necessário, buscar água das camadas mais profundas do solo.

Os valores elevados de BSR apresentados pelas plantas do tratamento 50 mM, influenciaram diretamente a ABR (Figura 38E) e a relação R/Pa (Figura 38F) da referida espécie, onde foram registrados valores mais altos para essas variáveis em comparação com os demais tratamentos. No entanto a salinidade de 100 mM comprometeu severamente estas variáveis, fato corroborado por Passos (2001) trabalhando com plântulas de graviola (*Annona muricata*) e pinha (*Annona squamosa*) submetidas à salinidade em meio hidropônico, que afirmou ter encontrado resultados semelhantes aos do presente estudo submetendo as plantas à 100 mM de NaCl.

Os valores apontam que o estresse aplicado de 100 mM foi suficiente para causar alterações significativas na área foliar (AF - Figura 39A), área foliar específica (AFE - Figura 39B) e razão de área foliar (RAF - Figura 39C), apresentando reduções na ordem de 29,2%, 15% e 22,7% quando comparadas ao tratamento controle, respectivamente. Este por sua vez apresentou as maiores médias de área foliar, com 1630,2 cm² ao término do período experimental, diferindo significativamente dos demais tratamentos. Assim como houve redução no número de folhas, houve redução na área foliar com o incremento da salinidade, fato corroborado por Silva et al (2011).

De acordo com Taiz e Zeiger (2013), a diminuição da área foliar pode ser considerada um dos mecanismos para adaptação da planta ao estresse provocado pela salinidade, visando à diminuição da transpiração que por sua vez, tem a finalidade de conservar um suprimento de água limitado no solo por um período mais longo.

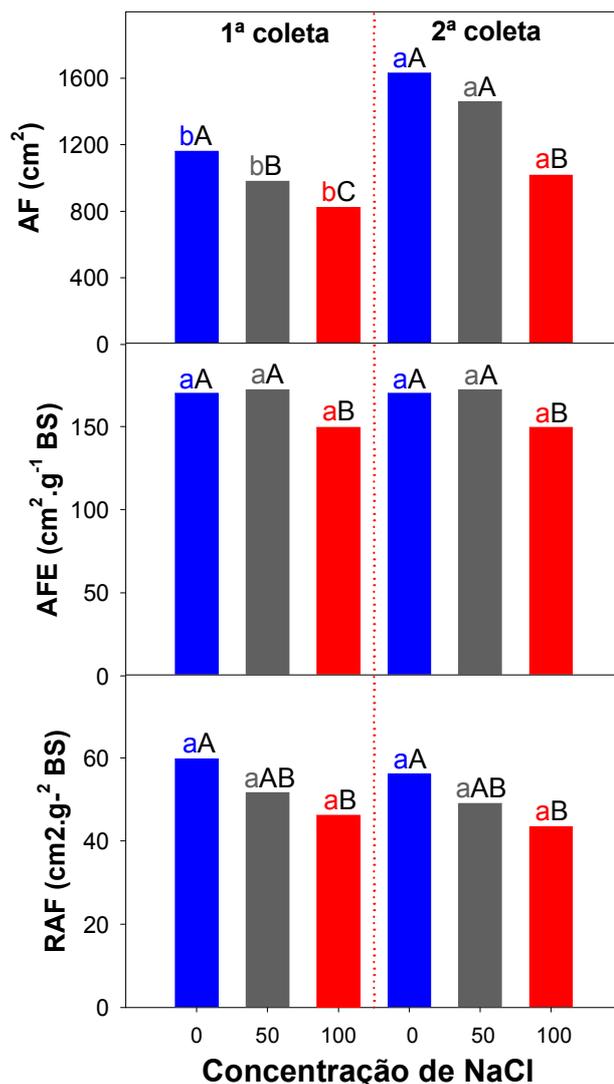


Figura 39 – Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e Razão de Área Foliar (RAF) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e **pretas** comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas **azuis**, **cinzas** e **vermelhas** comparam as épocas de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

4.2.6 Quantificação dos solutos orgânicos e inorgânicos

Exceto os carboidratos e aminoácidos nas raízes, todos os outros solutos orgânicos avaliados tiveram seus valores elevados em função do aumento ($P < 0,01$) da salinidade. Destacando-se os resultados da primeira coleta que em sua grande maioria apresentaram os maiores valores no tratamento 100 mM, mas folhas e menores nas raízes, exceto para a prolina onde foi verificado um incremento em seus valores a medida que a concentração de NaCl foi aumentada.

Os resultados evidenciaram acréscimo nos teores de carboidrato (2,81x; Figura 40A), proteína (3,9x; Figura 40C), aminoácidos (1,7x Figura 40E) e prolina (2,1x Figura 40G) nas folhas das plantas submetidas à 100 mM de NaCl. Já para as raízes esses incrementos foram na ordem de 1,9x para proteína e 7x para a prolina. Em contrapartida, a salinidade reduziu os carboidratos (2,43% Figura 40B) e aminoácidos nas raízes (1,4x Figura 40F).

Liu et al. (2011) sugerem que uma diminuição no teor de açúcares solúveis pode indicar que esteja ocorrendo o consumo imediato dos mesmos para a manutenção da sobrevivência das plantas. Parida et al., (2005) afirmam que o aumento do teor de carboidratos tem como finalidade atuar na regulação osmótica e manter os níveis de água nas folhas.

Estudos relacionando a participação das proteínas nos processos de proteção contra a desidratação revelaram que algumas plantas acumulam proteínas no apoplasto após a exposição a agentes estressores, como à seca e a salinidade (SUBBARAO, 2000). As justificativas para este acontecimento estão relacionadas com sequestro de íons, proteção das membranas e retenção de água, esses por sua vez atuam diretamente no processo de ajustamento osmótico (ZHU, 2003). E através desta estratégia poderia manter os níveis de água nas folhas, bem como o equilíbrio osmótico das células (LOBATO et al., 2008).

De acordo com Oliveira et al. (2006) o aumento da concentração de aminoácidos livres totais ocorre, principalmente, como resultado do aumento na biossíntese desses compostos. Por outro lado, a degradação de proteínas permite a reciclagem de aminoácidos totais (BELTRÃO e OLIVEIRA, 2007).

Estresses abióticos como o hídrico e salino desencadeiam um conjunto de alterações bioquímicas entre elas elevação da concentração celular de aminoácidos solúveis totais. Tal comportamento pode estar associado ao ajustamento osmótico dos tecidos vegetais (SUBBARAO, 2000). Esse por sua vez é realizado por algumas plantas como uma tentativa de manter o potencial hídrico e a turgescência de suas células, próximos ao nível adequado. Isso é realizado através da produção em altas concentrações de componentes que funcionam como osmorreguladores.

A prolina é um dos osmorreguladores mais estudados em plantas sob diversos estresses ambientais (hídrico, térmico, salinidade, entre outros) (WYN

JONES e GORHAM, 1983; ASPINALL e PALEG, 1981). Pálfi e Juhász (1971) afirmam que, sob idênticas condições de estresse, as plantas mais tolerantes sintetizam uma maior quantidade de prolina quando comparadas com plantas sensíveis. Segundo Maia et al. (2007), a capacidade de acumular prolina varia em função do genótipo e dos níveis de tolerância ao estresse ambiental.

Por fim, os resultados do presente estudo sugerem que as plantas de jatobá se ajustaram osmoticamente, uma vez que os referidos acúmulos de substâncias, principalmente carboidratos, proteínas, aminoácidos e prolina nas folhas, promoveram a elevação da turgescência foliar, comprovado pelos elevados valores de TRA (Figura 38 C e D) apresentados pelo tratamento 100 mM de NaCl, que indica o fator que promoveu a continuidade do crescimento e estabilização das trocas gasosas, mesmo após submissão a um estresse salino.

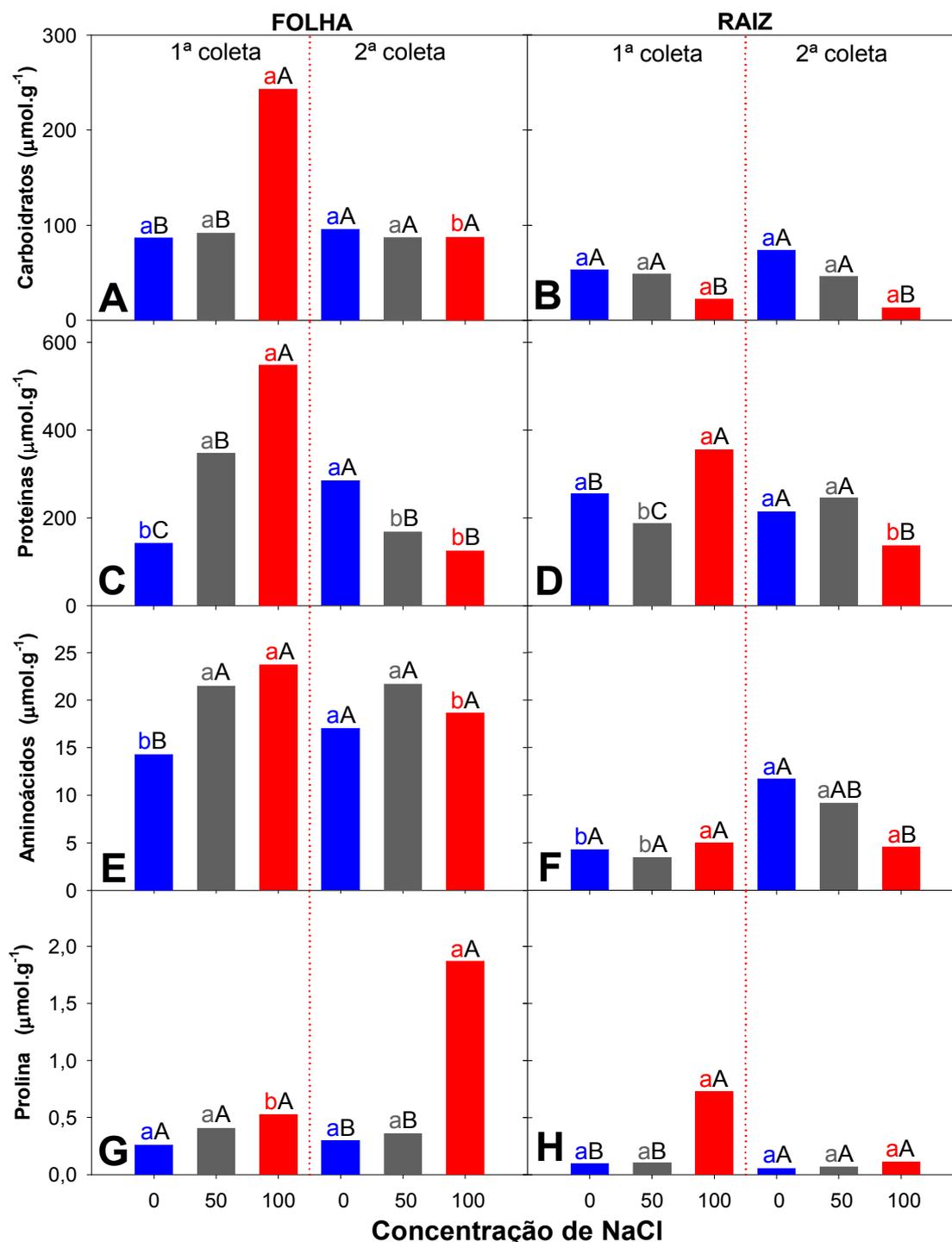


Figura 40 – Valores médios dos teores de carboidratos solúveis totais, proteínas solúveis e prolina livre em folhas (A, C e E, respectivamente) e raízes (B, D e F, respectivamente) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas azuis, cinzas e vermelhas comparam as épocas de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

Avaliando os teores de solutos inorgânicos, observa-se que, como esperado, exceto para o K^+ , todos os outros solutos apresentaram incrementos significativos ($P < 0,01$) em função da salinidade (Figura 41D, E e F). Esse

comportamento foi mais evidente nos teores de Cl^- onde foram verificados aumentos na ordem de 60x e 29x nas folhas (Figura 41G); 36x e 17x nos caules (Figura 41H) e, 28x e 16x nas raízes (Figura 41I) das plantas submetidas a estresse severo e moderado, respectivamente. Após a lavagem das raízes foi observado que a concentração de Cl^- não diminuiu significativamente em relação à coleta anterior, o que era esperado, uma vez que não há relatos de eliminação natural de sal pelo jatobá (*Hymenaea courbaill* L.), havendo um efeito cumulativo nas com o passar do tempo.

Na avaliação do Na^+ , foram observados acúmulos de 31x e 43x para os tratamentos 50 mM e 100 mM, respectivamente em relação às raízes do tratamento controle (Figura 41C). Já para o K^+ , independentemente do órgão avaliado ou da época de avaliação, os maiores valores foram verificados no tratamento controle. Outro fato que merece ser destacado é que após a lavagem das raízes, verificou-se que os teores de Na^+ foram reduzidos após o alívio do estresse.

De maneira geral pode-se inferir que os distúrbios metabólicos apresentados pelas plantas submetidas ao estresse severo são atribuídos à ação iônica desencadeada pelo acúmulo de NaCl. Comparando-se os teores de Na^+ e K^+ observa-se que o acúmulo do Na^+ promoveu a diminuição dos teores de K^+ . Tal fato é resultante da competição pelos sítios ativos dos carreadores (BLUMWALD, 2000; TESTER & DAVENPORT, 2003), uma vez que com o acúmulo de Na^+ promove a interrupção da ação do K^+ como cofator enzimático, comprometendo vários processos metabólicos essenciais a planta (TESTER & DAVENPORT, 2003). Outro fato que merece ser destacado é que esse acúmulo ocorreu concomitantemente à elevação dos teores de solutos orgânicos, como uma resposta ao ajustamento osmótico e manutenção da turgescência celular.

Corroborando com os resultados obtidos no presente estudo, Cunha (2009) trabalhando com mudas de pinhão manso submetidas à salinidade, também verificou a elevação dos teores de Na^+ e Cl^- em detrimento dos teores de K^+ . A autora atribui esse fato à ausência de mecanismos de extrusão da espécie em questão, não havendo mecanismo de impedimento da ação desses sais no metabolismo do vegetal.

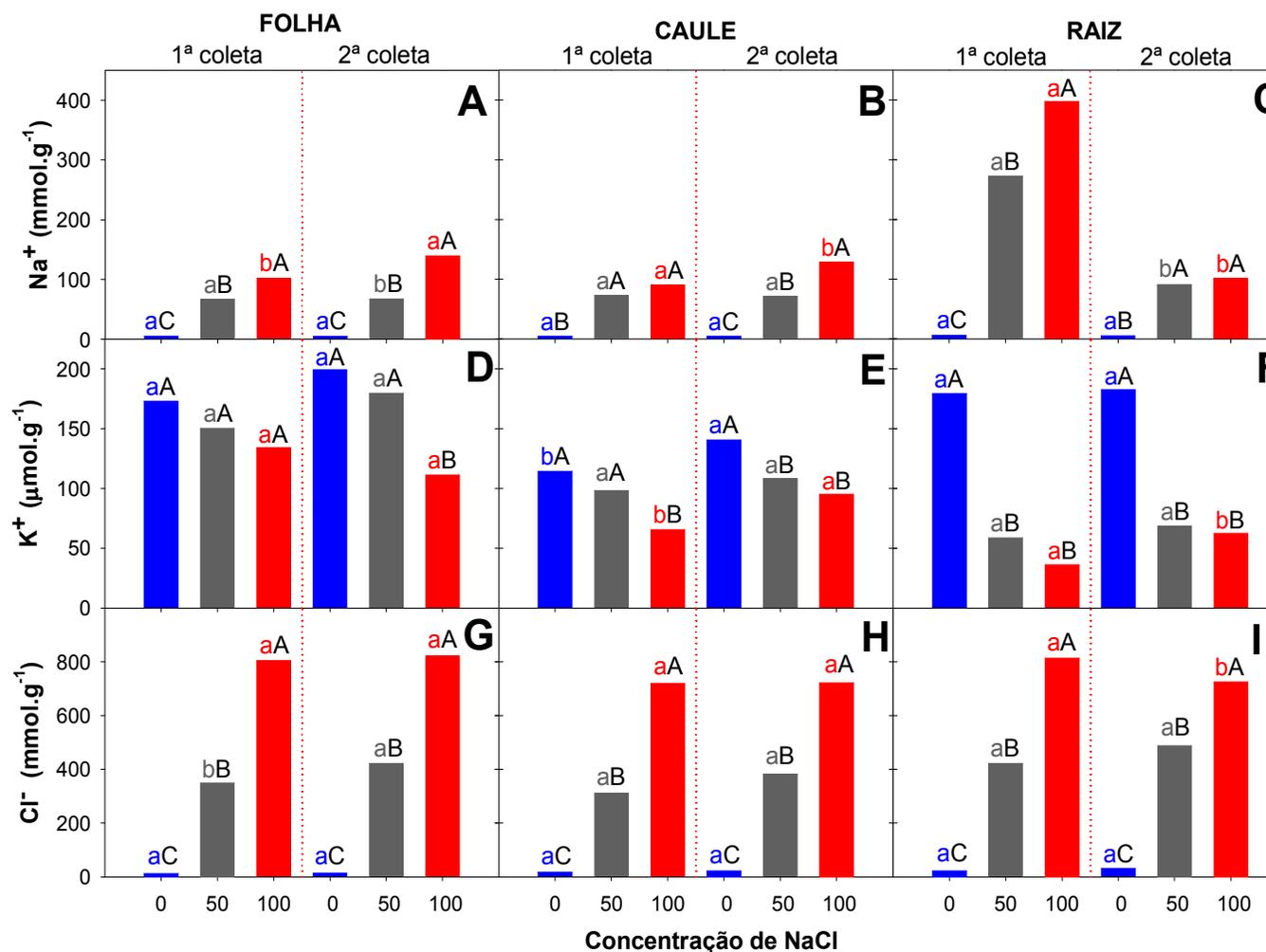


Figura 41 – Valores médios dos teores de Sódio (Na), Potássio (K) e cloreto (Cl⁻) em folhas (A, D e G, respectivamente), caules (B, E e H, respectivamente) e raízes (C, F e I respectivamente) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) sob diferentes níveis de salinidade, em duas épocas de avaliação. Letras maiúsculas e pretas comparam os tratamentos salinos em cada coleta e letras minúsculas azuis, cinzas e vermelhas comparam as épocas de avaliação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

4.2.7 Avaliação global das respostas fisiológicas

A representação global das respostas fisiológicas apontam os solutos orgânicos e inorgânicos (Figura 42D) e trocas gasosas (Figura 42B) como as variáveis mais indicados à avaliação de tolerância aos efeitos da salinidade em mudas de jatobá.

Quanto às variáveis, observou-se que a Área Foliar (AF) e Razão de área foliar (RAF) para o **crescimento**; o Potencial hídrico foliar Ψ_w nos horários, 0 h, 6 h e 18h para as **relações hídricas**; a Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs) e Eficiência do uso da água (A/E) nas **trocias gasosas**; os teores de Carboidratos na folha (Car F), Proteínas na folha (Prt F), Prolina livre na Raiz (Prl Raiz) para os **solutos orgânicos** e os teores de cloreto, sódio e potássio nas folhas, caules e raízes para os **solutos inorgânicos** foram indicados como os descritores fisiológicos em destaque (Figura 42E).

No entanto, ao analisar o desempenho das variáveis em conjunto, recomenda-se a avaliação da Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs) e Eficiência do uso da água (A/E), bem como, a Prolina livre na Raiz (Prl Raiz) e principalmente os teores de cloreto, sódio e potássio nas folhas, caules e raízes para o estudo com mudas da referida espécie submetidas à salinidade.

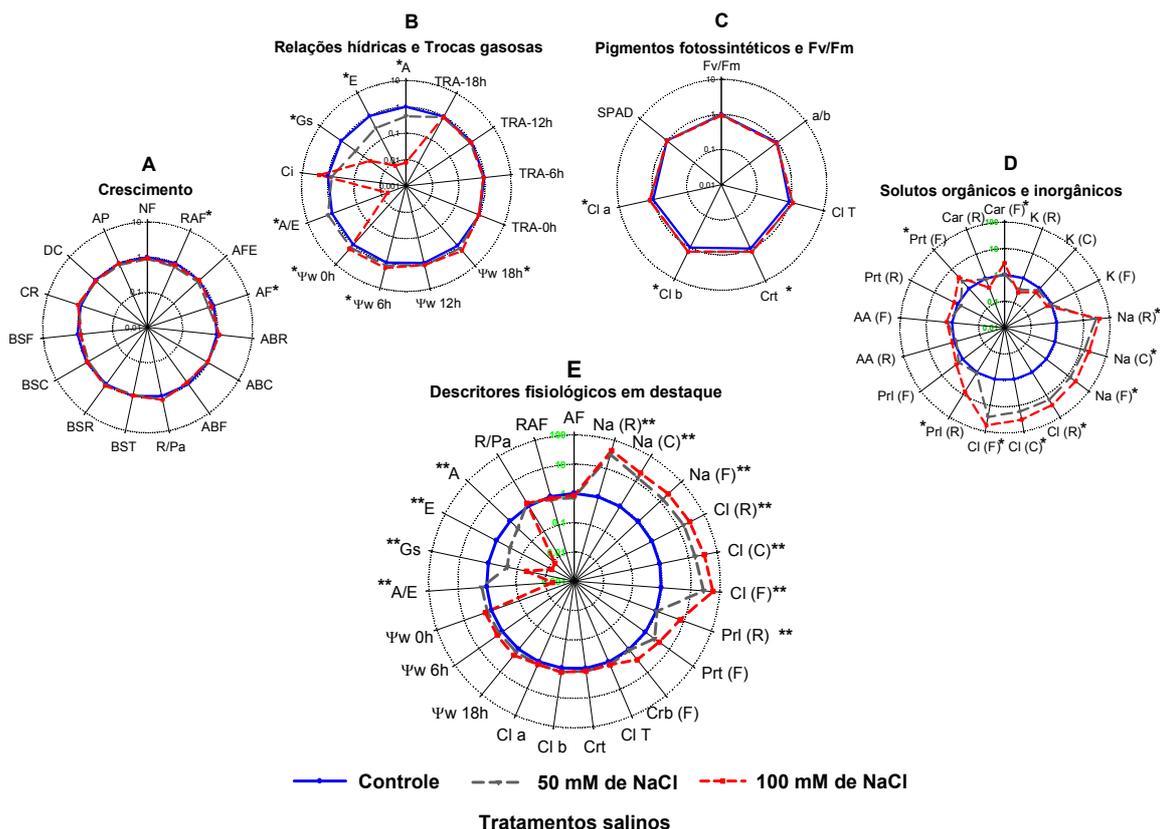


Figura 42 – Representação global das respostas fisiológicas de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas salinidade. As variáveis foram agrupadas nos seguintes parâmetros: **Crescimento (A)** – número de folhas (NF), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), Biomassa Seca das Folhas (BSF), Biomassa Seca dos Caules (BSC), Biomassa Seca das Raízes (BSR), Biomassa Seca Total (BST), Alocação de Biomassa nas Folhas (ABF), Alocação de Biomassa no Caule (ABC), Alocação de Biomassa na Raiz (ABR), Relação Raiz/Parte aérea (R/Pa), Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e Razão de Área Foliar (RAF); **Relações hídricas e trocas gasosas (B)** – Pressão de Turgescência Foliar (PTF), Potencial hídrico foliar (Ψ_w), Teor Relativo de Água (TRA), Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs), Concentração de CO_2 intracelular (Ci) e Eficiência do uso da água (A/E); **Pigmentos fotossintéticos e Fv/Fm (Eficiência quântica do fotossistema II) (C)** – Fv/Fm, Índice SPAD (SPAD), Clorofila a (Cl a), Clorofila b (Cl b), Clorofila Total (Cl T), Carotenoides (Crt), Relação Clorofila a/b (a/b); **Solutos orgânicos e inorgânicos (D)** - Carboidratos solúveis totais na Folha (Car F) e Raiz (Car R), Proteínas solúveis na Folha (Prt Folha) e Raiz (Prt Raiz), Prolina livre na Folha (Prl Folha) e Raiz (Prl Raiz). As variáveis mais contrastantes foram marcadas com um asterisco (*) e reagrupadas em **Descritores fisiológicos em destaque (E)**, onde as variáveis mais representativas foram remarcadas com dois asteriscos (**). O eixo Y tem uma escala logarítmica.

4.3 ENSAIO 3: SUPRESSÃO DE N, P E K E SEUS EFEITOS NO COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE JATOBÁ

4.3.1 Acompanhamento das variáveis climáticas

O monitoramento dos dados climáticos (Figura 43) durante o período experimental evidenciou que a temperatura do ar (Tar) média foi de 31,87, variando de 27,3 °C a 35,5 °C, a umidade relativa (UR) média foi de 58,1% variando de 39,7% a 76,67% e o DPV médio foi de 2,04 com variações de 0,88 kPa a 3,48 kPa. Além desses dados foram observados os valores da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) que variou em média de 215,4 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a 1.758 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Schulze (1986), afirma que valores superiores a 2,5 kPa de DPV são considerados estressantes mesmo em plantas submetidas a rega diária, o autor reitera que nesses momentos a demanda evaporativa é superior à absorção de água pelas raízes, haja vista que o número de vasos xilemáticos não são suficientes para garantir a continuidade do fluxo de água entre o solo e a planta. Cabe salientar que essa condição normalmente é caracterizada pelas temperaturas elevadas e baixa umidade relativa do ar e que o grau de tolerância a esta condição estressante varia de espécie para espécie e pode ser considerado fator de seleção natural de um ecossistema (PIMENTEL, 2004). No entanto, as horas mais frias promovem a redução do DPV possibilitando a reidratação máxima das plantas.

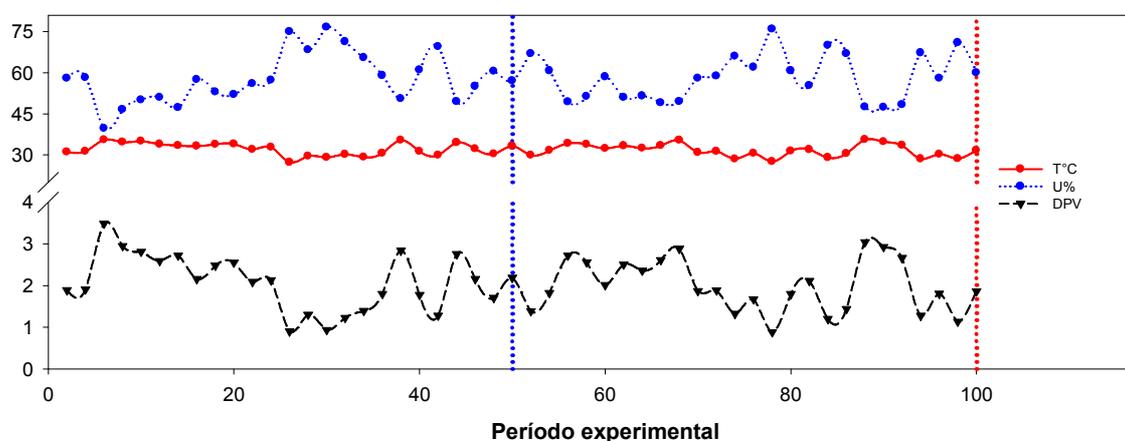


Figura 43 – Comportamento diário das variáveis climáticas: temperatura do ar (Tar), umidade relativa do ar (UR) e o déficit de pressão de vapor (DPV), no interior da casa de vegetação, durante o período experimental. As linhas verticais pontilhadas, em azul e vermelho representam o momento das avaliações aos 50° e 100° dias após a diferenciação dos tratamentos nutricionais.

4.3.2 Monitoramento do crescimento

A supressão de N, P e K afetou significativamente ($P < 0.01$) o crescimento vegetativo das mudas de jatobá. Dentre os tratamentos aplicados, a supressão de nitrogênio e de fósforo provocaram maiores reduções nas variáveis de crescimento avaliadas.

O número de folhas diferiu estatisticamente a partir do 42º DAD (Figura 44A) e ao final do experimento as reduções em relação ao tratamento SNC, foram na ordem de 38%, 33% e 16% para os tratamentos -N, -P e -K respectivamente.

A altura da planta foi à variável mais sensível à supressão de N e P (Figura 44B), uma vez que desde o 35º DAD foram observadas reduções na altura das plantas dos tratamentos -N e -P em relação ao SNC ($P < 0,01$). A supressão de potássio induziu um aumento na altura das plantas, diferindo significativamente dos demais tratamentos, com incremento de 18%, 40% e 52% em relação aos tratamentos SNC, -P e -N, respectivamente. Uma possível explicação para este fato deve-se ao acúmulo de potássio no período de aclimação, quando as mudas receberam SNC e como a demanda deste elemento é pequena, a supressão não foi sentida pelas mudas.

Renó et al. (1993) aplicando a mesma técnica da omissão de nutrientes em solução nutritiva, concluíram que a ausência de N e P foram extremamente limitantes ao crescimento em altura do cedro (*Cedrela fissilis* Vell.); do pau-de-jacaré (*Piptadenia gonoacantha* Mart.); do pau-ferro (*Caesalpinia ferrea* Mart.) e da canafístula (*Senna multijuga* Rich.), enquanto que o K não se mostrou limitante a nenhuma delas, os autores concluíram que as referidas espécies apresentam baixo requerimento para este nutriente.

O diâmetro do caule das plantas cultivadas com -N, -P e -K apresentaram reduções de 21%, 14% e 20%, em relação ao SNC, respectivamente (Figura 44C), sendo a variável biométrica menos afetada pelos efeitos da supressão nutricional, cujas reduções só foram possíveis de se observar a partir do 70º DAD. Os resultados encontrados no presente estudo se assemelham aos obtidos por Duboc et al. (1996) e Matheus et al. (2011) estudando os efeitos da omissão de macronutrientes em jatobá, onde as plantas sob omissão de K apresentaram-se maiores em altura. Especialmente

no que se refere ao K, uma vez que os referidos autores verificaram caules mais finos em função da menor lignificação dos mesmos.

Constatou-se ao final do experimento, que os tratamentos implantados influenciaram diretamente o crescimento vegetativo das mudas de jatobá. Isso pôde ser observado em todas as variáveis biométricas. Em concordância,

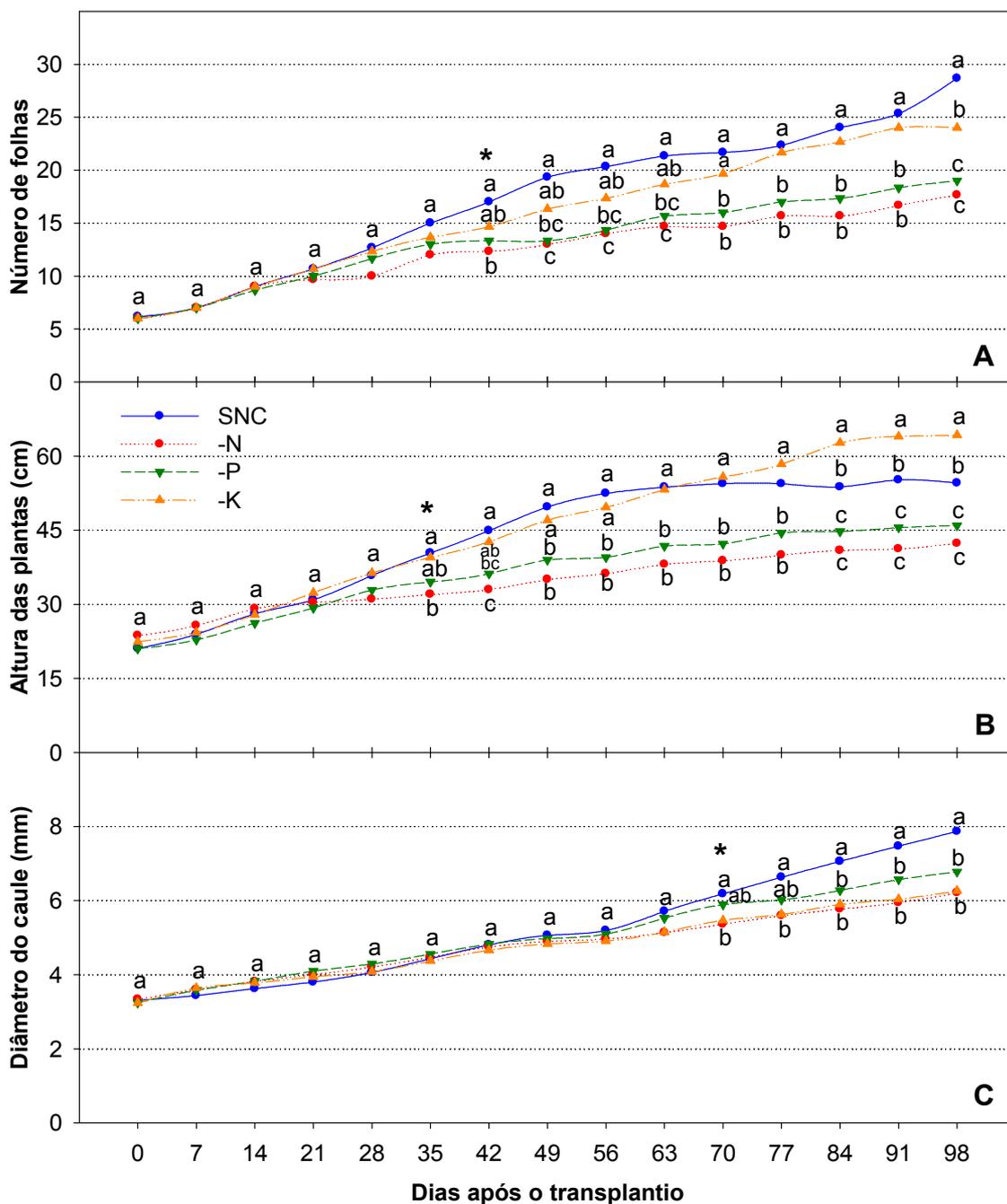


Figura 44 – Número de folhas (A), altura da planta (B) e diâmetro do caule (C) em mudas de jatobá cultivadas em casa de vegetação com supressão de N, P e K. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey. O asterisco (*) representa o momento em que ocorreu a diferenciação estatística.

Venturin et al. (1999) verificaram que plantas de *Peltophorum dubium* (Spreng.) apresentaram elevada exigência nutricional, afirmando que a falta dos nutrientes P e N, foi limitante ao crescimento dessas plantas. No entanto, Duboc et al., (1996) trabalhando com mudas de jatobá, afirmaram que a omissão de macronutrientes não afetam o crescimento e classificam a mesma como uma espécie pouco responsiva. Comportamento semelhante, foi relatado por Braga et al. (1995) que estudando os efeitos da supressão de nutriente em peroba rosa (*Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg) concluíram que as plantas não tiveram o crescimento afetado pelas omissões de N, P e K durante o período avaliado. Os autores justificaram tal comportamento citando o trabalho realizado por Clarkson (1985), que assegurou que plantas de crescimento lento, como é o caso do jatobá (LEE & LANGENHEIM, 1975; LORENZI, 1998; 2002), são menos sensíveis às mudanças nutricionais no substrato onde habitam.

Concordando com os resultados obtidos no presente estudo, Braga et al. (1995) em ensaio com falta de nutrientes concluíram que acácia (*Acacia mangium* Willd.) e a pereira (*Platycyamus regnellii* Benth.) demonstraram sensibilidade a omissão de N e P.

4.3.3 Produção e Alocação de Biomassa Seca e Relação Raiz/Parte Aérea

A omissão dos macronutrientes mais exigidos pelo vegetal (N, P, K) comprometeu significativamente ($P < 0,01$) a produção e alocação de biomassa seca das plantas, sendo os maiores valores observados no tratamento controle. Dentre os tratamentos, a deficiência de nitrogênio provocou maiores reduções Biomassa Seca da Folha (BSF - Figura 45A), Caule (BSC - Figura 45B), Raiz (BSR - Figura 45C) e Total (BST - Figura 45D), que a omissão dos demais nutrientes (-P, -K).

As folhas apresentaram as maiores reduções de biomassa em relação aos demais órgãos (61%, 45% e 25%, para os tratamentos -N, -P e -K, respectivamente) devido à supressão dos nutrientes. Comportamento similar foi observado na BSC, onde as maiores reduções foram observadas nos tratamentos -N (47%) e -P (42%) em relação ao tratamento SNC. Quanto à BSR, as maiores reduções (46%) foram observadas na ausência de nitrogênio,

em relação ao tratamento SNC, esse por sua vez não apresentou diferença significativa na BSR para os tratamentos -P e -K.

Um fato que merece ser destacado são os altos valores de relação R/Pa ($P < 0,05$), apresentados pelo tratamento - P que promoveu um incremento de 66,1% em relação ao tratamento SNC (Figura 45E). Na Alocação de biomassa (AB - Figura 45F) para os órgãos, constatou-se que independente do tratamento, as plantas alocaram mais Biomassa Seca para as Raízes ($P < 0,01$) que nos demais órgãos. E, de acordo com os resultados obtidos, observou-se que a omissão de fósforo promoveu uma maior ABR ($P < 0,01$) em relação aos demais tratamentos, em função dos valores mais altos de BSR associados a baixos valores de BSF e BSC apresentados pelo referido tratamento. Por outro lado, observou-se que apenas o tratamento -P apresentou reduções para a ABC, comprovando que as plantas submetidas à ausência de P priorizam a partição e alocação de biomassa para a raiz em detrimento dos outros órgãos. Contudo, ao analisar os órgãos separadamente, observou-se que a ABF não foi afetada pela omissão de N, P e K. Isso ocorreu em função dos baixos valores de BSF que após a serem relacionados com a BST geraram valores que não apresentaram diferenças significativas.

Duboc (1996), trabalhando com nutrição de jatobá verificaram que as plantas sob omissão de K apresentaram-se maiores em biomassa seca da parte aérea. Já Barroso et al. (2005) trabalhando com Eucalipto observaram que o tratamento com omissão de nitrogênio propiciou uma redução drástica no crescimento, corroborando com os resultados encontrados neste trabalho, haja vista que o crescimento vegetativo é diretamente influenciado pela disponibilidade e assimilação de nitrogênio, sendo o mesmo um fator preponderante para o crescimento de qualquer vegetal (BENINCASA, 2003; BARROSO et al., 2005).

Quanto aos altos valores de relação raiz/parte aérea (R/Pa) verificados no tratamento -P, estes foram diretamente influenciados pelos incrementos na BSR e ABR, apresentados pelo tratamento. Uma vez que, em ambas, o equilíbrio entre partição e alocação da biomassa pode garantir maior plasticidade adaptativa a ambientes de baixa fertilidade (CHAPIN III, 1980).

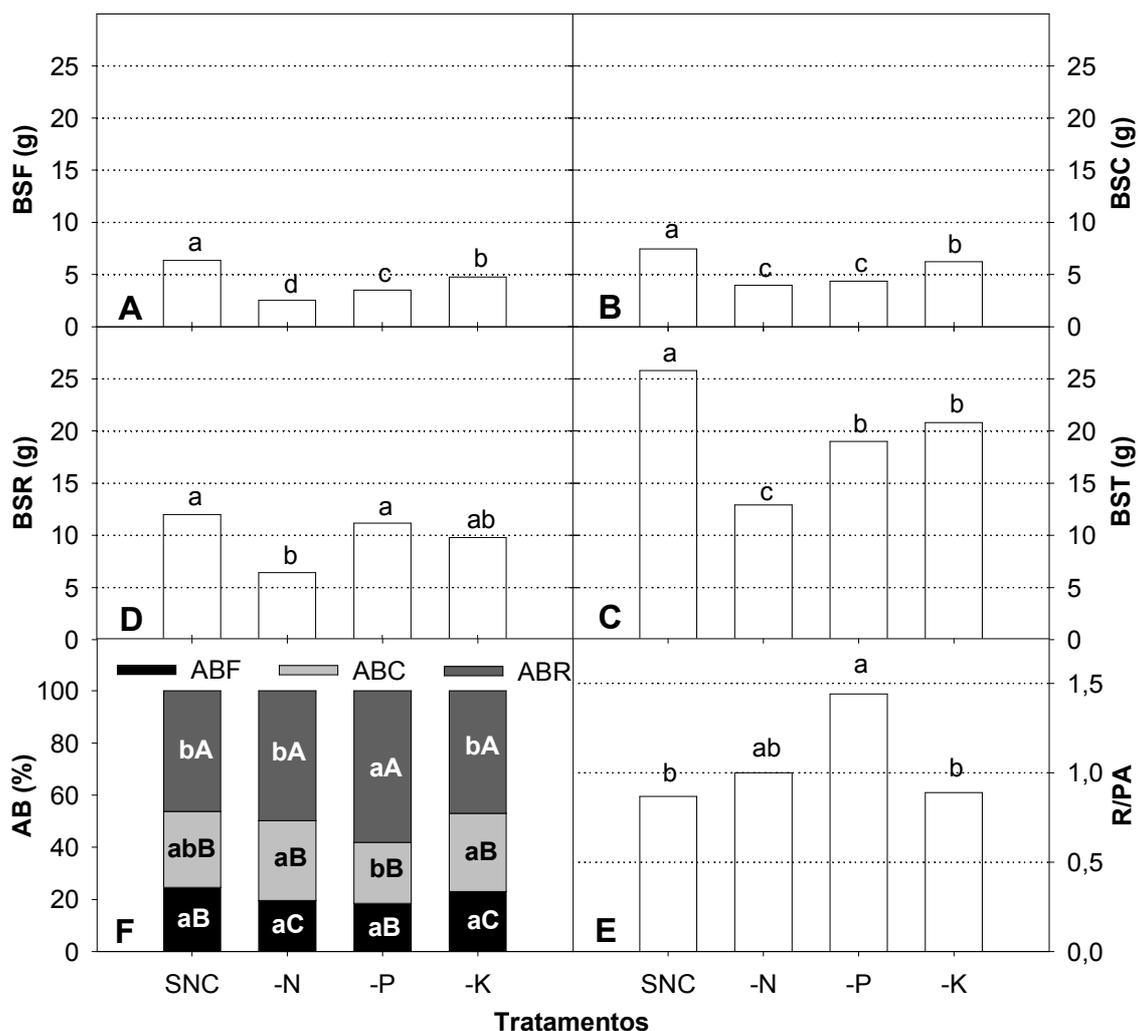


Figura 45 – Biomassa Seca da folha (BSF – **A**), Biomassa Seca do Caule (BSC - **B**), Biomassa Seca da Raiz (BSR – **C**), Biomassa Seca Total (BST – **D**), Alocação de Biomassa (AB – **F**) e Relação Raiz/Parte Aérea (R/PA – **E**) em mudas de Jatobá cultivadas em casa de vegetação com supressão de N, P e K. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey. Para a AB (**F**), letras maiúsculas comparam a alocação de biomassa para cada órgão e minúsculas comparam os tratamentos.

4.3.4 Determinação das relações hídricas

De forma geral, as relações hídricas não foram afetadas pela supressão de N, P e K, havendo diferença significativa ($P < 0.01$) entre os horários nas duas épocas de avaliação e entre os tratamentos apenas ao meio-dia, após 100 dias de cultivo nestas condições.

Antes do amanhecer, o potencial hídrico foliar (Ψ_w) não diferiu entre os tratamentos, nem entre as épocas (Figura 46A). No entanto, após 100 dias de cultivo (Término do experimento) sob supressão de nutrientes (Figura 46B) o Ψ_w avaliado ao meio-dia apresentou diferença significativa ($P < 0,01$) entre os

tratamentos, onde as plantas cultivadas com $-P$ apresentaram valores maiores ($-0,92$ MPa), em contrapartida o tratamento $-K$ apresentou o menor valor ($-1,88$ MPa) de Ψ_w diferindo significativamente dos demais tratamentos. Também inferiores ao tratamento $-P$, os tratamentos $-N$ e SNC não diferiram entre si.

Os resultados comprovam que no 100° DAD as condições climáticas adversas impostas pelo DPV afetaram significativamente as relações hídricas das plantas do tratamento $-K$ no horário de maior demanda evaporativa (12 h). Uma explicação para este evento deve-se a atuação do K no controle estomático sendo a sua omissão, fator restritivo ao controle da abertura e fechamento dos estômatos, promovendo o dessecamento excessivo com consequente diminuição do Ψ_w quando há um aumento da transpiração devido ao alto do DPV.

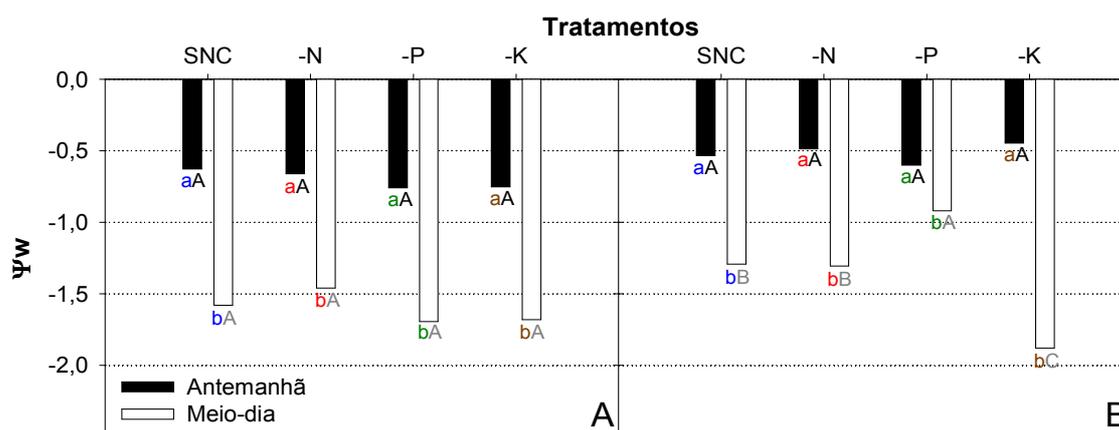


Figura 46 – Potencial hídrico foliar (Ψ_w) de mudas de jatobá cultivadas em casa de vegetação com supressão de N, P e K, determinados às 4 h (antemanhã) e 12 h (meio dia) em duas épocas de avaliação, 50° (A) e 100° (B) dias após a diferenciação. Letras maiúsculas e **PRETAS** comparam os tratamentos nas avaliações antemanhã e as **CINZAS** comparam os tratamentos no Ψ_w nas avaliações ao meio-dia. As minúsculas e **azuis** comparam o tratamento SNC, as **vermelhas** comparam o tratamento $-N$, as **verdes** o tratamento $-P$ e as **marrons** o tratamento $-K$, onde médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

A participação do K no controle estomático foi proposta por S. Imamura em 1943, que chamou esse processo de “Hipótese do fluxo de K” ou “Hipótese da regulação estomática hidroativa”. E se resume na migração de K para as células guardas visando à manutenção do potencial osmótico para a promoção da turgescência celular e abertura estomática (HOPKINS, 2000).

Contudo, Taiz e Zeiger (2013) afirmaram que estudos recentes revelam que a sacarose, além do K, são responsáveis pelo movimento estomático. A

partir desses relatos atualmente atribui-se ao K a abertura dos estômatos no início da manhã e o fechamento no final da tarde está relacionado com o decréscimo no conteúdo de sacarose nas folhas.

Por fim, a similaridade entre os valores do $\Psi_{w_{am}}$ sugerem que a supressão de N, P e K não restringiu a reidratação das plantas, haja vista que as plantas conseguiram elevar os valores do $\Psi_{w_{am}}$ aos das plantas do tratamento SNC.

4.3.5 Avaliação das trocas gasosas

Exceto para o tratamento com ausência de potássio, pode-se afirmar que a supressão dos nutrientes promoveu reduções significativas ($P < 0,01$) na maioria das variáveis analisadas. Esse comportamento foi observado na fotossíntese (Figura 47A), transpiração (Figura 47B), condutância estomática (Figura 47D), na eficiência de carboxilação (Figura 47E), eficiência do uso da água (Figura 47F) e eficiência intrínseca do uso da água (Figura 47H), onde as plantas cultivadas na ausência de potássio assumiram os maiores valores para essas variáveis, não diferindo do tratamento SNC. Observou-se também que a deficiência de nitrogênio influenciou nos baixos valores apresentados nas variáveis supracitadas, da mesma forma, a supressão de fósforo também ocasionou alterações nas trocas gasosas, sendo que neste caso, apenas a fotossíntese e a eficiência de carboxilação foram afetadas, comprovando que a carência de fósforo surte menos efeitos deletérios que a deficiência de nitrogênio.

Na temperatura foliar essa tendência se repete, entretanto, a análise estatística evidenciou que a ausência de nitrogênio acarretou em um aumento significativo ($P < 0,01$) na temperatura foliar em relação aos demais tratamentos (Figura 47G). Esse aumento de temperatura pode ter sido ocasionado pelo fechamento parcial dos estômatos, uma vez que o mesmo influencia diretamente a captação de CO_2 externo causando o aumento da respiração em função dos altos valores de C_i da folha o que limita a abertura dos estômatos e explica os baixos valores de transpiração, condutância estomática e eficiência do uso da água (TAIZ & ZEIGER, 2013). A única variável que não diferiu em relação aos tratamentos foi a concentração interna de CO_2 (Figura 47C).

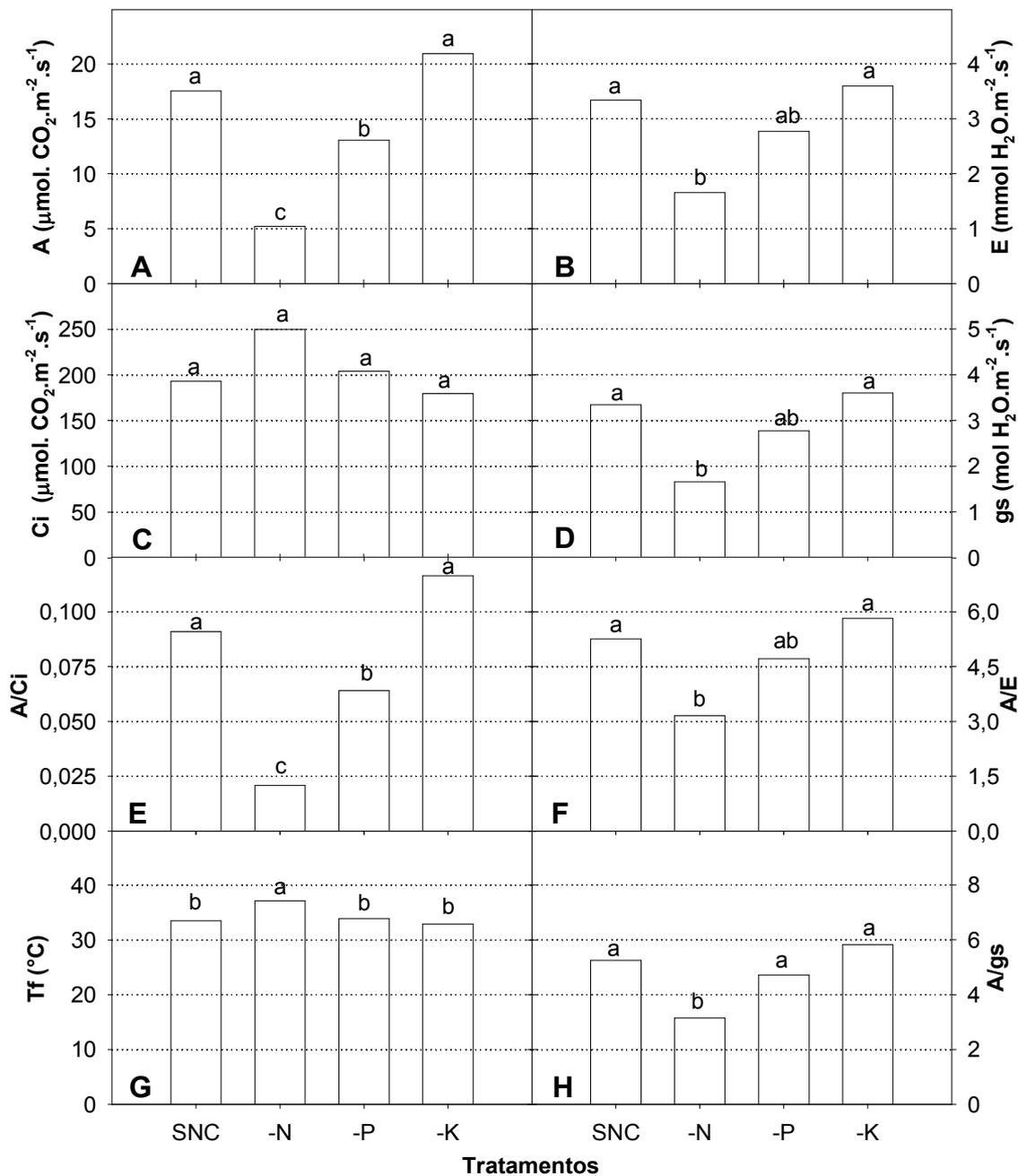


Figura 47 – Valores médios da Fotossíntese (A), Transpiração (B), Concentração Interna de CO₂ (C), Condutância Estomática (D), Eficiência de Carboxilação (E), Eficiência do Uso da Água (F), Temperatura Foliar (G) e Eficiência Intrínseca do Uso da Água (H) em mudas de jatobá submetidas à supressão de N, P e K cultivadas em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

A avaliação conjunta das variáveis revela que o aumento da temperatura ocasionou a diminuição da transpiração, seguida da diminuição da condutância estomática e conseqüente fechamento estomático. A interrupção do fluxo dos gases via estômatos propiciou uma elevação na concentração interna de CO₂, influenciando diretamente o processo de fixação de CO₂ via fotossíntese e

todos esses fatos ocorreram devido às limitações de N, haja vista que o mesmo é componente de clorofilas e proteínas envolvidas nesse processo.

Matheus et al. (2011) estudando mudas de jatobá, afirmam que a omissão de macronutrientes causam distúrbios nutricionais que se manifestam como sintomas de deficiência característicos, como a redução do crescimento e a presença de clorose generalizada. No presente estudo isso foi comprovado, uma vez que a supressão de N reduziu o crescimento das mudas (Figura 44) e em partição e alocação de biomassa seca (Figura 45) das plantas submetidas à falta de N, haja vista que 95% da biomassa seca de uma planta é formada a partir do oxigênio, hidrogênio e carbono, sendo este último fixado fotossinteticamente e como foram registradas reduções nessa fixação, o crescimento restringido pela diminuição da assimilação do carbono via fotossíntese (CHAVES et al., 2002).

4.3.6 Estimativa dos pigmentos fotossintéticos

Os teores de clorofila a (Figura 48A), clorofila b (Figura 48B) e carotenóides (Figura 48C) e clorofila total (Figura 48D) apresentaram comportamento similar, onde os maiores valores ($P < 0,01$) foram observados no tratamento SNC (13,4; 21,1; 5,6; 19,4 mg.g^{-1} BF, para clorofila a, b e total, respectivamente) em relação aos demais tratamentos. Os tratamentos com supressão de fósforo e potássio não diferiram estatisticamente entre si, no entanto, a ausência de nitrogênio promoveu reduções ($P < 0,01$) nos teores de clorofila a, b, carotenóides e Cl total em torno de 63,5%, em relação ao tratamento controle.

Em resposta à omissão de nitrogênio, também foram visualizadas reduções nos teores de pigmentos fotossintéticos em diversas espécies florestais, como *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng. K. Schum) (SALVADOR et al., 1994), *Hymenaea courbaril* L. (DUBOC et al., 1996; MATHEUS et al., 2011) *Myracrodruon urundeuva* (Allemão) (MENDONÇA et al., 1999), *Schizolobium amazonicum* (Huber ex Ducke) (MARQUES et al., 2004), *Tectona grandis* (L.f.) (BARROSO et al., 2005) e *Moringa oleífera* (VIEIRA et al., 2008) que resultou na clorose das folhas mais jovens, evoluindo

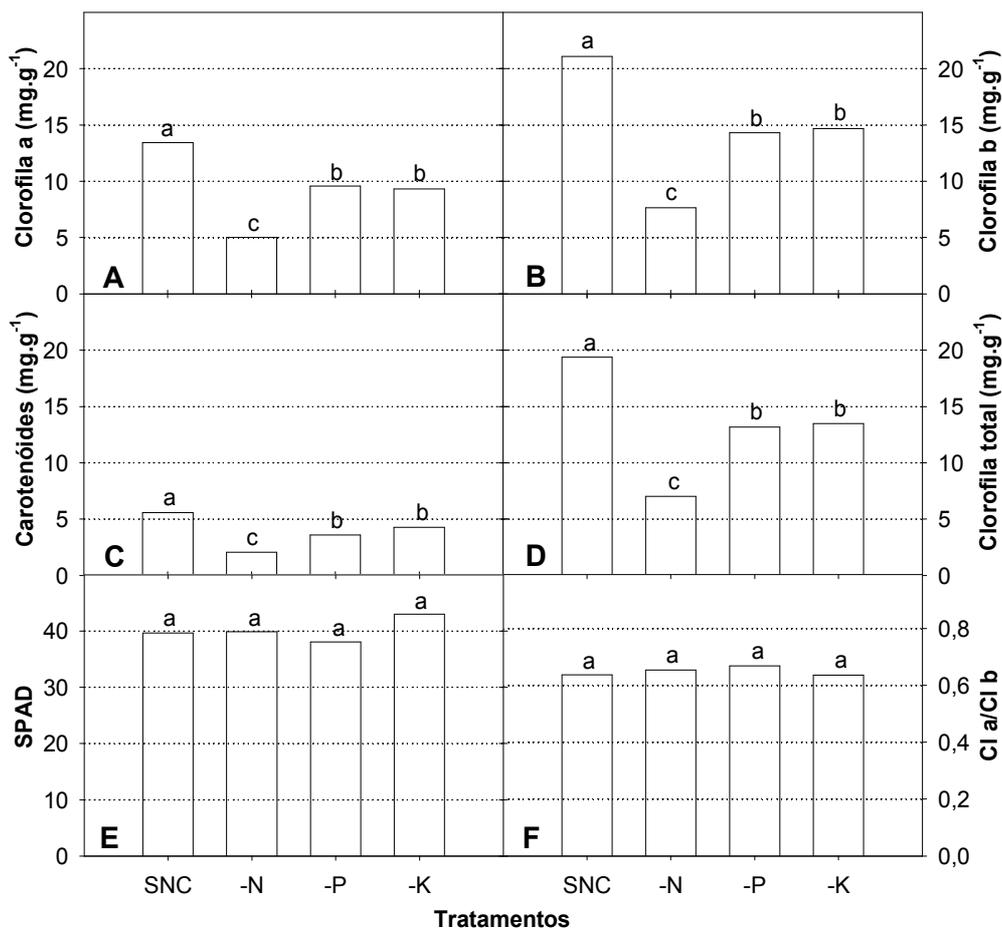


Figura 48 – Valores médios dos teores de clorofila *a* (A), *b* (B), Total (D), carotenóides (C), SPAD (E) e relação clorofila *a/b* (F) em mudas de jatobá submetidas à supressão de N, P e K cultivadas em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

para uma clorose generalizada e início de necrose nas folhas mais velhas, concordando com os resultados obtidos no presente estudo (Figura 49A).

Lehninger et al. (1993) afirma que além de ser constituinte das clorofilas, o N está envolvido nos processos de síntese proteica, especialmente a Rubisco (Ribulose, 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase) responsável pela fixação de CO₂, representando aproximadamente 50% das proteínas solúveis contidas nas folhas de plantas C₃. Em adição, Vieira et al. (2008) afirmam que após a instauração da deficiência de N ocorre uma rápida modificação no perfil hormonal da planta, ocasionando a indução precoce da senescência foliar, uma vez que o N é um elemento chave no processo de síntese de todas as proteínas, o que torna a sua deficiência muito mais intensa quando comparada aos demais elementos. Os mesmos autores asseguram que as reduções no crescimento são decorrentes da omissão de N e são causadas primariamente

por uma forte redução na atividade fotossintética, como foi verificado no presente estudo. No entanto, os valores médios do índice SPAD e da relação clorofila Cl_a/Cl_b não diferiram significativamente em relação aos tratamentos determinados no presente estudo.

Ao término do período experimental, observou-se que a deficiência de fósforo, promoveu oscilação na coloração das folhas, variando do verde escuro para tons menos fortes seguido de escurecimento nas nervuras em folhas mais novas (Figura 49B), e de verde escuro para tons mais fortes nas folhas mais velhas (Figura 49C). Em consonância com os sintomas encontrados no presente estudo, Mendonça et al. (1999) afirmam que em mudas de *Myracrodruon urundeuva* (Allemão) as folhas mais velhas apresentaram-se arroxeadas na ausência de P, entretanto em *Cedrella fissilis* (SILVA & MUNIZ, 1995) e *Tectona grandis* (Barroso et al., 2005) foi observado escurecimento apenas das nervuras nas folhas mais velhas e clorose nas folhas mais novas.

Em contrapartida, não foram visualizados sintomas de deficiência de potássio no período estudado, concordando com os resultados encontrados por Duboc et al. (1996) e Matheus et al. (2011). Os referidos autores afirmam que o tempo de estudo não foi suficiente para a manifestação de sintomas de deficiência de K e que este acontecimento pode ser indicativo de uma alta eficiência no uso deste nutriente. Concluindo que o jatobá pode acumular e utilizar de forma eficiente estoques de K advindos do período de aclimação.



Figura 49 – Sintomas da deficiência de Nitrogênio (A) e Fósforo (B e C) em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.).

4.3.7 Quantificação dos solutos orgânicos

Os resultados evidenciaram que não houve diferença significativa entre os teores de carboidratos nas folhas, nos tratamentos estudados (Figura 50A).

Entretanto, a supressão de P levou a redução dos teores de proteína (Figura 50C) e prolina (Figura 50E) nas folhas, em relação aos demais tratamentos, observando-se as menores médias (24,02 e 12,5 $\mu\text{mol. g}^{-1}$ BF, respectivamente) para este tratamento.

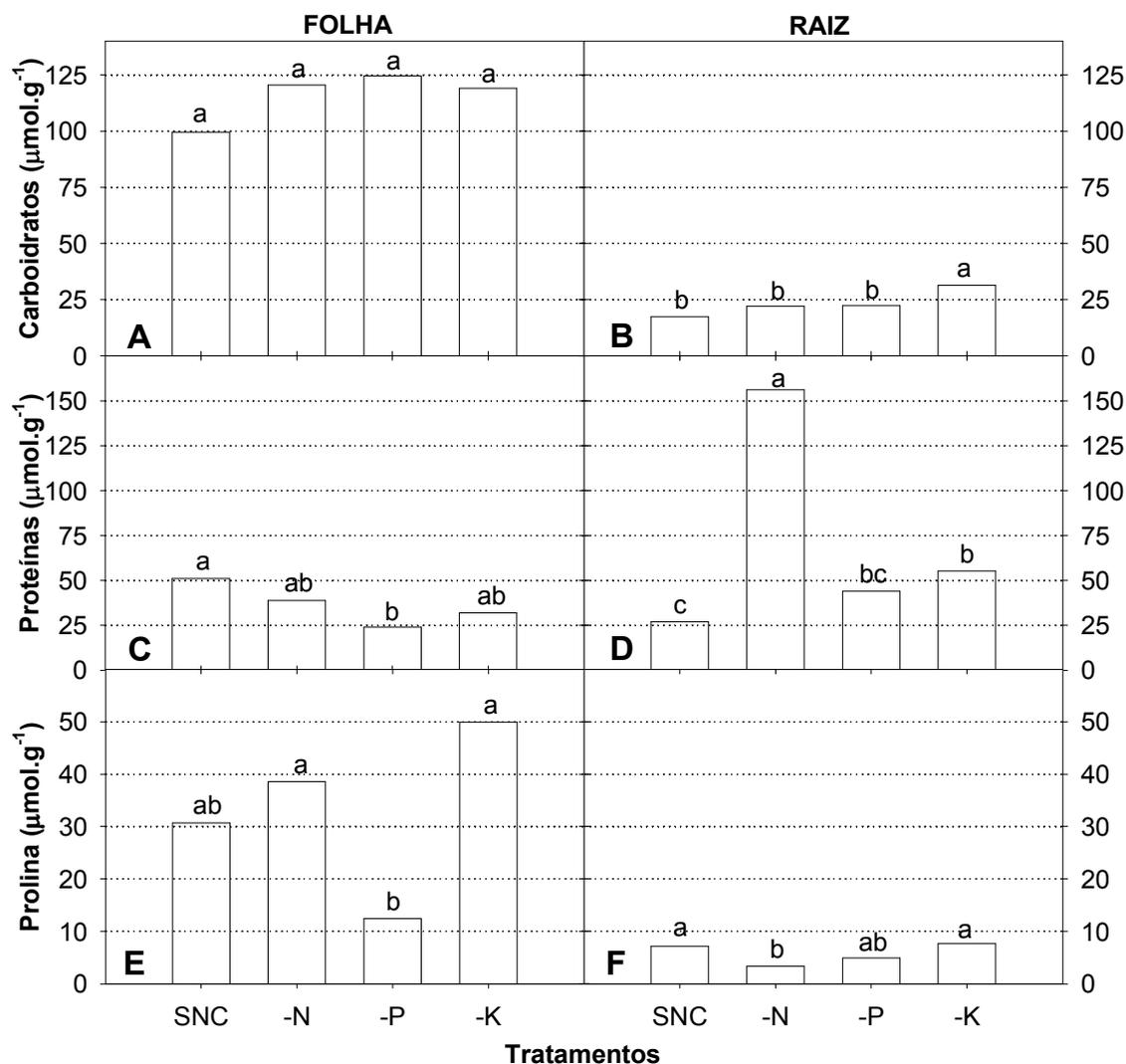


Figura 50 – Valores médios dos teores de carboidratos solúveis totais, proteínas solúveis e prolina livre nas folhas (A, C e E, respectivamente) e raízes (B, D e F, respectivamente) em mudas de jatobá submetidas à supressão de N, P e K cultivadas em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste Tukey.

Quanto aos teores de carboidratos na raiz (Figura 50B), a omissão de potássio propiciou maior acúmulo (81%) em relação ao tratamento SNC. Em contrapartida, a ausência de nitrogênio ocasionou um incremento (5,8x) de proteínas solúveis nas raízes (Figura 50D), diferindo significativamente ($P < 0,01$) dos demais tratamentos. Entretanto, para este tratamento também foi atribuído o menor teor (3,37 $\mu\text{mol. g}^{-1}$ BF) de prolina livre nas raízes (Figura

50F), tendo como destaque os tratamentos SNC e –K, com os maiores valores médios.

Em *Moringa oleifera*, Vieira et al. (2008) afirmam que as alterações metabólicas (catabolismo predominando sobre síntese) provenientes das deficiências nutricionais, acarretam em hidrólise e transporte via floema, de amido, clorofilas, proteínas além de outros compostos orgânicos para as regiões de crescimento, especialmente para as raízes, sob a forma de suas frações mais solúveis.

Os valores das trocas gasosas semelhantes ao controle (Figura 47) verificados no tratamento –K podem estar associados à elevação dos teores de prolina na folha, uma vez que se atribui à mesma a manutenção da integridade das membranas, primordiais à continuidade das trocas gasosas (LIU et al., 2011).

4.3.8 Avaliação global das respostas fisiológicas

Após a normalização dos resultados e separação das variáveis, observou-se que para o crescimento (Figura 51A) as variáveis de biomassa seca (BSF, BSC, BSR, BST e R/Pa) apresentaram maiores contrastes fisiológicos. Em relação as relações hídricas e trocas gasosas (Figura 51B), o potencial hídrico ao meio-dia aos 100 DAD, a fotossíntese, a transpiração, a condutância estomática, a eficiência de carboxilação e a eficiência do uso da água foram os descritores fisiológicos em destaque. Para os pigmentos fotossintéticos (Figura 51C), apenas a relação $Cl\ a/Cl\ b$ e o índice SPAD não foram considerados destaque. Por fim, os solutos orgânicos foram representados pelos teores de proteína e prolina na folha e raiz (Figura 51D).

De posse dos descritores fisiológicos em destaque (Figura 51E), constatou-se que as variáveis fisiológicas que apresentaram maior contraste foram: a biomassa seca das folhas, a fotossíntese, a eficiência de carboxilação e os teores de prolina e proteína na raiz, sendo essas variáveis, as mais sensíveis às omissões de N, P e K dentre as demais variáveis analisadas

Lee e Langenheim (1975); Duboc et al. (1996), Lorenzi (1998; 2002) afirmam que o jatobá é pouco exigente em relação à fertilidade do solo, no entanto, analisando os resultados obtidos no presente estudo, observa-se que

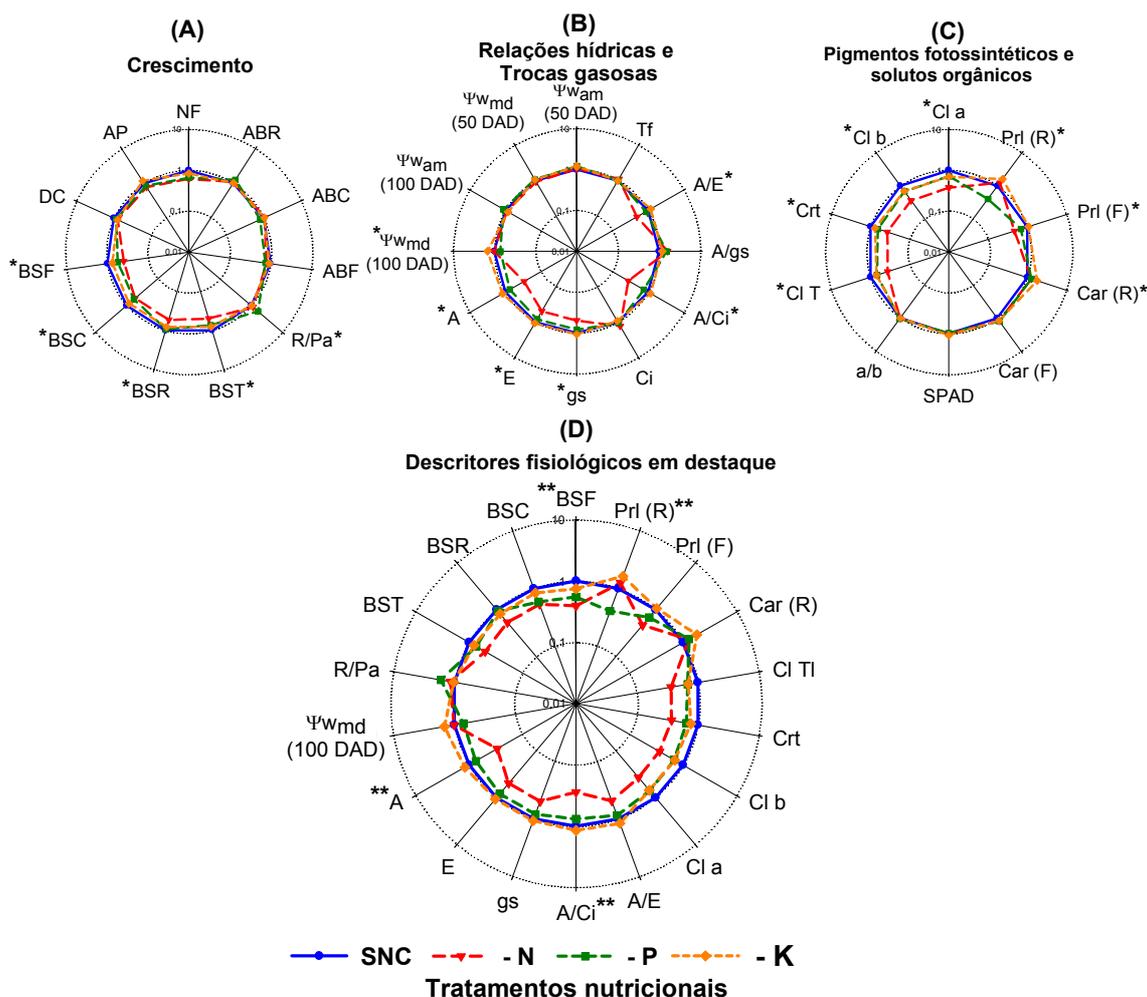


Figura 55 – Representação global das respostas fisiológicas mudas de jatobá submetidas à supressão de N, P e K cultivadas em casa de vegetação. As variáveis foram agrupadas nos seguintes parâmetros: **Crescimento (A)** – número de folhas (NF), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), Biomassa Seca das Folhas (BSF), Biomassa Seca dos Caules (BSC), Biomassa Seca das Raízes (BSR), Biomassa Seca Total (BST), Relação Raiz/Parte (R/Pa), Alocação de Biomassa nas Folhas (ABF), Alocação de Biomassa no Caule (ABC) e Alocação de Biomassa na Raiz (ABR); **Relações hídricas e trocas gasosas (B)** – Potencial hídrico foliar antemanhã ($\Psi_{w_{am}}$) e ao meio dia ($\Psi_{w_{md}}$) aos 50° e 100° dias após diferenciação (DAD), Fotossíntese (A), Transpiração (E), Condutância estomática (gs), Concentração de CO_2 intracelular (Ci), Eficiência de carboxilação (A/Ci), Eficiência intrínseca do uso da água (A/gs), Eficiência do uso da água (A/E) e temperatura da folha (Tf). **Pigmentos fotossintéticos (C)** – Clorofila a (Cl a), Clorofila b (Cl b) Clorofila Total (Cl T), Carotenoides (Crt), Relação Clorofila a/b (a/b) e Índice SPAD (SPAD); **Solutos orgânicos** - Carboidratos solúveis totais na Folha (Car F) e Raiz (Car R), Proteínas solúveis na Folha (Prt Folha) e Raiz (Prt Raiz), Prolina livre na Folha (Prl Folha) e Raiz (Prl Raiz). As variáveis mais contrastantes foram marcadas com um asterisco (*) e reagrupadas em **Descritores fisiológicos em destaque (E)**, onde as variáveis mais representativas foram remarcadas com dois asteriscos (**). O eixo Y tem uma escala logarítmica.

as plantas submetidas a omissão de N e P apresentaram sensíveis reduções as variáveis avaliadas, indicando haver maior requerimento desses

macronutrientes. Fato comprovado por Matheus et al. (2011) estudando a referida espécie.

Por fim, dentre e os elementos estudados, o N foi considerado o mais limitante ao desenvolvimento de plantas de jatobá. Sugerindo que o requerimento nutricional quanto aos macronutrientes obedeça à ordem decrescente de: $N > P > K$.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

- Mudanças de jatobá acumulam pigmentos fotossintéticos e solutos orgânicos, principalmente a prolina, como as principais características de enfrentamento à supressão de rega. Fato que permite um rápido reestabelecimento de seu metabolismo após a reidratação na fase inicial do desenvolvimento;
- Os teores de prolina livre (folhas e raízes) e o potencial hídrico foliar (principalmente nas horas mais frias do dia) são bons indicadores de contrastes fisiológicos, recomendando-se a avaliação dos mesmos para estudos futuros com a referida espécie, em situação de déficit hídrico;
- Pelos resultados obtidos, mudas de jatobá suportem até 12 dias de estiagem, em sacos, sem comprometer seu metabolismo. No entanto, as mesmas podem ser severamente afetadas caso o período de estiagem se prolongue. Informação que pode ser útil a programas de reflorestamento e produtores de mudas da referida espécie;
- Após exposição à salinidade, as mudas de jatobá se ajustaram osmoticamente, uma vez que acumularam solutos orgânicos que promoveram a elevação da turgescência foliar, resultando na recuperação das trocas gasosas, mesmo após submissão ao estresse salino severo (100 mM);
- Dentre as variáveis estudadas, recomendam-se as trocas gasosas (fotossíntese, transpiração, condutância estomática e a eficiência do uso da água), os solutos orgânicos (prolina na raiz) e principalmente os solutos inorgânicos (teores de cloreto, sódio e potássio nas folhas, caules e raízes) para a caracterização do estado de tolerância de mudas de jatobá à salinidade;
- Recomenda-se a produção de mudas de jatobá, em níveis salinos de até 50 mM de NaCl, bem como o emprego das mesmas em programas de

reflorestamento de áreas degradadas pela ação da salinidade, haja vista que as mesmas são capazes de tolerar níveis moderados deste fator sem comprometer seu desenvolvimento em ambiente controlados.

- Os resultados da presente pesquisa permitem inferir que a biomassa seca da folha, a fotossíntese, a eficiência de carboxilação e o teor de prolina na raiz são boas indicadores do comportamento fisiológico de mudas de jatobá cultivadas sob supressão de N, P e K;
- Observou-se que o N foi o macronutriente mais limitante ao desenvolvimento de plantas de jatobá (*Hymenaea courbail* L.), sendo necessária uma atenção especial antes de levar a muda ao campo;
- Conclui-se que o requerimento nutricional quanto aos macronutrientes da referida espécie obedeça à ordem decrescente de: N>P>K;

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, P.; THOMAS, J.C.; VERNON, D.M.; BOHNERT, H.J. & JENSEN, R.G. Distinct cellular and organismic responses to salt stress. **Plant and Cell Physiology**, 33: 1215 – 1223. 1992.

AIDAR, M. P. M.; MARTINEZ, C. A.; COSTA, A. C.; COSTA, P. M. F.; DIETRICH, S. M. C. & BUCKERIDGE, M. S. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on the establishment of seedlings of jatobá, *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Biota Neotropica**, v. 2, n. 1, p. 79-88. 2002.

ALMEIDA, S. M. Z.; SOARES, A. M.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; GAJEGO, E. B. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. **Ciência Rural**. v. 35, n. 1, p. 62-68, 2005.

AMIRJANI, M. R. Effect of NaCl on some physiological parameters of Rice. **International Journal of Biological Sciences**, 3(1): 6-16. 2010.

AMORIM, J. R. A.; RESENDE, R. S.; HOLANDA, J. S.; FERNANDES, P. D. **Qualidade da água na agricultura irrigada**. In: Albuquerque, P. E. P. de; Durães, F. O. M. (ed.). Uso e manejo de irrigação. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, cap.6, p.255-316. 2008.

AMORIM, A. V.; GOMES FILHO, E.; BEZERRA, M. A.; PRISCO, J. T.; LACERDA, C. F. Respostas fisiológicas de plantas adultas de cajueiro anão precoce à salinidade. **Revista Ciência Agronômica**, v. 41, n. 01, p. 113-121, 2010.

ANGELOCCI, L. R. **Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera. Introdução ao tratamento biofísico**. Editado pelo autor, Piracicaba. 2002.

APSE, M. P.; BLUMWALD, E. Na⁺ transport in plants. **FEBS Letters**, v. 581, p. 2247–2254, 2007.

ARNON A, D. I.; STOUTS, P. R. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. **Plant Physiology** v.14, p.371-375, 1939.

ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: some recent advances. **Biotechnology Advances**, 28: 169-183. 2010.

ASHRAF, M.; FOOLAD, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, p. 206–216, 2007.

ASPINALL, D. e L.G. PALEG. Proline Accumulation: Physiological Aspects. In D. ASPINALL e L.G. PALEG (eds.), **Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants**, Academic Press, Australian, p. 206-241. 1981.

- AYELE, M.; BLUM, A.; NGUYEN, H. T. Diversity for osmotic adjustment and root depth in teff [*Eragrostis tef* (Zucc) Trotter]. **Euphytica**, v.121, n.3, p.237-249, 2001.
- BACELAR, E. A.; PEREIRA, J. M. M.; GONÇALVES, B. C.; LOPES, J. I.; CORREIA, C.M. Physiological responses of different olive genotypes to drought conditions. **Acta Physiology Plant**, v. 31, p. 611-621, 2009.
- BAO, A. K.; WANG, S. M.; WU, G. O.; XI, J. J.; ZHANG, J. L.; WANG, C. M. Overexpression of the Arabidopsis H⁺-PPase enhanced resistance to salt and drought stress in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.). **Plant Science**, v. 176, p. 232–40, 2012
- BARROSO, D.G.; FIGUEIREDO, F.A.M.M.A.; PEREIRA, R.C.; MENDONÇA, A.V.R.; SILVA, L.C. Diagnóstico de deficiências de macronutrientes em mudas de teca. **Revista Árvore**, Viçosa, v.29, n.5, p.671-679, 2005.
- BATES, L. S; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant Soil**, v. 39, p.205-207, 1973.
- BECK, E. H.; FETTIG, S.; KNAKE, C; HARTIG, K.; BHATTARAI, T. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress; **Journal of Biosciences**. 32(3), 501–510, April 2007.
- BEERLING, D. J.; OSBORNE, C. P. & CHALONER, W. G. Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the Late Palaeozoic era. **Nature**. p. 352-354. 2001.
- BELTRÃO, N.E.M.; OLIVEIRA, M.I.P. **Biossíntese e degradação de lipídios, carboidratos e proteínas em oleaginosas**. Documentos, 178, 61p. , Embrapa Algodão - Campina Grande, PB, 2007.
- BEN AHMED, C.; BEN ROUINA, B.; SENSOY, S.; BOUKHRIS, M.; BEN ABDALLAH, F. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and Experimental Botany**. 67, 345–352. 2009.
- BENGTON, C.; FALK, S.; LARSSON, S. The after-effect of water stress on transpiration rate and change in abscisic acid content of young wheat plants. **Physiologia Plantarum**, 41:149-154, 1977.
- BENINCASA, M.M.P. **Análise de crescimento de plantas**. 1.ed. Jaboticabal: FUNEP, p. 42. 1988.
- BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas** (noções básicas). Jaboticabal: FUNEP, 41 p, 2003.
- BERNSTEIN, L. **Salt tolerance of fruit crops**. USDA Inform. Bul. 292 (rev.). 1980.

BEZERRA NETO, E.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Estudo comparativo do crescimento de plantas de tomate e milho sob condições de salinidade. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 42, n. 4, p. 471-475, 1999.

BEZERRA NETO, E.; BARRETO, LEVY PAES. **Análises Químicas e Bioquímicas em Plantas**. Recife: Editora Universitária da UFRPE, 267p., 2011.

BLACKMAN, S. A.; OBENDORF, R. L.; LEOPOLD, A. C. Maturation proteins and sugars in desiccation tolerance of developing soybean seeds. **Plant Physiology** **100**, 225–230. 1992.

BLUM, A.; ZHANG, JX; NGUYEN, H. T. Consistent differences among wheat cultivars in osmotic adjustment and their relationship to plant production. **Field Crops Research**, v.64, n.3, p.287-291. 1999.

BLUMWALD E. Sodium transport and salt tolerance in plant cells. **Current Opinion of Cell Biology**, 12: 76-112. 2000.

BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C.; REISSMANN, C. B. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. vol.19, n.1, pp. 167-181. 2005.

BOYER, J. S. Recovery of photosynthesis in sunflower after a period of low leaf water potential. **Plant Physiology**, v.47, p.816-820, 1971

BOYER, J. S. Plant productivity and environment. **Science**, v.218, p.443-448, 1982.

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**, 72: 248-254. 1976.

BRADY, N. C.; WEIL, R. R. The nature and properties of soils. 14. ed. **New Jersey: Pearson Prentice Hall**, 975p. 2008.

BRAGA, F. A. et al. Exigências nutricionais de quatro espécies florestais. **Revista Árvore**, v.19, n.1, p.18-31, 1995.

CAIRO, P. A. R. **Aspectos biofísicos e metabólicos de plantas jovens de espécies florestais associados à disponibilidade de água no solo**. Lavras: ESAL. Tese de mestrado em Fisiologia vegetal. 124p. 1992.

CALBO, A. G.; FERREIRA, M. D.; J.D.C. PESSOA, J. D. C. "**Wiltmeter: fundamento e aplicações para a medida da firmeza das folhas**", 01/2008, Circular Técnica, 43 (Boletim Técnico), Embrapa Instrumentação Agropecuária, pp. 1, pp.1-1, São Carlos, 2008.

CALBO, A. G.; FERREIRA, M. D.; PESSOA, J. D. C. A leaf lamina compression method for estimation of turgor pressure. **HortScience**, v. 45, p. 418-423, 2010.

CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e ajustamento osmótico de plantas de buriti submetidas a estresse hídrico. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Jaboticabal, v.9, n.1, p.117-123, 1997.

CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P.V. DE. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revista Brasileira de Botânica.**, São Paulo, v. 23, n. 3, Sept. 2000.

CARVALHO, P. E. R., **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira.** EMBRAPA – CNPF; Brasília-DF, p. 640. 1994.

CARVALHO, P. E. R.; **Espécies arbóreas brasileiras.** v.1 Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo/PR: Embrapa Florestas, p. 1039. 2003.

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

CHAPIN III, F.S. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology Systematics**, Palo Alto, v.11, 1980. p.233-260.

CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, 42:1-16, 1991.

CHAVES, M. M., MAROCO, J. P., PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought – From genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, 30, 239-264. 2003.

CHAVES, M.M.; OLIVEIRA, M.M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**. Eynshan, v.55, p.2365-2384, 2004.

CHAVES, M.M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M.I.; RICARDO, C.P.P.; OSORIO, M.L.; CARVALHO, I.; FARIA, T. e PINHEIRO, C. How plants cope with water stress. **Photosynthesis and growth Annals of Botany**, 89: 907-916. 2002.

CHINNUSAMY V.; SCHUMAKER K. S.; ZHU, J.K. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants. **Journal of Experimental Botany**, Vol. 55, N° 395. pp. 225 - 236, January 2004.

CHUDNOFF, M., **Tropical Timbers of the World.** USDA Forest Service. Ag. Handbook, N° 8. p. 607. 1984.

CLARKSON, D.T. Adaptações morfológicas e fisiológicas das plantas a ambientes de baixa fertilidade. In: SIMPÓSIO SOBRE RECICLAGEM DE NUTRIENTES E AGRICULTURA DE BAIXOS INSUMOS NOS TRÓPICOS, Ilhéus, 1984. **Anais...** Ilhéus: CEPLAC/SBCS, p.45-75. 1985.

COCHARD, H.; COLL, L.; LE ROUX, X.; AMÉGLIO, T. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure in walnut. **Plant Physiology**, 128: 282-290, 2002.

CORNIC, G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. **Trends Plant Science**, 5: 187- 188. 2000.

COSTA, P. H. A.; SILVA, J. V.; BEZERRA, M. A.; ENÉAS FILHO, J.; PRISCO, J. T.; GOMES FILHO, E. Crescimento e níveis de solutos orgânicos e inorgânicos em cultivares de *Vigna unguiculata* submetidos à salinidade. **Revista Brasileira de Botânica**, V. 26, n. 3, p. 289-297, jul.-set. 2003.

COSTA, M. F. **Dicionário de Termos Médicos**. Editora: Porto Editora, Coleção: DICIONÁRIOS TEMÁTICOS. p. 1584. 2012.

COSTA, P. M. F. **Efeitos da alta concentração de CO₂ sobre o crescimento e o estabelecimento de plântulas do jatobá de mata *Hymenaea courbaril* L. VAR. *stilbocarpa* (HEYNE)**. Campinas, SP. Tese de doutorado, Instituto de Biologia. UNICAMP, 88 p., 2004.

CUNHA, P. C. **Aspectos fisiológicos e bioquímicos de *Jatropha curcas* cultivada sob estresse salino**. Dissertação de mestrado pela Universidade Federal Rural de Pernambuco; Recife – PE, 2009;

DAMIÃO FILHO, C. F.; MÔRO, F. V. **Morfologia externa das espermatófitas**. Jaboticabal: UNESP, 101 p., 2001.

DUBOC, E.; VENTORIM, N.; VALE, F.R.; DAVIDE, A.C. Nutrição do jatobá (*Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang.). **Cerne**, Lavras, v.2, n.1, p.138-152, 1996.

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. 2004.

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

ELLSWORTH, D. S.; OREN, R.; HUANG, C., PHILLIPS, N. & HENDREY, G. R. Leaf and canopy responses to elevated CO₂ in a pine forest under free air CO₂ enrichment. **Oecologia** 104: 139-146. 1995.

EL-SHARKAWY, M.A.; COCK, J.H. Water use efficiency of cassava. I. Effects of air humidity and water stress on stomatal conductance and gas exchange. **Crop Science**, Madison, v.24, p.497-502, 1984.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Nutrição mineral de plantas: princípios e perspectivas**. 2 ed. Londrina: Editora Paulista, 400p., 2006.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives (2nd Edn)** Sinauer, Massachusetts, 380 pp, 2005.

ESTEVEES, B.S. SUZUKI, M.S. Efeito da salinidade sobre as plantas. **Oecologia Brasiliensis**, 12 (4): 662-679. 2008.

FAO (2008) **FAO Land and Plant Nutrition Management Service**. Acessado em: 23 nov. 2012. Disponível em :<<http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush/>>.

FARIAS, R. R. S. & CASTRO, A. A. J. F. Fitossociologia de trechos da vegetação do Complexo de Campo Maior, PI, Brasil. **Acta botânica brasilica**. 18(4): 949-963. 2004.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**. Dev. 29, 185–212 p. 2009.

FERNANDES, F.M., ARRABAÇA, M. C., CARVALHO. L. M. M. Sucrose Metabolism in *Lupinus albus* L. Under Salt Stress. **Biologia Plantarum**. Volume 48, Issue 2, 317-31906 p., 2004.

FERREIRA, P. V. **Estatística experimental aplicada à agronomia**. 3. ed. Maceió: EDUFAL, 419p. 2000.

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

FLOWERS, T. J.; COLMER, T. D. Salinity tolerance in halophytes. **New Phytologist**, v. 179, p.945-963, 2008.

FREITAS, J.M.N.; CAVALHO, K. S.; LOBATO, A. K. S.; CASTRO, D. S.; MAIA, P.S.P.; OLIVEIRA NETO, C.F.; COSTA, R.C.L. Atividade da redutase do nitrato, conteúdo relativo de água e teores de clorofilas solúveis totais em folhas de açaizeiro (*Euterpe edulis* Mart.) submetidas ao déficit hídrico e ao alagamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 2, p. 924-926, 2007.

GHANNOUM, O.; CONROY, J. P.; DRISCOLL, S. P.; PAUL, M. J.; FOYER, C. H. & LAWLOR, D. W. Nonstomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C4 species. **New Phytologist**, 159: 599- 608. 2003.

GODOY, J. R. L., **Ecofisiologia do estabelecimento de leguminosas arbóreas da Mata Atlântica, pertencentes a diferentes grupos funcionais, sob atmosfera enriquecida com CO₂: uma abordagem sucessional**. 2007, 113 p. (Tese de Doutorado) – Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, 2007.

GORAI, M., MARAGHNI, M. AND NEFFATI, M. The relationship between phenological traits and water potential patterns of the wild jujube *Ziziphus lotus* in southern Tunisia. **Plant Ecology & Diversity**. 3:273–280. 2010.

GREENWAY, H. & MUNNS, R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. **Annual Review of Plant Physiology**, 31: 149–190. 1980.

GRIFFITHS, H. e PARRY, M. A. J. Plant responses to water stress. **Annals of Botany**, v. 89, p. 801-802. 2002.

HESSINI, K.; MARTÍNEZ, J.P., GANDOUR, M., ALBOUCHI, A., SOLTANI, A., ABDELLY, C., Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*. **Environmental and Experimental Botany**, 67, 312–319. 2009.

HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. **The water-culture method for growing plants without soil**. California, California Agricultural Experiment Station, 32p. (CAES. Circular, 347). 1950.

HOEKSTRA, F. A.; GOLOVIAN, E. A.; BUITINK, J. Mechanisms of plant desiccation tolerance. **Trends in Plant Science** 6, 431–438. 2001.

HOLANDA, J. S.; AMORIM, J. R. A.; FERREIRA NETO, M.; HOLANDA, A. C. Qualidade da água para irrigação. *In*: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade, p. 43-61. 2010.

HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology**. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 512p., 2000.

HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology**. New York: John Wiley & Sons, Inc., p. 464. 1995.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Produção da Extração Vegetal e da Silvicultura**. Rio de Janeiro, v. 26, p.1-55, 2011

IYER, S., CAPLAN, A., Products of proline catabolism can induce osmotically regulated genes in rice. **Plant Physiol.** 116, 203–211.1998.

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

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

JOSHI-SAHA, A., VALON, C.; LEUNG, J. A brand new START: Abscisic acid perception and transduction in the guard cell. **Sci.Signal**. Vol 4: re4. p. 201. 2011a.

JOSHI-SAHA, A.; VALON, C.; LEUNG, J. Molecular mechanisms of abscisic acid action in plants and its potential application to human health. In *Advances in Botanical Research*.Vol. 57. **Plant Responses to Drought and Salinity**

Stress: Developments in Post-Genomic Era. Ed I. Turkan. Elsevier.pp.249-292, 2011b.

KANG, H. M.; SALTVEIT, M. E. Activity of enzymatic antioxidant defense systems in chilled and heat shocked cucumber seedling radicles. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 113, p. 548-556, 2001.

KHAN, M.A.; UNGAR, I.A. & SHOWALTER, A.M. Effects of sodium chloride treatments on growth and ion accumulation of the halophyte *Haloxylon recurvum*. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, 31: 2763–2774, 2000.

KINRAIDE, D. Interactions among Ca^{2+} , Na^+ and K^+ in salinity toxicity: quantitative resolution of multiple toxic and ameliorative effects. **Journal of Experimental Botany**, 50: 1495-1505. 1999.

KIRONO, D. G. C; HENNESSY K.; MPELASOKA F.; KENT D. Approaches for generating climate change scenarios for use in drought projections – a review. **CAWCR Technical Report**, No. 034, 32 p. 2011.

KOZLOWSKI, T. T. & PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. **The Botanical Review**, v.68, n.2, p.270-334. 2002.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. Academic Press, Inc., San Diego, CA. 1995.

KRAUSE, G. H.; WINTER, K. Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps: a chlorophyll fluorescence study. **Botany Acta**, v. 109, n. 6, p. 456-462, 1996.

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

LARCHER, W. **Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups**. Berlin: Springer Verlag, 506p. 1995.

LAUER, M. J. & BOYER, J. S. Internal CO_2 measured directly in leaves. Abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. *Plant Physiol.*, 98: 1310-1316. 1992.

LAWLOR, D. W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, 89: 871 – 885. 2002.

LEE, B.R., JIN, Y.L., JUNG, W.J., AVICE, J.C., MORVAN-BERTRAND, A., OURRY, A., PARK, C.W., KIM, T.H., Water-deficit accumulates sugars by starch degradation – not by de novo synthesis – in white clover leaves (*Trifolium repens*). *Physiol. Plant.* 134, 403–411. 2008.

LEE, Y.T. & LANGENHEIM, J.H. Systematics of the genus *Hymenaea* (Leguminosae: Caesalpinioideae, Detarieae) **University of California. Publication in Botany** 69, 1975.190 p.

LEHNINGER, A.L.; NELSON, D.L.; COX, M.M. **Principles of Biochemistry**. New York: Worth Publishers, 1993, 1013p.

LEITE, N. B. **O crescimento da silvicultura e os novos desafios!** Disponível em: http://painelflorestal.com.br/exibeNews.php?id=718&cod_editorial=&url=news.php&pag=0&busca. Acessado em 11 de outubro de 2009.

LELES, P. S. S.; CARNEIRO, J. G. A.; BARROSO, D. G. Comportamento de mudas de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) e *Apuleia leiocarpa* (Vog.) Macbr. produzidas sob três regimes de irrigação. **Revista árvore**. Ed. E. 1998.

LEMONS FILHO, J. P.; GOULART, M.; LOVATO, M. B. Chlorophyll Fluorescence parameters in populations of Two Legume Trees: *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) and *Cassia ferruginea* (Schrad.) Scharad. Ex DC. (Caesalpinoideae). **Revista Brasileira de Botânica**, v27, n.3. P.527-532.2004.

LEPRINCE, O.; BUITINK, J. Desiccation tolerance: From genomics to the field. **Plant Science** **179**, 554–564 p., 2010.

LEVY, Y.; SHALHEVET, J. Irrigation Water Quality and Salinity Effects in Citrus Trees. **Horticultural Reviews**, Volume 30, 46p., 2004

LICHTENTHALER, H. K. The stress concept in plants: An introduction. **Annals of New York Academy of Sciences**, v. 851, p. 187-198. 1998.

LICHTENTHALER, H. K.; WELLBURN, A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions**. 11: 591 - 592. 1983.

LICHTENTHALER, H.K.; BUSCHMANN, C. **Current Protocols in Food Analytical Chemistry**, F4.3.1-F4.3.8, 2001.

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

LIU, C., LIU, Y., GUO, K., FAN, D., LI, G., ZHENG, Y., YU, L. AND YANG, R. (2011) Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China, **Environmental and Experimental Botany**, 71, 174–183

LOBATO, A. K. S.; OLIVEIRA NETO, C. F.; COSTA, R. C. L.; SANTOS FILHO, B. G., CRUZ, F. J. R.; LAUGHINGHOUSE IV, H. D. Biochemical and physiological behavior of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. under stress during the vegetative phase. **Asian Journal of Plant Sciences**, v.7, p.44-49, 2008.

LORENZI, H. & MATOS, F. J. A. **Plantas medicinais do Brasil: nativas e exóticas**. Instituto Plantarum, Nova Odessa, 512p, 2002

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 2. ed. v.1. São Paulo: Plantarum, 352 p. 1998.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 4. ed. v.1. São Paulo: Instituto Plantarum, 368 p. 2002.

LOVELOCK, C. E.; WINTER, K.; MERSITS, R. & POPP, M. Responses of communities of tropical tree species in water-limited. **Oecologia** 116: 207-218. 1998.

MACHADO FILHO, J.A.; CAMPOSTRINI, E.; YAMANISHI, O.K.; FAGUNDES, J.R. Variação sazonal das trocas gasosas em folhas de mamoeiro cultivado em condições de campo. **Bragantia**, Campinas, v. 65, n.2, p.185-196, 2006.

MAHAJAN, S.; TUTEJA, N. Cold, salinity and drought stresses: An overview. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, 444, 139–158, 2005.

MAIA, P. S. P.; OLIVEIRA NETO, C. F.; CASTRO, D. S.; FREITAS, J. M. N.; LOBATO, A. K. S.; COSTA, R. C. L. Conteúdo Relativo de Água, Teor de Prolina e Carboidratos Solúveis Totais em Folhas de Duas Cultivares de Milho Submetidas a Estresse Hídrico. **Revista Brasileira de Biociências** v.5, p. 918-920, 2007.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. Avaliação do Estado Nutricional das Plantas - Princípios e Aplicações. Piracicaba, **Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato**. 1989.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2.ed. Piracicaba: POTAFOS, 319p. 1997.

MANSFIELD T., DAVIES W. Mechanisms for leaf control of gas exchange. **BioScience**, 35, 158-164. 1985.

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. **Φ YTON**. v. 68, p. 97-106. 2000.

MARAGHNI M.; GORAI M.; NEFFATI M. The Influence of Water-Deficit Stress on Growth, Water Relations and Solute Accumulation in Wild Jujube (*Ziziphus lotus*). **Journal of Ornamental and Horticultural Plants**, 1(2): 63-72 p., 2011.

MARQUES, T.C.L.L.S.M.; CARVALHO, J.G.; LACERDA, M.P.C; MOTA, P.E.F. Crescimento inicial do paricá (*Schizolobium amazonicum*) sob omissão de nutrientes e de sódio em solução nutritiva. **Cerne**, Lavras, v.10, n.2, p.184-195, 2004.

MARSCHNER H. Mineral Nutrition of High Plants (2nd Edn), **London Academic Press**, London, 889 pp, 1995.

- MARTINS, M. O.; NOGUEIRA, R, J. M. C.; AZEVEDO NETO, A. D, SANTOS, M. G. Crescimento de plantas jovens de Nim-Indiano (*Azadirachta indica* a. juss. - Meliaceae) sob diferentes regimes hídricos. **Revista Árvore** [online]. vol.34, n.5, pp. 771-779. 2010.
- MATHEUS, M. T.; AMARAL, J. A. T.; SILVA, D. G. G.; NEVES, D. M.; PIZZOL, E. C. S.; SOUSA, F. C.; SANTI, G. C.; GUARIZ, H. R.; LIMA, K. A.; HOFFMANN, R. G.; Sintomas de deficiência nutricional em Jatobá, **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**, v.17 p.89-97, Garça, São Paulo, 2011.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659-668, 2000.
- McDERMIT D.K. Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. **HortScience**, 25 (12), 1538-48. 1990.
- McKERSIE, B. D.; LESHEM, Y. Y. **Stress and stress coping in cultivated plants**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishes, 256p., 1994.
- MELO, M. G. G.; MENDONÇA M. S.; MENDES, A. M. S. Análise morfológica de sementes, germinação e plântulas de jatobá (*Hymenaea intermedia* Ducke var. adenotricha (Ducke) Lee & Lang.) (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Acta Amazonica**, v. 34, n. 1, p. 9-14, 2004.
- MELO, A. S.; SUASSUNA, J. F.; FERNANDES, P. D.; BRITO, M. E.; SUASSUNA, A. F. AGUIAR NETTO, A. O. Crescimento vegetativo, resistência estomática, eficiência fotossintética e rendimento do fruto da melancia em diferentes níveis de água. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 32, n. 1, p. 73-79, 2010.
- MELONI, D. A. & MARTINEZ, C. A. Ajustamento osmótico em plantas de algodoeiro cv. Guazuncho e Porá submetidas a estresse salino. In: VII Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal. Resumos. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 11(supl.), julho de 1999.
- MENDONÇA, A.V.R.; NOGUEIRA, F.D.; VENTURIN, N.; SOUZA, J.S. Exigências nutricionais de *Myracrodruon urundeuva* Fr. All (Aroeira do Sertão). **Cerne**, Lavras, v.5, n.2, p.65-75, 1999.
- MENGEL, K. Potassium. In: **Handbook of Plant Nutrition** (Eds. Barker AV, Pilbeam DJ) 1st ed. pp 91-120 p. 2007.
- MIELKE, M. S.; HOFFMAN, A.; ENDRES, L.; FACHINELLO, J. C. Comparação de métodos de laboratório e de campo para estimativa da área foliar em fruteiras silvestres. **Scientia agricola**, v. 52, n. 1, p. 82-88. 1995.
- MINOLTA CAMERA CO. Ltd., **Chlorophyll meter SPAD-502**. Instruction Manual. Radiometric Instruments Divisions, Osaka, Minolta, p. 22. 1989.
- MOREIRA, M. A. T.; SOBRINHO, S. P.; SILVA, S. J.; SIQUEIRA, A. G. **Superação da dormência em sementes de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.)**.

Disponível em: <http://www.dcf.ufla.br/Cerne/revistav2n1-1996/TENYARTJ.PDF>.
Acessado em 22 de outubro de 2011.

MORGAN, J.M. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 35, 299–319.1984.

MUNNS, R.; TESTER, M. Mecanismos of Salinity Tolerance. **Annual Reviews Plant Biology**. v. 59, p. 651-681, 2008.

MUOGHALU, J.L. Contributions of throughfall, stemflow and litterfall to nutrient cycling in a secondary lowland rain forest in Ile-Ife, Nigeria. **Journal of Tropical Forest Science** 15(3): 399-410. 2003.

NASCIMENTO, H. H. C. **Caracterização Ecofisiológica de Mudanças de Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas a déficit hídrico**. Dissertação de Mestrado – Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife, 2009.

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

NAUTIYAL, S.; NEGI, D.S.; KUMAR, S. Effect of water stress and antitranspirants on the chlorophyll contents of the leaves of *Pongamia pinnata* (L.) Pierre. **The Indian Forester**, v. 122, p. 1018-1022, 1996.

NETTING, A. G. Ph, abscisic acid and the integration of metabolism in plants under stressed and non-stressed conditions: cellular responses to stress and their implication for plant water relations. **Journal of Experimental Botany**, 51: 147- 158. 2000.

NOBEL, P. S., Physicochemical and environmental plant physiology. **Academic Press**, New York. Noctor, G.; Veljovic-Jovanovic, S.; Driscoll 1999.

NOCTOR, G. Metabolic signalling in defence and stress: The central roles of soluble redox couples. **Plant, Cell & Environment** 29(3), 409–425. 2006.

NOGUEIRA, R. J. M. C. **Expressões fisiológicas em aceroleiras (*Malpighia emarginata* D.C.) em condições adversas**. Tese (Doutorado em Ciências – Ecologia e Recursos Naturais) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 207p. 1997.

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

NOGUEIRA, R. J. M. C.; BARBOSA, D. C.A. MORAES, J. A. P. V. Trocas gasosas e relações hídricas em plantas jovens envasadas de três espécies da

caatinga, submetidas a deficiência de água. **Φ YTON**, v. 62, n. 1/2, p. 37-46. 1998a.

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

NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, E. C. Comportamento estomático em plantas jovens de *Schinopsis brasiliensis* ENGl. cultivadas sob estresse hídrico. **IHERINGIA**, Ser. Bot., Porto Alegre. v. 57. n. 1, p. 31-38, jun. 2002.

NOGUEIRA, R. J. M.; MELO FILHO, P. A.; SANTOS, R. C. Curso diário do potencial hídrico foliar em cinco espécies da caatinga. **Revista Ecosistema**. V. 23, p 73-77. 1998b.

ODUM, E. P. **Fundamentos de Ecologia**. México: Interamericana, 442p. 1986.

OLIVEIRA, A. B.; GOMES-FILHO, E.; ENÉAS-FILHO, J. O problema da salinidade na agricultura e as adaptações das plantas ao estresse salino. **Enciclopédia biosfera**, p. 1-16, 2010.

OLIVEIRA, L. S. D.; SOARES, S. M. N. A.; SOARES, F. A. R.; BARROS, R. F. M. Levantamento Florístico do Parque Ambiental Paquetá, Batalha, Piauí. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 372-374, 2007.

OLIVEIRA, L.A.A., BARRETO, L.P., BEZERRA NETO E., SANTOS, M.V.F. e COSTA, J. C.A. **Solutos orgânicos em genótipos de sorgo forrageiro sob estresse salino**. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v.41, n.1, p.31-35, 2006

OSMOND, C. B., BJÖRKMAN, O. & ANDERSON, J. Water movement and plant response to water stress. In: Ecological studies. **Physiological process in plant ecology**, towards a synthesis with. 1980.

PÁLFI, G.; JUHÁSZ, J. Theoretical Basis and Practical Application of a New Method of Selection for Determining Water Deficiency in Plants. **Plant and Soil**, v. 34, p. 503-507, 1971.

PARIDA, A. O.; DAS A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v.60, p.324-349, 2005.

PASSOS, V. M. **Alterações fisiológicas e anatômicas em plântulas de *Annona muricata* L. (graviola) e *Annona squamosa* L. (pinha) submetidas a estresse salino** - Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, 2001.

PEREZ, S. C. J. G. A. & FANTI S. C. Crescimento e resistência à seca de leucena em solo de cerrado. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v.34, n.6, p.933-944, 1999.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica, Rio de Janeiro. EDUR, 192 p., 2004.

PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical**. Seropédica: Edur, 150p., 1998.

PINHEIRO, H ; SILVA, J ; ENDRES, L ; FERREIRA, V ; CAMARA, C ; CABRAL, F ; OLIVEIRA, J ; CARVALHO, L ; SANTOS, J ; FILHO, B . Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L) seedlings subjected to salt stress conditions. **Industrial Crops and Products** (Print), v. 27, p. 385-392, 2008.

POMPELLI, M. F.; BARATA-LUI'S, 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**, p. 1-9. 2010.

PORTES, M. T.; DAMINELI, D. S. C.; RIBEIRO, R. V.; MONTEIRO, J. A. F.; SOUZA, G. M. Evidences of Higher Photosynthetic Plasticity in the Early Successional *Guazuma ulmifolia* Lam. Compared to the Late Successional *Hymenaea courbaril* L. Grown in Contrasting Light Environments. **Braz. J. Biol.** vol. 70, no. 1, p. 75-83, 2010.

PRISCO, J. T. Alguns aspectos da fisiologia do "stress" salino. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.3, p.85-94, 1980.

RÊGO, G. M.; POSSAMAI, E.; Avaliação dos Teores de Clorofila no Crescimento de Mudanças do Jequitibá-Rosa (*Cariniana legalis*). Comunicado Técnico. ISSN 1517-5030, 2004.

RENÓ, N.B.; VALE, F.R.do; CURI, N.; SIQUEIRA, J.O. Requerimentos nutricionais de quatro espécies florestais nativas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO 24, Goiânia, **Resumos**, Goiânia: SBCS, p.211-212.1993.

RIBEIRO, M. R. Origem e classificação dos solos afetados por sais. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade, UFC, p. 11-19. 2010.

RIBEIRO, R. V.; SOUZA, G. M.; MANZATTO, A. G., MACHADO, E. C. Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous forest gap. **Rev. Árvore** [online].vol.28, n.1, pp. 21-27. ISSN 0100-6762. 2004

RICHARDS, L. A. **Diagnosis and improvement of saline and alkali soils**. Washington: United States Salinity Laboratory. (USDA: Agriculture Handbook, 60).1954.

RIZZINI, C. M.; ADUAN, R. E.; JESUS, R. DE.; GARAY, I. Floresta pluvial de tabuleiro, Linhares, ES, Brasil: sistemas primários e secundários. **Leandra**, Rio de Janeiro, v.12, p.54-76, 1997.

RODAL, M. J. N.; ANDRADE, K. V. A.; SALES, M. F.; GOMES, A. P. S. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. **Revista Brasileira de Biologia**, vol.58, n.3, pp. 517-526. 1998.

RODRIGUES, T. J. D.; PACHECO, C. M. A.; CHAVES, M. M. Soil-plant water relations, root distribution and biomass partitioning in *Lupinus albus* L. under drought conditions. **Journal of experimental Botany**, v. 46, n. 289, p. 947-956, 1995.

RONQUIM, C. C. **Ecofisiologia de plantas jovens lenhosas de cerrado sob irradiâncias contrastantes**. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos UFSCar, 122p. 2005.

SALVADOR, J.O.; MURAOKA, T.; ROSSETTO, R.; RIBEIRO, G. de A.. Sintomas de deficiências nutricionais em cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum*) cultivado em solução nutritiva. **Scientia Agricola**, (Piracicaba, Braz.) [online]. vol.51, n.3, pp. 407-414. 1994.

SAMUEL, D., KUMAR, T.K.S., GANESH, G., JAYARAMAN, G., YANG, P.W., CHANG, M.M., TRIVEDI, V.D., WANG, S.L., HWANG, K.C., CHANG, D.K., YU, C. Proline inhibits aggregation during protein refolding. **Protein Science**, 9, 344–352.2000.

SANCHEZ, C. A. Phosphorus. In: BARKER, A. V.; PILBEAM, D. J. (eds). **Handbook of plant nutrition**. Boca Raton: Taylor & Francis Group, 51-90 p., 2007.

SANTOS, H. P. **Importância ecofisiológica da reserva de xiloglucano e o controle de sua mobilização em cotilédones de *Hymenaea courbaril* L.** Campinas, SP. Tese de doutorado, Instituto de Biologia. UNICAMP. 2002.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, E. D.; HEMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v.148, n.3668, p.339-346, 1965.

SCHROEDER, J. I.; NAMBARA, E. A quick release mechanism for abscisic acid. **Cell**, 126, 1023–1025. 2006.

SCHULZE, E. D. Carbon dioxide and water vapour exchange in response of drought in the atmosphere and in the soil. Ann. Rev. **Plant Physiology**, 37: 247-274. 1986.

SELYE, H. **The stress of life (2ª ed.)**. NY: MC Graw-Hill. (1976).

SHALATA, A.; MITTOVA, V.; VOLOKITA, M.; GUY, M.; TAL, M. Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt dependent oxidative stress: The root antioxidative system. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.112, n.3, p.487-494, 2001.

SHALHEVET, J.; LEVY, Y. Citrus trees. In: A. R. Stewart and D. R. Nielsen (eds.), Irrigation of agricultural crops, Vol. 30. **American Society of Agronomy**, Madison, WI, p. 951–986, 1990.

SHAO, H. B.; SONG, W. Y.; CHU, L. Y. Advances of calcium signals involved in plant anti-drought. **Comptes Rendus Biologies**, 331, 587-596, 2008.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C., ARAUJO, F. P., MELO, N. F.; AZEVEDO-NETO, A. D. Physiological responses to salt stress in young umbu plants. **Environmental and Experimental Botany**. v. 63, p.147-157, 2008a.

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

SILVA, E. C.; SILVA, M. F. A.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B. Growth evaluation and water relations of *Erythrina velutina* seedlings in response to drought stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology** (Impresso), v. 22, p. 225-233, 2010b.

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, 2003a.

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

SILVA, E. N.; RIBEIRO, R.V.; FERREIRA-SILVA, S.L.; VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. Salt stress induced damages on the photosynthesis of physic nut young plants. **Scientia Agricola**, v.68, p.62-68, 2011.

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

SILVA, M.A.G. da; MUNIZ, A.S. Exigências nutricionais de cedro (*Cedrela fissilis* Velloso) em solução nutritiva. **Revista Árvore**, Viçosa, v.19, n.3, p.415-425, 1995.

SILVEIRA, J. B. A. et al. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex nummularia*. **Environmental and Experimental Botany**, v.66, p. 1–8, 2009. Disponível em: <www.elsevier.com/locate/envexpbot>. Acesso em: 20 out. 2010.

SILVEIRA, J. B. A. et al. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex nummularia*. **Environmental and Experimental Botany**, v.66, p. 1–8, 2012.

SILVEIRA, R.L.V.A.; GAVA, J.L. Nutrição e adubação fosfatada em *Eucalyptus*. In: Simpósio sobre fósforo na agricultura brasileira. **Anais...** POTAFOS: Piracicaba, p.1-20, 2003.

SILVEIRA, R. L. V. A.; MALAVOLTA, E. **Nutrição e adubação potássica em *Eucalyptus***. POTAFOS, (Informações Agronômicas, 91). Piracicaba, 12p. 2000.

SINCLAIR, T. R.; LUDLOW, M. M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. **Australian Journal of Plant Physiology**, 13: 329- 341. 1986.

SOUZA, B. D.; MEIADO, M.V.; RODRIGUES, B.M.; SANTOS, M.G. Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminosae trees from the Caatinga to different watering regimes. **Acta Physiology Plant**, v 32, n. 2, p. 235-244, 2009.

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**, v. 4, n. 3, p. 338-342. 2000.

STEUDLE, E. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 52: 847-875. 2001.

SUBBARAO, G. V. Osmotic adjustment, water relations and carbohydrate remobilization in pigeonpea under water stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 157, n.6, p. 651-659, 2000.

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

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

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, vol. 49, Special Issue, pp. 419–432, 1998.

TATAGIBA, S. D.; PEZZOPANE, J. E. M.; REIS, E. F.; DARDENGO, M. C. J. D.; EFFGEN, T. A. M. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, 13:149-159. 2007.

TESTER, M.; DAVENPORT, R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. **Annals of Botany**, 91: 503-527. 2003;

TONINI, H.; ARCO-VERDE, M. F. Morfologia da copa para avaliar o espaço vital de quatro espécies nativas da Amazônia. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 40, n. 7, pp. 633-638, 2005.

TORRES NETO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J.G. & BRESSAN SMITH, R.E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, 104:199-209, 2005.

TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E. Plantas de *Coffea canephora* Pierre crescidas em confinamento do sistema radicular: teores dos pigmentos fotossintéticos, emissão da fluorescência da clorofila a e trocas gasosas, **Revista Ceres**, v. 52 (Nº 299): 125- 139, 2005.

TURKAN, I. **Plant Responses to Drought and Salinity Stress: Developments in Post-Genomic Era**. In Advances in Botanical Research. Vol. 57. Elsevier .p 593, 2011.

TÜRKAN, I.; DEMIRAL, T. Recent developments in understanding salinity tolerance. **Environmental and Experimental Botany**, v.67, p. 2–9, 2009.

TURNER, N.C. Adaptation to water deficits: A changing perspective. **Australian Journal of Plant Physiology** 13:175-190. 1986.

TYREE, M.T.; YIANOULIS, P. The site of water evaporation from sub-stomatal cavities, liquid path resistances and hydroactive stomatal closure. **Annals of Botany**, 46: 175-193. 1980.

VAN VOLKENBURGH, E. Leaf expansion – an integrating plant behavior. Commissioned review. **Plant, Cell and Environment** 22: 1463-1473. 1999.

VENTURIN, R. P. et al. Efeito da relação Ca/Mg do corretivo no desenvolvimento e nutrição mineral de mudas de aroeira (*Myracrodouon urundeuva* Fr. All.). **Revista Cerne**, v.6, n.1, p.30-39, 1999.

VIANELLO, R. L.; ALVES, A. R. **Meteorologia Básica e Aplicações**. Viçosa, MG: Imprensa Universitária, 433-34 p. 1991.

VIDAL, R. A. **Herbicidas: Mecanismos de ação e resistência de plantas**. Porto Alegre, RS, 1997, 165p.

VIEIRA H.; CHAVES, L. H. G.; VIÉGAS, R. A. Crescimento inicial de moringa (*Moringa oleifera* Lam) sob omissão de nutrientes. **Revista Caatinga**, (Mossoró, Brasil), v.21, n.4, p.51-56, 2008.

VIERA, M.; SCHUMACHER, M. V.; LIBERALESSO, E.; CALDEIRA, M. V. W.; WATZLAWICK, L, F. Plantio Misto de Eucalyptus spp. com Leguminosas Arbóreas Fixadoras de Nitrogênio. **Floresta e Ambiente**. 20(1), 16-25, 2013.

VILLADSEN, D., RUNG, J.H., NIELSEN, T.H. Osmotic stress changes carbohydrate partitioning and fructose-2,6-bisphosphate metabolism in barley leaves. **Functional Plant Biology**, 32, 1033–1043.2005.

VILLAGRA, P. E.; CAVAGNARO, J. B. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. **Journal of Arid Environments**, v. 64, p. 390-400. 2006.

WANG, B.; DAVENPORT, R.J.; VOLKOV, V.; AMTMANN, A. Low unidirectional sodium influx into root cells restricts net sodium accumulation in *Thellungiella halophila*, a salt-tolerant relative of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 57: 1161–1170, 2006.

WANG, W.; PAN, Z.J.; PAN, Q.B. Studying Progress in Salt-Tolerant Characters of Crops, **Acta Agriculturae Jiangxi**, vol. 21, no. 2, pp. 30–33, 2012.

WANG, W.; VINOCCUR, B.; ALTMAN A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. **Planta**, v. 218, n. 01, p. 1-14, 2003.

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

WHITE, D.A., TURNER, N.C., GALBRAITH, J.H. Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia. **Tree Physiology**. 20, 1157–1165.2000.

WILHITE, D. A.; GLANTZ, M. H. Understanding the drought phenomenon: the role of definitions. **Drought Network News**, 7(2): 13-17. 1985.

WOOLF, P.; KEATING, A.; BURGE, C.; MICHAEL Y. "**Statistics and Probability Primer for Computational Biologists**". Massachusetts Institute of Technology, BE 490/ Bio7.91, Spring 2004.

WYN JONES, R.G. e GORHAM, J. Osmoregulation. In: LANGE, D.L.; NOBEEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. **Encyclopedia of Plant Physiology: Physiological Plant Ecology. III-Response to Chemical and Biological Environment**. Springer-Verlag, Berlin: 1983, p.35-58.

XIONG, L.; SCHUMAKER K. S.; ZHU, J.K. Cell Signaling during Cold, Drought, and Salt Stress. **The Plant Cell**, Oxford, vol 14, p. 165-183, 2002.

YAMAGUCHI, T.; BLUMWALD, E. Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities. **Trends in Plant Science**, v .10, p. 615–20, 2005.

YEMM, E.W.; COCKING, E.C. Determination of amino acids with ninhydrin. **Analyst**, v.80, p.209-213, 1955.

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant response to drought, acclimation, and stress tolerance. **Photosynthetica**, 38: 171- 186, 2000.

ZAR, JERROLD H. **Biostatistical analysis**. London: Prentice-Hall, 1999.

ZHU, J. K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. **Current Opinion in Plant Biology**, v.6, p.441–445, 2003.

ZHU, J. K. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review Plant Biology**, Oxford, v. 53, p 247-272, 2002.

ZWIENIECKI, M. A.; HOLBROOK, N. M. Bordered pit structure and vessel wall surface properties. Implications for embolismo repair. **Plant Physiology**, 123: 1015- 1020. 2000.