

***Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Caprinos e Ovinos
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento***

Documentos 89

On line

Estresse por Déficit Hídrico em Plantas Forrageiras

*Ana Clara Rodrigues Cavalcante
Maria Cecília Cavallini
Nino Rodrigo Cabral de Barros Lima*

Embrapa Caprinos e Ovinos
Sobral, CE
2009

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Caprinos e Ovinos

Endereço: Estrada Sobral/Groaíras, Km 04 - Caixa Postal 145

CEP: 62010-970 - Sobral-CE

Fone: (0xx88) 3112-7400 - Fax: (0xx88) 3112-7455

Home page: www.cnpc.embrapa.br

SAC: <http://www.cnpc.embrapa.br/sac.htm>

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Lúcia Helena Sider

Secretário-Executivo: Diônes Oliveira Santos

Membros: Alexandre César Silva Marinho, Carlos José Mendes

Vasconcelos, Tânia Maria Chaves Campelo, Verônica Maria

Vasconcelos Freire, Fernando Henrique M. A. R. Albuquerque,

Jorge Luís de Sales Farias, Mônica Matoso Campanha e Leandro

Silva Oliveira.

Supervisor editorial: Alexandre César Silva Marinho

Revisor de texto: Carlos José Mendes Vasconcelos

Normalização bibliográfica: Tânia Maria Chaves Campelo

Editoração eletrônica: Cópias & Cores

1ª edição on line (2009)

Todos os direitos reservados

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei n 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Caprinos e Ovinos

Cavalcante, Ana Clara Rodrigues.

Estresse por déficit hídrico em plantas forrageiras / por Ana Clara Rodrigues

Cavalcante, Maria Cecília Cavallini e Nino Rodrigo C. B. Lima. Sobral, CE:

Embrapa Caprinos e Ovinos, 2009.

50 p. (Documentos / Embrapa Caprinos, ISSN 1676-7659 ; 89).

Sistema requerido: Adobe Acrobat Reader.

Modo de acesso: <<http://www.cnpc.embrapa.br>>.

1. Planta forrageira – Déficit hídrico. I. Cavallini, Maria Cecília. II. Lima, Nino Rodrigues C. B. III. Embrapa Caprinos e Ovinos. IV. Título.V. Série.

Autores

Ana Clara Rodrigues Cavalcante

Zootecnista, M.Sc.; Doutoranda em Ciência Animal e Pastagens na ESALQ/USP
Embrapa Caprinos e Ovinos
Estrada Sobral Groairas km 4 cx postal 145
CEP: 62010-970 Sobral - CE
anaclara@cnpq.embrapa.br

Maria Cecília Cavallini

Engo. Agrônomo, MSc Agronomia pela UNESP
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira.
Monção, 830 15385-000 - Ilha Solteira, SP - Brasil -
Caixa-Postal: 31
cecicavallini@gmail.com

Nino Rodrigo Cabral de Barros Lima

Zootecnista, M.Sc em Ciências pela ESALQ/USP
Agência de Desenvolvimento Agrário e Extensão Rural de Mato Grosso do Sul.
Rua: 1º de Março, 363 Centro
79220-000 - Nioaque, MS - Brasil
ninoRodrigo@gmail.com

Apresentação

Sumário

Introdução	9
Água	11
Classificação da planta em função do regime de estresse	13
Relação solo-água-planta	14
Mecanismos anatomofisiológicos de resistência à seca desenvolvidos pelas plantas	17
Plasticidade morfológica e adaptações estruturais como mecanismos de evitação ao déficit hídrico	18
Estratégias fisiológicas de evitação ao déficit hídrico	21
Metodologias e Equipamentos utilizados para estudo do estresse hídrico em plantas	27
Índice Relativo de Dessecação (IRD)	27
Medidas de Potencial hídrico	28
Medidas de Potencial Osmótico	31
Respostas das plantas forrageiras ao déficit hídrico	32
Plantas do ciclo C3	32
Plantas do ciclo C4	38
Plantas do ciclo CAM	42
Aplicações práticas dos estudos de déficit hídrico	43
Considerações finais	44
Referências	45

Estresse por Déficit Hídrico em Plantas Forrageiras

Ana Clara R. Cavalcante

Maria Cecília Cavallini

Nino Rodrigo C.B. Lima

Introdução

Segundo Jones e Jones (1991), o estresse pode ser definido, em sentido geral, como uma pressão excessiva de algum fator adverso que apresenta a tendência de inibir o normal funcionamento dos sistemas.

Um dos primeiros autores a estudar e definir o estresse biológico partindo do conceito físico de estresse foi Levitt em 1972. Ele definiu o estresse físico como uma força aplicada sobre um corpo e denominou como tensão as alterações nas dimensões do corpo ocorridas em resposta à presença do fator de estresse. Dessa forma, Levitt sugeriu que o estresse biológico fosse definido como determinadas condições ambientais que induzem um organismo a entrar num estado de tensão, definindo a tensão como determinadas alterações no metabolismo e na fisiologia do organismo que podem ou não causar injúria.

Um dos principais fatores que provocam estresse nas plantas e afetam sobremaneira a produtividade e persistência de espécies forrageiras é causado pelo déficit hídrico. É comum ocorrer déficit hídrico durante o crescimento das plantas, tendo como consequência a redução temporária do crescimento e da biomassa. Déficits hídricos em plantas ocorrem principalmente durante a estação de seca, quando a água do solo não está

disponível para a planta por dias, semanas ou até meses, causando um decréscimo nas atividades fisiológicas.

Os efeitos do déficit hídrico causam preocupações aos técnicos e produtores, pois afetam todos os estádios de desenvolvimento das plantas, tais como: germinação das sementes, estabelecimento e sobrevivência de plântulas, produtividade, vigor, habilidades de competição e reprodução. Algumas espécies apresentam sinais visíveis de déficit hídrico, como murchamento, e enrolamento das folhas (BARRETO; BARBOSA, 2001).

Podem ser utilizados vários critérios baseados em medidas de umidade do solo e na análise da distribuição da precipitação para avaliação do grau de estresse momentâneo a que a planta está submetida em seu ambiente (informação especialmente importante para a agricultura). Do ponto de vista ecofisiológico, somente o conhecimento dos fatores externos proporciona uma base insuficiente de dados para a inferência de conclusões precisas sobre o grau de seca (LARCHER, 2000), por isso também é importante o conhecimento dos processos fisiológicos que atuam sobre as plantas em condições de estresse por déficit hídrico.

O objetivo desse trabalho é discorrer sobre os mecanismos e as respostas das plantas ao estresse, principalmente em situação de déficit hídrico.

Água

A água é a substância mais abundante e uma das mais importantes na superfície terrestre, sendo o meio no qual se desenvolve toda atividade celular. A água é fundamental para manutenção da integridade funcional de moléculas biológicas, células, tecidos e organismos. A célula fisiologicamente ativa necessita de um ambiente interno com 80 a 95% de água (MARENCO; LOPES, 2005).

Assim como a temperatura, a água é fator determinante para a distribuição das plantas na superfície terrestre. Por exemplo, em regiões com temperatura adequada para o crescimento das plantas, chuvas mais abundantes e freqüentes determinam o desenvolvimento de ecossistemas florestais, como a Amazônia e a Mata Atlântica. Em regiões com verões mais quentes e secos, normalmente estão presentes ecossistemas como o semi-árido brasileiro, onde há predomínio da vegetação chamada Caatinga (ARAÚJO FILHO et al., 1995).

A água possui três propriedades muito particulares que a tornam apta a realizar todas as funções que desempenha no organismo vegetal. Estas propriedades são: polaridade, propriedades térmicas e propriedade de coesão e adesão (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Polaridade – a molécula de água consiste de um átomo de oxigênio ligado covalentemente a dois átomos de hidrogênio e as duas ligações formam um ângulo de 105° . A água é um excelente solvente graças ao pequeno tamanho da molécula de água e também à sua natureza polar. Esta última característica faz da água um solvente particularmente bom para substâncias iônicas e para moléculas, como açúcares e proteínas que contêm grupos polares $-OH$ e $-NH_2$. As ligações de hidrogênio entre moléculas de água e íons e entre água e solutos polares em solução reduzem, efetivamente, a atração eletrostática entre substâncias carregadas e, portanto, aumentam sua solubilidade. As ligações de H entre macromoléculas e água reduzem a interação entre as macromoléculas e ajudam a trazê-las para a solução.

Propriedades térmicas – as propriedades térmicas são: o calor específico e o calor latente de vaporização. Calor específico é o calor necessário para aumentar a temperatura de uma substância em uma quantidade específica. A água requer uma adição de energia relativamente grande para aumentar a sua temperatura. Tal exigência de grande adição em energia é importante para o metabolismo das plantas, porque ajuda a tamponar as flutuações de temperatura. Calor latente de vaporização é a energia necessária para separar as moléculas da fase líquida e levá-las para a fase gasosa à temperatura constante, um processo que ocorre durante a transpiração. Para a água a 25° C, o calor de vaporização é de 44Kj mol⁻¹, o valor mais alto entre as substâncias conhecidas (TAIZ; ZEIGER, 2004). O alto calor latente de vaporização da água permite às plantas se refrescarem por evaporação da água das superfícies foliares, as quais estão sujeitas a aquecer por causa do acréscimo de radiação proveniente do sol. A transpiração é um componente importante do processo de regulação térmica.

Propriedades de coesão e adesão – A grande formação de ligações de H na água dá origem à propriedade conhecida como coesão, que é a atração mútua entre as moléculas. Uma propriedade relacionada chamada de adesão refere-se à atração da água a uma fase sólida. Coesão, adesão e tensão superficial originam um fenômeno conhecido como capilaridade, movimento da água ao longo de um tubo capilar. A coesão proporciona à água uma grande resistência à tensão, definida como a força máxima por unidade de área que uma coluna de água pode suportar antes de se quebrar (MARENCO; LOPES, 2005).

Com essas propriedades a água atua no organismo, sendo a principal substância constituinte do protoplasma. Além disso, é também o principal solvente (universal), atuando tanto como reagente (sacarose + H₂O → glicose + frutose) quanto como produto (glicose + 6 O₂ → 6 CO₂ + 6H₂O). Age na manutenção de estruturas moleculares e mantém a turgidez das células, o que é essencial para crescimento, alongação e processos de abertura e fechamento de estômato. Tem função termorreguladora e atua como tampão, evitando mudanças acentuadas no pH (MARENCO; LOPES, 2005).

Classificação das plantas em função da adaptação ao regime hídrico

O estresse desempenha um papel importante na determinação de como o solo e o clima limitam a distribuição de espécies vegetais. Em função da capacidade de adaptação à quantidade de água disponível no ambiente, as plantas podem ser classificadas em: hidrófitas, higrófitas, mesófitas e xerófitas. A Tabela 1 traz um resumo do que é cada tipo de planta.

Tabela 1. Classificação das plantas em função de sua adaptação ao regime hídrico.

Grupo	Características	Exemplo
Hidrófitas	Não apresentam cutícula nos órgãos submersos. Apresentam cutina na porção não submersa; as folhas contêm estômatos para absorver CO ₂ e transpirar. O xilema é pouco desenvolvido. Abundância de espaços intercelulares volumosos que facilitam a difusão de CO ₂ e O ₂ através dos tecidos. Não toleram dessecação	Algas, pteridófilas e angiospermas
Higrófitas	Plantas terrestres de ambientes úmidos e sombreados. O conteúdo de água é determinado pela umidade relativa do ar. Podem suportar dessecações prolongadas, reiniciando crescimento após reidratação	Musgos, plantas hepáticas e samambaias.
Mesófitas	Plantas que crescem em ambiente bem drenado e em locais de grande variação de umidade relativa do ar. Regulam a perda de água via abertura e fechamento estomatal. Normalmente estômatos se fecham quando há condições favoráveis a evaporação excessiva. Algumas mesófitas são decíduas.	Maioria das espécies nativas e cultivadas de regiões temperadas e tropicais.
Xerófitas	Vivem em ambientes onde a água é escassa. A sobrevivência dessas plantas depende de mecanismos de adaptação, como a fixação do carbono à noite, desenvolvimento de sistema radicular profundo, presença de cutícula e armazenamento de água nos cladódios.	Cactáceas, bromeliáceas.

Fonte: adaptado de Marengo e Lopes (2005).

As características das plantas xerófilas não são limitadas apenas à morfologia, mas também a níveis fisiológicos e bioquímicos. De uma maneira geral, dentre os mecanismos de adaptação que uma planta xerófila possui (cactáceas e umbuzeiro, por exemplo); o mecanismo de controle estomático é o mais importante porque as principais perdas de água pelas plantas são feitas pelos estômatos (90%). Em relação aos estômatos, as adaptações das plantas estão no número e tamanho (redução) na localização predominantemente ou exclusivamente na face dorsal, abaxial ou inferior e no mecanismo de regulação, que está ligado à sensibi-

lidade da planta. Algumas adaptações em relação às folhas são transformação de folhas em espinhos; redução do tamanho; eficiente controle estomático; queda (abscisão foliar); redução no número de folhas; maior espessura da parede celular e maior presença de cera (MARRENCO; LOPES, 2005).

Relação solo-água-planta

A substituição da vegetação natural por pastagens sugere mudança gradual na energia hídrica do sistema, provocada pela compactação dos solos através de pastejo contínuo por décadas. A diminuição lenta da capacidade de infiltração, simultânea ao aumento do escoamento superficial de água de chuva, é condição que contribui para diminuição da quantidade de água armazenada nos solos e, portanto, aumento da influência de estresse hídrico nas pastagens a qualquer mudança no regime pluviométrico (VALLE et al., 2000).

A mudança de regime hídrico relativo à diminuição da capacidade de infiltração e menor armazenamento de água nos solos, é um processo que funciona como agravante de estresse hídrico por ocasião de períodos secos prolongados (VALLE et al., 2000).

Para manter a turgescência das folhas e das raízes, bem como o suporte para a atividade bioquímica a um nível que assegura a sobrevivência da planta, a água perdida pela transpiração precisa ser continuamente renovada. Muitas plantas podem absorver a umidade atmosférica na forma de névoa ou orvalho, mas insignificante quando comparado com a absorção radicular. A perda de água pela transpiração deve ser restabelecida pela absorção de uma quantidade equivalente de água do solo através do sistema radicular. Isto estabelece um integrado fluxo de água do solo passando através da planta e atingindo a atmosfera, comumente referido como solo-planta-atmosfera (MARENCO; LOPES, 2005).

O suprimento de água para a cultura resulta de interações que se estabelecem ao longo do sistema solo-planta-atmosfera. As influências recíprocas entre esses componentes básicos tornam o sistema dinâmico e fortemente

interligado, de tal forma que a condição hídrica da cultura dependerá sempre da combinação desses três segmentos. À medida que o solo seca, as plantas absorvem água com mais dificuldade, porque aumenta a força de retenção e diminui a disponibilidade de água no solo. Entretanto, quanto maior a demanda evaporativa da atmosfera, mais elevada será a necessidade de fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera (SANTOS; CARLESSO, 1998).

Este conceito reforça a observação de que as plantas não existem isoladamente, sendo dependentes do seu meio. A absorção de água pelas raízes ocorre devido a um gradiente de potencial hídrico entre o solo e a raiz. Isto é, quando o solo seca e o seu potencial declina, as plantas possuem dificuldade em extrair água do solo de forma rápida o suficiente para equilibrar as perdas pela transpiração. Sob estas condições, as plantas perdem o turgor e murcham. Eventualmente, um ponto pode ser alcançado onde o conteúdo de água do solo é tão baixo que toda a água perdida pela transpiração é evitada; a planta é incapaz de extrair água suficiente do solo e a perda de turgor é permanente. O conteúdo de água neste ponto é conhecido como ponto de murcha permanente (TISDALE et al., 1985).

A variabilidade espacial das propriedades do solo influencia a retenção de água, resultando em ampla variação na disponibilidade de água às plantas, no fluxo de água, ar e solutos no solo e na produtividade das culturas. A curva de retenção de água é necessária para a dinâmica da água e solutos no solo, com a infiltração e para o manejo de irrigação (TORMENA; SILVA, 2002). A quantidade de água armazenada no solo varia com sua textura, o que leva as plantas a apresentarem diferentes comportamentos em relação aos mecanismos de adaptação (SANTOS; CARLESSO, 1998).

Em solos arenosos, os espaços entre as partículas são tão grandes que a água tende a drenar dos mesmos e permanecer somente nas superfícies das partículas ou nos interstícios entre essas partículas. Em solos argilosos, os canais são pequenos o suficiente para que a água não drene livremente, sendo retida mais firmemente. A capacidade de retenção de umidade dos solos é chamada de capacidade de campo. A capacidade de campo é o

conteúdo de água de um solo depois de ter sido saturado e de ter permitido a drenagem do excesso de água. Os solos argilosos ou aqueles com alto conteúdo de húmus têm grande capacidade de campo. Poucos dias após terem sido saturados, eles podem reter 40% da água por unidade de volume. Em contrapartida, os solos arenosos tipicamente retêm 3% de água por volume depois da saturação (TAIZ; ZEIGER, 2004).

A maneira como o déficit hídrico se desenvolve na planta é bastante complexa, pois afeta praticamente todos os aspectos de crescimento, incluindo modificações anatômicas, morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (BEZERRA et al., 2003). Vários processos da planta podem ser influenciados pelo estresse hídrico, dentre eles o potencial de água na folha, a resistência estomática, a transpiração, a fotossíntese, a temperatura da cultura e a murchamento da folha (MARENCO; LOPES, 2005).

A diminuição do conteúdo de água no solo afeta acentuadamente alguns processos morfofisiológicos, enquanto outros são relativamente insensíveis. A água, além de ser necessária ao crescimento das células, é um elemento essencial para a manutenção da turgescência (SANTOS; CARLESSO, 1998; TAIZ; ZEIGER, 2004; MARENCO; LOPES, 2005). Fisiologicamente, o maior estado energético potencial de água que responde pelo equilíbrio solo-planta corresponde ao nível de capacidade de campo. A carência de água no solo restringe a solubilização dos compostos e elementos químicos, exige maior consumo de energia, altera a atividade fisiológica e reduz a absorção de água e nutrientes, resultando na redução no crescimento, desenvolvimento e produtividade das plantas (TISDALE et al., 1985).

A característica principal nas relações de água na planta é o balanço interno de água, pois este controla os processos fisiológicos, a quantidade e a qualidade do crescimento. O estresse de água atua no crescimento, modificando a anatomia, a morfologia, a fisiologia e a bioquímica vegetal (CAMPOS et al., 1992).

O déficit hídrico tem efeito em diversos processos fisiológicos das plantas, visto que o estresse geralmente aumenta a resistência difusiva ao vapor de água mediante o fechamento dos estômatos, reduzindo a transpiração e, conseqüentemente, o suprimento de CO₂ para a fotossíntese. Muitos desses efeitos refletem nos mecanismos de adaptação das plantas ao ambiente (NOGUEIRA; SANTOS, 2000). Quando a ocorrência do déficit hídrico é rápida, os mecanismos morfofisiológicos são severamente afetados e a planta necessita adaptar-se de forma rápida à nova situação.

Mecanismos de Adaptação, Aclimatação e Tolerância à Seca Desenvolvidos pelas Plantas

A adaptação refere-se, em geral, a um nível de resistência geneticamente determinado, adquirido por um processo de seleção durante muitas gerações. Todavia, deve ser distinguido do termo aclimatização. Este termo somente deverá ser utilizado quando a tolerância da planta aumentar como consequência de exposição anterior ao estresse. Diante disto poderá ser dito que a planta está aclimatizada (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Os mecanismos de resistências à seca, segundo Santos e Carlesso (1999) podem ser de três tipos: "evitar", "tolerar" e "escapar". No "evitar", as plantas fecham os estômatos e aprofundam o sistema radicular para explorar um volume maior de solo, diminuindo o tamanho das células e aumentando o espessamento das paredes celulares e a cerosidade da cutícula; o "tolerar" está associado à habilidade da planta em manter o equilíbrio de suas funções fisiológicas em condições de déficit hídrico, e o "escapar" ocorre quando a planta antecipa o ciclo de desenvolvimento.

A adaptação e a aclimatização ao estresse ambiental resultam de eventos integrados que ocorrem em todos os níveis de organização, desde o anatômico e morfológico até o celular, bioquímico e molecular. A murcha de folhas em resposta ao déficit hídrico, por exemplo, reduz a perda de água pela folha e a exposição à luz incidente, diminuindo o estresse pelo calor sobre as folhas (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Existem várias estratégias de aclimatização, as quais podem ser divididas em dois grupos: um ligado à adaptação anatomorfológicas e outro de natureza fisiológica.

Plasticidade morfológica e adaptações estruturais como mecanismos de evitação ao déficit hídrico

Neste item serão abordadas as adaptações nos âmbitos da área foliar, da abscisão foliar, do aprofundamento de raiz e depósito de cera nas folhas.

Alterações na área foliar

A inibição da expansão foliar é uma resposta precoce adaptativa ao déficit hídrico. Com a diminuição do conteúdo de água da planta, suas células tipicamente contraem-se e as paredes afrouxam. Esse decréscimo de volume celular resulta em pressão de turgor menor e na subsequente concentração de solutos nas células. A membrana plasmática torna-se mais espessa e mais comprimida, pois ela cobre uma área menor do que antes. Por ser a redução do turgor o mais precoce efeito biofísico significativo do estresse hídrico, as atividades dependentes do turgor, como a expansão foliar e o alongamento de raízes, são mais sensíveis aos déficits hídricos. A expansão foliar é um processo movido pelo turgor e é extremamente sensível ao déficit hídrico (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Um decréscimo no turgor causa um decréscimo da taxa de crescimento. Plantas com déficit hídrico tendem a se tornar re-hidratadas à noite e, como consequência, ocorre um crescimento foliar substancial nesse período. Como a expansão foliar depende principalmente da expansão celular, os princípios que fundamentam os dois processos são similares. A inibição da expansão celular provoca uma lentidão da expansão foliar no início do desenvolvimento de déficits hídricos. A área foliar menor transpira menos, conservando, efetivamente, um suprimento de água limitado no solo por um período mais longo. Assim, a redução da área foliar pode ser considerada a primeira linha de defesa contra a seca. Em determinadas plantas, o estresse hídrico limita não apenas o tamanho, mas também o número de folhas (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Vale lembrar que as expansões celulares e foliares também dependem de fatores bioquímicos e moleculares, além daqueles que controlam o fluxo de água. Uma forte evidência sustenta a opinião de que as plantas alteram suas taxas de crescimento em resposta ao estresse, por meio de um controle coordenado de muitos outros processos importantes, tais como a síntese da parede celular e de membranas, a divisão celular e a síntese protéica (BURSSENS et al., 2000).

Abscisão foliar

A área foliar total de uma planta (número de folhas x área de superfície de cada folha) não permanece constante depois que todas as folhas tenham atingido a maturidade. Se as plantas sofrerem um estresse hídrico após um desenvolvimento substancial da área foliar, as folhas sofrerão senescência e subseqüentemente cairão (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Um ajuste da área foliar é uma mudança importante a longo prazo, beneficiando a adequação da planta a um ambiente com limitação hídrica. De fato, muitas plantas de deserto perdem todas as suas folhas durante a seca e produzem novas folhas após uma chuva. O ciclo pode ocorrer duas ou mais vezes em uma única estação. A abscisão durante o estresse hídrico resulta em grande parte da síntese acentuada e da sensibilidade ao etileno, um hormônio vegetal endógeno (TAIZ; ZEIGER, 2004). O etileno é produzido em quase todas as células da planta adulta, sendo removido dos tecidos por difusão na atmosfera que cerca a planta. Nas plantas, um dos grandes efeitos do etileno é na abscisão foliar quando o órgão está velho. A diminuição da quantidade do 3 ácido indoloacético ou AIA (auxina mais abundante) produzido na folha promove o aumento dos níveis do etileno no tecido. O aumento dos níveis de etileno promove a formação da camada de abscisão e a perda da folha.

Crescimento de raiz

Os déficits hídricos moderados também afetam o desenvolvimento do sistema subterrâneo. A razão da biomassa de raízes para a parte aérea parece ser governada por um balanço funcional entre absorção de água pelas raízes e fotossíntese pela parte aérea. Dito de maneira simplificada,

a parte aérea continuará crescendo até que a absorção de água pelas raízes torne-se limitante; inversamente, as raízes crescerão até que sua demanda por fotossintatos da parte aérea iguale-se ao suprimento. Esse balanço funcional é alterado se o suprimento hídrico decrescer (TAIZ; ZEIGER, 2004).

A expansão foliar é afetada muito precocemente, quando a absorção de água é reduzida. No entanto, a atividade fotossintética é muito menos atingida. A inibição da expansão foliar reduz o consumo de carbono e energia, e uma proporção maior de assimilados vegetais pode ser distribuída ao sistema subterrâneo, onde eles podem sustentar o crescimento posterior de raízes. Ao mesmo tempo, os ápices das raízes perdem turgor em solo seco (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Todos esses fatores levam a um crescimento preferencial das raízes em direção a zonas do solo que permanecem úmidas. Com o avanço dos déficits hídricos, as camadas superiores do solo são, em geral, as primeiras a secar. Assim, as plantas exibem um sistema de raízes predominantemente superficial, quando todas as camadas dos solos estão umedecidas, e perda de raízes superficiais e proliferação de raízes profundas quando a água é esgotada nas camadas superiores do solo. O crescimento de raízes mais profundas em direção ao solo úmido pode ser considerado uma segunda linha de defesa contra a seca (TAIZ; ZEIGER, 2004).

O crescimento acentuado de raízes em direção às zonas úmidas do solo durante o estresse exige alocação de assimilados para as extremidades das raízes em crescimento. Durante o déficit hídrico, os assimilados são dirigidos para os frutos e distanciados das raízes, razão pela qual a acentuada absorção de água resultante do crescimento das raízes é menos pronunciada nas plantas reprodutivas do que nas vegetativas. A competição por assimilados entre raízes e frutos explica porque as plantas são geralmente mais sensíveis ao estresse hídrico durante a reprodução (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Aparecimento de cera, espinhos e pêlos

É possível ainda observar adaptações anatômicas e estruturais nas folhas, tais como a transformação de folhas em espinhos, a presença de pêlos e a existência de substâncias como a cera, que reduzem a perda de água por transpiração. Essas características estão presentes de forma muito marcante em plantas de regiões desérticas. É comum em cactáceas a presença de espinhos e pêlos (BARRETO; BARBOSA, 2001).

A superfície das folhas, com exceção das aberturas dos estômatos, é recoberta pela cutícula, uma camada lipídica, extracelular, cujo principal componente estrutural é a cutina, um polímero insolúvel de ácidos graxos. A cutícula apresenta várias funções nas plantas, tais como: controlar a perda d'água (SHEPHERD et al., 1995), participar das trocas gasosas; reduzir a lixiviação foliar; prevenindo a perda de nutrientes e íons; constituir um anteparo à radiação e proteger a planta contra o resfriamento, as lesões causadas pelo vento e abrasão física, os diversos microrganismos patogênicos e insetos herbívoros (LICHSTON; GODOY, 2006).

Sobre a cutícula deposita-se a cera foliar epicuticular, constituindo a interface natural entre as folhas e o meio, tendo como função básica conferir ao vegetal maior resistência à perda d'água e às doenças. Quimicamente, a cera foliar epicuticular é uma mistura complexa de constituintes químicos, com predominância de alcanos, ésteres, cetonas e álcoois (SHEPHERD et al., 1995).

Estratégias fisiológicas de evitação ao déficit hídrico

Estas estratégias envolvem desde o fechamento estomático, limitação da fotossíntese em nível de cloroplasto até os ajustes osmóticos.

Abertura e fechamento de estômatos

Quando o começo do estresse é mais rápido ou a planta alcançou sua área foliar plena antes de iniciar o estresse, outras respostas a protegem contra a desidratação imediata. Sob tais condições, o estômato fechado reduz a evaporação da área foliar. Assim, o fechamento estomático pode ser considerado uma terceira linha de defesa contra a seca (TAIZ; ZEIGER, 2004).

A absorção e a perda de água nas células-guarda modificam seu turgor e modulam a abertura e o fechamento estomáticos. Por estarem localizadas na epiderme foliar, as células-guarda perdem turgor como resultado de uma perda direta de água para a atmosfera por evaporação. O decréscimo de turgor provoca fechamento hidropassivo dos estômatos. O mecanismo de fechamento provavelmente é acionado sob condições de baixa umidade do ar, quando a perda direta de água das células-guarda é demasiada rápida para ser equilibrada pelo movimento de água para dentro delas a partir de células epidérmicas adjacentes (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Um segundo mecanismo, o fechamento hidroativo, fecha os estômatos quando todas as folhas ou as raízes são desidratadas, e depende de processos metabólicos nas células-guarda. Uma redução no conteúdo de solutos das células-guarda resulta em perda de água e diminuição de turgor, provocando fechamento estomático; assim, o mecanismo hidráulico do fechamento hidroativo é uma inversão do mecanismo de abertura estomática. Entretanto, o controle do fechamento hidroativo difere da abertura estomática de modo sutil, mas significativo (TAIZ; ZEIGER, 2004).

A perda de solutos a partir das células-guarda pode ser desencadeada por um decréscimo no conteúdo de água da folha, e o ácido abscísico (ABA) desempenha um papel importante nesse processo. O ABA é sintetizado continuamente em taxas baixas nas células do mesófilo e tende a se acumular nos cloroplastos. O ABA tem uma dupla função frente ao estresse hídrico e a curto prazo reduz a transpiração e a longo prazo induz a síntese de proteínas que aumentam a tolerância das plantas à dessecação seca (TAIZ; ZEIGER, 2004)

Quando o mesófilo torna-se moderadamente desidratado, parte do ABA armazenado nos cloroplastos é liberada para o apoplasto (espaço entre paredes celulares) do mesófilo (HARTUNG et al., 1998). A redistribuição de ABA depende de gradientes de pH dentro da folha, de propriedades fracamente ácidas de molécula de ABA e das propriedades de permeabilidade de membranas celulares. A redistribuição de ABA possibilita ao fluxo da transpiração transportar parte dele para as células-guarda (WILKSON; DAVIES, 1997).

O ABA é sintetizado em taxas mais altas e a maior quantidade dele se acumula no apoplasto foliar. As concentrações mais altas de ABA resultantes de taxas mais altas de sua síntese parecem acentuar ou prolongar o efeito inicial de fechamento por este ácido armazenado (BERMÚDEZ-ZAMBRANO, 2004).

Sinais químicos das raízes podem afetar as respostas estomáticas ao estresse hídrico (DAVIES et al., 2002). A condutância estomática frequentemente está muito mais intimamente relacionada com o status hídrico do solo do que com o status hídrico da folha. A única parte da planta que pode ser diretamente afetada pelo status hídrico do solo é o sistema subterrâneo. De fato, a desidratação de apenas parte das raízes pode causar fechamento estomático, mesmo que uma porção bem hidratada do sistema subterrâneo ainda libere grande quantidade de água para a parte aérea (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Limitação da fotossíntese em nível de cloroplasto

A taxa fotossintética da folha (expressa por unidade de área foliar) raramente é tão responsiva ao estresse hídrico moderado quanto à expansão foliar, pois a fotossíntese é muito menos sensível ao turgor do que a expansão foliar. Entretanto, estresse hídrico moderado afeta, geralmente, a fotossíntese foliar e a condutância estomática. Como os estômatos fecham durante os estádios iniciais do estresse hídrico, a eficiência do uso da água pode aumentar, ou seja, mais CO₂ pode ser absorvido por unidade de água transpirada, porque o fechamento estomático inibe a transpiração mais do que diminui as concentrações intercelulares de CO₂ (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Quando o estresse torna-se severo, no entanto, a desidratação de células do mesófilo inibe a fotossíntese, o metabolismo do mesófilo é prejudicado e a eficiência do uso da água decresce. Os resultados de muitos estudos têm mostrado que o efeito relativo do estresse hídrico sobre a condutância estomática é significativamente maior do que sobre a fotossíntese. A resposta da fotossíntese e da condutância estomática ao estresse hídrico pode ser separada pela exposição de folhas estressadas ao ar contendo

concentrações altas de CO₂. Todo o efeito do estresse sobre a condutância estomática é eliminada pelo suprimento alto de CO₂ e diferenças entre taxas fotossintéticas de plantas estressadas e não-estressadas podem ser atribuídas diretamente ao dano do estresse hídrico à fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2004).

O estresse hídrico reduz tanto a fotossíntese quanto o consumo de assimilados nas folhas em expansão. Como consequência, o estresse hídrico diminui indiretamente a quantidade de fotossintatos exportados das folhas. Uma vez que o transporte do floema depende do turgor, a redução do potencial hídrico no floema durante o estresse pode inibir o movimento de assimilados. Todavia, experimentos têm mostrado que a translocação não é afetada durante o período de estresse, quando outros processos, como a fotossíntese, já foram fortemente inibidos (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Essa intensidade relativa de translocação quanto ao estresse permite às plantas mobilizar e utilizar reservas onde elas são necessárias (por exemplo, no crescimento das sementes), mesmo quando ele é extremamente severo. A capacidade de continuar translocando assimilados é um fator-chave em quase todos os aspectos da resistência vegetal à seca (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Ajuste Osmótico

Outra estratégia utilizada pelas plantas para tolerar o estresse hídrico é o ajuste osmótico que permite ao vegetal manter a turgescência mesmo com baixos valores de potencial hídrico, aumentando sua resistência à seca (PEREZ, 1995).

Decréscimos do potencial osmótico devido ao acúmulo de solutos solúveis nas células constituem uma outra resposta ao estresse hídrico. O ajustamento osmótico produz um potencial hídrico foliar mais negativo, ajudando assim a manter o movimento de água para as folhas e, conseqüentemente, favorecendo a turgescência das mesmas (HOPKINS, 1995). Dentre os solutos envolvidos no processo de ajustamento osmótico, a prolina tem

aparecido na literatura como sendo um aminoácido particularmente sensível ao estresse (MARTINEZ; MORENO, 1992; HOPKINS, 1995, LARCHER, 2000).

O teor de prolina foi estudado por Silva et. al. (2004), para uma série de plantas da caatinga. Dentre as espécies estudadas a *C. pyramidalis* apresentou os maiores teores de prolina livre (61,14 mmol.kg⁻¹ de MS), sendo seguida de *B.cheilantha* (49,81 mmol.kg⁻¹ de MS) e *C. campestris* (26,98 mmol.kg⁻¹ de MS). As demais espécies apresentaram baixos teores de prolina, quando comparadas com estas (Fig. 1).

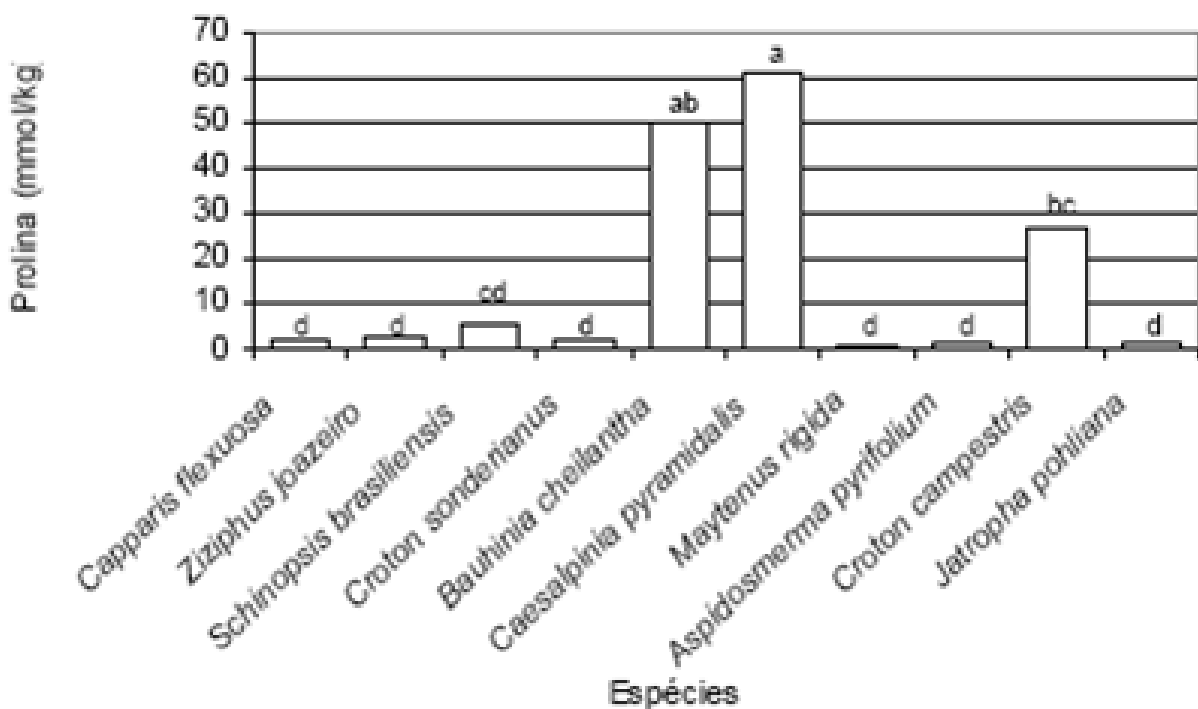


Fig. 1. Concentração de prolina nas folhas em plantas de dez espécies da Caatinga, no Município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil, início da estação seca (Outubro de 2000). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Fonte: Silva et al. (2004).

Um marcado acúmulo de prolina livre tem sido observado em muitas espécies vegetais submetidas ao estresse hídrico (MARTINEZ; MORENO, 1992). Este acúmulo pode representar um mecanismo de sobrevivência ao período de estresse, em função de um melhor ajustamento osmótico induzido por esse aminoácido. Quando em situação de baixa disponibilidade de água no solo, como ocorre durante a estação seca nas regiões áridas e semi-áridas, as plantas necessitam reduzir o potencial hídrico de suas células para a manutenção da turgescência celular e esse ajuste se dá, especialmente, através do acúmulo de substâncias orgânicas que ajudam na osmorregulação, sendo a prolina uma dessas substâncias.

Marin et al. (2006) analisaram o teor de prolina livre em duas variedades de guandu. Na condição de estresse severo (apenas 20% de disponibilidade hídrica) a cultivar IAC fava larga acumulou maior quantidade de prolina ($p < 0,05$), como pode ser visto na Tabela 2, mostrando maior resistência dessa ao estresse hídrico.

Tabela 2. Influência da disponibilidade hídrica nos teores de prolina livre da parte aérea ($\mu\text{mol g}^{-1}$ de matéria fresca) de guandu, 20 dias depois do transplântio⁽¹⁾.

Cultivares	Disponibilidade hídrica (%)		
	60	40	20
IAPAR 43-Aratã	1,3563 ^a	1,4826 ^a	1,8970 ^b
IAC Fava larga	1,4400 ^a	1,5271 ^a	2,7270 ^a

(1) Médias seguidas de mesma letra, na coluna, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Fonte: Marin et al. (2006).

O ajuste osmótico foi um mecanismo encontrado por Perez (1995) utilizado por plantas de Algaroba (*Prosopis juliflora*) como ferramenta para tolerar o estresse hídrico. A comprovação do uso desse mecanismo pela planta foi detectado via observação de decréscimo nos valores de potencial osmótico superiores a 10%, exceto para plantas com 45 dias após a emergência (Tabela 3). Os decréscimos no potencial osmótico encontrados foram maiores que -0,5 MPa, valor teórico estipulado em outros trabalhos para plantas pré-condicionadas, conforme demonstra Stenponkus et al.

(1980) citado por Perez (1995), indicando que houve ajuste osmótico como mecanismo para a algaroba tolerar o estresse hídrico. Esse mecanismo se acentuou ainda mais com o aumento da idade dessa planta.

Tabela 3. Valores médios do potencial osmótico em plantas de algaroba antes e após a aplicação do estresse acompanhados da percentagem de decréscimo.

Tratamentos	Antes do estresse		Após o estresse		Ponto de decréscimo	
	π_0	π_{100}	π_0	π_{100}		
Plantas com 45 DAE						
Com adubo	2,04	1,56	2,54	2,11	32,2	35,2
Sem adubo	2,40	2,00	2,43	2,08	1,04	
Plantas com 180 DAE						
Com adubo	2,32	1,76	2,04	1,67	31,0	
Sem adubo	2,04	1,67	2,78	2,36	35,3	
Plantas com 300 DAE						
Com adubo	1,92	1,68	2,08	1,86	10,7	
Sem adubo	2,44	1,52	2,34	1,94	27,63	

Fonte: Perez (1995).

Métodos e Equipamentos Utilizados para Estudo do Estresse Hídrico em Plantas

Índice Relativo de Dessecação (IRD)

O grau de estresse imposto a uma espécie vegetal em seu habitat devido às condições de seca não depende somente do seu potencial genético de resistência à seca, mas, também, das condições preponderantes no habitat. Estes dois fatores estão contidos no índice relativo de dessecação (IRD). Esse índice compara o déficit de saturação hídrica momentâneo (DSHm) com um limite crítico de déficit de saturação hídrica (DSHc), para a espécie em questão (LACHER, 2000).

O limite crítico pode se referir tanto ao primeiro sinal visível de injúria causada pela seca, como também ao início dos distúrbios de uma determinada função. Em vez do déficit de saturação hídrica, outros indicadores do balanço hídrico podem ser utilizados, como, por exemplo, o conteúdo relativo de água, o potencial hídrico (como a transpiração suprimida) ou, ainda, o potencial osmótico (LACHER, 2000).

Um baixo valor de IRD (%) indica que a planta está sujeita ao estresse pouco intenso. As informações sobre as diferenças espaciais e temporais da intensidade da seca podem ser obtidas por meio da comparação de muitos indivíduos de uma mesma espécie em diferentes locais. Os valores de IRD para espécies características ou mais comuns de uma determinada região também revelam padrão do estresse de uma determinada vegetação ou de um determinado habitat. O IRD pode dar uma idéia das variações dos valores de deficiência hídrica no solo e na atmosfera, bem como o grau de seca atingido em um local, que essencialmente define a distribuição de uma determinada espécie (LACHER, 2000).

Medidas de Potencial hídrico

O potencial hídrico é uma medida da energia livre da água por unidade de volume. O potencial hídrico (ψ_w) é formado por quatro componentes: potencial de pressão (ψ_p), potencial osmótico (ψ_s), potencial gravitacional (ψ_g) e potencial mátrico (ψ_m).

ψ_s = indica o efeito do soluto sobre o potencial hídrico. Os solutos reduzem a energia livre da água pelo efeito de diluição (entropia).

ψ_p = potencial de pressão ou pressão hidrostática. Pressões positivas aumentam o potencial hídrico, pressões negativas reduzem-no. A pressão positiva se refere a pressão de turgor.

ψ_g = potencial gravitacional faz com que a água mova-se para baixo, a não ser que a força da gravidade se oponha em força igual e oposta.

(ψ_m) = potencial mátrico é de grande importância para o transporte de água no xilema, pois está relacionado com as forças de adesão, coesão e tensão.

O potencial hídrico fornece uma medida do grau de hidratação da planta e fornece um índice relativo do estresse hídrico ao qual a planta está submetida.

A implantação de experimentos com o objetivo de avaliar a tolerância da cultura em questão em suportar deficiências hídricas e os efeitos na produção sob condições de estresse hídrico, consiste em montar tratamentos que se diferenciem quanto à quantidade de água disponível para a planta. E para mensurar a quantidade de água disponível para a planta existem vários métodos, a saber:

Pode-se avaliar através do método gravimétrico, que consiste na coleta de solo e verificação do seu peso antes e após levá-lo à estufa. A vantagem deste método é que é barato, porém de baixa precisão, pois a umidade do solo pode variar de acordo com o ponto de coleta.

É possível fazer as leituras da tensão da água do solo diretamente nos tensiômetros, puncionando por meio de uma agulha especial e uma rolha de borracha siliconada. Valores baixos indicam solo úmido, e alto indicam solo seco.

Fernandes e Turco (1998) afirmaram que uma cultura com condições ótimas de umidade no solo transpirará à taxa potencial. À medida que a umidade do solo diminui, a cultura passa de uma evapotranspiração potencial (ETp) para evapotranspiração real (ETr). A relação Etr/ETp constitui um índice de estresse hídrico, variando de 1 (condição hídrica ótima, $r_c = r_{cp}$) a 0 (nenhuma água disponível).

Segundo Cobucci e Biava (2005), um método que permite medir a evaporação da água é o método do tanque classe A, que requer o uso de um tanque em forma circular, de aço inoxidável ou galvanizado, com 121,9 cm de diâmetro interno e 25,4 cm de profundidade, o qual deve ser cheio d'água até 5 cm da borda superior. A medida da evaporação da água, feita por um micrômetro de gancho ou por outro processo, estão integrados os efeitos da radiação solar, do vento, da temperatura e da umidade relativa do ar, os quais são os mesmos que atuam na planta. Entretanto, pelo fato de os processos de evaporação da água livre no tanque (ECA) e da evapotranspiração da cultura (ETc) serem semelhantes apenas em seus aspectos físicos, para converter ECA em ETc devem ser considerados o coeficiente do tanque classe A (K_p) e o coeficiente da cultura (K_c), segundo a equação:

$$ETc = ECA \times K_p \times K_c \quad (1)$$

Assim, o indicativo de quando irrigar corresponde ao momento em que a soma dos valores de evaporação do tanque, multiplicados pelos coeficientes, alcançar o valor da lâmina líquida de irrigação, previamente determinada, a ser aplicada à cultura.

Os valores da evapotranspiração máxima (ETM) podem ser obtidos também por meio da equação:

$$E_{tr} = \sum_{i=1} [(U_{ant_i} - U_{a_i}) \cdot 10 \cdot d_{g_i} \cdot z_i] - PRP$$

$$i = 1$$

Onde:

E_{tr} = Evapotranspiração real da cultura, mm dia⁻¹;

U_{ant_i} = Umidade do solo na medição anterior, na camada "i", g g⁻¹;

U_{a_i} = Umidade atual do solo na camada "i", g g⁻¹;

d_{g_i} = densidade global do solo na camada "i" (análise física), g cm⁻³;

z_i = profundidade da camada de solo considerada, cm;

PRP = precipitação pluvial ocorrida no período, mm.

A fluorescência de clorofilas pode ser utilizada como uma ferramenta para diagnosticar estresse em plantas, medindo o fluxo de elétrons através do FS II, que é uma das primeiras regiões da planta a ser afetada pelo estresse. Com o estresse, a distância entre os transportadores de elétrons nos fotossistemas aumenta, dificultando a transferência de elétrons entre eles.

Não há métodos biofísicos que permitam a medição direta e quantitativa da abertura estomática no campo. No entanto, aparelhos denominados porômetros podem ser empregados para medições indiretas da verdadeira abertura total dos estômatos nas plantas (CALBO, 2007). Oliveira et al. (2005) utilizaram porômetro para verificar o estresse hídrico através da condutância estomática. De um ponto de vista puramente prático, os porômetros podem ser utilizados para dar uma idéia da abertura dos estômatos em folhas, presumindo-se que as demais partes do tecido dermal estejam recobertas por uma cutícula praticamente impermeável.

O método psicométrico, ou da pressão de vapor, é baseado no fato de que a pressão de vapor d'água é menor em condições de baixo potencial hídrico. O método densimétrico se baseia no estabelecimento de um equilíbrio dinâmico da água entre o tecido e o meio. Se o potencial do tecido for maior do que o potencial da solução, haverá perda de água do tecido para o meio, produzindo diluição da solução, tornando-a, portanto, menos densa. Em caso contrário, ocorrerá ganho de água pelo tecido, tornando a solução mais concentrada e densa (MARENCO; LOPES, 2005).

Esses mesmos autores citam o método gravimétrico ou volumétrico, uma variante do método densimétrico, que consiste na determinação do potencial por meio de mudanças na massa, no volume ou no comprimento de tecidos maciços ou volumosos (tubérculos, raízes). Baseia-se na determinação do ponto isopiéstico, onde o tecido não ganha nem perde água para a solução do meio. Para isso, amostras com diâmetro e comprimento conhecido são usadas, aferida a massa de cada amostra, elas são colocadas em soluções com concentração conhecida. Após algum tempo retira-se e determina-se a massa fresca, o volume ou o comprimento.

O método da câmara de pressão, bomba de pressão ou bomba de Scholander, permite a determinação direta do potencial em folhas destacadas. Trata-se de um equipamento de baixo custo e portátil, que permite medições no campo (SCHOLANDER et al., 1965 citado por MARENCO; LOPES 2005). Para este fim, uma folha é colocada numa câmara de pressão e selada de modo a impedir a passagem de ar. A superfície cortada do pecíolo permanece do lado externo da câmara para permitir a observação da exsudação de seiva em resposta à pressão exercida na superfície da folha no interior da câmara. Aplica-se uma pressão até que a seiva do xilema comece a exsudar pela superfície do pecíolo foliar. Como a seiva exsudada é praticamente água pura, derivada de osmose, reversa devido à pressão; o valor negativo da pressão aplicada para forçar a saída de água do xilema corresponde ao potencial hídrico das células foliares.

Medidas de Potencial Osmótico

Braccini et al. (1996) utilizando a influência da água para diluir os solutos presentes em solução, conduziram um experimento em laboratório com a finalidade de avaliar os efeitos do estresse hídrico sobre a germinação e vigor de sementes de soja.

Para determinar o potencial osmótico, Marenco e Lopes (2005) citam o método do crioscópio e o plasmolítico. O primeiro, também conhecido como método de congelamento, consiste na determinação do potencial osmótico numa solução com base na medição do ponto de congelamento. Sob condição atmosférica padrão, o potencial osmótico de uma solução molal de uma substância que não se ioniza é de -2,27 MPa e seu congelamento é de -1,86°C. Logo, o potencial osmótico de uma solução diluída desconhecida pode ser estimado a partir do seu ponto de congelamento (Δf em °C). ψ_s (em MPa) = 1,22 Δf . O método plasmolítico consiste na determinação da plasmólise incipiente, em que 50% das células do tecido estão plasmolisadas.

Respostas de Plantas Forrageiras ao Estresse Hídrico

As plantas respondem ao estresse hídrico de diversas maneiras. É possível mensurar essas respostas não apenas em nível fisiológico e anatômico, mas também relacionar esse tipo de resposta à adaptação, produtividade e valor nutritivo dessas plantas.

Plantas do ciclo C3

As plantas C3 possuem como característica uma alta exigência em água para a realização de seus processos metabólicos. A quantidade de água necessária para acumular um grama de matéria seca por essas plantas varia de 450-950g de H₂O (MARENCO; LOPES, 2005; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Silva et al (2004), em um interessante trabalho sobre a ecofisiologia de plantas da caatinga, avaliaram a temperatura, resistência difusiva e transpiração, a fim de quantificar a tolerância dessas plantas durante a estação seca (alta temperatura e baixa precipitação). Os maiores valores de resistência difusiva (Rs) foram observados em *J. pohliana*, e os menores em *C. flexuosa*, *Z. joazeiro*, *S. brasiliensis*, *C. sonderianus* e *B. cheilantha*, na maioria dos horários de avaliação observados. *J. pohliana* e *C. pyramidalis* aumentaram de forma significativa a Rs às 10 e 13 horas, respectivamente, enquanto as demais espécies não apresentaram diferença significativa na Rs entre os horários de avaliação (Tabela 4). O efeito do estresse, de maneira geral, aumenta a Rs nas plantas e reduz a perda de vapor d'água pelo fechamento estomático, reduzindo a transpiração e também a entrada de CO₂ essencial à fotossíntese. O horário em que a Rs é menor é provavelmente o horário de

máxima fotossíntese. Esse comportamento só foi encontrado no presente trabalho para *C. pyramidalis* e *J. pohliana*, o que indica que a redução nos valores de E em algumas espécies deva-se mais à disponibilidade de água no solo do que ao controle estomático.

Maia (2005) estudou o efeito do estresse hídrico (0,1 - 0,5 MPa e 0,1 - 1,2 MPa) sobre o comportamento de gliricídia (*Gliricídia sepium*) e jurema-preta (*Mimosa hostilis Benth*) em dois solos (Luvissole e Neossolo) e duas doses de adubação (com e sem adubação com esterco caprino). As curvas diárias do Ψ_w das folhas de jurema preta e gliricídia variaram de acordo com a hora do dia, independente do tipo de solo e da adubação. Observou-se uma maior diminuição do Ψ_w ao meio dia (Fig. 3).

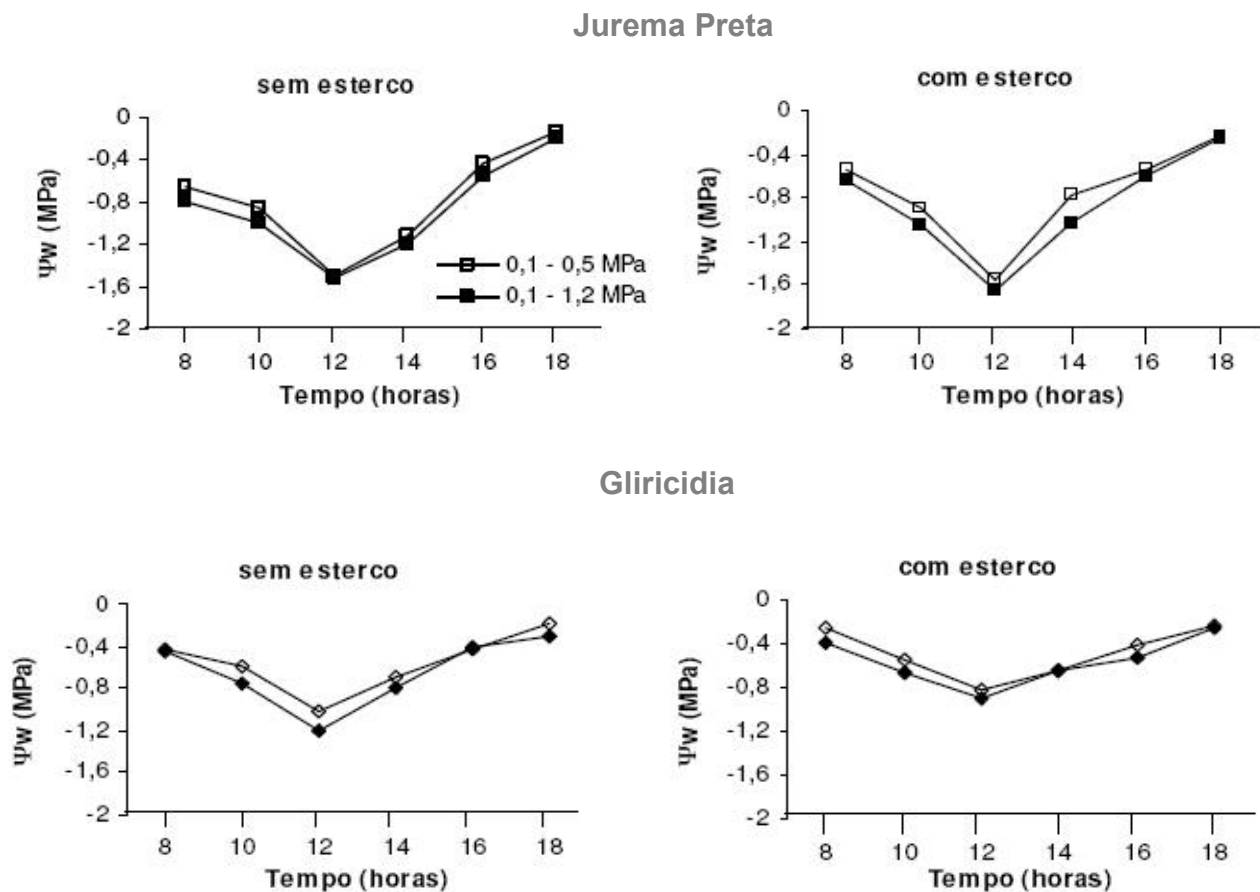


Fig. 3. Potencial hídrico foliar Ψ_w em leguminosas forrageiras, em diferentes horários (8, 10, 12, 14, 16 e 18 horas), nos intervalos de estresse hídrico 0,1 - 0,5 MPa e 0,1 - 1,2 MPa.

Fonte: Maia (2005).

Tabela 4. Valores médios da temperatura da folha (Tf), resistência difusiva (Rs) e transpiração (E) em dez espécies de uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, no início da estação seca (outubro/2000). Letras minúsculas iguais nas colunas e maiúsculas nas linhas para cada variável, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Espécie	7 horas	10 horas	13 horas	16 horas
	Tf (oC)			
<i>Capparis flexuosa</i>	23,5 fC	28,1 dB	31,5 bA	31,0 aA
<i>Ziziphus joazeiro</i>	26,2 bcdC	28,4 dB	31,1 bA	30,8 aA
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	27,5 abcC	28,5 dC	36,5 aA	31,5 aB
<i>Croton sonderianus</i>	24,8 defC	31,3 bcAB	32,2 bA	30,2 aB
<i>Bauhinia cheilantha</i>	27,6 abB	29,8 cdA	31,4 bA	31,2 aA
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>	26,4 bcdC	33,6 aA	31,9 bB	30,3 aB
<i>Maytenus rigida</i>	27,1 abcC	32,62 abA	31,6 bAB	30,3 aB
<i>Aspidosmerma pyriformium</i>	24,0 efC	28,6 dB	32,2 bA	30,8 aA
<i>Croton campestris</i>	25,5 cdeC	30,8 bcB	32,9 bA	30,1 aB
<i>Jatropha pohliana</i>	28,6 aB	30,9 bcA	31,5 bA	30,0 aAB
	Rs (cm.s ⁻¹)			
<i>Capparis flexuosa</i>	1,06 cA	1,28 cA	2,69 dA	5,99 aA
<i>Ziziphus joazeiro</i>	2,85 cA	1,93 cA	4,27 cdA	4,40 aA
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	2,21 cA	2,58 cA	4,53 cdA	3,93 aA
<i>Croton sonderianus</i>	2,00 cA	2,05 cA	6,03 bcdA	6,25 aA
<i>Bauhinia cheilantha</i>	3,79 cA	2,96 cA	6,52 bcdA	6,34 aA
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>	3,42 cB	4,03 bcB	10,48 bcA	4,80 aB
<i>Maytenus rigida</i>	7,24 bcA	5,95 bcA	6,46 bcdA	8,26 aA
<i>Aspidosmerma pyriformium</i>	7,02 bcA	4,56 bcA	7,081 bcdA	9,10 aA
<i>Croton campestris</i>	12,01 bA	10,44 bA	12,12 bA	8,71 aA
<i>Jatropha pohliana</i>	28,90 aB	87,10 aA	25,57 aB	8,65 aC
	E (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)			
<i>Capparis flexuosa</i>	2,86 aC	6,38 aA	4,09 aB	1,96 abC
<i>Ziziphus joazeiro</i>	1,98 abB	4,92 bA	2,57 bB	2,62 aB
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	2,80 aA	3,22 cA	2,44 bA	2,91 aA
<i>Croton sonderianus</i>	2,06 abB	4,98 bA	1,93 bcB	1,81 abB
<i>Bauhinia cheilantha</i>	1,65 bB	3,11 cdA	1,79 bcB	1,90 abB
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>	1,60 bcBC	2,87 cdeA	1,13 cdC	2,33 abAB
<i>Maytenus rigida</i>	1,01 bcdB	2,03 defA	1,77 bcAB	1,35 bAB
<i>Aspidosmerma pyriformium</i>	0,51 cdB	1,94 efA	1,62 bcA	1,21 bAB
<i>Croton campestris</i>	0,45 dA	0,97 fgA	1,16 cdA	1,23 bA
<i>Jatropha pohliana</i>	0,20 dB	0,10 gB	0,48 dAB	1,24 bA

Fonte: Silva et al. (2004).

O decréscimo do Ψ_w foliar ocorrido às 12 horas, observado para as espécies estudadas, coincide com o aumento do déficit de pressão de vapor (DPV), no dia, em que foram realizadas as medições. Em condições naturais e em casa de vegetação, à medida que a radiação solar aumenta, o DPV se eleva, resultando conseqüentemente, em maior demanda de água para a atmosfera, devido ao aumento da temperatura e diminuição da umidade relativa do ar. Assim, as respostas dos diversos processos metabólicos da planta refletem a integração de todos estes fatores, e cada um deles, individualmente, tem sua ação sobre o processo considerado (MEDINA et al., 1999).

Plantas condicionadas a ambientes em déficit hídrico mantêm potenciais hídricos mais baixos ao longo do ciclo, o que predispõe tais plantas a despende maior energia na absorção de água (CAMPOS et al., 1992; MAIA, 2005). Quanto menor a quantidade de água no solo, mais negativo será o potencial desenvolvido pelos vegetais (LARCHER, 2000) formando um gradiente que favorece a absorção de água pelas plantas.

Maia (2005) avaliou também a produção de fitomassa aérea e de raiz da gliricidia e da jurema, cujos dados encontram-se na tabela 5.

Tabela 5. Médias da fitomassa seca de parte aérea e raiz de leguminosas submetidas a dois intervalos de estresse hídrico com e sem adubação em dois solos do semi-árido aos 90 dias após o plantio.

Espécie	Peso da fitomassa seca da parte aérea (g)			
	0,1-0,5 MPa		0,1-1,2MPa	
	Com esterco	Sem esterco	Com esterco	Sem esterco
	Luvisso			
Gliricidia	26,9bA α	46,4aA α	28,6bA α	42,6aA α
Jurema	27,1bA α	38,0aA α	27,8aA α	28,4aB β
	Neosso			
Gliricidia	4,31bB α	25,1aA α	4,34bB α	18,2aA β
Jurema	10,0bA α	22,1aA α	9,96bA α	23,3aA α
	Peso da fitomassa seca de raiz (g)			
	Luvisso			
Gliricidia	32,2A $\alpha\alpha$	31,8aA α	23,2bA β	31,4aA α
Jurema	20,9aB α	25,5aB α	16,7aB α	15,3aB β
	Neosso			
Gliricidia	9,70bA α	22,5aA α	9,54bA α	19,9aA α
Jurema	10,7aA α	11,9aB α	7,84aA α	12,3aB α

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha dentro de cada intervalo de estresse hídrico (compara doses de adubação), letras maiúsculas na coluna dentro de cada dosel de adubação (compara espécies) letra grega na linha dentro de cada dose de adubação (compara intervalos de estresse hídrico), não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a $p < 0,05$.

Fonte: Maia (2005).

Ambas as espécies apresentaram valores semelhantes para fitomassa aérea e de raiz. O desenvolvimento das espécies no Neossolo foi menor em todas as variáveis devido à sua menor fertilidade e menor capacidade de retenção de água em função da sua textura, que é franco-arenosa, enquanto o outro solo tem textura franco-argilo-arenosa.

A quantidade de água armazenada no solo varia com sua textura, o que leva as plantas a apresentarem diferentes comportamentos em relação aos mecanismos de adaptação (SANTOS; CARLESSO, 1998). Solo de textura arenosa apresenta menor lâmina total de água armazenada no perfil (SANTOS; CARLESSO, 1999). No presente trabalho, o Neossolo apresentou uma menor lâmina de água em relação ao Luvisolo. A disponibilidade hídrica tem efeito sobre a cultura, pois a falta d'água pode afetar tanto o desenvolvimento e o crescimento quanto a produtividade e a qualidade da produção (BEZERRA et al., 1998).

A intensidade do estresse hídrico aplicado nesta pesquisa não influenciou as variáveis de crescimento das três espécies analisadas. Provavelmente as espécies estudadas possuam mecanismos de tolerância para sobreviverem em um nível de estresse hídrico vinte vezes maior do que os aplicados (MAIA, 2005). Os valores críticos de potencial hídrico variam entre as espécies, entre cultivares e entre estádios do desenvolvimento.

Perez (1995) avaliou o efeito do déficit hídrico sobre plantas de algaroba (*Prosopis juliflora*) em solo adubado e não adubado. O solo adubado com esterco conservou-se mais úmido do que o solo não adubado, ficando as plantas mais vigorosas, o que provavelmente tenha contribuído para a manutenção de maiores teores de água nos tecidos e, conseqüentemente, permitido maior resistência à seca. Quando se analisam os valores críticos de potencial hídrico foliar, é importante verificar os decréscimos do conteúdo relativo de água por unidade de potencial hídrico decrescido. Quando esse decréscimo é menor por unidade de potencial hídrico, há uma indicação de maior tolerância à dessecação, podendo o potencial hídrico decair para valores mais baixos antes do conteúdo de água crítico para atingir a morte. A variação do potencial hídrico da algaroba crescida em

solo adubado com 45, 180 e 300 dias após a emergência foi, respectivamente, -1,58 MPa, -1,9 MPa e - 3,5 MPa (PEREZ, 1995).

Perez e Fantin (1999) avaliaram a resistência de leucena à seca. Nas Figura 4 e 5 estão os valores de potencial hídrico foliar de plantas cultivadas em casa de vegetação desde a suspensão da rega até a reirrigação. As plantas cultivadas em solo sem fertilização murcharam e perderam todas as folhas, impedindo, assim, as determinações de potencial hídrico e osmótico.

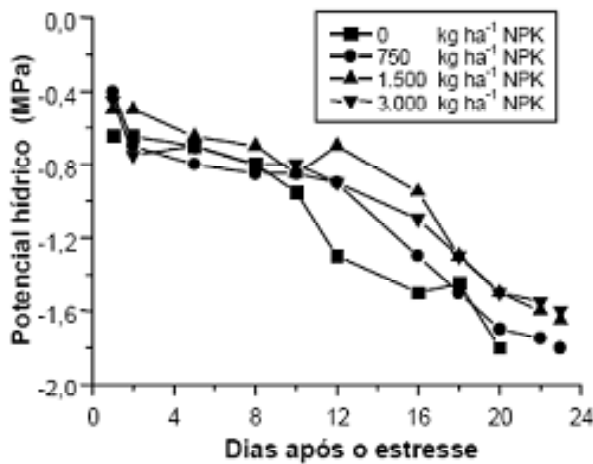


Fig. 4. Valores médios do potencial hídrico foliar durante estresse hídrico simulado em leucenas com 30 DAE cultivadas em solo de cerrado, com ou sem adição de NPK

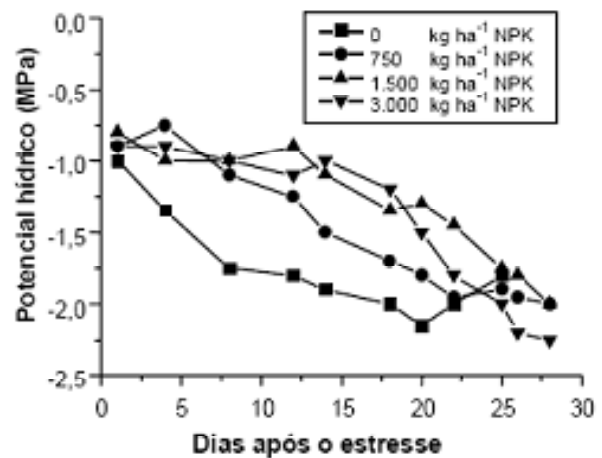


Fig. 5. Valores médios do potencial hídrico foliar durante estresse hídrico simulado em leucenas com 90 DAE cultivadas em solo de cerrado, com ou sem adição de NPK

Plantas de Leucena com 90 DAE resistiram sem rega por mais tempo (30 dias) com potencial hídrico mais negativo (em torno de -2,0 MPa), sem murchar, do que as com 30 DAE (20 dias) (potencial hídrico em torno de -1,6 MPa). Os valores de porcentagem de água no solo após o estresse em plantas adubadas com 0, 750, 1.500 e 3.000 kg ha⁻¹ de NPK foram, respectivamente, 8,75%, 10,0%, 9,85% e 10,25%, em plantas com 30 DAE, e 8,48%, 8,22%, 8,92% e 8,50%, em plantas com 90 DAE. Plantas com 30 DAE adubadas com 1.500 e 3.000 kg ha⁻¹ de NPK mantiveram maior teor de água nos tecidos (potencial hídrico = -1,60 MPa) do que as dos solos sem fertilização e com 750 kg ha⁻¹ de NPK (-1,80 MPa) (Fig. 4).

Com relação às plantas com 90 DAE (Fig. 5), foi observado um decréscimo mais acentuado nos valores de potencial hídrico em indivíduos crescidos em solo sem fertilização. As autoras então concluíram que na presença de estresse hídrico simulado, as plantas com 90 DAE mostraram-se mais resistentes que as de 30 dias. Porém, nos dois casos, as plantas mais tolerantes à dessecação foram as crescidas em solo com maiores teores de NPK, e um ajuste osmótico auxiliou as plantas a sobreviverem durante o período da seca.

Trovão et al. (2004) realizaram uma avaliação interessante da tolerância de uma série de plantas da caatinga ao estresse hídrico. Nesse trabalho, observou-se que mesmo em situação de alto estresse hídrico (setembro a dezembro) as plantas de caatinga apresentaram potenciais hídricos menos negativos do que as espécies cultivadas em situação semelhante, indicando a adaptação das espécies nativas à condição de déficit hídrico desse tipo de vegetação.

Plantas do ciclo C4

Amaral et al. (2003) avaliaram a tolerância ao déficit hídrico em onze linhagens de sorgo. O estudo compreendeu dois períodos de estresse hídrico. No primeiro período foram realizadas nove observações, compreendendo 63 dias, e no segundo, sete observações, com duração de 42 dias. Foram realizadas três irrigações, duas correspondentes ao início de cada período e outra ao final do segundo período de estresse. As irrigações foram realizadas simultaneamente em todos os recipientes, buscando simular uma chuva de 41,6 mm. Após cada irrigação não foi adicionada água até o início de um novo período. A segunda e terceira irrigações foram realizadas quando ocorria grande número de folhas com aspecto de palha seca (com a média das notas de sintomas de estresse hídrico aproximando-se de 85). Ao final de cada período, sete dias após a irrigação, registrou-se o percentual de sobrevivência ao estresse, com a contagem das plantas. As linhagens 84, 29, 99, 41, 63 e 104 apresentaram maior resistência ao estresse hídrico e as linhagens 33, 38, 40, 67 e 92 apresentaram menor resistência (Tabela 6).

Tabela 6. Número (NP) e taxa de sobrevivência (TS) de plantas em linhagens de sorgo submetidas a dois períodos de estresse hídrico, avaliadas sete dias após irrigação¹

Linhagem	Período 1		Período 2	
	NP	TS (%)	NP	TS (%)
29	30	100	14	47
33	26	87	11	37
38	26	87	9	30
40	28	93	8	27
41	27	90	13	43
63	25	83	13	43
67	26	87	8	27
84	29	97	15	50
92	24	80	12	40
99	28	93	14	47
104	29	97	13	43

¹Período 1 – nove observações a intervalos de sete dias; Período 2 – sete observações a intervalos de sete dias.

Fonte: Amaral et al. (2003).

Dias Filho et al. (1989) avaliaram as respostas morfológicas e produtivas do capim-tobiatã submetido à condição de estresse hídrico. Os níveis de umidade testados nesse trabalho foram: capacidade de campo (45% água); estresse hídrico constante (29% de água no solo) e estresse hídrico progressivo (37%, 33%, 29% e 27% de água no solo). Houve efeito negativo do estresse sobre a taxa de alongamento. Pôde-se perceber que as plantas que se desenvolveram sob menor disponibilidade de água (estresse constante) apresentaram melhor capacidade de se desenvolver em condições de estresse hídrico do que plantas que iniciaram seu crescimento em condições mais favoráveis.

O estresse hídrico afetou negativamente o número de folhas. As plantas submetidas ao estresse progressivo diminuíram o número de folhas por planta a partir dos 14 dias, em decorrência principalmente das folhas mais velhas estarem morrendo. Parece que esse adiantamento no processo de senescência é conseqüência da competição por água e pode estar associado à ação do hormônio etileno no processo de abscisão, já comentado anteriormente (DIAS FILHO et al., 1989).

Essa redução no número de folhas e na taxa de alongação foliar teve reflexo direto sobre a produção de matéria seca das plantas submetidas a estresse hídrico, em que tais plantas foram significativamente menos produtivas do que as plantas mantidas na capacidade de campo (Tabela 7), sendo esse um dos principais fatores que interferem no desempenho do capim-tobiatã em condição de estresse hídrico.

Tabela 7. Produção¹ de matéria seca da parte aérea e matéria orgânica da raiz em épocas distintas em capim-tobiatã submetido a três regimes de umidade no solo.

Regime de umidade	Parte da planta	Épocas ³			
		07	14	21	28
Capacidade de campo	Parte aérea ² (g MS/vaso)	30,7 ^a D	43,3 ^a C	63,3 ^a B	73,7 ^a A
	Raiz (g MO/vaso)	4,0 ^a D	9,0 ^a C	14,2 ^a B	18,2 ^a A
Estresse hídrico constante	Parte aérea (g MS/vaso)	17,7 ^b C	25,0 ^b C	35,3 ^b B	46,0 ^b A
	Raiz (g MO/vaso)	2,8 ^a C	5,7 ^b BC	7,1 ^b B	10,8 ^b A
Estresse hídrico progressivo	Parte aérea (g MS/vaso)	21,0 ^b B	28,7 ^b B	41,0 ^b A	40,6 ^b A
	Raiz (g MO/vaso)	3,2 ^a C	5,2 ^b BC	8,0 ^b AB	10,1 ^b A

¹ valores seguidos da mesma letra minúscula nas colunas e maiúsculas e maiúsculas nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$);²Valores correspondentes a 2 plantas por vaso

³Dias após a imposição dos regimes de umidade

Fonte: Dias Filho et al. (1989).

Mattos et al. (2005b) avaliaram a resposta de quatro tipos de brachiaria ao estresse hídrico *Brachiaria* – *B. decumbens* Stapf, *B. brizantha* (Hochst. ex A. Rich) Stapf cv Marandu, *B. humidicola* (Rendle) Schweickhardt e *B. mutica* (Forsk) Stapf – a partir de seus atributos morfogênicos, fisiológicos e produtivos, durante e após déficit hídrico. Os potenciais hídricos aplicados foram -0,01, -0,03, -0,1, -0,5 e -1,5 MPa. A taxa de alongamento das lâminas foliares foi comprometida em *B. brizantha* e a taxa de senescência de lâminas foliares em *B. mutica* foi aumentada com o decréscimo do potencial hídrico no solo, denotando a maior sensibilidade destas duas espécies ao déficit hídrico.

Observou-se controle estomático sobre as trocas gasosas em folhas de todas as espécies (Fig. 7). O déficit hídrico reduziu a fotossíntese líquida em todas as espécies, mais acentuadamente em *B. mutica* e *B. humidicola* (Fig. 8).

Todas as espécies recuperaram suas atividades fotossintéticas normais após o déficit hídrico, mas apenas a *B. brizantha* restabeleceu o status hídrico de seus tecidos foliares. O déficit hídrico afetou mais acentuadamente a área de lâminas foliares verdes em *B. brizantha* e *B. decumbens*, a produção de matéria verde seca de lâminas foliares em todas as espécies estudadas, e a produção de matéria verde seca de colmos em *B. decumbens* e *B. mutica*.

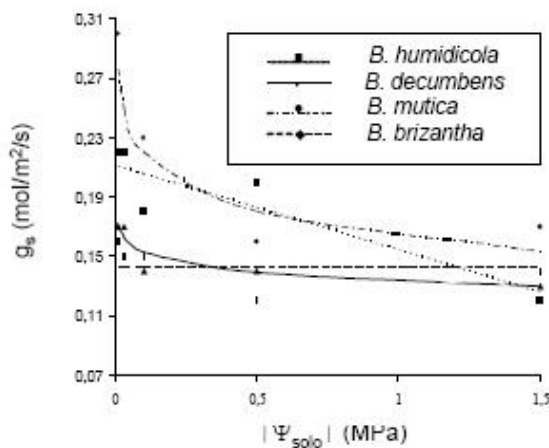


Fig. 7. condutância estomática (gs) das espécies de Brachiaria em função do potencial hídrico do solo.
Fonte: Mattos et al. (2005a).

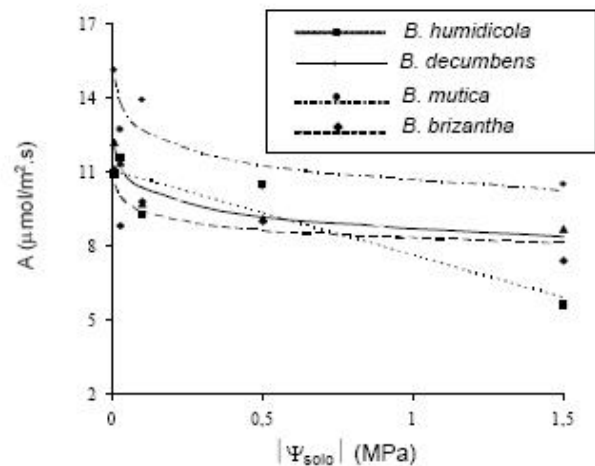


Fig. 8. Fotossíntese líquida das espécies de Brachiaria estudadas em função do potencial hídrico do solo.
Fonte: Mattos et al. (2005a).

Os autores concluíram então que a *B. brizantha* foi a espécie de maior tolerância ao déficit hídrico, tanto em experimento conduzido em casa de vegetação (Mattos et al., 2005a), como também a campo (MATTOS et al., 2005b), em decorrência da menor sensibilidade de seus estômatos ao estresse, do menor comprometimento de suas taxas de fotossíntese e transpiração, das mais altas taxas de alongamento, das baixas taxas de

senescência de suas lâminas foliares e de sua expressiva produção de raízes (MATTOS et al., 2005a; MATTOS et al., 2005b).

Plantas do ciclo CAM

As plantas CAM são plantas mais eficientes no uso de água que se conhece. A quantidade de água necessária para acumular 1g de MS varia de 18-125g de H₂O. As plantas que representam esse grupo têm como características marcantes, relacionadas ao processo fotossintético, a ausência de folhas e o aparelho fotossintético localizado no caule (cladódios e raquetes). O cladódio é dominado por um tipo de célula chamada parênquima de coloração esbranquiçada que possui o mais alto conteúdo de líquido. Acima do parênquima e abaixo da epiderme há o clorênquima, com cerca de 0,5 cm de espessura, que é esverdeado e contém os cloroplastos onde ocorre a fotossíntese. Na medida em que vai havendo perda de água, o parênquima vai secando, enquanto a hidratação é mantida no colênquima sem prejudicar a função fotossintética (ARRUDA et al., 2005).

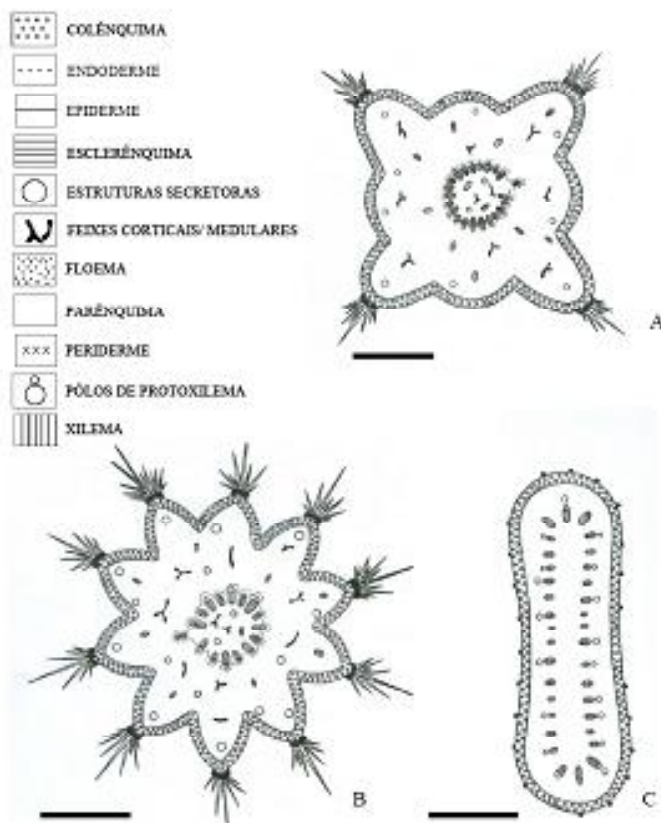


Fig. 9. Diagramas representativos da secção transversal dos cladódios *A. Harrisia adscendens*. *B. Melocactus horridus*. *Tacinga inamoena*. Barra = 0,5 cm (A); 4,5 cm (B); 1,2 cm (C).

Fonte: Arruda et al. (2005).

Nas regiões semi-áridas, a água disponível para consumo humano e animal pode ter limitações quantitativas e qualitativas. Nesse contexto, a palma contribui decisivamente para minimizar a necessidade de água dos animais, devido ao seu alto teor de umidade. Nesse sentido, Santos et al. (1996) quantificaram em 90.000l de água a produção de 1ha de palma (100t MV/ha).

Registram-se na literatura produtividades de matéria verde variando de 5,8 (Santos et al., 1996) a 400 t MV em dois anos (FELKER, 1995). Essas maiores produtividades foram obtidas com adição de 100 kg de esterco bovino e 200 kg de N/ha, em palmal adensado com 40.000pl/ha (SANTOS et al., 1996). Em termos de rendimento em matéria seca, parece desvantajoso o uso de tão elevado teor de nutrientes.

Em termos de rendimento em matéria seca, os valores têm variado de 2,4 a 40, sendo a maior freqüência observada em torno de sete toneladas.

Aplicação Prática dos Estudos de Estresse Hídrico

O conhecimento do comportamento da planta forrageira em condição de estresse hídrico pode, portanto, ser de grande importância prática para auxiliar no entendimento dos efeitos do período seco na produção da pastagem, possibilitando, assim, o uso de práticas de manejo que tornem possível a melhor utilização do pasto nessa época (DIAS FILHO et al., 1989).

A avaliação da tolerância ao estresse hídrico em acessos de forrageiras pode auxiliar a seleção de espécies mais adaptadas a condições onde o estresse pelo déficit hídrico se torna mais acentuado (AMARAL et al., 2003).

A determinação da condição de estresse da planta pode também ser utilizada como ferramenta para orientar a irrigação estratégica, com vistas a reduzir o estresse hídrico em períodos onde a planta esteja mais suscetível a esse risco.

Pode-se usar também os conhecimentos de estresse hídrico na definição da melhor época de diferimento do pasto, bem como outras práticas de manejo da pastagem, de forma a otimizar a eficiência fotossintética.

Dourado Neto e Fancelli (2000) sumarizaram em cinco as estratégias básicas para minimizar os efeitos do estresse hídrico em plantas, que podem também ser aplicadas a plantas forrageiras, principalmente referentes ao componente solo. Essas estratégias são: correção do solo em profundidade (implantação), assegurar efetivo crescimento do sistema radicular; não empregar saturação por base superior a 60% na camada superficial do solo, aumentar o teor de matéria orgânica no solo e escolha da época correta para semeadura.

Considerações Finais

A compreensão das formas como as plantas respondem ao estresse hídrico, ou melhor, o conhecimento dos mecanismos que atuam nas plantas em condição de déficit hídrico, é fundamental para que se estabeleçam estratégias de manejo que visem favorecer a persistência e a produtividade das forrageiras.

Os mecanismos de tolerância ao déficit hídrico que mais limitam a produtividade são: o fechamento estomático e a redução da área foliar, em virtude de ambos serem diretamente relacionados com absorção de CO₂ e interceptação de luz. No entanto, esses mecanismos são necessários para que a planta mantenha a integridade das membranas e dessa forma possa se recuperar do estresse.

As plantas respondem em intensidades diferentes ao estresse, sendo possível identificar genótipos mais tolerantes. Essa identificação é fundamental, principalmente em áreas que sofrem com longos períodos de déficit hídrico, como é o caso das regiões áridas e semi-áridas.

As plantas CAM apresentam alta adaptação ao estresse hídrico. No entanto, a produtividade é bastante comprometida.

Em relação aos estudos com déficit hídrico em forrageiras, ainda são necessários maiores estudos, principalmente em relação à definição de níveis de estresse em plantas mais resistentes ao déficit hídrico, como algumas plantas C3 (arbórea-arbustivas da caatinga, por exemplo).

Os estudos com déficit hídrico são de grande importância, pois fornecem subsídios para técnicos e produtores na escolha da forrageira adequada, bem como orientam o manejo e o uso de práticas, como, por exemplo, a irrigação de forma estratégica e racional, a determinação de épocas de diferimento, entre outras práticas.

Referências

ARRUDA, E.; MELO-DE-PINNA, G. M.; ALVES, M. Anatomia dos órgãos vegetativos de Cactaceae da caatinga pernambucana. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 3, p. 589-601, jul./set. 2005.

AMARAL, S. R.; LIRA, M. A.; TABOSA, J. N.; SANTOS, M. V. F.; MELLO, A. C. L.; SANTOS, V. F. Comportamento de linhagens de sorgo forrageiro submetidas a déficit hídrico sob condição controlada. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 38, n. 8, p. 973-979, ago. 2003.

ARAÚJO FILHO, J. A. de; SOUZA, F. B. de; CARVALHO, F. C. de. Pastagens no semi-árido: pesquisa para o desenvolvimento sustentável da caatinga. In: SIMPÓSIO SOBRE PASTAGENS NOS ECOSSISTEMAS BRASILEIROS, 1995, Brasília, DF. **Pesquisa para o desenvolvimento sustentável: anais**. Brasília, DF: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 1995. p. 63-75.

BARRETO, A.F.; BARBOSA, J. K. A. Mecanismos de resistência à seca que possibilitam a produção em condições do semi-árido nordestino. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE CAPTAÇÃO DE ÁGUA DE CHUVA NO SEMI-ÁRIDO, 3., 2001, Campina Grande, PB. **Anais...** Campina Grande: Embrapa Algodão; Petrolina, PE: Embrapa Semi-Arido, 2001. 7 p. 1 CD-ROM.

BERMÚDEZ-ZAMBRANO, O. D. **Sinalização entre os sistemas radiculares e caulinares em genótipos contrastantes de *Lycopersicon* sob estresse por deficiência hídrica.** 2004. 33p. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

BEZERRA, F. M. L.; ANGELOCCI, L. R.; MINAMI, K. Deficiência hídrica em vários estádios de desenvolvimento da batata. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 2, n. 2, p. 119-123, 1998.

BEZERRA, F. M. L.; ARARIPE, M. A. E.; TEÓFILO, E. M.; CORDEIRO, L. G.; SANTOS, J. J. A. dos. Feijão caupi e déficit hídrico em suas fases fenológicas. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 34, n. 1, p. 13-18, jan. 2003.

BRACCINI, A. L.; RUIZ, H. A.; BRACCINI, M. C. L.; REIS, M. S. Germinação e vigor de sementes de soja sob estresse hídrico induzido por soluções de cloreto de sódio, manitol e polietileno glicol. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 18, n. 2, p. 10-16, 1996.

BURSSSENS, S.; HIMANEN, K.; VAN DE COTTE, B.; BECKMAN, T.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D.; VERBRUGGEN, N. Expression of cell cycle regulatory genes and morphological alterations in response to salt stress in *Arabidopsis thaliana*. **Planta**, v. 211, n. 5, p. 632-640, 2000.

CALBO, A. G. Porômetro de fluxo viscoso e abertura estomática. Disponível em: <http://www.cnph.embrapa.br_Hlt225754172/_Hlt225754172laborato/pos_colhei_Hlt229886433t_Hlt229886433a/porometro.html> . Acesso em 15 de junho 2007.

CAMPOS, S.; KLAR, A. E.; CATANEO, A. Déficit hídricos em plantas de morango (*Fragaria* spp). I. Resistência à seca. **Científica**, São Paulo, v. 20, n. 2, p. 307-319, 1992.

COBUCCI, T.; BIAVA, M. (Ed.). **Cultivo do feijão irrigado na Região Noroeste de Minas Gerais**. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão; Campinas: Embrapa Informática Agropecuária, 2005. (Embrapa Arroz e Feijão. Sistema de Produção, 5). Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Feijao/FeijaoIrigadoNoroesteMG/irrigacao.htm>> . Acesso em 15 jun. 2007.

DAVIES, W. J.; WILKINSON, S.; LOVEYS, B. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. **New Phytologist**, v. 153, n. 3, p. 449-460, Mar. 2002.

DIAS FILHO, M.B.; CORSI, M.; CUSATO, S. Resposta morfológicas de *Panicum Maximum* Jacq. cv. Tobiataã ao estresse hídrico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v.24, n.7, p.893-898, jul. 1989.

DOURADO NETO, D.; FANCELLI, A.L. Estratégias para redução do efeito do estresse hídrico na cultura do milho. In: SANDINI, I. E.; FANCELLI, A. L. (Ed.). **Milho: estratégias de manejo para a região sul**. Piracicaba: ESALQ; USP, 2000. p. 89-102.

DOURADO NETO, D.; FANCELLI, A.L. Estratégias para redução do estresse hídrico em cultura de milho. In: SANDINI, I.; FANCELLI, A. L. (Org.). **Milho: estratégias de manejo para a Região Sul**. Guarapuava: Cooperativa Agrária; FAPA; ESALQ; USP, 2000. p. 89-103.

FERNANDES, E. J.; TURCO, J. E. P. Determinação do índice de estresse hídrico da cultura de soja por termometria a infravermelho. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v. 18, n. 1, p. 40-51, 1998.

HOPKINS, W. G. **Introduction to plant physiology**. New York: John Wiley & Sons, 1995. 464 p.

JONES, H.G.; JONES, M.B. Introduction: some terminology and common mechanisms. In JONES, H.G.; FLOWERS, M; JONES, M.B. (Ed.). **Plants under stress: biochemistry, physiology and ecology and their applications to plant improvement**. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. p. 1-10.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2000. 531 p.

LEVITT, J. **Responses of plants to environmental stresses; chilling, freezing, and high temperatur stresses**. 2. ed. New York: Academic Press, 1980. v.1. (Physiological Ecology).

LICHSTON, J. E; GODOY, S. A. P. Morfologia e teor de cera de folhas de café após aplicação de fungicida. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 41, n. 6, p. 919-926, jun. 2006.

MAIA, E. L. **Comportamento vegetativo de três espécies florestais sob estresse hídrico, com adubação orgânica em solos da região semi-árida nordestina**. 2005. 53 f. Dissertação (Mestrado em Manejo de Solo e Água) – Universidade Federal da Paraíba, Areia, PB.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. Viçosa, MG: UFV, 2005. 451 p.

MARIN, A.; SANTOS, D.M.M. dos; BANZATTO, D.A.; CODOGNOTTO, L.M. Influência da disponibilidade hídrica e da acidez do solo no teor de prolina livre de guandu. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 41, n. 2, p. 355-358, fev. 2006.

MARTINEZ, C. A.; MORENO, U. Expresiones fisiológicas de resistencia a la sequia en dos variedades de papa sometidas a estress hidrico en condiciones de campo. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Brasília, DF, v. 4, n. 1, p. 33-38, 1992.

MATTOS, J. L. S.; GOMIDE, J.A.; HUAMAN, C. A. M. Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria*, sob déficit hídrico, em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 3, p. 746-754, 2005a.

MATTOS, J. L. S.; GOMIDE, J. A.; HUAMAN, C. A. M. Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria*, sob déficit hídrico e alagamento a campo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 3, p. 755-764, 2005b.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; SANTOS, R. C. dos. Alterações fisiológicas no amendoim submetido ao estresse hídrico. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 4, n. 1, p. 41-45, 2000.

OLIVEIRA, A. D.; FERNANDES, E.J.; RODRIGUES, T.J.D. Condutância estomática como indicador de estresse hídrico em feijão. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v. 25, n. 1, p. 86-95, 2005.

PEREZ, S. C. J. G. A. Crescimento e resistência à seca da algarobeira (*Prosopis juliflora* D.C.) cultivada em um solo de cerrado, com ou sem adubo orgânico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 30, n. 5, p. 595-604, 1995.

PEREZ, S. C. J. G. de A.; FANTIN, S. C. Crescimento e resistência à seca de leucena em solo de cerrado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 34, n. 6, p. 933-944, jun. 1999.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Plant physiology**. 4th ed. Belmont: Wadsworth, 1992. 682 p.

SANTOS, D. C. dos; FARIA, I.; LIRA, M. de A.; TAVARES FILHO, J. J.; NASCIMENTO, M. M. A. do. Produção de palma miúda (*Napalea cochenillifera*, Salm Dyck) no Agreste de Pernambuco. In: SIMPOSIO NORDESTINO DE ALIMENTAÇÃO DE RUMINANTE, 6., 1996, Natal. **Anais...** Natal: SNPA; UFRN; EMPARN, 1996. p. 178. Resumo.

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

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Enrolamento e expansão das folhas de milho submetidas a déficit hídrico em diferentes solos. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 3, n. 1, p. 1-6, 1999.

SHEPHERD, T.; ROBERTSON, G. W.; GRIFFITHS, D. W.; BIRCH, A. N. E.; DUNCAN, G. Effects of environment on the composition of epicuticular wax from kale and swede. **Phytochemistry**, v. 40, p. 407-417, 1995.

SILVA, E. C. da; NOGUEIRA, R. J. M. C.; AZEVEDO NETO, A. D. de; BRITO, J. G. de; CABRAL, E. L. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia. Série Botânica**, Porto Alegre, v. 59, n. 2, p. 201-205, jul./dez. 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719 p.

TISDALE, S. L.; NELSON, W. L.; BEATON, J. D. **Soil fertility and fertilizers**. 4th ed. New York: Macmillan, 1985. 754 p.

TORMENA, C. A.; SILVA, A. P. Incorporação da densidade no ajuste de dois modelos à curva de retenção de água no solo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 26, n. 2, p. 305-314, 2002.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; DANTAS NETO, J.; OLIVEIRA, A. B.; QUEIROZ, J. A. Avaliação do potencial hídrico de espécies da Caatinga sob diferentes níveis de umidade no solo **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, Belo Horizonte, v. 4, n. 2, 2004. Disponível em: <<http://www.ihendrix.br/biologia/revista.htm>> . Acesso em: 20 jul. 2008.

WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. Xylem sap pH increase: a drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. **Plant Physiology**, v. 113, p. 559-573, 1997.

VALLE, L. da C. S.; VALERIO, J. R.; SOUZA, O. C. de; FERNANDES, C. D.; CORRÊA, E. S. **Diagnóstico de morte de pastagem nas regiões leste e nordeste do Estado de Mato Grosso**. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2000. 13 p. (Embrapa Gado de Corte. Documentos, 97).