



Revista
Técnico-Científica



ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS FORRAGEIRAS: UMA BREVE REVISÃO

Natan Teles Cruz^{1*}, Edson Marcos Viana Porto¹, Bárbara Louise Pacheco Ramos², Hugo Pereira Santos², Angel Amaral Seixas¹, Adriane Pereira da Silva Santos¹

¹Doutores, Programa de Pós-graduação em Zootecnia, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), ² Doutorandos, Programa de Pós-graduação em Zootecnia, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB) *E-mail: teles.nc@gmail.com

RESUMO: As plantas adotam mecanismos capazes de auxiliar a integridade das suas estruturas e a manutenção de processos metabólicos durante o estresse hídrico. A partir disto, esta revisão tem como objetivo abordar aspectos relacionados às respostas morfofisiológicas frente ao estresse hídrico. A água é uma molécula que participa de todas as funções vitais dos organismos. Nas plantas, o conteúdo hídrico chega a ser de 90%, atuando como transportadora de solutos e ajudando na dissipação de calor. Quando existe redução no conteúdo de água disponível para a planta, uma série de mecanismos são utilizados na proteção contra o estresse hídrico. A partir do fechamento dos estômatos, ocorre redução significativa na fotossíntese e transpiração. Além dos efeitos estomáticos, existe os efeitos não-estomáticos, que estão relacionados com os processos bioquímicos, ocasionados pela redução da atividade dos estômatos. O acúmulo de moléculas oxidantes, devido ao excesso de excitação dos elétrons, exige que as plantas produzam elementos anti-oxidantes. Esses mecanismos são, geralmente, observados em casos de estresse hídrico severos. Contudo, cada espécie vegetal possui suas peculiaridades diante da redução de água disponível. Assim, faz-se necessário compreender os mecanismos gerais de proteção em situações estressantes.

Palavras-chave: água, deficiência, fisiologia, morfologia vegetal.

DROUGHT STRESS IN FORAGE PLANTS: A BRIEF REVIEW

ABSTRACT: *Plants adopt mechanisms capable of helping the integrity of their structures and the maintenance of metabolic processes during drought stress. Considering that, this review aims to address aspects of morphophysiological responses related to drought stress. Water is a molecule that participates in all vital functions of organisms. In plants, the water content reaches 90%, acting as a solute*

carrier and helping to dissipate heat. When there is a decrease in the water content available to the plant, a series of mechanisms are used to protect against drought stress. After the stomata closure, there is a significant reduction in photosynthesis and transpiration. In addition to the stomatal effects, there are non-stomatal effects, which are related to biochemical processes, caused by decreased stomatal activity. The accumulation of oxidizing molecules, due to excessive excitation of electrons, requires plants to produce anti-oxidant elements. These mechanisms are generally observed in cases of severe drought stress. However, each plant species has its peculiarities regarding the reduction of available water. Thus, it is necessary to understand the general protection mechanisms in stressful situations.

Keywords: *water, deficiency, physiology, plant morphology.*

INTRODUÇÃO

O déficit hídrico é uma das grandes causas na redução da produtividade agrícola por afetar negativamente o crescimento e desenvolvimento do vegetal (JOSHI et al., 2016; KOCH et al., 2019). A escassez na disponibilidade de água limita a manutenção de processos cruciais a sobrevivência da planta, promovendo reduções significativas no rendimento de espécies cultivadas pela limitação do máximo potencial produtivo (ANSARI et al., 2019; CONTI et al., 2019).

Esse quadro assume uma conotação importante em um cotidiano cada vez mais preocupado com os efeitos provenientes das mudanças climáticas e segurança alimentar global. Em virtude disso, a procura por espécies resistentes a seca tem aumentado nos últimos anos, como objetivo de mitigar os impactos negativos de baixa pluviosidade sobre a produção agropecuária. Bem como o entendimento dos mecanismos usados por essas plantas para amenizar o impacto do estresse hídrico sobre a seu desenvolvimento e sobrevivência.

De uma maneira geral, os mecanismos fisiológicos importantes utilizados pelas plantas resistentes á seca são a (i) adaptação, (ii) tolerância e (iii) evite à escassez de água, porém cada planta apresenta particularidades e variação no grau manifestação desses mecanismos.

As respostas morfofisiológicas são variadas e dependem do grau de estresse hídrico imposto sobre a planta. Assim, sob condições de esgotamento das reservas de água no solo as plantas podem adiantar seu ciclo de vida, investindo energia para

emitir estruturas reprodutivas, disseminando suas sementes. Além disso, as plantas são capazes de tolerar ou evitar o estresse hídrico incrementando a produção de osmorreguladores a partir de sinalizadores de estresse como ácido abscísico (ABA).

A percepção do estresse pela planta ocorre pela interação entre as raízes e a solução do solo, permitindo desencadear respostas em função da redução de água no solo. Em plantas superiores, uma das primeiras respostas a condição de déficit hídrico é a sinalização química através do ABA. Esse hormônio atua mediando a comunicação entre raiz-parte aérea e através de sinalização química nas folhas induz o fechamento dos estômatos.

O fechamento estomático é uma das primeiras respostas ao estresse realizada pelas plantas visando diminuir a perda de água por transpiração. Considerando que as trocas gasosas nas plantas são realizadas via estômatos, ao induzir o fechamento estomático para minimizar a evapotranspiração, a assimilação de CO₂ também reduzida. Por isso, durante o déficit hídrico é frequente detectar a redução da taxa fotossintética e a limitação de processos de expansão celular. Essa redução na atividade das trocas gasosas também impede que o calor gerado nas folhas através da excitação de elétrons ao receber radiação seja dissipado. Quando isso ocorre, o acúmulo de energia pode produzir compostos tóxicos ao metabolismo da planta sendo necessário ativar os mecanismos de defesa para produzir moléculas capazes de degradá-las, impedindo ou minimizando os efeitos da toxicidade acumulada. Além disso, alterações bioquímicas como produção de aminoácidos e carboidratos são realizadas como forma de ajuste osmótico, para que a planta consiga absorver água mesmo com a redução hídrica no solo.

Em geral, existe uma grande diversidade de mecanismos utilizados pelas plantas para proteção contra o estresse hídrico, variando de acordo com a espécie, clima, solo e nível do estresse. Desta forma, objetivou-se com esta revisão, relatar as causas e efeitos do estresse hídrico em plantas forrageiras.

DESENVOLVIMENTO DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO SOLO

A água desempenha funções vitais em todos os organismos vivos, sendo responsável pelo funcionamento dos processos fisiológicos essenciais e assim pode ser considerada como o fator mais limitante para a manutenção da vida na terra. No entanto, nem toda água absorvida pelas raízes participa dos processos metabólicos dos vegetais. De acordo com Taiz et al. (2017), cerca de 95% da água absorvida pelas raízes é perdida pela transpiração, sendo o restante, responsável pelo crescimento vegetal por participar diretamente das reações bioquímicas do metabolismo vegetal. Ademais, atua como transportadora de solutos e sua escassez afeta diretamente eventos como o crescimento e expansão celular, alterando a definição da forma e estrutura de órgãos.

Além disso, reduz a regulação estomática, limitando processos do metabolismo básico tais como fotossíntese e respiração (SANTOS et al., 2014; CROSA et al., 2021). O solo é um dos fatores que influenciam na disponibilidade da água para as plantas, já que sua capacidade de retenção da água é um fator importante para manter uma reserva hídrica disponível para a planta, sobretudo em períodos com baixa pluviosidade (NUNES et al., 2019). Parâmetros como a textura e composição física do solo estão diretamente associados com a eficiência de retenção de água do solo. Nesse sentido, em condições onde o solo é ineficiente para reter água e ocorre redução da disponibilidade hídrica para as plantas, elas coordenam alterações a nível molecular, celular e bioquímico para regular mecanismos de proteção contra o estresse hídrico (BASU et al., 2016).

As características físicas do solo têm influência na sua capacidade de retenção de água, visto que solos argilosos possuem maior eficiência na retenção de água que solos arenosos pois apresentam poros de tamanho menores entre partículas. Neste sentido, durante o período de seca, definido meteorologicamente como período de baixa ou nenhuma precipitação, as plantas podem absorver água dependendo da capacidade de retenção de no solo (TAIZ et al., 2017).

Quando a disponibilidade hídrica no solo diminui, aumenta a força de retenção dificultando a absorção de água, mesmo que seja um solo argiloso. Desta forma, nem toda água retida no solo pode estar disponível para as plantas, principalmente se a densidade radicular for baixa nas camadas mais profundas (CARLESSO, 1995). Ademais, com a redução de água no solo ocorre, conseqüentemente, redução do potencial hídrico foliar. Caso a indisponibilidade de água para a planta seja progressiva, ao longo do tempo a severidade da restrição hídrica pode resultar no ponto de murcha permanente (PMP), definido por Klein et al. (2010) como situação em que as folhas de uma planta em condição de estresse hídrico murcham de maneira irreversível. O PMP era considerado quando o solo atingia um potencial hídrico de -1,5 MPa, pois o teor de água pouco varia em baixos potenciais. Contudo, o PMP pode variar de acordo com a espécie cultivada, estágio de desenvolvimento, tipo de solo e condições ambientais (PROCÓPIO et al., 2004).

EFEITO DO ESTRESSE HÍDRICO SOBRE AS CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS DAS PLANTAS

A escassez de água é um fator ambiental que afeta negativamente o crescimento e desenvolvimento de culturas agrícolas em qualquer lugar do mundo. De acordo com Taiz et al. (2017) existe um fluxo contínuo de água entre o sistema solo-planta-atmosfera dependente da diferença de potencial hídrico entre esses componentes. Com a diminuição do potencial hídrico do solo é necessário que a planta também reduza seu potencial hídrico para manter o gradiente de fluxo de água. Este processo acontece através do acúmulo de solutos no citoplasma e no vacúolo das células vegetais, permitindo que mantenham a pressão de turgor frente a redução de água no solo.

Essas modificações são mecanismos adotados pelas plantas para reduzir os efeitos do fator estressante, e são denominados adaptação caracterizada por mudanças genéticas através de gerações. E de uma maneira geral cada espécie responde de forma diferente ao estresse hídrico, através do escape, evite ou tolerância à escassez de água.

No mecanismo de escape ou fuga, as plantas completam seu ciclo de vida antes do início do período, evitando os potenciais danos ocasionado pela escassez de água. Esse comportamento foi constatado por Franks (2011), onde plantas de *Brassica rapa* floresceram rapidamente para sobreviver em uma situação de déficit hídrico. Além disso, nesta mesma pesquisa foi constatado que as plantas com precocidade reprodutiva mantiveram alta condutividade estomática, permitindo maior assimilação de carbono com o crescimento a custo de uma grande utilização de água. De acordo com Franks et al. (2007), esta mesma espécie apresentou quantidades reduzidas de nós quando submetidas ao estresse hídrico, evidenciando o florescimento precoce. Este mecanismo é descrito por Wu et al. (2010) como “viva rápido, morra jovem”, que se encaixa como estratégia de escape em plantas em frente ao estresse hídrico.

Em outra estratégia utilizada para evitar o status de déficit hídrico no solo, as plantas apresentam manutenção no volume de turgor celular através da redução na perda de água e mantendo a absorção. Sendo a redução na condutância estomática, expansão da raiz e diminuição da expansão celular na folha, enrolamento e mudança dos ângulos e anatomia da folha, são comumente observados como mecanismo de tolerância ao déficit hídrico (HAFFANI et al., 2014).

Esses mecanismos foram constatados por Santos et al. (2014) em plantas de milho, sorgo e braquiária que reduziram a sua condutividade estomática, a taxa fotossintética e transpiração, ocasionando redução de crescimento, quando submetidas à estresse hídrico. Após 48 h de reidratação, as plantas de sorgo e milho apresentaram recuperação das trocas gasosas, com valores iguais às plantas de mesma espécie que não foram estressadas. No entanto, somente as plantas de sorgo e braquiária aumentaram suas raízes quando comparadas ao grupo controle. Isto evidencia que as espécies, mesmo sendo do tipo C4, se comportam de formas diferentes frente ao estresse hídrico, evitando que atinjam o ponto de murcha permanente.

Outro exemplo seria genótipos de amendoim (*Arachis hypogaea* L.) que reduziram a massa de raiz quando submetido à estresse hídrico (DUARTE et al., 2013). Isso mostra que o conceito de que as plantas sempre aumentam o

enraizamento em situações de déficit hídrico é errôneo, pois cada espécie lança mão de diferentes estratégias para evitar o fator estressante. Ademais, as raízes atuam como sensores do déficit de água no solo por meio da síntese de ácido abscísico (ABA), que ao ser enviados à parte aérea da planta e detectado pelas células-guarda dos estômatos e responde ao déficit hídrico nas folhas (MATTOS et al., 2005).

Dutra et al. (2012) avaliando o cultivar de girassol EMBRAPA 122/V-2000 submetida à estresse hídrico, verificou que as plantas reduziram a massa de raiz, o número de folhas vivas e, conseqüentemente, o índice de área foliar. Esse resultado da redução do número de folhas dessa espécie está relacionado com a síntese de ABA. Taiz et al. (2017) reportaram que esse ácido é responsável pela senescência foliar, fase que acontece antes da abscisão, provocada pela produção de etileno. Desta forma o ABA, produzido pelas células do mesófilo, atua como hormônio regulador de plantas sob estresse hídrico.

O efeito do estresse hídrico na redução do número de folhas vivas também foi detectado por Machado et al. (2010), em genótipos de cana de açúcar. Os autores relataram que os genótipos IACSP 96-2042 e IACSP 94-2094, apresentaram aumento do comprimento do entrenó sem redução do número de nós. Além disso, os efeitos fenológicos do estresse hídrico sobre esses genótipos parecem estar relacionados com a redução do número de folhas verdes e no crescimento do diâmetro de colmos.

Os mecanismos de tolerância à seca, ou tolerância sob baixo conteúdo de água, permitem que a planta mantenha seu metabolismo, mesmo que o potencial hídrico dos tecidos esteja reduzido. Eles incluem fechamento estomático, seguido de mudanças morfológicas e ajustamento osmótico através da síntese de solutos.

O genótipo Baoxing de *Dactylis glomerata* L., quando submetido a condições de deficiência hídrica, apresentou maiores teores de prolina livre e de açúcar solúvel total (AST), além de incremento na atividade da ornitina aminotransferase (OAT) (JI et al., 2014). Por ser uma enzima chave na síntese de prolina, o aumento na atividade de OAT justifica a elevação no teor desse aminoácido. De acordo com Li, Li (2005), o acúmulo de açúcares solúveis e aminoácidos são uma resposta generalizada ao estresse ambiental, e suas concentrações pode variar com a espécie.

De maneira geral, o acúmulo de solutos nas células das plantas ajuda na absorção de água, por diminuir o potencial osmótico celular. Desta maneira, esse ajuste ajuda na estabilização dos processos fisiológicos de trocas gasosas e crescimento sob condições de déficit hídrico. De maneira particular, o acúmulo de prolina no citoplasma celular, tem a capacidade de proteger membranas e proteínas tolerando a desidratação (TAIZ et al., 2017). Além do acúmulo de aminoácidos, o aumento na concentração de carboidratos não estruturais (CNE), pode atuar como sinalizador de estresse, estabilizador de proteínas e membranas, e ajuda no ajuste osmótico (ROLLAND et al., 2006)

Esses mecanismos são alvo de melhoramento genético de diversas espécies, juntamente com características como melhor produção, tolerância a pragas e estresse promovido por outros fatores abióticos.

O que pode ser observado no trabalho de Parida et al. (2008), que comparou dois genótipos de algodão, CA/H 680 e CA/H 148, tolerante e sensível ao estresse hídrico, respectivamente. Os autores observaram que as folhas do genótipo sensível murcharam visivelmente após 7 dias de estresse hídrico, enquanto no genótipo tolerante, apresentou sintomas de murcha aos 14 dias apenas nas folhas inferiores. A concentração de prolina e atividade da enzima delta 1-pirrolina- 5-carboxilato sintase (P5CS) aumentaram nos dois genótipos, contudo valores maiores foram encontrados no grupo tolerante.

Conforme reportado por Yamada et al. (2005), a síntese de prolina é estimulada pela produção de P5CS, justificando o seu maior acúmulo em plantas que produzem maior quantidade dessa enzima, assim prolina e P5CS são positivamente correlacionadas. Além disso, a concentração de *prolina desidrogenase* (PDH) resulta em alterações na produção de prolina por possuir capacidade oxidar esse aminoácido na rota mitocondrial (TAIZ et al., 2017). Assim, o acúmulo de prolina possui correlação negativa com a atividade de PDH, ou seja, quanto maior a atividade dessa enzima, menor a concentração de prolina livre, e vice-versa (PARIDA et al. 2008).

De acordo com Taiz et al (2017) o acúmulo de solutos para o ajuste osmótico necessita de um grande aporte de energia, com alta demanda na quantidade de carbono utilizada, ocasionando redução na produtividade da cultura.

Plantas sob estresse hídrico tendem a reduzir a condutância estomática e a área foliar, diminuindo assim a superfície de absorção de radiação solar. Esses mecanismos promovem, conseqüentemente, redução na captação de CO₂, afetando diretamente a fotossíntese. De acordo com Santos, Carlesso (1998) a transformação de energia solar em energia química é definida como fotossíntese, e sua eficiência é determinante na produtividade vegetal. De maneira geral, o processo de fotossíntese resume-se em captação de CO₂, juntamente com água, através dos estômatos, para transformação em glicose, com liberação de O₂.

Neste sentido, Albuquerque et al. (2013) avaliaram o efeito do estresse hídrico em plantas de mogno-africano e relataram reduções expressivas nos valores de taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (g) e transpiração (E), e na razão concentração intercelular/atmosférica de CO₂ (C_i/C_a). Os autores ainda citaram que, a redução nas taxas de assimilação de CO₂ resultaram em um decréscimo de 70% na concentração de carboidratos solúveis totais (CST) na folha. Isto evidencia o efeito negativo no acúmulo de fotoassimilados causado pela deficiência de água em plantas de mogno-africano. Neste experimento, as plantas de mogno-africano recuperaram os valores de C_i/C_a, 1 dia após a reidratação, porém as taxas de trocas gasosas estabilizaram apenas 7 dias após a reintrodução de água no solo, evidenciando forte sensibilidade do aparato fotossintético sob escassez hídrica.

Além disso, as concentrações de amido nas plantas que sofreram o estresse permaneceram semelhantes às plantas que permaneceram irrigadas. Esse comportamento indica que plantas de mogno-africano sob estresse hídrico mantêm suas reservas de carboidratos em situações que ocasionam redução de assimilados. Neste sentido as reservas de amido podem ser utilizadas para expansão radicular com o objetivo de aumentar a absorção de água (PINHEIRO et al. 2005).

A redução na captação de CO₂, é seguida pela redução da fotossíntese, e pode apresentar um marcante efeito fotoinibitório, caracterizado por um decréscimo significativo do rendimento quântico, principalmente no fotossistema II (PSII) (ARAÚJO, DEMINICIS, 2009). Sendo que, a eficiência fotoquímica do PSII é avaliada pela razão F_v/F_m, onde a F_v é a fluorescência variável e F_m, fluorescência máxima. Essa razão é um indicador de efeito fotoinibitório, e sua diminuição pode representar

regulação fotoprotetora reversível ou uma inativação irreversível do PSII (ARAÚJO et al., 2010). Desta maneira, a inibição fotossintética é um dos principais efeitos causados pelo estresse hídrico (HU et al., 2009).

Ao avaliar diferentes genótipos de capim-elefante anão, Araújo et al. (2010) relataram que existe redução acentuada na razão F_v/F_m , podendo chegar a 0,30. Este valor indica que existe algum fator estressante causando danos à eficiência quântica máxima do PSII, pois em condições ambientais ótimas a razão F_v/F_m encontra-se entre 0,75 e 0,80 (TEZARA et al., 2005).

A redução do rendimento quântico do PSII foi seguida pelo aumento da fotoinibição da fotossíntese nas plantas que sofreram estresse hídrico. Assim, fica subentendido que plantas em situações de escassez de água apresentam expressivo efeito fotoinibitório, caracterizado pela redução significativa do rendimento quântico, afetando negativamente a eficiência fotossintética (BAKER, 1993). Ademais, quando os padrões da razão F_v/F_m são reestabelecidos após reidratação da planta estressada, significa que não houve degradação do aparato fotossintético, sendo a fotossíntese limitada pela redução na condutância estomática (ARAÚJO et al., 2010; SANTOS et al., 2014).

O efeito do estresse hídrico sobre a fotossíntese pode ser decorrente da limitação estomática e não estomática. O efeito estomático está relacionado com a redução de CO_2 nos espaços intercelulares, reduzindo a assimilação nos cloroplastos (FARIA et al., 1996), enquanto os efeitos não-estomáticos limitam a fotossíntese por alterações nos processos bioquímicos (redução na atividade da Rubisco e outras enzimas) (LU, ZANG, 1999).

A limitação bioquímica está relacionada com condições severas de estresse hídrico, e além disso existe evidências que esta situação danifica o metabolismo do mesófilo, apresentando efeitos acentuados com a redução da disponibilidade de água no solo (CHAVES, 1991). Assim, a primeira resposta ao estresse hídrico é relacionada aos efeitos estomáticos, seguido pelos efeitos não-estomáticos, comumente observado em situações de seca severa.

A quantidade de radiação solar pode influenciar diretamente no mecanismo do PSII em situações as quais a fotossíntese é limitada. De acordo com Araújo et al.

(2010), quando a transpiração é reduzida, a capacidade de resfriamento foliar é comprometida, causando o aumento da temperatura na folha. Assim, o grau de estresse hídrico associado a radiação pode induzir a planta ao estresse oxidativo devido ao fechamento dos estômatos. Nestas condições, o aumento na quantidade de elétrons excitados pode ocasionar danos ao PSII, e ainda gerar espécies reativas de O_2 (EROs) (LEMOS-FILHO, 2000).

O excesso na produção de EROs causa grande danos à célula, sendo capaz de danificar proteínas, lipídeos, carboidratos e causar prejuízo à fotossíntese através da oxidação de pigmentos fotossintéticos (TAIZ et al., 2017). A descoloração dos pigmentos fotossintéticos é denominada fotooxidação, que consiste em um fenômeno secundário, após redução da fotossíntese dependente da ocorrência de fotoinibição (ARAÚJO, DEMINICIS, 2009).

Ao avaliarem plantas de algodão (*Gossypium herbaceum* L.) sob estresse hídrico severo, Yi et al. (2016) constataram que existe aumento na produção de EROs, especificamente superóxido de oxigênio (O_2^-) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2), além do incremento na peroxidação lipídica, formando malondialdeído (MDA). Os efeitos da produção de O_2^- em si não é altamente prejudicial para o ciclo de Calvin, porém precede a formação de H_2O_2 , conhecido por inativar enzimas desta rota (KAISER, 1979). A elevação na concentração de MDA é indicativo de estresse oxidativo, por consequência da deterioração lipídica provocado pelo acúmulo de EROs (YI et al. 2016).

Em contrapartida, quando existe acúmulo excessivo de EROs, as plantas iniciam uma série de mecanismos que ajudam a limitar o estresse oxidativo, protegendo assim os tecidos vegetais. Dentre as moléculas antioxidantes estão as enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e peroxidase (POD), catalase (CAT), além de ascorbato antioxidante (AsA), glutathiona (GSH), carotenoides e vitamina E (TAIZ et al., 2017). Neste sentido, plantas de algodão aumentaram a concentração de SOD, APX, POD e AsA, evidenciando o papel dessas moléculas quando ocorre aumento no acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) (YI et al., 2016).

Gill et al. (2015) citaram que, a superóxido dismutase (SOD) é considerada a primeira rota de defesa contra o estresse oxidativo nas plantas, por catalisar transformação de O_2^- em H_2O_2 , que é eliminada por de outras moléculas e enzimas antioxidantes. Por meio da via ascorbato-glutationa (Ciclo AsA-GSH), as plantas são capazes de manter a concentração de EROs em níveis baixos, por meio da metabolização de H_2O_2 como substrato enzimático.

Assim, esse metabolismo ajuda a compensar os efeitos causados pelo estresse hídrico, garantindo a integridade dos fotossistemas. A produção de moléculas antioxidantes, especificamente *SOD*, *CAT* e *POD* não aumentou em plantas de grama-azul (*Poa pratensis*) submetidas à estresse hídrico (XU et al., 2011). Desta forma, Ji et al. (2014) sugerem que a diferença nos mecanismos fisiológicos frente ao acúmulo de EROs é decorrente da variedade entre as espécies, bem como da intensidade do fator estressante (neste caso, escassez hídrica) e da maturidade da planta. Portanto, a comparação entre diferentes estudos com mesma espécie, ou diferentes parece ser inadequado devido às diferenças ecofisiológicas existente.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os desafios causados pelas mudanças climáticas e a crescente busca por segurança alimentar, nos alerta sobre a necessidade de produzir mais alimentos em condições adversas, de maneira que a convivência com a escassez de recursos, com a água, se torne uma realidade sustentável e eficiente em futuro próximo.

Por isso, a compreensão dos mecanismos utilizados pelas plantas para tolerar a baixa disponibilidade hídrica, assim como, a busca pelo melhoramento genético focado nesses parâmetros representará um avanço tecnológico imprescindível para produção de alimentos de maneira sustentável no futuro.

REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, M. P. F.; MORAES, F. K. C.; SANTOS, R. I. N.; CASTRO, G. L. S.; RAMOS, E. M. L. S.; PINHEIRO, H. A. Ecofisiologia de plantas jovens de

mogno-africano submetidas a deficit hídrico e reidratação. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v.48, n.1, p.9-16, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2013000100002>.

ANSARI, W. A.; ATRI, N.; PANDEY, M.; SINGH, A. K.; SINGH, B.; PANDEY, S. Influence of Drought Stress on Morphological, Physiological and Biochemical Attributes of Plants: A Review. **Biosciences Biotechnology Research Asia**, v.16, n.4, p.697-709, 2019. DOI: <https://doi.org/10.13005/bbra/2785>.

ARAÚJO, S. A.; VASQUEZ, H. M.; CAMPOSTRINI, E.; NETTO, A. T.; DEMINICIS, B. B.; DA SILVA, É. L. Características fotossintéticas de genótipos de capim-elefante anão (*Pennisetum purpureum* Schum.), em estresse hídrico **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, v.32, n.1, p.1-7, 2010. DOI: <https://doi.org/10.4025/actascianimsci.v32i1.8961>.

ARAÚJO, S. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v.7, n.4, p.463-472, 2009. DOI: : <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1009>.

BAKER, N. R. Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In: SMITH, J. A. C.; GRIFFITHS, H. (Ed.). **Water deficit plant responses from cell to community**. Oxford: Bios Scientific Publ., 1993. p. 221-235.

BASU, S.; RAMEGOWDA, V.; KUMAR, A.; PEREIRA, A. Plant adaptation to drought stress. **F1000Research**, v.5, 2016. DOI: <https://doi.org/10.12688/F1000RESEARCH.7678.1>.

CARLESSO, R. Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extraível e a produtividade das culturas. **Ciência Rural**, v.25, n.1, p.183-188, 1995. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84781995000100035>.

CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of experimental Botany**, v.42, n.1, p.1-16, 1991. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/42.1.1>.

CONTI, V.; MARERI, L.; FALERI, C.; NEPI, M.; ROMI, M.; CAI, G.; CANTINI, C.

Drought stress affects the response of italian local tomato (*solanum lycopersicum* L.) varieties in a genotype-dependent manner. **Plants**, v.8, n.9, p.336, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants8090336>.

CROSA, C. F. R.; CHACÓN-ORTIZ, A.; FELIPEZ, W. Germinação e desenvolvimento de sementes de dois híbridos de milho sob estresse hídrico. **Revista Científica Rural**, v.23, n.1, p.110-123, 2021. DOI: <https://doi.org/10.30945/rccr-v23i1.3245>.

DUARTE, E. A.; MELO FILHO, P. D. A.; SANTOS, R. C. Características agronômicas e índice de colheita de diferentes genótipos de amendoim submetidos a estresse hídrico. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.17, n.8, p.843–847, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1415-43662013000800007>.

DUTRA, C. C.; FERREIRA, E. A. P.; RAMÃO, L. P.; QUINTÃO SCALON, S. D. P. Desenvolvimento de plantas de girassol sob diferentes condições de fornecimento de água. **Semina: Ciências Agrárias**, v.33, n.1, p.2657-2667, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.5433/1679-0359.2012v33n6Supl1p2657>.

FARIA, T.; GARCÍA-PLAZAOLA, J. I.; ABADIA, A.; CERASOLI, S.; PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. **Tree Physiology**, v.16, n.1-2, p.115-123, 1996. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/16.1-2.115>.

FRANKS, S. J. Plasticity and evolution in drought avoidance and escape in the annual plant *Brassica rapa*. **New Phytologist**, v.190, n.1, p.249-257, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03603.x>.

FRANKS, S. J.; SIM, S.; WEIS, A. E. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.104, n.4, p.1278-1282, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0608379104>.

GILL, S. S.; ANJUM, N. A.; GILL, R.; YADAV, S.; HASANUZZAMAN, M.; FUJITA, M.; MISHRA, P.; SABAT, S. C.; TUTEJA, N. Superoxide dismutase—mentor of abiotic

stress tolerance in crop plants. **Environmental Science and Pollution Research**, v.22, n.14, p.10375-10394, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4532-5>.

HAFFANI, S.; MEZNI, M.; SLAMA, I.; KSONTINI, M.; CHAÏBI, W. Plant growth, water relations and proline content of three vetch species under water-limited conditions. **Grass and Forage Science**, v.69, n.2, p.323-333, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/gfs.12034>.

HU, L.; WANG, Z.; HUANG, B. Photosynthetic responses of bermudagrass to drought stress associated with stomatal and metabolic limitations. **Crop science**, v.49, n.5, p.1902-1909, 2009. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.12.0697>.

JI, Y.; ZHANG, X.; PENG, Y.; HUANG, L.; LIANG, X.; WANG, K.; YIN, G.; ZHAO, X. Osmolyte accumulation, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves of orchardgrass during drought stress and recovery. **Grassland science**, v.60, n.3, p.131-141, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/grs.12052>.

JOSHI, R.; WANI, S.H.; SINGH, B.; BOHRA, A.; DAR, Z.A.; LONE, A.A.; PAREEK, A.; SINGLA-PAREEK, S.L. Transcription factors and plants response to drought stress: Current understanding and future directions. **Frontiers in Plant Science**, v.7, p.1029, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01029>.

KAISER, W. M.; Reversible inhibition of the Calvin cycle and activation of oxidative pentose phosphate cycle in isolated intact chloroplasts by hydrogen peroxide. **Planta**, v.145, n.4, p.377-382, 1979. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00388364>.

KLEIN, V. A.; BASEGGIO, M.; MADALOSSO, T.; DARLI MARCOLIN, C. Textura do solo e a estimativa do teor de água no ponto de murcha permanente com psicrômetro. **Ciência Rural**, v.40, n.7, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84782010005000110>.

KOCH, G.; ROLLAND, G.; DAUZAT, M.; BÉDIÉE, A.; BALDAZZI, V.; BERTIN, N.; GUÉDON, Y.; GRANIER, C. Leaf production and expansion: A generalized response to drought stresses from cells to whole leaf biomass—a case study in the tomato compound leaf. **Plants**, v.8, n.10, p.409, 2019. DOI:

<https://doi.org/10.3390/plants8100409>.

LEMOS-FILHO, J. P. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. **Revista brasileira de Botânica**, v.23, n.1, p.45-50, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000100005>.

LI, T. H.; LI, S. H. Leaf responses of micropropagated apple plants to water stress: nonstructural carbohydrate composition and regulatory role of metabolic enzymes. **Tree Physiology**, v.25, n.4, p.495-504, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/25.4.495>.

LU, C.; ZHANG, J. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. **Journal of Experimental Botany**, v.50, n.336, p.1199-1206, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/50.336.1199>.

MACHADO, R. S.; RIBEIRO, R. V.; MARCHIORI, P. E. R.; MACHADO, D. F. S. P.; MACHADO, E. C.; ANDRADE, M. G. L. Respostas biométricas e fisiológicas ao déficit hídrico em cana-de-açúcar em diferentes fases fenológicas. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v.44, n.12, p.1575-1582, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2009001200003>.

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, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-35982005000300005>.

NUNES, A. M. C.; NUNES, L. R. L.; RODRIGUES, A. J. O.; UCHÔA, K. S. A. Silício na tolerância ao estresse hídrico em tomateiro. **Revista Científica Rural**, v.21, n.2, p.239-258, 2019. Doi: <https://doi.org/10.30945/rcr-v21i2.2658>.

PARIDA, A. K.; DAGAONKAR, V. S.; PHALAK, M. S.; AURANGABADKAR, L. P. Differential responses of the enzymes involved in proline biosynthesis and degradation in drought tolerant and sensitive cotton genotypes during drought stress and

recovery. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.30, n.5, p.619-627, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-008-0157-3>.

PINHEIRO, H.A.; DAMATTA, F.M.; CHAVES, A.R.M.; LOUREIRO, M.E.; DUCATTI, C. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. **Annals of Botany**, v.96, n.1, p.101-108, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mci154>.

PROCÓPIO, S. O.; SANTOS, J. B.; SILVA, A. A.; DONAGEMMA, G. K.; MENDONÇA, E. S. Ponto de murcha permanente de soja, feijão e plantas daninhas. **Planta daninha**, v.22, n.1, p.35-41, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-83582004000100005>.

ROLLAND, F.; BAENA-GONZALEZ, E.; SHEEN J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. **Annual review of plant biology**, v.57, p.675-709, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441>.

SANTOS, O. O.; FALCÃO, H.; ANTONINO, A. C. D.; LIMA, J. R. S.; LUSTOSA, B. M.; SANTOS, M. G. Desempenho ecofisiológico de milho, sorgo e braquiária sob déficit hídrico e reidratação. **Bragantia**, v.73, n.2, p.203-212, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1590/brag.2014.018>.

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.2, n.3, p.287-294, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v2n3p287-294>.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 848p.

TEZARA, W.; MARÍN, O.; RENGIFO, E.; MARTÍNEZ, D.; HERRERA, A. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. **Photosynthetica**, v.43, n.1, p.37-45, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-005-7045-5>.

WU, C. A.; LOWRY, D. B.; NUTTER, L. I.; WILLIS, J. H. Natural variation for drought-response traits in the *Mimulus guttatus* species complex. **Oecologia**, v.162, n.1, p.23-33, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1448-0>.

XU, L.; HAN, L.; HUANG, B. Antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves of Kentucky bluegrass in response to drought and post-drought recovery. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.136, n.4, p.247-255, 2011. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS.136.4.247>.

YAMADA, M.; MORISHITA, H.; URANO, K.; SHIOZAKI, N.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K.; YOSHIBA, Y. Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress. **Journal of Experimental Botany**, v.56, n.417, p.1975-1981, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eri195>.

YI, X. P.; ZHANG, Y. L.; YAO, H. S.; LUO, H. H.; GOU, L.; CHOW, W. S.; ZHANG, W. F. Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and re-watering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. **Journal of plant physiology**, v.194, n.1, p.23-34, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.01.016>.