



ECOFISIOLOGIA DE PROGÊNIE DE CUPUAÇUZEIRO SUBMETIDA A DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO

Raimundo Lázaro Moraes da Cunha¹, Jessivaldo Rodrigues Galvão², Rafael Moysés Alves³, Valdo Alcântara Gomes⁴, Francisco Carlos de Oliveira⁵, Izabely Vitoria Lucas Ferreira⁶

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi avaliar o crescimento, alocação de biomassa e a capacidade de plantas jovens de cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum*) em recuperar seu *status* hídrico e trocas gasosas após período de déficit hídrico. Plantas com 180 dias, irrigadas (controle) e não irrigadas, foram avaliadas aos 18 dias da suspensão da irrigação e após um, três e seis dias da retomada da irrigação (reidratação). O déficit hídrico reduziu a produção de biomassa seca, tendo as folhas apresentado redução mais expressiva (28%). Houve também redução na área foliar, altura de planta e diâmetro de caule. Somente o comprimento de raízes não foi afetado pelo deficit hidrico do solo. No dia 18, o potencial hídrico foliar de antemanhã (Ψ_m) das plantas estressadas foi reduzido a $-0,07$ MPa. Com a restrição hídrica, foram observadas reduções significativas no conteúdo relativo de água na antemanhã (redução de 25%), na condutância estomática (78%) e na transpiração (90%). Durante a reidratação, o *status* hídrico das plantas estressadas foi restabelecido após três dias. As trocas gasosas também se restabeleceram, mas de forma mais lenta que o *status* hídrico. Sob deficit hídrico, as concentrações de carboidratos solúveis totais, aminoácidos solúveis totais e prolina aumentaram. Plantas jovens de cupuaçuzeiro são tolerantes ao deficit hídrico moderado.

Palavras-chave: *Theobroma grandiflorum*, ajustamento osmótico, prolina, solutos compatíveis, trocas gasosas.

ECOPHYSIOLOGY OF PROGENY OF CUPUAÇUZEIRO SUBJECTED TO WATER DEFICIT AND REWETTING

ABSTRACT

¹ Doutor em Agronomia, Professor da UFRA, Belém-PA, e-mail: lazaro.cunha@ufra.edu.br

² Doutor em Agronomia, UFRA, Belém-PA, e-mail: jessivaldo.galvao@ufra.edu.br

³ Doutor em Agronomia, engenheiro agrônomo da Embrapa Belém-PA, e-mail: rafael-moyses.alves@embrapa.br

⁴ Mestrando em Agronomia, UFRA, Belém-PA, e-mail: valdo.gomes@ufra.edu.br

⁵ Mestrando em Agronomia, UFRA, Belém-PA, e-mail: francisco.carlos@ufra.edu.br

⁶ Graduanda em Agronomia, UFRA, Belém-PA, e-mail: izabelyvitoria1995@gmail.com

The objective of this work was to evaluate the growth, biomass allocation and the ability of young plants of *Theobroma grandiflorum* to recover their water status and gas exchange after water deficit. Plants with 180 days, irrigated (control) and non-irrigated, were evaluated after water was withheld for 18 days, and after one, three and six days of irrigation resumption (rehydration). The drought reduced the production of biomass, and the leaves presented more significant reduction (28%). There was also a reduction in leaf area, plant height and stem diameter. Only the length of roots was not affected by soil water deficit. On the 18th, the leaf water potential of predawn (Ψ_{am}) of stressed plants was reduced to -3.07 MPa. With water deficit, significant reductions were observed in the relative water content in the predawn (25% reduction), stomatal conductance (78%) and sweating (90%). During rehydration, the water status of stressed plants was recovered after three days. Gas exchange was also recovered, but in a slower rate than water status. Under water deficit, the total soluble carbohydrate concentrations, total soluble amino acids and proline increased. Plants young are tolerant to moderate water deficit.

Keywords: *Theobroma grandiflorum*, osmotic adjustment, proline, compatible solutes, gas exchange.

INTRODUÇÃO

O cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum* Schum) é uma fruteira nativa da Amazônia que produz frutos com aroma característico e sabor muito apreciado. Ele pode ser consumido tanto na forma de sucos, sorvetes, doces, compotas, geleias e licores, como na forma de um produto semelhante ao chocolate, fabricado a partir de suas amêndoas (ALVES, et al., 1998).

Embora o cupuaçuzeiro seja tipicamente cultivado em áreas de alta pluviosidade anual, as regiões de cultivo são propensas a chuvas irregulares e condições de seca, notadamente quando fenômenos meteorológicos, como El Niño e La Niña, ocorrem (DAVIDSON et al., 2012).

Quando submetidas ao déficit hídrico, as plantas apresentam inibição do crescimento e desenvolvimento, alterações na razão raízes/parte aérea e incremento na alocação de biomassa mais para as raízes que para a parte aérea (BARGALI e TEWARI, 2004), além de aumento no comprimento radicular que facilita a exploração de maiores volumes de solo com consequente aumento na absorção de água e nutrientes (KOZLOWSKI e PALLARDY, 2002; GUO et al., 2010). O déficit de água no solo também interfere no transporte de carboidratos para as raízes (HERMANS, et al., 2006).

A diminuição do *status* hídrico em várias espécies promove reduções significativas na condutância estomática (gs) e na transpiração (E), como observado em *Swietenia macrophylla* (CUNHA et al., 2013; ALBUQUERQUE et al., 2013), *Coffea canephora* v. conilon (SILVA et al., 2010) e *Minquartia guianensis* (LIBERATO et al., 2006).

Em algumas plantas lenhosas, que apresentam fortes reduções em gs e E quando expostas ao déficit hídrico, a ascensão de seiva via xilema pode ser favorecida pela síntese ou pelo acúmulo de solutos orgânicos e inorgânicos osmoticamente ativos no citosol celular (NEPOMUCENO et al., 2001). Entre os compostos osmoticamente ativos mais comuns, figuram a prolina (SZABADOS e SAVOURÉ, 2010), os carboidratos solúveis totais (SUDACHKOVA et al., 2002) e os aminoácidos solúveis totais (SILVA et al., 2010). O acúmulo desses compostos nas folhas diminui o potencial hídrico foliar (Ψ_w), o que aumenta a capacidade de absorção de água das plantas e atenua os efeitos do déficit hídrico no conteúdo relativo de água da planta (PAGTER et al., 2005).

Plantas jovens de *Theobroma cacao* (ZANETTIE, 2013; BAEA, et al., 2008) toleram satisfatoriamente período de 13 a 20 dias de deficiência hídrica. Essa espécie pertence à família Malvaceae e é típica do

ECOFISIOLOGIA DE PROGÊNIE DE CUPUAÇUZEIRO SUBMETIDA A DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO

bioma amazônico. Os autores observaram que esses períodos de deficiência hídrica diminuíram o potencial hídrico foliar para valores entre $[-0,9]$ e $[-1,0]$ MPa e que o status hídrico é menos afetado que as trocas gasosas. Esses resultados permitem inferir que plantas jovens de *Theobroma grandiflorum* toleram bem períodos curtos de déficit hídrico, visto que esta também é uma espécie da família Malvaceae. No caso de uma boa tolerância ao déficit hídrico, plantios comerciais em áreas sujeitas a períodos moderados de estiagem teriam sua viabilidade aumentada.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o crescimento e a capacidade da progênie 174 de cupuaçuzeiro em recuperar seu *status* hídrico e trocas gasosas após período de déficit hídrico.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em casa de vegetação da Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), em Belém, Pará ($01^{\circ}27'21$ S e $48^{\circ}30'16''$ W), no período de março a outubro de 2015. As plantas foram preparadas a partir de sementes de polinização aberta extraídas de frutos maduros, obtidos em pomar experimental da UFRA. Quando as plântulas atingiram o estágio de crescimento “pata de aranha” foram transplantadas para rizotrons (tubos PVC de 150 mm de diâmetro, 80 cm de altura e 14 L de capacidade), preenchidos com um Latossolo Amarelo de textura média onde permaneceram por todo o período de experimento. As plantas foram irrigadas diariamente, mantendo-se a umidade do solo próximo a capacidade de campo.

Após 30 dias do transplantio e levando-se em conta a análise química do substrato, foram aplicados 0,26 g de K_2O e 1,8 g de ureia por rizotron, diretamente sobre o solo (BRASIL e CRAVO, 2007). Trinta dias após esta fertilização, todas as plantas receberam, quinzenalmente, 10 ml de uma solução preparada a partir de 1ml/L do adubo comercial supra, ao longo de 60 dias.

Durante o experimento, as médias de temperatura (T_a , $29^{\circ}C$) e umidade relativa do

ar (UR , 70%) foram registradas por meio de termohigrômetro, modelo 5203 (Incoterm, Porto Alegre, RS). A condutância estomática ao vapor de água (g_s), a transpiração (E) e a temperatura foliar (T_f) foram determinadas utilizando um porômetro portátil de equilíbrio dinâmico (modelo 1600 LiCor) e a radiação fotossinteticamente ativa (RFA, $250 \mu mol s^{-1} m^{-2}$) foi determinada por meio de um sensor quântico acoplado ao referido porômetro.

As médias de temperatura do ar em termômetro bulbo seco e úmido, bem como a T_f foram utilizadas para calcular o déficit de pressão de vapor d'água entre folha e atmosfera (LANDSBERG, 1986), cujo valor médio foi de 2,41 kPa. Estes registros climáticos foram realizados durante a manhã, entre 8h e 10h, paralelamente às medições das trocas gasosas. Quando as plantas alcançaram 180 dias de idade, foram subdivididas em dois grupos: plantas irrigadas (tratamento controle) e não irrigadas (tratamento de déficit hídrico). As plantas do tratamento controle receberam irrigação diária durante o período experimental, e as plantas do tratamento com déficit hídrico tiveram sua irrigação completamente suspensa, de forma que o estresse foi resultante do gradativo esgotamento da água do solo. O experimento foi instalado em delineamento de blocos ao acaso, com dois tratamentos (controle e déficit hídrico) e dez repetições, tendo-se considerado os rizotrons – com uma planta cada um – como unidade experimental.

No final do experimento, as plantas de cada tratamento foram colhidas e separadas em folhas, caules e raízes. As raízes foram lavadas em água corrente para retirar todos os resíduos de solo, secas em papel absorvente e acondicionadas em sacos de papel e levadas à estufa de circulação de ar forçado a $65^{\circ}C$ até atingir peso constante. Além do peso da matéria seca das folhas (MSF), dos caules (MSC), das raízes (MSR) e da matéria seca total (MST), determinou-se ainda o comprimento de raízes (CR), diâmetro do coleto (DC) e área foliar (AF).

Os efeitos do déficit hídrico foram avaliados quando a taxa transpiratória atingiu

valores próximos de 90%, o que ocorreu após 18 dias da suspensão da irrigação. Durante este período, foram avaliados o status hídrico das plantas (potencial hídrico na antemanhã, Ψ_{am} , e conteúdo relativo de água na antemanhã, CRAam) e as trocas gasosas (E, gs). Foram coletadas amostras foliares para avaliação das concentrações de carboidratos solúveis totais, aminoácidos solúveis totais e prolina. A irrigação foi retomada às 17h do dia 18, e a capacidade de recuperação das plantas estressadas foi avaliada nos dias 19, 21 e 24 (período de reidratação). A amostragem foi feita em folhas maduras e sadias do terceiro ou quarto lançamento a partir do ápice. O Ψ_{am} e o CRAam foram avaliados entre 4h30 e 5h30, enquanto as avaliações das trocas gasosas e a coleta de amostras para as análises bioquímicas foram realizadas entre 8 e 10h. As amostras para as análises bioquímicas foram coletadas após a avaliação das trocas gasosas e imediatamente secas em estufa de circulação forçada de ar, a 60°C, até massa constante. Em seguida, as amostras foram trituradas a pó fino, armazenadas em frascos de vidro hermeticamente fechados e acondicionadas em dessecador de vidro, até o momento das análises. O Ψ_{am} foi determinado por meio de

câmara de pressão do tipo Scholander, modelo 670 (Pms Instrument Co.), conforme descrito por Pinheiro et al. (2008), e o CRAam foi avaliado segundo Slavick (1974).

Os resultados foram submetidos à análise de variância, tendo-se considerado o delineamento de blocos ao acaso em arranjo fatorial 2x4 (dois regimes hídricos e quatro dias de avaliação) e dez repetições. As médias foram comparadas pelo teste de Tukey, considerando um nível de significância de 5%.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O déficit hídrico do solo, após 18 dias da suspensão da irrigação, influenciou significativamente a produção de biomassa, reduzindo a massa seca da folha (MSF), do caule (MSC), da raiz (MSR) e total (MST). Houve também expressiva redução na área foliar, altura de planta e diâmetro de caule, as folhas mostraram maior sensibilidade a seca apresentando redução na AF e MSF em 30% e 28%, respectivamente. Somente o comprimento de raízes não foi afetado pelo déficit hídrico do solo (Tabela 1).

Tabela 1. Órgãos vegetativos de plantas jovens da progênie 174 de cupuaçuzeiro submetidas a 18 dias de estresse hídrico do solo e reidratação por seis dias.

Tratamento	MSF	MSC	MSR	MST	AF	AC	DC	CR
	----- g -----				dm ²	cm	mm	cm
Irigado	20,02 a	9,98 a	8,94 a	38,94 a	31,57 a	58,90 a	9,27 a	82,04 a
Estressado	14,33 b	7,87 b	6,98 b	29,18 b	22,21 b	47,95 b	8,75 b	78,70 a
% de redução	28	21	22	25	30	19	7	4
CV (%)	9,87	13,12	15,84	7,08	8,66	6,98	5,66	7,48

Médias seguidas pelas mesmas letras nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Massa seca da folha (MSF), massa seca do caule (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), área foliar (AF), altura do caule (AC), diâmetro do coleto (DM) e comprimento da raiz (CR).

A escassez de água no solo é considerada fator limitante na produção de muitas culturas em todo o mundo. Respostas fisiológicas e

bioquímicas de plantas submetidas à seca podem ser utilizadas como critério de seleção de culturas tolerantes a esse estresse abiótico (CARVALHO, 2008; TUTEJA e SOPORY, 2008; ANJUM et al., 2011). Em genótipos não tolerantes à seca, o déficit hídrico do solo promove alterações significativas no crescimento e desenvolvimento, afetando a distribuição da biomassa seca da parte aérea e das raízes (LI e WANG, 2003; GUO et al., 2010). Neste trabalho, verifica-se que as folhas

ECOFISIOLOGIA DE PROGÊNIE DE CUPUAÇUZEIRO SUBMETIDA A DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO

mostraram maior sensibilidade a seca apresentando redução na AF e MSF em 30% e 28%, respectivamente. A redução da área foliar promove, entre outros fatores, diminuição da fotossíntese e contribui de forma significativa para a inibição do crescimento da planta (JOLLY et al., 2005). Em *T. cacao*, a redução da área foliar tem sido considerada uma das primeiras respostas dessa espécie ao estresse como resultado da redução no turgor celular e na taxa fotossintética líquida (JOLY e HAHN, 1989). Verifica-se também, que as plantas submetidas ao déficit hídrico mantiveram o crescimento radicular semelhante ao das plantas controle. Resultados como estes, foram encontrados por Santos et al. (2014) em genótipos tolerantes a seca de *T. cacao* submetidos ao déficit hídrico do solo, os quais mantiveram crescimento radicular com maior quantidade de raízes finas o que influenciou a absorção de água e nutrientes, melhorando assim a condição hídrica da planta.

Quanto ao *status* hídrico, decorridos 18 dias da suspensão da irrigação, as plantas irrigadas apresentaram Ψ_{am} de $-0,15$ MPa e CRA_{am} de 93%, enquanto que nas plantas sob déficit hídrico, o Ψ_{am} foi de $-3,07$ MPa e o CRA_{am} de 70%. Nas plantas não irrigadas também foram observadas reduções expressivas nos valores de E (90%) e g_s (78%) em comparação às plantas controle (Figura 1), indicando que os estômatos estavam fechados na tentativa de manter o *status* hídrico da planta diante de um estresse severo. Esses resultados evidenciam forte sensibilidade do aparato fotossintético da espécie ao déficit hídrico. Eles também dão suporte à ideia de que o cupuaçuzeiro de fato controla eficientemente a perda de água via transpiração, regulando a abertura estomática, conforme observado em plantas jovens de *T. cacao* (BAEA et al. 2008) da mesma família botânica que *T. grandiflorum* (Malvaceae).

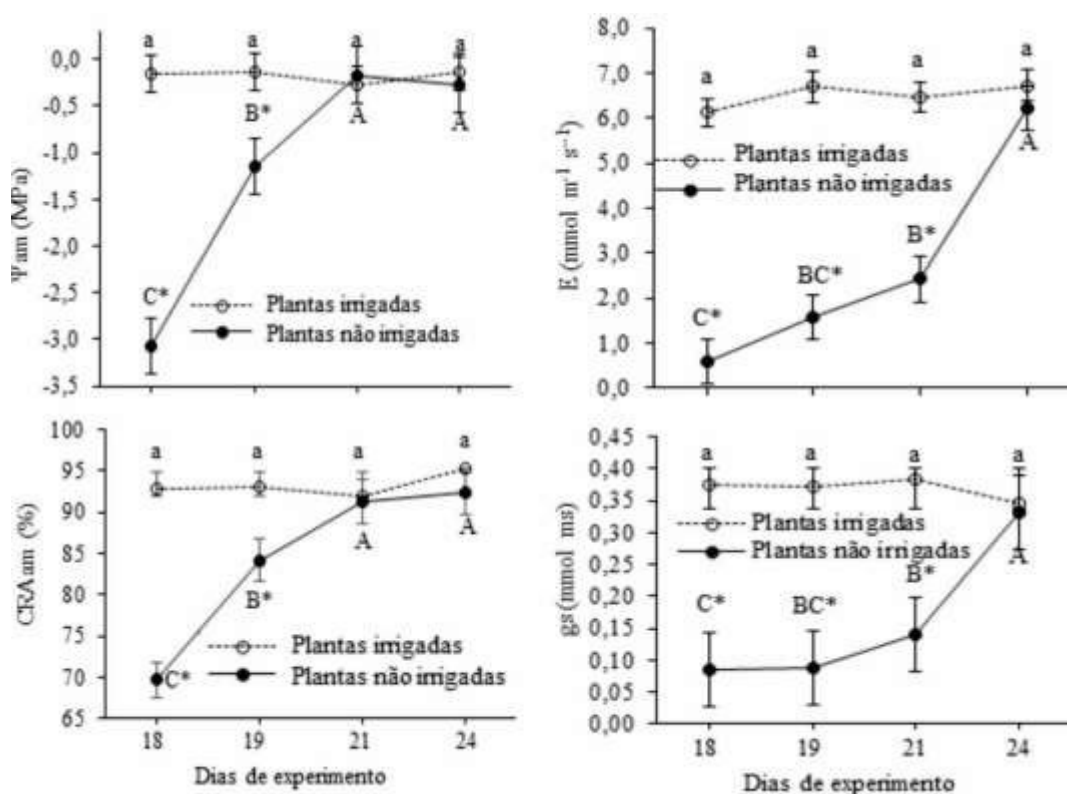


Figura 1. Potencial hídrico (Ψ_{am}) e conteúdo relativo de água (CRA_{am}) na antemanhã, Transpiração (E) e condutância estomática (g_s) em plantas da progênie 174 de cupuaçuzeiro irrigadas e não irrigadas, submetidas, a partir do dia 18, à reidratação. Os pontos representam as médias \pm desvio-padrão. Médias seguidas de letras iguais, minúsculas para as plantas irrigadas e maiúsculas para as não irrigadas, não diferem pelo teste de Tukey,

a 5% de probabilidade. *Diferença entre plantas irrigadas e não irrigadas, avaliadas no mesmo dia, significativa pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

A diminuição da taxa fotossintética, em consequência do fechamento estomático, pode acarretar mudanças no metabolismo bioquímico da planta provocando aumento nos teores de metabólitos ativos osmoticamente que facilitam a retenção de água no citoplasma celular. Assim, as plantas de cupuaçuzeiro não irrigadas apresentaram aumento significativo na concentração foliar de carboidratos solúveis (47%), no dia 18 (Figura 2). Esses resultados são indicativos de que as plantas de cupuaçuzeiro, sob condições de estresse hídrico do solo, investem parte dos assimilados oriundos da degradação foliar do amido para a respiração foliar e parte para estimular o crescimento do sistema radicular, na tentativa de possibilitar uma maior exploração da água do solo (Pinheiro et al., 2005; Santos et al., 2014). Embora a ocorrência de um possível ajustamento osmótico não tenha sido avaliada neste experimento, o expressivo aumento (de aproximadamente cinco vezes) na

concentração foliar de prolina e de aminoácidos solúveis totais (51%) é um forte indício de que plantas estressadas desta espécie podem realizar C_4 . Este acúmulo de prolina deve ter sido resultante da síntese “de novo” deste composto, por meio da rota metabólica que utiliza o ácido glutâmico como precursor, com envolvimento da ação coordenada das enzimas sintetase e redutase da pirrolina C_5 carboxilato (SZABADOS e SAVOURÉ, 2010); enquanto o acúmulo acentuado de aminoácidos solúveis totais deveu-se a possível paralisação do crescimento e da síntese de proteínas, associado a hidrólise destas (HANSON e HITZ, 1982). Resultados similares foram observado por Silva (2009) e Albuquerque (2013), que constataram aumento expressivo nas concentrações de prolina, em plantas jovens de *C. guianensis* e de *K. ivorensis* submetidas a deficit hídrico.

ECOFISIOLOGIA DE PROGÊNIE DE CUPUAÇUZEIRO SUBMETIDA A DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO

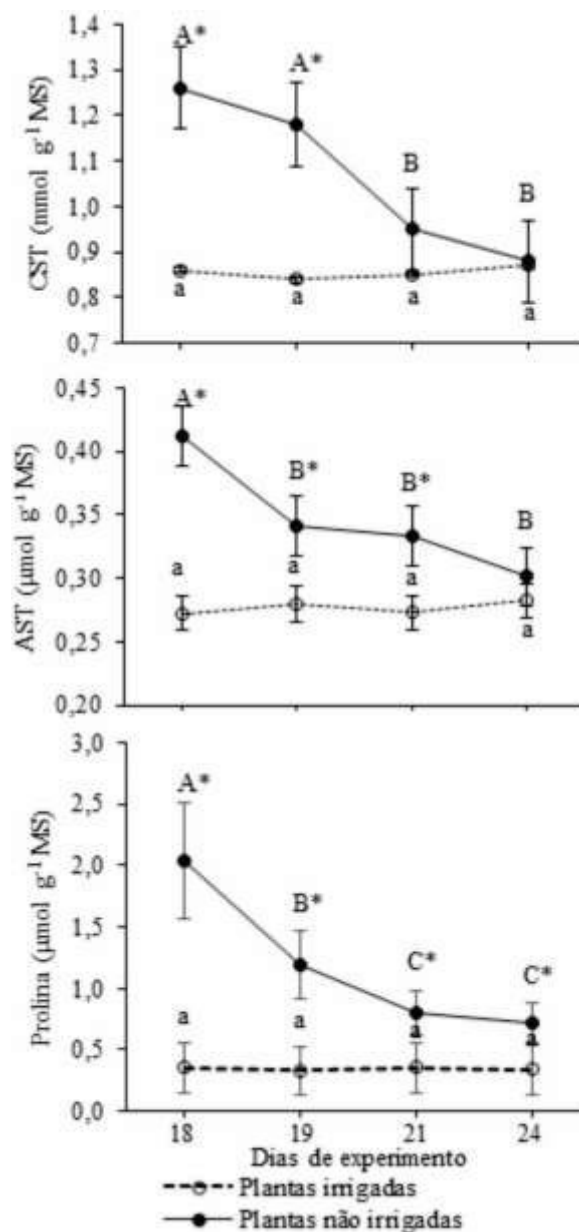


Figura 2. Concentrações foliares de carboidratos solúveis totais (CTS), aminoácidos solúveis totais (AST) e de prolina em plantas da progênie 174 de cupuaçuzeiro irrigadas e não irrigadas, submetidas, a partir do dia 18, à reidratação. Os pontos representam as médias±desvio-padrão. Médias seguidas de letras iguais, minúsculas para as plantas irrigadas e maiúsculas para as não irrigadas, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade. *Diferença entre plantas irrigadas e não irrigadas, avaliada no mesmo dia, significativa pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

Após a retomada da irrigação, tanto o Ψ_{am} quanto o CRA_{am} aumentaram significativamente nas plantas submetidas ao déficit hídrico. O Ψ_{am} aumentou de $[-0,07]$ MPa, no dia 18, para $[-0,15]$ MPa, no dia 19, e o CRA_{am} foi de 69%, no dia 18, para 84%, no dia 19 (Figura 1). Esses rápidos aumentos observados no dia 19, ocorreram tendo em vista que as células se encontravam desidratadas e com a reidratação as mesmas

aumentaram seu conteúdo de água, mas não o suficiente para recuperação total do *status* hídrico das plantas, o que ocorreu somente no dia 21, ou seja, três dias após a retomada da irrigação. Oliveira-Neto et al. (2005), ao avaliarem plantas estressadas de *Theobroma grandiflorum* observaram aumento no CRA de 45 para 70%, em três dias de reidratação. Essa rápida recuperação também foi observada em plantas de *Citrus sinensis* 'Valencia', cujos

valores de potencial de água aumentaram de $-2,5$ MPa para $-0,5$ MPa após 36 horas da retomada da irrigação (MEDINA et al., 1999). A rápida recuperação das plantas estressadas de cupuaçuzeiro indica que o déficit hídrico não causa danos irreversíveis à capacidade de absorção de água pelas raízes e ao seu transporte para a parte aérea.

A reidratação das plantas não irrigadas promoveu a recuperação completa das variáveis de trocas gasosas (gs e E) no dia 24, seis dias após a retomada da irrigação. Esses resultados são indicativos de que o cupuaçuzeiro pode, em um curto espaço de tempo, retomar seu metabolismo fotossintético e, com isso, recuperar a síntese de assimilados, o que foi confirmado pelos valores encontrados para carboidratos solúveis totais no dia 21 e, para aminoácidos solúveis totais e prolina no dia 24 (Figura 2). Resultados semelhantes foram obtidos em plantas de *C. guianensis* (GONÇALVES et al., 2009), *Eucalyptus* e *Acacia* spp. (WARREN et al., 2011) submetidas à deficiência hídrica e à reidratação.

Ao se considerar a possibilidade de o cupuaçuzeiro realizar ajustamento osmótico, a manutenção da alta concentração foliar de carboidratos solúveis totais, aminoácidos solúveis totais e prolina imediatamente após a retomada da irrigação pode ter contribuído para a rápida recuperação de seu *status* hídrico. A partir do dia 21, quando o Ψ_{am} e o CRAam das plantas previamente estressadas se igualaram aos das plantas permanentemente irrigadas, as concentrações foliares de prolina e aminoácidos solúveis totais ainda permaneceram altos.

CONCLUSÕES

Plantas jovens da progênie 174 de cupuaçuzeiro são sensíveis ao déficit hídrico do solo e a resposta morfológica é a redução da biomassa, altura da planta, área foliar e diâmetro do caule.

A alta sensibilidade estomática à deficiência hídrica do solo, aliada à expressiva acumulação de carboidratos solúveis totais,

aminoácidos solúveis totais e prolina, faz com que a espécie seja tolerante a estresses hídricos moderados.

O *status* hídrico e as trocas gasosas são plenamente recuperados após a reidratação das plantas, mas o *status* hídrico é restabelecido mais cedo que as trocas gasosas.

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 ^{BR} africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v.48, n.1, p. 9-16, 2013.
- ALVES, R. M.; STEIN, R. L. B.; ARAÚJO, D. G.; PIMENTEU, L. Avaliação de clones de cupuaçuzeiro quanto à resistência à vassoura-de-bruxa. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Cruz das Almas. v.20, n.3, p. 297-306, 1998.
- ANJUM, S. A.; XIE, X. Y.; WANG, L. C.; SALEEM, M. F.; MAN, C.; WANG, L. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research** v.6, p.2026–2032, 2011.
- BAE, H.; KIM, S. H.; KIM, M. S.; SICHER, R. C.; LARY, D.; STREM, M. D.; NATARAJAN, S.; BAILEY, B. A. The drought response of *Theobroma cacao* (cacao) and the regulation of genes involved in polyamine biosynthesis by drought and other stresses. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.46, p.174–188, 2008.
- BARGALI, K.; TEWARI, A. Growth and water relation parameters in drought-stressed *Coriaria nepalensis* seedlings. **Journal of Arid Environments**, v.58, p.505–512, 2004.
- BRASIL, E. C.; CRAVO, M. S. Interpretação dos resultados de análises de solo. In: CRAVO, M. S.; VIÉGAS, I. de J. M.; BRASIL, E. C.; HOMMA, A. K. O. (Ed.). **Recomendações de**

adubação e calagem para o Estado do Pará.

Belém: Embrapa Amazônia Oriental, p.43^[47], 2007.

CARVALHO, M. H. C. Drought Stress and Reactive Oxygen Species. **Plant Signaling & Behavior** v.3, p.156–165, 2008.

CUNHA, R. L. M.; FILHO, B. G. S.; COSTA, R. C. L.; VIÉGAS, I. J. M. Physiological assessment in young Brazilian and African mahogany plants during the dry and rainy seasons in northeastern Para state, Brazil. **Revista Ciências Agrárias**, v.56, n.3, p.255–260, 2013.

DAVIDSON, E. A.; ARAÚJO, A. C. de; ARTAXO, P.; BALCH, J. K.; BROWN, I. F.; BUSTAMANTE, M. M. C.; COE, M. T.; DEFRIES, R. S.; KELLER, M.; LONGO, M.; MUNGER, J. W.; SCHROEDER, W.; SOARES^[1]FILHO, B. S.; SOUZA, C. M.; WOFSY, S. C. The Amazon basin in transition. **Nature**, v.481, p.321^[328], 2012. DOI: 10.1038/nature10717.

GONÇALVES, J. F. de C.; SILVA, C. E. M. da; GUIMARÃES, D. G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.8^[14], 2009. DOI: 10.1590/

GUO, X. Y.; ZHANG, X. S.; HUANG, Z. Y. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, p. 79–87, 2010.

HANSON, A. D.; HITZ, W. D. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, p. 163–203, 1982.

HERMANS, C.; HAMMOND, J. P.; WHITE, P. J.; VERBRUGGEN, N. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? Trends in **Plant Science**, v. 11, p. 610–617, 2006.

JOLLY, W. M.; DOBBERTIN, M.; ZIMMERMANN, N. E.; REICHSTEIN, M. Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. **Geophysical Research Letters**, v. 32, 2005.

JOLY, R.; HAHN, D. An empirical model for leaf expansion in cacao in relation to plant water deficit. **Annals of Botany**, v. 64, p.1–8, 1989.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. **Botanical Review**, v. 68, p. 270–334, 2002.

LANDSBERG, J. J. **Physiological ecology of forest production**. London: Academic Press, 1986. 198p.

LI, C.; WANG, K. Differences in drought responses of three contrasting Eucalyptus microtheca F. Muell. populations. **Forest Ecology and Management**, v. 179, p. 377–385, 2003.

LIBERATO, M. A. R.; GONÇALVES, J. F. C.; CHEVREUIL, L. R.; NINA JUNIOR, A. R.; FERNANDES, A.V.; SANTOS JUNIOR, U. M. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Miconia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 18, p. 315^[323], 2006.

MEDINA, C. L.; MACHADO, E. C.; GOMES, M. M. A. Condutância estomática, transpiração e fotossíntese em laranjeira 'valência' sob deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 11, p. 29–34, 1999.

NEPOMUCENO, A. L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J. R. B.; OYA, T. Tolerância à seca em plantas: mecanismos fisiológicos e moleculares. **Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento**, v. 23, p. 12^[18], 2001.

OLIVEIRA-NETO, C. F.; FREITAS, J. M. N.; BARIANE, A.; CARVALHO, C. J. R;

- COSTA, R. C. L. Estudos ecofisiológicos e bioquímicos do cupuaçuzeiro [*theobroma grandiflorum* (wild.ex.spreng.) schum] submetido ao estresse hídrico e a reidratação. Embrapa 2005.
- PAGTER, M.; BRAGATO, G.; BRIX, H. Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. **Aquatic Botany**, v. 81, p. 285-299, 2005.
- PINHEIRO, H. A.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; FERREIRA, V. M.; CÂMARA, C. A.; CABRAL, F. F.; OLIVEIRA, J. F.; CARVALHO, L. W. T.; SANTOS, J. M.; SANTOS FILHO, B. G. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings subjected to salt stress conditions. **Industrial Crops and Products**, v. 27, p. 385-392, 2008. S0100-204X2009000100002.
- SANTOS, I. C.; ALMEIDA, A. A. F.; ANHERT, D.; CONCEIÇÃO, A. S.; PIROVANI, C. P.; PIRES, J. L.; VALLE, R. R.; BALIGAR, V. C. Molecular, physiological and biochemical responses of *Theobroma cacao* L. Genotypes to Soil Water Deficit. **PLoS ONE** 9(12): e115746. doi:10.1371/journal.pone.0115746, 2014.
- SILVA, J. R. R. **Comportamento ecofisiológico de plantas jovens de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.)**. 2009. 40p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém.
- SILVA, V. A.; ANTUNES, W. C.; GUIMARÃES, B. L. S.; PAIVA, R. M. C.; SILVA, V. F. FERRÃ, M. A. G.; DAMATTA, F. M. & LOUREIRO, M. E. Resposta fisiológica de clone de café Conilon sensível à deficiência hídrica enxertado em porta-enxerto tolerante. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 45, n. 5, p. 457-464, 2010.
- SLAVICK, B. **Methods of studying plant water relations**. New York: Springer Verlag, 1974. 449p.
- SUDACHKOVA, N. E.; MILYUTINA, I. L.; SEMENOVA, G. P. Influence of water deficit on contents of carbohydrates and nitrogenous compounds in *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. tissues. **Eurasian Journal of Forest Research**, v. 4, p. 1-11, 2002.
- SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends in Plant Science**, v. 15, p. 89-97, 2010.
- TUTEJA, N.; SOPORY, S. K. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. **Plant Signaling & Behavior**, v. 3, p. 525-536, 2008.
- WARREN, C. R.; ARANDA, I.; CANO, F. J. Responses to water stress of gas exchange and metabolites in *Eucalyptus* and *Acacia* spp. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, p.1609-1629, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02357.x.
- ZANETTIE, L. V. **Efeitos da pulverização foliar com silício na tolerância de theobroma cacao L. (malvaceae) ao déficit hídrico**. 2013. 60 f.: il Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo.