

## **Tolerância e caracterização bioquímica em feijão-caupi submetido a estresse hídrico na pré-floração**

Cleberlito Fernandes Santos<sup>1</sup>, Giuseppina Pace Pereira Lima<sup>2</sup>, Luiz Balbino Morgado<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Universidade do Estado da Bahia, Departamento de Tecnologia e Ciências Sociais, CEP 48900-000, Juazeiro, Bahia, Brasil.

<sup>2</sup>Instituto de Biociências, UNESP - Univ Estadual Paulista, Campus de Botucatu, Departamento de Química e Bioquímica, C. P. 545, CEP 18618-000, Botucatu, São Paulo, Brasil.

<sup>3</sup>EMBRAPA - Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Semi-Árido, Caixa Postal 23, CEP 56300-970, Petrolina, Pernambuco, Brasil.

### **RESUMO**

A presente pesquisa visou avaliar os parâmetros bioquímicos de tolerância à seca em genótipos de feijão-caupi, sob irrigação com e sem estresse hídrico na pré-floração. Plantas de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L) Walp.) foram submetidos a tratamentos com e sem estresse hídrico na pré-floração sob irrigação e as respostas foram analisadas através de alguns parâmetros bioquímicos de tolerância à seca (prolina, proteínas, carboidratos e peroxidases). Duas classes de genótipos de feijão-caupi foram usadas, uma de ciclo intermediário: Balinha, TE 90-180-5F, BR 12 Canindé e TE 90-169-4F e outra de ciclo tardio: BR-14 Mulato, T-28, Marataoã e Vita 3. O delineamento experimental foi blocos ao acaso, com quatro repetições, em arranjo de parcelas subdivididas, onde as parcelas principais consistiram de dois regimes de irrigação e as sub-parcelas de oito genótipos de feijão-caupi. Não houve interação entre genótipos e irrigação. Nas plantas submetidas a estresse hídrico, foram verificados acúmulos de prolina e proteínas. O aminoácido prolina pode ser considerado um marcador bioquímico de estresse hídrico para os genótipos de ciclo intermediário, diferenciando-os dos genótipos de ciclo tardio.

**Palavras-chave:** prolina, peroxidase, *Vigna unguiculata*, tolerância à seca.

### **ABSTRACT**

This research study aimed to evaluate the biochemical parameters of drought tolerance in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) genotypes under irrigation with and without water stress at pre-flowering growth stage. Thus, cowpea underwent treatments with and without water stress pre-flowering under irrigation and the responses have been analyzed by some biochemical parameters of drought tolerance (proline, protein, carbohydrate and peroxidase activity). Two classes of genotypes of cowpea were used, the cycle intermediate: Balinha, TE 90-180-5F, BR Canindé 12 and TE 90-169-4F and late maturity: BR-14 Mulato, T-28, Marataoã and Vita 3. It was used a randomized block design with four replicates arranged in sub-plots, where main plots were two irrigation conditions and sub-plots were eight different cowpea genotypes. There was no interaction between genotype and irrigation. The plants under water stress showed accumulation of proline and proteins. The amino-acid prolina can be considered as a water stress biochemical marker for intermediate cycle genotypes that differentiate them from late cycle genotypes.

**Key words:** proline, peroxidase, *Vigna unguiculata*, drought tolerance.

## INTRODUÇÃO

Situações ambientais diversas, como temperaturas extremas, umidade, alta radiação luminosa e deficiência de nutrientes, podem ocasionar estresse múltiplo nas plantas (Yordanov et al., 2000). Na região semi-árida brasileira, o regime de chuvas, concentrado num período de 3 a 4 meses por ano, é marcado por forte irregularidade interanual. As temperaturas médias variam de 23°C a 27°C e a insolação anual chega a 2.800 horas. Isto determina altas taxas de evapotranspiração, configurando estresse hídrico em quase toda a região (Matallo Júnior, 2000).

Durante um estresse hídrico, a redução na disponibilidade de água para processos associados ao transporte, conduz a mudanças na concentração de muitos metabólitos, seguidas por distúrbios nos hidratos de carbono e no metabolismo de aminoácidos (Osbert et al., 1995). O estresse provoca modificações na composição das células das plantas superiores, levando em muitos casos à produção e acúmulo de substâncias osmoticamente ativas. Este processo, conhecido como osmorregulação, é um componente de grande importância no processo de tolerância à seca em várias espécies, (Subbarao et al., 2000).

Uma das características marcante de mudança nas proporções dos aminoácidos e freqüente aumento na concentração de prolina se dão por distúrbios no metabolismo das proteínas (Larcher, 2000), e pela manutenção, provável, no potencial hídrico da folha, que em contrapartida aumenta o teor deste aminoácido, no sentido de se ajustar osmoticamente e defender as plantas da desidratação (Costa, 1999).

O acúmulo de outros compostos orgânicos, encontrados no citoplasma, como os açúcares solúveis (Subbarao et al., 2000). Exemplo, deste, está em plantas sensíveis à seca, como o espinafre (*Spinacea oleracea*), que aumenta a síntese de sacarose durante o estresse hídrico (Ingram & Bartels, 1996).

Alterações na atividade de enzimas peroxidases, também ocorrem devido ao ajuste osmótico em tais condições, e que as respostas destas enzimas na regulação, podem diferir entre as espécies, cultivares, tecidos analisados, duração e intensidade do estresse, em diversas plantas (Debouba et al., 2006). Acréscimos nos níveis da atividade proteolítica, em resposta à seca, são consistentes com a idéia de que a diminuição da proteína é resultado da degradação de proteínas (Heing, 2004).

A presente pesquisa visou avaliar através de algumas características bioquímicas (prolina, carboidratos, proteína e peroxidase) a tolerância à seca de genótipos de feijão-caupi sob irrigação, com e sem estresse hídrico na pré-floração.

## MATERIAL E MÉTODOS

O espaçamento de plantio das plantas foi de 0,50m X 0,50m, em argissolo Vermelho-Amarelo Distrófico Plíntico, com uma planta por cova, sob irrigação por gotejamento e estresse hídrico de oito dias na pré-floração. Os tratos culturais foram

realizados de acordo com o manejo convencional da cultura. As linhas de irrigação, com gotejadores a cada 0,50m, foram instaladas no campo espaçadas de 1,40m, sendo uma fileira de plantas em cada lado da linha com espaçamento de 0,50m x 0,50m e uma planta por cova. Os tratamentos constaram de dois regimes de irrigação (com e sem estresse hídrico) e oito genótipos (intermediários e tardios). Para os genótipos de ciclo intermediário (TE 90-169-4F, TE 90-180-5F, BR-12 Canindé e Balinha), as lâminas totais de irrigação foram de 306mm (sem estresse hídrico), de 271mm (com estresse hídrico) e para os genótipos de ciclo tardios (Marataoã, BR-14 Mulato, Vita e T-28) foram aplicadas 325mm (sem estresse hídrico) e 271mm (sob estresse hídrico).

Foram realizadas análises de produção aos 80 dias após plantio, assim como as análises bioquímicas, no estágio de pré-floração, aos 56 e 60 dias após o plantio, através da coleta de quatro amostras de folhas completas trifoliadas (3º entrenó do ápice para baixo), de cada genótipo nas quatro repetições, contendo duas folhas frescas/amostra. As amostras foram identificadas e congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas em freezer a -80°C.

O delineamento experimental usado foi blocos ao acaso, com quatro repetições, arranjados em parcelas subdivididas, em que as parcelas principais consistiram de dois regimes de irrigação (com e sem estresse hídrico) e as subparcelas de oito genótipos, totalizando 64 unidades experimentais. Para a análise estatística dos dados do experimento, empregou-se o software SAS-LEARNING EDITION 4.1 (2006).

A colheita de grãos de feijão dos diferentes genótipos de feijão-caupi foi realizada na área útil do experimento correspondendo a 7m<sup>2</sup>, sendo o peso de grãos dividido pelo número de plantas da área útil para se obter a produção por planta (g/planta). Foram avaliados os teores de atividade da peroxidases (EC 1.11.1.7), proteínas solúveis totais, carboidratos solúveis totais, e prolina, em todos os tratamentos propostos.

Para a atividade de peroxidases (EC 1.11.1.7), a enzima foi extraída de acordo com o método de Wissemann & Lee (1980), com pequenas modificações. No sistema de reação foi utilizado o método descrito por Matsuno & Uritani (1972) com pequenas modificações: a absorbância foi medida a 470nm. A velocidade da reação foi expressa em UAE g<sup>-1</sup> min<sup>-1</sup> (UAE - unidade de atividade da enzima). As proteínas totais solúveis foram quantificadas de acordo com o método de Bradford (1976), usando como solução padrão Albumina Sérica Bovina - BSA (Sigma). A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 595nm e os resultados expressos em mg g<sup>-1</sup> MF (massa fresca).

Os açúcares solúveis totais foram determinados pelo método proposto por Yemn & Wills (1954), usando antrona. Como padrão foi utilizada a glicose e os resultados foram expressos em porcentagem de açúcares solúveis totais e a leitura foi realizada a 620nm.

A prolina foi determinada, utilizando-se o método de Bates et al. (1973), adaptado por Torello & Rice (1986). As absorbâncias obtidas (520nm) foram

comparadas com a curva padrão de prolina (Merck) e os resultados obtidos foram expressos em  $\mu\text{mol } \mu\text{g}^{-1} \text{ MF}$ .

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

Nos genótipos de ciclo tardio, o T-28 sobressaiu em produção de grãos (quadro 01), não sendo afetado pelo estresse de umidade em relação aos demais genótipos. A produção ( $\text{g planta}^{-1}$ ) foi de 27,78%, 21,05% e 12,5%, para os genótipos Vita-3, BR-14 Mulato e T-28, sob irrigação com e sem estresse hídrico na pré-floração. Nos genótipos de ciclo intermediário, houve uma redução da produção média (Tabela 1) em 23,81%, 22,73%, 19,05% e 7,70% para os genótipos Balinha, TE-90-180-5F, TE-90-169-4F e BR-12 Canindé, sob irrigação com e sem estresse hídrico na pré-floração, respectivamente.

Tabela 1. Produção de grãos de diferentes genótipos de feijão-caupi ( $\text{g planta}^{-1}$ ) sob diferentes regimes de irrigação com e sem estresse hídrico na pré-floração.

Genótipo Intermediário	Regime de irrigação		Genótipo Tardio	Regime de irrigação	
	I1	I2		I1	I2
Balinha	21	16	BR-14 Mulato	19	15
TE 90-180-5F	22	17	T-28	20	20
BR-12 Canindé	13	12	Marataoã	16	14
TE 90-169-4F	21	17	Vita 3	18	13

I1: sem estresse hídrico; I2: com estresse hídrico na pré-floração.

A ocorrência do estresse hídrico na pré-floração induziu reduções em termos de produção de grãos ( $\text{g/planta}$ ) em todos os genótipos, com exceção do T-28. Esta constatação reforça que os genótipos estudados, com exceção do T-28, podem apresentar alguns mecanismos de adaptação à seca. Esse resultado é semelhante ao descrito na literatura por Turk & Hall (1980), que observaram reduções na produção dos grãos de feijão-caupi quando o estresse hídrico foi aplicado no estágio de pré-floração.

A análise de variância (Tabela 2) para as características bioquímicas de açúcares solúveis totais, atividades de enzimas peroxidase, proteínas solúveis totais e prolina, revelou efeito significativo, pelo teste F, para atividade de peroxidases, proteínas solúveis totais e prolina, em genótipos e, para a variável prolina, em irrigação.

Os genótipos de feijão-caupi avaliados apresentaram eficientes mecanismos de tolerância à seca. Verifica-se, pelo teste de comparação de médias (Tabela 3), que para a variável açúcares totais, os genótipos de ciclo intermediário BR-12 Canindé, e TE-90-180-5F, apresentaram maior incremento nos teores, apesar de não ocorrer diferença significativa. Para a atividade de peroxidase, ocorreu maior atividade significativa nos genótipos TE-90-169 e Balinha, porém não diferiram dos genótipos TE 90-180-5F, BR-12 Canindé e Marataoã. O maior teor de proteínas ocorreu no BR 14 Mulato, diferenciando-se dos demais genótipos. Para a variável prolina, o genótipo TE 90-169-4F, demonstrou diferença significativa dos demais genótipos

estudados. Os genótipos Balinha, seguidos do BR-12 Canindé e TE-90-180-5F, apresentaram maiores teores de prolina, quando comparados aos demais genótipos (Tabela 4).

Tabela 2. Resumo da análise de variância para os parâmetros: açúcares, peroxidases, proteínas e prolina em feijão-caupi.

Fontes de variação	G. L.	Probabilidade > F*			
		Açúcares	Peroxidases	Proteínas	Prolina
Blocos	3	0,0623	0,8004	0,0276	0,0586
Irrigação	1	0,9295	0,3270	0,2849	0,0066
Blocos*Irrigação	3	0,4229	0,2387	0,3095	0,5768
Genótipos	7	0,2482	0,0010	0,0198	0,0306
Irrigação*Genótipos	7	0,5071	0,7465	0,8543	0,0512
Erro Experimental	42	-	-	-	-
Total	63	-	-	-	-
C.V. (%)		23,32	21,52	23,64	30,76

\* Nível descritivo pelo teste F; C.V = Coeficiente de Variação em porcentagem

Tabela 3. Açúcares (mg açúcar g<sup>-1</sup> MF), proteínas (mg proteína g<sup>-1</sup> MF), peroxidases (UAE g<sup>-1</sup> min<sup>-1</sup>), e prolina (µmol prolina µg<sup>-1</sup> MF) em função dos genótipos de feijão-caupi em função do regime de irrigação.

Irrigação	Açúcares*	Peroxidases*	Proteínas*	Prolina*
Irrigado (testemunha)	22,884 a	177,54 a	32,856 a	1,165 b
Estresse hídrico	22,759 a	166,17 a	35,028 a	1,452 a

\* Médias na mesma coluna, seguidas de mesma letra, não diferem entre si, pelo teste t de Student (p > 0,05).

O estresse hídrico induziu maior variação na atividade de peroxidase, no genótipo TE 90-180-5F (ciclo intermediário), com 22,5% (Figura 1). Os genótipos de ciclo tardio Marataoã, BR-14 Mulato e T-28 também mostraram variações na atividade da peroxidase. A atividade de peroxidase diminuiu sob condições de estresse hídrico, nos genótipos TE 90-169 4F e BR-12 Canindé (Figura 1).

Com exceção dos genótipos, TE 90-169-4F e BR-12 Canindé (ciclo intermediário) e Vita 3 (tardio), todos os demais apresentaram aumento da atividade da enzima com a imposição do estresse hídrico. Sob estas condições de estresse, as plantas tendem a aumentar a atividade de peroxidases e, às vezes, é a primeira enzima a ter a atividade alterada, independente do substrato utilizado ou do estresse aplicado (Siegel, 1993). A variação na atividade de peroxidase pode ser uma adaptação do tecido vegetal a esta condição (Gaspar et al., 1985).

Tabela 4. Açúcares (mg açúcar g<sup>-1</sup> MF), proteínas (mg proteína g<sup>-1</sup> MF), peroxidases (UAE g<sup>-1</sup> min<sup>-1</sup>), e prolina (μmol prolina μg<sup>-1</sup> MF), em feijão-caupi, cultivado sob diferentes regimes de irrigação, em função dos diferentes genótipos (intermediário e tardio).

<b>Genótipos intermediários</b>	<b>Açúcares*</b>	<b>Peroxidases*</b>	<b>Proteínas*</b>	<b>Prolina*</b>
TE 90 – 169 – 4F	22,786 a	186,600 a	28,767 b	1,677 a
TE 90 – 180 – 5F	24,795 a	162,800 ab	33,395 b	1,305 abc
BR 12 Canindé	26,241 a	166,250 ab	30,270 b	1,391 abc
Balinha	20,849 a	191,540 a	31,125 b	1,569 ab
<b>Genótipos tardios</b>				
Marataoã	19,079 a	169,01ab	34,242 b	1,084 c
BR 14 Mulato	23,000 a	149,440 b	44,109 a	1,115 c
Vita 3	23,153 a	111,260 c	35,196 b	1,080 c
T – 28	22,666 a	143,660 c	34,435 b	1,247 bc

\* Médias na mesma coluna, seguidas de mesma letra, não diferem entre si, pelo teste de t de Student ao nível de 0,05 de probabilidade.

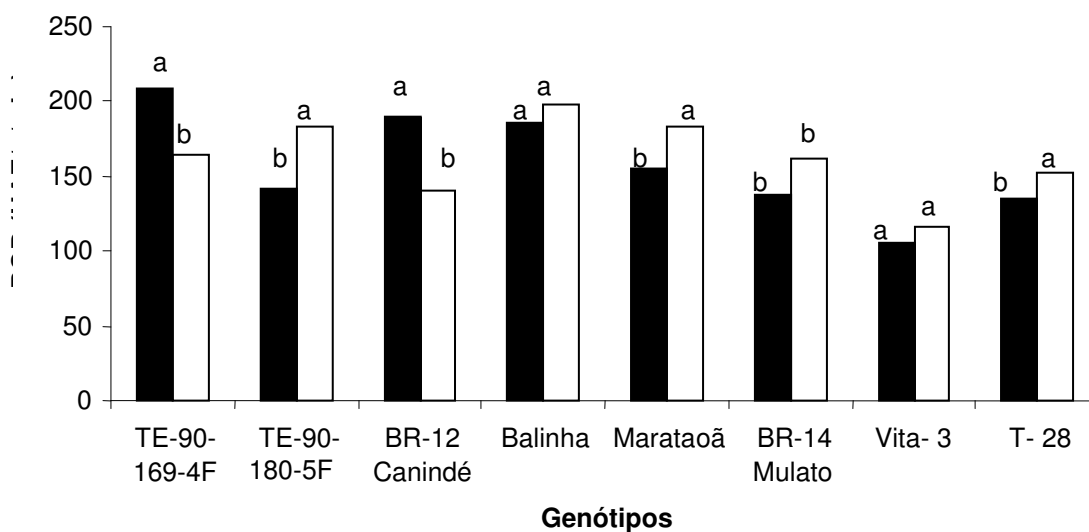


Figura 1. Atividade de peroxidases em função dos genótipos e da irrigação em genótipos de feijão-caupi irrigado durante todo o ciclo (■); Estresse hídrico na pré-floração (□)

A análise gráfica, apresentada na Figura 2, revelou que a irrigação durante todo o ciclo da cultura (plantas sem estresse hídrico), comparado de plantas com estresse hídrico na pré-floração, induziu maiores variações nos teores de proteínas solúveis nos genótipos Balinha, Marataoã, BR-14 Mulato e BR-12 Canindé. No genótipo TE 90-180-5F ocorreu o contrário, menores teores de proteínas, sob tratamento de estresse hídrico, enquanto que nos genótipos TE 90-169-4F e Vita-3, a variação foi praticamente igual para ambos os tratamentos.

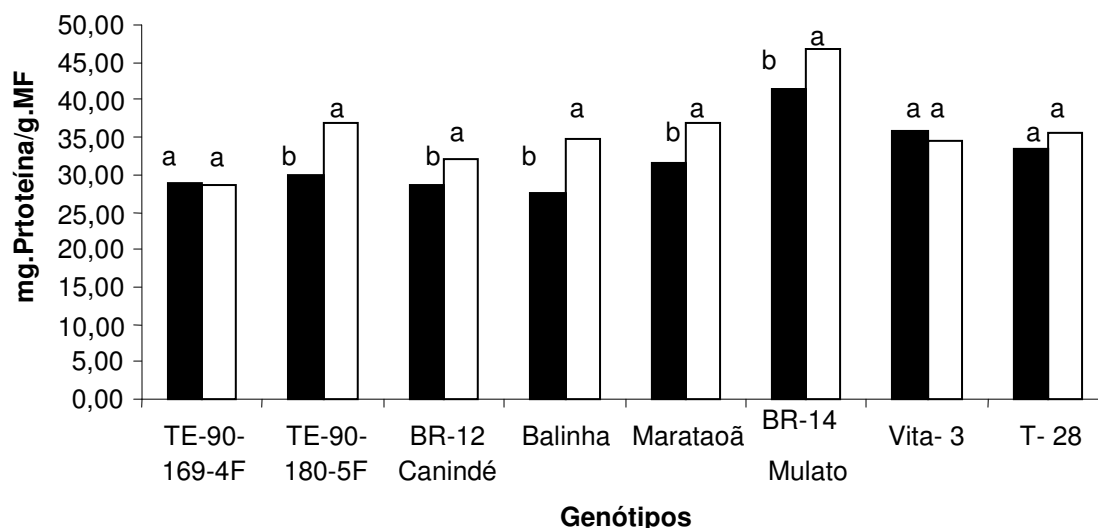


Figura 2. Teores de proteínas totais solúveis em função dos genótipos e da irrigação em genótipos de feijão-caupi irrigado durante todo o ciclo (■); Estresse hídrico na pré-floração (□).

O aumento de proteínas observado em alguns genótipos (TE-90-180-5F, BR-12 Canindé, Balinha, Marataoã, BR-14 Mulato e T-28) após serem submetidos ao estresse hídrico, quando comparados os tratamentos sem estresse hídrico, pode caracterizar uma alteração do potencial osmótico da célula, para evitar a perda de água para o meio. O estresse hídrico pode produzir efeitos no metabolismo das plantas, levando a um acúmulo ou perda de metabólitos como carboidratos, ácidos orgânicos, ácido abscísico (ABA) e aminoácidos, além de alterar a atividade de enzimas e síntese de proteínas (Maranville & Paulsen, 1970). O acúmulo de metabólitos em plantas sob déficit hídrico é conhecido como ajustamento osmótico, que proporciona à planta a diminuição do potencial osmótico mediante um aumento líquido nos solutos intracelular (Chaves, 1991). Esse ajustamento pode auxiliar a planta a manter o turgor, sustentando, dessa maneira a alongação celular e expansão de regiões de crescimento com o desenvolvimento do déficit (Morgan, 1984; Premachandra et al., 1992).

Nos genótipos TE 90-180-5F, TE 90-169-4F, T-28 houve aumento nos teores de carboidratos, sob estresse hídrico, em 33,82%, 13,81%, 13,50%, 6,48% e 3,82%, respectivamente, podendo ser uma resposta bioquímica ao estresse hídrico, enquanto que nos genótipos Balinha e BR-12 Canindé não ocorreram variações nos teores de açúcares (Figura 3).

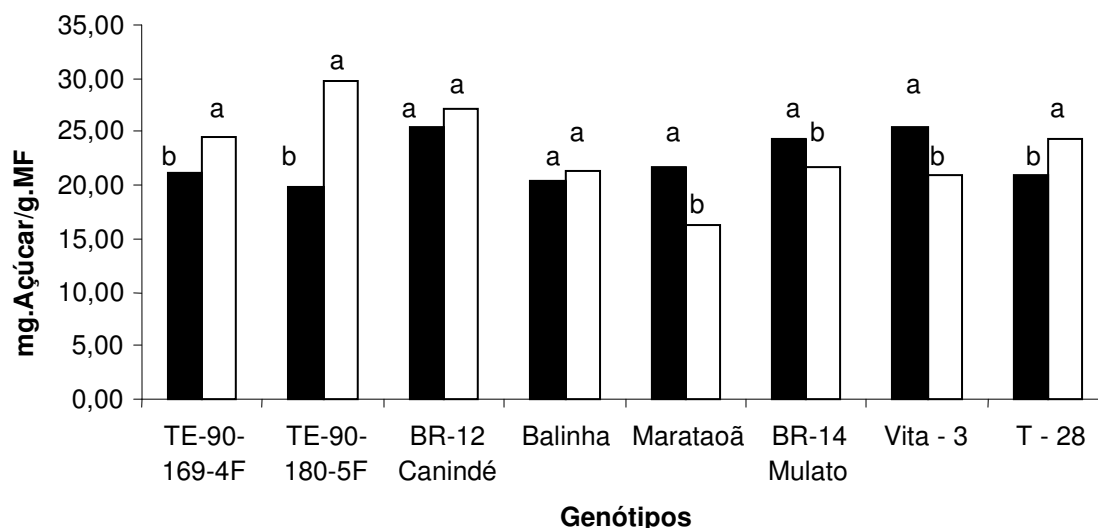


Figura 3. Teores de açúcares solúveis totais em função dos genótipos e da irrigação, irrigação, em genótipos de feijão-caupi irrigado durante todo o ciclo (■); Estresse hídrico na pré-floração (□).

O aumento observado nos diferentes genótipos pode ser atribuído à indução do ajustamento osmótico causado, provavelmente, pelo declínio na atividade hidrolítica da sacarose sintetase, associada ou não, com a degradação do amido, pelo aumento de atividades da amilase invertase ácida (Keller et al., 1993). Em virtude do efeito da seca o amido é degradado nos tecidos que o acumulam; a redução na quantidade de amido é uma consequência da atividade da amilase, sendo acompanhada por um aumento da quantidade de açúcares solúveis redutores. Na maioria das plantas, a sacarose é o principal açúcar exportado dos locais de síntese (folhas) para as regiões de consumo (caule, gemas vegetativas, raízes e órgãos reprodutivos) onde será utilizada para o crescimento e/ou armazenamento. As hexoses liberadas a partir da hidrólise de sacarose podem ser utilizadas em processos anabólicos ou catabólicos e também fornecendo açúcares redutores para o processo de ajustamento osmótico (Chaves Filho & Stacciarini-Seraphin, 2001). O aumento no teor de carboidratos solúveis totais foi observado também por Irigoyen et al. (1992) em folhas de alfafa (*Medicago sativa*) como resposta ao estresse hídrico.

Em relação ao aminoácido prolina (Figura 04), os genótipos intermediários, quando submetidos ao estresse hídrico apresentaram concentrações superiores às dos genótipos tardios, sobretudo em TE 90-169-4F, seguido do Balinha, BR-12, Canindé e TE 90-180-5F. Observa-se decréscimos pouco relevantes nos genótipos de ciclo tardio, sob os tratamentos de irrigação durante todo o ciclo e sob estresse hídrico, com exceção do Marataoã.



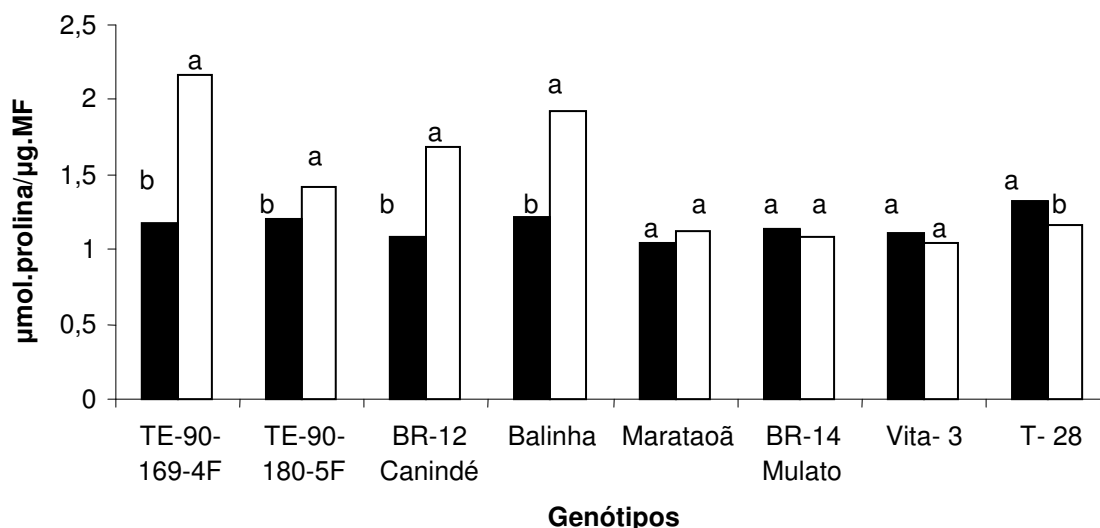


Figura 04. Teores de prolina em função dos genótipos e da irrigação, em genótipos de feijão-caupi irrigado durante todo o ciclo (■); Estresse hídrico na pré-floração (□)

Os genótipos de ciclo intermediário TE-90-169-4F, Balinha, BR-12 Canindé e TE-90-180-5F revelaram maiores variações no conteúdo de prolina, quando submetidos ao estresse hídrico, variando de 1,214  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MF}$ , 1,188  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MF}$ , 1,088  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MF}$  e 1,20  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MF}$  sob irrigação (sem estresse hídrico), para 1,924  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MF}$ , 2,167  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MF}$ , 1,693  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MF}$  e 1,42  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MF}$  (com estresse hídrico), resultando em aumentos de 45,18%, 36,90%, 35,73% e 15,50%, respectivamente. Estes resultados estão de acordo com Castro et al. (2007), os quais encontraram aumento de 220,53% de prolina sob estresse hídrico (09 dias) em folhas de Teca (*Tectona grandis* L.f) e com o trabalho de Lazcano-Ferrat & Lovat (1999), que obtiveram aumento nos teores deste soluto em feijão *Phaseolus vulgaris*. A síntese de osmólitos, incluindo prolina, é amplamente usada por plantas para estabilizar as membranas e manter a conformação de proteínas sob baixo potencial água (Efeoğlu et al., 2008). A síntese e acúmulo de osmólitos varia entre espécies vegetais, assim como em diferentes cultivares da mesma espécie. A prolina é também conhecida por estar envolvida em reduzir danos nos tilacóides das membranas, agindo como um eliminador de radicais livres, como oxigênio singleto (Reddy et al., 2004).

## CONCLUSÕES

O aminoácido prolina pode ser considerado um osmorregulador bioquímico de estresse hídrico para os genótipos de ciclo intermediário, diferenciando-os dos genótipos de ciclo tardio.

## REFERÊNCIAS

- Bates, L.S. ; Waldren, R.P., Teare, I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, v.39, p.205-207, 1973.
- Bradford, M.M. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, v.72, p.248-254, 1976.
- Castro, D. da S.; Santos, A, O. dos Santos, Lobato, A. K. da S.; Gouvea, D. S.; Neto, C. F.O; Cunha, R. L. M.; Costa, R. C. L. Concentrações de Prolina e Carboidratos Solúveis Totais em Folhas de Teca (*Tectona grandis*) Submetida ao Estresse Hídrico. *Revista Brasileira de Biociências*, v.5, supl. 2, p. 921-923, jul. 2007.
- Chaves, M.M. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, v.42, n.234, p.1-16, 1991.
- Chaves Filho, J.T.; Stacciarini-Seraphin, E. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. *Revista Brasileira de Botânica*, v.24, p.199-204, 2001.
- Costa, R.C.L. Assimilação de Nitrogênio e Ajustamento Osmótico em Plantas Noduladas de Feijão-de-corda [*Vigna unguiculata* (L.) Walp] Submetidas ao Estresse Hídrico. Tese de doutorado. UFC/DBBM, março. 1999.
- Debouba, M.; Gouia, H.; Suzuki, A.; Ghorbel, M.H. NaCl stress effects on enzymes involved in nitrogen assimilation pathway in tomato "*Lycopersicon esculentum*" seedlings. *Journal of Plant Physiology*, v.163, p.1247-1258, 2006.
- Efeoğlu, B.; Ekmekçi, Y.; Çiçek, N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany*, doi. 10.1016/j.sajb.2008.06.005., 2008.
- Gaspar, T.; Penel, C.; Castillo, F.J.; Greppin, H.A. A two step control of basic and acid peroxidase and its significance for growth and development. *Physiologia Plantarum*, v.64, p.418-423, 1985.
- Hieng B.; Kristina U.; Jelka S.V; Marjetka K. Different classes of proteases are involved in the response to drought of *Phaseolus vulgaris* L. cultivars differing in sensitivity. *Journal of Plant Physiology*, v.161, p.519-530, 2004.
- Ingran, J., Bartels, D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.47, p.377-403, 1996.
- Irigoyen, J.J.; Emerich, D.W.; Sánchez-Díaz, M. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiologia Plantarum* v.84, p.55-60, 1992.
- Keller F.; Ludlow MM. Carbohydrates metabolism in drought-stressed leaves of pigeonpea (*Cajanus cajan* L.). *Journal of Experimental Botany*, v.44, p.1351-1359, 1993.
- Kigel, J.; Daton, A. Effects of different durations of water with-holding on regrowth potential and nonstructural carbohydrate content in Rhodes grass. *Australian Journal Plant Physiology*, v.9, p.113-120, 1982.
- Larcher, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: RiMa, 2000. 531p
- Lazcano-Ferrat, I.; Lovatt, C. J. Relationship between relative water content, nitrogen pools, and growth of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray during water deficit. *Crop Science*, v.39, p.467-475, 1999.
- Maranville, J.E.; Paulsen, G.M. Alteration of carbohydrate composition of corn (*Zea mays* L.) seedlings during moisture stress. *Agronomy Journal*, v.62, p.605-608, 1970.
- Matsuno, H; Uritani, I. Physiological behavior of peroxidase isozymes in sweet potato root tissue injured by cutting or with black rot. *Plant and Cell Physiology*, Tokio, v.13, p.1091-1101, 1972.

- Matallo Júnior, H. A desertificação no Brasil. In: OLIVEIRA, T. S. de et al. (Eds.) Agricultura, sustentabilidade e o semi-árido. Fortaleza: UFC, p. 89-113, 2000.
- Morgan, J.M. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annual Review of Plant Physiology, v.35, p.299-319, 1984.
- Osbert, J.S., Geoffrey, B., Whitehead, D.S., Buchan, D. Physiological response to water stress and water logging in *Nothofagus* species. Tree Physiology, v.15, p.629-638, 1995.
- Premachandra, G.S.; Saneoka, H.; Fugita, K.; Ogata, S. Osmotic adjustment and stomatal response to water deficits in maize. Journal of Experimental Botany, v.43, n.256, p.1451-1456. 1992.
- Roy-Macauley, H.; Zuily-Fodil, Y.; Kidric, M.; Pham Thi, A. T. & Vieira Da Silva, J. Effects of drought stress on proteolytic activities in *Phaseolus* and *Vigna* leaves from sensitive and resistant plants. Physiologia Plantarum., v.85, p.90- 96, 1992.
- SAS – Statistical Analysis System Institute. Procedure guide personal compute edition 4.1, Inst. Cary, NC., USA-LEARNING, 2006.
- Siegel, B.Z. Plant peroxidases: an organism perspective. Plant Growth Regulation, v.12, p.303-312, 1993.
- Silva, S.; Soares, A.M.; Oliveira, L.E.M.; Magalhães, P.C. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidas à deficiência hídrica. Ciência e Agrotecnologia., v.25, n.1, p. 124-133, 2001
- Silveira, J. A. G.; Costa, R. C. L.; Viegas, R. A.; Oliveira, J. T. A.; Figueiredo, M. V. B. N. Compound accumulation and carbohydrate shortage on N<sub>2</sub> fixation in drought stressed and rewatered cowpea plants. Spanish Journal of Agricultural Research, v.3. n.1, p.65-75, 2003.
- Subbarao, G.V.; Chauhan, Y.S.; Johansen, C. Patterns of osmotic adjustment in pigeonpea — its importance as a mechanism of drought resistance. European Journal of Agronomy, v. 12, p. 239-249, 2000.
- Torello, W.A.; Rice, L. A. Effects of NaCl stress on proline and cation accumulation in salt sensitive tolerance turfgrass. Plant and soil, v.93, p.241-247, 1986.
- Turk, K.J. ; Hall, A.E. Drought adaptation of cowpea. I. influence of drought on seed yield. Agronomy Journal, v.72, p.413-420, 1980.
- Wisseemann, K. W.; Lee, C. Y. Polyphenoloxidase activity during grape maturation and wine production. American Journal of Enology and Viticulture, n.31, p.206-211, 1980.
- Yemn, E. W.; Wills. A. J. The estimation of carbohydrate in plant extracts by anthrone. The Biochemical Journal, v.57, p.508-514, 1954
- Yordanov, I.; Velikova, V.; Tsonev, T. Plant response to drought, acclimation, and stress tolerance. Photosynthetica, v.38, p.171-186, 2000.



Naturalia – eISSN:2177-0727 - ISSN: 0101-1944 - UNESP, Rio Claro, SP, Brasil  
 Licenciada sob [Licença Creative Commons](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)