



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE-UFAC
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA, INOVAÇÃO
E TECNOLOGIA PARA A AMAZÔNIA - CITA



ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS E ANATÔMICAS EM *Uncaria*
***guianensis* SOB DÉFICIT HÍDRICO**

ADEVÂNIA DA SILVA SOUZA AMIN

RIO BRANCO - AC

AGOSTO / 2021

ADEVÂNIA DA SILVA SOUZA AMIN

**ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS E ANATÔMICAS EM *Uncaria
guianensis* SOB DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência, Inovação e Tecnologia para a Amazônia, Universidade Federal do Acre, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciência, Inovação e Tecnologia para a Amazônia.

Orientador: DR. FREDERICO HENRIQUE DA SILVA COSTA

RIO BRANCO - AC

AGOSTO / 2021

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da UFAC

A517a Amin, Adevânia da Silva Souza, 1993- .
Alterações fisiológicas e anatômicas em *Uncaria guianensis* sob déficit hídrico /
Adevânia da Silva Souza Amin. – 2021.
87f. ; 30 cm.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Acre, Programa de Pós-Graduação
em Ciência, Inovação e Tecnologia da Amazônia, Mestrado em Ciências e Inovação
Tecnológica. Rio Branco, Acre, 2021.

Orientação: Prof. Dr. Frederico Henrique da Silva Costa.
Inclui referências e apêndice.

1. *Uncaria guianensis*. 2. Estresse hídrico. 3. Parâmetros fisiológicos. 4. Plasticidade
anatômica. I. Costa, Frederico Henrique da Silva (orientador). II. Universidade Federal do
Acre. CITA. III. Título.

CDD: 509

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE-UFAC
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA, INOVAÇÃO E
TECNOLOGIA PARA A AMAZÔNIA - CITA

BANCA EXAMINADORA



Dr. Frederico Henrique da Silva Costa
Universidade Federal do Acre - UFAC



Dr. Evaristo Mauro de Castro
Universidade Federal de Lavras - UFLA



Dr. Marcio de Oliveira Martins
Universidade Federal do Acre - UFAC

Aos meus pais, Vitorino Gomes de Souza e Beatriz Inácio da Silva, aos meus irmãos, pelos ensinamentos, amor, apoio incondicional em toda trajetória percorrida. Ao meu esposo, Wesley Barros Amin, pela paciência, companheirismo, amor, compreensão e dedicação.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me conceder a dádiva da vida, saúde, disposição e sabedoria para alcançar meus objetivos.

À Universidade Federal do Acre, em especial ao Programa de Pós-graduação em Ciência, Inovação e Tecnologia para a Amazônia, pela oportunidade de realizar esse trabalho.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa.

Ao meu orientador Professor Dr. Frederico Henrique da Silva Costa pela orientação, ensinamentos, direcionamentos e conhecimentos transmitidos.

Aos professores do PPGCITA/UFAC pelos ensinamentos e conhecimentos científicos transmitidos.

Aos membros da banca de defesa, Dr. Marcio de Oliveira Martins e Dr. Evaristo Mauro de Castro, pelas valiosas contribuições neste trabalho.

Aos colegas do curso de mestrado e doutorado do PPGPV/UFAC pela amizade, companheirismo e partilha dos conhecimentos.

Aos colegas do Laboratório de Biotecnologia e Anatomia Vegetal da UFAC pela valiosa ajuda, amizade e companheirismo nas atividades de casa de vegetação e de laboratório.

A minha família e amigos, por todo amor, apoio e por estarem sempre presentes em todos os momentos da minha vida me incentivando sempre.

Ao meu esposo Wesley, pelo seu amor, carinho, alegria, paciência, ajuda, compreensão e por ter me tornado uma pessoa muito melhor. Te amo!

E a todos, que mesmo de forma indireta contribuíram para que fosse possível a realização dessa etapa na minha vida.

RESUMO

Entre os fatores abióticos, o estresse hídrico é considerado o fator mais limitante à produção vegetal, que impacta significativamente a reprodução, desenvolvimento e sobrevivência. Sendo assim, a compreensão do comportamento da planta ao fator estressante é necessária, não havendo informações científicas sobre as estratégias fisiológicas e anatômicas de *Uncaria guianensis* em resposta ao déficit hídrico. Objetivou-se neste estudo, avaliar as alterações fisiológicas e anatômicas em *Uncaria guianensis* sob déficit hídrico. O experimento foi conduzido em ambiente de casa de vegetação e disposto em delineamento inteiramente casualizado, com quatro tratamentos hídricos (100%, 75%, 50%, e 25% da capacidade de campo) e nove repetições. As plantas utilizadas foram propagadas *in vitro* a partir da germinação de sementes, e após 65 dias de aclimatização foram transferidas para vasos plásticos com capacidade de 5 litros, preenchidos com a mistura de substrato comercial e areia lavada (1:1 v/v). Medidas de trocas gasosas foram realizadas semanalmente, e as avaliações de crescimento, fluorescência da clorofila *a*, alterações anatômicas e de massa seca obtidas ao final do período experimental. Aos 22 dias de imposição dos tratamentos hídricos, plantas cultivadas sob menor disponibilidade de água reduziram a fotossíntese líquida (*A*), condutância estomática (g_s), o crescimento e a massa seca. A eficiência quântica atual ($\Delta F/F_m'$) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) também foram reduzidas em plantas sob 50% e 25% da capacidade de campo. Para a eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) não foi constatada influência ($p < 0.05$) dos tratamentos. *U. guianensis* apresentou alterações na anatomia radicular e folhas em condições de seca e maior translocação de biomassa vegetal em plantas cultivadas sob baixa disponibilidade hídrica. A seca aumentou a proporção do cilindro vascular, mas reduziu a espessura do parênquima paliçádico e lacunoso, espessura do limbo foliar, número do parênquima paliçádico, o número e o diâmetro dos vasos do xilema no cilindro vascular.

Palavra-chave: *Uncaria guianensis*; Estresse hídrico; Parâmetros fisiológicos; Plasticidade anatômica.

ABSTRACT

Among the abiotic factors, water stress is considered the most limiting factor to plant production, which significantly impacts reproduction, development and survival. Thus, understanding the behavior of the plant to the stress factor becomes necessary, once there is no scientific information on the physiological and anatomical strategies of *Uncaria guianensis* in response to water deficit. The aim of this study was to assess the physiological and anatomical changes in *Uncaria guianensis* under water deficit. The experiment was carried out in a greenhouse environment and arranged in a completely randomized design, with four water treatments (100%, 75%, 50%, and 25% of field capacity) and nine replications. The plants were propagated *in vitro* from seed germination, and after 65 days of acclimatization, they were transferred to plastic pots with a capacity of 5 liters, filled with a mixture of commercial substrate and washed sand (1:1 v/v). Gas exchange measurements were performed weekly, and growth, chlorophyll a fluorescence, anatomy and dry mass assessments were obtained at the end of the experimental period. At 22 days of imposition of water treatments, plants cultivated under lower water availability had a significant reduction in net photosynthesis (A), stomatal conductance (gs) and growth. Quantum actual efficiency ($\Delta F/F_m'$) and electron transport rate (ETR) were also reduced in plants under 50% and 25% of field capacity. For the potential quantum efficiency of PSII (F_v/F_m) there was no influence ($p < 0.05$) of the treatments. *U. guianensis* showed changes in root and leaf anatomy under drought conditions and greater translocation of plant biomass in plants grown under low water availability. Drought increased the proportion of the vascular cylinder, but reduced the thickness of the palisade and spongy parenchyma, leaf blade thickness, number of the palisade parenchyma, the number and diameter of the xylem vessels in the vascular cylinder.

Keyword: *Uncaria guianensis*; Water stress; Physiological parameters; Anatomical plasticity.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Aspectos morfológicos de órgãos vegetativos e reprodutivo de <i>U. guianensis</i> (Aubl.) J. F. Gmel, (BERNAL, 2015).....	14
Figura 2 - Médias diárias de temperatura, umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor observados durante o período de imposição dos regimes hídricos, Rio Branco, Acre.....	25
Figura 3 - Aspecto visual de plantas de <i>U. guianensis</i> em função da disponibilidade hídrica, aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.....	30
Figura 4 - Número de folhas (A), de brotações (B), altura e diâmetro do caule (C) e número de folhas senescentes (D) de plantas de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.....	31
Figura 5 - Fotossíntese líquida (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e pressão parcial de CO ₂ (D) de plantas de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.....	33
Figura 6 - Quenching fotoquímico (A) e não-fotoquímico (B) e taxa de transporte de elétrons (C) de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo após 22 dias de tratamento, Rio Branco, Acre.....	35
Figura 7 - Eficiência quântica efetiva (A) e potencial (B) de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.....	37
Figura 8 - Eficiência do uso de água (A) e de carboxilação (B) de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.....	38
Figura 9 - Conteúdo relativo de água (A) e dano de membrana (B) plantassem tecido foliar de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre	39
Figura 10 - Conteúdo de clorofila <i>a</i> e <i>b</i> (A), relação clorofila <i>a/b</i> (B), clorofila total (C) e carotenoide (D) plantassem folhas de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.....	41

Figura 11 - Massas secas das folhas (A), do colmo (B), das raízes (C) e total (D) de plantas de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.....	42
Figura 12 - Relação raiz/parte aérea (A) e alocação de biomassa (B) de plantas de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias da imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.....	44
Figura 13 - Secções transversais de folhas de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.....	45
Figura 14 - Vista paradérmica da face abaxial da epiderme de folhas de <i>U. guianensis</i> cultivadas sob diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.....	48
Figura 15 - Secções transversais da estrutura secundária da raiz de <i>U. guianensis</i> , cultivadas sob diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.....	51

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Parâmetros anatômicos foliares de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.....47
- Tabela 2 - Número de estômatos (NE), de células epidérmicas (NCE), e densidade estomática (DE) da face abaxial da epiderme em folhas de *U. guianensis* submetidas a diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre..... 50
- Tabela 3 - Parâmetros anatômicos da raiz *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.....52

LISTA DE APÊNDICES

- APÊNDICE A - Resumo da análise de variância de regressão para número de folhas (NF), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), número de brotações (NB) e número de folhas senescentes (NS) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.....81
- APÊNDICE B - Resumo da análise de variância de regressão para massas secas da folha (MSF), do colmo (MSC), das raízes (MSR) e total (MST) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.....81
- APÊNDICE C - Resumo da análise de variância de regressão para alocação de biomassa na folha (BF), no caule (BC), na raiz (BR), e relação raiz parte aérea (RRPA) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.....81
- APÊNDICE D - Resumo da análise de variância de regressão para dano de membrana (DM), conteúdo relativo de água (CRA), clorofilas: a (Chl *a*), b (Chl *b*), total (Chl *t*), relação clorofila a/b (Chl *a/b*) e carotenoide (Car) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.....82
- APÊNDICE E - Resumo da análise de variância para fotossíntese líquida (PN), condutância estomática (gs), transpiração (E) e pressão parcial de CO₂ (C_i) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo.82
- APÊNDICE F - Resumo da análise de variância de regressão para eficiência quântica efetiva ($\Delta F/F_m'$), eficiência quântica máxima (F_v/F_m), quenching fotoquímico (qP), quenching não fotoquímico (NPQ), taxa aparente de transporte de elétrons (ETR), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência de carboxilação (EC) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo.....82
- APÊNDICE G - Resumo da análise de variância para anatomia foliar e da face abaxial da epiderme em folhas de *U. guianensis* submetidas a diferentes capacidades de campo.....83
- APÊNDICE H - Resumo da análise de variância de regressão para anatomia da raiz de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.....83

LISTA DE ABREVIATURAS

P_N - Fotossíntese líquida

C_i - Concentração Intercelular de CO₂

E - Transpiração foliar

EC - Eficiência de Carboxilação

ETR - Taxa de transferência de elétrons no PSII

EUA - Eficiência de Uso da Água

g_s - Condutância estomática

P_N - Fotossíntese Líquida

PSII - Fotossistema II

qP - Quenching Fotoquímico

NPQ - Dissipação não fotoquímica

$\Delta F/F_m'$ - Rendimento quântico efetivo do fotossistema II

F_v/f_m - Rendimento quântico máximo do fotossistema II

IRGA: Analisador de gás infravermelho

EROs - Espécies reativas de oxigênio

Chl - Clorofila

DM - Dano de membrana

CRA - Conteúdo relativo de água

AD - Face adaxial da epiderme

AB - Face abaxial da epiderme

EI - Espaço intercelular

FV - Feixe vascular

PP - Parênquima paliçádico

PL - Parênquima lacunoso

DR- Drusa

PC - Parede celular

CE - Células epidérmicas

AVC - Área do cilindro vascular

AC - Área do córtex

AVX - Área do metaxilema

DVX - Diâmetro do metaxilema

PXVC - Proporção do xilema no cilindro vascular

PCV - Proporção do cilindro vascular

PC - Proporção do córtex

CG - Células-guarda

EP - Epiderme

CV - Câmbio vascular

XI - Xilema

FL - Floema

CO - Córtex

ME - Medula

A - Área do estômato

DPE - Diâmetro polar do poro estomático

ABA - Ácido abscísico

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	11
2. REVISÃO DE LITERATURA	13
2.1 FAMÍLIA RUBIACEAE	13
2.2 ESPÉCIE <i>Uncaria guianensis</i>	13
2.3 ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS	16
2.3.1 RESPOSTAS DAS PLANTAS AO DÉFICIT HÍDRICO.....	18
2.3.2 ANATOMIA DE PLANTAS SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO	21
3. MATERIAL E MÉTODOS	24
3.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS	24
3.2 TROCAS GASOSAS	26
3.3 ANÁLISE DA FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA <i>a</i>	26
3.4 CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA (CRA) E DANO DE MEMBRANA (DM)	27
3.5 TEORES DE CLOROFILAS E CAROTENOIDES	27
3.6 VARIÁVEIS DE CRESCIMENTO	28
3.7 ANÁLISES ANATÔMICAS	28
3.8 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	29
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	30
5. CONCLUSÕES	54
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55
APÊNDICES	81

1. INTRODUÇÃO

Na natureza, a intensidade e a distribuição das chuvas definem o regime hídrico, influenciando o crescimento e a produtividade das plantas bem como a distribuição das populações e a diversidade vegetal nos ecossistemas (FAN; NEUMANN, 2004; CRAMER et al., 2011; ZHU, 2016). Condicionadas às mudanças climáticas ambientais, as plantas sofrem alterações fisiológicas, anatômicas ou modificações estruturais para se adaptarem e se aclimatarem aos estresses abióticos que podem ser definidos como qualquer alteração dentro do habitat natural da planta (GONDIM; CAVALCANTE; BELTRAO, 2010; REDMAN et al., 2011).

A compreensão do comportamento das plantas sob condições de estresse hídrico se faz necessária, as mudanças climáticas podem reduzir a disponibilidade hídrica para muitas regiões do planeta (KIM; VAN IERSEL; BURNETT, 2011). Mecanismos morfofisiológicos como fotossíntese, senescência e abscisão foliar são severamente afetados no caso de ocorrência repentina de falta de água, enquanto que sua ocorrência gradual ou no início do ciclo promove a rápida adaptação das plantas (COSTA et al., 2015). Isso porque, quando a planta é submetida a condições de reduzida disponibilidade hídrica, algumas de suas funções vitais podem ser comprometidas e, para sobreviver, respostas adaptativas são desencadeadas para modular sua plasticidade e possibilitar que resista a longos períodos de seca (PINZÓN-TORRES; SCHIAVINATO, 2008).

Sob déficit hídrico, ocorre o fechamento estomático, processo que leva à redução da perda de água pela transpiração, mas por sua vez, reduz a assimilação de CO₂ e nutrientes, alterando a fotossíntese e o metabolismo em geral (BASU et al., 2016). Para além disso, o déficit hídrico tem impacto direto no processo fotossintético, o que inclui redução da taxa de transporte de elétrons através do PSII e alterações metabólicas do ciclo de Calvin-Benson (GOLLACK; MOHAN; PROBST, 2014; DUBOIS; INZÉ, 2020). A deficiência hídrica também reduz a área foliar, o tamanho do caule e a formação do sistema radicular. Como consequência, as relações hídricas da planta são alteradas, com redução da eficiência do uso da água (ANJUM et al., 2011; KUMAR et al., 2018).

Além disso, o estresse hídrico está associado a alterações na anatomia foliar, como diminuição do tamanho de estômatos, que são estruturas fundamentais para a vida das plantas, quando em condições normais de cultivo, é por eles que ocorre toda a troca gasosa (LISAR et al., 2012). Assim, qualquer variação no número ou no tamanho destes pode acarretar uma maior ou menor eficiência da planta quanto à taxa fotossintética (SUN et al., 1996). Sendo assim, faz-

se necessário estudos para melhor compreensão do comportamento da espécie vegetal em condições de déficit hídrico e quais estratégias podem ser responsáveis por aumentar sua capacidade de sobrevivência (YU et al., 2013).

A família Rubiaceae representa a quarta maior constituinte do grupo das Angiospermas (CONSOLARO, 2008), com cerca de 650 gêneros e 13.000 espécies, distribuídas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do mundo, com alguns representantes nas regiões temperadas e frias da Europa (CONSERVA; JESU, 2012). Em geral, necessitam de temperaturas entre 17 a 25,7 °C e precipitação pluviométrica de 1200 a 6000 mm para seu desenvolvimento (ZEVALLOS; TOMAZELLO, 2006). No Brasil, ocorrem cerca de 120 gêneros e 2000 espécies, com representação significativa da flora brasileira, em várias formações naturais (MARGALHO; ROCHA; SECCO, 2009; MORAES et al., 2020).

Dentre elas se destaca a espécie *Uncaria guianensis* (Aublet) Gmel., conhecida como unha de gato, encontradas principalmente na floresta amazônica e em outras regiões de clima tropical nas Américas do Sul e Central (AQUINO et al., 1997; SILVA et al., 2015). Seu uso tem se tornado bastante difundido devido às suas propriedades fitoterápicas como, anti-inflamatórias e imuno-estimulatórias, além de atividades anticancerígenas e antioxidantes (PEREIRA, 2013; HONÓRIO; BERTONI; PEREIRA, et al., 2016; LI et al., 2020).

Diante do exposto, torna-se necessário compreender as respostas da planta quando submetida à diferentes regimes hídricos, bem como, os mecanismos envolvidos na tolerância ao déficit hídrico. Portanto, esse trabalho teve como objetivo principal avaliar as alterações fisiológicas e anatômicas em *Uncaria guianensis* sob déficit hídrico.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 FAMÍLIA RUBIACEAE

A família Rubiaceae, composta por mais de 13.000 espécies e 611 gêneros com valor medicinal incomensurável, é um componente crucial da flora tropical e subtropical, embora algumas se distribuam na zona temperada Norte (QIN, et al., 2020). Em 1988, estava dividida em quatro subfamílias: *Cinchonoideae*, *Ixoroideae*, *Anthirheoideae* e *Rubioideae*, e posteriormente, no ano de 2009 passou a compor apenas três: *Cinchonoideae*, *Ixoroideae* e *Rubioideae* (BREMER, 1996; CONSOLARO, 2008; DELPRETE; JARDIM, 2012; MORAES et al., 2020).

São plantas distribuídas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do mundo, com alguns representantes nas regiões temperadas e frias da Europa (CONSERVA; JESU, 2012; VARGAS; DA SILVA MARTINS, 2020). No Brasil, ocorrem cerca de 126 gêneros e 2000 espécies, e corresponde a uma das principais famílias da flora e importante elemento em quase todas as formações naturais ((MARGALHO; ROCHA; SECCO, 2009).

O gênero *Uncaria* (Rubiaceae) é representado por cerca de 60 espécies (GENTRY, 1993), distribuídas principalmente na África e Ásia (OBREGÓN, 1995). No entanto, apenas *Uncaria guianensis* e *U. tomentosa* ocorrem em amplas áreas da Amazônia brasileira e demais países da América Central (Guatemala, Belize, Honduras, El Salvador, Nicarágua, Costa Rica, Panamá) e do Sul (Colômbia, Venezuela, Guiana, Equador, Peru e Bolívia), indicadas como seu centro de origem (ZEVALLOS; LOMBARDI; BERNAL et al., 2000). Este gênero integra a tribo *Coptosapelteae* (LAUS, 2004), mais especificamente a subtribo *Mitragyninae* (KEPLINGER et al., 1999), a subfamília *Cinchonoideae* (MUR et al., 2002).

Além disso, a família Rubiaceae possui extensos valores de desenvolvimento em ornamentais, madeireiras, comestíveis, tinturas e perfumes. Por exemplo, *Uncaria gambir*, *Calycophyllum chinensis* são fontes de madeira e *Gardinea* spp., é fonte de perfumes e objetos decorativos (MORAES et al., 2020).

2.2 ESPÉCIE *Uncaria guianensis*

A identificação taxonômica atual do gênero é atribuída principalmente a duas pessoas (TURNER, 2018), George Darby Haviland que adicionou *Uncaria* spp. em sua modificação da família Rubiaceae no final do século XIX (HAVILAND, 1897), e Colin Ernest Ridsdale que publicou uma revisão de *Uncaria* há 51 anos (RIDSDALE, 1978). Hoje, a classificação segue:

Divisão: Magnoliophyta; Classe: Magnoliopsida; Subclasse: Asteridae; Ordem: Rubiales; Família: Rubiaceae; Gênero: *Uncaria*.

A espécie *Uncaria guianensis* foi identificada em 1775 nas Guianas como *Ouroparia guianensis* (Aubl.) e após 20 anos foi modificada para *Uncaria guianensis* (VILCHES, 1997). A divulgação científica é atribuída ao professor Arturo Brell, quando se interessou pela cultura indígena em 1930 e compartilhou com o etnologista Klaus Keplinger e Luis Oscar Schuler, em 1960, dando início a produção de medicamentos fitoterápicos (VALENTE, 2006; SANDOVAL et al., 2012).

O nome unha de gato é devido à presença de folhas modificadas em forma de espinhos ou ganchos. A espécie trepadeira lenhosa pode alcançar de 5 a 10 metros de altura, com diâmetro entre 4 a 15 cm na base (CABIESES, 1997). As plantas possuem folhas simples e opostas, de 5-10 cm de comprimento, lâmina ovada, elíptica, consistência cartácea ou papirácea, livres na base, deltóide, obovada de coloração verde claro com presença de estípulas e espinhos axilares curvados (LORENZO; MATOS, 2002). O caule apresenta textura fibrosa-laminar, coloração de marrom avermelhado e creme, com peculiaridade de armazenar água para satisfazer as próprias necessidades vitais da planta, quando as chuvas são escassas (Figura 1). A inflorescência é verde e as flores possuem sépalas de coloração laranja a vermelho, pétalas amarelas esverdeadas, estigma e anteras amarelas (REFLORA, 2012). É conhecida também por outros nomes populares como *uña de gavilán*, (garra de falcão) garabato, garabato colorado, unha-de-lontra, espera-aí, entre outros (VALENTE, 2006; TURNER, 2018).



Figura 1 - Aspectos morfológicos de órgãos vegetativos e reprodutivo de *Uncaria guianensis* (Aubl.) J. F. Gmel, (BERNAL, 2015).

Quanto ao hábito de crescimento, é classificada como trepadeira lenhosa (SCHUMANN et al., 1889; DWYER, 1980), heliófita e invasora de áreas com vegetação arbustiva, apresentando alta capacidade de regeneração natural e bom crescimento. A espécie tem preferência por locais com solos úmidos, principalmente, áreas de várzea (margens de rios e igarapés). O período de florescimento ocorre de fevereiro a junho e frutificação de abril a agosto e suas sementes demoram de 5 a 20 dias para germinar (POLLITO; TOMAZELLO 2006; GATTUSO et al., 2004; KAISER et al., 2020).

Sua distribuição abrange a floresta Amazônica e outras áreas tropicais da América Central (Guatemala, Belize, Honduras, El Salvador, Nicarágua, Costa Rica, Panamá) e do Sul (Colômbia, Venezuela, Guiana, Equador, Peru e Bolívia), indicadas como seu centro de origem (AQUINO et al., 1991; ZEVALLOS, LOMBARDI, BERNAL, 2000). No Brasil, pode ser encontrada nos Biomas do Cerrado e Amazônia (Amapá, Maranhão, Tocantins, Acre, Amazonas, Pará, Roraima, Rondônia e Mato Grosso (HONÓRIO, BERTONI, PEREIRA, 2016; QIN et al., 2020).

Os primeiros conhecedores da importância do uso medicinal de *U. guianensis* foram as populações indígenas nativas da selva peruana (VALENTE, 2006). Desde então, a espécie é utilizada há pelo menos 2000 anos pelos índios sul-americanos para tratar tumores, inflamações, reumatismos, úlceras gástricas e outras disfunções, além de contraceptivo (JONES, 1995; OBREGÓN, 1997). Estudos farmacológicos têm verificado os efeitos anticâncer, antidiabético, antimicrobiano, antiinflamatório, antioxidante, anticâncer, anti-doença de Parkinson e imunestimulante dos extratos (ZHANG et al., 2015; HONÓRIO; BERTONI; PEREIRA, 2016).

As propriedades medicinais têm sido atribuídas à presença de alcalóides oxindole pentacíclicos (POA), principalmente mitrafilina e isomitrafilina, que são reconhecidos como marcadores químicos (AQUINO et al., 1991; HEITZMAN et al., 2005; QIN et al., 2020). Todavia, a produção desses metabólitos secundários pode variar conforme a espécie. O flavonóide kaempferitrina, por exemplo, está presente nas folhas e ramos de *U. guianensis* e, portanto, foi considerado um marcador químico capaz de distinguir essa espécie de *U. tomentosa* (VALENTE et al., 2009).

Quanto ao valor econômico, *U. tomentosa* é mais comercializada e, por essa razão, tem um valor de mercado maior do que *U. guianensis*. Apesar dessa diferença, os extratos de ambas as espécies são amplamente produzidos por várias indústrias. Treze patentes envolvendo essas espécies estão registradas no Escritório de Patentes e Marcas dos Estados Unidos (USPTO, 2015). No Brasil, a importância dessas espécies (abundantes na floresta amazônica brasileira)

foi considerada apenas a partir do ano 2000 e a exploração extrativista dessa planta resultou na inclusão dessas espécies na lista prioritária dos programas de fitoterapia do Ministério da Saúde (HONÓRIO; BERTONI; PEREIRA, 2016).

2.3 ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS

A água é um dos fatores mais importantes para o desenvolvimento das plantas e a sua falta constitui uma das principais fontes de estresse. Segundo Jones e Jones (1991), o estresse pode ser definido como uma pressão excessiva de algum fator adverso que tende a dificultar o funcionamento normal dos sistemas. Do ponto de vista botânico, o estresse pode ser definido como um desvio de forma significativa das condições normais para a vida da planta, o que pode originar mudanças e respostas aos níveis do organismo. Inicialmente estas respostas podem ser revertidas, em alguns casos podem tornar-se permanentes (PEIXOTO, 2020).

Um dos principais fatores causadores de estresse nas plantas é a disponibilidade hídrica. Segundo Oliveira, Braga, Walker (2015) a disponibilidade hídrica tem sido um dos limitantes para produção agrícola mundial e evolução das espécies. O estresse ocasionado por deficiência hídrica é o mais comum, afetando sobretudo, a produtividade (CAVALCANTE; CAVALLINI; LIMA et al., 2009; MANAVALAN et al., 2009). Desta forma, a habilidade para lidar com o estresse hídrico é um importante determinante de seleção natural das plantas e produtividade das culturas agrícolas (PEIXOTO, 2020).

Os efeitos causados pelo estresse hídrico provocam mudanças na anatomia, fisiologia e bioquímica das plantas (ARAÚJO et al., 2010) ocasionando danos a todos os estádios de desenvolvimento das culturas, até mesmo na germinação e conseqüentemente na estabilização do estande (COSTA; PINHO; PARRY, 2008; BILIBIO et al., 2010; BALARDIN et al., 2011; KERBAUY, 2019). No entanto, tais efeitos dependem do grau de intensidade do estresse e da espécie cultivada, podendo essas plantas desenvolverem mecanismos de tolerância ou até mesmo de adaptação às tais condições minimizando assim os prejuízos (SILVA et al., 2011).

Do ponto de vista fisiológico e bioquímico, o estresse hídrico afeta a fotossíntese das plantas em decorrência dos efeitos estomáticos e não estomáticos (ARAÚJO et al., 2010). Em situações em que o estresse é considerado leve ou moderado, o efeito estomático prevalece, diminuindo a fotossíntese pelo aumento da resistência à difusão do CO₂ (GALMÉS et al., 2011; PEIXOTO, 2020). Smit e Singels (2006), associam o aumento desta resistência devido ao fechamento estomático em função da diminuição do potencial de água na folha e redução do conteúdo de água no solo, ou ainda em resposta à elevada demanda atmosférica. Nesse caso, o

fechamento estomático pode ser o indicador mais sensível do estresse em comparação com a perda de turgor (ENDRES et al., 2010; MENDES, 2019).

A fotossíntese e o crescimento das plantas são influenciados pela disponibilidade de água (OLIVEIRA; MARENCO, 2019). No primeiro instante, as trocas gasosas são reduzidas em virtude do fechamento estomático ocasionando uma redução na disponibilidade de CO₂ dentro do parênquima lacunoso das folhas. Isso faz com que a carboxilação seja afetada, reduzindo a produção de esqueletos de carbono (FLEXAS et al., 2016). Posteriormente, as enzimas que participam da fase bioquímica da fotossíntese têm sua atividade reduzida em consequência da falta de água, onde se inicia uma fase de limitação metabólica o que compromete seriamente todo o processo fotossintético (HU et al., 2011; FLEXAS et al., 2016; MENDES, 2019).

Nas plantas, a perda de água via transpiração é regida principalmente por fatores climáticos, mecanismos fisiológicos, déficit de água no solo e resistências encontradas no sistema solo-planta-atmosfera (FLEXAS et al., 2016). Quando o estresse hídrico é prolongado, ocorre o aumento da taxa de degradação da clorofila (MAFAKHERI et al., 2010) e possivelmente estimula a senescência precoce de folhas. Contudo, o efeito imediato do estresse hídrico é causar o fechamento dos estômatos (LORETO et al. 2003) e redução na condutância do mesófilo (FLEXAS et al., 2012). Diante disso, a fotossíntese é reduzida mesmo tendo água no solo por causa do fechamento dos estômatos (LARCHER, 2006).

Algumas espécies, quando expostas ao estresse hídrico, podem apresentar acúmulo de prolina, putrescina e poliaminas, podendo representar um mecanismo regulador da perda de água, mediante aumento da osmolaridade celular (diminuição do potencial osmótico) (ZARGAR et al., 2017). O aumento resultante nos solutos reduz o potencial osmótico das células, levando ao influxo de água por osmose, impedindo assim a turgidez e a murcha das células (BANERJEE; ROYCHOUDHURY, 2016).

O desenvolvimento do estresse hídrico na planta ocorre quando a taxa de transpiração vai exceder a taxa de absorção e transporte de água na planta (SOUZA, 2019). As raízes atuam como sensores que detectam o déficit de água no solo através das células-guarda dos estômatos, antes que esse déficit seja observado nas folhas, por meio de sinais que são enviados à parte aérea da planta (PEIXOTO, 2020).

Em plantas de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), o efeito do estresse hídrico resultou em redução na produção de matéria seca, no índice de área foliar, no número de sementes e vagens por planta, no tamanho das sementes e no rendimento de grãos (MATHOBO et al., 2017). Os

autores relatam redução de até 45% da taxa fotossintética, além de uma diminuição na concentração intercelular de CO₂, condutância estomática e na transpiração.

No entanto, observa-se que alguns vegetais apresentam capacidade de adaptação às condições de déficit hídrico. Diante disso, as plantas podem ser classificadas como sensíveis e tolerantes à seca (CHALLABATHULA; ZHANGA; BARTELSA, 2018). As plantas tolerantes à seca podem resistir a limitações prolongadas de água, empregando diversos mecanismos fisiológicos, bioquímicos e moleculares, como folhas suculentas, raízes profundas, superfícies de cera ou vias fotossintéticas especializadas. As plantas que sobrevivem à perda de mais de 90% da água celular representam um grupo único de plantas denominadas plantas de ressurreição tolerantes à dessecação (CHALLABATHULA; ZHANGA; BARTELSA, 2018; KERBAUY, 2019).

Os impactos do estresse hídrico no crescimento e desenvolvimento das plantas são evidentes pelos desafios ecológicos em função das mudanças climáticas, e que as restrições fisiológicas à produção vegetal são agravadas pelo aumento da população humana e pela competição por recursos ambientais, causando problemas para a produção agrícola e florestal (BELLARD et al., 2012).

2.3.1 RESPOSTAS DAS PLANTAS AO DÉFICIT HÍDRICO

A água é o fator mais importante e limitante à produtividade das plantas (MENG et al., 2016; ASGHER; NOREEN; BILAL, 2017), com impactos significativos no metabolismo vegetal. Devido à sua importância e aos efeitos das mudanças climáticas globais, muita atenção tem sido dada aos problemas envolvendo os limites de disponibilidade de água para as plantas (LOZANO-MONTAÑA et al., 2021).

Na natureza, a intensidade e a distribuição das chuvas definem o regime hídrico, influenciando o crescimento e a produtividade das plantas bem como a distribuição das populações e a diversidade vegetal nos ecossistemas (LU et al., 2018). A compreensão do comportamento das plantas sob condições de estresse hídrico se faz necessária, porque as mudanças climáticas podem reduzir a disponibilidade de água para algumas regiões do planeta. Mecanismos morfofisiológicos como fotossíntese, senescência e abscisão foliar são severamente afetados no caso de ocorrência repentina de falta de água, enquanto que sua ocorrência gradual e/ou no início do ciclo promove a rápida adaptação das plantas (COSTA et al., 2015).

Vários autores pesquisando diferentes espécies vegetais tem relatado alterações nos processos metabólicos das plantas influenciado sob baixa disponibilidade de água no solo, tais como o fechamento estomático, redução da condutância estomática, da fotossíntese, da transpiração, danos no aparato fotossintético e aumento da atividade enzimática o que leva ao declínio da taxa de crescimento (ROSA et al., 2017; NUNES et al., 2017; FRANÇA et al., 2017; LAMERS; VAN DER MEER; TESTERINK, 2020).

Contudo, as plantas podem superar temporariamente o déficit hídrico mediante a regulação de sua plasticidade fisiológica, bioquímica e estrutural. Sendo assim, são observadas respostas rápidas, como o fechamento estomático e mudanças morfológicas que incluem a inibição da expansão foliar, abscisão foliar e mudanças no sistema radicular (SINMONTACCHI et al., 2015; BASU et al., 2016;) redução da área foliar e da produção de fotoassimilados (LOPES et al., 2011; LOZANO-MONTAÑA et al., 2021),

O déficit hídrico pode desencadear a síntese do ácido abscísico (ABA) na raiz, o qual é transportado para diferentes partes da planta. O ABA é conhecido como o hormônio do estresse promovendo alterações nas plantas quando o suprimento de água diminui, podendo exercer funções no crescimento e desenvolvimento e regular respostas adaptativas em condições de baixa disponibilidade hídrica, como a regulação da abertura e o fechamento dos estômatos, abscisão foliar e crescimento radicular (LARCHER, 2006; CERQUEIRA, 2011).

Além disso, as plantas ativam várias cascatas de sinalização para responder rapidamente ao déficit hídrico. Mudanças na pressão de turgor estimulam sensores osmóticos ligados à membrana plasmática, que modulam o acúmulo de Ca^{2+} citosólico (DUBOIS; INZÉ, 2020; LAMERS; VAN DER MEER; TESTERINK, 2020). Esse processo desencadeia a fosforilação que leva a alterações na expressão gênica e ao aumento de ácido abscísico (ABA).

O ABA atua impedindo a absorção de K^+ ou a saída de H^+ , por meio da enzima ATPase, bloqueando a troca iônica (H^+ ATPase K^+). O impedimento à saída de H^+ , ou à entrada de K^+ , causa aumento do potencial osmótico, o que resulta na diminuição do potencial de pressão e fechamento estomático (PEIXOTO, 2020).

Os efeitos do estresse hídrico nos pigmentos dos vegetais podem resultar em distúrbios no balanço osmótico, como a perda de turgescência e diminuição do crescimento, podendo levar à degradação da clorofila, pigmento necessário para a realização da fotossíntese (MARQUES, 2011). Sob condições de déficit hídrico, observa-se a relação direta entre a redução da concentração intercelular de CO_2 , em razão do fechamento estomático, gerando decréscimos na assimilação do CO_2 e no rendimento quântico do fotossistema II (SUASSUNA et al., 2011; MARTINAZZO et al., 2012).

Essas respostas rápidas ou a longo prazo às condições ambientais adversas são denominadas de aclimação, e representam mudanças não permanentes na fisiologia ou morfologia da planta (REIS, 2018). Além disso, outras características de aclimação ao déficit hídrico incluem o acúmulo de solutos orgânicos, redução do potencial hídrico na planta, alterações nas trocas gasosas e acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) (LEITE, 2019).

O acúmulo de EROs também é uma consequência da planta ao estresse, provocada pelo déficit hídrico, alta luminosidade e temperaturas, além da absorção de metais pesados (TAIZ et al., 2017). No metabolismo celular, as espécies reativas de oxigênio são oriundas do processo fotossintético, fotorrespiração e respiração (NOCTOR; FOYER, 1998), e são formadas a partir da redução parcial do oxigênio atmosférico, podendo ser encontradas nas mitocôndrias, plastídios, peroxissomos e parede celular (TAIZ et al., 2017).

Como resposta ao excesso de EROs, enzimas como a superóxido dismutase (SOD), peroxidases do ascorbato (APX), e a catalase (CAT) são importantes enzimas reguladoras dos níveis intercelulares de H_2O_2 , e estão distribuídas por todas as partes da planta (CECHIN et al., 2015, TAIZ et al., 2017). Dentro da célula, podem ser encontradas na matriz mitocondrial atuam na primeira linha de defesa contra a toxicidade destas moléculas, catalisando a dismutação de radicais superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), oxigênio singleto (1O_2) e radical hidroxila (OH^\cdot), representando assim, um dos principais mecanismos de regulação contra o estresse oxidativo celular (CECHIN et al., 2015).

Entretanto, quando mantidas a baixos níveis, as EROs podem funcionar como um componente da via de sinalização, modulando respostas de defesa e aclimação contra o estresse (VRANOVA et al., 2002). A geração de EROs evita que moléculas da cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese permaneçam reduzidas e produz sinais oxidativos para a regulação da expressão gênica (FOYER; NOCTOR, 2009; FOYER et al., 2012).

Os danos causados pelo acúmulo de espécies reativas do oxigênio (EROs) influenciam no crescimento, metabolismo e na produtividade geral, e para evitá-los, é necessário a manutenção do equilíbrio entre a sua produção e a eliminação a nível intracelular (CAVERZAN et al., 2014).

Dessa forma, à medida que a deficiência hídrica aumenta, a redução da fotossíntese deixa de ser atribuída somente a diminuição da abertura estomática e restrição difusiva ao CO_2 , e passa a ser relacionada também aos mecanismos das etapas fotoquímica e bioquímica. Na etapa fotoquímica, a deficiência hídrica pode levar a uma desestruturação das membranas dos tilacóides, o que resultaria na inativação das reações de transferência de elétrons. Com isso, o

declínio da fotossíntese passa a ser associado a uma redução na capacidade da planta em utilizar a radiação incidente para processos fotoquímicos (MEDRANO et al., 2002; CAVERZAN et al., 2014).

Dessa forma, ocorre uma redução na capacidade fotossintética, e com isso menores intensidades de luz são aproveitadas. Sob essas condições, as plantas não podem utilizar toda energia luminosa para a produção de ATP e NADPH, aumentando, dessa forma, a suscetibilidade à fotoinibição (OUKARROUM et al., 2007). Vários estresses abióticos afetam, direta ou indiretamente, a capacidade fotossintética das folhas e, conseqüentemente, alteram a cinética da fluorescência da clorofila *a* (OUKARROUM et al., 2007; TAIZ et al., 2017).

A fluorescência da clorofila *a* tem se tornado um método amplamente utilizado para avaliar as respostas das plantas aos estresses ambientais (STRASSER et al., 2000; ROSA, 2020). É um método não-invasivo, confiável, rápido e facilmente mensurável. Permite a obtenção de informações básicas sobre o estado do aparato fotossintético (CHRISTEN et al., 2007; THOREN et al., 2010), considerando aspectos funcionais e estruturais, principalmente do fotossistema II (FSII), bem como, tem sido um método sensível para a detecção e quantificação das alterações induzidas no aparelho fotossintético (OUKARROUM et al., 2007). Através de medidas de fluorescência, tem sido possível caracterizar, quantificar e detectar o estresse de plantas antes que os sintomas se tornem visíveis nas folhas, especialmente sintomas relacionados ao estresse hídrico (CHRISTEN et al., 2007; ROSA, 2020).

2.3.2 ANATOMIA DE PLANTAS SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO

As plantas desenvolvem vários mecanismos para enfrentar a baixa quantidade de água no substrato, evitando-a ou tolerando-a (LAMBERS et al. 2008). Para tanto, além da plasticidade fisiológica e bioquímica, as plantas também modulam as condições de estresse pela alteração de sua morfologia externa, histologia e citologia (GONDIM et al., 2010; REDMAN et al., 2011). Em condição de estresse hídrico, as plantas alteram o movimento das folhas (REIS, 2018) e modificam a área e características anatômicas (LAMBERS et al., 1998). Em geral, a baixa quantidade de água no substrato pode influenciar a expansão celular, a translocação de substâncias e a síntese da parede celular, levando à redução da taxa de crescimento e a mudanças no padrão de translocação de matéria seca (NASCIMENTO et al., 2017).

Em condições de déficit hídrico é possível observar modificações anatômicas e estruturais nas plantas, tais como a mudança de folhas para espinhos, a existência de pelos e a presença de substâncias como a cera, que funciona como uma barreira no limbo foliar, pilosidade e o próprio

enrolamento das folhas são características apresentadas para evitar a perda de água por transpiração (CAVALCANTE; CAVALLINI; LIMA et al., 2009; JUNIOR et al., 2019). Logo, o déficit hídrico pode estar relacionado a significativas restrições na assimilação de CO₂ pelas plantas, e adaptação de plantas tolerantes a tais condições envolvem modificações fisiológicas e anatômicas (MASEDA; FERNÁNDEZ, 2006).

O estresse hídrico está associado a mudanças na anatomia foliar, como diminuição do tamanho de estômatos, que são estruturas fundamentais para a vida das plantas, pois, em condições normais de cultivo, é por eles que ocorre toda a troca gasosa (LISAR et al., 2012), bem como modificações na densidade e índice estomático, espessura do mesofilo e epiderme. Assim, qualquer variação no número e ou tamanho destes pode acarretar uma maior ou menor eficiência da planta quanto à taxa fotossintética.

As alterações anatômicas podem ocorrer em plantas sob déficit hídrico, visando a proteger e adaptar as espécies a este estresse. Os tecidos expostos ao estresse hídrico têm geralmente mostrado características de processo de lignificação, bem como redução no tamanho celular, aumento no tecido vascular e aumento na espessura da parede celular (LEVITT, 1980; PITMAN et al., 1983).

De acordo com Makbul et al. (2011) as alterações anatômicas dos tecidos foliares são indicadores relevantes da adaptação de espécies à baixa disponibilidade hídrica e estão envolvidas na proteção das plantas contra a perda de água para o meio ambiente.

Peña-Valdivia et al. (2010), avaliando as respostas anatômicas radiculares em duas cultivares de *Phaseolus vulgaris* detectou que a restrição hídrica severa provoca redução na espessura da epiderme. A epiderme é a camada de tecido externa ligada à proteção, muitas vezes responde ao ambiente (SAULLE et al., 2018).

Além disso, estudos associam a presença de hipoderme à deficiência hídrica, acumulando muitas vezes mucilagem nos vacúolos, de modo, a evitar a perda excessiva de água na transpiração. Metcalfe e Chalk (1957) citam que *Hevea brasiliense* contém massas esferocristalinas adicionadas à mucilagem dos canais mucilaginosos. A presença de mucilagem é descrita por Silva et al. (2001), para plantas submetidas a ambientes xéricos, como alternativa de diminuir a perda hídrica.

Nas raízes, as plantas também manifestam numerosas mudanças adaptativas em resposta a desidratação. A diminuição na condutividade hidráulica da raiz é induzida, reduzindo o fluxo de água para a planta, ao mesmo passo que evita a perda de água da planta para o solo seco (LIPIEC et al., 2013). Contudo, o tempo de exposição ao estresse também pode influenciar no tipo de resposta. À curto prazo a seca promove um maior crescimento da raiz como estratégia

para melhorar a captação de água (COMAS et al., 2013), tendo esse efeito contrário com a exposição prolongada, que resulta no encolhimento e deformações anatômicas da raiz, interrompendo os mecanismos de defesa e levando a planta a uma redução no rendimento ou até mesmo a morte (ZARGAR et al., 2017).

Em função da deficiência hídrica, ocorre uma redução na espessura do mesofilo e da lâmina foliar, que pode ser decorrente de redução no número de células ou dos espaços intercelulares (CHARTZOULAKIS et al., 2002; KNIPFER et al., 2018). Em ambientes alagados o parênquima lacunoso apresenta amplos espaços intercelulares, com reserva de ar, enquanto em ambientes xéricos apresenta-se mais compactado, com reduzidos espaços intercelulares, ou até mesmo ausente (SILVA et al. 2001; SOUZA et al., 2018).

Outras alterações estão associadas ao aumento ou redução de espaços intercelulares, reconhecidos como locais de maior resistência ao fluxo de água (BUCKLEY et al., 2015; SACK et al., 2015), assim como alterações na densidade e diâmetro dos vasos condutores, que são essenciais para o transporte de água e nutrientes (SCOFFONI et al., 2015).

Além da plasticidade observada na estrutura foliar, a raiz também tem papel na mitigação dos impactos negativos relacionados ao estresse abiótico, incluindo a seca (LYNCH, 2019), tendo influência no cilindro vascular (LI et al., 2010; PARENT et al., 2010). As alterações observadas no cilindro vascular estão relacionadas à captação e transporte de água e nutrientes para o caule (MELLOR et al., 2017) e, portanto, interferem significativamente na condutividade e resistência hidráulica. Nesse contexto, Ribeiro, Silva e Lobato. (2019), afirmam que os aumentos no diâmetro do cilindro vascular de mudas de *Glycine max* estão associados a redução dos efeitos e tolerância ao déficit hídrico.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS

O experimento foi conduzido em ambiente protegido de estufa tipo túnel localizada na Área de Experimentação Agrícola, e as análises anatômicas realizadas no Laboratório de Biotecnologia e Anatomia Vegetal, pertencentes a Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Acre. A região experimental está situada a 9° 57' 28" de latitude S; 67° 52' 08" de longitude W, e o clima classificado como Am (clima tropical), conforme o Sistema Internacional de Köppen.

Para obtenção das plantas, inicialmente foram coletadas sementes de plantas matrizes em populações naturais do Parque Ambiental Chico Mendes, com coordenadas geográficas Latitude Sul-10° 03' 73" de Longitude Oeste -67° 79' 64". Após a coleta, as sementes foram lavadas em água corrente e depois em água destilada. Em câmara de fluxo laminar horizontal, foram desinfestadas com a imersão em álcool etílico a 70% (v/v), por 1 minuto e, em seguida, mergulhadas por 30 minutos em hipoclorito de sódio a 1 a 1,25% (teor de cloro ativo), sendo então lavadas por três vezes em água destilada autoclavada.

Ao término do procedimento de assepsia, as sementes foram individualmente transferidas para tubos de ensaio com 10 mL de meio de cultura de MS (MURASHIGE; SKOOG, 1962) suplementado com 30 g.L⁻¹ de sacarose e 6 g.L⁻¹ de ágar. Após a semeadura, o cultivo foi mantido em sala de crescimento artificial à temperatura de 25°C, 16 horas de fotoperíodo e irradiância controlada, por um período de 45 dias.

As plantas produzidas foram inicialmente pré-aclimatizadas em sistema de câmara úmida sob condições de sala de crescimento, por 14 dias, e aclimatizadas em estufa modelo túnel (coberta com plástico agrícola de 150 micras), com sombreamento de 70%. Em seguida, as plantas foram transferidas para vasos de polietileno com capacidade de 5 litros, por um período de 30 dias. Para o preparo dos vasos, 0,8 kg de brita foi colocado ao fundo e acrescido de 5 kg da mistura composta de substrato comercial Bioplant® e areia lavada (1:1 v/v). O substrato utilizado é composto de casca de pinus, esterco, serragem, fibra de coco, vermiculita, casca de arroz, cinza, gesso agrícola, carbonato de cálcio, magnésio, termofosfato magnésiano (yoorin) e aditivos (fertilizantes).

Os tratamentos, dispostos em delineamento inteiramente casualizado (DIC), foram representados por quatro níveis de irrigação: 100%, 75%, 50% e 25% da capacidade de retenção do substrato (mistura 1:1). A unidade experimental foi constituída de um vaso com uma planta, com nove repetições por tratamento, no total de 36 plantas. A imposição dos regimes hídricos ocorreu aos 37 dias após a transferência das plantas para os recipientes.

A capacidade de campo para os tratamentos hídricos foi estabelecida mediante a massa de água retida pelo substrato (mistura) seco, após saturação e posterior drenagem do excesso de água. A massa de água retida no substrato foi considerada como 100% da capacidade de campo, e os demais tratamentos hídricos (25%, 50% e 75%) foram estabelecidos a partir dessa massa. A manutenção da massa de água foi realizada por meio da pesagem diária dos vasos e com as devidas reposições da quantidade de água evapotranspirada, utilizando-se uma balança digital (modelo ELGIN DP-15 Plus) com capacidade para 40 kg.

As variáveis climáticas temperatura e umidade relativa do ar foram medidas diariamente às 16 horas, durante todo o período experimental por meio de um termo-higrômetro digital instalado próximo à bancada onde os vasos estavam dispostos, enquanto a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi medida com sensor radiômetro (acoplado ao IRGA, modelo LICOR 6400 XT). Estes dados foram utilizados posteriormente para o cálculo do Déficit de Pressão de Vapor - DPV (Fig. 1). O DPV foi calculado pela diferença entre a pressão de saturação de vapor d'água (e_s) e a pressão parcial de vapor (e_a), conforme a equação ($\Delta e = e_s - e_a$), onde Δe se refere ao déficit de pressão de vapor (PEREIRA et al., 2002). A pressão de saturação de vapor (e_s) e a pressão parcial de vapor (e_a) foram calculadas aplicando-se a equação de Tetens (1930), sendo: $e_s = 0,6108 \times 107,5 \times T_{ar} / 237,3 + T_{ar}$, em que T_{ar} é a temperatura do ar em °C. Para obtenção da pressão parcial de vapor (e_a), utilizou-se a equação: $e_a = UR\% \times e_s / 100$, em que UR é a umidade relativa atual do ar em %.

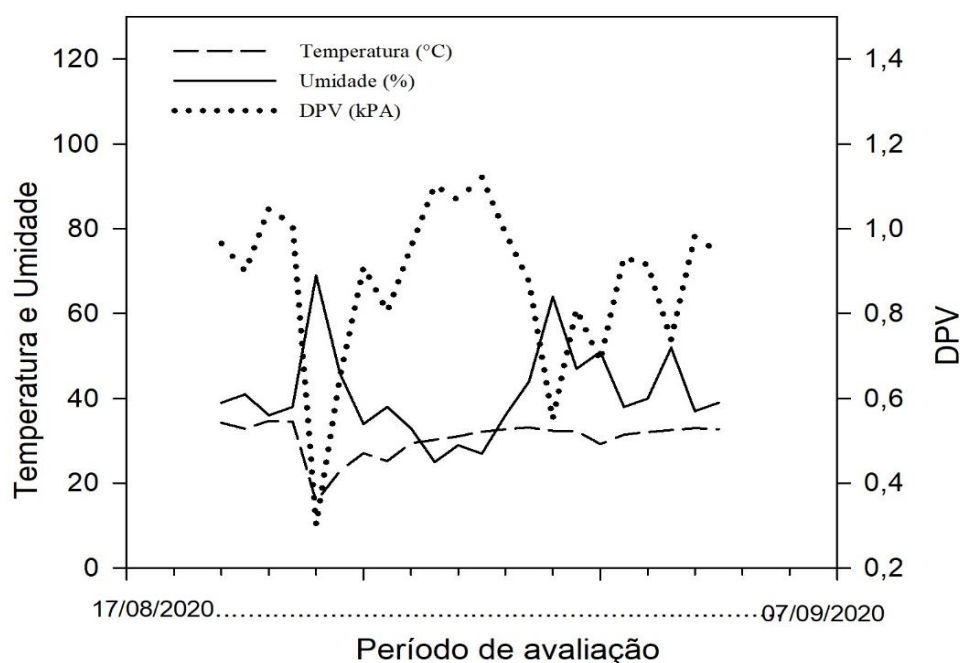


Figura 2 - Médias diárias de temperatura, umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor observados durante o período de imposição dos regimes hídricos, Rio Branco, Acre.

3.2 TROCAS GASOSAS

As trocas gasosas foram avaliadas utilizando-se o analisador de gás no infravermelho – IRGA, modelo Li6400XT (LI-COR Inc., CA, EUA), e as leituras realizadas semanalmente em folhas totalmente expandidas, das 08 às 11 horas da manhã. Foram avaliados a fotossíntese líquida (P_N , em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , em $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), transpiração foliar (E , em $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) e a pressão parcial de CO_2 (C_i , em Pa). Para tanto, foi utilizada a parte mediana da folha, evitando-se a nervura central. Nas referidas medidas, a temperatura da câmara foliar foi mantida em 28°C , a concentração de CO_2 externa (referência) mantida à 400 ppm e a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativa (PPFD) foi fixada em $1200\ \mu\text{mol}\ \text{fótons}\ \text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Também foi calculado a eficiência do uso da água (EUA), obtido pela relação entre a fotossíntese líquida e a transpiração foliar (P_N/E), além da eficiência de carboxilação (EC), a partir da relação entre a fotossíntese líquida e a pressão parcial de CO_2 (P_N/C_i).

3.3 ANÁLISE DA FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA *a*

Ao final do período experimental, e após a avaliação das trocas gasosas, foram analisados os parâmetros de fluorescência da clorofila *a*. Para tanto, foi utilizado um fluorômetro acoplado ao IRGA (modelo Li-6400-40). As medidas foram realizadas por meio do método de pulso de saturação nas folhas iluminadas e adaptadas ao escuro por 30 minutos (SCHREIBER et al., 1994). A intensidade e duração do pulso de saturação de luz foram de $8000\ \mu\text{mol}\ \text{fótons}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ e 0,7 segundos. A luz azul foi mantida em 10% da radiação aplicada para maximizar a abertura estomática.

Os parâmetros avaliados foram: eficiência quântica potencial do fotossistema II [$F_v / F_m = (F_m - F_o) / F_m$], eficiência quântica atual do fotossistema II [$(\Delta F / F_m' = (F_m' - F_s) / F_m'$], quenching fotoquímico [$q_P = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o')$], quenching não-fotoquímico [$NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$] e taxa aparente de transporte de elétrons para o fotossistema II [$ETR = ((F_m' - F_s) / F_m') \times \text{PPFD} \times 0,4 \times 0,85$]. A constante 0,4 foi estabelecida como fração de energia de excitação distribuída para o PSII, e 0,85 sendo a constante para a fração de luz absorvida pelas folhas. O F_m e F_o são, respectivamente, fluorescência máxima e mínima de folhas adaptadas ao escuro e, F_m' e F_s , são fluorescência máxima e em equilíbrio dinâmico. F_o' é a fluorescência mínima após iluminação com vermelho-distante de folhas expostas a luz (GENTY; BRIANTAIS; BAKER et al., 1989; SCHREIBER; BILGER; NEUBAUER, 1994; SILVA et al., 2010).

3.4 CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA (CRA) E DANO DE MEMBRANA (DM)

Para a avaliação do conteúdo relativo de água (CRA), foram retirados dez discos da região mediana foliar (\cong 100 mg), utilizando-se a mesma folha das medições de trocas gasosas e fluorescência da Chl *a*. Posteriormente, esses discos foram pesados para a obtenção da massa fresca (MF). Em seguida foram imersos em 4 mL de água deionizada, dispostos em placas de petri forradas com papel germitest, e deixados de repouso por 24h a 4 °C e protegidos da luz. Após este período foram novamente pesados para a obtenção da massa túrgida (MT). Em seguida, colocados em sacos de papel e levados à estufa de circulação forçada de ar a 65 °C até atingirem massa constante. Por fim, os discos foram pesados para obtenção da massa seca (MS). O CRA foi obtido a partir da fórmula: $CRA = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100$, sendo os resultados obtidos em porcentagem (CAIRO, 1995).

O dano de membrana (DM) foi estimado a partir do vazamento de eletrólitos. Para isso, foram utilizados dez discos foliares (100 mg) obtidos da mesma folha escolhida para determinação do CRA. Esses discos foram imersos em 6 mL de água deionizada por 24h. Posteriormente, com auxílio de um condutivímetro de bancada calibrado em solução padrão, a condutividade da solução foi mensurada, obtendo-se a primeira condutividade (C1). Logo após, o material foi levado ao banho-maria a 100 °C durante 1h, e após resfriamento, foi feita nova medição da condutividade elétrica (C2). Para obtenção do DM, os valores de C1 e C2 foram inseridos na fórmula: $DM = (C1 / C2) \times 100$ (SILVA et al., 2010).

3.5 TEORES DE CLOROFILAS E CAROTENOIDES

Para determinação dos teores de clorofilas e carotenoides, amostras de 50 mg das mesmas folhas utilizadas para o CRA e DM foram retiradas e cortadas em pequenos fragmentos, e colocados em tubos de ensaio protegidos da luz (envolvidos com papel alumínio) contendo 7 mL de acetona 80%. Os tubos foram mantidos em geladeira a 4°C por 48h para extração dos pigmentos. Posteriormente, a solução resultante foi levada ao espectrofotômetro para leitura da absorbância nos comprimentos de onda 664 nm, 646 nm e 470 nm. De posse das leituras observadas, os teores de pigmentos e carotenoides foram determinados seguindo as equações propostas por Lichtenthaler e Wellburn (1983): Clorofila total = $(17,3 \times A_{646} + 7,18 \times A_{664})$; Clorofila a = $(12,21 \times A_{664} - 2,81 \times A_{646})$; Clorofila b = $(20,13 \times A_{646} - 5,03 \times A_{664})$ e Carotenóides = $(1000 \times A_{470} - 3,27 \times [\text{clorofila a}] - 104 \times [\text{clorofila b}]) / 229$. Os resultados foram obtidos em mg/L e posteriormente transformados para mg/g de massa fresca.

3.6 VARIÁVEIS DE CRESCIMENTO

O crescimento vegetal foi avaliado aos 22 dias de imposição dos tratamentos hídricos, mediante as variáveis respostas: altura de planta (medidas a partir do colo da planta até inserção da última folha totalmente expandida, com auxílio de uma trena), diâmetro do caule (medido a 10 cm do colo da planta, com auxílio de paquímetro digital), número de brotações (considerando brotos com 10 cm de altura) e número de folhas completamente desenvolvidas. Para a avaliação da massa seca, as plantas foram coletadas e divididas em folhas, caule e raízes, onde os referidos órgãos foram acondicionados separadamente em sacos de papel e levados à estufa de circulação forçada de ar a 65 °C até atingirem massa constante. Posteriormente, todo o material foi pesado em balança analítica.

A partir da massa seca obtida, foi calculado a relação raiz/parte aérea por planta, dividindo-se a massa seca das raízes pela soma das massas secas da folha e do caule. A alocação de biomassa por planta foi obtida por meio da divisão da massa seca de cada órgão (folha, caule e raízes) pela massa seca total, e os valores expressos em porcentagem.

3.7 ANÁLISES ANATÔMICAS

As folhas e raízes foram coletadas e fixadas em solução FAA 70% (formaldeído, ácido acético e etanol 70%) por 48 horas e posteriormente armazenadas em etanol 70%. (JOHANSEN, 1940). Logo após, as amostras foram desidratadas em série alcoólica etílica crescente (70%, 80%, 90% - 100%, 100%), por uma hora cada (sob vácuo) em cada concentração; seguido de pré-infiltração com álcool etílico 100% mais resina na proporção de 1:1 por 24 horas – sendo uma hora sob vácuo. Posteriormente o material foi mantido durante 6 horas em resina pura (Historesina Leica®), com aplicação de vácuo por uma hora e 24 horas em resina pura – sendo uma hora sob vácuo. Por fim, foi realizado a etapa de infiltração com resina pura e pó ativador por 24 horas, aplicando-se 3 horas sob vácuo, seguido de polimerização e secagem em estufa à temperatura de 40 °C por 24 horas.

Em sequência, secções transversais seriadas de 5 µm de espessura foram obtidas em micrótomo de rotação manual (Leica®, RM212RT), que foram distendidas sobre água e aderidas às lâminas microscópicas em placa aquecida à 40 °C. As secções histológicas foram coradas com Azul de Toluidina (0,5%) e montadas com Entellan® (Merck).

Para caracterização histológica foram considerados caracteres qualitativos (descrição das principais estruturas) e quantitativos: espessura da epiderme nas faces adaxial e abaxial, incluindo a cutícula (EEAD e EEAB, mm), número de células do parênquima paliçádico (NPP),

espessura da camada de parênquima paliçádico e lacunoso (EPP e EPL, mm) e espessura total do limbo foliar (ELF, mm).

Para a análise paradérmica da face abaxial da epiderme, foram observados o número de estômatos e de células da epiderme, a partir dos quais foi calculado a densidade estomática e índice estomático. As lâminas histológicas foram visualizadas e analisadas sob microscópio de luz Leica® DM750 e os resultados registrados com sistema de captura de imagem Leica® ICC50 HD. As medidas biométricas foram realizadas com o software Fiji/imagej.

3.8 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Os dados foram submetidos às verificações da presença de dados discrepantes pelo teste de Grubbs (1969), normalidade de erros pelo teste de Shapiro-Wilk (1965), e homogeneidade de variâncias pelo teste de Bartlett (1937). Para os dados que não apresentaram normalidade dos erros e/ou homogeneidade das variâncias, efetuou-se a transformação. Posteriormente, foi realizada a análise de regressão considerando-se as equações de maior grau significativo ($p < 0,05$) a qual foi realizada com auxílio do software estatístico SISVAR 5.3.

Os dados de trocas gasosas foram realizados em esquema fatorial 4 x 4 com quatro níveis de irrigação (100%, 75%, 50% e 25%) e quatro tempos de avaliação (1, 8, 15 e 22 dias). Além disso, foi efetuado a análise de variância pelo teste F e a comparação de suas médias pelo teste de Tukey (1949) para os efeitos isolados e a interação entre os fatores estudados. Os gráficos com as curvas de respostas foram elaborados no programa SigmaPlot (versão 12.0).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As plantas de *U. guianensis* cultivadas nos diferentes regimes hídricos apresentaram crescimento e desenvolvimento distintos. No qual, os tratamentos com baixa disponibilidade de água no solo (25% da capacidade de campo) apresentaram crescimento reduzido quando comparado os demais tratamentos. Resultado ocasionado pelos tratamentos aplicados, uma vez o tratamento não chegou a receber água durante todo o período experimental (Fig. 3).

A deficiência hídrica reduz o crescimento das plantas, isso pode ser um reflexo das modificações na fisiologia das plantas, provocando diminuição da área foliar, aceleração da senescência e abscisão das folhas, redução dos espaços intercelulares e do tamanho das células do mesófilo (CUTLER; BOTHA; STEVENSON, 2011). Além disso, com limitação do tamanho, número de folhas e ramos e redução da biomassa da parte aérea e raiz (MAGALHÃES FILHO et al., 2008; SILVA, 2011).

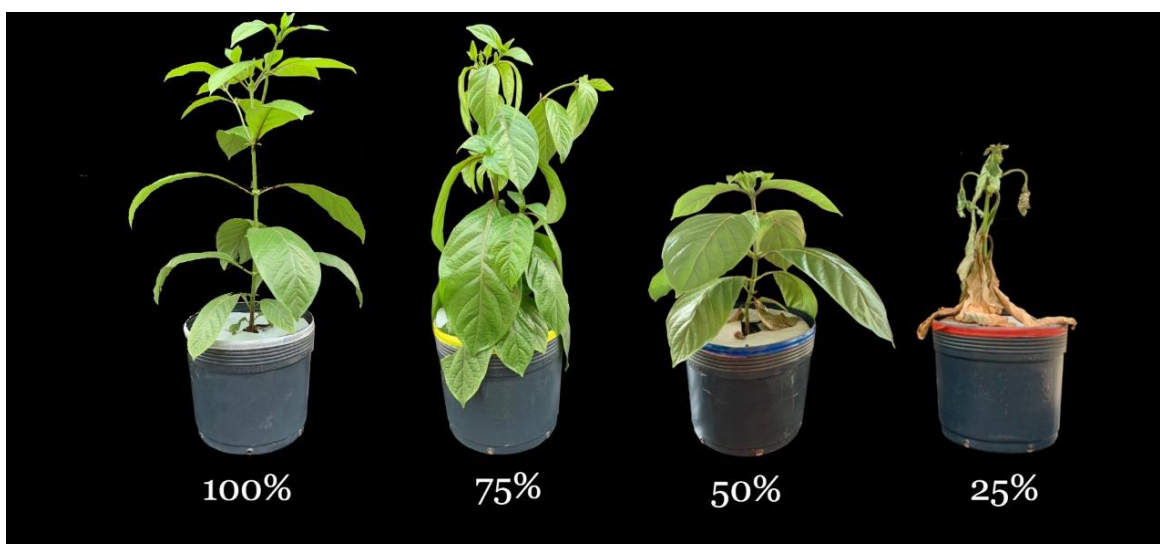


Figura 3 - Aspecto visual de plantas de *U. guianensis* em função da disponibilidade hídrica, aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

As variáveis número de folhas, número de brotações diâmetro do caule e altura de planta foram influenciadas ($p < 0,05$) pelos tratamentos hídricos, ajustando-se como resposta em função linear decrescente para as variáveis número de folhas, brotações, altura e diâmetro do caule. Já para o número de folhas senescentes ajustou-se em função quadrática com ponto mínimo de 97% da capacidade de campo.

Os resultados revelaram que os maiores valores para número de folhas e brotações, altura e diâmetro de plantas foram observados em plantas tratadas com maiores regimes hídricos (Fig. 4). Logo, o número de brotações foliar diminuiu significativamente, nos

tratamentos hídricos com baixa disponibilidade hídrica (50% e 25% da capacidade de campo), apresentaram maiores limitações e maiores número de folhas senescentes para as respectivas variáveis analisada após 22 dias de seca (Fig. 4 D). A seca reduz a disponibilidade de nutrientes no solo e, conseqüentemente, o metabolismo da planta (SILVA et al., 2011; CRUZ et al., 2019).

Neste contexto, as maiores limitações nos respectivos tratamentos, estão relacionadas com o fechamento estomático, da aceleração da senescência, da abscisão das folhas e decréscimo da transpiração (NASCIMENTO et al., 2017; MENDES, 2019). Outro fator, é a redução da turgescência das células que está diretamente ligada a expansão celular (MUNNS; TESTER, 2008; PADILHA et al., 2016).

Tognon (2010), afirma que a redução do crescimento é um dos principais sintomas do estresse hídrico, estando a água diretamente ligada à expansão e alongamento celular, e que sua restrição ocasiona paralisação nos processos fisiológicos da planta. Segundo Lozano-Montaña et al. (2021), a planta mantém seu balanço hídrico (expresso em potencial hídrico foliar e teor relativo de água) ao custo de diminuir seu crescimento (área foliar, altura) ao mesmo tempo em que investe recursos no alongamento da raiz.

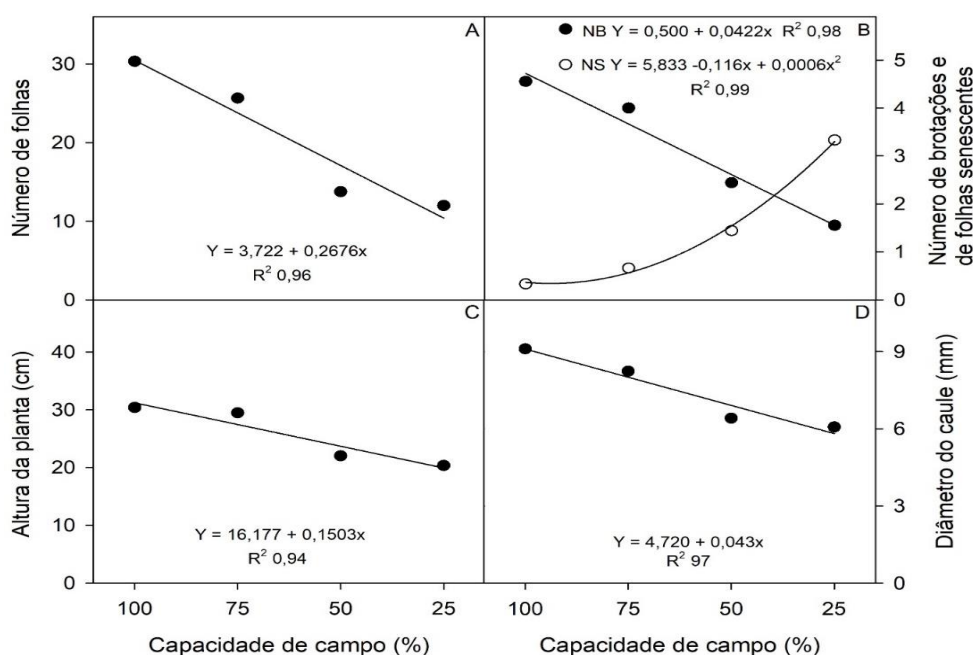


Figura 4 - Número de folhas (A), de brotações e de folhas senescentes (B), altura da planta (C) e diâmetro do caule (D) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

As variáveis de trocas gasosas apresentaram interação significativa ($p < 0,05$) dos tratamentos hídricos em função do tempo. Sendo que no primeiro dia (01) não houve diferença significativa ($p > 0,05$) entre os regimes hídricos estudados. Já aos oitavo dia (8), verificou-se

um decréscimo ao longo das avaliações, sendo que plantas cultivadas em 75% da capacidade de campo apresentaram um decréscimo considerável nas taxas fotossintéticas. Logo, o tratamento 75% apresentou um aumento, porém os demais tratamentos 50% e 25% da capacidade de campo foram fortemente afetados pelos tratamentos hídricos com fortes reduções (Fig. 5 A). Comportamento similar ao da fotossíntese foi observado para a pressão parcial de CO₂. Além disso, pode-se observar que aos 8 dias de seca houve redução significativa principalmente nos tratamentos com baixa disponibilidade hídrica (Fig. 5D).

Já as demais variáveis E, g_s e C_i tiveram comportamento semelhante nas curvas de respostas. No qual, aos 01 dias a g_s já apresentou valores baixos, aos 08 dias houve um decréscimo, sendo que a partir do décimo quinto (15) dias e vigésimo segundo dia (22) de estresse hídrico houve uma recuperação, podendo ser observada principalmente na E (Fig. 5B) que teve resposta semelhante g_s.

É importante destacar que a espécie em condições de boa disponibilidade hídrica tais parâmetros foram mantidos, ou seja, a atividade fotossintética não é prejudicada. No entanto, se comparamos o tratamento 100% com as plantas cultivadas sob reduzida disponibilidade de água é possível observar que realmente existe uma diferença, porém é uma característica das plantas em geral.

O decréscimo da atividade fotossintética sob estresse hídrico está diretamente ligado ao mecanismo de fechamento estomático (VIRLOUVET; FROMM, 2015). Os estômatos são estruturas anatômicas pelas quais a água é perdida e CO₂ é absorvido. O fechamento do poro estomático é um dos primeiros sinais das respostas ao estresse hídrico que resulta no declínio da fotossíntese (LÓPEZ-CLIMENT et al., 2008; MCDOWELL et al., 2008).

Provavelmente isso ocorreu porque a água é o principal doador de elétrons, através da oxidação da água ocorre doação de elétrons que vão ser utilizados para estabilidade dos fotossistemas (PIKART, 2014). Logo, se falta água uma alternativa bastante utilizada é a redução na condutância estomática (CUNHA et al., 2013; TAIZ et al., 2017), causada pelo fechamento total ou parcial dos estômatos (MARTINS, 2012) e consequentemente diminui a captura de CO₂ atmosférico, resultando em menor produção de fotoassimilados (SCALON et al., 2011; MAKINO, 2018).

A redução da taxa transpiratória (E) durante o período seco é uma estratégia das plantas para reduzir a rápida exaustão da água disponível no solo, tolerando o déficit hídrico a partir do ajustamento osmótico na turgescência das células (SCALON et al., 2011; KERBAUY, 2019; CAMPELO et al., 2015). O fechamento estomático causa redução na condutância estomática, devido a diferença da pressão de vapor que é fundamental para manutenção da turgescência

(GONÇALVES, 2013), tendo como consequência a redução da perda de água por transpiração e como isso diminuição da absorção de CO_2 pela folha, levando a queda na fotossíntese e por consequência a redução no crescimento (SHAO; CHUJALEEL; ZHAO, 2008, TAIZ et al., 2017; DA SILVA LIMA et al., 2020).

O aumento na concentração interna de CO_2 no tratamento 100% se manteve alta até o décimo quinto dia de avaliação, quando comparado aos demais tratamentos, e que o alto acúmulo pode estar relacionado com o CO_2 provindo da atividade respiratória e com a redução de carboxilação que nestas condições é afetada (SURESH et al., 2012; JAZAYERI et al., 2015; SILVA et al., 2016). Em plantas de cafeeiro (*Coffea arabica*), SOUZA (2012) observou aumento nos valores de C_i à medida que o período de déficit hídrico progredia, ao passo que os valores de g_s , E e A reduziam.

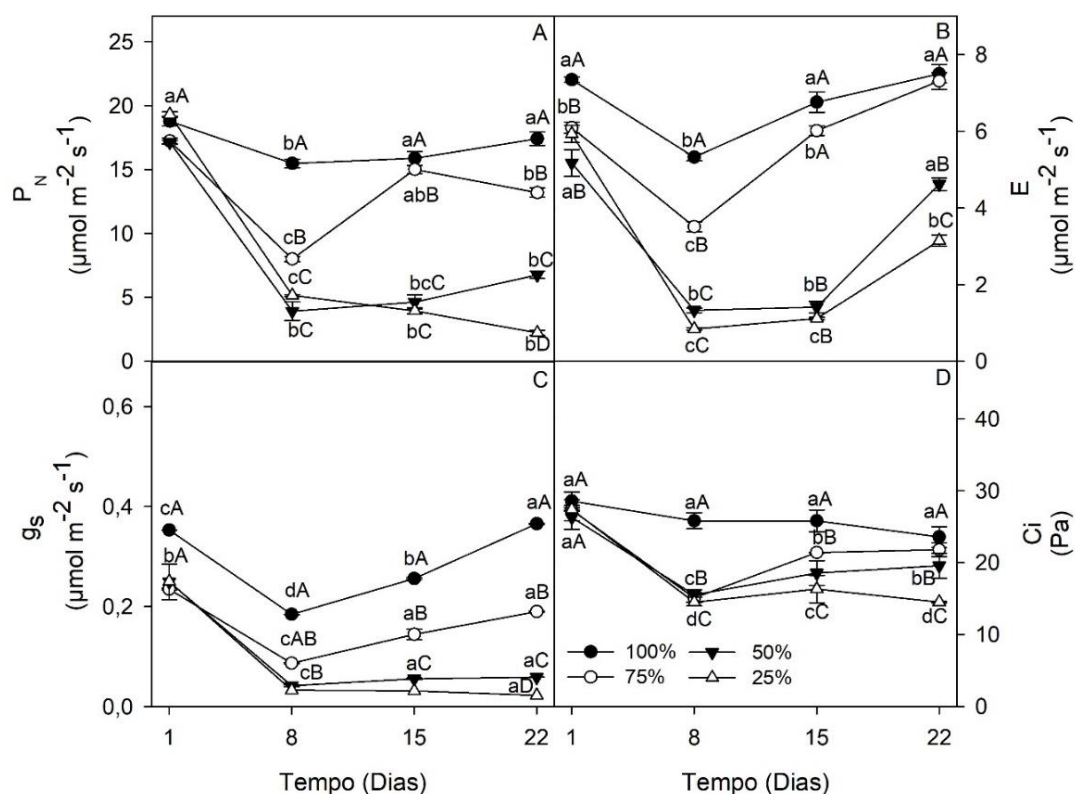


Figura 5 - Fotossíntese líquida (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e pressão parcial de CO_2 (D). Letras minúsculas comparam dentro dos tratamentos hídricos ao longo do tempo, e letras maiúsculas comparam tratamentos hídricos dentro do tempo, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

O quenching fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), e a taxa de transporte de elétrons (ETR) foram influenciados ($p < 0,05$) pelos tratamentos hídricos (Fig. 6), ajustando-se em função quadrática com pontos máximos de 81%, 61% e 86% da capacidade de campo para respectivas variáveis.

O tratamento 25% da capacidade de campo apresentou valores baixos para as variáveis qP e ETR. Curiosamente, qP seguiu um padrão de variação semelhante ao da ETR, diminuíram ($p < 0,05$) em resposta à disponibilidade de água (Fig. 6A e C). Comportamentos esses semelhantes aos da eficiência quântica efetiva e da eficiência quântica potencial do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$ e F_v/F_m) nos referidos tratamentos hídricos (Fig. 7), mostrando que houve algum tipo de dano aos fotossistemas, e que pela pequena diferença dos valores de (F_v/F_m) que mostra a integridade das membranas dos tilacóides e das proteínas que formam os fotossistemas, sugere-se que o dano causado tenha sido uma fotoinibição reversível (MURCHIE; NYIOGI, 2011).

Além disso, a ETR tendeu essencialmente a ser mais alta em plantas com 75% e 100%, embora a diferença tenha sido atenuada progressivamente com o aumento da severidade da seca (Fig. 6 C). Em relação ao NPQ, os maiores valores foram observados nos tratamentos com menor disponibilidade de água 50% e 25% da capacidade de campo (Fig. 6 B). Segundo Lawlor; Tezara (2009), o NPQ é uma forma de dissipação de energia bastante utilizada quando se tem energia em excesso que não está sendo aproveitada fotoquimicamente, além disso, é um recurso muito utilizado nas plantas que estão cultivadas sob deficiência hídrica.

Nesse caso, o rendimento não fotoquímico (NPQ), aumentou com a intensificação do déficit hídrico. Pode-se observar, que os volumes hídricos nas capacidades de campo 50% e 25%, favoreceram a dissipação de energia não fotoquímica, promovendo assim efeitos negativos na fotossíntese. Evidencia-se que o estresse hídrico oriundo e condições favoráveis, aumenta a dissipação de energia na forma não regulada, representando a energia perdida na forma constitutiva nos complexos antenas do FSII, apresentando uma menor utilização de energia nas folhas sob déficit hídrico (LAWLOR; TEZARA, 2009; LOKA et al., 2019).

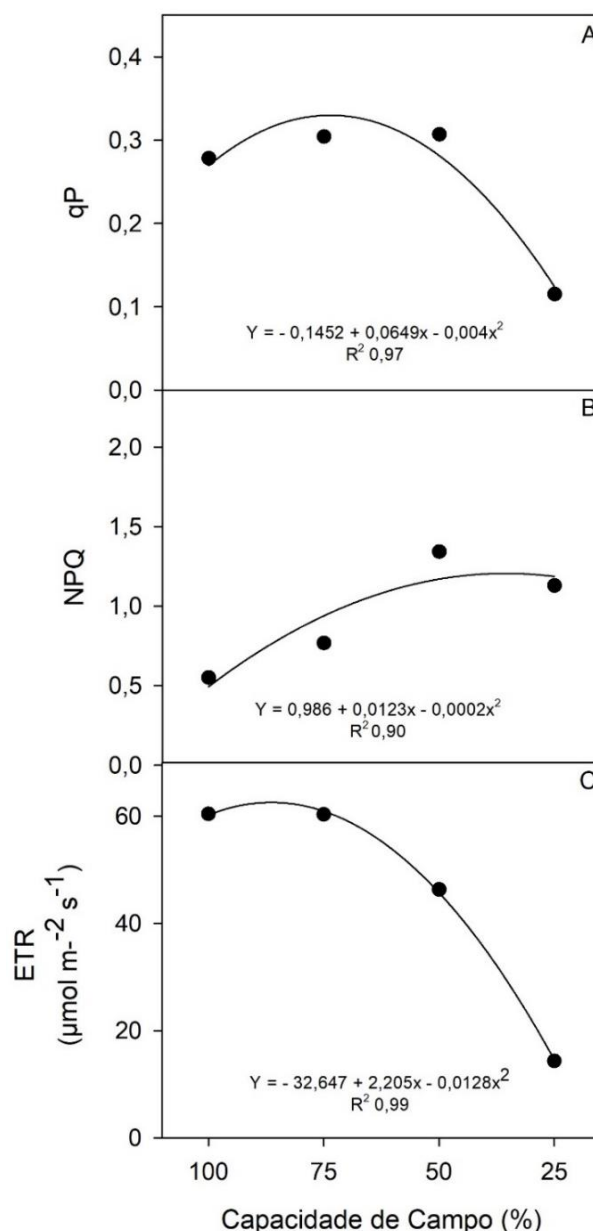


Figura 6 - Quenching fotoquímico (A) e não-fotoquímico (B) e taxa de transporte de elétrons (C) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

Para as variáveis eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) e eficiência quântica efetiva ($\Delta F/F_m'$) houve influência significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos hídricos analisados, tendo como resposta ajustes em função quadrática com pontos máximos de 66% e 63% da capacidade de campo. Logo, para F_v/F_m a referida variável analisada não foi muito acentuada entre os tratamentos, sendo que o efeito foi mais drástico nas plantas submetidas a 25% da capacidade de campo (Fig. 7 A). Tais condições, podem prejudicar a estrutura e funcionamento do PSII, reduzindo a energia de excitação transmitida ao fotossistema e, em

consequência, prejudicando a utilização e as eficiências de conversão da energia de luz primária (DALAL; TRIPATHY, 2018; GENG et al., 2014; MIAO et al., 2020).

Porém, para a variável $\Delta F/F_m'$ houve um decréscimo acentuado à medida que reduziu a quantidade de água no solo, ainda assim, não pode ser descartada danos aos fotossistemas, o qual ocasionou decréscimos nos parâmetros fotossintéticos nas plantas cultivadas abaixo de 50% da capacidade de campo (Fig. 7 B).

Murchie e Nyiogi (2011) destacam que os baixos valores de F_v/F_m indicam que houve algum tipo de dano aos fotossistemas, provocando assim fotoinibição, a qual pode ser dinâmica (temporária) ou permanente (crônica). Os valores de F_v/F_m próximos a 0,8 indicam uma máxima eficiência no uso de energia no processo fotoquímico enquanto valores abaixo de 0,75 indicam uma situação de estresse na qual há uma redução do potencial fotossintético da planta (MAXWELL; JOHNSON, 2000; DESOKY et al., 2020). Assim neste trabalho somente as plantas conduzidas sobre níveis de 25% e 50% da capacidade de campo, apresentaram baixos rendimentos quânticos, mostrando alterações sobre a eficiência fotoquímica potencial F_v/F_m , da *U. guianensis* cultivado em baixas disponibilidades hídricas. Estudos anteriores, relatam o desgaste do aparelho fotossintético em plantas sob efeito de estresses bióticos (MONTEIRO, 2018).

Embora tenha sido observada somente uma tendência de redução na eficiência máxima do fotossistema PSII (Fig. 7 A), indicando que menor proporção da energia absorvida foi utilizada na via fotoquímica em função da redução no funcionamento destes fotossistemas (DESOKY et al., 2020). E que tais reduções no fotossistemas podem ser atribuídas a danos ocasionados pelo estresse hídrico ao centro reativo de oxigênio, que se encontra diretamente acoplado ao PSII (ZHANG et al., 2015), responsáveis pela fotoinibição e dano oxidativo (GILL; TUTEJA, 2010; ANJUN et al., 2011; DESOKY et al., 2020).

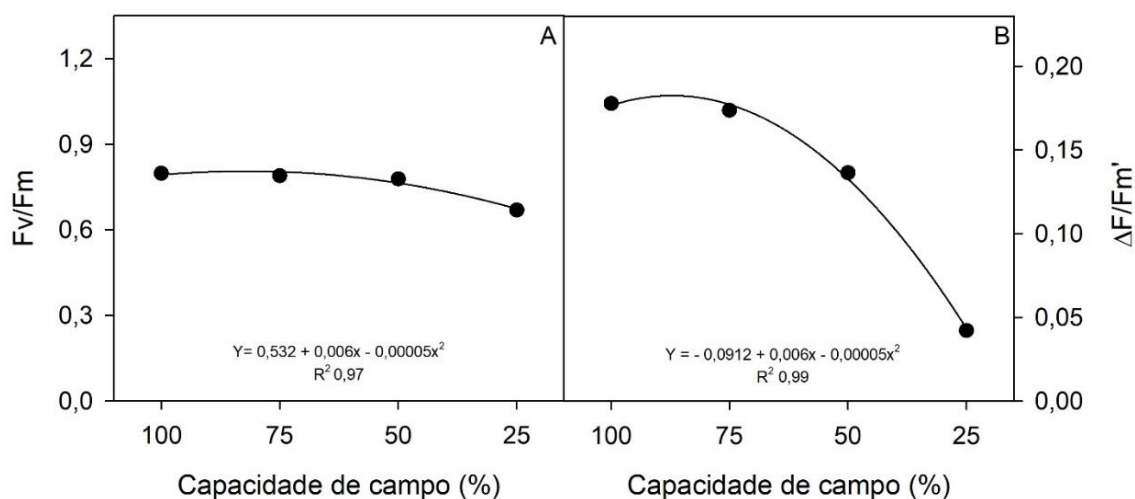


Figura 7 - Eficiência quântica potencial (A) e efetiva (B) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

O estresse hídrico imposto afetou fortemente as variáveis eficiência do uso da água e a eficiência de carboxilação ($p < 0,05$). As variáveis eficiência do uso da água e eficiência de carboxilação ajustou-se em função linear decrescente (Fig. 8), sendo que na medida em que houve aumento na disponibilidade de água, ocorreu aumento da eficiência pelas plantas de *U. guianensis* exposta a 100% da capacidade de campo. No qual, plantas cultivadas sob 50% e 25% da capacidade de campo, mostraram ser menos eficientes no uso da água. Logo, a eficiência de carboxilação seguiu o mesmo comportamento da eficiência do uso da água diminuíram em resposta à baixa disponibilidade de água.

A melhor relação entre assimilação fotossintética de CO_2 e consumo de H_2O ocorre quando os estômatos estão parcialmente fechados, podendo ser demonstrada no início do estresse hídrico quando os dois processos de difusão são prontamente reduzidos, fazendo com que a relação P_N/E alcance valores mais altos (LARCHER, 2004; GONÇALVES et al., 2010). Portanto, a redução da eficiência no uso da água no tratamento com baixa disponibilidade de água no substrato (25% da capacidade de campo), evidenciado no presente estudo, pode ter sido motivado pelo fechamento estomático, observado a partir dos resultados de g_s e E apresentados anteriormente.

O déficit hídrico reduziu a eficiência de carboxilação no referido tratamento (25% da capacidade de campo) foi motivada pelo fato das plantas apresentarem uma alta concentração intracelular de CO_2 (C_i) que por alguma razão o mesmo não foi utilizado na atividade de carboxilação, o que inclusive comprometeu a atividade fotossintética, fazendo com que as

plantas tivessem uma menor taxa de fotossíntese líquida (EASLON et al., 2015) como já mostrado nos resultados de P_N anteriormente.

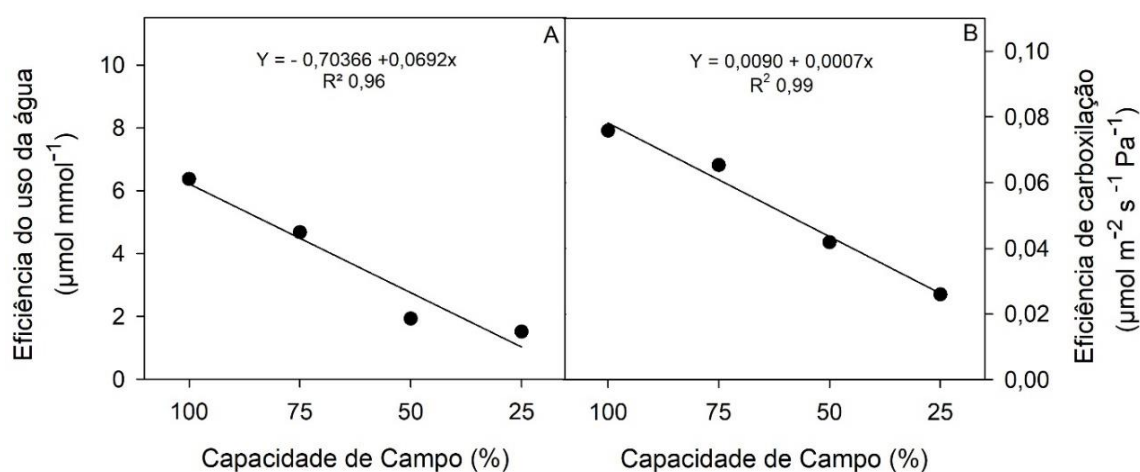


Figura 8 - Eficiência do uso de água (A) e de carboxilação (B) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

O teor relativo de água (CRA) e o dano de membrana (DM) foram influenciados ($p < 0,05$) pelos tratamentos hídricos, ajustando-se em função quadrática com ponto máximo de 78% da capacidade de campo para CRA e ponto mínimo de 79% da capacidade de campo para o DM.

O CRA diminuiu significativamente ($p < 0,05$) em plantas com baixa disponibilidade hídrica, isso pode estar relacionada com a menor pressão de turgor nas células (XAVIER et al., 2014). E que essa redução do teor de água nos tecidos vegetais sob estresse hídrico leva à inibição do crescimento e a alterações fisiológicas e metabólicas (MOHAMMADI et al., 2020).

O conteúdo relativo de água é uma das características mais importantes do balanço hídrico da planta (KHORASANINEJADALIZADEH AHMADABADI; HEMMATI, 2018). Desempenha um papel importante na regulação da condutância estomática e, portanto, na taxa fotossintética da planta. A redução do crescimento e da atividade da raiz e o aumento da evapotranspiração da comunidade de plantas são conhecidos por serem fatores que contribuem para a redução do conteúdo relativo de água (TARUMINGKENG; COTO, 2003; KHORASANINEJAD; ALIZADEH AHMADABADI; HEMMATI, 2018).

Em contrapartida, para o dano de membrana (DM), o regime hídrico (25%) com baixa disponibilidade de água no solo, apresentou maior dano de membrana (Fig. 6 B). Essa variável

representa o vazamento de eletrólitos nos tecidos foliares, sendo um parâmetro amplamente utilizado para estimar danos causados pelo estresse e hídrico (ZHAO et al., 2009).

Além disso, as reduções no conteúdo relativo de água das folhas sob estresse de déficit hídrico se devem à diminuição da quantidade de água nos tecidos e à diminuição da quantidade de água no solo com reduções adicionais no potencial hídrico da folha e a influência do potencial osmótico (LOKA et al., 2020; ROSA, 2020).

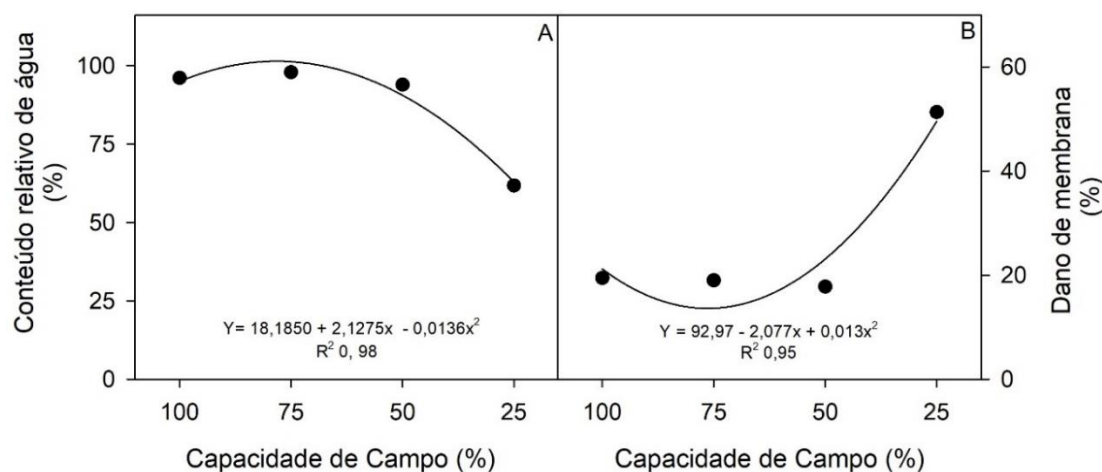


Figura 9 - Conteúdo relativo de água (A) e dano de membrana (B) plantas em tecido foliar de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

O conteúdo de clorofila *a* e *b*, clorofila *a/b*, o conteúdo total de clorofila e carotenoide, apresentaram efeito significativo ($p < 0,05$) pelos regimes hídricos impostos, ajustou-se em função linear crescente, com maior teor de clorofila *a* e *b* nas plantas com baixa disponibilidade de água (25% da capacidade de campo), e menor nas plantas cultivadas em alta disponibilidade de água (100% da capacidade de campo), as quais, relação *a/b* ajustou-se em função linear decrescente, com maior relação em plantas cultivadas a 100% da capacidade de campo. No entanto, as variáveis clorofila total e carotenóides ajustando-se em função quadrática com ponto máximo de 61% da capacidade de campo e ponto mínimo de 33% da capacidade de campo, respectivamente (Fig. 10).

Nos tratamentos com alta disponibilidade hídrica, houve redução dos pigmentos, justificando baixo crescimento das plantas de *U. guianensis*. Segundo Silva et al. (2014), afirmam que a degradação das clorofilas é uma das implicações do estresse hídrico, que pode reduzir a eficiência fotossintética, além de afetar outros processos como a divisão e expansão celular (ROZAS, 2010).

Entretanto, não pode ser descartada a degradação dos pigmentos, uma vez que a baixa quantidade de água no solo, a razão chl a/b apresentou uma redução, sugerindo que a degradação dos complexos de clorofila a e b não ocorreram no mesmo ritmo. É de conhecimento geral que, sob tensão de seca a redução da clorofila b é maior do que a clorofila a , assim, transforma a razão em favor de clorofila a (JALEEL et al., 2009; JAIN; CHATTOPADHYAY, 2010; DALMOLIN, 2013). Segundo Estill et al. (1991), estas diferenças podem ser devido a uma mudança de ocorrência de sistemas fotossintéticos, no sentido de uma razão mais baixa de PSII para PSI.

As clorofilas desempenham papel importante na fotossíntese, sendo responsáveis pela captação de energia luminosa, destacando-se a clorofila a como o principal pigmento dos complexos coletores de luz para as reações fotoquímicas (DE ALMEIDA SILVA et al., 2014; TAIZ et al., 2017). Assim, como ocorreu para clorofila a , a degradação da clorofila b é uma das consequências da deficiência hídrica, que pode levar à fotoinibição e diminuição da eficiência fotossintética, além de afetar outros processos celulares como a divisão e expansão celular (LONG; HUMPHRIES; FALKOWSKI, 1994). Portanto, é esperado que cultivares mantenham maiores conteúdo desses pigmentos sob deficiência hídrica, têm melhor capacidade de tolerar essa condição, devido à estreita relação entre clorofilas, potencial fotossintético e produtividade (O'NEILL; SHANAHAN; SCHEPERS, 2006; DE ALMEIDA SILVA et al., 2014).

Os carotenóides são pigmentos acessórios na fotossíntese, e são componentes básicos para a manifestação da planta, ao mesmo tempo que as plantas possuem um grande número de mecanismos adaptativos em resposta ao estresse ambiental (RAQUEL et al., 2015; WU et al., 2016). Além disso, desempenham papel essencial na fotoproteção, protegendo o aparelho fotossintético contra o oxigênio singlete (1O_2), extremamente reativo, que danifica muitos componentes celulares, como lipídeos. Portanto, esses pigmentos são importantes na prevenção da indução de danos oxidativo causados pelo estresse (SILVA et al., 2014). Evidenciando neste estudo, que os tratamentos que mantiveram maiores quantidades desses pigmentos tiveram maior proteção contra foto-oxidação, enquanto a degradação e carotenóides significou maiores danos nas membranas fotossintéticas nos tratamentos com baixa disponibilidade hídrica.

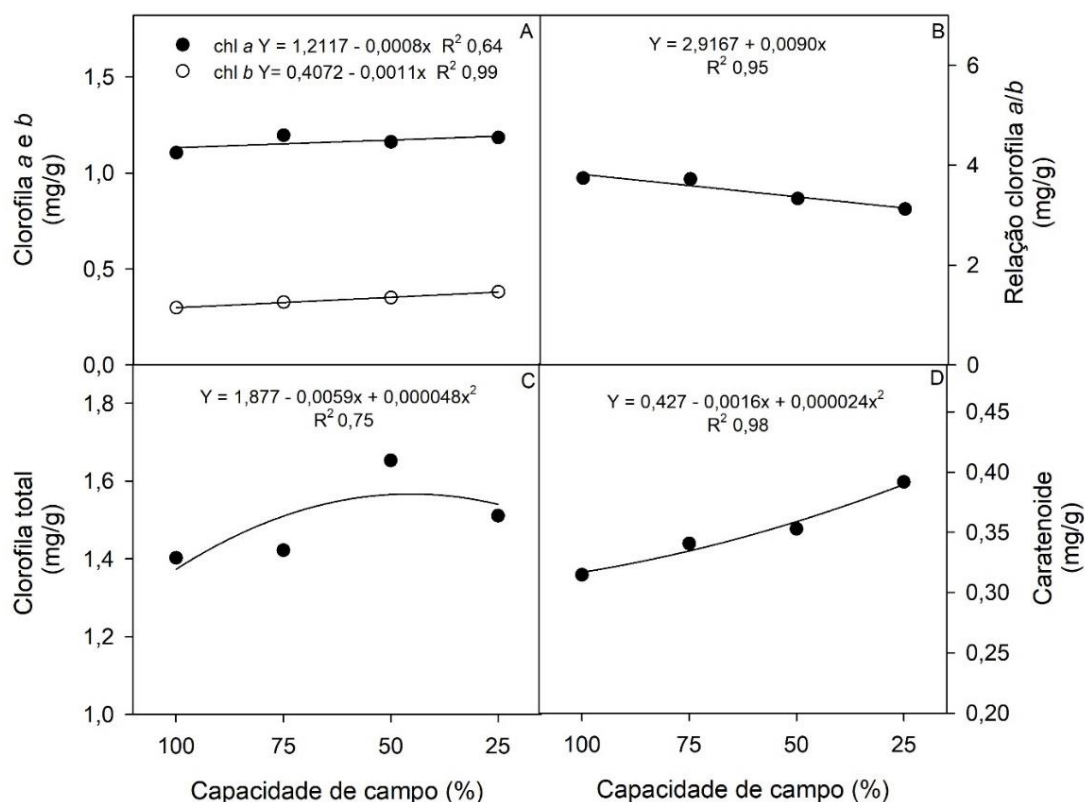


Figura 10 - Conteúdo de clorofila *a* e *b* (A), relação clorofila *a/b* (B), clorofila total (C) e carotenoide (D) em folhas plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

As variáveis massa seca da folha, do caule, da raiz e total foram influenciadas significativamente ($p < 0,05$) pelos regimes hídricos impostos, ajustando-se em função quadrática com ponto mínimo de 45% para folha e maior de 91% da capacidade de campo para raiz. Já para as variáveis massa seca do caule e total, ajustou-se em função linear decrescente, sendo o maior observado nas plantas bem irrigadas (100% da capacidade de campo), e o menor, nas plantas cultivadas em baixa disponibilidade de água (25% da capacidade de campo), respectivamente (Fig. 11).

Esse decréscimo da massa seca é resultado do nível de deficiência hídrica imposta as plantas é resultado dos mecanismos da própria planta para evitar a perda excessiva de água, como por exemplo, redução no ritmo de crescimento (KLOSS et al., 2021). Desta forma, há baixa interceptação de radiação e menor condutância estomática, fazendo com que ocorra redução na assimilação de CO_2 , e assim menor acúmulo de biomassa (CAVATTE et al., 2011). Xavier et al. (2014), explica que a deficiência hídrica reduz a pressão de turgor e o fluxo nos vasos condutores, sendo que esses fatores provocam decréscimo no alongamento celular e no

desenvolvimento das plantas, promovendo assim a redução de área foliar, altura e diâmetro, resultando em perda de biomassa vegetal.

Segundo os autores Ludlow e Muchow (1990), a redução no conteúdo de água no solo, causa significativa variação na distribuição e desenvolvimento radicular, podendo mudar o período de disponibilidade e a quantidade de água disponível para as plantas (KLOSS et al., 2021).

A formação de biomassa pelo vegetal pode ser conceituada por uma relação fisiológica simples, a qual se baseia na radiação absorvida e na eficácia de conversão em matéria seca, sendo esse processo afetado pelo estresse hídrico nas plantas (FERREIRA JUNIOR, 2013). Tais características foram observadas nesse estudo, pois as plantas cultivadas nos tratamentos hídricos (50% e 25% da capacidade de campo), ou seja, em condições de estresse hídrico, apresentaram reduções em seus parâmetros fotossintéticos, e conseqüentemente diminuição na massa seca.

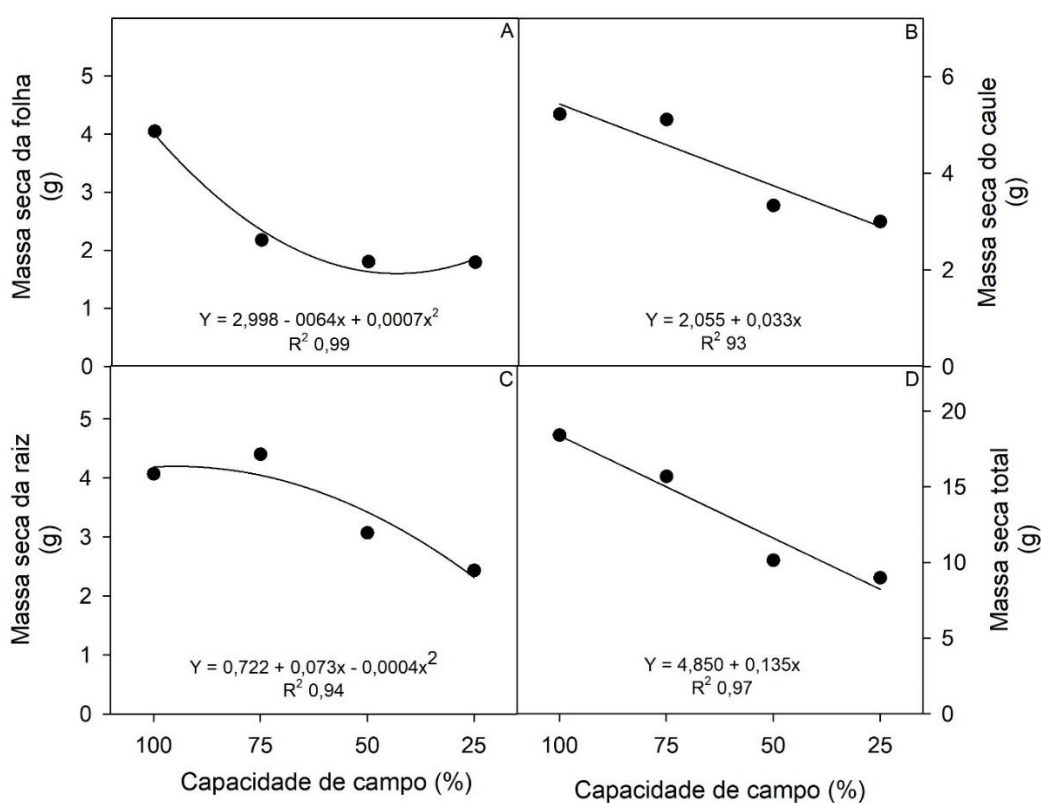


Figura 11 - Massas secas das folhas (A), do caule (B), das raízes (C) e total (D) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

O estresse hídrico induziu alterações significativas ($p < 0,05$) para as variáveis relação raiz/parte aérea e alocação de biomassa (Fig. 12), apresentaram como resposta ajuste em função

quadrática com ponto mínimo de 61% para alocação de biomassa na folha, e pontos máximos de 29% para alocação de biomassa nas raízes, 30% para alocação de biomassa no caule, e 40% para relação raiz/parte aérea.

Plantas cultivadas sob deficiência hídrica apresentaram maior alocação de biomassa para as raízes que pode auxiliar na captação de água, sendo um fator importante na tolerância juntamente às modificações na anatomia radicular observadas. A redução na alocação de biomassa foliar nos devidos tratamentos, é uma resposta comum em plantas sob deficiência hídrica para reduzir o excesso de transpiração e não afetou a taxa assimilatória líquida e o crescimento desse indivíduo. O aumento da alocação de biomassa na raiz é uma resposta adaptativa da planta para tolerar a deficiência hídrica, o que permite uma maior absorção da água e os nutrientes no solo (FLEXAS; MEDRANO, 2002; DRAKE et al., 2017; DA CONCEIÇÃO SABINO et al., 2021). Além do que, os tratamentos acima de 40% da capacidade de campo tiveram maior relação raiz parte aérea, quando comparado aos demais regimes hídricos (Fig. 12 A).

Porém, as plantas mostraram uma relação raiz/parte aérea mais baixa em tratamentos hídricos bem irrigados (acima de 75% da capacidade de campo), em comparação com as plantas submetidas a seca (Fig. 12 A). Isso ocorre por se tratar de um importante processo adaptativo no qual a manutenção do crescimento das raízes durante períodos de menor disponibilidade de água permite que a planta tenha acesso a água em perfis mais profundos (SILVA et al., 2010).

O crescimento contínuo do sistema radicular em plantas cultivadas em baixa disponibilidade de água, resultou em redução da expansão foliar. Pois, a região da parte aérea dispõe de menor consumo de carbono e energia, que por sua vez disponibiliza uma maior proporção de fotoassimilados para o crescimento de raízes (DU et al., 2020). O crescimento diferencial entre a parte aérea e as raízes resulta em uma maior relação raiz/parte aérea (TOSCANO et al., 2018), conforme observado no presente estudo. De fato, o déficit hídrico nas plantas costuma estar associado à redução da área foliar, diminuindo conseqüentemente o crescimento da planta (LIMA et al., 2019; DU et al., 2020; LOZANO-MONTAÑA et al., 2021).

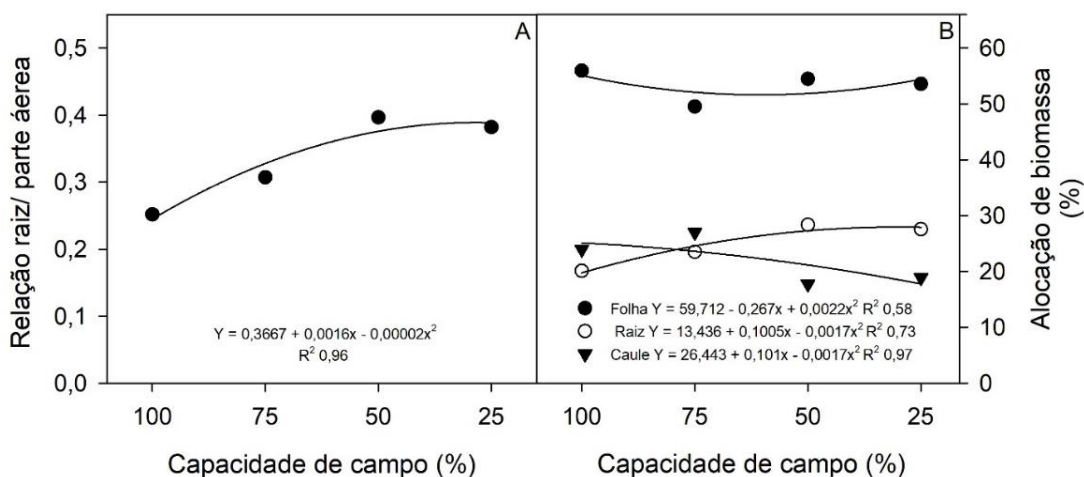


Figura 12 - Relação raiz/parte aérea (A) e alocação de biomassa (B) de plantas *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento, Rio Branco, Acre.

As secções transversais do limbo foliar de *U. guianensis*, apresentaram a face adaxial e abaxial uniestratificada, com células menores na face abaxial. O mesófilo é dorsiventral constituído por parênquima paliçádico e lacunoso. O parênquima paliçádico está voltado para superfície adaxial formado por duas camadas de células paliçádicas alongadas e parênquima lacunoso na face abaxial, espaçadas entre si, contínuos e uniformes, que ocupam cerca da metade da espessura do mesófilo, constituído de três a quatro camadas de células irregulares ligadas entre si, porém com alguns espaços intercelulares formando algumas lacunas ao longo da lâmina foliar, com presença de alguns idioblastos como drusas entre essas células. E neles se mantém o vapor de água e o dióxido de carbono (CO_2) utilizável na fotossíntese (DA CUNHA CRUZ et al., 2020).

De acordo com Mauseth (2009), plantas de ambientes quentes e secos apresentam anatomia foliar padrão, com parênquima paliçádico adaxial e parênquima lacunoso abaxial, geralmente reduzindo os espaços intercelulares e compactando as células para evitar perdas de água. Essa configuração de tecidos poderia reduzir a fotossíntese, pois as células ficariam menos expostas ao dióxido de carbono, mas modificações enzimáticas e ultraestruturais propiciaram a resolução deste problema, através do surgimento de diferentes vias fotossintéticas (MAUSETH, 2009).

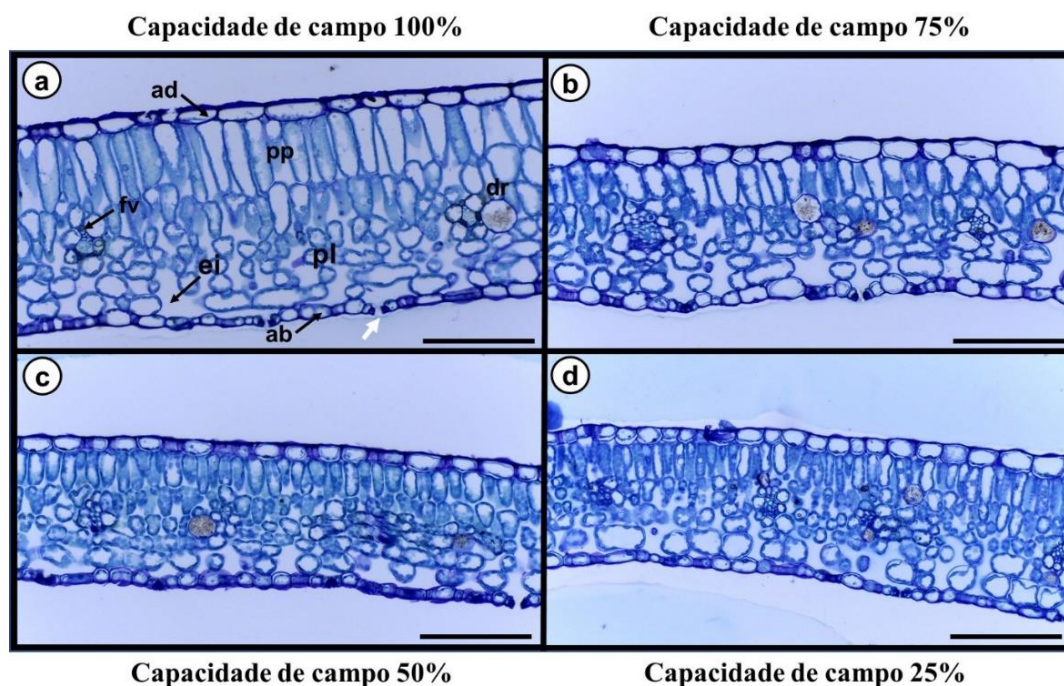


Figura 13 - Secções transversais de folhas de *U. guianensis*, cultivadas sob diferentes capacidades de campo. Rio Branco, Acre.

Abreviaturas: Faces adaxial (AD) e abaxial (AB) da epiderme; espaço intercelular (EI); feixe vascular (FV); parênquima paliçádico (PP); parênquima lacunoso (PL); Drusa (DR); estômatos (seta branca). Barra: 400 μ m.

O estresse hídrico imposto promoveu alterações significativas ($p < 0,05$) para as características anatômicas avaliadas espessura do parênquima paliçádico (EPP), espessura do parênquima lacunoso (EPL), espessura do limbo foliar (ELF), espessura da epiderme da face adaxial (EAB) e número do parênquima paliçádico (NPP). Com exceção da espessura da epiderme da face abaxial (EAB) não houve efeito significativo dos tratamentos hídricos.

Observou-se que plantas cultivadas sob alta disponibilidade de água (capacidade de campo 100%) apresentaram melhores respostas para as variáveis analisadas quando comparado com os demais regimes hídricos, exceto para a espessura do limbo foliar (ELF) exibiu maior redução nas capacidades de campo 100% e 25% (Tabela 1). Por outro lado, o tratamento com baixa disponibilidade de água (25% da capacidade de campo) reduziu significativamente a espessura do parênquima paliçádico e lacunoso, espessura do limbo foliar e no número do parênquima paliçádico (Tabela 1).

O aumento do número de células do parênquima paliçádico, é atribuído a quantidade de espaços intercelulares, a região fica mais próximo da superfície, com isso facilita a penetração da luz para o interior da folha, enquanto o parênquima lacunoso promove a dispersão de

moléculas de clorofila para melhorar a absorção de luz, o que é confirmado nas capacidades de campo 100% e 50%. Sendo assim, a ocorrência destes espaços no parênquima lacunoso dos indivíduos da *U. guianensis*, pode ser interpretado tanto como uma estratégia para maior eficiência na reflexão interna e, conseqüentemente, maior absorção da luz pelos tecidos clorofilados, quanto melhor difusão de CO₂, determinando um possível aumento da fotossíntese (MATSUDA; RAYAN, 1990; CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009; PEIXOTO, 2020).

Segundo os autores (RIBEIRO, 2018), o parênquima lacunoso oferece menos resistência as trocas gasosas das folhas quando comparado com o parênquima paliçádico, por apresentar células com maior dimensão, maior densidade e maiores espaços intercelulares. Justo et al., (2005), estudando *Xylopia brasiliensis* Spreng, concluíram que as características anatômicas das folhas apresentaram plasticidade de resposta em função do estágio de desenvolvimento da planta e das condições ambientais.

O parênquima paliçádico está diretamente relacionado com maior eficiência fotossintética e, um maior desenvolvimento desse tecido pode permitir maior fixação de CO₂ com uma abertura dos estômatos em curto espaço de tempo fazendo com que a eficiência do uso da água aumente por reduzir a transpiração, e assim, tendo maiores condições de sobreviver e de reproduzir em um ambiente de estresse hídrico (JONES, 1992; CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009).

Modificações no mesófilo e no parênquima clorofiliano sob estresse hídrico são relatados em estudos com Oliveira por Chartzoulakis et al. (2002), segundo os quais pode ocorrer aumento na densidade, redução dos espaços intercelulares e no tamanho das células do mesófilo. A maior proporção de tecido parenquimático pode estar relacionada com maior eficiência fotossintética (BACELAR et al., 2004; GUERFEL et al., 2006).

Grisi et al. (2008), estudando a caracterização de folhas de duas cultivares de cafeeiro sob condições de estresse hídrico, não observaram diferenças significativas para os valores da epiderme adaxial. Esses resultados diferem do encontrados no presente estudo, pois da espessura da epiderme da face adaxial foi maior na capacidade de campo 75%, não diferindo dos tratamentos 100% e 25% da capacidade de campo. Segundo o autor, a incidência de radiação, é maior na face adaxial das folhas e, por isso, as respostas da face abaxial podem não ser facilmente observadas como acontece na face adaxial. A presença de epiderme mais espessa em algumas espécies pode conferir redução na perda de água pela imposição de uma barreira física maior à transpiração (GRISI et al., 2008).

O aumento da espessura do limbo foliar pode contribuir no aumento do número de cloroplastos e, conseqüentemente, na fotossíntese, pois a atividade fotossintética está

diretamente ligada ao número de cloroplastos (PIMENTEL, 1998). De acordo com Castro, Pereira e Paiva (2009), pode também estar relacionado com os valores encontrados na espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso e da epiderme da face adaxial e abaxial e também alterações ocasionadas por fatores abióticos como altas temperaturas e excesso de radiação solar.

Tabela 1 - Parâmetros anatômicos foliares de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.

Capacidade de Campo	EPP	EPL	ELF	EAD	EAB	NPP
	(µm)					(n°)
100%	176,37 ± 1,10 a	125,53 ± 1,28 a	332,01 ± 1,54 b	36,55 ± 1,50 ab	30,05 ± 2,52 a	28,00 ± 1,08 a
75%	129,15 ± 1,49 c	111,85 ± 2,12 b	384,54 ± 1,46 a	42,30 ± 0,88 a	29,65 ± 2,44 a	16,75 ± 1,43 b
50%	145,19 ± 1,18 b	127,91 ± 1,70 a	336,48 ± 1,65 b	33,10 ± 1,64 b	25,25 ± 1,83 a	18,00 ± 0,91 b
25%	128,46 ± 2,10 c	105,65 ± 1,26 b	316,79 ± 2,02 c	36,90 ± 2,22 ab	26,75 ± 1,45 a	17,25 ± 1,65 b
CV (%)	2,10	2,78	2,78	0,99	8,79	15,10

Abreviações: espessura do parênquima paliçádico (EPP); espessura do parênquima lacunoso (EPL); espessura do limbo foliar (ELF); espessura da epiderme da face adaxial (EAD); espessura da face abaxial da epiderme (EAB); número do parênquima paliçádico (NPP). Médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste de Tukey (P<0,05).

As secções paradérmicas foliar de *U. guianensis* são hipoestomática, pois apresentam estômatos somente na epiderme abaxial, apresentam paredes anticlinais levemente sinuosas, com células uniestratificada com forma e tamanho irregular. As células têm paredes sinuosas na superfície abaxial, com estômatos do tipo paracíticos (Fig. 14). De acordo com Metcalfe; Chalk (1979) estas são características gerais comuns ao gênero e família, os estômatos encontram-se no mesmo nível ou levemente acima das demais células epidérmicas.

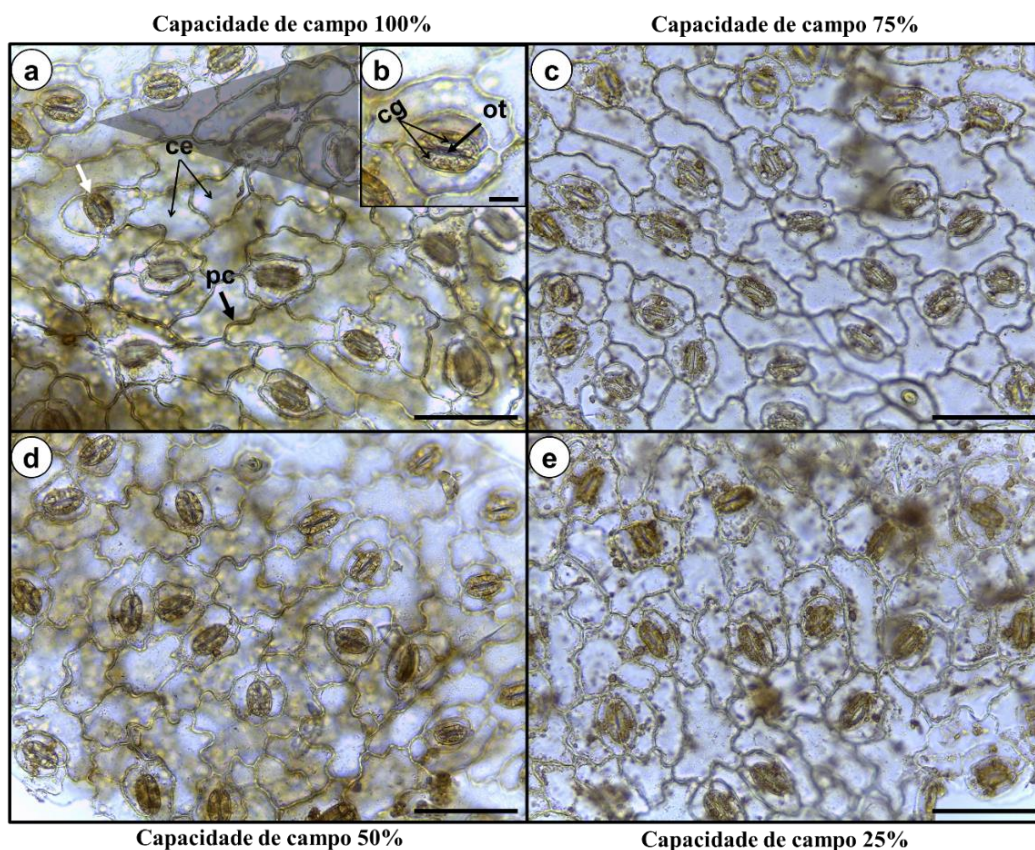


Figura 14 - Vista paradérmicas da face abaxial da epiderme de folhas de *U. guianensis*, cultivadas sob diferentes capacidades de campo, após 22 dias de estresse hídrico, Rio Branco, Acre.

Abreviaturas: estômato (seta branca); parede celular da célula epidérmica (PC); células da epiderme (CE); célula-guarda (CG); ostíolo (OT). Barra: 100 μm (A, C e D); 500 μm (B).

Quanto às características paradérmicas avaliadas aos 22 dias, o número de estômatos (NE), índice estomático (IE) e densidade estomática (DE) da face abaxial foram fortemente alteradas pelos tratamentos hídricos ($p < 0,05$). Porém, a imposição dos tratamentos hídricos não promoveu alterações significativas para o número de células epidérmicas (Tabela 2). Sendo que plantas expostas a capacidade de campo de 50% apresentaram maior número de estômatos, não diferiu dos tratamentos 75% e 100% da capacidade de campo. Além disso, foi encontrado resultado semelhante para índice estomático.

Plantas expostas a capacidade de campo de 50% apresentaram maior densidade de estômatos na epiderme da face abaxial, quando comparado com os demais tratamentos hídricos. Evidenciando que na condição de deficiência hídrica esta planta mostrou-se mais adaptada, apresentando maior número de estômatos por área. Tal resultado ajuda a explicar as maiores taxas de condutância estomática, atividade respiratória, fotossintética das plantas e eficiência

no uso da água. (CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009). E que essa maior densidade estomática encontrada pode ser interpretada como uma resposta da espécie, que permite diminuir sua taxa de transpiração e garantir o estabelecimento de suas populações em ambientes com condições xéricas (LIMA et al., 2006; CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009).

Além disso, também pode está relacionado com uma maior capacidade das plantas em captar o CO₂ da atmosfera, permitindo que mais desse gás seja fixado, aumentando assim a taxa fotossintética (PEREIRA et al., 2016; KLOSS et al., 2021). Porém, quando sujeito à limitação de água, ocorre aumento da densidade estomática em espécies tolerantes à seca (ZHANG et al., 2006) e essa densidade estomática mais alta torna seu comportamento mais eficiente, porque os estômatos permanecem abertos por intervalos de tempo mais curtos (CRUZ et al., 2019). Isso significa que a densidade estomática desempenha papel direto na perda de água mesmo em condutâncias muito baixas.

Para o índice estomático, que envolve a relação entre o número de estômatos e de células em um mesmo campo. De acordo com Cutter (1986), o índice estomático é razoavelmente constante para uma dada espécie, sendo afetado principalmente pela umidade. Com esse resultado pode-se inferir que o aumento da densidade estomática para o *U. guianensis*, foi acompanhado de um aumento no índice estomático (GRISI et al., 2008).

A seca é o principal fator que desencadeia o fechamento estomático e diminui a condutância estomática em plantas (XU; ZHOU; SHIMIZU, 2010; CRUZ et al. 2019). A diminuição no tamanho dos estômatos é um fator importante na regulação das trocas gasosas, uma vez que folhas com estômatos menores apresentam maior eficiência no uso da água por apresentarem um menor tamanho dos poros estomáticos, condicionando assim uma menor perda de água por transpiração (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003; CUSTÓDIO et al., 2016).

Tabela 2 - Número de estômatos (NE), de células epidérmicas (NCE), Índice estomático (IE) e densidade estomática (DE) da face abaxial da epiderme em folhas de *U. guianensis* submetidas a diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.

Capacidade de Campo	NE	NC	IE	DE
	(n°)		mm ²	
100%	175 ± 2,88 ab	513 ± 5,77 a	26 ± 2,05 ab	117 ± 20,51 bc
75%	228 ± 2,88 ab	593 ± 2,88 a	28 ± 2,04 ab	152 ± 20,43 ab
50%	272 ± 1,44 a	553 ± 5,77 a	33 ± 0,64 a	182 ± 6,40 a
25%	148 ± 1,66 b	456 ± 2,88 a	24 ± 2,24 b	99 ± 22,48 c
CV (%)	10,15	10,15	11,61	10,15

Média ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste de Tukey (P<0,05).

Os tratamentos hídricos aplicados afetaram significativamente a anatomia e fisiologia das plantas submetidas ao estresse hídrico. Para todos os tecidos analisados, foram observadas diferenças na organização e presença ou ausência de determinadas estruturas anatômicas entre as condições avaliadas. A epiderme uniestratificada com presença de tricomas estrelados, formada por uma camada e células constituída por uma parede periclinal externa fina e plana ocorrem em ambas as superfícies. Na região do parênquima cortical foram detectadas cinco ou seis camadas de células, com poucos espaços intercelulares na região do parênquima cortical e colênquima formado por seis ou sete camadas de células. Logo abaixo, da região cortical, localiza-se os tecidos condutores, com floema circundando o xilema e a medula reduzida formada de parênquima (Fig. 15).

Tecidos parenquimáticos e colenquimáticos apresentam similaridade e são sedes de processos fisiológicos e atividades essenciais, como fotossíntese, assimilação, respiração, armazenamento, preenchimento e sustentação para o vegetal (PACE; SOFFIATTI, 2013). Logo, a inexistência ou malformação desses tecidos pode influenciar negativamente o desenvolvimento das plantas. Além disso, os tecidos parenquimáticos têm íntima relação com a fotossíntese e, o maior desenvolvimento desse tecido pode permitir maior fixação de CO₂ (CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009; KLOSS et al., 2021).

O cilindro central é formado por sistema vascular e medula. A medula é constituída por parênquima. Já o câmbio vascular, é o tecido meristemático que origina os tecidos condutores como o xilema e floema, responsáveis pelo transporte e distribuição de fotoassimilados na planta. Logo, a malformação ou inexistência do câmbio, implica em consequências negativas para o desenvolvimento e crescimento das plantas.

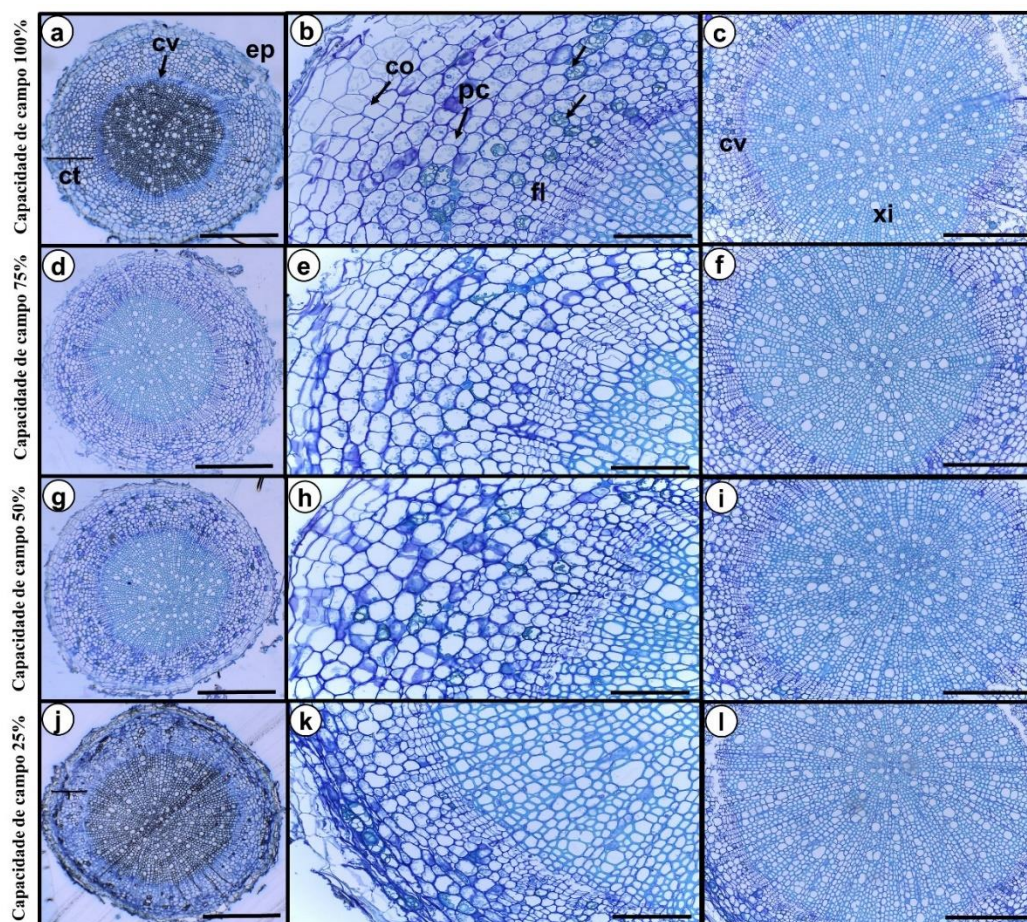


Figura 15 - Secções transversais de raiz de *U. guianensis*, cultivadas sob diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.

Abreviações: epiderme (EP); câmbio vascular (CV); córtex (CT); xilema (XI); floema (FL); medula do parênquima (ME); colênquima (CO); parênquima cortical (PC); setas - células com grãos de amido. Barras: 300 μm (A, D, G e J); 400 μm (B, E, H e K); 100 μm (C, F, I e L).

O estresse hídrico imposto não promoveu alterações significativas ($p < 0,05$) para as estruturas secundárias avaliadas: área do xilema secundário (AXS), área do córtex (AC), área do vaso do xilema (AVX) e proporção do xilema no cilindro vascular (PXVC). Com exceção da diâmetro do vaso do xilema (DVX), proporção do cilindro vascular (PCV) e proporção do córtex (PC), houve efeito significativo dos tratamentos hídricos (Tabela 3).

Tabela 3 - Parâmetros anatômicos da estrutura secundária da raiz de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo, Rio Branco, Acre.

Capacidades de Campo	AXS	AC	AVX	DVX	EC	PCV	PC	PXC
		mm ²		(μ m)			%	
100%	8,02 \pm 0,86 a	16,52 \pm 1,80 a	0,08 \pm 0,00 a	71,2 \pm 1,07 a	115,12 \pm 8,88 a	32,83 b	67,16 a	0,51 a
75%	12,60 \pm 1,92 a	16,76 \pm 1,55 a	0,10 \pm 0,00 a	76 \pm 2,35 a	112,27 \pm 4,10 a	36,74 ab	57,53 ab	0,72 a
50%	10,57 \pm 1,78 a	17,69 \pm 0,95 a	0,08 \pm 0,00 a	63,5 \pm 1,02 b	126,30 \pm 3,39 a	36,74 ab	57,53 ab	0,94 a
25%	12,32 \pm 0,38 a	15,36 \pm 2,26 a	0,10 \pm 0,00 a	61,55 \pm 1,53 b	97,34 \pm 10,31 a	45,35 a	54,64 b	0,72 a
CV (%)	25,64	20,68	16,54	4,67	12,97	14,42	9,35	25,42

Abreviações: área do xilema secundário (AXS); área do córtex (AC); área do vaso do xilema (AVX); diâmetro do vaso do metaxilema (DMX); espessura do córtex (EC); proporção do cilindro vascular (PCV); proporção do córtex (PC); proporção do xilema no cilindro vascular (PXVC). Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste de Tukey (P<0,05).

Os resultados observados mostram que plantas expostas a deficiência hídrica (25% da capacidade de campo) apresentou reduções significativas na proporção do córtex e aumento proporção do cilindro vascular, em comparação aos demais tratamentos hídricos. No qual, à medida que houve redução na proporção do cilindro vascular no tratamento 100%, houve aumento na proporção do córtex da raiz, não diferindo dos tratamentos 75% e 50% da capacidade de campo. Resultado que pode ser explicado, pois o baixo potencial osmótico extracelular em condições de estresse hídrico induz a perda de integridade e rigidez da parede celular e, conseqüentemente, redução no volume das células (BEAUZAMY; NAKAYAMA; BOUDAUD, 2014; BRAIDWOOD et al., 2014; SHAO et al., 2008; ZHANG et al., 2017).

Cheng et al. (2012) atribuem as diminuições nos parâmetros de trocas gasosas ao aumento do comprimento do córtex e às barreiras apoplásticas. O córtex radicular por ser mais espesso reduz a condutância da água devido à distância a ser percorrida até alcançar o tecido vascular (RAMOS et al., 2009). Logo, a distância para entrada e saída de substâncias será menor até o xilema (DUARTE et al., 2020). Além disso, a diminuição na proporção do cilindro vascular ocorre, pois, as raízes podem apresentar redução do tecido do xilema e conseqüentemente diminuição no transporte de água (KLOSS et al., 2021).

Quanto ao diâmetro dos elementos de vaso do metaxilema, a restrição hídrica promoveu uma redução nessa característica para os tratamentos hídricos 50% e 25%. Sendo que essa redução sob condições de seca é para evitar embolia e também evitar a cavitação de vasos, o que reuz a condutância do xilema, sendo que vasos menores evitam a ocorrência desse fenômeno favorecendo a planta (LI et al., 2010). Além disso, tanto o tamanho quanto o número de vasos do xilema estão relacionados à condutância hidráulica da raiz e à tolerância à seca (VADEZ, 2014; DA CUNHA CRUZ et al., 2020).

O metaxilema é um tecido vascular com atividades relacionadas à captação de água e de elementos solubilizados, e aumentos no diâmetro da raiz podem contribuir para a manutenção do aporte de nutrientes (DA SILVA LOBATO et al., 2020).

Estudos anatômicos podem eventualmente revelar adaptações particulares ao ambiente hídrico em que o vegetal ocorre, sendo que em ambientes com baixa disponibilidade de água, as características dos elementos de vaso estão relacionadas à garantia do fluxo hídrico (PINHO; MAZZONI; SAJO, 1992; MACHADO, 2004).

5. CONCLUSÕES

O cultivo de *U. guianensis* sob 100% da capacidade de campo promove maior atividade fotossintética e crescimento. A eficiência quântica real ou atual ($\Delta f/F_m$) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) foram diminuídas apenas em plantas cultivadas sob 50% e 25% da capacidade de campo.

A anatomia foliar sob capacidade de campo de 25% exibiram menor espessura do parênquima paliçádico e alterações no número e na densidade estomática.

A alta disponibilidade hídrica no solo aumentou as taxas de trocas gasosas, principalmente na assimilação de carbono, eficiência no uso da água e eficiência da carboxilação. Entretanto, plantas que foram submetidas a restrição hídrica apresentaram menores valores de trocas gasosas ao longo do período experimental ocasionando em menor acúmulo de fotoassimilados.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANJUM, S. A.; XIE, X.; WANG, L.; SALEEM, F.; MAN, C.; LEIL, W.; Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v.6, p. 2026-2032, 2011.

AQUINO, R.; DE FEO, V.; DE SIMONE, F.; PIZZA, C.; CIRINO, G. Plant metabolites: New Compounds and Anti-inflammatory Activity of *Uncaria tomentosa*. **Journal of Natural Products**, v.54, p.453-459. 1997.

ARAÚJO, S. A. C.; VASQUEZ, H. M.; CAMPOSTRINI, E.; NETTO, A. T.; DEMINICIS, B. B.; LIMA, E. S. 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.

ASGHER, M.; NOREEN, S.; BILAL, M. Enhancement of catalytic, reusability, and long-term stability features of *Trametes versicolor* IBL-04 laccase immobilized on different polymers. **International journal of biological macromolecules**, v. 95, p. 54-62, 2017.

BACELAR, E. A et al. Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field grown olive cultivars growing under drought conditions. **Tree Physiology**, Oxford, v. 24, p. 233-239, 2004.

BALARDIN, R. S.; SILVA, F. D. L.; DEBONA, D.; CORTE, G. D.; FAVERA, D. D.; TORMEN, N. R. Tratamento de sementes com fungicidas e inseticidas como redutores dos efeitos do estresse hídrico em plantas de soja. **Ciência Rural**, v. 41, n. 7, p. 1120-1126, 2011.

BANERJEE, A.; ROYCHOUDHURY, A. Group II late embryogenesis abundant (LEA) proteins: structural and functional aspects in plant abiotic stress. **Plant Growth Regulation**, v. 79, n. 1, p. 1-17, 2016.

BARTLETT, M. S. Statistical information and properties of sufficiency, **Proc. Roy. Soc., London, Ser. A**, 154, 124–137, 1937.

BASU, S.; RAMEGOWDA, V.; KUMAR, A.; PEREIRA, A. Plant Adaptation to Drought Stress. **F1000Research**, v. 5, n. 10, (F1000 Faculty Rev):1554, 2016.

BEAUZAMY, L.; NAKAYAMA, N.; BOUDAOU, A. Flowers under pressure: ins and outs of turgor regulation in development. **Annals of Botany**, v. 114, n. 7, p. 1517-1533, 2014.

BELLARD, C.; BERTELSMEIER, C.; LEADLEY, P.; THUILLER, W.; COURCHAMP, F. Impacts of climate change on the future of biodiversity. **Ecology letters**, v.15, n. 4, p. 365-377, 2012.

BILIBIO, C.; CARVALHO, J. A.; MARTINS, M.; REZENDE, F. C.; FREITAS, E. A.; GOMES, L. A. A. Desenvolvimento vegetativo e produtivo da berinjela submetida a diferentes tensões de água no solo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 14, n. 7, p. 730-735, 2010.

BRAIDWOOD, L.; BREUER, C.; SUGIMOTO, K. My body is a cage: mechanisms and modulation of plant cell growth. **New Phytologist**, v. 201, n. 2, p. 388-402, 2014.

BUCKLEY, T. N.; JOHN, G. P.; SCOFFONI, C.; SACK, L. How does leaf anatomy influence water transport outside the xylem? **Plant Physiology**, v. 168, n. 4, p. 1616-1635, 2015.

CAIRO, P. A. R. **Curso básico de relações hídricas de plantas**. Vitória da Conquista: UESB, 1995.

CAMPELO, D. D. H.; LACERDA, C. F.; SOUSA, J. A.; CORREIA, D.; BEZERRA, A. M. E.; ARAÚJO, J. D. M.; NEVES, A. L. R. Leaf gas exchange and efficiency of photosystem II in adult plants of six forest species as function of the water supply in the soil. **Revista Arvore**, v. 39, n. 5, p. 973–983, 2015.

CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos. **Lavras: UFLA**, v. 9, n. 4, 2009.

CAVALCANTE, A. C. R.; CAVALLINI, M. C.; LIMA, N. R. C. B. Estresse por déficit hídrico em plantas forrageiras. **Embrapa Caprinos e Ovinos-Documents (INFOTECA-E)**, 2009.

CAVATTE, P. C.; MARTINS, S. C. V.; MORAIS, L. E.; SILVA, P. E. M.; SOUZA, L. T. A fisiologia dos estresses abióticos. **Melhoramento de Plantas para Condições de Estresses Abióticos**. Ed. UFV, Viçosa, p. 39-45, 2011.

CAVERZAN, C.; BONIFACIO, A.; CARVALHO, F. E. L.; ANDRADE, C. M. B.; PASSAIA, G.; SCHUNEMANN, M.; MARASCHIN, F. S.; MARTINS, M. O.; TEXEIRA, F. K. The knockdown of chloroplastic ascorbate peroxidases reveals its regulatory role in the photosynthesis and protection under photo-oxidative stress in rice. **Plant Science**, v. 214, p. 74-87, 2014.

CECHIN, I.; CARDOSO, G. S.; FUMIS, T. F.; CORNIANI, N. Nitric oxide reduces oxidative damage induced by water stress in sunflower plants. **Bragantia**, v. 74, n. 2, p. 200-206, 2015.

CERQUEIRA, R. C. **Influência do frio e do déficit hídrico nas características fisiológicas e bioquímicas em videiras (*Vitis vinifera* L.) cv. Thompson seedless**. Botucatu, p.122. Tese (Doutorado em Agronomia/Horticultura) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, 2011.

CHALLABATHULA, D.; ZHANGA, Q.; BARTELSA, D. Protection of photosynthesis in desiccation-tolerant resurrection plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 227, p. 84-92, 2018.

CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; KOFIDIS, G.; BOSABALIDIS, A.; NASTOU, A. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. **Scientia Horticulturae**, v. 95, n. 1-2, p. 39-50, 2002.

CHENG, H.; CHEN, D. T.; TAM, N. F. Y.; CHEN, G. Z.; LI, S. Y.; YE, Z. H. Interactions among Fe²⁺, S₂⁻, and Zn²⁺ tolerance, root anatomy, and radial oxygen loss in mangrove plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 7, p. 2619-2630, 2012.

CHRISTEN, D.; SCHÖNMANN, S.; JERMINI, M.; STRASSER, R. J.; DÉFAGO, G. Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, n. 3, p. 504-514, 2007.

COMAS, L. H.; BECKER, S. R.; CRUZ, V. M. V.; BYRNE, P. F.; DIERIG, D. A. Root traits contributing to plant productivity under drought. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 442, 2013.

CONSERVA, L. M.; JESU, J. C. F. Borreria and Spermacece species (Rubiaceae): A review of their ethnomedicinal properties, chemical constituents, and biological activities. **Pharmacognosy Reviews**, v. 6, n. 11, p. 46, 2012.

CONSOLARO, H. N. **A distilia em espécies de Rubiaceae do bioma cerrado**. Tese (Doutorado em Ecologia)-Universidade de Brasília, Brasília, p.115. 2008.

COSTA, A. S.; FREIRE, A. L. O.; BAKKE, I. A.; PEREIRA, F. H. F. Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva*) Allemão ao déficit hídrico e posterior recuperação. **Irriga**, v. 20, n. 4, p. 705-717, 2015.

COSTA, J. R.; PINHO, J. L. N.; PARRY, M. M. Produção de matéria seca de cultivares de milho sob diferentes níveis de estresse hídrico. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 12, n. 5, p. 443-450, 2008.

CRAMER, G. R.; URANO, K.; DELROT, S.; PEZZOTTI, M.; SHINOZAKI, K. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. **BMC plant biology**, v. 11, n. 1, p. 1-14, 2011.

CRUZ, Y. C.; SCARPA, A. L. M.; PEREIRA, M. P.; CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J. Growth of *Typha domingensis* as related to leaf physiological and anatomical modifications under drought conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 41, n. 5, 2019.

CUNHA, R. L. M.; SANTOS, B. G.; 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. **Amazon Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 56, n. 3, p. 255–260, 2013.

CUSTÓDIO, R. A.; NETO, S. E. A.; JUNIOR, P. C. P. F.; NETO, R. D. C. A.; SILVA, I. F. Morpho-anatomy of leaves and yield of pineapple plant in intercropping with cassava. **Bioscience Journal**, v. 32, n. 4, 2016.

CUTLER, D. F.; BOTHA, T.; STEVENSON, D. W. **Anatomia vegetal**: uma abordagem aplicada. Porto Alegre: Artmed, 2011.

CUTTER, E. G. **Anatomia vegetal**: parte I: células e tecidos. 2. ed. São Paulo: Roca, 1986.

DA CONCEIÇÃO SABINO, F.; DE SOUZA, L. S. B., DE SOUZA, M. A. G., DE BARROS, J. P. A., DE LUCENA, L. R. R., JARDIM, A. M. D. R. F; DA SILVA, T. G. F. Morphological characteristics, biomass accumulation and gas exchange of an important species native for restoration in Semiarid Brazilian areas affected by salt and water stress. **Plant Stress**, p. 100021, 2021.

DA CUNHA CRUZ, Y.; SCARPA, A. L. M.; PEREIRA, M. P.; DE CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J. Root anatomy and nutrient uptake of the cattail *Typha domingensis* Pers.(Typhaceae) grown under drought condition. **Rhizosphere**, v. 16, p. 100253, 2020.

DA SILVA LIMA, L. K.; DE JESUS, O. N.; SOARES, T. L.; DOS SANTOS, I. S.; DE OLIVEIRA, E. J.; COELHO FILHO, M. A. Growth, physiological, anatomical and nutritional responses of two phenotypically distinct passion fruit species (*Passiflora L.*) and their hybrid under saline conditions. **Scientia Horticulturae**, v. 263, p. 109037, 2020.

DA SILVA LOBATO, S. M.; DOS SANTOS, L. R.; DA SILVA, B. R. S.; PANIZ, F. P.; BATISTA, B. L.; DA SILVA LOBATO, A. K. Root-differential modulation enhances nutritional status and leaf anatomy in pigeonpea plants under water deficit. **Flora**, v. 262, p. 151-519, 2020.

DALAL, V. K.; TRIPATHY, B. C. Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-16, 2018.

DALMOLIN, A. C. **Relações hídricas, trocas gasosas e anatomia foliar de *Vochysia divergens* Pohl**. Espécie invasora no Pantanal Mato-Grossense. 2013.

DE ALMEIDA SILVA, M., DOS SANTOS, C. M., DOS SANTOS VITORINO, H., & DE LIMA RHEIN, A. F. Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD como descritores de intensidade do estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, 2014.

DELPRETE, P. G.; JARDIM, J. G. Systematics, taxonomy and floristics of Brazilian Rubiaceae: an overview about the current status and future challenges. **Rodriguésia**, v. 63, n. 1, p. 101-128, 2012.

DESOKY, E. S. M.; MANSOUR, E.; YASIN, M. A.; EL SOBKY, E. S. E.; RADY, M. M. Improvement of drought tolerance in five different cultivars of *Vicia faba* with foliar application of ascorbic acid or silicon. **Spanish journal of agricultural research**, v. 18, n. 2, p. 16, 2020.

DRAKE, J. E.; POWER, S. A.; DUURSMA, R. A.; MEDLYN, B. E.; ASPINWALL, M. J.; CHOAT, B.; SMITH, R. A. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis for four tree species under drought: a comparison of model formulations. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 247, p. 454-466, 2017.

DU, Y.; ZHAO, Q.; CHEN, L.; YAO, X.; ZHANG, W.; ZHANG, B.; XIE, F. Effect of drought stress on sugar metabolism in leaves and roots of soybean seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 146, p. 1-12, 2020.

DUARTE, A. C. O.; LIRA, M. F. P.; OLIVEIRA, C.; ALVES, E. T.; CASTRO, E. M. Anatomy and gas exchange of *Heteranthera reniformis* Ruiz & Pav. in response to Chrome. **Scientia Vitae**. v. 10, n. 3, p. 1-12, 2020.

DUBOIS, M.; INZÉ, D. Plant growth under suboptimal water conditions: early responses and methods to study them. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 5, p. 1706-1722, 2020.

DWYER, J. Rubiaceae. In: Flora of Panamá. Ann. **Missouri Botanic Garden**. v. 67, n. 2, p. 332-335, 1980.

EASLON, H. M.; CARLISLE, E.; MCKAY, J. K.; BLOOM, A. J. Does Low Stomatal Conductance or Photosynthetic Capacity Enhance Growth at Elevated CO₂ in Arabidopsis?. **Plant Physiology**, v. 167, n. 3, p. 793-799, 2015.

ENDRES, L.; SILVA, J. V.; FERREIRA, V. M.; BARBOSA, G. V. S. Photosynthesis and water relations in Brazilian sugarcane. **The Open Agriculture Journal**, v. 4, n. 1, p. 31-37, 2010.

ESTILL, K., DELANEY, R. H., SMITH, W. K., AND DITTERLINE, R. L. Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. **Crop Science**, v. 31, n. 5, p. 1229-1233, 1991.

FAN, L.; NEUMANN, P. M. The Spatially Variable Inhibition by Water Deficit of Maize Root Growth Correlates with Altered Profiles of Proton Flux and Cell Wall pH. **Plant Physiology**, v. 135, p. 2291-2300, 2004.

FERREIRA JUNIOR, R. A. **Crescimento, eficiência no uso da radiação e energia de biomassa em cana-de-açúcar irrigada**. p.72. Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Júlio de Mesquita Filho, Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu, 2013.

FLEXAS, J.; GALMÉS, J.; GALLÉ, A.; GULÍAS, J.; POU, A.; RIBAS CARBO, M.; MEDRANO, H. Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 16, n. 1, p. 106-121, 2016.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v. 89, n. 2, p. 183-189, 2002.

FOYER, C. H.; NEUKERMANS, J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G.; HARBINSON, J. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of experimental botany**, v. 63, n. 4, p. 1637-1661, 2012.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications. **Antioxidants & redox signaling**, v. 11, n. 4, p. 861-905, 2009.

FRANÇA, P. H. T.; SILVA, E. C. A.; SILVA, T. C.; BRASIL, N. A.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Análise fisiológica em mudas de guanandi (*Calophyllum brasiliense Cambess.*) submetidas ao déficit hídrico. **Agropecuária Científica no semi-árido**, v. 13, p. 264-269, 2017.

GALMÉS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Rubisco activity in Mediterranean species is regulated by the chloroplastic CO₂ concentration under water stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 2, p. 653-665, 2011.

GATTUSO, M.; DI SAPIO, O.; GATTUSO, S.; PEREYRA, E. L. Morphoanatomical studies of *Uncaria tomentosa* and *Uncaria guianensis* bark and leaves. **Phytomedicine**, v. 11, n. 2-3, p. 213-223, 2004.

GENG, D. M.; SHAN, L.S.; LI, Y. ЖИГУНОВ АНАТОЛИЙ ВАСИЛЬЕВИЧ. Effect of soil water stress on chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activity in *Reaumuria soongorica* seedlings. **Chin. Bull. Bot**, v.49, p. 282-291, 2014.

GENTRY, A. H. **Woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on Herbaceous taxa**. p. 895, 1 ed. 1993.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica Et Biophysica Acta**, v. 990, n. 1, p. 87-92, 1989.

GILL, S. S.; TUTEJA, N.; Reactive oxygen species and antioxidante machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 909-930, 2010.

GOLLDACK, D.; LI, C.; MOHAN, H.; PROBST, N. Tolerance to drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 151, 2014.

GONÇALVES, E. R.; FERREIRA, V. M.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; BARBOSA, T. P.; DUARTE, W. D. G. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a em variedades de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 14, p. 378-386, 2010.

GONÇALVES, J. G. R. **Identificação de linhagens de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) tolerantes à seca**. 2013. Tese (Doutorado em Agricultura Tropical e Subtropical) – Instituto Agronômico de Campinas, Campinas, 2013.

GONDIM, T M. de S.; CAVALCANTE L. F.; BELTRAO N. E. de M. Aquecimento Global: Salinidade e Consequências no Comportamento Vegetal. **Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas**, v. 14, n.1, p. 37-54, 2010.

GRISI, F. A.; ALVES, J. D.; CASTRO, E. M. D.; OLIVEIRA, C. D.; BIAGIOTTI, G.; MELO, L. A. D. Avaliações anatômicas foliares em mudas de *café 'catuai'* e *'siriema'* submetidas ao estresse hídrico. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 32, p. 1730-1736. 2008.

GRISI, F. A.; ALVES, J. D.; CASTRO, E. M.; OLIVEIRA, C.; BIAGIOTTI, G.; MELO, L. A. Avaliações anatômicas foliares em mudas de café 'Catuai' e 'Siriema' submetidas ao estresse hídrico. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 32, n. 06, p. 1730-1736, 2008.

GRUBBS, F. E. Procedures for Detecting Outlying Observations in Samples. **Technometrics**, v. 11, p. 1-21, 1969.

HAVILAND, G. D. A revision of the tribe Naucleae. Nat. Ord. Rubiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 1897.

HEITZMAN, M. E.; NETO, C. C.; WINIARZ, E.; VAISBERG, A. J.; HAMMOND, G. B. Ethnobotany, phytochemistry and pharmacology of *uncaria* (Rubiaceae), **Phytochemistry**, v. 66, n. 1, p. 5-29, 2005.

HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, v. 424, n. 6951, p. 901-908, 2003.

HONÓRIO, I. C. G.; BERTONI, B. W.; PEREIRA, A. M. S. *Uncaria tomentosa* and *Uncaria guianensis* an agronomic history to be written. **Ciência Rural**, v. 46, n. 8, p. 1401-1410, 2016.

HU, H.; BOISSON-DERNIER, A.; ISRAELSSON-NORDSTRÖM, M.; BÖHMER, M.; XUE, S.; RIES, A.; SCHROEDER, J. I. Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂-controlled stomatal movements in guard cells. **Nature cell biology**, v. 13, n. 6, p. 734, 2011.

JAIN, D.; CHATTOPADHYAY, D. Analysis of gene expression in response to water deficit of chickpea (*Cicer arietinum* L.) varieties differing in drought tolerance. **Plant Biology**. v. 10, p. 1-14, 2010.

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

JAZAYERI, S. M.; RIVERA, Y. D.; CAMPEROS-REYES, J. E.; ROMERO, H. M. Physiological effects of water deficit on two oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genotypes. **Agronomía Colombiana**, v. 33, n. 2, p. 164-173, 2015.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw Hill Book, 1940.

JONES, H. G. **Plants and microclimate**. 2. ed. New York: Cambridge University, 1992.

JONES, H. G.; JONES, M. B. Introduction: some terminology and common mechanisms. In: . Introduction: some terminology and common mechanisms. **Plants Under Stress, Cambridge university Press, Cambridge**, p. 1-10, 1989.

JONES, K. Cat's claw, healing vine of Peru. **Seattle: Sylvan Press**, 1995.

JUSTO, C. F.; SOARES, A. M.; GAVILANES, M. L.; CASTRO, E. M. de. Plasticidade anatômica das folhas de *Xilopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 1, p. 111-123, 2005.

KAISER, S.; CARVALHO, Â. R.; PITTOL, V.; PEÑALOZA, E. M.; DE RESENDE, P. E.; SOARES, F. L. F.; ORTEGA, G. G. Chemical differentiation between *Uncaria tomentosa* and

Uncaria guianensis by LC-PDA, FT-IR and UV methods coupled to multivariate analysis: A reliable tool for adulteration recognition. **Microchemical Journal**, v. 152, p. 104-346, 2020.

KEPLINGER, K. et al. *Uncaria tomentosa* (Willd.) DC. Ethnomedicinal use and new pharmacological, toxicological and botanical results. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 64, p. 23-24, 1999.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal: relações hídricas**. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2019.

KHORASANINEJAD, S.; ALIZADEH AHMADABADI, A.; HEMMATI, K. The effect of humic acid on leaf morphophysiological and phytochemical properties of *Echinacea purpurea* L. under water deficit stress. **Scientia Horticulturae**, v. 239, p. 314-323, 2018.

KIM, J.; VAN IERSEL M., W.; BURNETT, S. E. Estimating daily water use of two petuniacultivars based on plant and environmental factor. **Scientia Horticulturae**, v. 46, p. 1287-1293, 2011.

KLOSS, R. B.; DE CASTRO, E. M.; MAGALHÃES, P. C.; DUARTE, V. P.; CORRÊA, F. F.; PEREIRA, F. J. Anatomical and physiological traits of maize under contrasting water levels and cattail occurrence. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 43, n. 2, p. 1-10, 2021.

KNIPFER, T.; BARRIOS – MASIAS, F. H.; CUNCO, I. F.; BOUDA, M.; ALBURQUERQUE, C. P.; BRODERSEN, C. R.; KLUEPFEL, D. A.; McELRONE, A. J.; Variations in xylem embolismo susceptibility under drought between intact saplings of three walnut species. **Tree Physiology**, v. 38, n. 8, p. 1180-1192, 2018.

KUMAR, S.; SACHDEVA, S.; BHAT, K. V.; VATS, S. Plant responses to drought stress: physiological, biochemical and molecular basis. **Biotic and Abiotic Stress Tolerance in Plants**. Singapore: Springer, p. 1-25, 2018.

LAMBERS, H.; CHAPIM III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, 1998.

LAMERS, J.; VAN DER MEER, T.; TESTERINK, C. How plants sense and respond to stressful environments. **Plant Physiology**, v. 182, n. 4, p. 1624-1635, 2020.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2004.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2006.

LAUS, G. Advances in chemistry and bioactivity of the genus *Uncaria*. **Phytotherapy Research**, v. 18, p. 259-274, 2004.

LAWLOR, D. W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 561-579, 2009.

LEITE, R. S. **Déficit hídrico e sua atenuação em plantas de fisális (*Physalis angulata L.*)**. Dissertação (Mestrado Acadêmico em Recursos Genéticos Vegetais) - Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, p.80, 2019.

LEVITT, J. Responses of plants to environmental stress. **Water, radiation, salt, and other stress**. New York: Academic, v. 2, p. 339, 1980.

LI, Q.; DONG, B.; QIAO, Y.; LIU, M.; ZHANG, J. Root growth, available soil water, and water-use efficiency of winter wheat under different irrigation regimes applied at different growth stages in North China. **Agricultural Water Management**, v. 97, n. 10, p. 1676-1682, 2010.

LI, Y.; KONG, D.; FU, Y.; SUSSMAN, M. R.; WU, H. The effect of developmental and environmental factors on secondary metabolites in medicinal plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 148, p. 80-89, 2020.

LICHTENTHALER, H.; WELLBURN, A. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions**, London, n. 603, p. 591-592, 1983.

LIMA JUNIOR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; BARBOSA, J. P. R. A. D. ASPECTOS fisiológicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. Submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 30, p. 33-41, 2006.

LIPIEC, J.; DOUSSAN, C.; NOSALEWICZ, A.; KONDRACKA, K. Effect of drought 48 and heat stresses on plant growth and yield: a review. **International Agrophysics**, v. 27, n. 4, p. 463–477, 2013.

LISAR, S. T.; MOTAFAKKERAZAD, R.; HOSSAIN, M. M.; RAHMAN, I. M. M. Water stress in plants: causes, effects and responses. **Water stress**. v. 25, n. 1, 2012.

LOKA, D. A.; OOSTERHUIS, D. M.; BAXEVANOS, D.; NOULAS, C.; HU, W. Single and combined effects of heat and water stress and recovery on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf physiology and sucrose metabolism. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 148, p. 166-179, 2020.

LOKA, D. A.; OOSTERHUIS, D. M.; BAXEVANOS, D.; VLACHOSTERGIOS, D.; HU, W. How potassium efficiency alters flower bud retention on cotton (*Gossypium hirsutum* L.). **Archives of Agronomy and Soil Science**, v. 65, n. 4, p. 521-536, 2019.

LONG, S. P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P. G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 45, n. 1, p. 633-662, 1994.

LOPES, M. S., ARAUS, J. L., VAN HEERDEN, P. D. R., AND FOYER, C. H. Enhancing drought tolerance in C4 crops. **Journal of experimental botany**, v. 62, n. 9, p. 3135-3153, 2011.

LÓPEZ-CLIMENT, M. F.; ARBONA, V.; PÉREZ-CLEMENTE, R. M.; GÓMEZCADENAS, A. Relationship between salt tolerance and photosynthetic machinery performance in citrus. **Environmental and Experimental Botany**, v. 62, n. 2, p.176-184, 2008.

LORENZO, H.; MATOS, F. J. A. **Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas**. Nova Odessa, SP. Editor: Instituto Plantarum, p. 542, 2002.

LORETO, F.; CENTRITTO, M.; HARTZOULAKIS, K. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 4, p. 595–601, 2003.

LOZANO-MONTAÑA, P. A.; SARMIENTO, F.; MEJÍA-SEQUERA, L. M.; ÁLVAREZ-FLÓREZ, F.; MELGAREJO, L. M. Physiological, biochemical and transcriptional responses of *Passiflora edulis Sims f. edulis* under progressive drought stress. **Scientia Horticulturae**, v. 275, p. 109-655, 2021.

LU, W.; RIDGWELL, A.; THOMAS, E.; HARDISTY, D. S.; LUO, G.; ALGEO, T. J.; LU, Z. Late inception of a resiliently oxygenated upper ocean. **Science**, v. 361, n. 6398, p. 174-177. 2018.

LUDLOW, M. M.; MUCHOW, R. C. A critical evaluation of trits for improving crop yields in water-limited environments. **Advance in Agronomy**, v. 43, p. 107-153, 1990.

LYNCH, J. P. Root phenotypes for improved nutrient capture: an underexploited opportunity for global agriculture. **New Phytologist**, v. 223, n. 2, p. 548-564, 2019.

MACHADO, A. V. EFEITOS DO ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS JOVENS DE *Hedyosmum brasiliense* MART. (CHLORANTHACEAE). **Dissertação de mestrado**. Florianópolis, p. 59, 2004.

MAGALHÃES FILHO, J. R.; AMARAL, L. R. D.; MACHADO, D. F. S. P.; MEDINA, C. L.; MACHADO, E. C. Deficiência hídrica, trocas gasosas e crescimento de raízes em laranjeira Valência sobre dois tipos de porta-enxertos. **Bragantia**, v. 67, n. 1, p. 75-82, 2008.

MAKBUL, S.; GÜLER, N. S.; DURMUS, N.; GUVEN, S. Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. **Turkish Journal of Botany**, v. 35, p. 369-377, 2011.

MAKINO, P. A. **Desempenho agronômico e fisiológico de milho em arranjos de plantas, com e sem braquiária, no verão e outono-inverno**. Tese (Doutorado em Geografia) –

Faculdade de Ciências Humanas, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, p.105, 2018.

MANAVALAN, L. P.; GUTTIKONDA, S. K.; TRAN, L. S. P.; NGUYEN, H. T. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. **Plant and Cell Physiology**, v. 50, n. 7, p. 1260-1276, 2009.

MARGALHO, L.F.; ROCHA, A.E.S.; SECCO, R.S. Rubiaceae Juss. da restinga da APA de Algodual/Maiandeuá, Pará, Brasil. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. **Ciências Naturais**, p.303-339, 2009.

MARQUES, R. P.; FREIRE, C. S.; NASCIMENTO, H. H. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Relações hídricas e produção de pigmentos fotossintéticos em mudas de *Eugenia uniflora L.* sob condições de salinidade. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 4, n. 3, p. 497- 509, 2011.

MARTINAZZO, E. G.; SILVA, D. M.; BIANCHI, V. J.; BACARIN, M. A. Fluorescência da clorofila a em plantas de pessegueiro da cultivar maciel enxertada sobre diferentes porta-enxertos. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.34, p. 678-685, 2012.

MARTINS, M. de O. **Regulação da fotossíntese por deficiência hídrica, nitrogênio e CO₂ elevado em cana-de-açúcar.** Tese (Doutorado em bioquímica) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, p.96, 2012.

MASEDA, P. H.; FERNÁNDEZ, R. J. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 15, p. 3963-3977, 2006.

MATHOBO, R.; MARAIS, D.; STEYN, J. M. The effect of drought stress on yield, leaf gaseous exchange and chlorophyll fluorescence of dry beans (*seolus vulgaris L.*). **Agricultural Water Management**, v. 180, p. 118-125, 2017.

MATSUDA, K.; RAYAN, A. Anatomy: a key factor regulating plant tissue response to water stress. In: KAFTERMAN, F. **Environmental injury to plants.** San Diego: Academic, 1990.

MAUSETH, J. D. **Botany: an introduction to plant biology**. Jones & Bartlett Pub: Sudbury, 4. ed. 2009.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659-668, 2000.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; YEPEZ, E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. **New phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719-739, 2008.

MEDRANO, H.; ESCALONA, J. M.; BOTA, J.; GULÍAS, J.; FLEXAS, J. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of botany**, v. 89, n. 7, p. 895-905, 2002.

MELLOR, N.; ADIBI, M.; EL-SHOWK, S.; DE RYBEL, B.; KING, J.; MÄHÖNEN, A. P.; WEIJERS, D.; BISHOPP, A. Theoretical approaches to understanding root vascular patterning: a consensus between recent models. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, p. 5-16, 2017.

MENDES, R. F. **Desempenho fotossintético e crescimento de plantas de milho cultivadas sob diferentes capacidades de campo**. Dissertação (mestrado), Rio Branco, Acre, p.49, 2019.

MENG, L.; LI, W.; ZHANG, S.; WU, C.; JIANG, W.; SHA, C. Effect of different extra carbon sources on nitrogen loss control and the change of bacterial populations in sewage sludge composting. **Ecological Engineering**, v. 94, p. 238-243, 2016.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. Anatomy of the dicotyledons. Clarendons press. **Journal of Experimental Botany**. Oxford. v. 1, p. 476-487, 1979.

MIAO, Y.; BI, Q.; QIN, H.; ZHANG, X.; TAN, N. Moderate drought followed by re-watering initiates beneficial changes in the photosynthesis, biomass production and Rubiaceae-type

cyclopeptides (RAs) accumulation of *Rubia yunnanensis*. **Industrial Crops and Products**, v. 148, p. 112-284, 2020.

MOHAMMADI, H.; AKHONDZADEH, M.; GHORBANPOUR, M.; AGHAEI, A. Physiological responses and secondary metabolite ingredients in sage plants induced by 24-epibrassinolide foliar application under different water deficit regimes. **Scientia Horticulturae**, v. 263, p. 109-139, 2020.

MONTEIRO, D. R.; MELO, H. F.; LINS, C. M. T.; DOURADO, P. R. M.; SANTOS, H. R. B.; SOUZA, E. R. Chlorophyll a fluorescence in saccharine sorghum irrigated with saline water, **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 22, n. 10, p. 673 - 678, 2018.

MORAES, R. R.; LIMA, H. R. P.; ALEXANDRINO, C. R.; DA CUNHA, M. Structural and histochemical foliar traits assessing taxonomy of Rubiaceae species occurring in the Brazilian Atlantic Forest. **Flora**, v. 268, p. 151-625, 2020.

MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology**. v. 59, p. 651-681, 2008.

MUR, E.; HARTIG, F.; EIBL, G.; SCHIRMER, M. Randomized double blind trial of an extract from the pentacyclic alkaloid-chemotypes *Uncaria tomentosa* for the treatment of rheumatoid arthritis. **Journal of Rheumatology**, v. 29, p. 656-658, 2002.

MURASHIGE, T, SKOOG, F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. **Physiologia plantarum**, v. 15, n. 3, p. 473-497, 1962.

MURCHIE, E. H.; NIYOGI, K. K. Manipulation of Photoprotection to Improve Plant Photosynthesis. **Plant physiology**, v. 155, n. 1, p. 86-92, 2011.

NASCIMENTO, F. N.; BASTOS, E. A.; CARDOSO, M. J.; ANDRADE JÚNIOR, A. S.; RAMOS, H. M. Desempenho da produtividade de espigas de milho verde sob diferentes regimes hídricos. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 16, n. 1, p. 94-108, 2017.

NUNES, D. P.; SCALON, S. DE P. Q.; DRESCH, D. M.; GORDIN, C. R. B. Photosynthetic and enzymatic metabolism of *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings under water deficit. **Ciência e agrotecnologia**, v. 41, p. 676-682, 2017.

O'NEILL, P. M.; SHANAHAN, J. F.; SCHEPERS, J. S. Use of chlorophyll fluorescence assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. **Crop Science, Madison**, v. 46, n. 2, p. 681-687, 2006.

OBREGÓN, V. L. **Uña de Gato. Género *Uncaria***. Estudios botánicos, químicos y farmacológicos de *Uncaria tomentosa* y *Uncaria guiannensis*. Lima: Instituto de Fitoterapia Americano, 1997.

OLIVEIRA, A. R.; BRAGA, M. B.; WALKER, A. M. Comportamento vegetativo e qualidade tecnológica de cultivares de cana-de-açúcar submetidas ao estresse hídrico em condições Semiáridas do Brasil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 8, p. 525-541, 2015.

OUKARROUM, A.; MADIDI, E. L.; SCHANSKER, S.; G.; STRASSER, R. J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 60, p. 438-446, 2007.

PACE, M. R.; SOFFIATTI, P. Parênquima e colênquima. In: EVERT, R. F. **Anatomia das plantas de Esau**. 3. ed. São Paulo: Blucher, 2013.

PADILHA, N. S.; SILVA, C. J.; PEREIRA, S. B.; SILVA, J. A. N.; HEID, D. M.; BOTTEGA, S. P.; SCALON, S. P. Q. Crescimento inicial do pinhão-manso submetido a diferentes regimes hídricos em latossolo vermelho distrófico. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 2, p. 513-521, 2016.

PARENT, B.; SUARD, B.; SERRAJ, R.; TARDIEU, F. Rice leaf growth and water potential are resilient to evaporative demand and soil water deficit once the effects of root system are neutralized. **Plant Cell Environ**, v. 33, p. 1256-1267, 2010.

PEIXOTO, C. P. **Princípios de Fisiologia Vegetal: Teoria e Prática**. 1. ed. Rio de Janeiro, 2020.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. **Agrometeorologia fundamentos e aplicações**. Guaíba: Agropecuária, p. 478, 2002.

PEREIRA, D. S. **Análise do perfil químico e determinação quantitativa de mitrafilina e ácido clorogênico por HPLC em folhas da espécie medicinal *Uncaria tomentosa* (Rubiaceae)**. Dissertação de mestrado - Técnicas de Caracterização e Análise Química. Universidade do milho, 2013.

PEREIRA, J. R. D.; CARVALHO, J. DE A.; MIGUEL, D. S.; SANTANA, M. J. Consumo de água pela cultura do crisântemo cultivada em ambiente protegido. **Engenharia Agrícola**, v. 25, n. 3, p. 651-659, 2016.

PIKART, F. C. **Heterogeneidade fotossintética em folhas de *Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez (Bromeliaceae)**. 74f. 2014. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2014.

PIMENTEL, C. **Metabolismo do carbono na agricultura tropical**. 9. ed. Seropédia: Edur, 1998.

PINHO, R. A.; MAZZONI, V.; SAJO, M. G. Contribuição ao estudo anatômico do lenho de árvores da flora dos cerrados IV. São Paulo, Brasil. **Hoehnea**, v. 19, p. 171-183, 1992.

PINZÓN-TORRES, J. A.; SCHIAVINATO, M. A. Crescimento, eficiência fotossintética e eficiência do uso da água em quatro espécies de leguminosas arbóreas tropicais. **Hoehnea**, v. 35, n. 3, p. 395-404, 2008.

PITMAN, W. D.; HOLT, E. C.; CONRAD, B. E.; BASHAW, E. C. Histological differences in mointure-stressed and nonstressed kleingrass forage. **Crop Science**, v. 23, n. 4, p. 793-795, 1983.

POLLITO, P. A. Z.; TOMAZELLO, M. *Cinchona amazonica* Standl:(Rubiaceae) no estado do Acre, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 1, n. 1, p. 9-18, 2006.

QIN, N.; LU, X.; LIU, Y.; QIAO, Y.; QU, W.; FENG, F.; SUN, H. Recent research progress of *Uncaria* spp. based on alkaloids: phytochemistry, pharmacology and structural chemistry. **European Journal of Medicinal Chemistry**, v. 210, p. 112-960, 2020.

RAQUEL, E.; JOSE, F. M.; JOSÉ, M. B.; JOSÉ, I. G. Versatility of carotenoids An integrated view on diversity, evolution, functional roles and environmental interactions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 119, p. 63-75, 2015.

REDMAN, R. S.; KIM, Y. O.; WOODWARD, C. J. D. A.; GREER, C.; ESPINO, L.; DOTY, S. L.; RODRIGUEZ, R. J. Increased Fitness of Rice Plants to Abiotic Stress Via Habitat Adapted Symbiosis: A Strategy for Mitigating Impacts of Climate Change. **PLOS one**, v. 6, n. 7, p. 14823, 2011.

REIS, L. C. **Déficit hídrico e ácido abscísico no crescimento, metabolismo fotossintético e antioxidante em mudas de *Calophyllum brasiliense* Cambess.** Dissertação (mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Produção Vegetal - Mato Grosso do Sul, p. 70, 2018.

RIBEIRO, L. **Anatomia ecológica de folhas de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. na mesorregião serrana de Santa Catarina.** Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Campus Curitibanos, p. 125, 2018.

RIBEIRO, D. G. S.; SILVA, B. R. S.; LOBATO, A. K. S. Brassinosteroids induce tolerance to water deficit in soybean seedlings: contributions linked to root anatomy and antioxidant enzymes. **Acta Physiol. Plant.**, v. 41, p. 1-11, 2019.

RIDSDALE, C. **A revision of *mitragyna* and *uncaria* (Rubiaceae) Blumea**, 1978.

ROSA, D. B. C. J.; SCALON, S. DE P. Q.; CREMON, T.; CECCON, F.; DRESCH, D. M. Gas exchange and antioxidant activity in seedlings of *Copaifera langsdorffii* Desf. under different water conditions. **Anais da academia brasileira de ciências**, v. 89, p. 3039-3050, 2017.

ROSA, V. D. R. **Ação de bioestimulantes na mitigação do estresse por deficiência hídrica em soja.** Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da Unesp Câmpus de Botucatu, p. 101, 2020.

ROZAS, F. A. **Alterações morfofisiológicas e eficiência de uso da água em plantas de *Jatropha curcas* L. submetidas à deficiência hídrica.** Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus: BA : UESC, p. 67, 2010.

SACK, L.; SCOFFONI, C.; JOHNSON, D. M.; BUCKLEY, T. N.; BRODRIBB, T. J. The anatomical determinants of leaf hydraulic function. In: **Functional and ecological xylem anatomy.** Springer, Cham, p. 255-271, 2015.

SANDOVAL, M., OKUHAMA, N.N., ZHANG, X.J., CONDEZO, L.A., LAO, J., ANGELES, F.M., MUSAH, R.A., BOBROWSKI, P. AND MILLER, M.J.S. Anti-inflammatory and antioxidant activities of cat's claw (*Uncaria tomentosa* and *Uncaria guianensis*) are independent of their alkaloid content. **Phytomedicine**, v. 9, n. 4, p. 325-337, 2012.

SAULLE, C.C.; RAMAN, V.; OLIVEIRA, A.V.; MAIA, B. H.; MENEGHETTI, E. K.; FLORES T. B.; FARAGO, P. V.; KHAN I. A.; BUDEL J. M. Anatomy and volatile oil chemistry of *Eucalyptus saligna* cultivated in South Brazil. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 28, p. 125-134, 2018.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; EUZÉBIO, V. L. M.; KODAMA, F. M.; KISSMANN, C. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de Mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 21, n. 4, p. 655- 662, 2011.

SCHREIBER, U., BILGER, W., NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze, E. D., Caldwell, M. M. (Ed.). **Ecophysiology of photosynthesis**, Springer, Berlin, p. 49-70. 1994.

SCHUMANN, C.; MARTIUS, C. F. P.; EICHLER, A. G; URBAN, I. **Rubiaceae**, v. 6, n. 6, p. 329-340, 1889.

SCOFFONI, C.; KUNKLE, J.; PASQUET-KOK, J.; VUONG, C.; PATEL, A. J.; MONTGOMERY, R. A.; GIVNISH, T.; JSACK, L. Light-induced plasticity in leaf hydraulics, venation, anatomy, and gas exchange in ecologically diverse Hawaiian lobeliads. **New Phytologist**, v. 207, p. 43-58, 2015.

SHAO, H. B.; CHUJALEEL, L. Y.; C. A.; ZHAO, C. X. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes rendus biologiques**, v. 331, n. 3, p. 215-225, 2008.

SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, v. 52, n. 3, p. 591-611, 1965.

SILVA, C. D. S.; SANTOS, P. A. A.; LIRA, J. M. S.; SANTANA, M. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Curso diário das trocas gasosas em plantas de feijão-caupi submetidas à deficiência hídrica. **Revista Caatinga**, v. 23, p. 7-13, 2014.

SILVA, E. N. DA; RIBEIRO, R. V.; FERREIRA-SILVA, S. L.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Salt stress induced damages on the photosynthesis of physic nut young plants. **Scientia Agricola**, v. 68, n. 1, p. 62-68, 2011.

SILVA, E. N.; FERREIRA-SILVA, S. L.; FONTENELE, A.V.; RIBEIRO, R. V.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 14, p.1157-1164, 2010.

SILVA, F. G.; DUTRA, W. F.; DUTRA A. F.; OLIVEIRA, I. M.; FILGUEIRAS, L. M. B.; MELO, A. S. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação. **Revista brasileira de engenharia agrícola e ambiental**, v. 19, p. 946-952, 2015.

SILVA, H.; ACEVEDO, E.; SILVA, P. Anatomia del tejido fotosintético de diez taxa de *Opuntia* establecidos en el secano árido mediterráneo de Chile. **Revista chilena de historia natural**, v. 74, n. 2, p. 341-351, 2001.

SILVA, P. A.; OLIVEIRA, I. V.; RODRIGUES, K. C. B.; COSME, V. S.; BASTOS, A. J. R.; DETMANN, K. S. C.; CUNHA, R. L.; BUSELLI, R. A. F.; DAMATTA, F. M.; PINHEIRO,

H. A. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees**, v. 30, n. 1, p. 203–214, 2016.

SMIT, M. A.; SINGELS, A. The response of sugarcane canopy development to water stress. **Field Crops Research**, v. 98, n. 2, p. 91-97, 2006.

SOUZA, A. C. DE M. **Análise transcriptômica das vias metabólicas do inositol e de oligossacarídeos da família rafinose, em feijão-caupi sob estresse abiótico e biótico**. 2019.

SOUZA, P. U.; LIMA, L. K. S.; SOARES, T. L.; DE JESUS, O. N.; COELHO FILHO, M. A.; GIRARDI, E. A. Biometric, physiological and anatomical responses of *Passiflora* spp. to controlled water deficit. **Scientia Horticulturae**, v. 229, p. 77-90, 2018.

SOUZA, V. F. **Estudo de rede para compreender as respostas fotossintéticas de cafeeiros em condições de deficiência hídrica**. Dissertação (Mestrado em Agronomia). Lavras: UFLA, p. 56, 2012.

STRASSER, R. J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. **Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation**, p. 445-483, 2000.

SUASSUNA, J. F.; MELO, A. S.; COSTA, F. S.; FERNANDES, P. D.; FERREIRA, R. S.; SOUSA, M. S. S. Eficiência fotoquímica e produtividade de frutos de meloeiro cultivado sob diferentes lâminas de irrigação. **Semina: Ciências Agrárias**, v.32, p. 1251-1262, 2011.

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; KANTHA, D.L.; KUMAR, M.K. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 549-556, 2012.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TARUMINGKENG, R.C.; COTO, Z. Effects of Drought Stress on Growth and Yield of Soybean. **Science Philosophy**, p. 702, 2003.

THOREN, D.; THOREN, P.; SCHMIDHALTER, U. Influence of ambient light and temperature on laser-induced chlorophyll fluorescence measurements. **European Journal of Agronomy**, v. 32, p. 169-176, 2010.

TOGNON, G. B. **Potencial ornamental, propagação, rendimento de óleos essenciais e resposta à deficiência hídrica de ipoméias**. Dissertação (Mestrado) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, p.133, 2010.

TOSCANO, S.; FERRANTE, A.; TRIBULATO, A.; ROMANO, D. Leaf physiological and anatomical responses of Lantana and Ligustrum species under different water availability. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 127, p. 380-392, 2018.

TUKEY, J. W. Comparing Individual Means in the Analysis of Variance. **Biometrics**, v. 5, p. 99-114, 1949.

TURNER, I. M. **A revised conspectus of *Uncaria* (Rubiaceae)** Webbia, p. 9-21, 2018.

USPTO. **United States Patent and Trademark Office**. 2015. Available from: <Available from: <http://search.uspto.gov/search?query=Uncaria&op=Search&affiliate=web-sdmg-uspto.gov> >. Acessado em: 28 de abril de 2021.

VADEZ, V. Root hydraulics: the forgotten side of roots in drought adaptation. **Field Crops Research**., p. 15-24, 2014.

VALENETE, L. M. M. Unha-de-gato [*Uncaria tomentosa* (Willd.) DC. e (Willd.) DC. e *Uncaria guianensis* (Aubl.) Gmel.]: Um Panorama Sobre seus Aspectos mais Relevantes seus Aspectos mais Relevantes. **Revista fitos**, v. 2, n. 1, p. 48-58, 2006.

VALENTE, L. M. M.; BIZARRI, C. H.; LIECHOCKI, S.; BARBOZA, R. S.; PAIXÃO, D. D.; ALMEIDA, M. B. S.; SIANI, A. C. Kaempferitrin from *Uncaria guianensis* (Rubiaceae) and its potential as a chemical marker for the species. **Journal Brazilian Chemistry Society**, v. 20, n. 6, p. 1041-1045, 2009.

VARGAS, I. B.; DA SILVA MARTINS, L. F. Revisão da ocorrência de gêneros e espécies da família Rubiaceae Juss., no Estado de São Paulo, **Brasil. Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 8, p. 63632-63646, 2020.

VIRLOUVET, L.; FROMM, M. Physiological and transcriptional memory in guard cells during repetitive dehydration stress. **New Phytologist**. v. 205, p. 596–607. 2015.

WU, X.; YUAN, J.; LUO, A.; CHEN, Y.; FAN, Y. Drought stress and re-watering increase secondary metabolites and enzyme activity in *dendrobium moniliforme*. **Industrial Crops and Products**, v. 94, p. 385-393, 2016.

XAVIER, D. A.; FURTADO, G. F.; SOUSA JÚNIOR, J. R.; SOUSA, J. R. M.; ANDRADE, E. M. G. Produção de fitomassa do milho sob lâminas de irrigação e adubação nitrogenada. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 9, n. 3, p. 144-148, 2014.

XU, Z.; ZHOU, G.; SHIMIZU, H. Plant responses to drought and rewatering. **Plant Signaling and Behavior**, v. 5, n. 6, p. 649-654, 2010.

YU, H.; CHIN, M.; WEST, J. J.; ATHERTON, C. S.; BELLOUIN, N.; BERGMANN, D.; BEY, I.; BIAN, H.; DIEHL, T.; FORBERTH, G.; HESS, P.; SCHULZ, M.; SHINDELL, D.; TAKEMURA, T.; TAN, Q. A multimodel assessment of the influence of regional anthropogenic emission reductions on aerosol direct radiative forcing and the role of intercontinental transport. **Journal of geophysical research atmospheres**, v. 118, n. 2, p. 700-720, 2013.

ZARGAR, S. M.; GUPTA, N.; NAZIR, M.; MAHAJAN, R.; MALIK, F. A.; SOFI, N. R.; SHIKARI, A. B.; SALGOTRA, R. K. Impact of drought on photosynthesis: molecular perspective. **Plant Gene**, v. 11, p. 154-159, 2017.

ZEVALLOS, P. A.; TOMAZELLO, M. Anatomia do lenho de *Uncaria guianensis* e *U. tomentosa* (Rubiaceae) do estado do Acre, Brasil. **Acta amazônica**, v. 36, n. 2, p. 169-175, 2006.

ZEVALLOS, P. P.; LOMBARDI, I.; BERNAL, Y. **Agrotecnología para el cultivo de la uña de gato o bejuco de agua**: Fundamentos de agrotecnología para el cultivo de plantas medicinales Iberoamericanas. Convenio Andrés Bello/Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. Santafé de Bogotá (Colombia), p. 463-492, 2000.

ZHANG, G.; ZHAO, J. J.; XU, J.; FENG, F.; QU, W. Medicinal uses phytochemistry and pharmacology of the genus *Uncaria*., **Journal of Ethnopharmacology**, v. 173, p. 48-80, 2015.

ZHANG, J.; DAVIES, W.J. Changes in concentration of ABA in the xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. **Plant and Cell Environment**, v. 13, n. 2, p. 271-285, 2006.

ZHANG, L. X.; GUO, Q. S.; CHANG, Q. S.; ZHU, Z. B.; LIU, L.; CHEN, Y. H. Chloroplast ultrastructure, photosynthesis and accumulation of secondary metabolites in *Glechoma longituba* in response to irradiance. **Photosynthetica**, v. 53, n. 1, p. 144-153, 2015.

ZHANG, W.; CAO, Z. XIE, Z.; LANG, D.; ZHOU, L.; CHU, Y.; ZHAO, Q.; ZHANG, X.; ZHAO, Y. Effect of water stress on roots biomass and secondary metabolites in the medicinal plant *Stellaria dichotoma*L. var. *lanceolata* Bge. **Scientia Horticulturae**, v. 224, p. 280-285, 2017.

ZHAO, F. J.; MA, J. F.; MEHARG, A. A. MCGRATH, S. P. 2009. Arsenic uptake and metabolism in plants. **New Phytologist**, v. 181, n. 4, p. 777-94, 2009.

ZHU, J. K. Abiotic stress signaling and responses in plants. **Cell, Cambridge**, v. 167, p. 313-324, 2016.

APÊNDICES

APÊNDICE A - Resumo da análise de variância de regressão para número de folhas (NF), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), número de brotações (NB) e número de folhas senescentes (NS) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.

FV	GL	QM				
		NF ¹	AP ¹	DC ¹	NB ²	NS ²
Regressão Linear	1	765,5*	357,29*	38,58*	20,37*	-
Regressão Quadrática	1	-	-	-	-	4,00*
Tratamento	(3)	-	-	-	-	-
Erro	32	32,42	25,64	1,43	3,50	1,43
CV (%)	-	27,85	19,80	16,04	59,59	79,93

*Significativo ($p < 0,05$), ¹Dados transformados por $\text{Log}(x)$; ²Dados transformados por $\text{Cos}(x)$.

APÊNDICE B - Resumo da análise de variância de regressão para massas secas da folha (MSF), do colmo (MSC), das raízes (MSR) e total (MST) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.

FV	GL	QM			
		MSF ²	MSC ¹	MSR ²	MST
Regressão Linear	1	-	20,57*	-	9,80*
Regressão Quadrática	1	9,67*	-	0,03*	-
Tratamento	(3)	-	-	-	-
Erro	32	1,92	0,64	0,53	0,39
CV (%)	-	20,35	26,63	21,10	22,11

*Significativo ($p < 0,05$), ¹Dados transformados por $\text{Cos}(x)$; ²Dados transformados por $\text{Ln}(x)$.

APÊNDICE C - Resumo da análise de variância de regressão para alocação de biomassa na folha (BF), no caule (BC), na raiz (BR), e relação raiz parte aérea (RRPA) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.

FV	GL	QM			
		BF	BC	BR	RRPA
Regressão Quadrática	1	68,73*	6,18*	33,68*	0,009*
Tratamento	(3)	-	-	-	-
Erro	32	1,96	2,67	2,83	0,001
CV (%)	-	2,63	7,48	6,79	9,54

*Significativo ($p < 0,05$).

APÊNDICE D - Resumo da análise de variância de regressão para dano de membrana (DM), conteúdo relativo de água (CRA), clorofilas: a (Chl a), b (Chl b), total (Chl t), relação clorofila a/b (Chl a/b) e carotenoide (Car) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.

FV	GL	QM						
		DM ¹	CRA ²	Chl a ³	Chl b ³	Car ²	ChlT ²	Chl a/b ²
Regressão Linear	1	-	-	0,017 ^{NS}	0,033*	-	-	2,27*
Regressão Quadrática	1	2,13*	0,18	-	-	0,00*	0,05*	-
Tratamento	(4)	-	-	-	-	-	-	-
Erro	31	0,02	0,48	0,01	0,00	0,00	0,03	0,11
CV (%)	-	4,26	8,25	11,98	16,25	7,48	11,90	9,41

*Significativo ($p < 0,05$); ^{NS}não significativo ($p > 0,05$); ¹Dados transformados por Ln(x); ²Dados transformados por Sen(x) e ³Dados transformados por Raiz (x)+0,5.

APÊNDICE E - Resumo da análise de variância para fotossíntese líquida (PN), condutância estomática (gs), transpiração (E) e pressão parcial de CO₂ (Ci) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo.

FV	GL	QM			
		P _N	G _s ²	E ¹	Ci
CC x Tempo	9	90,80*	0,66*	15,11*	7968,70*
Erro	128	4,71	0,01	0,70	2841,65
CV (%)	-	25,45	22,05	28,72	33,88

*Significativo ($p < 0,05$); ¹Dados transformados por Ln(x); ²Dados transformados por Log(x)

APÊNDICE F - Resumo da análise de variância de regressão para eficiência quântica efetiva ($\Delta F/F_m'$), eficiência quântica máxima (Fv/Fm), quenching fotoquímico (qP), quenching não fotoquímico (NPQ), taxa aparente de transporte de elétrons (ETR), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência de carboxilação (EC) de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.

FV	GL	QM						
		$\Delta F/F_m'$	Fv/Fm ¹	qP ³	NPQ ²	ETR ²	EUA ³	EC
Regressão Linear	1	-	-	-	-	-	15,45*	0,01*
Regressão Quadrática	1	0,02*	0,01 ^{NS}	2,63*	0,41*	2292,8*	-	-
Tratamento	(3)	-	-	-	-	-	-	-
Erro	32	0,00	0,00	0,04	0,15	42,31	0,89	0,00
CV (%)	-	11,87	1,77	13,05	40,53	14,35	83,24	27,08

*Significativo ($p < 0,05$), ^{ns} não significativo ($p > 0,05$). ¹Dados transformados por Sen(x); ²Dados transformados por Cos(x) e ³Dados transformados por Ln (x).

APÊNDICE G - Resumo da análise de variância para anatomia foliar e da face abaxial da epiderme em folhas de *U. guianensis* submetidas a diferentes capacidades de campo.

FV	GL	QM							
		EPP	EPL	ELF	EAD	NPP	NE	NC	DE
Tratamento	3	0,004 ^{NS}	0,000 ^{NS}	0,002 ^{NS}	0,000*	114,83*	9207*	1021 ^{NS}	4229,7*
Erro	12	0,001	0,000	0,002	0,000	6,79	436,9	2883,3	1038,9
Total	15	-	-	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	18,10	18,15	14,74	8,79	13,03	10,15	10,15	11,61

*Significativo ($p < 0,05$), ^{NS} não significativo ($p > 0,05$).

APÊNDICE H - Resumo da análise de variância para anatomia da raiz de plantas de *U. guianensis* cultivadas sob diferentes capacidades de campo aos 22 dias de imposição do tratamento.

FV	GL	QM							
		ASR	ACV	AC	DVX	EC	PCV	PC	PXCV
Tratamento	3	17,13 ^{NS}	17,82 ^{NS}	3,67 ^{NS}	114,83*	0,05 ^{NS}	126,5	126,5*	0,12 _{NS}
Erro	12	29,55	7,78	11,76	6,79	0,02	32,19	32,19	0,23
Total	15	-	-	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	19,79	25,64	20,68	13,03	12,97	14,42	9,35	55,42

*Significativo ($p < 0,05$), ^{NS} não significativo ($p > 0,05$).