

IZABELLE CRISTINE BARROS



**O IMPACTO DO DÉFICIT HÍDRICO NA FISIOLOGIA E
ANATOMIA DE ESPÉCIES DE INHAME CULTIVADAS NA
AMAZÔNIA SUL-OCIDENTAL**

RIO BRANCO - AC

2022

IZABELLE CRISTINE BARROS

**O IMPACTO DO DÉFICIT HÍDRICO NA FISIOLOGIA E
ANATOMIA DE ESPÉCIES DE INHAME CULTIVADAS NA
AMAZÔNIA SUL-OCIDENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia, Área de Concentração em Produção Vegetal, da Universidade Federal do Acre, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Agronomia.

Orientador: Dr. Frederico Henrique da S. Costa
Coorientador: Dr. Marcio de Oliveira Martins

RIO BRANCO - AC

2022

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da UFAC

- B277i Barros, Izabelle Cristine, 1996 -
O impacto do déficit hídrico na fisiologia e anatomia de espécies de inhame cultivadas na Amazônia sul-ocidental / Izabelle Cristine Barros; orientador: Dr. Frederico Henrique da S. Costa e coorientador: Dr. Marcio de Oliveira Martins. – 2022.
55 f.:il; 30 cm.
- Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Acre, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Área de concentração em Produção Vegetal, Rio Branco, 2022.
Inclui referências bibliográficas e apêndices.
1. *Dioscorea* spp;. 2. fotossíntese. 3. Anatomia vegeta. I. Costa, Dr. Frederico Henrique da S. II. Marcio de Oliveira Martins. III. Título.

CDD: 338.1

Bibliotecário: Uéliton Nascimento Torres CRB-11º/1074

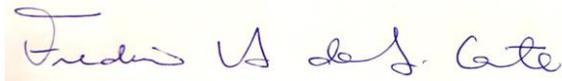
IZABELLE CRISTINE BARROS

O IMPACTO DO DÉFICIT HÍDRICO NA FISIOLOGIA E ANATOMIA DE ESPÉCIES DE INHAME CULTIVADAS NA AMAZÔNIA SUL-OCIDENTAL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia, Área de Concentração em Produção Vegetal, da Universidade Federal do Acre, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Agronomia.

APROVADA em 18 de Fevereiro de 2022.

Banca examinadora:



Prof. Dr. Frederico Henrique da Silva Costa
Orientador
UFAC



Dr. Evaristo Mauro de Castro
UFLA



Dr. Danilo de Menezes Daloso
UFC

A Deus, pelo dom da vida e a oportunidade de crescimento, à minha mãe Josiane Weiber pela amizade e amor incondicional, ao meu marido Rennan E. da Silva Lima, pela dedicação e paciência durante minha ausência

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço à Deus pelo dom da vida, e por todos os obstáculos que no meu caminho entraram para que eu pudesse buscar Nele a resposta de tudo.

Ao meu marido paciente e companheiro que mesmo a distância foi meu apoio sem nem um minuto duvidar da minha vitória.

À minha família por todo amor, carinho e união durante todo o percurso, especialmente a minha querida mãe Josiane Weiber que nenhum dia se quer deixou de se comunicar comigo e fazer suas preciosas orações por mim.

À Universidade Federal do Acre, todo o corpo docente e administrativo, em especial o Programa de Pós-Graduação em Agronomia.

Aos professores Dr. Frederico Henrique da Silva Costa e Dr. Marcio de Oliveira Martins pela orientação e paciência.

À CAPES pela concessão de auxílio financeiro à pesquisa através do Edital PGPSE processo Nº 0353/201688887.115978/2016-01.

Ao colega de laboratório Hendril da Silva Lopes pela valiosa colaboração e dedicação em todas as etapas do experimento. Ao colega João Bosco de Oliveira Jr., pelas contribuições para realização das avaliações anatômicas e valiosas dicas. E aos demais colegas que passaram pelo laboratório de Biotecnologia e Anatomia Vegetal que fizeram parte da construção desta dissertação.

Aos meus queridos colegas Sandra Bezerra, Luis Gustavo Souza, Roger Ventura, Barbara Mota pelos almoços na copa que eram um animo para meu dia.

Aos meus colegas do grupo de estudos em biologia do solo (GeBios) que direta ou indiretamente me passaram conhecimentos que foram valiosos para a conclusão do trabalho.

A todas minhas amigas que de longe me ouviram e torceram por mim: Laini Regatiere, Amanda Aimone, Ingrid Martins, Denize Oliveira e Bruna Stephani.

A todos que contribuíram e torceram pela minha vitória, diretamente ou indiretamente.

“Quem ensina aprende ao ensinar, e quem aprende ensina ao aprender.”

Paulo Freire

RESUMO

A fisiologia de plantas cultivadas na Amazônia submetidas a estresses abióticos é pouco compreendida, principalmente para espécies alimentícias não-convencionais de importância socioeconômica como o inhame, com alto valor nutricional e medicinal. Nesse contexto, a pesquisa teve como objetivo avaliar os efeitos do déficit hídrico sobre as respostas fisiológicas e anatômicas que regulam o crescimento de espécies de *Dioscorea* cultivadas na Amazônia Sul-Ocidental. Para isso, duas espécies de *Dioscorea*, uma endêmica (*D. trifida*) e outra não endêmica (*D. alata*, variedades white e purpurea) foram submetidas a dois tratamentos hídricos (irrigado e não irrigado). Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado e o experimento instalado em estufa tipo túnel, com seis repetições. Foram realizadas avaliações de crescimento no dia do transplante das mudas e aos 25 dias após a imposição dos tratamentos, momento que também foram determinadas variáveis fisiológicas e a análise anatômica de folha e raiz. Em geral, plantas sob déficit hídrico tiveram redução significativa das trocas gasosas, e menor crescimento de parte aérea. Entre as espécies, a não endêmica (*D. alata* var. white) teve maior eficiência do uso da água (WUE e WUE_i), espessura foliar e do parênquima paliçádico quando submetida ao déficit hídrico. A espécie *D. trifida*, endêmica da região Amazônica, apresentou maior transpiração (E) e concentração interna de CO₂ (C_i), menor eficiência intrínseca do uso da água, menor relação clorofila *a/b*, indicando maior acúmulo de clorofilas b e carotenoides, além da área do xilema radicular ser reduzida em comparação a espécie não endêmica. As espécies não diferiram quanto à eficiência de carboxilação (CE_i), fotossíntese líquida (A) e conteúdo relativo de água foliar (CRA). Interessantemente, a espessura do córtex radicular foi maior sob déficit hídrico, para ambas as espécies. No presente estudo a espécie não endêmica mostrou-se mais tolerante à seca devido a maior eficiência do uso da água, enquanto a espécie endêmica conseguiu fazer a manutenção das trocas gasosas utilizando um mecanismo de acúmulo de pigmentos acessórios (Chl**b** e carotenoides), evidenciado pela análise de redundância. Seis modelos preditivos foram criados, abrindo perspectivas para avaliar a plasticidade fenotípica e desempenho de *D. trifida* em ensaios de campo. Esta abordagem é relevante para melhorar o manejo da cultura do inhame em condições de estresse hídrico que devem se agravar ainda mais pelas mudanças climáticas globais.

Palavras chave: *Dioscorea* spp; fotossíntese; anatomia vegetal; déficit hídrico.

ABSTRACT

Research on the physiological mechanisms of plants in response to abiotic factors is scarce in the Amazon, particularly for non-conventional food species of socioeconomic importance such as yam, with high nutritional and medicinal value. In this sense, this study aim was to evaluate the effects of drought stress on physiological and anatomical traits that regulate the growth of *Dioscorea* species, were one of them was two varieties, cultivated in the South-Western Amazon. For that, two *Dioscorea* species one endemic (*D. trifida*), and the other one non-endemic (*D. alata* var white, and var purpurea) were subjected to two water treatments (e.g., irrigated and non-irrigated). The experiment was performed on a tunnel type greenhouse, using a completely randomized experimental design, and with six replicates. Growth evaluations were carried out on the day of plantlets transplanting and at 25 days after the imposition of treatments, where measures of physiological variables and the anatomical analysis of leaf and root were also determined. The results demonstrate that plants under water stress showed a grew less aboveground. Among the species, the non-endemic (*D. alata* var. white) had higher water use efficiency (WUE and WUE_i), leaf thickness, and palisade parenchyma when subjected to water deficit. The species *D. trifida*, endemic of the Amazon region, showed higher transpiration (E) and internal concentration of CO₂ (C_i), lower intrinsic efficiency of water use, lower chlorophyll *a/b* ratio, indicating greater accumulation of chlorophyll b and carotenoids, in addition the root xylem area is reduced compared to non-endemic species. Interestingly, the thickness of the root cortex showed higher averages under water deficit for both species. In the present study, the non-endemic species proved to be more tolerant to drought due to better water management, while the endemic species managed to maintain gas exchange using a mechanism of accumulation of accessory pigments (Chl**b** and carotenoids), evidenced by redundancy analysis. Six predictive models were created to estimate growth, and photosynthetic parameters as a function of the plant varieties under drought stress, opening perspectives to evaluate the phenotypic plasticity and performance of *D. trifida* in field trials. This approach is relevant to improving the management of the yam crop under water stress conditions that are likely to be further aggravated by global climate change.

Key words: *Dioscorea* sp; Photosynthesis; Plant anatomy; Drought stress.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Representação esquemática do protocolo utilizado para a pré-aclimatização e aclimatização das plantas micropropagadas de *Dioscorea* spp. Rio Branco – Acre, Brasil.....**22**
- Figura 2 – Valores médios para temperatura e amplitude térmica (°C), umidade relativa do ar (%) e déficit de pressão de vapor (kPa) durante o período experimental, de agosto a setembro de 2020, Rio Branco – Acre, Brasil.**23**
- Figura 3 – Representação da unidade experimental.**23**
- Figura 4 – Diferenças na morfologia e área foliar da porção mediana das espécies de *Dioscorea* estudadas. A) *D. trifida* irrigada; B) *D. trifida* não irrigada; C) *D. alata* var purpurea irrigada; D) *D. alata* var purpurea não irrigada; E) *D. alata* var white irrigada; F) *D. alata* var white não irrigada.**30**
- Figura 5 - Alocação de biomassa em *D. trifida* (Tri), *D. alata* var purpurea (Pur) e *D. alata* var white (Whi), sob tratamentos irrigado e não irrigado. Diferenças significativas (teste de Tukey, $p < 0,05$) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas, respectivamente..... **31**
- Figura 6 – Variáveis de trocas gasosas em *D. trifida* (Trifida), *D. alata* var purpurea (Purpurea) e *D. alata* var white (White), sob tratamentos irrigado (barras brancas) e não irrigado (barras cinza); (a) Fotossíntese líquida; (b) Condutância estomática; (c) Conteúdo interno de carbono; (d) Transpiração. Diferenças significativas (teste de Tukey, $p < 0,05$) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas respectivamente (média \pm erro padrão, $n = 36$).....**32**
- Figura 7 – Variáveis calculadas através da fluorescência da clorofila *a* em *D. trifida* (Trifida), *D. alata* var purpurea (Purpurea) e *D. alata* var white (White), sob tratamentos irrigado (barras brancas) e não irrigado (barras cinza); (a) *Quenching* não fotoquímico; (b) *Quenching* fotoquímico; (c) Eficiência quântica do fotossistema II; (d) Transporte relativo de elétrons no fotossistema. Diferenças significativas (teste de Tukey, $p < 0,05$) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas respectivamente (média \pm erro padrão, $n = 36$).....**33**
- Figura 8 – Secções transversais do limbo foliar em função da espécie de *Dioscorea* e tratamento hídrico. A) *D. trifida* irrigada; B) *D. trifida* não irrigada; C) *D. alata* var. purpurea

irrigada; D) *D. alata* var. *purpurea* não irrigada; E) *D. alata* var. *white* irrigada; F) *D. alata* var. *white* não irrigada. Barras = 500 µm; ep = epiderme; pp = parênquima paliçádico; pe = parênquima esponjoso; fv = feixe vascular; es = estômato.....**37**

Figura 9 – Secções transversais da nervura central foliar em função da espécie de *Dioscorea* e tratamento hídrico. A) *D. trifida* irrigada; B) *D. trifida* não irrigada; C) *D. alata* var. *purpurea* irrigada; D) *D. alata* var. *purpurea* não irrigada; E) *D. alata* var. *white* irrigada; F) *D. alata* var. *white* não irrigada. Barras = 350 µm; mx = metaxilema; ph = floema.....**38**

Figura 10 – Secções transversais da raiz em função da espécie de *Dioscorea* e tratamento hídrico. A) *D. trifida* irrigada; B) *D. trifida* não irrigada; C) *D. alata* var. *purpurea* irrigada; D) *D. alata* var. *purpurea* não irrigada; E) *D. alata* var. *white* irrigada; F) *D. alata* var. *white* não irrigada. Barras = 500 µm; mx = metaxilema; ph = floema; ct = cortéx; en = endoderme.**39**

Figura 11 – Análise de redundância (RDA) entre variáveis de crescimento e trocas gasosas. (1) massa seca de parte aérea, (2) massa seca total, (3) massa seca de raízes, (4) razão de massa seca de folhas e total (MSF/MST), (5) razão de massa seca de parte aérea e total (MAS/MST), (6) razão de massa seca de raízes e total (MSR/MST), (7) número de folhas, (8) altura de plantas, para os tratamentos irrigado e não irrigado. WUE = eficiência do uso da água; WUE_i = eficiência intrínseca do uso da água; LA = área foliar; ELA = vazamento de eletrólitos; A = fotossíntese líquida; g_s = condutância estomática; C_i = conteúdo interno de carbono no limbo foliar; NPQ = *quenching* não-fotoquímico; Car = carotenoides; Chl_b = clorofila *b*.....**41**

Figura 12 – Matriz de correlação entre as variáveis resposta de crescimento, anatômicas e fisiológicas estudadas. LA= área foliar; FI= n° de folhas inicial; FF= n° de folhas final; MAS= massa seca de parte aérea; MSR= massa seca de raízes; MST= massa seca total; RMR= MSR/MST; R_A= MSR/MAS; ELA= vazamento de eletrólitos; A= fotossíntese líquida; g_s= condutância estomática; C_i= conteúdo interno de carbono; E= transpiração; WUE= eficiência do uso da água; WUE_i= eficiência intrínseca do uso da água; EC= eficiência de carboxilação; NPQ= *quenching* não fotoquímico; F_FM= eficiência quântica do PSII no transporte não cíclico de elétrons; ETR= transporte efetivo de elétrons.**43**

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Crescimento e produção de massa seca (média \pm desvio padrão, $n = 36$) de plantas de *D. trifida* (Tri), *D. alata* var. purpurea (Pur), e *D. alata* var. white (Whi) sob tratamentos irrigado e não irrigado.....**28**
- Tabela 2 – Eficiência do uso da água, razão de concentração de clorofilas *a/ b* (mg ml⁻¹), vazamento de eletrólitos e conteúdo relativo de água no limbo foliar de plantas de *D. trifida* (Tri), *D. alata* var purpurea (Pur) e *D. alata* var white (Whi), sob tratamentos irrigado e não irrigado (média \pm dp, $n = 36$). WUE = eficiência do uso de água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), WUE_i = eficiência intrínseca do uso de água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), CE_i = eficiência intrínseca e carboxilação ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).....**34**
- Tabela 3 - Variáveis anatômicas de folha e raízes de plantas de *D. trifida* (Tri), *D. alata* var purpurea (Pur) e *D. alata* var white (Whi), sob tratamento irrigado e não irrigado (média \pm dp, $n = 36$).....**36**
- Tabela 4 - Modelos preditivos para as variáveis respostas de crescimento e fisiológicas estudadas sob tratamento irrigado e não irrigado.....**44**

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	13
2.1 ASPECTOS GERAIS DO GÊNERO <i>Dioscorea</i>	13
2.1.1 <i>Dioscorea trifida</i> L.....	14
2.1.2 <i>Dioscorea alata</i> L.	15
2.2 DÉFICIT HÍDRICO	15
2.2.1 Respostas fisiológicas e fotossintéticas sob deficiência hídrica.....	17
2.2.2 Plasticidade anatômica em resposta ao déficit hídrico	20
3 MATERIAL E MÉTODOS	21
3.1 Material vegetal	21
3.2 Déficit hídrico.....	22
3.3 Avaliações de crescimento	24
3.4 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i>	24
3.5 Conteúdo relativo de água (CRA)	25
3.6 Vazamento de eletrólitos (<i>Ve</i>)	25
3.7 Teores de clorofilas e carotenoides	26
3.8 Análise anatômica.....	26
3.9 Desenho experimental e análises estatísticas.....	27
4 RESULTADOS	28
5 DISCUSSÃO	45
6 CONCLUSÃO.....	48
REFERÊNCIAS	49

1 INTRODUÇÃO

O gênero *Dioscorea* (*Dioscoreaceae*) abrange várias espécies de raízes tuberosas consideradas importantes para a segurança alimentar, com alto valor nutricional e energético, além de serem utilizadas como plantas medicinais em vários países (KUMAR et al., 2017). Popularmente conhecidas como inhame, produzem raízes tuberosas com elevadas concentrações de carboidratos, vitaminas do complexo B, vitamina A e C (OLIVEIRA et al., 2012; DANTAS et al., 2013) e quantidades significativas de proteínas e antocianinas (BRITO et al., 2011; RAMOS-ESCUDEIRO et al., 2010).

Além do interesse alimentício, os inhames produzem túberas com significativas atividades anti-inflamatórias, anti-hipertensivas, antitumorais e antioxidantes e são utilizados no tratamento de alergias, dermatopatologias, diabetes e artrite reumatoide (RAMAN et al., 2014; GAO et al., 2018). Algumas *Dioscoreaceae*s também são fontes de diosgenina, uma saponina esteroideal precursora de hormônios sintéticos como a testosterona e a progesterona, utilizada para produção destes hormônios e anticoncepcionais (DANTAS et al., 2013; GAO et al., 2018; SILVA et al., 2019).

A maioria das espécies vegetais são organismos sésseis, portanto, constantemente expostas a fatores adversos como o déficit hídrico, principal condição limitante para o aumento da produção agrícola mundial (WANG, 2014; DARYANTO et al., 2016). Durante eventos de déficit hídrico a planta realiza ajuste da homeostase, modificando componentes fisiológicos, bioquímicos e morfológicos para que possa se aclimatar à nova condição de baixa disponibilidade hídrica (SELEIMAN et al., 2021).

Um dos primeiros efeitos da deficiência de água é a limitação da transpiração e das trocas gasosas devido ao fechamento estomático, processo que previne perdas excessivas de turgor celular e também a cavitação dos elementos de vaso do xilema. Desta maneira, a planta leva mais tempo para atingir níveis críticos de potencial hídrico, como o ponto de murcha permanente (BRODRIBB; McADAM, 2017; AVILA et al., 2020). Em contrapartida, o fechamento estomático interfere na difusão de CO₂ para o interior da folha e reduz processos metabólicos da fotossíntese tanto na fase fotoquímica quanto na bioquímica (SCHARWIES; DINNENY, 2019).

Essas alterações ou ajustes metabólicos dependem da duração e magnitude do estresse, que por sua vez determinam os efeitos observados nas plantas. O aumento na respiração celular, alterações na cadeia de transporte de elétrons, inibição fotossintética e redução da biomassa são alguns dos efeitos do estresse hídrico (REIS et al., 2012; SELEIMAN et al., 2021). Portanto, a

deficiência hídrica condiciona a planta a ter baixos desempenhos, principalmente pelo maior gasto energético, devido a mobilização de carboidratos para a manutenção da homeostase e produção de compostos secundários osmorreguladores que auxiliam na retenção de água intracelular (RAZI; MUNEER, 2021). Ademais, o estresse hídrico também limita o crescimento da planta por reduzir a turgescência celular e expansão foliar (SCHARWIES; DINNENY, 2019; SELEIMAN et al., 2021).

Dessa forma, compreender os mecanismos morfofisiológicos e estruturais que regulam as respostas das plantas ao estresse abiótico é imprescindível ao correto manejo da cultura agrícola, tomadas de decisão e redução de efeitos climáticos adversos, principalmente levando-se em consideração os padrões climáticos do estado do Acre de pelo menos 2 meses de seca característica, apesar de sua classificação como equatorial quente úmido com elevados índices pluviométricos (ACRE, 2010). Nesse contexto, a região norte, principalmente no Acre, as pesquisas ainda são escassas, uma vez que o estado não possui uma agricultura competitiva e faltam investimentos e resultados em pesquisa e desenvolvimento científico.

Objetivou-se com o estudo avaliar os efeitos do déficit hídrico sobre características fisiológicas e anatômicas que regulam o crescimento de espécies de *Dioscorea* cultivadas na Amazônia Sul-Occidental. Para tanto, foram utilizadas duas variedades de uma espécie de inhame amplamente cultivada (*Dioscorea alata* var white e *Dioscorea alata* var purpurea) e outra endêmica (*Dioscorea trifida*). Essa última, escolhida por ser bastante plantada na região do vale do Juruá e consumida pela população acreana.

2 REVISÃO DE LITERATURA

A dispersão de *Dioscorea* spp. remonta desde o período Cretáceo (FERREIRA et al. 2020), sendo encontradas mais de 608 espécies deste gênero no mundo, e pelo menos 130 ocorrem em território brasileiro (KIRIZAWA et al., 2016). Embora o número de espécies de *Dioscoreaceae* conhecidas seja elevado, apenas cinco são oficialmente consideradas importantes na alimentação humana: *D. cayenensis*, *D. alata*, *D. bulbifera*, *D. esculenta* e *D. trifida*. Outras espécies podem possuir importância medicinal e algumas produzem substâncias tóxicas (COURSEY, 1967; RAMAN et al., 2014; FERREIRA et al., 2020).

Atualmente os maiores produtores de inhame são países da África ocidental: Nigéria, Costa do Marfim e Gana, responsáveis por mais de 90% da produção mundial (FAO, 2020). No Brasil ainda é uma cultura negligenciada, com produção de 250.268 toneladas por ano (FAO, 2020), contida no hall de alimentos não pertencentes às políticas agrícolas. Como consequência, existem poucas pesquisas, déficit de apoio técnico ao produtor e baixa tecnificação, apesar de constituir uma importante fonte de renda no nordeste do Brasil, principalmente para os Estados da Bahia, Sergipe, Alagoas, Paraíba e Pernambuco (CARVALHO; AMORIM; PEIXINHO, 2021).

2.1 ASPECTOS GERAIS DO GÊNERO *Dioscorea*

De maneira geral, o gênero *Dioscorea* é formado por plantas que podem atingir vários metros de altura, com hastes delgadas e volúveis de diversos formatos, que podem ser eretas e/ou herbáceas, e apresentar várias ramificações como um grande emaranhado umas sobre as outras (PEDRALLI, 2002). As folhas têm grande variação morfológica, geralmente com formato de coração ou seta, alternadas ou opostas, com lâmina foliar inteira ou composta (KIRIZAWA et al., 2016).

As flores são pequenas, actinomorfas, e dioicas com colorações claras (amarelas, brancas e verdes). Flores masculinas possuem odor adocicado e grão de pólen viscoso muito aderido à antera, enquanto as femininas são tricarpelares, triloculares, com ovários ínferos contendo muitos óvulos e tamanho maior em relação às masculinas (IPGRI/IITA, 1997). Por possuir flores dioicas, a reprodução sexuada é difícil, produzindo geralmente sementes inviáveis, portanto, a propagação é feita de maneira vegetativa utilizando as túberas (MONDO et al., 2021). Os frutos são do tipo cápsulas trialadas, bagas ou drupas, e as sementes podem ser aladas ou não, reticuladas ou lisas, com tamanhos variados. O embrião é pequeno e bem

diferenciado, e o cotilédone lateral imerso no endosperma, o qual contém lipídeos e aleurona (SILVA, 1971; SEGNOU, 1992; IPGRI/IITA, 1997).

O produto comercial do inhame são as raízes tuberosas, que variam na forma e coloração, características essas determinantes para identificação das variedades do gênero *Dioscorea*. Algumas espécies, sob condições adversas, podem formar bulbilhos aéreos a partir das gemas axilares, acumulando água e nutrientes (SIQUEIRA, 2009). Também conhecidas como túberas, as raízes tuberosas têm elevada concentração de carboidratos, vitaminas do complexo B (tiamina, B1; riboflavina, B2; e niacina, B5), vitamina A e C (ácido ascórbico) (OLIVEIRA et al., 2012; DANTAS et al., 2013), além de quantidades significativas de proteínas e gorduras (OLIVEIRA et al., 2007).

Somado ao interesse nutricional, inhames produzem túberas com significativas atividades anti-inflamatórias, anti-hipertensivas, antitumorais e antioxidantes, sendo considerados um alimento funcional. Também são utilizados no tratamento de alergias, dermatopatologias, diabetes, e artrite reumatoide (RAMAN et al., 2014; GAO et al., 2018). Além desses compostos, o gênero *Dioscorea* é uma fonte interessante para extração de antocianinas, pigmentos com potencial de aplicação na indústria alimentícia e cosmética, como as antocianinas. De acordo com Ramos-Escudeiro et al. (2010), pelo menos doze antocianinas são detectadas para a espécie *D. trifida*, a maioria diglucosídeos acilados com ácido ferúlico ou p-cumárico, relatadas por possuir maior estabilidade ao calor, luz, pH e branqueamento de sulfito em relação a monoglucosídeos e antocianinas não aciladas.

São plantas que apresentam bom desenvolvimento em regiões tropicais quentes e úmidas, regime pluvial de 1.000 a 1.600 mm anuais, temperatura ótima diária de 24 a 39 °C e umidade relativa do ar de 60 a 70% (SANTOS, 2007; BEYERLEIN et al., 2019).

2.1.1 *Dioscorea trifida* L.

Nativa da Amazônia (CLEMENT et al. 2010), essa espécie foi domesticada pelos índios e já era cultivada no início do século XX em tribos isoladas no estado do Mato Grosso, e era denominado “Cará mimoso”, “Cará roxo”, “Cará bola” e “Cará rosado” (SILVA, 1971). Apresenta túberas arredondadas ou cônicas de 15-20 cm de comprimento, com massa feculenta branca, amarela, rosa, purpúrea ou mescladas, revestidas de epiderme verrucosa e massa média de 1500 g. O caule forma uma torção para esquerda e possui folhas palmadas, profundamente lobuladas, alternadas, raramente opostas (NASCIMENTO et al., 2013).

Possui ampla distribuição nas Américas central e sul, desde as ilhas do Caribe até o Peru. No Brasil, distribui-se desde o Amazonas até a região sudeste (NASCIMENTO et al., 2015). A espécie está associada aos ambientes florestais, florestas pluviais tropicais de terra

firme amazônica, floresta atlântica do Sudeste, florestas mesófilas (estacionais) e florestas de galeria (PEDRALI, 1997). Além disso, *Dioscorea trifida* é bastante cultivada na região do vale do Juruá e comercializada em feiras de pequenos agricultores, sendo muito procurada e consumida pela população acreana.

Poucos são os estudos com *D. trifida* (NASCIMENTO et al., 2013), apesar de apresentar antocianinas como peonidina 3,5-diglucosídeo, malvidina 3,5-diglucosídeo, malvidina 3 e 5-diglucosídeo acilado com ácido ferúlico, compostos que possuem ação farmacológica e potencial comprovado no tratamento de doenças cardíacas, diabetes e câncer (CARRENO-DÍAZ, 1977; NASCIMENTO et al., 2015).

2.1.2 *Dioscorea alata* L.

É a segunda espécie mais produzida mundialmente, ficando atrás somente de *D. rotundata* (MONDO et al., 2021). É consumida em grande escala em países subdesenvolvidos, principalmente na África, Ásia e América do Sul, nos quais o consumo se deve especialmente ao alto valor nutricional das túberas de *D. alata*, que também é facilmente propagada, rústica e com bom potencial produtivo mesmo quando cultivadas em solos com baixa fertilidade (CORMIER et al., 2019).

O centro de origem de *D. alata* ainda é incerto, havendo evidências de ser da Ásia-Pacífico, mas devido a domesticação datada de 6000 a.C. as espécies nativas são desconhecidas (ARNAU et al., 2017). As túberas dessa espécie também variam em formato e coloração, características essas utilizadas na classificação de suas variedades, sendo a *D. alata* var. *purpureae* uma importante fonte de diosgenina, saponina esteroideal precursora de hormônios sintéticos (DANTAS et al., 2013; GAO et al., 2018; SILVA et al., 2019) e antocianinas (SHAH; LELE, 2012).

2.2 DÉFICIT HÍDRICO

O crescimento e desenvolvimento vegetal dependem de ótimas condições ambientais e nutricionais, as quais quando alteradas podem impedir a planta de alcançar seu potencial genético pleno, ou seja, causar estresse (PANDEY et al., 2017). As plantas crescem e se reproduzem em ambientes complexos, nos quais frequentemente são expostas a fatores físicos, químicos e biológicos que podem tornar-se estressantes. Além disso, devido à natureza sésil, as plantas são incapazes de evitar o estresse pelo deslocamento a um ambiente mais favorável (OBERKOFER et al., 2021).

Entre os fatores abióticos, a água é o mais limitante a produção agrícola (WANG, 2014). Isso porque, esse recurso está envolvido em praticamente todos os processos fisiológicos da planta. Sua importância inclui a absorção e transporte de nutrientes, carreamento de metabólitos, solvente de reações químicas, agente cimentante, além de ser responsável pela pressão de turgor, expansão celular, manutenção da eficiência fotossintética e crescimento das plantas (SCHARWIES; DINNENY, 2019).

No ambiente, a água flui através de um *continuum solo-planta-atmosfera* regulado por diferenças no potencial hídrico e condutividade hidráulica da planta. Isto significa que a água na solução do solo é absorvida pelas plantas através das raízes, transportada pelo mecanismo de coesão-tensão, e perdida para a atmosfera na forma de vapor, a partir da câmara subestomática, processo conhecido como transpiração, seguindo um gradiente de potencial hídrico (CALDWELL et al., 1998; STEUDLE, 2001; DING et al., 2021).

O potencial hídrico é definido como a soma dos potenciais de pressão, osmótico, gravimétrico, pressão do ar e matricial (SCHARWIES; DINNENY, 2019), e tem duas funções principais: i) regular o transporte de solutos através da membrana plasmática e ii) configura um parâmetro do status hídrico de uma planta (TAIZ et al., 2017). Desta maneira pode-se dizer que o estado hídrico da planta é a soma da interação de vários fatores como a disponibilidade da água no solo, a umidade relativa do ar, temperatura, velocidade do vento, capacidade da planta em absorver e transportar água para as folhas e a resposta estomática de regulação da transpiração (DING et al., 2021).

Uma condição hídrica adequada requer que a absorção de água pela raiz atenda o déficit de pressão de vapor atmosférico (GIMENEZ et al., 2005). Sendo assim, o déficit hídrico ocorre quando o vegetal não consegue suprir a demanda atmosférica, seja pela falta de água no solo ou pelas características inerentes à espécie vegetal como baixa absorção e transporte de água (DING et al., 2021). A deficiência hídrica pode ser duradoura, no caso de a falta de água no solo ocorrer por longos períodos, o que pode levar a morte da planta; ou temporária, causada em dias em que a demanda de transpiração supera a capacidade de absorção e transporte de água das plantas, mesmo com água disponível no solo (MANTOAN, 2013).

Como resposta às condições ambientais adversas, as plantas respondem pela ativação de uma cascata de eventos moleculares envolvidos na percepção do estresse, transdução de sinais e ativação enzimática (CHEN et al., 2019). Como consequência, vários mecanismos morfofisiológicos, bioquímicos e anatômicos são utilizados pelas plantas na regulação do crescimento e desenvolvimento.

2.2.1 Respostas fisiológicas e fotossintéticas sob deficiência hídrica

As plantas respondem diretamente às mudanças no ambiente, alterando sua morfofisiologia para garantir a sobrevivência e a reprodução. Essas repostas ocorrem mediadas por ajustes osmóticos que incluem: i) percepção do estresse através de diferenças no potencial hídrico do solo ou aumento da demanda atmosférica; ii) aumento da produção de espécies reativas de oxigênio e ativação de compostos antioxidantes; iii) fechamento estomático para redução da perda de água através da transpiração; e iv) reprogramação do metabolismo para manutenção da homeostase (LAXA et al., 2019).

Plantas expostas a fatores estressantes moderados podem aclimatar-se ao estresse, ou seja, sofrem modificações não permanentes, que podem ser revertidas assim que o ambiente se torne favorável novamente (TAIZ et al., 2017). A aclimatação ocorre a fim de manter a homeostase do indivíduo, condição esta importante para o adequado funcionamento celular e metabólico da planta. Esse processo envolve numerosos ajustes morfofisiológicos, sendo o fechamento estomático um dos primeiros, o qual reduz a perda excessiva de água pela transpiração, evita a cavitação dos vasos xilemáticos e previne que a planta chegue rapidamente a níveis críticos de potencial hídrico (BRODRIBB e McADAM, 2017; AVILA et al., 2020).

As respostas estomáticas são complexas pois dependem de diversos fatores externos como luz, concentração de CO₂ e umidade relativa da atmosfera, vento e temperatura, e aspectos internos como potencial hídrico da folha e sinais químicos como quantidade de citocininas e ácido abscísico (ABDALLA et al., 2021; MIRANDA et al., 2021). Brodrribb e McAdam (2017) inferiram que os estômatos se fecham aproximadamente 20 minutos após a alteração no déficit de pressão de vapor atmosférico. Em parte, isso se deve a resposta à produção de ácido abscísico (ABA), fitormônio que aumenta o conteúdo de cálcio (Ca²⁺) no citosol das células-guarda (MUNEMASA et al., 2015) e funciona como um sinalizador de liberação de ânions despolarizadores da membrana. A despolarização da membrana ativa os canais de potássio (K⁺), levando a um efluxo de potássio para o exterior da célula juntamente com a água, perda de turgor e fechamento estomático (SCHARWIES; DINNENY, 2019).

O fechamento estomático limita a capacidade de trocas gasosas, que reduz a concentração interna de CO₂ e a taxa fotossintética (WANG, 2014; SCHARWIES e DINNENY, 2019). Isso ocorre porque o gradiente de concentração de absorção de CO₂ é muito menor que o gradiente de perda de água por transpiração (EYLAND et al., 2021). A redução da condutância estomática também limita a quantidade de ribulose-1,5-bifosfato carboxilase

oxigenase (RUBISCO) disponível e pode aumentar sua atividade oxigenase, reduzindo a eficiência da carboxilação (SANTOS et al., 2009).

O estresse hídrico também causa redução nos componentes do aparato fotossintético, principalmente proteínas como a ATP-sintase, o que leva à uma diminuição significativa na produção de energia e afeta diretamente o processo de carboxilação e regeneração da RUBISCO (ZADRAŽNIK et al., 2019; EYLAND et al., 2021). Quando o déficit hídrico se inicia o potencial hídrico do solo decresce, desencadeando uma série de processos de ajuste osmótico na planta. Inicialmente a água move-se para fora das células e a pressão de turgor diminui no interior das mesmas (SCHARWIES; DINNENY, 2019).

A queda na pressão de turgor pode ser evitada até certo ponto pelo ajuste osmótico decorrente do acúmulo de solutos orgânicos de baixo peso molecular (prolina, manitol, sorbitol, frutanos, sacarose, glicina-betaína e oligossacarídeos). O aumento na concentração desses metabólitos ajuda na proteção da planta auxiliando na manutenção da turgescência celular por meio do ajuste osmótico e resguardando a integridade das membranas (RHODES; HANSON, 1993; SCHARWIES e DINNENY, 2019). Além disso, o déficit hídrico prolongado pode provocar mudanças no volume da célula e na forma da membrana plasmática e até levar ao rompimento da integridade da membrana e desnaturação de suas proteínas (MANTOAN, 2013).

Outro efeito observado com a manutenção do déficit hídrico, é a redução do conteúdo relativo de água (CRA) das folhas, que varia em função da intensidade e o tempo de imposição do estresse, o que pode afetar a atividade metabólica e sobrevivência das plantas (MANTOAN, 2013). A eficiência do uso da água também é um importante indicador do crescimento das plantas sob déficit hídrico, pois demonstra o seu potencial de aclimação perante esta condição desfavorável (ZHAO et al., 2020).

Além dos fatores estomáticos, aspectos bioquímicos (não estomáticos) também estão envolvidos na modulação do estresse em plantas. Para isso, o estudo da fluorescência da clorofila *a* é associado as respostas de trocas gasosas para melhor compreensão da eficiência fotossintética (ENNAHLI; EARL, 2005). A fluorescência da clorofila *a* é um parâmetro para mensurar a performance fotossintética e como estresses abióticos a influenciam (BAKER, 2008).

A duração e a magnitude do estresse determinam a severidade dos sintomas no mecanismo fisiológico como o aumento na respiração celular, alterações na cadeia de transporte de elétrons, inibição fotossintética e redução da biomassa (REIS et al., 2012; RAZI; MUNEER, 2021). Já a nível celular, pode ocorrer alteração no ciclo celular, indução de vacuolização e

mecanismos de organização de parede celular para tolerar o estresse (TAIZ et al., 2017). Altas temperaturas do ar também podem promover alterações diretas na estrutura da membrana celular (SCOTTI-CAMPOS et al., 2019) incluindo fluidez, permeabilidade à água e solutos, composição, configuração das cadeias fosfolipídicas e interações lipídico-proteicas (NIU; XIANG, 2018).

O mesofilo foliar é o tecido fotossintético mais ativo e apresenta grande quantidade de cloroplastos, os quais contêm os pigmentos responsáveis pela absorção da luz (SANCHES et al., 2009). O déficit hídrico pode reduzir substancialmente a condutância do mesofilo, que compreende os componentes físicos (solubilidade do CO₂, área de superfície aloplástica e rotas simplásticas do CO₂) e metabólitos (PINHEIRO; CHAVES, 2011).

A conversão da energia luminosa em energia química nos cloroplastos é realizada em duas unidades funcionais denominadas fotossistemas II (PSII) e I (PSI). Estes são ligados por uma cadeia transportadora de elétrons e são formados pelos complexos antenas e centros de reações que realizam a captura de energia necessária para a excitação dos elétrons (TAIZ et al., 2017). A ação sinérgica do alto nível de irradiação e estresse hídrico reduz a capacidade do sistema fotossintético de utilizar a radiação incidente, levando a um aumento no grau de dano ao aparato fotossintético (WADA et al., 2019).

Sob condições ambientais nas quais a energia do fóton é superior à assimilação de CO₂, o PSII é o principal alvo para a fotoinibição (WADA et al., 2019) e o excesso de fótons associado às altas temperaturas pode fluidificar de maneira excessiva as bicamadas fosfolipídicas, causando danos irreversíveis às células e cloroplastos (RAZI; MUNEEER, 2021). Os complexos-antena são formados pela clorofila *b* e pelos carotenoides. Segundo Lichtenthaler (2009), a clorofila *b* absorve os fótons de luz e transmite rapidamente a energia para a clorofila *a* nos centros de reação dos PSII (P680) e PSI (P700). Essas duas classes de clorofilas absorvem diferentes faixas de luz na região visível (NELSON; COX, 2014). Já os carotenoides são pigmentos acessórios que apresentam como principal função proteger a clorofila de danos ocasionados pelo excesso de fótons, irradiando e absorvendo diferentes faixas de cor do espectro de luz (DIAS; MANRENCO, 2007).

O estresse oxidativo é ocasionado pelas espécies reativas de oxigênio (ROS), produzidas naturalmente no metabolismo aeróbico das plantas e também em resposta a estresses abióticos (SHIGEOKA et al., 2002). As ROS são formadas pela redução molecular do oxigênio, que ocorre no sistema de transporte de elétrons, em O₂⁻ (radical superóxido), H₂O₂ (peróxido de hidrogênio) e OH (radical hidroxila) (DIAS et al., 2014). O acúmulo de ROS pode levar à

degradação lipídica pela reação com o radical hidroxila, que é a espécie mais reativa (IMPA et al., 2012).

2.2.2 Plasticidade anatômica em resposta ao déficit hídrico

Plantas sob déficit hídrico apresentam diferentes estratégias de aclimação, o que inclui alterações em níveis morfológicos e anatômicos (AVILA et al., 2020). Essas modificações incluem: i) aumento da espessura epidérmica, ii) alterações na distribuição, tamanho e densidade estomática, iii) menor limbo foliar e maior espessamento cuticular, e iv) alterações na razão parte aérea e raiz. Essas modificações servem para proteger as plantas do estresse provocado pelo déficit hídrico e prevenir que ocorra a vasocavitação (CRUZ et al., 2019; LOBATO et al., 2020; STROCK et al., 2019).

O efeito do déficit hídrico ocorre primeiramente a nível celular onde a redução no conteúdo de água afeta a formação das paredes celulares primárias, que se estabelecem durante a divisão celular e o crescimento celular primário, o qual depende diretamente do turgor celular para ocorrer de maneira adequada (GANIE; AHAMMED, 2021). As plantas mantêm o balanço hídrico no continuum solo-planta-atmosfera através do seu sistema radicular e do fechamento estomático, e quando submetidas ao déficit hídrico o sistema de aquisição, transporte e utilização de água é afetado, modificando a distribuição de água através dos feixes vasculares (STROCK et al., 2019; SCHARWIES; DINNENY, 2019). Isso causa um aumento na resistência hidráulica e redução no crescimento dos tecidos vegetais (SHAFQAT et al., 2021). Além disso, a baixa disponibilidade hídrica está associada a uma baixa captação de nutrientes no solo, o que leva a uma desordem na formação e crescimento dos tecidos vegetais, apresentando modificações tanto estruturais quanto moleculares (LOBATO et al., 2020).

3 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em Rio Branco (9°57'35,17'' S, 67°52'15,06'' W e altitude de 160 m), Acre, Brasil. Para tanto, foram utilizadas duas variedades de inhame da espécie *Dioscorea alata* (*D. alata* var. white, e *D. alata* var. purpurea), amplamente cultivada e consumida no mundo, e uma espécie endêmica da região Amazônica (*Dioscorea trifida*), escolhida por ser bastante cultivada na região do vale do Juruá (AC) e consumida pela população acreana.

3.1 Material vegetal

As mudas foram obtidas a partir da multiplicação *in vitro* de plantas mantidas na coleção de germoplasma do Laboratório de Biotecnologia e Anatomia Vegetal da Universidade Federal do Acre (Ufac). Para a micropropagação foi utilizada a formulação basal do meio de cultura MS (Murashigue e Skoog, 1962), com sacarose (30 g/L) e PhytigelTM (2,0 g/L). O pH do meio foi corrigido para 5,8 e autoclavado por 15 minutos a 121°C e 1 atm. Microestacas obtidas a partir de gemas da primeira bifurcação foram utilizadas como explante.

Decorridos 60 dias de cultivo *in vitro*, as plantas produzidas foram primeiramente pré-aclimatizadas em ambiente artificial e depois aclimatizadas em estufa. Para isso, realizou-se a remoção das tampas plásticas dos tubos de ensaio, por 3 dias. Em seguida, as plantas foram removidas do recipiente de cultivo, tiveram as raízes lavadas em água da torneira, sendo então plantadas em copos plásticos transparentes preenchidos com a combinação de substrato comercial (Vivatto Plus[®]) e areia lavada (2:1 v:v). A pré-aclimatização foi em sistema de câmara úmida e conduzida em sala de crescimento com iluminação artificial e controle de temperatura. Por fim, as plantas foram aclimatizadas em estufa tipo túnel. O protocolo utilizado está representado na Figura 1.

Ao término da aclimação, as plantas foram transplantadas para vasos de polietileno preto de 8 L contendo substrato comercial e areia lavada (1:1 v:v), por 35 dias, quando foram submetidas aos tratamentos hídricos. Nesse período, a irrigação foi realizada regularmente, mantendo-a próxima a capacidade de campo.

Figura 1 – Representação esquemática do protocolo utilizado para a pré-aclimatização e aclimatização das plantas micropropagadas de *Dioscorea* spp. Rio Branco – Acre, Brasil.

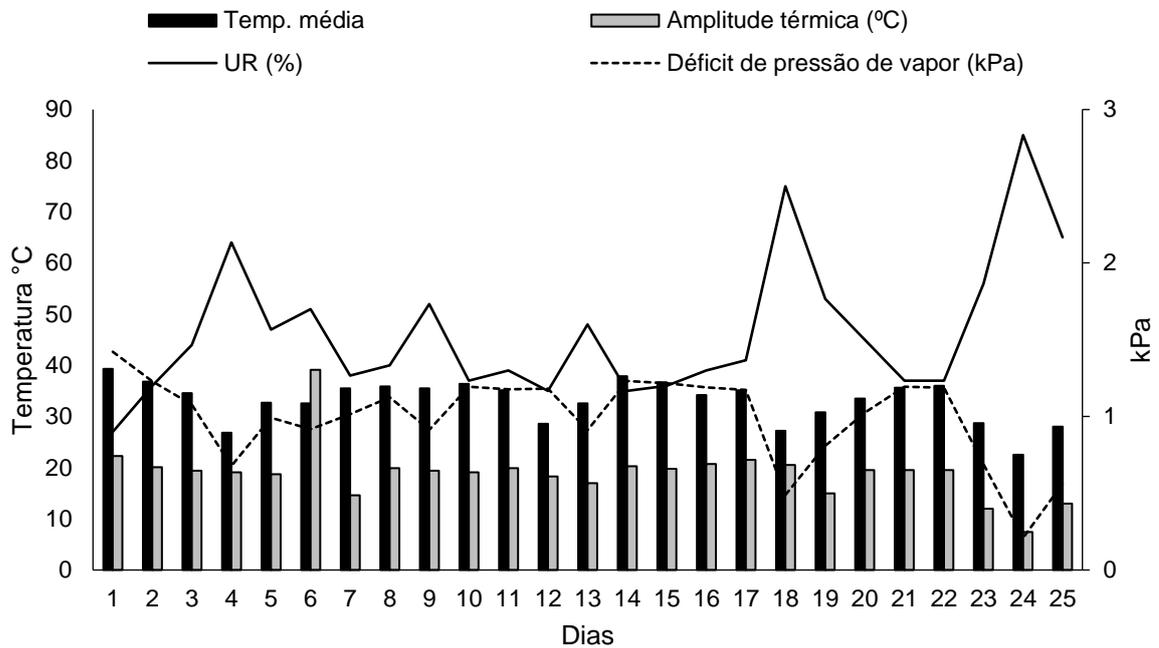


3.2 Déficit hídrico

O experimento foi conduzido dentro de uma estufa tipo túnel e os vasos dispostos sobre bancada. Os registros de temperatura e umidade relativa do ar no ambiente experimental foram realizados diariamente, e as flutuações ambientais estão representadas na Figura 2.

Para imposição do estresse, as duas variedades de *D. alata* e a espécie *D. trifida* foram submetidas a dois tratamentos hídricos: (i) irrigado e ii) não-irrigado. A condição irrigada foi mantida pela reposição diária do conteúdo de água até a drenagem pelo substrato.

Figura 2 – Valores médios para temperatura e amplitude térmica ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%) e déficit de pressão de vapor (kPa) durante o período experimental, de agosto a setembro de 2020, Rio Branco – Acre, Brasil.



Para evitar perdas de água por evaporação durante o período de imposição dos tratamentos, a superfície exposta do solo foi coberta com plástico agrícola, como demonstrado pela representação da unidade experimental (Figura 3).

Figura 3 – Representação da unidade experimental.



3.3 Avaliações de crescimento

Foram realizadas medidas de altura inicial de plantas (cm), diâmetro da haste principal (mm), bem como número de folhas e de brotações, determinadas no dia do transplântio para os vasos e ao final do experimento. As mensurações destrutivas foram realizadas ao final do período experimental, e incluíram: as massas secas de folhas (MSF), de parte aérea (MSA), raízes (MSR) e total (MST). Para tanto, as partes da planta foram separadas e colocadas em sacos de papel, que foram mantidos em estufa de circulação forçada de ar sob 70 °C até atingirem massa constante.

A partição de biomassa foi obtida como razão de massa seca de parte aérea (MSA/MST), de folhas (MSF/MST) e raízes (MSR/MST). A razão massa seca de raízes e massa seca de parte aérea (MSR/MSA) também foi calculada. Além disso, foi determinada a área foliar (AF) da parte mediana das plantas. Para isso, foram coletadas todas as folhas contidas entre 30 cm a 60 cm de altura das plantas e a área determinada com auxílio do software Fiji/imagej.

3.4 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros de trocas gasosas incluíram a taxa líquida fotossintética (A), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO₂ (C_i) e taxa de transpiração (E), medidos pela manhã (8 h às 11 h), através de um analisador de gás infravermelho portátil (modelo LI-6400XT, Li-COR Biosciences INC., NE, EUA) equipado com câmara de fluorescência integrada (modelo LI-6400-406400-40, Li-COR Biosciences INC., NE, EUA). As medições foram realizadas em folhas jovens totalmente expandidas, a uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD) artificial de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e concentração de carbono de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ao nível da folha. Medidas de fluorescência da clorofila *a* foram realizadas nas mesmas folhas.

A análise de fluorescência da clorofila *a* foi realizada inicialmente em folhas adaptadas à luz, onde o rendimento de fluorescência em estado estacionário (F_s) foi mensurado. Logo em seguida, aplicou-se um pulso de luz actínica saturante de 8000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 0,8 s, obtendo-se a fluorescência máxima sob condições adaptadas à luz (F_m'). Após isso, aplicou-se uma iluminação vermelha distante (2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para mensurar a fluorescência inicial (F_0'). Posteriormente, as folhas foram adaptadas ao escuro com auxílio de papel laminado cobrindo toda área do limbo foliar, por pelo menos 25 min. Após adaptação das folhas ao escuro, a

fluorescência mínima (F_0) foi obtida usando um fraco feixe de medição (cerca de $0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Por fim a fluorescência máxima (F_m) foi medida através da aplicação de um pulso de luz saturante actínica de $8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 0,8s. A partir dos valores obtidos, foram calculados: i) *quenching* fotoquímico: $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$; ii) *quenching* não fotoquímico: $NPQ = (F_m/F_m') - 1$; iii) eficiência quântica do PSII no transporte não cíclico de elétrons: $\Delta F/F_m'$; iv) razão de transporte de elétrons: $ETR = \Delta F/F_m' \times PPF \times f \times a$, onde f é o fator de partição de energia entre o PSII e o PSI e é assumido como 0,5 indicando que a energia de excitação é distribuída de maneira igual entre os dois fotossistemas, e a é a absorvância dos tecidos fotossintéticos e é assumida como 0,84; v) eficiência do uso da água WUE; vi) eficiência de carboxilação.

3.5 Conteúdo relativo de água (CRA)

Foram retirados 10 discos do limbo foliar de folhas inteiramente expandidas, com auxílio de um anel metálico de bordas cortantes. Foi aferida a massa fresca (MF) dos discos e os mesmos colocados em placas de Petri contendo papel filtro embebido em 7 ml de água de osmose reversa e, em seguida, seladas com plástico filme. As placas foram mantidas refrigeradas no escuro por 24 h e após este período foi aferida a massa túrgida (MT) dos discos retirando-se o excesso de água previamente com papel toalha. Então os discos foram alocados em sacos de papel e mantidos em estufa de circulação forçada a 65°C até que se atingisse massa constante, onde foi aferida a massa seca (MS) das amostras. O CRA foi obtido através da fórmula segundo Weatherley (1950):

$$CRA = \frac{MF - MS}{MT - MS} \times 100$$

3.6 Vazamento de eletrólitos (V_e)

A avaliação da integridade da membrana celular através do vazamento de eletrólitos seguiu a metodologia de Avila et al. (2020), com modificações. Dez discos de folhas foram inseridos em tubos contendo 10 ml de água de osmose reversa, os quais foram tampados e mantidos à temperatura ambiente, durante 24 h. A condutividade inicial (C_1) da solução aquosa foi então mensurada com um condutivímetro (Digimed DM-32). Em seguida, as amostras foram submetidas a banho maria a 100°C por 1 h, seguido de resfriamento à temperatura

ambiente, onde foi aferida a condutividade final (C_2). Para cada amostra, o vazamento de eletrólitos foi expresso como:

$$V_e = \frac{C_1}{C_2} \times 100$$

3.7 Teores de clorofilas e carotenoides

Foram retirados 50 mg de limbo foliar fresco, cortados em pequenos fragmentos e colocados em tubos contendo 5 ml de acetona 80% (v/v). Os tubos foram mantidos no escuro por 48 h devido à alta sensibilidade dos pigmentos à luz, sendo agitados nesse período. As medidas de absorvância em espectrofotômetro foram realizadas nas soluções em três comprimentos de onda: 470 nm, 644,8 nm e 661,6 nm. Utilizou-se como branco uma amostra de acetona 80% pura. A partir dos dados obtidos foi calculado, com as fórmulas propostas por Lichtenthaler (1987), os teores de clorofila *a* (Chl_a), clorofila *b* (Chl_b), clorofila total (Chl_{total}) e carotenoides (C_{x+c}) em $\mu\text{g/ml}$ de solução:

$$Chl_a = (12,21 \cdot A_{664}) - (2,81 \cdot A_{646})$$

$$Chl_b = (20,13 \times A_{646} \times A_{664})$$

$$Chl_{total} = (17,13 \cdot A_{646}) + (7,18 \cdot A_{664})$$

$$C_{x+c} = \frac{1000 \cdot A_{470} - 3,27 \cdot A_{664} - 104 \cdot A_{646}}{229}$$

3.8 Análise anatômica

Amostras de cortes transversais de raízes e folhas foram coletados ao final do experimento, padronizados a aproximadamente 3 cm da inserção de raízes secundárias (raízes jovens), e da parte mediana de folhas. Os cortes foram acomodados em solução fixadora FAA 70% por aproximadamente 24 h, e após isso iniciou-se a desidratação.

A desidratação das amostras foi realizada em um processo sequencial, no qual os cortes foram colocados em álcool com aumento gradual da porcentagem de concentração iniciando em álcool 70%, e aumentando para 80%, 90%, 100% I e 100% II, a cada hora sob vácuo.

Posteriormente iniciou-se a fase de infiltração, onde as amostras foram submetidas a uma solução de álcool 100% + Resina (1:1), por 24 h, com 1 h de vácuo. As amostras foram então mantidas em resina pura (Historesina Leica®), por mais 24 h e 1 h de vácuo. A resina pura foi trocada por resina pura + pó ativador, por 24 h com 3 h de vácuo. Por fim, a polimerização se deu através da adição de endurecedor e emblocamento com secagem em estufa à temperatura de 40 °C por 24 h.

Os blocos foram cortados utilizando um micrótomo de rotação manual (Leica®, RM212RT) em secções transversais de 5 µm, as quais foram distendidas sobre água e aderidas às lâminas microscópicas em placa aquecida a 40 °C. As secções histológicas foram coradas com Azul de Toluidina (0,5%) e montadas com Entellan® (Merck). As lâminas foram visualizadas e analisadas sob microscópio de luz Leica® DM750 e os resultados registrados com sistema de captura de imagem Leica® ICC50 HD.

Para caracterização histológica foram considerados espessura do mesófilo foliar (µm), parênquima paliádico (µm), e parênquima esponjoso (µm), área dos vasos xilemáticos na nervura foliar (µm), área radicular (µm²), espessura do cortéx radicular (µm), e área dos vasos xilemáticos radiculares (µm²), através do software Fiji/imagej.

3.9 Desenho experimental e análises estatísticas

Foram impostos 2 tratamentos hídricos com 6 repetições e 3 variedades de *Dioscorea* sp. formando um esquema fatorial 3 × 2 (n=36), em delineamento inteiramente casualizado, sendo cada vaso com uma planta uma repetição. O teste de normalidade de Shapiro-Wilk e a transformação logarítmica através da função “decostand” no pacote “vegan”. Todas as variáveis foram analisadas através de ANOVA, e teste T pareado entre a espécie não endêmica (*D. alata*), a qual possuía duas variedades e a espécie endêmica (*D. trifida*). Para comparação de médias, aplicou-se o teste de Tukey ($p < 0,05$). Uma análise de redundância (RDA) foi realizada através do pacote “vegan” para analisar as correlações positivas e negativas entre as espécies de plantas, os tratamentos impostos, e interação dos tratamentos sob as espécies. A matriz de correlação foi construída com a utilização do pacote “corrplot” para uma melhor visualização das correlações para múltiplas variáveis estudadas. Modelos preditivos foram construídos usando a função “stepwise” no pacote “stats” avaliando os efeitos combinados das variáveis fisiológicas e de crescimento. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R 3.4.0 (R Core Team 2018).

4 RESULTADOS

Os resultados obtidos no presente estudo se basearam na plasticidade fenotípica das espécies de *Dioscorea* estudadas e nos tratamentos hídricos impostos, sendo possível verificar diferenças no crescimento e alocação de biomassa, bem como nas respostas fisiológicas e anatômicas de plantas submetidas ao déficit hídrico. O trabalho teve como objetivo entender como a espécie *D. trifida*, endêmica da região amazônica, e as variedades não endêmicas de *D. alata*, considerada a espécie mais cultivada no Brasil, se comportariam considerando seus caracteres morfofisiológicos e anatômicos sob deficiência hídrica severa.

O crescimento das plantas foi influenciado tanto pela interação entre as espécies e os tratamentos hídricos, quanto pelo efeito dos fatores isolados (Tabela 1). O maior número de folhas ($147,17 \pm 2,88$), altura de plantas ($256,84 \pm 99,67$ cm), massa seca parte aérea ($30,16 \pm 1,74$ g planta⁻¹), e massa seca total ($44,03 \pm 2,19$ g planta⁻¹) foram encontrados na *D. alata* var. purpurea sob irrigação (Tabela 1).

Tabela 1 - Crescimento e produção de massa seca (média \pm desvio padrão, $n = 36$) de plantas de *D. trifida* (*Tri*), *D. alata* var. purpurea (*Pur*), e *D. alata* var. white (*Whi*) sob tratamentos irrigado e não irrigado.

Espécies	Nº de folhas	Altura de plantas (cm)	Biomassa seca (g planta ⁻¹)			Área foliar (cm ²)
			Parte aérea	Raiz	Total	
Irigado						
<i>Tri</i>	22,17 \pm 4,54 cA ¹	126,34 \pm 50,05 cA	10,69 \pm 1,68 cA	2,40 \pm 0,58 bA	23,80 \pm 3,87 cA	1030,37 \pm 197,92 aA
<i>Pur</i>	147,17 \pm 2,88 aA	256,84 \pm 99,67 aA	30,16 \pm 1,74 aA	13,86 \pm 0,97 aA	44,03 \pm 2,19 aA	1304,37 \pm 193,23 aA
<i>Whi</i>	108,50 \pm 5,09 bA	159,67 \pm 67,22 bA	18,31 \pm 1,00 bA	14,76 \pm 6,38 aA	33,07 \pm 1,52 bA	1273,41 \pm 54,13 aA
Não irrigado						
<i>Tri</i>	20,50 \pm 6,11 bB	104,17 \pm 61,54 bB	8,64 \pm 1,69 bB	2,62 \pm 0,82 bB	11,35 \pm 2,45 bB	509,38 \pm 33,29 aB
<i>Pur</i>	67,77 \pm 2,38 aB	168,67 \pm 55,65 aB	12,69 \pm 5,07 aB	4,35 \pm 1,98 bB	17,04 \pm 6,93 aB	761,99 \pm 45,27 aB
<i>Whi</i>	68,34 \pm 8,14 aB	125,67 \pm 47,16 bB	10,38 \pm 2,73 aB	10,46 \pm 2,42 aB	20,84 \pm 3,72 aB	714,79 \pm 6,79 aB
Fonte de variação	<i>Valor F</i>					
Espécies (P)	19,48***	6,28**	7,14**	12,88***	4,05*	1,96 ^{ns}
(T)	11,68**	4,31*	12,59**	7,54*	20,13***	21,22***
P x T	3,76*	0,77 ^{ns}	3,08*	2,94 ^{ns}	1,72 ^{ns}	0,09 ^{ns}
Endêmica vs. Não-endêmicas ²	5,77*	2,71 ^{ns}	3,73*	9,78**	4,18*	0,51 ^{ns}

¹ Diferenças significativas (teste de Tukey, $p < 0,05$) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas, respectivamente.

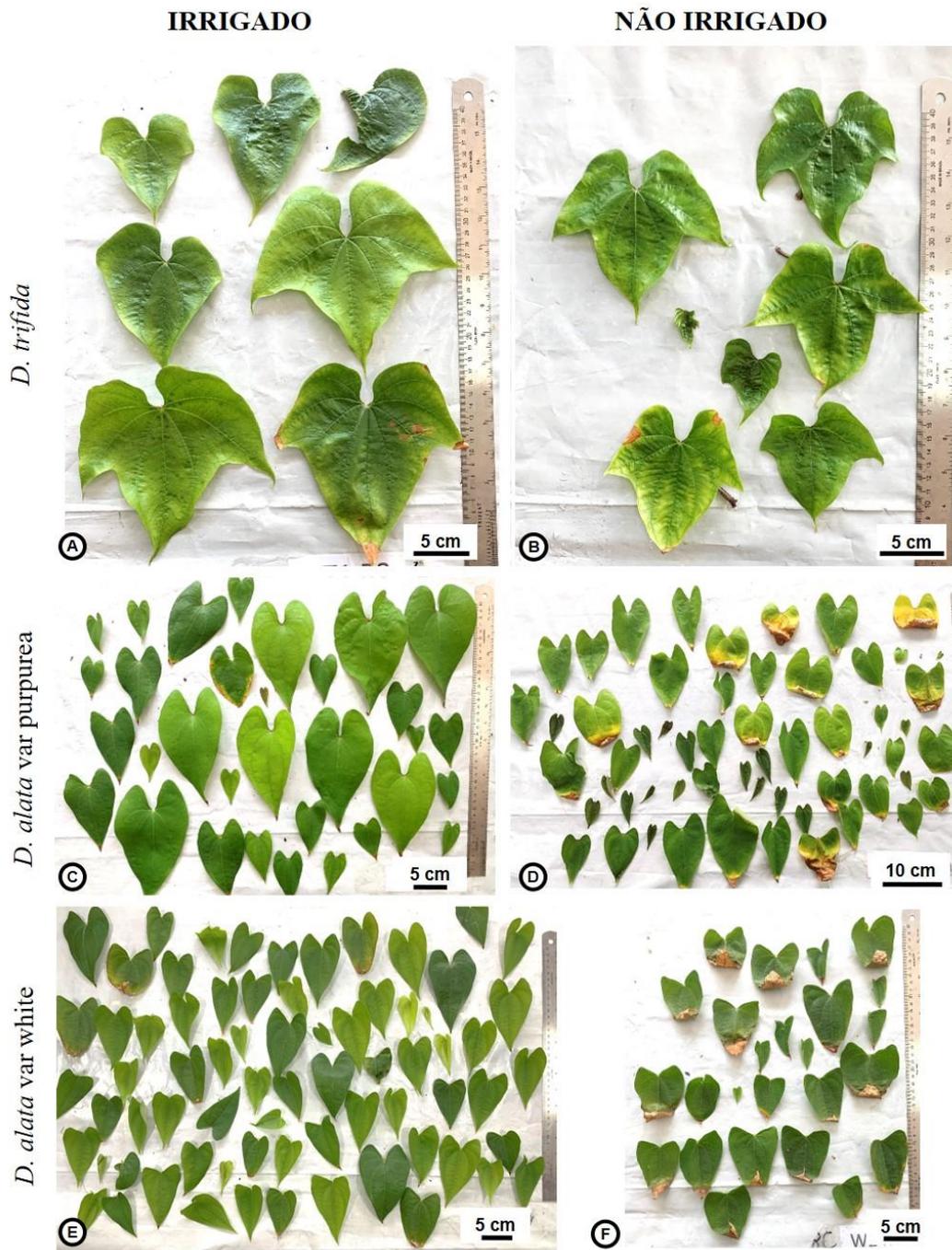
² Diferenças significativas (Teste-*t* pareado) estão indicadas por asteriscos *** ($p < 0,001$), ** ($p < 0,01$), * ($p < 0,05$).

^{ns} = não significativo.

Na condição de déficit hídrico, diferenças significativas foram observadas entre espécie endêmica e não endêmica, e dentre as variedades de *D. alata*. Maior número de folhas, massa seca da parte aérea e total ($p < 0,05$) foram verificados para as variedades não endêmicas. A diferença entre as espécies foi confirmada pelo teste-*t*, com maior crescimento para *D. alata*, exceto a altura de plantas e área foliar.

Para as demais características de crescimento, foi observado apenas o efeito isolado dos fatores. Entre as espécies, a não endêmica sob irrigação também teve as maiores médias para altura de plantas e massa seca de raízes e total ($p < 0,05$), fato nem sempre constatado na condição de restrição hídrica. Sob déficit hídrico, foram observadas diferenças significativas também entre variedades da espécie não endêmica, mas que de modo geral, foram superiores a *D. trifida*. A *D. alata* var white produziu maior massa seca de raízes ($10,46 \pm 2,42$) e total ($20,84 \pm 3,72$). Entre os tratamentos hídricos, maior crescimento foi verificado em plantas irrigadas (Tabela 1). Para a área foliar, as espécies e variedades não diferiram entre si, independente da disponibilidade de água. Houve efeito significativo apenas dos tratamentos hídricos, com maior área foliar em plantas irrigadas (Tabela 1 e Figura 4).

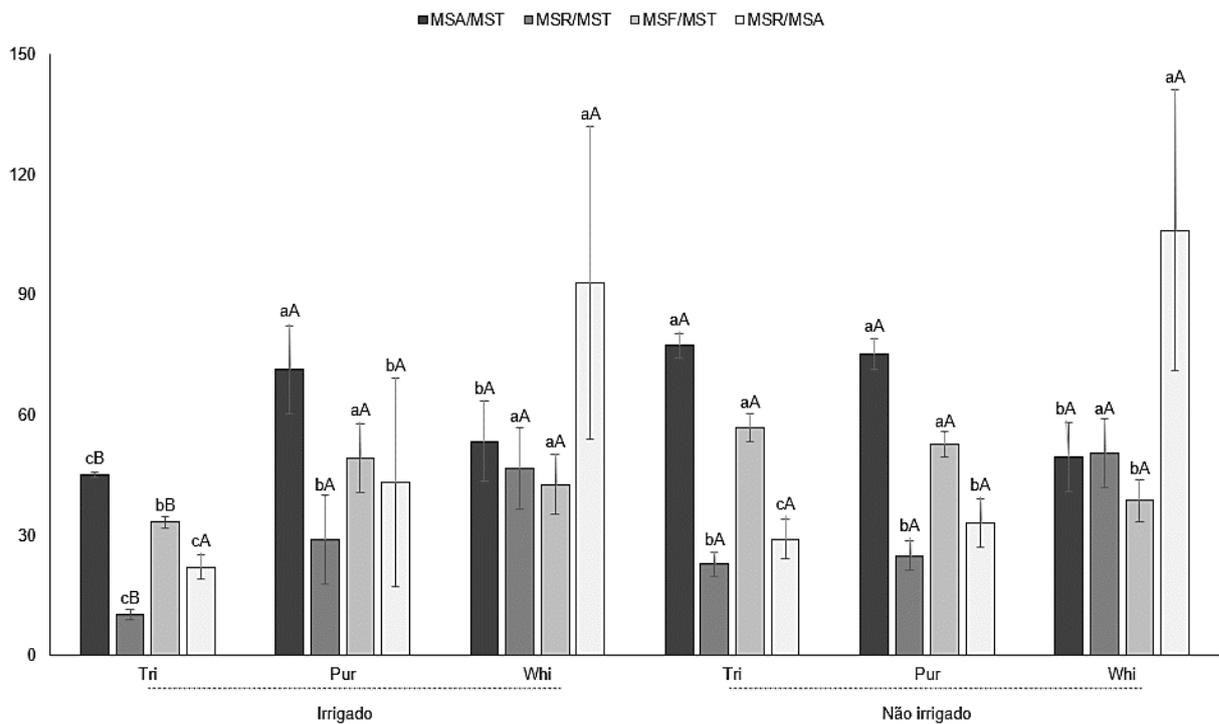
Figura 4 – Diferenças na morfologia e área foliar da porção mediana das espécies de *Dioscorea* estudadas. A) *D. trifida* irrigada; B) *D. trifida* não irrigada; C) *D. alata* var *purpurea* irrigada; D) *D. alata* var *purpurea* não irrigada; E) *D. alata* var *white* irrigada; F) *D. alata* var *white* não irrigada.



As espécies de *Dioscorea* mostraram diferenças significativas na alocação de biomassa (Figura 5). Na condição irrigada, as variedades não endêmicas demonstraram maior alocação de parte aérea (MSA/MST), folhas (MSF/MST) e raízes (MSR/MST) em comparação com a massa total. No entanto, sob déficit hídrico, a espécie endêmica *D. trifida* e a var. *purpurea* (*D.*

alata) foram significativamente maiores quanto a alocação de parte aérea e de folhas em relação à variedade white. Nesta condição, as maiores diferenças entre as espécies ocorreram no sistema radicular, onde a maior alocação em raízes se deu na *D. alata* var. white. E quando comparada a alocação de biomassa entre raízes e parte aérea (MSR/MSA), a var white (*D. alata*) mostrou as maiores médias de alocação em raízes (irrigada = 93 ± 39 ; não irrigada = 106 ± 35 g), seguida da variedade purpurea (irrigada = 43 ± 26 ; não irrigada = 33 ± 6 g) e espécie endêmica (irrigada = 22 ± 3 ; não irrigada = 29 ± 5 g; $p < 0,05$, Figura 5).

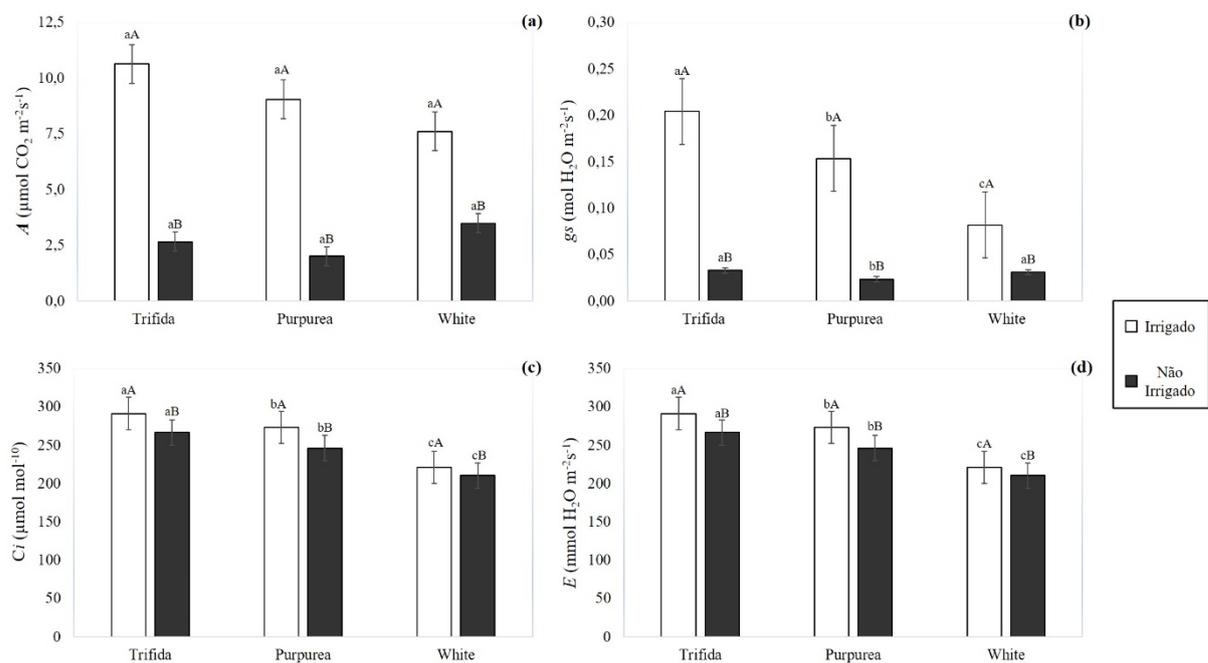
Figura 5 - Alocação de biomassa em *D. trifida* (Tri), *D. alata* var purpurea (Pur) e *D. alata* var white (Whi), sob tratamentos irrigado e não irrigado. Diferenças significativas (teste de Tukey, $p < 0,05$) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas, respectivamente.



Para as variáveis de trocas gasosas foram observadas diferenças significativas entre as espécies de *Dioscorea* e para os tratamentos hídricos. Em geral, o déficit hídrico causou redução significativa na A , g_s , E , e C_i das plantas, independente da espécie ou variedade. Quando comparadas as espécies, as endêmicas e não endêmicas não diferiram quanto à fotossíntese líquida (A), independente da condição hídrica imposta. Com exceção da condutância estomática (g_s) em plantas não irrigadas, onde a espécie *D. trifida* demonstrou as maiores médias seguida por *D. alata* var. purpurea. A espécie endêmica *D. trifida* também apresentou as maiores médias

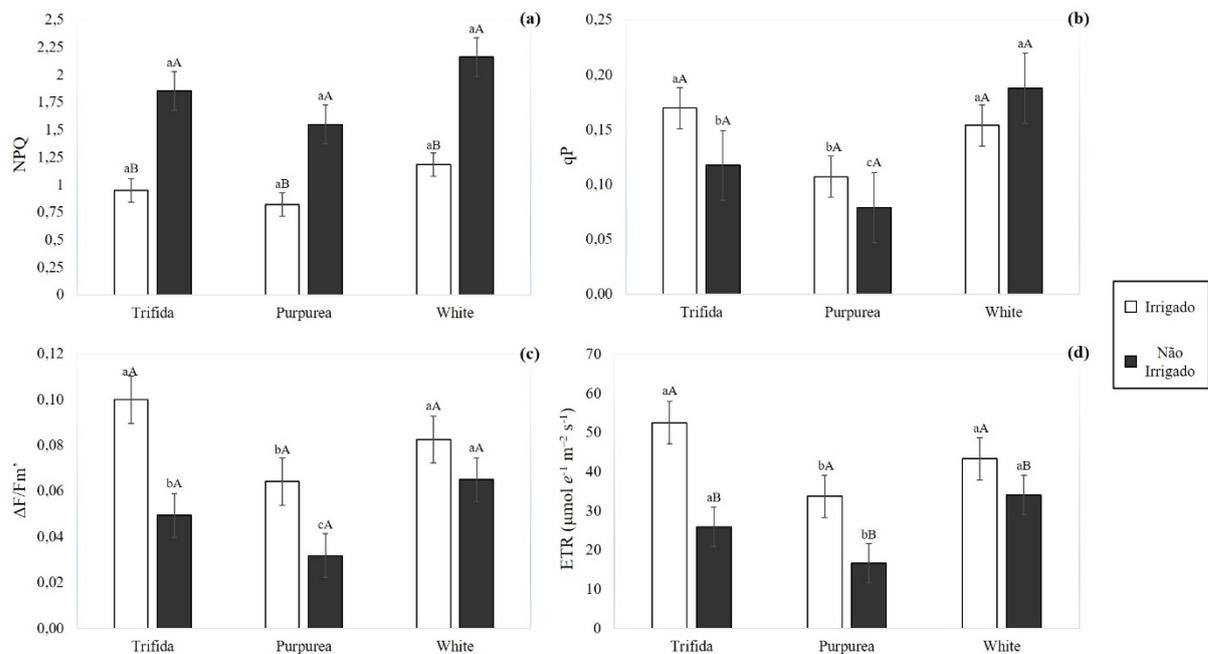
para concentração interna de CO_2 (C_i) e transpiração (E), seguido das variedades purpurea e white (Figura 6, $p < 0,05$). O teste- t também confirmou as diferenças ($p < 0,05$) entre as espécies endêmicas e não endêmicas para as trocas gasosas.

Figura 6 – Variáveis de trocas gasosas em *D. trifida* (Trifida), *D. alata* var purpurea (Purpurea) e *D. alata* var white (White), sob tratamentos irrigado (barras brancas) e não irrigado (barras cinza); (a) Fotossíntese líquida; (b) Condutância estomática; (c) Conteúdo interno de carbono; (d) Transpiração. Diferenças significativas (teste de Tukey, $p < 0,05$) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas respectivamente (média \pm erro padrão, $n = 36$).



A análise de fluorescência da clorofila a evidenciou diferenças entre as espécies, variedades e tratamentos hídricos (Figura 7). Em geral, o déficit hídrico causou maior *quenching* não fotoquímico (NPQ) e menor transporte relativo de elétrons no fotossistema (ETR), porém, as plantas não diferiram para o *Quenching* fotoquímico (qP) e eficiência quântica do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$). Comparadas as espécies sob irrigação, maior qP, $\Delta F/F_m'$ e ETR foram observados em *D. trifida* e *D. alata* var. white ($p < 0,05$), no entanto, não houve diferenças estatísticas entre as espécies. Esse comportamento também constatado para ERT de plantas não irrigadas. Sob deficiência hídrica, maiores qP e $\Delta F/F_m'$ foram verificados na *D. alata* var. white, seguido da espécie endêmica (*D. trifida*) e *D. alata* var. purpurea (Figura 7, $p < 0,05$).

Figura 7 – Variáveis calculadas através da fluorescência da clorofila *a* em *D. trifida* (Trifida), *D. alata* var *purpurea* (Purpurea) e *D. alata* var *white* (White), sob tratamentos irrigado (barras brancas) e não irrigado (barras cinza); (a) *Quenching* não fotoquímico; (b) *Quenching* fotoquímico; (c) Eficiência quântica do fotossistema II; (d) Transporte relativo de elétrons no fotossistema. Diferenças significativas (teste de Tukey, $p < 0,05$) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas respectivamente (média \pm erro padrão, $n = 36$).



A condição hídrica e as espécies também influenciaram a eficiência intrínseca do uso da água (WUE_i), vazamento de eletrólitos (V_e) e o conteúdo relativo de água (CRA) ($p < 0,05$). Maior WUE_i foi verificado em plantas submetidas ao déficit hídrico e para as variedades não endêmicas (white = $108,39 \pm 15,59$ e purpurea = $85,79 \pm 24,04$). A espécie endêmica *D. trifida* teve menor WUE_i e razão Chl *a/b*. A eficiência do uso da água (WUE) e a razão Chl *a/b* não diferiu entre plantas irrigadas e não irrigadas, sendo observado maiores valores para a espécie não endêmica. A eficiência intrínseca de carboxilação (CE_i) não diferiu entre as espécies, no entanto, foi significativamente reduzida sob restrição hídrica. O déficit hídrico também causou redução do CRA. Interessantemente, menor vazamento de eletrólitos e maior conteúdo relativo de água foram constatados na espécie endêmica. O teste-*t* pareado confirmou as diferenças entre as espécies para WUE e WUE_i (Tabela 2).

Tabela 2 – Eficiência do uso da água, razão de concentração de clorofilas *a/b* (mg ml⁻¹), vazamento de eletrólitos e conteúdo relativo de água no limbo foliar de plantas de *D. trifida* (Tri), *D. alata* var *purpurea* (Pur) e *D. alata* var *white* (Whi), sob tratamentos irrigado e não irrigado (média ± dp, *n* = 36). WUE = eficiência do uso de água (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O m⁻² s⁻¹), WUE_i = eficiência intrínseca do uso de água (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), CE_i = eficiência intrínseca e carboxilação (μmol m⁻² s⁻¹).

Espécies	WUE	WUE _i	CE _i	Chl <i>a/b</i>	Vazamento de eletrólitos (%)	Conteúdo relativo de água (%)
Irrigado						
<i>Tri</i>	2,64 ± 0,56 bA ¹	54,72 ± 14,27 bB	0,04 ± 0,01 aA	2,07 ± 0,32 bA	36,86 ± 2,07 cA	86,77 ± 3,06 aA
<i>Pur</i>	2,96 ± 0,79 bA	66,64 ± 23,83 bB	0,03 ± 0,003 aA	2,84 ± 0,99 aA	59,97 ± 1,16 aA	83,23 ± 4,81 bA
<i>Whi</i>	3,99 ± 0,26 aA	99,89 ± 15,09 aB	0,03 ± 0,01 aA	2,72 ± 1,02 aA	46,41 ± 0,93 bA	89,13 ± 2,88 aA
Não irrigado						
<i>Tri</i>	2,75 ± 1,02 bA	72,77 ± 23,35 cA	0,01 ± 0,01 aB	1,53 ± 0,76 cA	24,84 ± 6,79 bB	85,47 ± 2,88 aB
<i>Pur</i>	3,06 ± 0,87 bA	85,79 ± 24,04 bA	0,01 ± 0,004 aB	2,64 ± 1,23 bA	44,87 ± 1,50 aB	71,27 ± 7,91 bB
<i>Whi</i>	4,02 ± 0,49 aA	108,39 ± 15,59 aA	0,02 ± 0,01 aB	3,22 ± 0,84 aA	37,44 ± 3,75 bB	82,44 ± 3,75 aB
Fonte de variação	<i>Valor F</i>					
Espécies (P)	7,36**	8,34**	0,48 ^{ns}	5,64**	7,47**	8,88***
Tratamento (T)	0,072 ^{ns}	3,39*	34,37***	0,71 ^{ns}	6,97**	11,67***
P x T	0,009 ^{ns}	0,17 ^{ns}	0,66 ^{ns}	1,28 ^{ns}	0,15 ^{ns}	2,49 ^{ns}
Endêmica vs. não-endêmica ²	5,01* ²	10,08***	0,17 ^{ns}	1,98 ^{ns}	2,77 ^{ns}	0,98 ^{ns}

¹ Diferenças significativas (teste de Tukey, *p* < 0,05) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas, respectivamente.

² Diferenças significativas (Teste-*t* pareado) estão indicadas por asteriscos *** (*p* < 0,001), ** (*p* < 0,01), * (*p* < 0,05). ns = não significativo.

Quanto às respostas anatômicas, a maioria das características avaliadas foram influenciadas pelo efeito isolado das espécies ou dos tratamentos hídricos. Entre as espécies, a *D. alata* var. *purpurea* e *D. trifida* (endêmica) tiveram maior espessura do córtex e área da raiz, e maior área do xilema na nervura da folha. No entanto, a menor espessura da folha foi observada na espécie endêmica *D. trifida*, que diferiu das variedades não endêmicas. As espécies e variedades não diferiram quanto à espessura do parênquima esponjoso. Entre os tratamentos hídricos, as plantas não irrigadas produziram folhas com menor área do xilema na nervura central e menor espessura do parênquima esponjoso. Por outro lado, a restrição hídrica resultou em plantas com maior espessura do córtex radicular. A espessura foliar e a área da raiz não diferiram ($p > 0,05$) em função da disponibilidade de água (Tabela 3).

Apenas a espessura do parênquima paliçádico e a área do xilema na raiz foram influenciados pela interação entre espécies e condições hídricas. Neste caso, independente da espécie, plantas submetidas a deficiência hídrica tiveram menor camada de parênquima paliçádico e menor área do xilema radicular. Além disso, sob restrição de água, as variedades não endêmicas apresentaram maiores médias para essas variáveis (Tabela 3, $p < 0,05$).

Tabela 3 – Variáveis anatômicas de folha e raízes de plantas de *D. trifida* (Tri), *D. alata* var *purpurea* (Pur) e *D. alata* var *white* (Whi), sob tratamento irrigado e não irrigado (média \pm dp, $n = 36$).

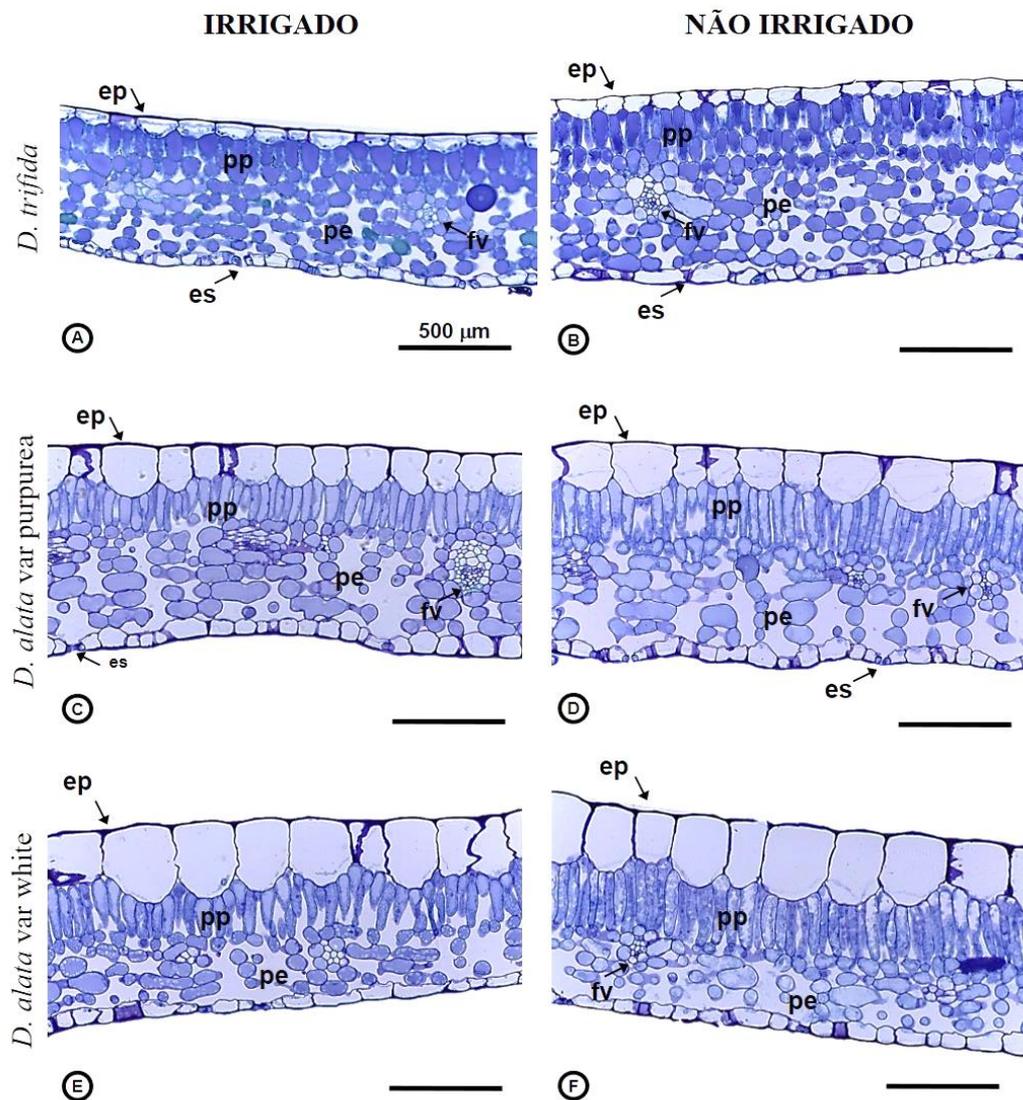
Espécies	Folha				Raiz		
	Espessura (μm)	Parênquima paliçádico (μm)	Parênquima esponjoso (μm)	Área do xilema na nervura (μm^2)	Área da raiz (μm^2)	Espessura do córtex (mm)	Área do xilema (μm^2)
Irigado							
<i>Tri</i>	745,7 \pm 3,05 cA ¹	242,8 \pm 1,43 aA	344,8 \pm 1,42 aA	9,68 \pm 0,17 aA	19,64 \pm 0,35 aA	1,61 \pm 0,01 aB	0,009 \pm 0,002 bA
<i>Pur</i>	842,9 \pm 4,86 bA	225,30 \pm 1,01 aA	343,4 \pm 3,0 aA	9,99 \pm 0,2 aA	17,05 \pm 0,13 aA	1,34 \pm 0,03 bB	0,030 \pm 0,011 aA
<i>Whi</i>	987,4 \pm 10,89 aA	223,3 \pm 3,61 bA	346,9 \pm 2,8 aA	4,52 \pm 0,12 bA	10,64 \pm 0,21 bA	1,05 \pm 0,02 cB	0,020 \pm 0,004 aA
Não irrigado							
<i>Tri</i>	681,2 \pm 1,53 cA	174,25 \pm 2,46 cB	319,5 \pm 0,6 aB	5,05 \pm 0,14 aB	18,32 \pm 0,15 aA	1,63 \pm 0,01 aA	0,005 \pm 0,001 bB
<i>Pur</i>	798,3 \pm 10,9 bA	201,4 \pm 0,79 bB	341,7 \pm 5,4 aB	5,36 \pm 0,04 aB	18,12 \pm 0,24 aA	1,72 \pm 0,02 aA	0,010 \pm 0,001 aB
<i>Whi</i>	942,9 \pm 2,14 aA	247,55 \pm 0,73 aB	273,5 \pm 1,5 aB	3,03 \pm 0,05 bB	12,67 \pm 0,35 bA	1,17 \pm 0,01 bA	0,011 \pm 0,005 aB
Fonte de variação	<i>Valor F</i>						
Espécies (P)	27,59***	6,64**	2,50 ^{ns}	19,37***	18,27***	24,16***	11,22***
Tratamento (T)	3,4 ^{ns}	7,92*	7,70*	39,75***	0,315 ^{ns}	7,61*	21,79***
P x T	0,057 ^{ns}	8,58**	3,07 ^{ns}	3,37 ^{ns}	0,897 ^{ns}	2,86 ^{ns}	3,98*
Endêmica vs. não-endêmica ²	4,35*	7,23**	1,05 ^{ns}	2,51 ^{ns}	5,79*	6,32**	3,52*

¹ Diferenças significativas (teste de Tukey, $p < 0,05$) entre espécies e tratamentos estão indicadas por letras minúsculas e maiúsculas, respectivamente.

² Diferenças significativas (Teste- t pareado) estão indicadas por asteriscos *** ($p < 0,001$), ** ($p < 0,01$), * ($p < 0,05$). ns = não significativo.

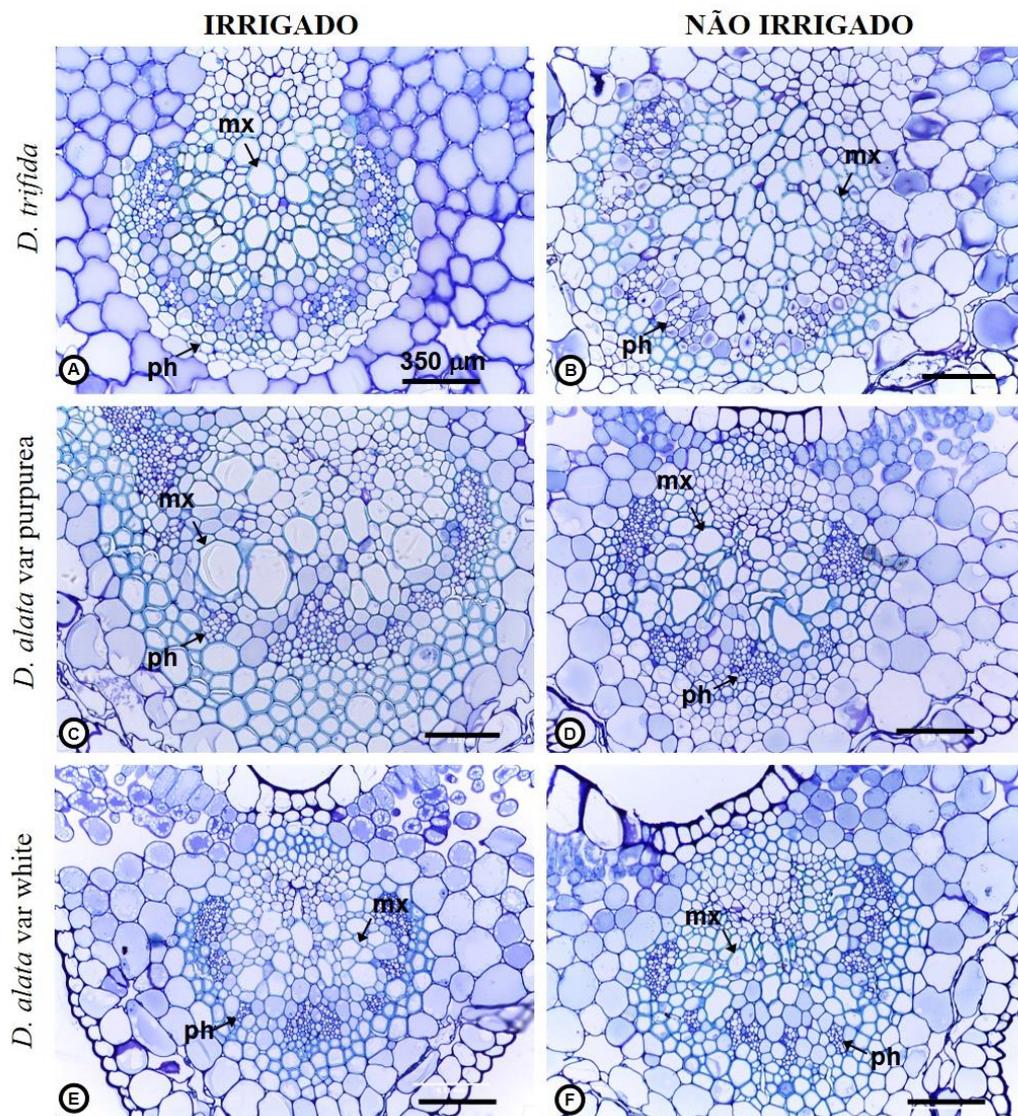
Na Figura 8 estão representadas as principais diferenças na anatomia foliar das espécies de *Dioscorea* e os efeitos dos tratamentos hídricos. Conforme pode ser observado, a espécie não endêmica apresenta maior espessura foliar (Fig. 8 C, D, E e F), atribuída em parte pelo maior tamanho das células da face adaxial da epiderme, principalmente na variedade white (Fig. 8 E e F). Além disso, as células do parênquima paliçádico são mais alongadas na espécie *D. alata* (Fig. 8 C, D, E e F), que também possui maior espaço intercelular no parênquima esponjoso comparada à espécie endêmica *D. trifida* (Fig. 8 A e B).

Figura 8 – Secções transversais do limbo foliar em função da espécie de *Dioscorea* e tratamento hídrico. A) *D. trifida* irrigada; B) *D. trifida* não irrigada; C) *D. alata* var. *purpurea* irrigada; D) *D. alata* var. *purpurea* não irrigada; E) *D. alata* var. *white* irrigada; F) *D. alata* var. *white* não irrigada. Barras = 500 μm ; ep = epiderme; pp = parênquima paliçádico; pe = parênquima esponjoso; fv = feixe vascular; es = estômato.



A figura 9 ilustra a maior área do xilema observada na nervura central das folhas de plantas irrigadas, o que pode ser observado facilmente na variedade purpurea de *D. alata* (Fig. 9 C) e na espécie endêmica (*D. trifida*; Fig. 9 A). Além disso, os vasos metaxilemáticos são, em geral, mais cilíndricos e de maior diâmetro em plantas irrigadas, que também possuem feixe vascular mais proeminente (Fig. 9 A, C e E).

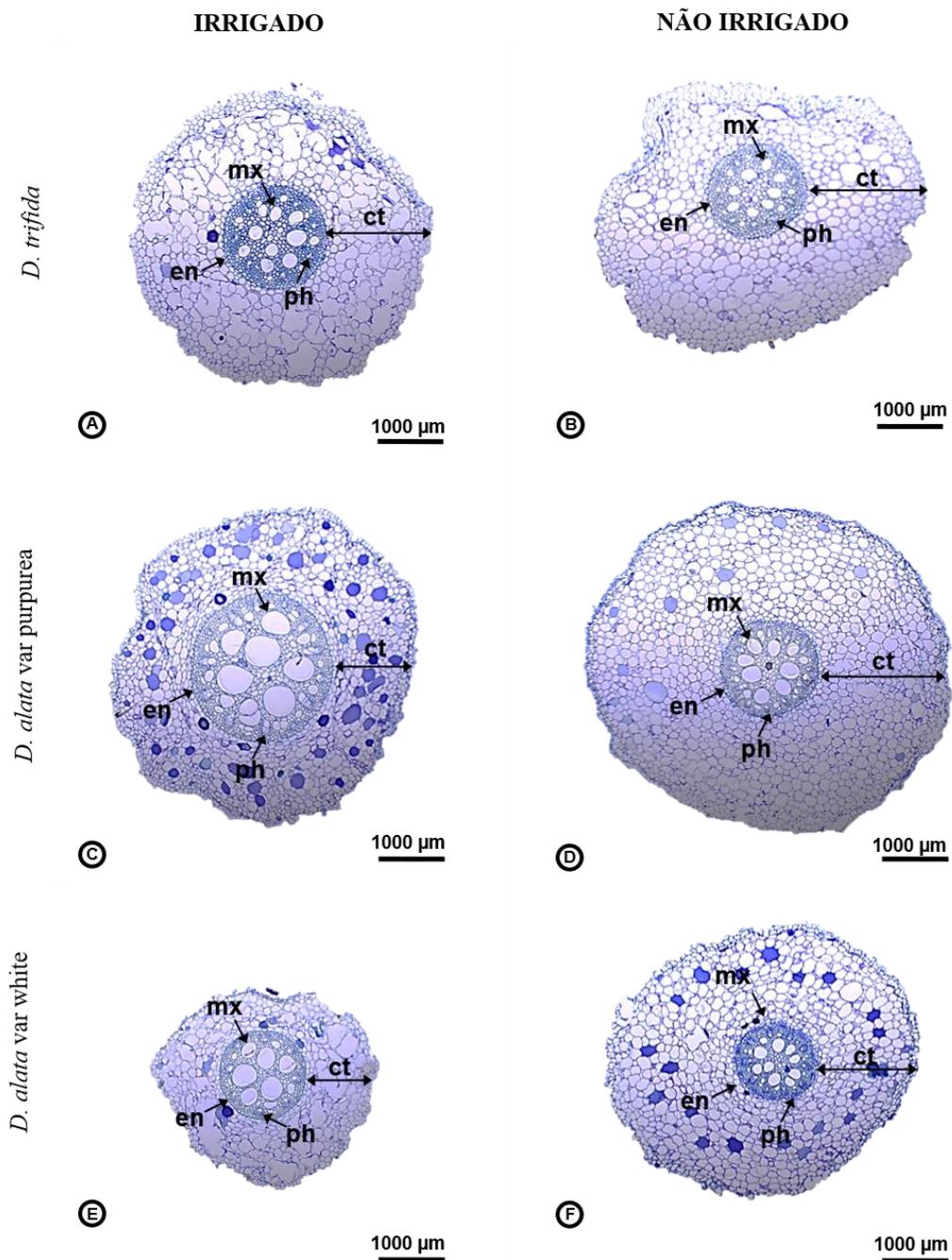
Figura 9 – Secções transversais da nervura central foliar em função da espécie de *Dioscorea* e tratamento hídrico. A) *D. trifida* irrigada; B) *D. trifida* não irrigada; C) *D. alata* var. purpurea irrigada; D) *D. alata* var. purpurea não irrigada; E) *D. alata* var. white irrigada; F) *D. alata* var. white não irrigada. Barras = 350 μ m; mx = metaxilema; ph = floema.



O impacto do déficit hídrico no cilindro vascular é observado na Figura 10. Em geral, plantas submetidas a deficiência hídrica severa apresentaram raízes com menor área do xilema,

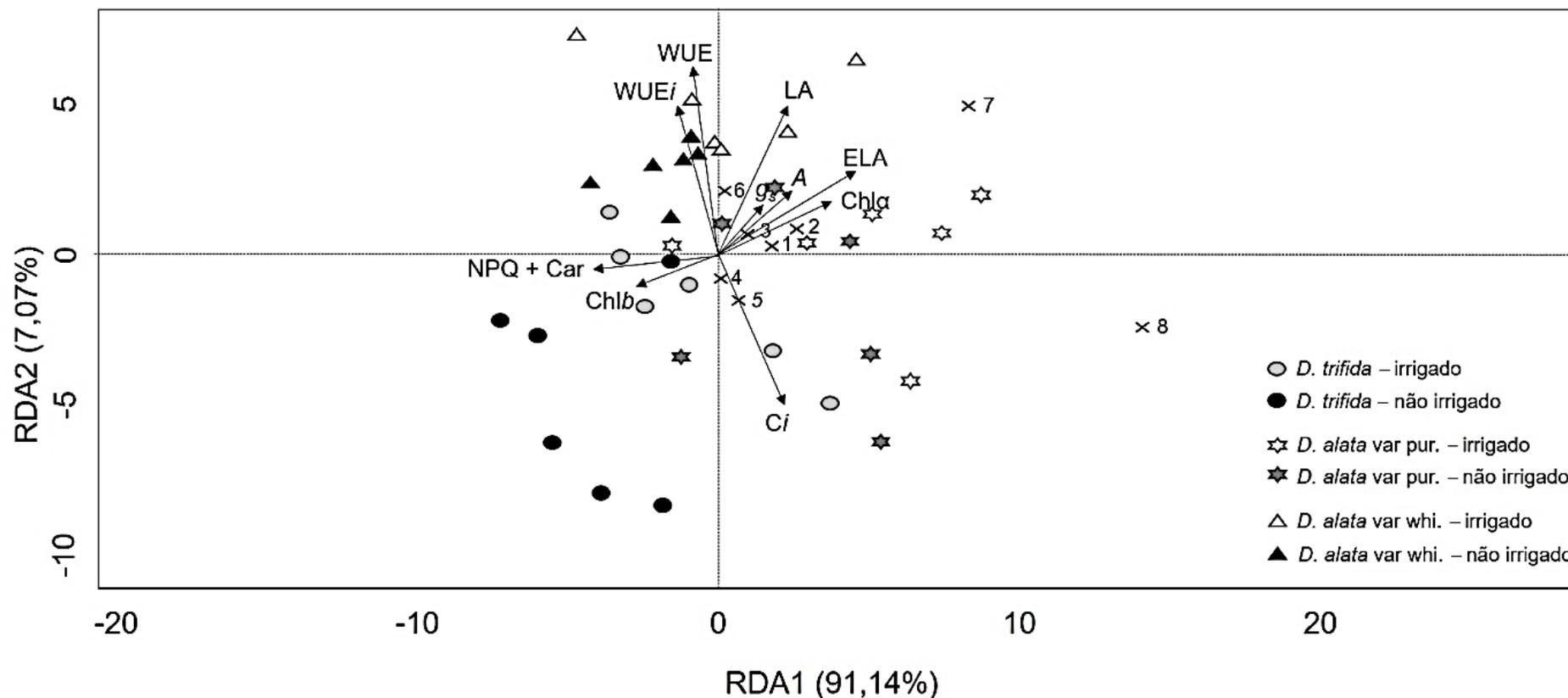
constatado pela redução do diâmetro dos vasos metaxilemáticos (Figuras 10 B, D e F). Entre as espécies, as variedades não endêmicas produziram raízes com os maiores vasos de metaxilema comparadas à espécie endêmica (Figura 10 C e E).

Figura 10 – Secções transversais da raiz em função da espécie de *Dioscorea* e tratamento hídrico. A) *D. trifida* irrigada; B) *D. trifida* não irrigada; C) *D. alata* var. *purpurea* irrigada; D) *D. alata* var. *purpurea* não irrigada; E) *D. alata* var. *white* irrigada; F) *D. alata* var. *white* não irrigada. Barras = 500 μ m; mx = metaxilema; ph = floema; ct = cortéx; en = endoderme.



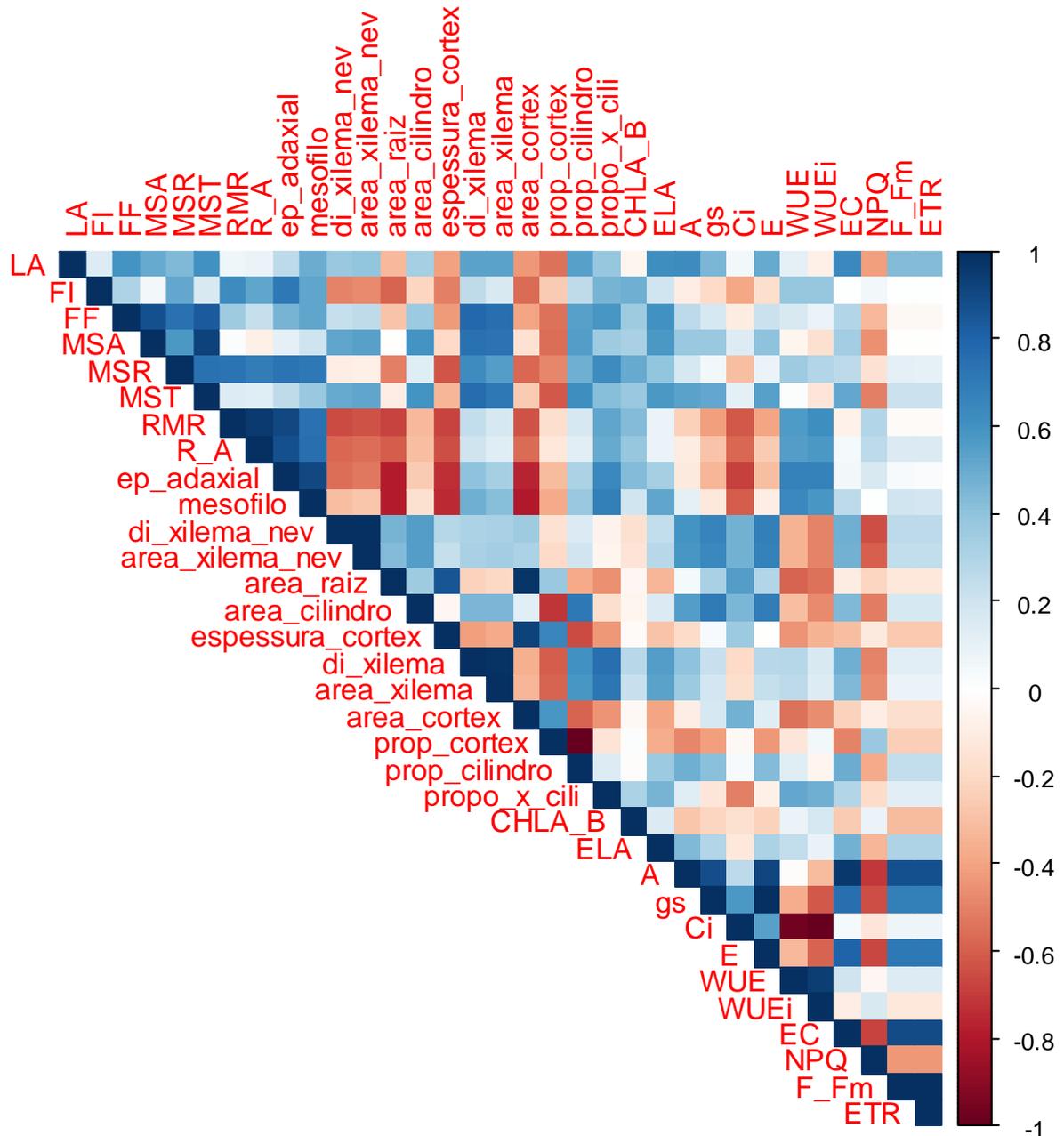
A análise de redundância é uma matriz de ordenação que combina a análise de regressão e a análise de componentes principais e relaciona variáveis explicativas (espécies de *Dioscorea* estudadas) a variáveis respostas (*traits* fisiológicos e anatômicos) aos tratamentos hídricos impostos. A ordenação RDA explicou mais de 90% da variância total dos dados. Como esperado, as espécies de *Dioscorea* mostraram diferentes respostas aos tratamentos impostos (Figura 11). A RDA também mostrou: *i*) Um cluster para *D. alata* var *purpurea* no primeiro e segundo quadrantes, indicando forte correlação com as variáveis conteúdo de clorofila *a* (*Chla*), número de folhas, área foliar, massa seca de parte aérea e total, fotossíntese líquida e condutância estomática, indicando que as variáveis morfológicas de acima do solo foram significativas para a expressão de respostas aos tratamentos impostos; *ii*) Uma correlação positiva entre o conteúdo interno de carbono (*Ci*), massa seca de parte aérea (*MAS*) e na razão entre massa seca de folhas e total (*MSF/MST*); *iii*) Para a espécie endêmica *D. trifida* foi observado um cluster para ambos os tratamentos hídricos no segundo e terceiro quadrantes com forte correlação com os pigmentos acessórios da fotossíntese (*Chlb* e carotenoides) e também com o *quenching* não-fotoquímico, indicando uma rota não fotoquímica da mitigação de estresses; *iv*) Um cluster para *D. alata* var *white* no quarto e primeiro quadrante, com uma forte correlação com a eficiência do uso da água, razão de massa seca de raízes em comparação a total (*MSR/MST*), indicando que a espécie possui um mecanismo morfológico de mitigação do estresse; *v*) Os pigmentos acessórios da fotossíntese (carotenoides e *Chlb*) mostraram-se inversamente proporcionais com as variáveis de trocas gasosas (*A*, *gs*), área foliar e *Chla*, também evidenciando que o aumento no estresse provocado pelos tratamentos impostos reduziu as trocas gasosas e aumentou os mecanismos de defesa das espécies estudadas.

Figura 11 – Análise de redundância (RDA) entre variáveis de crescimento e trocas gasosas. (1) massa seca de parte aérea, (2) massa seca total, (3) massa seca de raízes, (4) razão de massa seca de folhas e total (MSF/MST), (5) razão de massa seca de parte aérea e total (MAS/MST), (6) razão de massa seca de raízes e total (MSR/MST), (7) número de folhas, (8) altura de plantas, para os tratamentos irrigado e não irrigado. WUE = eficiência do uso da água; WUE_i = eficiência intrínseca do uso da água; LA = área foliar; ELA = vazamento de eletrólitos; A = fotossíntese líquida; *g_s* = condutância estomática; *C_i* = conteúdo interno de carbono no limbo foliar; NPQ = *quenching* não-fotoquímico; Car = carotenoides; Chl*b* = clorofila *b*.



A matriz de correlação obtida possibilitou melhor entendimento das correlações entre as variáveis estudadas (morfológicas, anatômicas e fisiológicas; Figura 12) na mitigação do estresse imposto. Através da matriz de correlação foi possível observar que de maneira geral as variáveis se correlacionaram de maneira positiva (grandezas de mesma proporção), e as variáveis que se correlacionaram de maneira negativa eram grandezas inversamente proporcionais, também foi possível se observar: *i*) uma relação inversamente proporcional entre a área foliar e a área de raízes, *ii*) uma relação positiva da *A* com quase todas as variáveis estudadas, sendo inversamente proporcional somente com variáveis anatômicas de raiz (área total de raiz, área total e espessura do córtex radicular), *quenching* não-fotoquímico e com a eficiência intrínseca do uso da água; *iii*) Uma correlação inversamente proporcional entre a área da raiz e as variáveis área foliar e diâmetro do mesófilo foliar; *iv*) correlação inversamente proporcional entre a condutância estomática (*g_s*) e a eficiência quântica do PSII no transporte não cíclico de elétrons; *v*) correlação inversamente proporcional entre o conteúdo interno de carbono (*C_i*) e as eficiências do uso da água (*WUE* e *WUE_i*).

Figura 12 – Matriz de correlação entre as variáveis resposta de crescimento, anatômicas e fisiológicas estudadas. LA= área foliar; FI= n° de folhas inicial; FF= n° de folhas final; MAS= massa seca de parte aérea; MSR= massa seca de raízes; MST= massa seca total; RMR= MSR/MST; R_A= MSR/MAS; ELA= vazamento de eletrólitos; A= fotossíntese líquida; gs= condutância estomática; Ci= conteúdo interno de carbono; E= transpiração; WUE= eficiência do uso da água; WUEi= eficiência intrínseca do uso da água; EC= eficiência de carboxilação; NPQ= *quenching* não fotoquímico; F_Fm= eficiência quântica do PSII no transporte não cíclico de elétrons; ETR= transporte efetivo de elétrons.



Com base nos resultados obtidos por *stepwise*, foram criados 6 modelos preditivos para estimar as variáveis morfológicas e fisiológicas como uma função para as espécies de

Dioscorea e os tratamentos de irrigação impostos. Todos os modelos propostos mostraram diferenças significativas entre as espécies e os tratamentos (Tabela 6).

Tabela 4 - Modelos preditivos para as variáveis respostas de crescimento e fisiológicas estudadas sob tratamento irrigado e não irrigado.

Modelo preditivo	Valor F	R ²	<i>p</i>
$gs = -0.0257 + (0.00000899 \times C_i) - (0.0000117 \times RWC) + (0.00517 \times E)$	870.50	0.99	<0.001
$L_A = -26.779 + (5.459 \times EL) + (17086.785 \times E_C) + (128.602 \times R\alpha : bChl)$	9.259	0.52	<0.001
$WUE = 0.8591 - (0.29739 \times NPq) + (0.03716 \times Chl\alpha) + (0.0321 \times iWUE)$	130.50	0.94	<0.001
$Chlb = -1.92215 - (0.48367 \times CAR) + (0.10266 \times qP) + (0.73186 \times ChIT)$	229.20	0.96	<0.001
$A = 2.08 + (43.50 \times gs)$	80.02	0.77	<0.001
$C_i = 400.932 - (46.087 \times WUE)$	279.80	0.92	<0.001

5 DISCUSSÃO

O presente trabalho elucidou dois problemas encontrados tanto pelas comunidades indígenas da região quanto pelos pequenos produtores na Amazônia Brasileira: *i*) a falta de informações referentes as espécies de *Dioscorea* endêmicas da região (caracterização fisiológica e anatômica), o que acarreta na escolha e cultivo de espécies não endêmicas com maior potencial produtivo (SANTOS et al., 2021; GARRETT et al., 2021; MACHADO et al., 2021); e *ii*) um entendimento de como o déficit hídrico severo pode afetar tanto a espécie endêmica quanto as não endêmicas, sendo importante para definir estratégias de manejo devido principalmente ao “verão amazônico”, período de estiagem na região, que reduz a performance e a produção dos cultivos locais (MACHADO et al., 2021).

Era esperado que a espécie endêmica da região amazônica apresentasse maior crescimento e adaptação às condições de estresse hídrico impostas, devido ao clima regional. Para as variáveis de trocas gasosas (Figura 6) a espécie endêmica de fato demonstrou as maiores médias, no entanto, essa hipótese não foi mantida quando avaliado o crescimento (Tabela 1).

Independente da espécie estudada, observou-se que o déficit hídrico (tratamento não irrigado) influenciou tanto o crescimento, quanto a morfofisiologia das plantas (Tabelas 1 e 3). Interessantemente, as respostas variaram entre as espécies e, em alguns casos, dentro da espécie não endêmica, indicando que as plantas possuíam distintos mecanismos de defesa contra a restrição hídrica imposta. Esses resultados não são surpreendentes considerando que o déficit hídrico pode limitar o crescimento, desenvolvimento e produção das espécies cultivadas (SHAFQAT et al., 2021), principalmente durante a fase vegetativa. Isso porque o suprimento de água é indispensável aos processos celulares como expansão e divisão, crescimento e partição de biomassa das plantas (VITAL et al., 2020). Respostas similares foram encontradas por Zhang et al. (2021), Seleiman et al. (2021), e Zhou et al. (2021), os quais demonstraram que espécies anuais e perenes cresceram menos quando expostas ao déficit hídrico na fase vegetativa.

Na presente pesquisa, tanto as variáveis de crescimento quanto as anatômicas exibiram menores médias sob restrição hídrica (Tabelas 1 e 3). Isso pode ser resultado da menor turgescência celular, a qual é responsável pela expansão dos tecidos vegetais (COUSSEMENT et al., 2021). Além disto, um dos principais mecanismos de defesa das plantas contra o déficit hídrico é a maior alocação de biomassa para as raízes, visando captar água em maior profundidade (SELEIMAN et al., 2021). Essa resposta pode ser verificada no presente estudo na espécie *D. alata* var white, que utilizou maior alocação de biomassa em raízes em

comparação com a parte aérea para mitigação do estresse imposto (Figura 5). Segundo Viciado et al. (2021) uma menor disponibilidade hídrica leva a redução na absorção e eficiência do uso de nutrientes pelas raízes, o que pode causar uma desregulação metabólica e menor crescimento dos tecidos e órgãos vegetais (LOBATO et al., 2021). Além disso, o déficit hídrico afeta a eficiência fotossintética o que reduz a produção e translocação de carboidratos, interferindo na homeostase e crescimento vegetal (SHAFQAT et al., 2021). Interessantemente, as espécies estudadas apresentaram maior espessura do córtex radicular no tratamento sob déficit hídrico e menores médias de área de raízes e vasos metaxilemáticos (Figura 10 e Tabela 3). Esse resultado pode ser explicado pela baixa disponibilidade hídrica no solo, o que acarreta em raízes com menores vasos metaxilemáticos, sendo benéfico para evitar a vasocavitação sob estas condições (STROCK et al., 2020).

A espécie *D. trifida* (endêmica) apresentou maior conteúdo relativo de água, condutância estomática e transpiração (Figura 6), mesmo sob estresse hídrico. No entanto, a fotossíntese líquida não diferiu entre as espécies, independente da condição hídrica aplicada (Figura 6A). Estes parâmetros são considerados um importante índice fisiológico para avaliar a tolerância ou resistência da planta ao estresse hídrico (SOUSARAEI et al., 2021). Os resultados obtidos no presente estudo confirmam a hipótese de que a espécie endêmica teria melhor comportamento em comparação com as espécies não endêmicas numa condição de baixa disponibilidade hídrica. Quando irrigada a *D. trifida* também mostrou as maiores médias para a eficiência quântica do PSII, *quenching* fotoquímico e transporte relativo de elétrons ($\Delta F/F_m'$, qP, ETR; Figura 7) quando comparada com as variedades de *D. alata*. Essas variáveis de trocas gasosas e fotossintéticas são os principais fatores que determinam o crescimento, desenvolvimento e produção de biomassa das plantas (AVILA et al., 2020).

Tarantino et al. (2021) demonstraram que há um aumento da eficiência do uso da água (WUE) em plantas anuais e perenes submetidas a déficit hídrico, o que está de acordo com os resultados obtidos para as espécies de *Dioscorea* estudadas (Tabela 2). No entanto, a eficiência intrínseca do uso da água (WUE_i), a qual mede a compensação entre a fotossíntese e a condutância estomática, exibiu maiores médias no tratamento não irrigado, devido principalmente à redução nas trocas gasosas resultante do fechamento estomático. Além disso, sob restrição hídrica severa as espécies não endêmicas mostraram a maior WUE_i , o que indica uma estratégia mais conservativa do uso da água e maior tolerância a seca quando comparadas com a espécie endêmica. Esses resultados são esperados em plantas que produzem mais raízes e conseguem captar água em profundidades maiores. De fato, maior alocação de biomassa em raízes ocorreu nas variedades não endêmicas (Figura 5). Acrescenta-se, ainda, que as raízes são

o primeiro órgão que percebe a redução na quantidade de água disponível e sinaliza química e hidráulica para que a planta responda ao déficit hídrico (ILYAS et al., 2021; MUKARRAM et al., 2021).

Os resultados observados no presente trabalho evidenciam que o déficit hídrico pode reduzir tanto as trocas gasosas quanto as variáveis obtidas através da fluorescência da clorofila *a* em *Dioscorea alata* e *D. trifida*. A disponibilidade hídrica ideal durante o crescimento vegetativo é responsável pela captação de nutrientes através da absorção de água pelas raízes, além de resultar em uma boa produção de biomassa e desenvolvimento devido ao aumento das trocas gasosas e assimilação de carbono (TANKARI et al., 2021; SCHARWIES; DINNENY 2019). Neste contexto, manter a solução do solo próximo a capacidade de campo e uma boa disponibilidade de nutrientes são cruciais para as plantas conseguirem atingir seu máximo potencial de crescimento (Melo et al., 2019). Os resultados obtidos com relação as trocas gasosas e variáveis fotossintéticas também se assemelham aos obtidos por Mukarram et al. (2021), segundo os quais plantas sobre estresse hídrico reduzem: *i*) fotossíntese líquida; *ii*) potencial hídrico nos tecidos foliares; *iii*) transpiração; *iv*) captação de CO₂; e *v*) atividade da RUBISCO.

Na análise de redundância (RDA, Figura 11) as espécies de *Dioscorea* estudadas mostraram comportamento distinto aos tratamentos impostos, cada uma ocupando um quadrante do gráfico. Isso indica que, para as variáveis analisadas, as espécies têm diferentes mecanismos de respostas quando irrigadas e não irrigadas. A espécie *D. alata* var *white* ficou localizada no quadrante superior esquerdo sendo positivamente correlacionada principalmente a WUE e WUE_i, evidenciando novamente sua melhor aclimação ao déficit hídrico. Um estudo prévio realizado por Chen et al. (2019) mostrou que a *D. alata* é reconhecida por ser uma espécie tolerante a seca, fato também verificado na presente pesquisa e reforçando que a tolerância ao estresse hídrico é devida principalmente à maior alocação de biomassa nas raízes. A espécie *D. alata* var *purpurea* mostrou uma correlação positiva com maior área foliar, maior massa seca de parte aérea e maior conteúdo de clorofila *a*, o que manteve as condições necessária para sua sobrevivência apesar da má aclimação às condições de estresse impostas. Por outro lado, a espécie endêmica se correlacionou positivamente com as variáveis de pigmentos acessórios da fotossíntese (clorofila *b* e carotenoides) e com o *quenching* não fotoquímico, indicando que a mesma tem um mecanismo diferente das espécies não endêmicas para evitar o estresse hídrico, aumentando os pigmentos protetores dos fotossistemas e a liberação de energia através de mecanismos não fotoquímicos (Figura 11).

Através da matriz de correlação entre as variáveis (Figura 12) é possível observar como as mesmas se correlacionaram de maneira positiva ou negativa, o que facilita a visualização dos processos de aclimação ao estresse. Com base nas espécies de *Dioscorea* estudadas e nos tratamentos hídricos impostos foi possível a construção de modelos preditivos (Tabela 4), que podem ser de grande valia para novos estudos em campo com a espécie endêmica da região amazônica. Além disto, esses modelos podem ser utilizados juntamente com estudos futuros para a construção de aplicativos que fornecem ao agricultor parâmetros de rendimento da cultura ainda durante o período vegetativo, facilitando tomadas de decisão durante o cultivo.

Por fim, sugere-se a realização de estudos para avaliar o comportamento das espécies em diferentes níveis de disponibilidade de água, bem como quantificar o impacto da extensão do déficit hídrico, não apenas sobre o crescimento, como também para elucidar as estratégias bioquímicas e os efeitos sobre a produção de túberas. Isso porque, espécies e variedades podem utilizar diferentes estratégias e diferir quanto às respostas, o que depende em parte do estágio fenológico da planta, da intensidade e período de exposição ao fator abiótico limitante.

6 CONCLUSÃO

Este estudo identificou que as espécies de *Dioscorea* endêmica e não endêmicas da região amazônica apresentam diferentes mecanismos de mitigação do estresse hídrico. Foram verificadas diferenças na plasticidade fenotípica quanto a alocação de biomassa, trocas gasosas, parâmetros fotossintéticos, manejo da água, além de diferenças anatômicas em resposta ao estresse hídrico. Os principais mecanismos de mitigação são i) alterações nas respostas de crescimento e anatômicas e ii) alteração nas trocas gasosas e na fotossíntese líquida. As espécies não endêmicas possuem um manejo da água mais eficiente, priorizando a economia de água as trocas gasosas. Já a *D. trifida* (endêmica) utiliza um mecanismo de acúmulo de clorofila *b* e carotenoides, os quais tem ação fotoprotetora, aumentando assim a eficiência fotossintética. E ambas as espécies estudadas apresentaram modificações anatômicas as quais auxiliaram na manutenção da homeostase e evitação de danos severos causados pelo déficit hídrico. Esta abordagem é relevante para melhorar o manejo da cultura do inhame em condições de estresse hídrico que devem se agravar ainda mais pelas mudanças climáticas globais.

REFERÊNCIAS

- ABDALLA, M.; CARMINATI, A.; CAI, G.; JAVAUX, M.; AHMED, M. A. Stomatal closure of tomato under drought is driven by an increase in soil–root hydraulic resistance. **Plant Cell Environ.**, v. 44, p. 425–431, 2021.
- ACRE; Governo do Estado do Acre. **Zoneamento ecológico-econômico do estado do Acre**, Fase II (Escala 1:250.000): documento síntese. 2 ed. Rio Branco – AC: secretaria do Estado e do Meio Ambiente, 2010. 356p.
- ARNAU, G.; BHATTACHARJEE, R.; MN, S.; CHAIR, H.; MALAPA, R.; LEBOT, V.; K, A.; Perrier, X.; Petro, D.; Penet, L.; Pavis, C. Understanding the genetic diversity and population structure of yam (*Dioscorea alata* L.) using microsatellite markers. **Plos One**, v. 12, n. 3, 2017.
- ASSMANN, S.; SHIMAZAKI, K. The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. **Plant physiology**, v. 119, n. 3, p. 809–816, mar. 1999.
- AVILA, R.T.; ALMEIDA, W.L.de, COSTA, L.C.; MACHADO, K.L.G.; BARBOSA, M.L.; SOUZA, R.P.B.de; MARTINO, P.B.; JUÁREZ, M.A.T.; MARÇAL, D.M.S.; MARTINS, S.C.V.; RAMALHO, J.D.C.; DAMATTA, F.M.; Elevated air [CO₂] improves photosynthetic performance and alters biomass accumulation and partitioning in drought-stressed coffee plants. **Environmental and Experimental Botany**, vol.177; 2020.
- BAKER, N.R.; Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 89-113, 2008.
- BATES, L.S.; WALDREN, R.P.; TEARE, I.D; Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant Soil**, v.39, p. 205–207,1973.
- BEYERLEIN, P.; MENDES, Â. M. S.; PEREIRA, H. S. Floral phenology, seed germination and hybrid plants of the Amerindian yam (*Dioscorea trifida*). **Acta Amazonica**, v. 49, p. 167-172. 2019.
- BRITO, T.T. de; SOARES, L.S.; FURTADO, M.C.; CASTRO, A.A.; CARNELOSSI, M.A.G. Composição centesimal de inhame (*Dioscorea* sp.) in natura e minimamente processado. **Scientia Plena**, vol. 7; n. 6; 2011.
- BOUSALEM, M.; ARNAU, G.; HOCHU, I.; ARNOLIN, R.; VIADER, V; SANTONI, S.; DAVID, J.; Microsatellite segregation analysis and cytogenetic evidence for tetrasomic inheritance in the American yam *Dioscorea trifida* and a new basic chromosome number in the Dioscoreae. **Theoretical and Applied Genetics** v.113, p. 439–451, 2006.
- BOUSALEM, M.; VIADER, V; MARIAC, C.; GOMEZ, R.M.; HOCHU, I.; SANTONI, S.; DAVID, J.; Evidence of diploidy in the wild Ameridian yam, a putative progenitor of the endangered species *Dioscorea trifida* (Dioscoreaceae). **Genome**, Ottawa, v. 53, p. 371-383, 2010.
- BRODRIBB, T.J., MCADAM, S.A.; Evolution of the stomatal regulation of plant water content. **Plant Physiol.** v. 174, p. 639–649, 2017.
- BURKILL, I.H.; The organography and evolution of the Dioscoreaceae, the Family of the yams. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v.56, n. 367, p. 319-412; 1960.
- CALDWELL, M.M.; DAWSON, T.E.; RICHARDS, J.H.; Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. **Oecologia**, v. 113, p. 151-161; 1998.
- CAKMAK, I.; HORST, W.J.; Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiologia Plantarum**, v. 83, p.463-468, 1991.
- CARVALHO, V. N.; AMORIM, E. P. da R.; PEIXINHO, G. de S. Avaliação da eficiência de diferentes formas de controle da queima das folhas do inhame causada por *Curvularia eragrostides*. **Summa Phytopathol**, v. 47, n. 1, 2021.
- CARRENO-DÍAZ, R., GRAU, N.; Anthocyanin pigments in *Dioscorea tryphida* L.; **Food Science**, v. 42, maio, 1977.

CASTRO, A. P. de. **Agrodiversidade e cadeia produtiva do cará (*Dioscorea* spp.) na agricultura familiar: um estudo etnográfico no município de Caapiranga-AM**. 2011. 220 p.; Tese (Doutorado em Agronomia Tropical, área de concentração: cultivo e domesticação de plantas), Universidade Federal do Amazonas, 2011.

CHAUMONT, F.; TYERMAN, S.D.; Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. **Plant Physiol**, v.164, p.1600–1618; 2014.

CHEN, Z.; LU, H.; HUA, S.; LIN, K.; CHEN, N.; ZHANG, Y.; YOU, Z.; KUO, Y.; CHEN, S. Cloning and overexpression of the ascorbate peroxidase gene from the yam (*Dioscorea alata*) enhances chilling and food tolerance in transgenic Arabidopsis. **Journal of Plant Research**, v.132, p.857–866, 2019.

CLEMENT, C.R.; CRISTO-ARAÚJO, M.; D'EECKENBRUGGE, G.C.; PEREIRA, A.A.; PICANÇO-RODRIGUES, D. Origin and domestication of native Amazonian crops. **Diversity**, v. 2, p. 72-106, 2010.

CORMIER, F.; LAWAC, F.; MALEDON, E.; GRAVILLON, M.; NUDOL, E.; MOURNET, P.; VIGNES H.; CHAÏR, H.; ARNAU, G. A reference high-density genetic map of greater yam (*Dioscorea alata* L.). **Theor Appl Genet**, v.132, p.1733–1744, 2019.

COURSEY, D.; Yams. An account of the nature, origins, cultivation and utilisation of the useful members os Dioscoreaceae. **Green and Co. Ltd**; 244 p.; London; 1967.

COUSSEMENT, J. R.; VILLERS, S. L. Y.; NELISSEN, H.; INZÉ, D.; STEPPE, K. Turgor-time controls grass leaf elongation rate and duration under drought stress. **Plant, Cell & Environment**, v. 44, p. 1361–1378, 2021.

CRUZ, R.M.S. da; JESUS, R.A. de; SOUZA, M.P.F. de; CAGNINI, C.; SABEC, G.Z.; SAVOLDI, T.L.; SOUZA, S.G.H. de; Crescimento inicial e resposta estomática de milho pipoca sob estresse salino. **Colloquium Agrariae**, v. 15, n.1, p. 15-26; Jan-Fev; 2019.

DANTAS, T. A. G.; OLIVEIRA, A. P.; CAVALCANTE, L. F.; DANTAS, D. F. S.; BANDEIRA, N. V. S.; DANTAS, S. A. G. Produção do inhame em solo adubado com fontes e doses de matéria orgânica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**. v. 17, n. 10, p. 1061-1065. Campina Grande, PB. 2013.

DARYANTO, S.; WANG, L.; JACINTHE, P. Drought effects on root and tuber production: A meta-analysis. **Agricultural Water Management**, v. 176, p. 122-131. 2016.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.42, n.3, p.305-311, mar. 2007.

DIAS, M. C.; AZEVEDO, C.; COSTA, M.; PINTO, G.; SANTOS, C.; *Melia azedarach* plants show tolerance properties to water shortage treatment: an ecophysiological study. **Plant Physiol. Biochem**. v. 75, p. 123–127, 2014.

DING, Y.; NIE, Y.; CHEN, H.; WANG, K.; QUEREJETA, J. I. Water uptake depth is coordinated with leaf water potential, water-use efficiency and drought vulnerability in karst vegetation. **New Phytologist**, v. 229, p. 1339–1353, 2021.

EYLAND, D.; WESEMAEL, J. V.; LAWSON, T.; CARPENTIER, S. The impact os slow stomatal kinetics on photosynthesis and water use efficiency under fluctuating light. **Plant Physiology**, v. 186, p. 998-1012, 2021.

ESSAD, S. Variation géographique dès nombres chromosomiques de base et polyploidie dans lê genre *Dioscorea*, à propôs dudénombrement dès espèces transversa Brown. **Agronomie**, v. 4; p. 611-617; 1984.

ENNAHLI, S.; EARL, H.J.; Physiological Limitations to Photosynthetic Carbon Assimilation in Cotton under Water Stress. **Crop Science**, v. 45, p. 2374-2382, 2005.

FAO - **Food and Agriculture Organization of The United Nations**. 2020. Disponível em <<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>>, acesso em fevereiro, 2022.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S.M.A.; Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agron Sustain Dev**, v. 29, p. 185–212; 2009.

- FERREIRA, A.B.; MING, L.C.; Haverroth, M.; Lima, M. dos S.; Nascimento, M.M. do. Manejo de variedades locais de *Dioscorea* spp. em comunidades tradicionais da Baixada Cuiabana em Mato Grosso, Brasil. **Scientia Naturalis**, v. 2, n. 1, p. 204-219, 2020.
- GANIE, S. A.; AHAMMED, G. J. Dynamics of cell wall structure and related genomic resources for drought tolerance in rice. **Plant Cell Reports**, v. 40, p. 437-459, 2021.
- GAO, R.; SHI, X.; MA, Z.; LI, Y.; WEN, J. Physiological responses to drought in three provenances of *Dioscorea nipponica* Makino. **Journal of Applied Botany and Food Quality**, v. 91, p. 261-270, 2018.
- GARRETT, R.D.; CAMMELLI, F.; FERREIRA, J.; LEVY, S. A.; VALENTIM, J.; VIEIRA, I. Forests and Sustainable Development in the Brazilian Amazon: History, Trends, and Future Prospects. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 46, p. 2.1–2.28, 2021.
- GIMENEZ, C.; GALLARDO, M.; THOMPSON, R.; Plant-Water Relations. **Encyclopédia of Soils in the Environment**. Elsevier, p. 231-238, 2005.
- KIRIZAWA, M.; XIFREDA, C.C.; SILVA, J.H. da; Diversidade florística de Dioscoreaceae na Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, Santo André, São Paulo, Brasil; **Hoehnea** 43: p. 99-117; 2016.
- KRAMER, P.J., BOYER, J.S.; Water Relations of Plants and Soils. **Academic Press**, San Diego, 1995
- KUMAR, S.; DAS, G.; SHIN, H.; PATRA, J. K. *Dioscorea* spp. (A wild edible tuber): a study on its ethnopharmacological potential and traditional use by the local people of Similipal biosphere reserve, India. **Frontiers in Pharmacology**, v. 8, n. 52, p. 1-17. Fev. 2017.
- IMPA, S.M.; NADARADJAN, S.; JAGADISH, S.V.K.; Drought Stress Induced Reactive Oxygen Species and Anti-oxidants in Plants. In: P. Ahmad and M.N.V. Prasad (eds.), *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*, **Springer Science+Business Media**, 2012.
- IPGRI/IITA; Descriptors for Yam (*Dioscorea* spp.). **International Plant Genetic Resources Institute Rome, Italy / International Institute of Tropical Agriculture**, Ibadan, Nigeria; 61p. 1997.
- JALEEL, C.A.; MANIVANNAN, P.; WAHID, A.; FAROOQ, M.; AL-JUBURI, H.J.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R.; Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. **International Journal of Agriculture & Biology**. v. 11, p. 100-105; 2009.
- LAXA, M.; LIEBTHAL, M.; TELMAN, W.; CHIBANI, K.; DIETZ, K. The Role of the Plant Antioxidant System in Drought Tolerance. **Antioxidants**, v.8, n. 4, p. 94, 2019.
- LI, F.L.; BAO, W.K.; WU, N. Effects of water stress on growth, dry matter allocation and water-use efficiency of a leguminous species, *Saphora davidii*. **Agroforest Syst**, v.77, p. 193-201, 2009.
- LICHTENTHALER, H.K.; Chlorophylls and carotenoids, the pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods Enzymol**. 148, p. 350-382, New York, 1987.
- LICHTENTHALER, H. K. Biosynthesis and Accumulation of Isoprenoid Carotenoids and Chlorophylls and Emission of Isoprene by Leaf Chloroplasts. **Bulletin Of The Georgian National Academy of Sciences**, v. 3, n. 3, p. 83-94, Feb. 2009.
- LOBATO, S. M. S.; SANTOS, L. R.; SILVA, B. R. S.; PANIZ, F. P.; BATISTA, B. L.; LOBATO, A. K. S. Root-differential modulation enhances nutritional status and leaf anatomy in pigeonpea plants under water deficit. *Flora*, v. 262, 2020.
- MACHADO, C. C.; PRATA, E. M. B.; KINUPP, V. F. Human Food Dynamics in Highly Seasonal Ecosystems: A Case Study of Plant-Eating in Riverine Communities in Central Amazon. **Journal of Ethnobiology**, v. 41, n. 2, p. 247–262, 2021.

- MANTOAN, L.P.B.; **Recuperação das trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de *Annona emarginata* (Schtdl.) H. Rainer submetidas a estresse hídrico.** Dissertação, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2013.
- MELO, L. N.; SOUZA, T. A. F.; SANTOS, D. Transpiratory Rate, Biomass Production and Leaf Macronutrient Content of Different Plant Species Cultivated on a Regosol in the Brazilian Semiarid. **Russ. Agricult. Sci.**, v. 45, p. 147–153, 2019.
- MIRANDA, M. T.; SILVA, S. F. da; SILVEIRA, N. M.; PEREIRA, L.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Root osmotic adjustment and stomatal control of leaf gas exchange are dependent on citrus rootstocks under water deficit. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 40, p. 11–19, 2021.
- MONDO, J.M.; AGRE, P.A.; ASIEDU, R.; AKORODA, M.O.; ASFAW, A.; Genome-Wide Association Studies for Sex Determination and Cross-Compatibility in Water Yam (*Dioscorea alata* L.). **Plants**, v. 10, n. 7, 2021.
- MONTALDO, A.; Cultivo de raíces y tubérculos tropicales. **Instituto Interamericano de Ciências Agrícolas de la OEA**; p. 91-127, Lima, 1991.
- MONTEIRO, D. A.; PERESSIN, V. A. Cultura do inhame. In: CEREDA, M. P. (Ed.). **Agricultura: tuberosas amiláceas Latino Americanas.** São Paulo, Fundação Cargill, 2002.
- MUKARRAM, M.; CHOUDHARY, S.; KURJAK, D.; PETEK, A.; KHAN, M. M. A. Drought: Sensing, signaling, effects and tolerance in higher plants. **Physiologia Plantarum**, v. 172, p. 1291–1300, 2021.
- MUNEMASA, S.; HAUSER, F.; PARK, J. Mechanisms of abscisic acid-mediated control of stomatal aperture. **Curr Opin Plant Biol**, v. 28, p.154–162, 2015.
- NASCIMENTO, W.F.; RODRIGUES, J.F.; KOEHLER, S.; GEPTS, P.G.; VEASEY, E.A. Spatially structured genetic diversity of the Amerindian yam (*Dioscorea trifida* L.) assessed by SSR and ISSR markers in Southern Brazil. **Genet. Resour. Crop Evol.**, v. 60, p. 2405–2420, 2013.
- NASCIMENTO, W.F.; SIQUEIRA, M.V.B.M.; FERREIRA, A.B.; MING, L.C.; PERONI, N.; VEASEY, E.A. Distribution, management and diversity of the endangered Amerindian yam (*Dioscorea trifida* L.). **Braz. J. Biol.** v. 75, n. 1, p. 104-113, 2015.
- NELSON, D. L.; COX, M. M.; **Princípios de bioquímica de Lehninger.** 6 ed. Porto Alegre: Artmed, 2014.
- NIU, Y., XIANG, Y.; An overview of biomembrane functions in plant responses to high-temperature stress. **Front. Plant Sci.**, v. 9, p. 915, 2018.
- OBERKOFER, V.; PRATX L.; BAURLE I. Epigenetic regulation of abiotic stress memory: maintaining the good things while they last. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 61. 2021.
- PADULOSI, S.; AMAYA, K.; JAGER, M.; GOTOR, E.; WILFREDO, R.; VALDIVIA, R.; A holistic approach to enhance the use of neglected and underutilized species: the case of andean grains in Bolivia and Peru. **Sustainability**, v.6, p. 1283-1312; 2014.
- PANDEY, S.; FARTYAL, D.; AGARWAL, A.; SHUKLA, T.; JAMES, D.; KAUL, T.; NEGI, Y.K.; ARORA, S.; REDDY, M.K.; Abiotic Stress Tolerance in Plants: Myriad Roles of Ascorbate Peroxidase. **Frontiers in Plant Science.** v. 8: 581; 2017.
- PARRY, M.A.J.; ANDRALOJC, P.J.; KHAN, S.; LEA, P.J.; KEYS, A.J.; Rubisco activity: effects of drought stress. **Ann Bot**, v. 89, p. 833–839, 2002.
- PEDRALLI, Gilberto; GIULIETTI, Ana Maria. **Revisão taxonômica das espécies de dioscoreaceae (R.BR) Lindley da cadeia do espinhaço, Minas Gerais e Bahia, Brasil.** 1998.Universidade de São Paulo, São Paulo, 1998.
- PEDRALLI, G.; CARMO, C.A.S.; CEREDA, M.; PUIATTI, M. Uso de nomes populares para as espécies de Araceae e Dioscoreaceae no Brasil. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 20, n. 4, p. 530-532, dezembro 2002.

PEIXOTO NETO, P.; LOPES FILHO, J.; CAETANO, L.C.; ALENCAR L.M.C.; LEMOS, E.E.P.; **Inhame: O Nordeste Fértil**. EDUFAL, Maceió, 88 p., 2000.

PINHEIRO, C., CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 869–882, 2011.

R CORE TEAM. R: **A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2018.

RAMAN, V.; Galal, A. M.; AVULA, B.; SAGI, S.; SMILLIE, T. J.; KHAN, I. A.; Application of anatomy and HPTLC in characterizing species of *Dioscorea* (Dioscoreaceae). **The Japanese Society of Pharmacognosy and Springer**, Japan; 2014.

RAMOS-ESCUDEIRO, F.; SANTOS-BUELGA, C.; PÉREZ-ALONSO, J.J.; YÁÑEZ, J.A.; DUEÑAS, M.; HPLC-DAD-ESI/MS identification of anthocyanins in *Dioscorea trifida* L. yam tubers (purple sachapapa); **Eur Food Res Technol**; p. 745-752; 2010.

RAZI, K.; MUNEER, S. Drought stress-induced physiological mechanisms, signaling pathways and molecular response of chloroplasts in common vegetable crops. **Critical Reviews in Biotechnology**, v.41, n. 5, p. 669-691, 2021.

REIS, S. P. dos; LIMA, A.M.; DE SOUZA, C. R.; Recent molecular advances on downstream plant responses to abiotic stress. **Int. J. Mol. Sci.**, v.13, p.8628–8647, 2012.

RHODES, D.; HANSON, A.D.; Quarternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, v. 44, p.357-384, 1993.

SANTOS, E.S. dos; FILHO, J.C.; LACERDA, J.T de; CARVALHO, R.A. da; Inhame (*Dioscorea* sp.) Tecnologias de produção e preservação ambiental. **Tecnologia & Ciência Agropecuária**; João Pessoa, v.1, n.1, p.31-36, set. 2007.

SANCHES, M. C.; Mielke, M. S.; Souza, C. S. D. de; Vieira, A. J. D.; Lopes, M. M. M.; Silva Júnior, M. B. da. Morfologia foliar de indivíduos jovens e adultos de *Caesalpinia echinata* Lam. numa floresta semidecídua do sul da Bahia. **R. Árvore**, v.33, n.5, p.885-893, Viçosa-MG, 2009.

SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; PIMENTEL, C.; Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. **Biologia Plantarum**, v. 53(2), p. 229-236, 2009.

SANTOS, S. J. L.; PIRES, M.B.; AMANTE, E. R.; RODRIGUES, A. M. C.; SILVA, L. H. M. Isolation and characterization of starch from purple yam (*Dioscorea trifida*). **Journal of Food Science and Technology**, 2021.

SHAH, H. J.; LELE, S. S. In Vitro Propagation of *Dioscorea alata* var. purpureae. **Appl Biochem Biotechnol**, v. 167, p.1811–1817, 2012.

SCHARWIES, J.D; DINNENY, J.R.; Water transport, perception, and response in plants. **Journal of Plant Research**; v. 132, p. 311-324; 2019.

SCOTTI-CAMPOS, P.; PAIS, I.P.; RIBEIRO-BARROS, A.I.; MARTINS, L.D.; TOMAZ, M.A.; RODRIGUES, W.P.; CAMPOSTRINI, E.; SEMEDO, J.N.; FORTUNATO, A.S.; MARTINS, M.Q.; PARTELLI, F.L.; LIDON, F.C.; DaMATTA, F.M.; RAMALHO, J.C.; Lipid profile adjustments may contribute to warming acclimation and to heat impact mitigation by elevated [CO₂] in *Coffea* spp. **Environmental and Experimental Botany**, v. 167, 2019.

SEGNOU, C.A. Studies on the reproductive biology of White yam (*Dioscorea rotundata* Poir.); **Euphytica**, v. 64, p. 197-203; 1992.

SHIGEOKA, S.; Ishikawa, T.; Tamoi, M.; Miyagawa, Y.; Takeda, T.; Yabuta, Y.; Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. **J. Exp. Bot.**, v. 53, p. 1305–1319, 2002.

SELEIMAN, M.F.; AL-SUHAIBANI, N.; ALI, N.; AKMAL, M.; ALOTAIBI, M.; REFAY, Y.; DINDAROGLU, T.; ABDUL-WAJID, H. H.; BATTAGLIA, M. L. Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects. **Plants**, v. 10, p. 259, 2021.

SHAFQAT, W.; MAZROU, Y. S. A.; SAMI-UR-REHMAN; NEHELA, Y.; IKRAM, S.; BIBI, S.; NAQVI, S. A.; HAMEED, M.; JASKANI, M. J. Effect of three water regimes on the physiological and anatomical structure of stem and leaves of different citrus rootstocks with distinct degrees of tolerance to drought stress. **Horticulturae**, v. 7, n.12, 2021.

SILVA, A. A. **Cultura do cará da Costa**. Fortaleza, Instituto de Pesquisas Agronômicas da Secretaria de Agricultura de Pernambuco, 1971.

SILVA, L. R. G. da; CHEIBUB, A. M. S. S.; VALVERDE, A. L.; NETTO, A. D. P. Desenvolvimento e validação de um método sensível de CLAE-UV-DAD para determinação de diosgenina em plantas de espécies do gênero *Dioscorea*. **Revista Virtual de Química**, v. 11, p. 1302-1317, 2019.

SIQUEIRA, M.V.B.M.; Inhame (*Dioscorea* spp.): uma cultura ainda negligenciada. **Horticultura Brasileira** 27: S4075-S4090; 2009.

SOUSARAEI, N.; MASHAYEKHI, K.; MOUSAVIZADEH, S. J.; AKBARPOUR, V.; MEDINA, J.; ALINIAEIFARD, S. Screening of tomato landraces for drought tolerance based on growth and chlorophyll fluorescence analyses. **Horticulture, Environment, and Biotechnology**, v. 62, p. 521–535, 2021.

STEUDLE, E. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plants roots. **Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol**, v. 52, p. 847-875; 2001.

STROCK, C. F.; BURRIDGE, J. D.; NIEMIEC, M. D.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Root metaxylem and architecture phenotypes integrate to regulate water use under drought stress. **Plant, Cell & Environment**, v. 44, p. 46 – 67, 2020.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Artmed; 6. ed.; 888p.; Porto Alegre; 2017.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T.; Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **J Exp Bot**, v. 49, p. 419–432; 1998.

TEZARA, W., MITCHELL, V.J., DRISCOLL, S.D., LAWLOR, D.W.; Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factors and ATP. **Nature**, v. 401, p. 914-917, 1999.

TREWAVAS, A.J.; The Population/Biodiversity Paradox. Agricultural Efficiency to Save Wilderness. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 125, p. 174-179; 2001.

VICIEDO, D. O.; PRADO, R. DE M.; MARTINEZ, C. A.; HABERMANN, E.; BRANCO, R. B. F.; PICCOLO, M. DE C.; HURTADO, A. C.; CALZADA, K. P.; TENESACA, L. F. L. Water stress and warming impact nutrient use efficiency of Mombasa grass (*Megathyrus maximus*) in tropical conditions. **J. of Agronomy and Crop Science**, v. 207, p. 128 – 138, 2021.

VITAL, A. F. M.; SOUZA, T.; SILVA, L. J. R.; SANTOS, R. V.; SILVA, S. I. A.; NASCIMENTO, G. S.; SANTOS, D. Biomass production and macronutrient content in *Pennisetum glaucum* (L.) R. Brown as affected by organic fertilization and irrigation. **Revista Brasileira Cienc. Agrar.**, v. 15, n. 4, Recife, 2020.

WADA, S.; TAKAGI, D.; MIYAKE, C.; MAKINO, A.; SUZUKI, Y. Responses of the Photosynthetic Electron Transport Reactions Stimulate the Oxidation of the Reaction Center Chlorophyll of Photosystem I, P700, under Drought and High Temperatures in Rice. **Int. J. Mol. Sci.**, v. 20, n. 9, 2019.

WANG, L.; Physiological and molecular responses to drought stress in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 83, p. 243-249; 2014.

WEATHERLEY, P.E.; Studies in the water relations of the cotton plant 1. The field measurement of water deficits in leaves. **New Phytologist**, v.49, p. 81 – 87, 1950.

WINAGLER, A.; LEA, P.J.; QUICK, W.P.; LEEGOOD, R.C.; Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. **Phil. Trans. R. Soc.**, v.355, p.1517-1529, 2000.

ZADRAŽNIK, T.; MOEN, A.; ŠUŠTAR-VOZLIČ, J. Chloroplast proteins involved in drought stress response in selected cultivars of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **3 Biotech**, v. 9, n. 331, 2019.

ZHANG, A.; LIU, M.; GU, W.; CHEN, Z.; GU, Y.; PEI, L.; TIAN, R. Effect of drought on photosynthesis, total antioxidant capacity, bioactive component accumulation, and the transcriptome of *Atractylodes lancea*. **BMC Plant Biol**, v. 21, p. 293, 2021.

ZHAO, J.; XU, T.; XIAO, J.; LIU, S.; MAO, K.; SONG, L.; YAO, Y.; HE, X.; FENG, H. Responses of Water Use Efficiency to Drought in Southwest China. **Remote Sens.**, v. 12, n. 199, 2020.

ZHOU, J.; ZHANG, Y.; HAN, Z.; LIU, X.; JIAN, Y.; HU, C.; DIAN, Y. Hyperspectral sensing of photosynthesis, stomatal conductance, and transpiration for citrus tree under drought condition. **BioRxiv**, fev. 2021.

ZHU, J.K.; Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* v. 53, p. 247-273; 2002.