**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**

Fisiologia e morfologia de plantas de feijão sob deficiência hídrica

Ana Carolina Ferreira

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências. Área de concentração: Fitotecnia

**Piracicaba
2017**

**Ana Carolina Ferreira
Engenheira Agrônoma**

Fisiologia e morfologia de plantas de feijão sob deficiência hídrica

Orientador:
Prof. Dr. **DURVAL DOURADO NETO**

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências. Área de concentração: Fitotecnia

**Piracicaba
2017**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Ferreira, Ana Carolina

Fisiologia e morfologia de plantas de feijão sob deficiência hídrica/ Ana Carolina Ferreira. - - Piracicaba, 2017.

62 p.

Dissertação (Mestrado)- - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".

1. *Phaseolus vulgaris*. 2.Irrigação 3. Estresse. I. Título

DEDICATÓRIA

A minha mãe, meu pai e meu irmão que tanto me apoiaram nessa minha caminhada,
me dando força, carinho e acima de tudo amor.

Aos meus avós que foram o meu porto seguro desde a minha ida pra Goiás, sempre me
ajudando em tudo, me dando conforto, carinho e muito, muito amor.

A Nathalia, minha irmã de coração, meu lado sem paciência e minha alegria em dias
difíceis.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo seu amor infinito, por me amparar nos momentos difíceis, pelas oportunidades que colocou em minha vida, por ser o autor do meu destino, meu guia, protetor e por nunca ter me abandonado.

Aos meus pais, Laércio e Genilda, por serem meus maiores exemplos de superação. Agradeço por sempre me apoiarem nas minhas decisões, e por estarem compartilhando dessa minha jornada, ajudando a me manter segura e firme sempre. Vocês são os maiores orgulhos da minha vida.

Ao meu irmão Rafael, por compartilhar meus anseios, minhas alegrias e pela parceria e cumplicidade de sempre.

Aos meus avós, José e Nilza, Vicente e Maria, por serem os precursores de toda a minha história e pelo amor que partilhamos.

Aos meus padrinhos Doris e Emílio pela força, torcida, amizade e dedicação compartilhados a mim por todos esses anos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Durval Dourado Neto, por me aceitar como orientada, me apoiando durante todo o caminho até aqui percorrido. Agradeço por todo o suporte, conversas, pela paciência, e conselhos durante esse período.

Ao meu companheiro Gabriel, aos seus pais, Antônio e Elza. Agradeço o suporte, atenção e amor ao longo dessa jornada, onde sempre me acolheram como parte de sua família.

A todos os professores do Departamento de Fitotecnia que contribuíram com todo o meu conhecimento adquirido ao longo do meu mestrado.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” e também à Universidade de São Paulo, por sua excelência e por terem me acolhido como aluna de pós-graduação. Agradeço pelo ambiente de ensino que nos faz querer seguir em frente e almejar sempre mais todos os dias.

Ao Instituto Agronômico de Campinas (IAC) e ao Dr. Alisson Fernando Chiorato, agradeço pela doação de sementes dos cultivares de feijão utilizado neste projeto.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa), pela bolsa de auxílio financeiro recebido.

Ao Gfasp (Grupo de Fisiologia Aplicada a Sistemas de Produção), por ter me auxiliado ao longo da condução do meu experimento. Agradeço também aos alunos: Erica Okamura, Mila Pessotto, Carlos Eduardo e Fabiana Chispim. E também integrantes do grupo que ajudaram na condução do projeto.

Aos integrantes do Laboratório Multiusuário em Produção Vegetal: Renan, Jérssica, Thalita, Felipe, Laís, Jackellyne, Aline, Danilo, Klaus, André, Silas e Victor. E em especial à Walquíria por ter sido uma grande amiga neste meu período de mestrado e parceira durante a condução do experimento, meu muito obrigado pela paciência e tempo dedicados a mim. Ao Edson e Antônio Neto pela contribuição ao longo do meu período aqui, e no auxílio durante a condução do experimento. A participação de todos vocês, seja no meu dia a dia com uma conversa ou no trabalho foi de fundamental importância.

Aos meus colegas, Felipe Fadel Sartori e Guilherme Felisberto, agradeço pela ajuda constante, desde a ideia, discussões, apoio e conclusão do experimento e pela parceria durante essa jornada.

À secretária do programa de pós-graduação em fitotecnia, Luciane, pela paciência e atenção excepcionais comigo e com todos os alunos da pós-graduação. O seu auxílio a nós é indispensável desde o primeiro até o nosso último dia como alunos da pós-graduação.

Aos grandes e velhos amigos Claiton, Fernando, Nathalia, Bruno, Adriano, Jéssika e Marconi. Obrigado pelo apoio tanto emocional como profissional e por sempre desejarem o sucesso em minha jornada.

E aos novos amigos que fiz esses anos, fiz parte de muitas vidas e deixei que outras fizessem parte da minha, pessoas que Deus colocou em meu caminho, a todos vocês meu muito obrigada.

Ao Brasil, que me proporcionou ótimas oportunidades de educação e me faz sentir orgulho de ser filho desta nação.

Por fim agradeço a todos que de forma direta ou indireta participaram dessa fase da minha vida, ajudando, orientando ou mesmo aconselhando.

EPÍGRAFE

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo.

Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas
admiráveis”

José de Alencar

SUMÁRIO

RESUMO	9
ABSTRACT	10
LISTA DE FIGURAS	11
LISTA DE TABELAS	12
1. INTRODUÇÃO.....	13
2. REVISÃO DE LITERATURA	15
2.1. A CULTURA DO FEIJÃO	15
2.1.1. Morfologia e fisiologia	17
2.1.2. Cultivo e fatores limitantes à produtividade.....	18
2.2. CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA E ESTRESSE.....	19
2.3. PRODUÇÃO DE ETILENO E ESTRESSE.....	20
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	23
3.1. LOCAL E ÉPOCA	23
3.2. DESCRIÇÃO DOS TRATAMENTOS	23
3.3. DESCRIÇÃO DAS AVALIAÇÕES.....	26
3.3.1. Teor de água no substrato	26
3.3.2. Conteúdo relativo de água	27
3.3.3. Potencial hídrico da planta	27
3.3.4. Trocas gasosas	27
3.3.5. Etileno.....	28
3.3.6. Prolina.....	28
3.3.7. Massa de matéria seca	29
3.3.8. Componentes de produção.....	29
3.4. ANÁLISE ESTATÍSTICA	30
4. RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	31
4.1. TEOR DE ÁGUA NO SUBSTRATO	31
4.2. CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA NAS FOLHAS.....	32
4.3. POTENCIAL HÍDRICO	34
4.4. TROCAS GASOSAS	35
4.4.1. Condutância estomática	35
4.4.2. Transpiração	36
4.4.3. Fotossíntese	38
4.5. ETILENO	39

4.6. PROLINA.....	41
4.7. MASSA DE MATÉRIA SECA	43
4.8. COMPONENTES DE PRODUÇÃO.....	46
5. CONCLUSÃO	51
REFERÊNCIAS	53

RESUMO

Fisiologia e morfologia de plantas de feijão sob deficiência hídrica

Plantas de feijão sob deficiência hídrica sofrem alterações morfológicas, fisiológicas e hormonais. O objetivo deste estudo foi avaliar e caracterizar variáveis fisiológicas e hormonais de plantas de feijão, de duas variedades, 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio', condicionadas a diferentes intervalos de irrigação a partir de seu estágio fenológico de pré-florescimento (R₅). As plantas foram cultivadas em vasos e submetidas a quatro, oito, doze e dezesseis dias sem irrigação na fase reprodutiva da cultura. Ao final dos períodos de intervalos de irrigação, foram avaliados o teor de água no substrato, conteúdo relativo de água da folha, potencial hídrico da folha, condutância estomática, transpiração, fotossíntese, produção de etileno e produção de prolina. Ao final do ciclo da cultura, avaliou-se a massa de matéria seca de folhas, haste e raiz, e componentes de produção. As plantas dos dois cultivares apresentaram reduções significativas no teor de umidade do substrato, condutância estomática, transpiração e fotossíntese com apenas quatro dias sem irrigação, seguindo em queda até seu décimo sexto dia. A variável produção de etileno apresentou diferença significativa entre os fatores cultivar e intervalos de irrigação, com produções superiores para 'IAC Imperador'. Não houve diferença estatística entre os cultivares para as variáveis: potencial hídrico da folha, massa de matéria seca de folha e de raiz, número de vagens por planta e produtividade por planta. Os dois cultivares apresentaram diferença para as variáveis etileno, prolina e número de grãos por planta quando submetidos à deficiência hídrica, e portanto, demonstraram desempenho diferentes nesta situação.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris*; Irrigação; Estresse

ABSTRACT

Physiology and morphology of common bean plants under water deficit

Common bean plants under water deficit suffer morphological, physiological and hormonal changes. The objective of this study was to assess and characterize physiological and hormonal variables of common bean plants of two varieties ('IAC Imperador' and 'IAC Milênio'), grown under different irrigation intervals starting at the pre-flowering phenological stage (R₅). The plants were grown in pots and were submitted to four, eight, twelve and sixteen days without irrigation in the reproductive phase. By the end of each irrigation interval, it was assessed the substrate water content, leaf relative water content, leaf water potential, stomatal conductance, transpiration, photosynthesis, ethylene production and proline production. At the end of the crop cycle, it was measured the leaf, stem and root dry weight, and the production components. The plants of both cultivars showed significant decrease in the substrate water content, stomatal conductance, transpiration and photosynthesis rates with just four days without irrigation, decreasing more and more until sixteen days without irrigation. The variable ethylene production showed significant difference between the factors cultivars and irrigation intervals, with higher values for IAC Imperador. There was no statistical difference between the cultivars for leaf water content, leaf water potential, leaf and root dry weight, number of pods per plant and yield per plant. Both cultivars presented differences for the variables ethylene, proline and number of grains per plant when under water deficit, and therefore, showed different results in this situations.

Keywords: *Phaseolus vulgaris*; Irrigation; Stress

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Mapa da produção agrícola de feijão no Brasil, safra 2015/2016. (CONAB, 2016).	16
FIGURA 2. Rota da biossíntese do etileno. O aminoácido metionina (Met) é o precursor do etileno. a etapa limitante da rota é a conversão do S-adenosilmetionina (SAM) em ácido 1-aminociclopropano carboxílico (ACC), a qual é catalizada pela enzima ACC sintase. a última etapa da rota, a conversão de ACC em etileno, necessita do oxigênio e é catalizada pela enzima ACC oxidase. OACC pode ser convertido a ácido 1-[malonilamino]ciclopropano-1-carboxílico (MACC) ou ácido 1[gamma-l-glutamilamino]-ciclopropano-1-carboxílico (GACC). Adaptado de Taiz e Zeiger (2013).	21
FIGURA 3. Potencial hídrico de folhas (Ψ , -MPa) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação.	35
FIGURA 4. Massa de matéria seca de folha (MS_f , g.pl ⁻¹ de matéria seca) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	44
FIGURA 5. Massa de matéria seca de raiz (MS_r , g.pl ⁻¹ de matéria seca) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	44
FIGURA 6. Número de vagem por planta (N° vagem/pl) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	47
FIGURA 7. Produtividade (PROD/pl, g.pl ⁻¹) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	49

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. Descrição dos dez tratamentos em esquema fatorial que compuseram o experimento.	24
TABELA 2. Períodos sem irrigação dos tratamentos	25
TABELA 3. Resultados da análise química de macronutrientes, pH, matéria orgânica (M.O.) e capacidade de troca catiônica (CTC) do substrato utilizado no experimento.	25
TABELA 4. Resultados da análise química de micronutrientes e física do substrato utilizado no experimento...	25
TABELA 5. Escala fenológica de desenvolvimento da cultura de feijão (FERNÁNDEZ; GEPTS; LÓPEZ, 1982).	26
TABELA 6. Teor de água no substrato (UM %) dos vasos de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	32
TABELA 7. Conteúdo relativo de água em folhas (CRA %) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação.....	33
TABELA 8. Condutância estomática (CE, $\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	36
TABELA 9. Transpiração (T, $\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}] \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	37
TABELA 10. Fotossíntese (F, $\mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos diferentes intervalos de irrigação	38
TABELA 11. Produção de etileno (C_2H_4 , $\text{ppm} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	41
TABELA 12. Prolina livre (PROL, $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ de matéria fresca) nas folhas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	43
TABELA 13. Matéria seca de haste (MS_h , $\text{g} \cdot \text{pl}^{-1}$ de matéria seca) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação	46
TABELA 14. Número de grãos por planta ($\text{N}^\circ \text{ GRÃO/pl}$, $\text{grãos} \cdot \text{pl}^{-1}$) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos sem irrigação	48

1. INTRODUÇÃO

A cultura de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é difundida em todo território brasileiro, desde a agricultura familiar por pequenos produtores, até grandes produtores (em escala comercial). Sua semeadura é realizada no sistema de monocultivo, ou consorciando com outras culturas.

Essa Fabácea (leguminosa) apresenta ampla adaptação edafoclimática, permitindo seu cultivo durante todo o ano, em diferentes estados brasileiros, variando-se as épocas de semeadura. O cultivo dessa espécie é realizado em três safras, sendo a primeira denominada “safra das águas”, a segunda “safra da seca” e a terceira “safra de outono/inverno” (MAPA, 2016).

Em condições naturais e agricultáveis, as plantas estão frequentemente expostas ao estresse abiótico. Alguns fatores dessa natureza, como a temperatura do ar, podem se tornar estressantes em poucos minutos, enquanto outro, como conteúdo de água no solo, pode levar dias ou até semanas para causarem sintomas de estresse. Além disso, o estresse desempenha um papel importante na determinação de como o solo limita a distribuição de espécies vegetais em dado ambiente, sendo sua composição, condutividade hidráulica, capacidade de troca iônica e pH, fatores que influenciam diretamente na disponibilidade de ar, água, nutrientes minerais e consequentemente desequilíbrios fisiológicos nas plantas (TAIZ; ZEIGER, 2013).

A exposição de plantas cultivadas a falta de água é comum durante seus ciclos. A deficiência hídrica durante o ciclo do feijão pode proporcionar alterações em uma série de fatores fisiológicos e hormonais. Dentre os processos fisiológicos afetados pela deficiência hídrica em leguminosas, destaca-se a redução da condutância estomática e consequentemente, da translocação de água por meio do sistema solo-plantas-atmosfera e na taxa de assimilação de dióxido de carbono, bem como alterações nos níveis hormonais. Todas essas mudanças, na maioria das vezes, podem acarretar resultados como abortamento de flores e/ou vagens, redução no número de grãos por vagem e na massa de grãos, prejudicando assim a produtividade da cultura.

Este trabalho foi desenvolvido com base na hipótese de que os cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ apresentam diferenças fisiológicas e hormonais quando submetidas às mesmas situações de deficiência hídrica. Assim, o objetivo do presente estudo foi avaliar os efeitos da deficiência hídrica nas variáveis fisiológicas (potencial hídrico, conteúdo relativo de água, condutância estomática, transpiração, fotossíntese líquida,

produção de etileno e produção de prolina) e componentes de produtividade (número de vagens por planta, número de grãos por vagem, massa de grãos por planta), em plantas de feijão submetidas a diferentes intervalos de irrigação no início da fase reprodutiva da cultura.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. A cultura do feijão

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma importante espécie pertencente à família *Fabaceae*. A exemplo de outras importantes plantas alimentícias teve origem no Novo Mundo, tendo sido levado ao Velho Mundo após o descobrimento da América (ZIMMERMANN et al. 1996). A origem evolutiva do gênero *Phaseolus* e sua diversificação primária ocorreram nas Américas (VAVILOV, 1931), mas o local exato onde este fato se deu é ainda motivo de controvérsia (GEPTS e DEBOUCK, 1991). Populações silvestres de feijão crescem, atualmente, desde o norte do México até o norte da Argentina, em altitudes que variam entre 500 e 2.000 m, e não são encontradas naturalmente no Brasil (DEBOUCK, 1986).

Entre as espécies cultivadas do gênero *Phaseolus*, o feijão é o mais usual, sendo responsável por cerca de 95% da produção mundial (YOKOYAMA e STONE, 2000). Considerando todos os gêneros e espécies englobados como feijão nas estatísticas da FAO (2016), este é cultivado em 117 países em todo o mundo, com uma produção em torno de 25,3 milhões de toneladas, numa área de 26,9 milhões de hectares. O Brasil é o maior produtor e consumidor de feijões do mundo, produzindo e consumindo todos os anos, em torno de 3,4 milhões de toneladas (EMBRAPA, 2016), e exportando pequenas quantidades por ação direta de empresas exportadoras. Os maiores estados brasileiros produtores da leguminosa são o Paraná, Minas Gerais, Mato Grosso, Bahia e Goiás (Figura 1). O consumo atual de feijão no país é de cerca de 18 kg.hab⁻¹.ano⁻¹, existindo preferências de cor, tipo de grão e qualidade culinária de região para região (EMBRAPA, 2016).

O feijão é um alimento que fornece nutrientes essenciais ao ser humano, como proteínas, ferro, cálcio, magnésio, zinco, vitaminas (principalmente do complexo B), carboidratos e fibras. Representa a principal fonte de proteínas das populações de baixa renda e constitui um produto de destacada importância nutricional, econômica e social, além de ser um dos alimentos mais tradicionais na dieta do brasileiro. Portanto, a sua contribuição como fonte de proteína e caloria é bastante significativa (SOARES, 1996).

A famosa combinação de arroz e feijão é rica em carboidratos e um excelente componente energético da dieta. A proteína do arroz é uma excelente fonte de aminoácidos sulfurados como metionina e cistina, enquanto a proteína do feijão é relativamente rica na maioria dos elementos essenciais, especialmente em lisina, mas deficiente em metionina e

cistina (sendo, portanto, um complementar ao outro). Ambos possuem carboidratos complexos, proteínas de alta qualidade, fibras solúveis e insolúveis, vitaminas, minerais, baixo teor de sódio e de gorduras, não contendo gordura saturada e sendo rico em compostos bio-ativos.

Quanto ao aporte de calorias, o feijão ocupa o segundo lugar entre os alimentos consumidos, totalizando 11,2 % das calorias ingeridas por dia, seguido em importância pelo arroz e pelo café no Brasil (SOARES, 1996).

Figura 1. Mapa da produção agrícola de feijão no Brasil, safra 2015/2016. (CONAB, 2016).

A expressão do potencial produtivo do feijão depende muito da combinação favorável de um conjunto de fatores, onde se destacam: (a) a densidade populacional, a qual influencia diretamente nas características morfológicas, fisiológicas e de rendimento de grãos (MENDES, 2005); (b) o aproveitamento dos recursos tecnológicos e ambientais, sendo a

época de semeadura uma das principais definições, para que suas necessidades hídricas sejam supridas nos estádios de maior demanda; e(c) manejo da cultura (adubação, irrigação, controle de plantas daninhas, pragas e doenças).

2.1.1. Morfologia e fisiologia

A morfologia da planta de feijão é caracterizada por: (a) sistema radicular ramificado, com raiz principal, secundárias e terciárias, profundidade de 20 a 40 cm sendo sensíveis à deficiência hídrica; (b) caule herbáceo com eixo principal formado por nós e entrenós (1° nó constitui os cotilédones, 2° nó corresponde à inserção das folhas primárias e 3° nó à inserção das folhas trifolioladas), sendo que estas características determinam seu hábito de crescimento (determinado ou indeterminado); (c) folhas simples (primárias) e compostas (demais folhas); (e) inflorescências com flores agrupadas em duas ou mais podendo ser brancas, róseas ou rochas, e (f) frutos que vão da formação até o enchimento das vagens, levando a maturação da planta e (g) produção de sementes podendo variar a forma, tamanho e cor.

A espécie pode apresentar hábito de crescimento determinado ou indeterminado, sendo classificado como tipo I (determinado), tipo II (indeterminado arbustivo), tipo III, (indeterminado prostado ou semiprostado) (AGUIAR et al., 2014), e tipo IV (indeterminado trepador) (EMBRAPA, 2017).

Os caracteres fisiológicos vão desde a fotossíntese, respiração, transpiração, nutrição vegetal, até a produção de hormônios. Estes fenômenos referem-se ao metabolismo, ao desenvolvimento e a reprodução vegetal. Os hormônios vegetais são compostos orgânicos, não nutrientes, produzidos na planta, e que promovem, inibem ou modificam processos fisiológicos e morfológicos do vegetal (CASTRO; VIEIRA, 2001).

Processos como germinação, crescimento vegetativo, florescimento, frutificação e maturação, são afetados por diversos fatores, sendo que os hormônios vegetais desempenham um papel importante no controle do desenvolvimento dos componentes que interferem na produtividade. Conhecer a respeito dos locais de produção, biossíntese, vias de transporte, estrutura química, mecanismo de ação e efeitos fisiológicos destas substâncias é importante para estudos que visam alterar as respostas das plantas, através da manipulação destas e/ou a aplicação de seus similares (CATO, 2006).

2.1.2. Cultivo e fatores limitantes à produtividade

No Brasil, o cultivo dessa leguminosa é realizado em três safras, sendo a primeira denominada “safra das águas”, a segunda “safra da seca” e a terceira “safra de outono/inverno”. A 1ª safra é plantada no período de agosto a dezembro, se concentra em maior proporção nos estados da região sul, e a colheita se dá entre novembro e abril. O plantio da 2ª safra abrange todos os estados brasileiros, a qual ocorre de dezembro a março, sendo usada como rotação para as culturas de soja e milho e a colheita está distribuída entre março a julho. A 3ª safra concentra-se na região tropical, é realizada de abril até julho, preferencialmente sob sistema irrigado, atingindo alta produtividade e abastecendo o mercado na entressafra, sendo colhido de julho a outubro (POSSE et. al., 2010).

As condições climáticas, quando desfavoráveis, podem limitar o desenvolvimento da cultura. Portanto, o tipo de cultivar a ser utilizada na região e época de semeadura devem estar relacionados à disponibilidade de água ao longo do ciclo, para um excelente desenvolvimento do feijoeiro obtendo como resultado uma boa produtividade (SIMIDU et al., 2010).

A disponibilidade de água é um dos fatores ambientais que mais influenciam a produtividade vegetal. A ocorrência de deficiência hídrica provoca diminuição da produtividade justamente por inviabilizar o processo fotossintético, uma vez que a água, além de ser componente básico da reação, também é responsável pela manutenção da transpiração, sendo essencial para a permeabilidade do gás carbônico no mesófilo foliar (BUCHANAN et al., 2000).

Para avaliar o grau de deficiência hídrica de uma planta é comum utilizar-se variáveis relacionadas às folhas, como o conteúdo relativo de água foliar e o potencial hídrico, sendo este último o mais utilizado em estudos fisiológicos (ANGELOCCI, 2002). O potencial de água na folha (Ψ_f) é aceito como medida indicadora das condições hídricas do vegetal (HSAIO, 1973). A redução do potencial de água na folha (Ψ_f) durante a deficiência de água, quando comparado ao controle irrigado, pode ser correlacionada com a produtividade de grãos.

Estresse refere-se à reação da planta à condição extrema (falta ou excesso) de determinada variável edafoclimática (por exemplo: água, temperatura, luz e salinidade). A deficiência hídrica se refere a uma condição sub-ótima da variável agroclimática “água”. Sendo assim, estresse hídrico refere-se a reações da planta à condição de insuficiência da variável água.

As respostas das plantas às condições de estresse por deficiência hídrica variam de acordo com a espécie, cultivar, tempo de exposição, fatores edáficos, entre outros. Não existe uma única variável fisiológica que, por si só, seja indicativa de tolerância à seca (NASCIMENTO et al., 2011). Segundo Nogueira (2001), o ideal é avaliar mais de uma variável, tais como potencial hídrico, condutância estomática, temperatura e transpiração foliar, considerados importantes para mensurar as respostas das espécies vegetais ao estresse hídrico.

O estresse desempenha um papel importante na distribuição de espécies vegetais, visto que cada espécie pode apresentar ou não mecanismos que auxiliam seu desenvolvimento mesmo sobre algum tipo de estresse. Assim, a compreensão dos processos fisiológicos subjacentes aos danos provocados pela deficiência hídrica e dos mecanismos de adaptação e aclimação de plantas a estresses ambientais é de grande importância para a agricultura e o meio-ambiente.

2.2. Condutância estomática e estresse

Em plantas de feijão, o déficit hídrico diminui a condutância estomática e aumenta a resistência difusiva ao vapor de água mediante fechamento dos estômatos, reduzindo a transpiração e, em consequência, o suprimento de CO₂ para a fotossíntese (OLIVEIRA et al., 2005). Para Larcher (2000), os estômatos atuam como moduladores da perda de água pela transpiração respondendo à deficiência hídrica com a alteração da abertura do poro a uma faixa crítica de valores do potencial hídrico foliar.

O potencial de água da folha indica o seu estado hídrico, cujos gradientes explicam os fluxos da água no sistema solo-planta-atmosfera (BERGONCI et al., 2000) de modo que, variações no potencial hídrico da folha podem afetar a assimilação do carbono da planta (HSIAO, 1973). Isto porque, se a planta perde água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte, o potencial hídrico da folha diminui, levando ao fechamento dos estômatos e redução da fotossíntese. Presume-se que nos horários mais quentes do dia a condutância estomática diminua a ponto de evitar que o potencial hídrico da folha desça abaixo de níveis considerados críticos para a estabilidade do sistema de transporte de água (OREN et al., 1999). O nível mínimo que o potencial hídrico pode atingir durante os horários de transpiração intensa depende tanto de fatores genéticos como de fatores ambientais (por exemplo, pré-aclimação a situação de estresse). Contudo, em situação de baixa disponibilidade de água no solo, as plantas reduzem a perda de água ao reduzir a condutância

estomática. Para favorecer a turgescência celular em situações de estresse hídrico, ocorrem ajustes no metabolismo do citoplasma, por exemplo, via o acúmulo de substâncias orgânicas, tais como a prolina, o que contribui para a osmorregulação (SILVA et al., 2004).

O processo de fotossíntese está sob o controle de vários fatores internos. Além do efeito do ácido abscísico sobre a condutância estomática, pouco se sabe sobre a interação entre os sinais hormonais e a fotossíntese em folhas totalmente desenvolvidas e não-senescentes. Recentemente, descobriu-se que a via de transdução do etileno está envolvida na regulação da fotossíntese, inibindo seu processo (THOLEN et al., 2008). Ainda segundo o autor, esta inibição pode ser explicada por dois mecanismos: (a) o etileno induz a senescência, o que resulta na ruptura da maquinaria fotossintética; e (b) efeito negativo do etileno sobre a condutância estomática, que diminui a concentração de CO₂ intercelular.

2.3. Produção de etileno e estresse

O etileno é conhecido como o hormônio primário da senescência de plantas em reações de estresse. Este hormônio pode ser produzido em quase todas as partes dos tecidos vegetais, em diferentes taxas de produção, dependendo do tipo de tecido e em todos os estádios fenológicos. As regiões mais ativas na produção de etileno são as regiões meristemáticas e as regiões dos nós. Durante a abscisão foliar, a senescência da flor e o amadurecimento dos frutos, a produção de etileno aumenta (TAIZ e ZEIGER, 2013; ABELES, 1973). Para Taiz e Zeiger. (2013), tanto o estresse biótico (pragas e doenças, principalmente) quanto o abiótico (excesso ou falta de água e temperatura, por exemplo) induzem a síntese de etileno.

O etileno induzido pela deficiência hídrica pode ajudar a planta a lidar com condições de estresse. McMichael (1972) sugere que sob condições de seca, a produção de etileno causa a abscisão foliar e, assim, reduz a perda de água pela planta.

Adams e Yang (1979) estudaram a biossíntese de etileno em tecidos de maçã e estabeleceram a seguinte via biossintética: metionina → SAM (S-adenosilmetionina) → ACC(ácido 1-aminociclopropano carboxílico) → etileno. A validade desta via foi confirmada desde então em outros sistemas (YANG et al., 1980), incluindo a produção de etileno induzida por auxina (YU et al., 1979) e a produção de etileno induzida pelo estresse (YU et al. 1980; BRADFORD et al., 1980).

Incoerências na literatura sobre o efeito do estresse por deficiência hídrica sobre a produção de etileno fornecem um exemplo claro de métodos experimentais inadequados na

pesquisa do etileno. Estudos que envolveram dessecação de folhas isoladas sugerem que o estresse hídrico aumenta a produção de etileno, enquanto estudos de plantas intactas sujeitas a estresse por déficit hídrico sugerem diminuição da síntese do hormônio (NARAYANA et al., 1991).

A compreensão atual é que o efeito do estresse por deficiência hídrica sobre a síntese de etileno depende da taxa na qual as plantas são estressadas. A indução rápida do estresse hídrico promove a produção do hormônio, porém a indução lenta deve inibir a produção do mesmo (XU; QI, 1993; MORGAN; DREW, 1997). Apesar da falta de consistência na técnica utilizada para medições de toda a planta, métodos moleculares sugerem que o ácido abscísico (ABA) influencia a produção do etileno em órgãos de plantas, levando a uma diminuição de sua síntese (CHAVES et al., 2003).

Figura 2. Rota da biossíntese do etileno. O aminoácido metionina (Met) é o precursor do etileno. A etapa limitante da rota é a conversão do S-adenosilmetionina (SAM) em ácido 1-aminociclopropano carboxílico (ACC), a qual é catalisada pela enzima ACC sintase. A última etapa da rota, a conversão de ACC em etileno, necessita do oxigênio e é catalisada pela enzima ACC oxidase. O ACC pode ser convertido a ácido 1-[malonilamino]ciclopropano-1-carboxílico (MACC) ou ácido 1[gamma-L-glutamilamino]-ciclopropano-1-carboxílico (GACC). Adaptado de TAIZ e ZEIGER (2013).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Local e época

O experimento foi implantado no dia 30 de março de 2016 e conduzido em casa de vegetação do Departamento de Produção Vegetal (LPV) da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ), Universidade de São Paulo (USP), Piracicaba, SP (22°42’ S, 47°30’ W). O clima da região se caracteriza como Cwa, segundo a classificação de W. Köppen, sendo um clima subtropical com estiagem de inverno, e verão úmido, com temperatura média anual em torno de 23,54 °C.

3.2. Descrição dos tratamentos

O experimento foi composto por dez tratamentos organizados em um esquema fatorial 2x5 (duas cultivares e cinco intervalos de irrigação), com cinco repetições, sendo o primeiro fator (cultivar) as variedades ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’, e o segundo fator (intervalos de irrigação), os períodos de 0, 4, 8, 12 e 16 dias sem irrigação. Cada parcela foi composta por quatro vasos. O início dos intervalos de irrigação para imposição da deficiência hídrica ocorreu a partir da fase de florescimento da cultura. Para isso, realizou-se a semeadura do cultivar de maior ciclo (‘IAC Milênio’) dez dias antes ao cultivar de menor ciclo (‘IAC Imperador’) e dessa forma o início do florescimento dos dois cultivares ocorreu na mesma semana. Os tratamentos controle foram mantidos com umidade do solo igual a 100% da capacidade de campo, assim como os demais tratamentos quando não estiveram sob os períodos de intervalo de irrigação (Tabela 2). A Tabela 1 apresenta a descrição de todos os tratamentos.

Tabela 1. Descrição dos dez tratamentos em esquema fatorial que compuseram o experimento

Cultivar	Tratamento	Descrição
cv. 'IAC Milênio'	T ₁	Controle (irrigação diária)
	T ₂	4 dias sem irrigação
	T ₃	6 dias sem irrigação
	T ₄	8 dias sem irrigação
	T ₅	16 dias sem irrigação
cv. 'IAC Imperador'	T ₆	Controle (irrigação diária)
	T ₇	4 dias sem irrigação
	T ₈	8 dias sem irrigação
	T ₉	12 dias sem irrigação
	T ₁₀	16 dias sem irrigação

O cv. 'IAC Imperador', o qual pertence ao grupo de ciclo precoce (aproximadamente 75 dias) e apresenta crescimento determinado (tipo I) (CHIORATO et al., 2012), foi lançada em 2013 pelo IAC - Instituto Agrônomo de Campinas, e é descrita como tolerante à deficiência hídrica pelos responsáveis por seu lançamento, apresentando um potencial produtivo de 4.600 kg ha⁻¹. Já o cv. 'IAC Milênio', que pertence ao grupo de ciclo médio (aproximadamente 95 dias) e apresenta crescimento indeterminado (tipo III), foi lançada também em 2013, possui alta qualidade de grãos com tolerância ao escurecimento e resistência ao *Fusarium oxysporum*, e potencial produtivo de 4.625 kg ha⁻¹ (IAC, 2016).

Foram utilizados vasos de polipropileno preto, de fundo perfurado, e volume de 4 L, com diâmetro de 0,15 m e profundidade de 0,35 m. O substrato usado foi uma mistura de Nitossolo coletado dentro da área utilizada para agricultura e posteriormente peneirado, misturado com areia e substrato orgânico na proporção de 1:1:1, cujas características físicas e químicas foram analisadas e estão apresentadas nas Tabelas 3 e 4. Para se evitar a perda de substrato pelos orifícios dos vasos, colocou-se tecido poroso no fundo de cada um dos recipientes.

Tabela 2. Períodos sem irrigação dos tratamentos

	Dias após R ₅													
0 dias sem irrigação	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
4 dias sem irrigação					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
8 dias sem irrigação									X	X	X	X	X	X
12 dias sem irrigação												X	X	X
16 dias sem irrigação														

X: indica os dias que foram irrigados.

Tabela 3. Resultados da análise química de macronutrientes, pH, matéria orgânica (M.O.) e capacidade de troca catiônica (CTC) do substrato utilizado no experimento

pH CaCl ₂	M.O.	P Resina	K	Ca	Mg	H+Al	Al	Soma bases	CTC	Saturação de Bases	Al	S SO ₄
	g dm ⁻³	mg dm ⁻³	-----mmol.dm ⁻³ -----							V%	m%	mg dm ⁻³
5,4	39	93	1,6	28	22	22	0	52	74	70	0	12

Tabela 4. Resultados da análise química de micronutrientes e física do substrato utilizado no experimento

Cu	Fe	Zn	Mn	B	Argila	Silte	Total	Areia	
								Grossa	Fina
-----DTPA -----				(água quente)	<0,002mm	0,053-0,002mm		2,00-0,210mm	0,210-0,053mm
-----mg dm ⁻³ -----					---g kg ⁻¹ ---				
1,1	57	1,6	4,8	0,38	114	16	870	570	300

Todos os vasos foram encharcados na noite anterior à semeadura, colocando-se cinco sementes em cada vaso, tratadas com piraclostrobina + tiofanato-metílico + fipronil (2 mL.kg⁻¹ de semente), sendo que após a emergência das plântulas foi realizado desbaste para que restassem apenas uma planta por vaso. A escala fenológica de desenvolvimento utilizada no experimento foi a mesma proposta por Fernández, Gepts e López (1982) (Tabela 5). Para adubação de base, utilizou-se 1.600 kg ha⁻¹ de adubo com formulação 8-20-20. As adubações de cobertura com sulfato de amônio foram parceladas em duas aplicações durante o ciclo da cultura, num total de 200 kg.ha⁻¹. Também foram realizadas quatro aplicações de manutenção com acetamiprido (300 g.ha⁻¹) + lambda-cialotrina (30 mL.ha⁻¹) + 0,05% de adjuvante em V₄, V₆ e R₆ para controle de *Bemisia tabaci* (mosca branca) e *Liriomyza huidobrensis* (larva minadora).

Tabela 5. Escala fenológica de desenvolvimento da cultura de feijão (FERNÁNDEZ; GEPTS; LÓPEZ, 1982)

Estádio fenológico	Descrição ¹	Fase
V ₀	Início da germinação	Vegetativa
V ₁	Emergência	
V ₂	Folhas primárias abertas	
V ₃	Primeiro trifólio aberto	
V ₄	Segundo trifólio aberto	
V _n	n-ésimo trifólio aberto	
R ₅	Primeiro racemo floral nos nós inferiores (pré-floração)	Reprodutiva
R ₆	Primeira flor aberta (floração)	
R ₇	Formação da vagem	
R ₈	Enchimento de grãos	
R ₉	Ponto de maturidade fisiológica	

¹A caracterização do estágio fenológico é definida quando 50% ou mais da parcela ou amostra apresenta as características descritas.

3.3. Descrição das avaliações

3.3.1. Teor de água no substrato

Para a determinação da umidade do substrato, pelo método gravimétrico, foi utilizado um vaso de cada tratamento analisado no dia das avaliações de trocas gasosas e etileno. Cada vaso, após a retirada da planta, teve o substrato homogeneizado para diminuir o efeito da diferença de umidade entre as porções do mesmo. Posteriormente, uma amostra de cada vaso foi coletada, adicionado em um saco plástico e vedado. Após a coleta do substrato de todos os vasos, as amostras foram levadas para o laboratório e pesados em uma lata de alumínio com tampa (todas as latas foram pesadas anotando seus respectivos valores), e tiveram suas massas de solo determinadas por meio de balança analítica de precisão.

As amostras foram levadas para estufa, com circulação forçada de ar, a uma temperatura média de 105°C por 48 horas. Em seguida, as latas tiveram novamente suas massas determinadas (descontando o valor de cada lata) e posteriormente sua respectiva umidade calculada por meio da diferença entre as determinações, como demonstrado na equação 1:

$$U\% = (M_t - M_s) / M_s \times 100 \quad (1)$$

3.3.2. Conteúdo relativo de água

O conteúdo relativo de água na folha foi avaliado segundo a metodologia descrita por Barrs e Weatherley (1962), mediante a pesagem da massa fresca (MF), massa túrgida (MT) e massa seca (MS) de discos foliares, como demonstrado na equação 2:

$$CRA = (MF - MS) / (MT - MS) \times 100\% \quad (2)$$

Para a avaliação do CRA foram retirados quinze discos com diâmetro de 5 mm das folhas frescas, evitando-se as nervuras, e imediatamente pesados (MF). Em seguida, as amostras foram submersas por 24 horas em placas de Petri cobertas com papel filtro contendo 10 mL de água deionizada para reidratação. Após esse período, retirando-se o excesso de água com papel toalha, obteve-se a massa túrgida (MT) das amostras, e logo após, secas em estufa a 65°C até peso constante, para a obtenção da massa seca (MS). As amostras foram pesadas em balança digital com precisão 0,0001 g. As medições de CRA foram realizadas entre 6 e 7 a.m.

3.3.3. Potencial hídrico da planta

Para avaliar o potencial hídrico das folhas foi utilizado uma câmara de pressão de Scholander (Modelo 3005-1412, Soilmoisture Equipment Corp., Goleta, CA, USA) (SCHOLANDER et al., 1965). Uma folha trifoliolada foi coletada em cada repetição de cada tratamento, com total de cinco repetições. As leituras tiveram início às 5 a.m., com término às 7 a.m.

3.3.4. Trocas gasosas

As avaliações de variáveis relacionadas à troca gasosas foram realizadas com equipamento IRGA (*infra-red gás analyzer*– modelo LI6400, Li-Cor, Nebraska, Estados Unidos). Foram avaliadas as variáveis: (a) condutância estomática, (b) transpiração, e (c) fotossíntese.

As mensurações foram feitas no período das 9 a.m. às 11 a.m. A PPFD (*photosynthetic photon flux density*) utilizada para as avaliações foi de 1.500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, o

que corresponde à PPDE ótima para espécie *Phaseolus vulgaris* (RIBEIRO et al., 2004). Nos cinco vasos de cada tratamento realizou-se leitura em um trifólio fotossinteticamente ativo e completamente expandido.

3.3.5. Etileno

As mensurações da produção de etileno foram feitas por meio do método dos discos de folhas, os quais foram retirados às 9 a.m. no mesmo dia da análise das variáveis fotossintéticas e do potencial hídrico das plantas. Esta metodologia foi descrita por Wright (1977) e adaptada por Narayana et al., (1991).

O procedimento consistiu na retirada de uma folha fresca de cada uma das cinco repetições de cada tratamento, as quais foram empilhadas para retirada de trinta discos com diâmetro de 5 mm. Logo após, os discos foram armazenados em tubos de ensaio plásticos de fundo cônico de 15 mL com tampas seladas com silicone por 4 horas.

As determinações das quantidades de etileno foram feitas por cromatografia gasosa (TraceGC Thermo Scientific, Waltham, USA). O gás padrão de etileno foi utilizado para elaboração da curva padrão e gás de arraste utilizado para a análise foi o nitrogênio. Após quatro horas de armazenamento dos discos de folhas dentro dos tubos, injetou-se 1 mL da atmosfera gasosa presente nos tubos no cromatógrafo.

3.3.6. Prolina

Para determinação dos teores de prolina, foram utilizados os trifólios coletados na avaliação de potencial hídrico, com metodologia utilizada por Nogueira et al. (1998). O material coletado foi armazenado em freezer até o dia da análise em laboratório.

O extrato para determinação da prolina foi obtido pela adição de 5 ml de ácido sulfossalicílico a 3% em de 200 mg de folhas trituradas, sendo a mistura deixada em agitação constante por uma hora a temperatura ambiente (25°C). Posteriormente, o homogeneizado foi centrifugado a 3000 x g por minutos, a temperatura ambiente. Ao final da centrifugação, o precipitado formado foi descartado sendo o sobrenadante (extrato) utilizado para determinação de prolina livre, segundo método descritivo por Bates et al. (1963).

Para a reação, foram utilizados tubos de ensaio com tampa rosqueável, nos quais foram adicionados 1 mL de extrato, 1 mL de ninidrina ácida (solução que contém 1,25 g de

ninidrina, em 30 ml de ácido acético glacial, e 20 mL de ácido fosfórico 6 M) e 1 mL de ácido acético glacial, deixando-se a mistura em banho-maria (100°C) por uma hora, para o desenvolvimento da cor. Em seguida, os tubos de ensaio foram colocados em banho de gelo por 10 minutos para cessar a reação. A extração do cromóforo foi realizada pela adição de 2 mL de tolueno à mistura de reação, seguida de agitação vigorosa. Após repouso, e formação da mistura bifásica, a fase superior foi retirada para a quantificação dos níveis de prolina livre, por intermédio de medidas de absorbância em 520 nm. Cada repetição (amostra) foi representada por um extrato simples e dosado em duplicata.

Utilizou-se como branco apenas o tolueno e como padrão utilizou-se a prolina pura.

3.3.7. Massa de matéria seca

Foram coletados todos os trifólios ao longo do ciclo da cultura. Após a maturação das plantas foi realizada a separação de suas raízes, haste, folhas e vagens. Posteriormente, esses órgãos foram colocados em sacos de papel individualizados e devidamente identificados para serem levados à estufa de secagem com ventilação forçada de ar a 60-70°C, por 72 horas para a determinação da fitomassa seca. As pesagens foram realizadas em balança digital com precisão de 0,0001 g.

3.3.8. Componentes de produção

Os parâmetros relacionados à produção foram: (a) número de vagens por planta, (b) número de grãos por planta, e (c) massa de grãos por planta.

Ao final do ciclo, as plantas de feijão foram retiradas para a determinação dos componentes de produção, sendo que para cada planta foram realizadas as contagens de vagens cheias e grãos produzidos. Posteriormente, foi calculado a massa de grãos por planta.

A produção de cada planta foi mensurada por meio de balança analítica de precisão de 0,0001 g. Em seguida foram levados para estufa, onde tiveram suas umidades determinadas para posterior correção do valor da massa para 13% (teor de água nos grãos).

3.4. Análise estatística

Todos os dados avaliados foram submetidos ao teste f , sendo o fator “cultivar” e o fator “intervalo de irrigação” os efeitos fixos do modelo. Os valores foram submetidos também ao teste de Arlington-Darling e Bartlett para verificação da normalidade e homogeneidade dos resíduos, respectivamente. Quando necessário, os dados foram transformados utilizando-se a equação $\sqrt{x}$. Em caso de interação ou diferença estatisticamente significativa pelo teste de f , os dados foram então submetidos ao teste de Tukey.

4. RESULTADOS E DISCUSSÕES

4.1. Teor de água no substrato

Para a variável umidade do substrato não foi verificado interação significativa entre os fatores cultivar e intervalos de irrigação ($p>0,01$). Houve, contudo, diferença ($p>0,01$) entre os intervalos de irrigação, não constatando o mesmo entre os cultivares (Tabela 6). Na figura 3 nota-se a diminuição gradativa da umidade para os dois cultivares ao decorrer dos dias sem irrigação. Verificou-se diminuição de 50% da umidade do substrato aos 16 dias sem irrigação para o cultivar ‘IAC Imperador’ quando comparado ao controle, e 27% da umidade do substrato aos 16 dias sem irrigação para o cultivar ‘IAC Milênio’, quando comparado ao controle.

A parte aérea das plantas está exposta ao ambiente atmosférico, perdendo água constantemente para o meio, e essa água deve ser reposta com novos suprimentos hídricos provenientes principalmente do solo. Assim, a absorção, o transporte de água das raízes para a parte aérea, e a transpiração são processos básicos acoplados e inseparáveis do balanço hídrico da planta. O déficit de pressão de vapor do ar é a força motora para a transpiração e a quantidade de água no solo é o fator decisivo para o abastecimento de água pela planta (LACERDA, 2007).

Os efeitos do nível de umidade do solo no feijoeiro manifestam-se ao longo do seu ciclo e nas diferentes partes da planta. Em geral, o que mais interessa são os efeitos da deficiência hídrica sobre o crescimento e o desenvolvimento da cultura (MAÑAS; VALERO, 1993).

Nóbrega et al. (2001), analisando o crescimento do feijoeiro submetido a quatro níveis de umidade do solo, verificaram comportamento diferenciado nas variáveis de crescimento do feijoeiro. Para os autores, a redução da umidade no solo influencia os processos fisiológicos, resultando na diminuição do crescimento foliar, o qual está associado à inibição da atividade fotossintética, que será fator limitante na produtividade da cultura.

Paiva et al. (2005), estudando a condutância estomática em folhas de feijoeiro submetidos a diferentes regimes de irrigação, observaram redução significativa da condutância estomática em resposta a baixos valores de teor de água do solo.

Com a redução da quantidade de água no solo devido os intervalos sem irrigação (4, 8, 12 e 16 dias), ocorreu também redução na evapotranspiração da planta, concomitantemente,

a redução na abertura estomática e transpiração (Tabela 7 e 8). Tais mudanças fisiológicas mostram o sinergismo entre a relação solo-planta-atmosfera.

Tabela 6. Teor de água no substrato (UM %) dos vasos de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Irrigação	UM %		Média
	cv. ‘IAC Milênio’	cv. ‘IAC Imperador’	
Irrigação diária	15,6	19,2	17,42a*
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	13,8	16,0	14,92ab
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	11,0	13,7	12,38b
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	10,5	9,7	10,13b
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	11,4	9,6	10,49b
Média	12,48	13,65^{ns}	

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, minúsculas comparadas médias entre tratamentos (controle e sob estresse).

^{ns} Diferenças não significativas para o teste de ANOVA ao nível de significância de 1% ($\alpha=0,01$).

4.2. Conteúdo relativo de água nas folhas

Para a variável conteúdo relativo de água (CRA) nas folhas, não foi observada interação ($p>0,1$) entre os fatores cultivar e intervalos de irrigação. Houve, contudo, diferença ($p<0,1$) entre os cultivares, não constatando o mesmo entre os intervalos de irrigação (Tabela 7). Pelos resultados, nota-se que o cultivar ‘IAC Milênio’ demonstrou queda numérica do valor de CRA no tratamento controle em relação ao tratamento com 4 dias de intervalo de irrigação, e a partir daí os valores mantiveram-se constantes, próximos a 70 %. Por outro lado, o cultivar ‘IAC Imperador’ demonstrou uma tendência constante nos valores da variável até o tratamento com 12 dias de intervalo de irrigação, com queda numérica somente no tratamento com 16 dias sem irrigação.

Tabela 7. Conteúdo relativo de água em folhas (CRA %) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Irrigação	CRA		Média
	cv. ‘IAC Milênio’	cv. ‘IAC Imperador’	
Irrigação diária	76,3	75,6	76,0^{ns}
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	70,3	75,5	72,9
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	69,4	74,7	72,0
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	68,2	76,0	72,1
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	68,8	70,8	69,8
Média	70,6B	74,5A*	

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, as maiúsculas comparam as cultivares.

^{ns} Diferenças não significativas para o teste de ANOVA ao nível de significância de 10% ($\alpha=0,1$).

Fioreze et al. (2011), estudando o desempenho de genótipos de soja submetidos à deficiência hídrica em casa de vegetação, verificaram redução do CRA (%), em comparação ao tratamento mantido sob irrigação para todos os genótipos estudados.

Felisberto (2015), analisando a caracterização morfológica e fisiológica de plantas de soja submetidas ao estresse hídrico, constatou queda significativa da produção do CRA somente aos 12 dias sem irrigação quando comparado ao controle.

Sinclair e Ludlow (1986) sugeriram que, em condições de deficiência hídrica severa, em que os estômatos permanecem fechados na maior parte do dia, os baixos valores de condutância estomática são de grande importância para a manutenção do CRA. Portanto, a sensibilidade dos estômatos à redução da umidade do solo torna-se um comportamento desejável no desenvolvimento de novos genótipos mais tolerantes a cultivos sob deficiência hídrica que apresentem uma rápida retomada à atividade fotossintética após a reidratação.

Segundo Lawn e Likoswe, (2008), a estratégia de tolerância permite às plantas manter a atividade metabólica coma deficiência hídrica e declínio do CRA. Plantas que apresentam esta estratégia de tolerância possuem tecidos que podem tolerar a desidratação, até certo ponto (baixo conteúdo relativo de água crítico) e, frequentemente, demonstram ajuste osmótico.

4.3. Potencial hídrico

Para a variável potencial hídrico (Ψ , -MPa), não foi observada interação ou diferença significativa ($p>0,1$) entre os fatores cultivar e intervalos de irrigação (Figura 3).

Nogueira et al. (1998), estudando o comportamento fisiológico de duas cultivares de amendoim submetidas a diferentes regimes hídricos, verificou queda do potencial hídrico nas plantas sob estresse com suspensão de rega por dez dias. O autor ressalta ainda que essa supressão restringe a transpiração e reduz o potencial hídrico das folhas.

Nascimento et al. (2011) também demonstraram resultados semelhantes ao estudarem a tolerância à deficiência hídrica em genótipos de feijão-caupi. Avaliando vinte genótipos diferentes, todos apresentaram diminuição de seu potencial hídrico quando submetidos ao estresse por deficiência hídrica.

Em contrapartida, Sartori (2015) utilizando o cultivar IAC, verificou diminuição do potencial hídrico quando as plantas foram submetidas a um período de 2 dias sem irrigação, e aumento do potencial com 4 e 6 dias sem irrigação, na fase reprodutiva do feijão (R_5).

Os valores médios de potencial hídrico indicados para os diferentes grupos de planta dependem do tipo de solo e do tipo de vegetação, podendo ser ainda menores devido à adaptação das plantas em relação à deficiência hídrica (LARCHER, 2000). Segundo Boyer (1978), os valores aproximados de potenciais de água letais para algumas espécies vegetais, variam de -1,4 a -6,0 MPa, para o tomateiro e a acácia, respectivamente; já para o feijão comum e para o feijão-caupi esses valores de potencial hídrico foliar são de -1,5 a -2,5 MPa, respectivamente, o que os classifica como plantas sensíveis e moderadamente tolerantes ao déficit de água no solo. Analisando os resultados encontrados no presente estudo, verifica-se que os valores expressos de potencial hídrico de ambas as cultivares estão acima dos valores ditos como letais (-1,5 à -2,5 MPa) para o feijão segundo Boyer (1978). Porém, nenhuma das plantas morreram após terem atingido potenciais hídricos tão baixo. Assim, presume-se que plantas de feijão são tolerantes ao déficit hídrico no solo.

Figura 3. Potencial hídrico de folhas (Ψ , -MPa) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação.

4.4. Trocas gasosas

4.4.1. Condutância estomática

Para a variável condutância estomática (CE, $\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}] \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), não se observou interação significativa ($p > 0,1$) para os fatores cultivar e intervalo de irrigação. Entretanto, verificou-se diferença significativa ($p < 0,01$) entre os intervalos de irrigação e não houve diferença significativa ($p > 0,1$) entre os cultivares (Tabela 8). Nos resultados, é possível constatar que a taxa de condutância estomática foi estatisticamente superior no tratamento com irrigação diária quando comparado ao tratamento com 12 e 16 dias sem irrigação.

Apesar da interação de diversos fatores que atuam sobre os estômatos e, consequentemente, sobre a condutância estomática, fica claro o efeito da deficiência hídrica sobre esse parâmetro, observando que o mesmo pode ser utilizado como indicador de estresse em situações de baixa disponibilidade de água (OLIVEIRA et al., 2005).

Segundo Sperry (2000), a redução do fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera, devido aos baixos potenciais da água no solo, reduz a condutividade hidráulica dos tecidos condutores que, por sua vez, diminuem os fluxos de água para as folhas, com consequente queda na turgidez das células estomáticas, causando fechamento dos estômatos. Este comportamento pode ter ocorrido em resposta a um sinal captado e emitido pelas raízes, e sob as taxas de transpiração demonstradas pelo cultivar. A natureza do sinal emitido é motivo de muitos debates, porém há indicações que o relacionam com a produção, transporte e

redistribuição do ácido abscísico (ZHANG;DAVIS,1987, 1990, *apud* SASSAKI et al., 1999). Essa é uma resposta direta, também em função da diferença entre níveis de vapor d'água entre a folha e o ar, que eleva a transpiração e desencadeia o fechamento estomático (SCHULZE, 1986).

Nascimento et al. (2011), em experimento com vinte genótipos de feijão-caupi sob dois regimes hídricos, observaram redução na condutância estomática das plantas de feijão submetidos a baixos teores de água no solo (75% de esgotamento de água disponível no solo) para todos os genótipos. Oliveira et al. (2005) em experimento com plantas de feijão sob quatro tratamentos de irrigação (definidos em função do nível de deficiência hídrica por ocasião das irrigações – irrigação efetuada quando a evapotranspiração acumulada era de 22 mm, 33 mm, 44 mm e apenas para estabelecimento da cultura) observaram redução na condutância estomática avaliados na mesma época de estágio fenológico das plantas (florescimento).

Tabela 8. Condutância estomática (CE, mmol [H₂O] m².s⁻¹) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Irrigação	CE		Média
	cv. 'IAC Milênio'	cv. 'IAC Imperador'	
Irrigação diária	0,022	0,020	0,021a*
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,016	0,013	0,014ab
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,015	0,015	0,015ab
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,011	0,011	0,011b
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,013	0,009	0,011b
Média	0,015	0,013^{ns}	

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, minúsculas comparam as médias entre tratamentos (controle e sob estresse).

^{ns} Diferenças não significativas para o teste de ANOVA ao nível de significância de 10% ($\alpha=0,1$).

4.4.2. Transpiração

Para a variável transpiração (T, mmol [H₂O] m².s⁻¹), não se observou interação significativa ($p>0,1$) para os fatores cultivar e intervalos de irrigação. Entretanto, verificou-se diferença significativa ($p<0,01$) entre os intervalos de irrigação. Nos resultados é possível constatar que a taxa de transpiração foi estatisticamente superior no tratamento com irrigação diária quando comparado ao tratamento com 12 e 16 dias sem irrigação (Tabela 9).

Mendes et al. (2007), trabalhando com três cultivares de feijão de corda (*Vigna unguiculata* (L.) Walp), sob dois regimes de irrigação (quando as plantas apresentavam características visuais de estresse - murcha das folhas trifoliadas; e a umidade do solo aproximava-se do ponto de murcha permanente, um durante a fase vegetativa e outro durante a reprodutiva), verificaram redução da transpiração em ambos os tratamentos. Esta redução na transpiração durante tais fases evidencia que a planta é capaz de acionar mecanismos de defesa contra a perda de água quando a umidade do solo é reduzida. Ainda, os autores acrescentam que tal mecanismo pode ser prejudicial ao pleno crescimento e desenvolvimento da planta, mas permite garantir a sobrevivência desde que a deficiência hídrica não seja altamente severa e prolongada.

Nogueira et al. (2001) também constataram queda brusca de mais de 80% da transpiração dos tratamentos sob estresse quando comparados com o controle, estudando as alterações fisiológicas de quatro cultivares de amendoim submetidos ao cultivo normal com suspensão da rega durante quinze dias.

Sasaki e Machado (1999), trabalhando com duas espécies de trigo (trigo normal, 'IAC 60', e trigo duro, 'IAC1003') submetidas à falta de irrigação, verificaram queda linear na taxa de transpiração e queda do potencial hídrico conforme os dias de déficit aumentavam.

Tabela 9. Transpiração (T, mmol [H₂O] m⁻².s⁻¹) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Irrigação	T		Média
	cv. 'IAC Milênio'	cv. 'IAC Imperador'	
Irrigação diária	0,83	0,74	0,78a*
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,59	0,47	0,53ab
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,56	0,56	0,56ab
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,44	0,42	0,43b
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,51	0,34	0,42b
Média	0,58	0,51^{ns}	

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, minúsculas comparam as médias entre tratamentos (controle e sob estresse).

^{ns} Diferenças não significativas para o teste de ANOVA ao nível de significância de 10% ($\alpha=0,1$).

4.4.3. Fotossíntese

Para a variável fotossíntese (F , $\mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), não se observou interação significativa ($p>0,1$) entre os fatores cultivar e intervalos de irrigação. Entretanto, verificou-se diferença significativa ($p<0,01$) entre os intervalos de irrigação. (Tabela 10). Nos resultados é possível constatar que a taxa de assimilação líquida de dióxido de carbono atmosférico foi estatisticamente superior no tratamento com irrigação diária quando comparado aos tratamentos com 12 e 16 dias sem irrigação.

Miyashita et al (2004), estudando a resposta de recuperação da condutância estomática, transpiração e fotossíntese no feijoeiro após estresse por deficiência hídrica, verificou queda da fotossíntese a partir do segundo dia sem rega para todas as variáveis, fato que vai ao encontro dos resultados encontrados no presente estudo, onde as variáveis de trocas gasosas apresentaram redução a partir do quarto dia sem irrigação.

Boyer (1970) comparou vários potenciais de água e a taxa de fotossíntese de plantas de milho, soja e girassol, e para as três espécies, a taxa de fotossíntese diminui à medida que o potencial da água na folha diminuía.

Sartori (2015) encontrou redução estatisticamente significativa para fotossíntese com apenas 1 dia sem rega em plantas de feijão avaliados no estágio reprodutivo. Por meio da redução da condutância estomática, a perda de água pelos estômatos bem como a transpiração são diminuídas, e com isso, há restrição à entrada de CO_2 , provocando a redução da fotossíntese (ARAÚJO; DEMICINIS 2009).

Tabela 10. Fotossíntese (F , $\mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos diferentes intervalos de irrigação

Irrigação	F		Média
	cv. ‘IAC Milênio’	cv. ‘IAC Imperador’	
Irrigação diária	5,64	5,23	5,44a*
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	3,52	4,19	3,85ab
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	2,96	3,68	3,32ab
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	2,95	2,70	2,83b
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	3,24	2,65	2,94b
Média	3,66	3,69^{ns}	

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, minúsculas comparamas médias entre tratamentos (controle e sob estresse).

^{ns} Diferenças não significativas para o teste de ANOVA ao nível de significância de 10% ($\alpha=0,1$).

A deficiência hídrica tem efeito em diversos processos fisiológicos das plantas. O estresse geralmente aumenta a resistência difusiva ao vapor de água pelo fechamento dos estômatos, reduzindo a transpiração e consequentemente o suprimento de CO₂ para a fotossíntese, sendo que muitos desses efeitos refletem em mecanismos de adaptação das plantas ao ambiente.

4.5. Etileno

Para a variável etileno (C₂H₄, ppm.kg⁻¹.h⁻¹), foi observada interação significativa ($p < 0,01$) entre os fatores cultivar e intervalos de irrigação (Tabela 11). Os cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ apresentaram queda na produção de etileno já com quatro dias sem irrigação, ainda, para a irrigação diária (controle), o cultivar ‘IAC Imperador’ apresentou aproximadamente oito vezes a produção de etileno superior ao cultivar ‘IAC. Para o cultivar ‘IAC Milênio, o tratamento controle se diferenciou estatisticamente dos demais somente aos 16 dias de intervalo de irrigação, enquanto que para o cultivar ‘IAC Imperador’ essa diferença já foi significativa a partir do tratamento com 4 dias de intervalo de irrigação.

Resultados semelhantes também foram relatados por outros autores. Morgan et al. (1990), buscando entender se a deficiência hídrica promovia a síntese de etileno, verificou médias de produção de etileno menores para o controle comparando com os tratamentos (secagem das folhas ao ar livre com 30 e 45 minutos). A perda de umidade resultante da secagem ao ar livre das folhas aumentou a produção de etileno em média até cinco vezes na primeira hora. Entretanto, para as plantas de feijão intactas (sem análises destrutivas), quando os tratamentos foram impostos pelo cessamento da irrigação, diminuindo assim a disponibilidade de água para absorção pelas raízes, as plantas demonstraram um comportamento oposto à produção do etileno, onde a taxa do hormônio foi superior no controle quando comparado ao tratamento sob deficiência hídrica. Segundo o autor, os dados indicam que as folhas desidratadas reagem de forma diferente à secagem rápida do que as plantas intactas reagem à secagem do solo em relação à produção de etileno.

Narayana et al. (1991), também analisou as duas metodologias utilizadas por Morgan para medir a produção de etileno em plantas de trigo, e encontrou resultados que demonstram claramente que as plantas de trigo intactas com estresse por deficiência hídrica não produzem mais etileno do que as plantas em condições ideais de disponibilidade de água. Além disso, o estresse, de fato, parece diminuir a capacidade de produção de etileno, como demonstrado pelas taxas comparativamente mais baixas de sua produção.

Segundo Sartori (2015), não se observou aumento da produção do hormônio em plantas de feijão em diferentes intervalos de irrigação (2, 4 e 6 dias sem irrigação) tanto na fase vegetativa quanto reprodutiva, quando comparadas as plantas do tratamento controle com irrigação diária. Ainda segundo o autor, esse resultado é contraditório, uma vez que na literatura não existem resultados que apontem uma consistente resposta no que se refere ao real padrão deste hormônio em plantas sob estresse por deficiência hídrica.

De maneira distinta aos resultados deste estudo, Kimmerer e Kozlowski (1981), analisando o etileno, etano, acetaldeído e a produção de etanol em plantas arbóreas sob estresse, encontraram resultados diferentes aos expostos nesse trabalho. À medida que o potencial hídrico da planta diminuía, a produção de etileno aumentava. Também, Apelbaum e Yang (1981) analisando a biossíntese do etileno induzido pela deficiência hídrica em trigo, verificaram aumento da produção de etileno à medida que o déficit hídrico aumentava.

As metodologias utilizadas por cada autor mostram claramente que os resultados são influenciados pela forma de avaliar a taxa de produção de etileno. A metodologia de dessecar a folha ao ar livre para diminuir seu potencial hídrico foliar (por exemplo, e simular uma deficiência hídrica em minutos e/ou até horas), produz altas taxas na produção do hormônio. Em contrapartida, quando a deficiência hídrica é imposta em campo ou em vaso, e a planta é exposta a tal situação, a taxa de produção de etileno decresce de forma considerável, mostrando de forma real e não simulada o comportamento do etileno.

Uma das possíveis explicações para o decréscimo dos teores de etileno em plantas sob estresse por deficiência hídrica é a inibição da produção de ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico, precursor do hormônio) pela produção de ácido abscísico (ABA) (HOFFMAN et al., 1982).

Sharp (2002), em um trabalho sobre o assunto, apontou que o ABA endógeno poderia desempenhar importante função na limitação da produção de etileno. O resultado dessa interação é que o ABA pode manter em vez de inibir a manutenção do crescimento da raiz e da parte aérea de plantas sob estresse.

Spollen et al. (2000), em experimento com plântulas de milho (mutantes) que eram deficientes na produção de ABA, observaram que as mesmas apresentaram altas taxas de produção de etileno quando em estresse por deficiência hídrica, e, portanto possuíam morfologia distinta do sistema radicular. Por outro lado, a aplicação exógena de ABA nas plântulas mutantes restaurava a normalidade das raízes e restringia a produção do etileno.

Tabela 11. Produção de etileno (C_2H_4 , ppm.kg⁻¹.h⁻¹) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Irrigação	Etileno	
	cv. ‘IAC Milênio’	cv. ‘IAC Imperador’
Irrigação diária	1,6aB	12,4aA
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,7abA	1,4bA
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,6abA	0,7bA
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,6abA	0,7bA
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,3bA	0,5bA

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, minúsculas compararam médias entre tratamentos (controle e sob estresse), as maiúsculas comparam as cultivares.

No entanto, na literatura a produção do etileno está relacionada a abscisão foliar e a senescência floral, bem como o amadurecimento de frutos. Qualquer tipo de lesão pode induzir a biossíntese do etileno, assim como o estresse fisiológico provocado por fatores abióticos (inundação, resfriamento, temperatura ou ainda “deficiência hídrica”) (TAIZ; ZEIGER, 2013). Wolfe et al. (1988) demonstraram que a senescência das folhas é induzida pela deficiência hídrica durante o período de enchimento dos grãos e aumenta caso a planta possua um elevado número de grãos por unidade de área foliar. De acordo com Rosenthal et al. (1987) o número de dias entre a emergência e a senescência de uma folha individual não é seriamente alterado quando a deficiência hídrica se desenvolve gradualmente.

4.6. Prolina

Para a variável produção do aminoácido prolina, foi observada interação significativa ($p < 0,05$) entre os fatores cultivar e intervalos de irrigação (Tabela 12). Observa-se pelos resultados que, o aumento do teor do aminoácido ocorreu apenas para o cultivar ‘IAC Imperador’ aos 12 dias sem irrigação, apresentando diferença significativa apenas quando comparado ao tratamento com 4 dias sem irrigação, enquanto que o cultivar ‘IAC Milênio’ não apresentou diferença entre os intervalos de irrigação. Ainda, os cultivares se diferenciaram estatisticamente aos 12 dias de intervalos de irrigação, sendo que o cultivar ‘IAC Imperador’ apresentou maior produção de prolina.

Trabalhando com dois genótipos de milho (‘BR 2121’ e ‘BR 205’) e analisando o metabolismo do nitrogênio associado à deficiência hídrica, Ferreira et al. (2001) verificou aumento deste aminoácido aos 5 dias com intervalo de irrigação para o genótipo ‘BR 2121’,

posterior a este período, sua produção decresceu, mas ainda foi superior ao tratamento controle. Quando analisado o genótipo ‘BR 205’, a produção do aminoácido se manteve a níveis próximos entre os intervalos de irrigação. Segundo o autor, é provável que a ocorrência de períodos repetitivos de seca, ao longo do experimento, tenha favorecido uma adaptação deste genótipo (‘BR 205’) que permitiu certa estabilização na atividade da enzima, cuja atividade não diferiu daquela das plantas controle.

Hendges et al. (2015), também trabalhando com milho em um estudo enzimático e fisiológico desta espécie, verificou redução da taxa de prolina com seis dias de restrição hídrica quando comparado com a taxa de prolina do tratamento controle.

Maia et al. (2007), em contrapartida, verificou aumento do teor de prolina quando impôs deficiência hídrica de 5 dias em duas cultivares de milho. O cultivar ‘Pontinha’ apresentou quase o dobro e o cultivar ‘Dente de cavalo’ quase o triplo do teor de prolina comparando-se ao tratamento controle.

Lima (2008), estudando as respostas fisiológicas e bioquímicas de cultivares de feijão comum e caupi submetidas à deficiência hídrica, verificou aumento de prolina com apenas 4 dias de deficiência hídrica nos tratamentos para as três cultivares analisadas. Segundo Costa et al. (2008), a deficiência hídrica causa diminuição do potencial hídrico foliar. Em contrapartida há o aumento do teor de prolina para que ocorra o ajustamento osmótico e a defesa da planta contra a desidratação.

De acordo com Begg e Turner (1976), *apud* Burle e Rodrigues (1990), o ajustamento osmótico é o mecanismo fisiológico mais importante para capacitar as plantas a tolerar o estresse hídrico. A prolina, um dos solutos envolvidos nesse ajustamento, tem o papel de atuar como agente osmorregulador em muitas espécies cultivadas e seu acúmulo nas folhas está relacionado com a deficiência hídrica (WYN JONCS; GORHAM, 1983).

Tabela 12. Prolina livre (PROL, $\mu\text{mol g}^{-1}$ de matéria fresca) nas folhas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Irrigação	PROL	
	cv. ‘IAC Milênio’	cv. ‘IAC Imperador’
Irrigação diária	0,09 aA	0,10abA
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,11 aA	0,08bA
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,09 aA	0,13abA
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,10 aB	0,16aA
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,08 aA	0,10abA

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, minúsculas comparam as médias entre tratamentos (controle e sob estresse), as maiúsculas comparam as cultivares.

4.7. Massa de matéria seca

Para a variável massa de matéria seca, observa-se que para folhas e raízes, não houve interação ou diferenças significativas ($p>0,1$) entre os fatores cultivar e intervalos de irrigação (Figura 4 e 5). Já para haste, constatou-se diferença significativa ($p<0,01$) para o fator cultivar (Tabela 13).

Figura 4. Massa de matéria seca de folha (MS_f, g.pl⁻¹ de matéria seca) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Figura 5. Massa de matéria seca de raiz (MS_r, g.pl⁻¹ de matéria seca) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Na Tabela 13, observa-se que o cultivar 'IAC Milênio' apresentou massa de matéria seca de haste superior ao cultivar 'IAC Imperador' em todos os tratamentos com intervalos de

irrigação. Ainda, nota-se que os diferentes intervalos de irrigação não resultaram em diferença estatística’.

Segundo, Dourado Neto e Fancelli (2000), a estatura de planta e o hábito de crescimento do feijoeiro exercem papel importante na produção de massa de matéria seca da planta. Neste aspecto, plantas com hábito de crescimento indeterminado tipo III tendem a produzir maior valor de massa de matéria seca do que plantas do tipo I (hábito determinado). Além de possuir guias longas e ramos laterais bem desenvolvidos, continuam emitindo folhas e ramos vegetativos após a iniciação da floração, diferentemente de plantas com hábito de crescimento determinado, que possuem as várias fases de desenvolvimento bem definidas, investindo na produção vegetativa (folhas e hastes) até o início da fase reprodutiva da planta. Pelos resultados apresentados, pode-se constatar então que a diferença entre as massas de matéria seca de haste entre os cultivares ‘IAC Imperador ‘ e ‘IAC Milênio’ a diferença é devida aos seus hábitos de crescimento distintos.

Para Wien et al. (1976), no florescimento, o padrão de distribuição dos assimilados difere um pouco para as cultivares de crescimento determinado e indeterminado, mas de um modo geral, em torno de 80% dos assimilados nas folhas intermediárias permanecem na própria folha e nos tecidos circunvizinhos (pecíolos, flores e vagens pequenas); cerca de 1,3% dos assimilados são translocados para aparte superior da planta, e quase 20% seguem em direção aos órgãos inferiores. Neste estágio, as raízes ainda recebem boa parte destes 20%. Das folhas superiores, os fotoassimilados dirigem-se especialmente para a haste principal e para as raízes.

Tabela 13. Matéria seca de haste (MS_h , g pl^{-1} de matéria seca) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Irrigação	MS_h		Média
	cv. ‘IAC Milênio’	cv. ‘IAC Imperador’	
Irrigação diária	1,1	0,9	1,0^{ns}
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	1,1	0,9	1,0
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	1,0	0,8	1,0
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	1,1	0,9	1,0
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	1,1	0,8	1,0
Média	1,1 A	0,9 B	

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, as maiúsculas comparam as cultivares.

^{ns} Diferenças não significativas para o teste de ANOVA ao nível de significância de 10% ($\alpha=0,1$).

4.8. Componentes de produção

Para as variáveis dos componentes de produção, observa-se que não houve interação ou diferença significativa ($p>0,1$) entre os fatores cultivares e intervalos de irrigação, para número de vagem por planta, e produtividade por planta (Figura 6 e 7). Já para número de grãos por planta, constatou-se diferença significativa ($p<0,01$) para o fator cultivar (Tabela 14). O cultivar ‘IAC Milênio’ demonstrou queda relevante ao longo dos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação, sendo que para o tratamento com 8 dias de intervalo de irrigação o número de grãos por planta diminuiu quase 50 % em comparação com o tratamento controle. Em contrapartida, o cultivar ‘IAC Imperador’ demonstrou valores constantes de seu número de grãos por planta à medida que os dias de intervalo de irrigação aumentavam.

Embora os dados observados neste experimento mostrem que o estresse hídrico não afetou a produtividade, diversos são os trabalhos que mostram o contrário, pois o feijão é considerado uma espécie com pouca tolerância a estresses hídricos severos, sendo que 60% da produção mundial está submetida a este fator limitante, tornando a seca o segundo maior redutor da produtividade, a qual é superada apenas pela ocorrência de doenças (AGUIAR *et al.*, 2014). Assim, a deficiência hídrica nas plantas é tanto maior quanto menor o suprimento de água pelas raízes (GUIMARÃES *et al.*, 2006), tornando-se necessário conhecer a

capacidade de resposta aos níveis de deficiência hídrica, bem como a relação entre consumo de água e produtividade.

A deficiência hídrica nas diferentes fases do ciclo da cultura pode causar redução na produtividade. A fase de pré-florescimento ou início da fase reprodutiva é considerada uma das mais críticas à deficiência de água. Em decorrência de um possível estresse, pode haver a suspensão brusca da emissão de novas folhas nas plantas, com perdas de produtividade de 15 a 30% (DOURADO NETO; FANCELLI, 1997).

A fase da planta mais sensível à deficiência de água é a reprodutiva, sendo altamente vulnerável desde o início da floração até o início da formação das vagens (FAGERIA et al., 1991). A produtividade é mais afetada quando o estresse hídrico ocorre aos 5 a 10 dias antes da antese, podendo haver uma diminuição superior a 50% na produtividade (NORMAN et al., 1995). Esse efeito é causado principalmente pela baixa taxa de polinização e pelo aborto de óvulos, que causam abscisão dos órgãos reprodutivos, resultante do decréscimo na translocação de fotoassimilados das folhas para as flores (KRAMER; BOYER, 1995).

Figura 6. Número de vagem por planta (Nº vagem/pl) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

Neste experimento o estresse hídrico não afetou o número de vagens por planta. Esses resultados diferem dos observados por Stone e Moreira (2001) que verificaram que a resposta do número de vagens por planta e o número de grãos por vagem, mesmo sob estresse

por deficiência hídrica de pequena intensidade na fase vegetativa já induz um reflexo negativo.

Andrade Junior et al. (2002), em experimento com o feijão-caupi ‘BR 14 Mulato’ sob diferentes lâminas de irrigação, verificaram que nas menores e maiores lâminas houve uma queda tanto no número de vagens quanto na produtividade.

Nascimento et al. (2004) ressaltam a importância de se conhecer a resposta da cultura a deficiência hídrica quando se busca produtividade, sendo importante também saber a relação entre o consumo de água e a produtividade.

O suprimento adequado da lâmina de irrigação possibilita à planta manter um fluxo contínuo de água e nutrientes do solo para as folhas, favorecendo os processos de crescimento, floração e frutificação da planta, o que acarretará em aumento da produtividade (COELHO, 2003).

Tabela 14. Número de grãos por planta (Nº grão/pl, grãos.pl⁻¹) de plantas de feijão dos cultivares ‘IAC Imperador’ e ‘IAC Milênio’ nos tratamentos sem irrigação

Irrigação	Nº grão/pl	
	cv. ‘IAC Milênio’	cv. ‘IAC Imperador’
Irrigação diária	3,38 aA	3,12 aA
04 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	3,46 aA	3,45 aA
08 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	1,6 bA	3,51 aA
12 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	2,81 aA	4,35 aA
16 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	2,96 aA	4,08 aA

* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, minúsculas comparam as médias entre tratamentos (controle e sob estresse), as maiúsculas comparam as cultivares.

Figura 7. Produtividade (PROD/pl, g.pl⁻¹) de plantas de feijão dos cultivares 'IAC Imperador' e 'IAC Milênio' nos tratamentos com diferentes intervalos de irrigação

A obtenção de cultivares de feijoeiro com alta produtividade e menor demanda por insumos vem sendo o objetivo de vários estudos. A pesquisa sobre adaptação do feijoeiro à seca envolve estudos sobre os efeitos da falta de água e os mecanismos de adaptação, determinação dos caracteres fisiológicos indicadores de tolerância, desenvolvimento de técnica de seleção de germoplasma e identificação de fontes de tolerância (SINGH, 1995).

5. CONCLUSÃO

A partir do presente estudo, pode-se concluir que:

- i. Houve interação estatisticamente significativa entre os fatores cultivares e intervalos de irrigação para as variáveis etileno, prolina e número de grãos por planta.
- ii. Para as variáveis conteúdo relativo de água nas folhas, etileno, prolina, massa de matéria seca de haste e número de grãos por planta houve diferença estatisticamente significativa entre os cultivares. Já para as variáveis teor de água no substrato, condutância estomática, transpiração e fotossíntese, não houve diferença significativa para este fator.
- iii. Para as variáveis teor de água no substrato, condutância estomática, transpiração, fotossíntese, etileno e prolina, houve diferença estatisticamente significativa entre os diferentes intervalos de irrigação. Já para as variáveis conteúdo relativo de água na folha, massa de matéria seca de haste e número de grãos por planta, não houve diferença significativa para este fator.
- iv. Não houve diferença nem interação estatisticamente significativa entre os fatores cultivares e intervalos de irrigação para as variáveis potencial hídrico, massa de matéria seca de folha e raízes, número de vagens por planta e produtividade por planta.

REFERÊNCIAS

- ABELES, F. B. Ethylene in plant biology. **Academic Press**, 1973, New York.
- ADAMS, D.O., YANG, S.F. Ethylene biosynthesis: identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 76, 1979, 170–174.
- AGUIAR, A.T.E.; GONÇALVES, C.; PATERNIANI, M.E.A.G.Z.; TUCCI, M.L.S.; CASTRO, C.E.F. Instruções agrícolas para as principais culturas econômicas. Boletim número 200. 7ª edição. Instituto Agronômico de Campinas. 2014. p.170-172.
- ANDRADE JUNIOR, A. S.; RODRIGUES, B. H. N., FRIZZONE, J. A. Níveis de irrigação na cultura do feijão caupi. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.6, n.1, p. 17-20, 2002.
- ANGELOCCI, L. R. Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: Introdução ao tratamento biofísico. Piracicaba: ESALQ/USP, 268p, 2002.
- APELBAUM, A., BURGOON, A. C., ANDERSON, J. D., LIEBERMAN, M., BEN-ARIE, R., MATTOO, A. K. Polyamines inhibit biosynthesis of ethylene in higher plant tissue and fruit protoplasts. **Plant Physiology**.68, 453-56, 1981.
- ARAÚJO, S.A.C. & DEMINICIS, B.B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v.7, n.4, p.463-472, 2009.
- BARRS, H. D. AND WEATHERLEY, P. E.A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Australian Journal Biology Science**.15, 413-28, 1962.
- BATES, L. S.; WALDREN, R. P .E.; TEARE, I. D.; Rapid determination of free proline for water stress studies: short communication. **Plant and Soil**, v.39, p.205-207, 1973.

- BEGG, J.E. & TURNER, N.C. Crop water deficits. **Advances in Agronomy.**, 28:161-217, 1976.
- BERGONCI, J.I.; BERGAMASCHI, H.; BERLATO, M.A.; SANTOS, A.O. Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, n.8, p.1531-1540, 2000.
- BOYER, J. S. Water deficits and photosynthesis. In: Kozlowski, T.T. (ed.) **Water deficits and plant growth**. New York: Academic Press, v.4, p.154-191, 1978.
- BRADFORD, K. J ., YANG, S. F. Xylem transport of I -amino-cyclopropane-I -carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. **Plant Physiology**. 65:322-26, 1980.
- BUCHANAN, B. B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. Biochemistry and molecular biology of plants. Rockville: **American Society of Plant Physiologists**, 2000. 1408p.
- BURLE, M.L.; RODRIGUES, G.C. Relações hídricas internas da soja sob déficit hídrico em condições de campo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.25, n.6, p.905-913, 1990.
- CASTRO, P.R.C; VIEIRA, E.L. Ação de bioestimulante na germinação de sementes, vigor das plântulas, crescimento radicular e produtividade de soja. **Revista Brasileira de Sementes**, São Paulo, v.23, n.2, p.2-228, 2001.
- CATO, S.C. Ação de bioestimulante nas culturas do amendoimzeiro, sorgo e trigo e interações hormonais entre auxinas, citocininas e giberelinas. 73f. Tese (Doutorado em Agronomia) Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2006.
- CHAVES, M.M. Effects of water deficits on carbon assimilation, J. Exp. Bot. 42, 1–16, 1991.
- CHIORATO, A.F; CARBONELL, S.A.M; CARVALHO, C.R.L.; BARROS, V.L.N.P; BORGES, W.L.B; TICELLI, M; GALLO, P.B; FINOTO, E.L; SANTOS, N.C.B. IAC Imperador: early maturity “carioca” bean cultivar. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 12, p. 297-300, 2012.

- COELHO, A. M. Fertirrigação em culturas anuais produtoras de grãos. In: Revista Trimestral da Associação Brasileira de Irrigação e Drenagem - ABID. n.58, p. 44-54, 2003.
- COSTA, R. C.L.; LOBATO, A. K. S.; OLIVEIRA NETO, C. F.; MAIA, P. S.P.; ALVES, G. A. R.; LAUGHINGHOUSE, H. D.; Biochemical and physiological responses in two *Vigna unguiculata* (L.) Walp. cultivars under water stress. **Journal of Agronomy**. 7: 98-101, 2008.
- DEBOUCK, D.G. *Phaseolus* germplasm exploration. In: GEPTS, P. (Ed.). **Genetic resources of *Phaseolus* beans**. Dordrecht: Kluwer, p. 3-29, 1986.
- DOURADO NETO, D.; FANCELLI, A. L. Produção de feijão. Guaíba. **Editora Agropecuária**, 385p. 2000.
- EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Embrapa Arroz e Feijão. 2017. Disponível em: <https://www.embrapa.br/arroz-e-feijao>. Acesso em: 15 Fev. 2016
- EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Embrapa Soja. Tecnologias de produção de soja: Região Central do Brasil. 2006. Disponível em: http://www.cnpso.embrapa.br/download/tpsoja_2007.pdf >. Acesso em: 12 de fevereiro 2016.
- FAO. Faostat. Disponível em: <http://faostat.fao.org/> Acesso em: 15 de fevereiro de 2016.
- FELISBERTO, G. Caracterização de respostas morfológicas e fisiológicas de plantas de soja submetidas a estresse hídrico. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. Piracicaba, 2015.
- FERREIRA, V. M.; MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M.; OLIVEIRA, L. E. M. de; PURCINO, A. A. C.; Metabolismo do nitrogênio associado à deficiência hídrica e sua recuperação em genótipos de milho. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 32, n. 1, p. 13-17, 2002.

- FIGUEIRE, S. L.; PIVETTA, L. G.; FANO, A.; MACGADO, F. R.; GUIMARÃES, V.F. Comportamento de genótipos de soja submetidos a déficit hídrico intenso em casa de vegetação. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 58, n.3, p. 342-349, maio/jun. 2011.
- GEPTS, P; D. DEBOUCK. Origin, domestication and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: VAN SCHOONHOVEN, A.; VOYSEST, O. (Ed.), **Common bean: Research for crop improvement**. Cali: CIAT, p. 7-53, 1991.
- GUIMARÃES G. M.; STONE, L. F.; BRUNINI, O. Adaptação do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) à seca. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 10, n. 1, p. 70-75, 2006.
- HENDGES, F. B.; RAMBO, C. R.; ALCASSA, L. P.; LIEBL, J.; VENDRUSCOLO, E. C. G.; COSTA, A. C. T.; Avaliação enzimática e fisiológica de plântulas de milho submetidas à seca. **Revista Brasileira de Energias Renováveis**, v. 4, n. 2, p.52-63, 2015.
- HOFFMANN, N. E.; YANG, S. F.; MCKEON, T. Identification of 1-(malonylamino) cyclopropane-1-carboxylic acid as a major conjugate of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor in higher plants. **Biochem Biophys Res Commun** **104**, p. 765-770, 1982.
- HSAIO, T. C. Plant responses to water stress. **Annual Review of Plant Physiology**, v.24 p.519-70, 1973.
- IAC. Instituto Agronômico de Campinas. Disponível em: <http://www.iac.sp.gov.br/areasdepesquisa/graos/feijao.php>. Acesso em: 18 Nov. 2017.
- KRAMER, P.J. & BOYER, J.S. Water relations of plants and soils. San Diego, Academic Press, 1995. 495p.
- LACERDA, C. F. Relações solo-água-planta em ambientes naturais e agrícolas do nordeste brasileiro. PARTE, I. UFRP, 2007.
- LARCHER, W. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: ed. Rima Artes e Textos, 531p, 2000.

- LAWN, R. J.; LIKOSWE, A. A. Genotypic differences in leaf area maintenance contribute to differences in recovery from water stress in soybean. **Australian Journal of Agricultural Research**, 59:1075-1085, 2008.
- LIMA, A.A.F. Respostas fisiológicas de cultivares de feijão [*Phaseolus vulgaris* L. e *Vigna unguiculata* (L.) Walph.] submetidas à deficiência hídrica: uma alternativa para a agricultura familiar do semi-árido sergipano. 2008. 130 f. Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento e Meio Ambiente) - Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, 2008.
- MAIA, P. S. P.; OLIVEIRA NETO, C. F.; CASTRO, D.S.; LOBATO, A. K. S.; SANTOS, P. C. M.; COSTA, R. C. L. Conteúdo relativo de água, teor de prolina e carboidratos solúveis totais em folhas de duas cultivares de milho submetidas a estresse hídrico. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, supl. 2, 918-920, 2007.
- MÃÑAS, F. M. S. O.; VALERO, J. A. Agronomía del riego. Mundi-Prensa: Ediciones Madrid, 732 p, 1993.
- MAPA. Ministério da Agricultura e Abastecimento. Perfil do feijão no Brasil. Disponível em: <http://www.agricultura.gov.br/vegetal/culturas/feijao/saiba-mais> Acesso em: 10 Fev. 2016.
- Mc MICHAEL, B.L.; JORDAN, W. R.; POWELL, R. D. An effect of water stress on ethylene production by intact cotton petioles. **Plant Physiol** 49: 658-650, 1972.
- MENDES, R.M.S.; TÁVORA, F.J.A.F.; PITOMBEIRA, J.B.; NOGUEIRA, R.J.M.C. Relações fonte-dreno em feijão-de-corda submetido à deficiência hídrica. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v.38, n.1, p.95-103, 2007.
- MIYASHITA, K.; TANAKAMARU, S.; MAITANI, T.; KIMURA, K.; Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, 53: 205–214, 2005.

- MORGAN, P.W; HE, C.J; DEGREEF, J.A; DEPROFT, M.P. Does water deficit stress promote ethylene synthesis by intact plants. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 94, p. 1616-1624, 1990.
- MORGAN, P.W.; M.C. DREW. Ethylene and plant responses to stress. **Physiologia Plantarum** v.100, n.3, p.620-630, 1997.
- NARAYANA, I; LALONDE, S; SAINI, H.S. Water-stress-induced ethylene production in wheat - a fact or artifact. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 96, p. 406-410, 1991.
- NASCIMENTO, J.T.; PEDROSA, M.B.; TAVARES SOBRINHO, J. Efeito da variação de níveis de água disponível no solo sobre o crescimento e produção de feijão caupi, vagens e grãos verdes. **Horticultura Brasileira**, v.22, n.2, p.174-177, 2004.
- NASCIMENTO, S. P. D.; BASTOS, E. A.; ARAÚJO, E. C.; FREIRE FILHO, F. R.; SILVA, E. M. D. Tolerance to water déficit of cowpea genotypes. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.15, n.8, p.853-860, 2011.
- NÓBREGA, J. Q., RAO, T. V., BELTRÃO, N. E. D. M., & FILHO, J. F. Quatro níveis de umidade do solo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.5, n.3, p. 437-443, 2001.
- NOGUEIRA, O.L. Cultura de feijão caupi no Estado do Amazonas. Manaus. Embrapa–UEPAE Manaus, 2001. (EMBRAPA-UEPAE Manaus. Circular técnica, 4).
- NOGUEIRA, R. J. M. C.; SANTOS, R. C.; BEZERRA NETO, E.; SANTOS, V. F. Comportamento fisiológico de dois cultivares de amendoim submetidos a diferentes regimes hídricos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.33, n.12, p.1963-1969, 1998.
- NORMAN, M.J.T.; PEARSON, C.J.; SEARLE, P.G.E. **The ecology of tropical foodcrops**. 2.ed. Cambridge, Grã-Bretanha: University Press, 1995. 430p.
- OLIVEIRA, A. D.; FERNANDES, E. J.; RODRIGUES, T. J. D. Condutância estomática como indicador de estresse hídrico em feijão. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, p. 86-95, 2005.

- OLIVEIRA, R. F. de. Efeito fisiológico do F500 na planta de soja e milho. **Atualidades Agrícolas BASF**, São Paulo, p. 9-11, 2005.
- OREN, R.; SPERRY, J.S.; KATUL, G.G.; PATAKI, D.E.; EWERS, B.E.; PHILLIPS, N.; SCHAFER, K.V.R. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell and Environment**, v.22, n.12, p.1515-1526, 1999.
- PAIVA, A. S.; FERNANDES, E. J.; RODRIGUES, T. J. D.; TURCO, J. E. P. Condutância estomática em folhas de feijoeiro submetido a diferentes regimes de irrigação. **Engenharia Agrícola**, v.25, p.161-169, 2005.
- POSSE, Sheila Cristina Prucoli; RIVA-SOUZA E. M.; SILVA G. M.; FASOLO L. M.; SILVA, M. B.; ROCHA, M. A. M.; **Informações Técnicas para o cultivo do feijoeiro comum na região central-brasileira: 2009-2011/coordenação: Sheila Cristina Prucoli Posse... [et. al].** Vitoria, ES: Incaper, 245p (Incaper documentos, 191), 2010.
- RIBEIRO, R.V; SANTOS, M.G; SOUZA, G.M; MACHADO, E.D; OLIVEIRA, R.F; ANGELOCCI, L.R; PIMENTEL, C. Environmental effects on photosynthetic capacity of bean genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 39, p. 615-623, 2004.
- ROSENTHAL, W.D.; ARKIN, G.F.; SHOUSE, P.L. et al. Water deficit effects on transpiration and leaf growth. **Agronomy Journal**, Madison, v.79, p.1019-1026, 1987.
- SARTORI, F. F. Caracterização fisiológica e hormonal de plantas de feijão (cv. IAC Imperador) submetidas à deficiência hídrica. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2015.
- SASSAKI, R. M.; MACHADO, E. C.; Trocas gasosas e condutância estomática em duas espécies de trigo em diferentes teores de água no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.34, p.1571-1579, 1999.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; HEMMINGSEN, E. A.; BRADSTREET, E. D. Sappressure in vascular plants. *Science*, v.148, p.339-346, 1965.

SCHULZE, E.D. Whole-plant responses to drought. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.13, p.127-141, 1986.

SEVERINO, L. S.; CARDOSO, G. D.; VALE, L. S. do; SATOS, J. W. dos. Método para determinação da área foliar da mamoneira. *Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas*, v.8, p.753-762, 2004.

SHARP, R.E. Interaction with ethylene: changing views on the role of abscisic acid in root and shoot growth responses to water stress. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 25, p. 211-222, 2002.

SILVA, E.C.; NOGUEIRA, R.J.M.C.; NETO, A.D.A.; BRITO, J.Z.; CABRAL, E.L. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, v.59, n.2, p.201-205, 2004.

SIMIDU, Helena Masumiet al. Efeito do adubo verde época de semeadura sobre a produtividade do feijão, em plantio direto em região de cerrado-DOI: 10.4025/actasciagron. v32i2. 2061. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 32, n. 2, p. 309-315, 2010.

SINCLAIR, T. R.; LUDLOW, M. M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.13, p.329-341, 1986.

SINGH, S.P. Selection for water-stress tolerance in interracial populations of common bean. **Crop Science**, Madison, v.35, p.118-124, 1995.

SOARES, A. G. Consumo e qualidade nutritiva. In: Reunião Nacional de Pesquisa de Feijão, 5, Goiânia. Anais. Goiânia: UFGO, v. 2, p. 73-79, 1996.

- SPERRY, J.S. Hydraulic constraints on plant gas exchange. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.104, n.1 p.13-23, 2000.
- SPOLEN, W.G; LENOBLE, M.E; SAMUELS, T.D; BERNSTEIN, N; SHARP, R.E. Absciscic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 122, p. 967-976, 2000.
- STONE, L. F.; MOREIRA, J. A. A. Resposta do feijoeiro ao nitrogênio em cobertura, sob diferentes lâminas de irrigação e preparos do solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, vol. 36, n.3, p. 473-481, 2001.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. Ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918p.
- THOLEN, D; PONS, T.L; VOESENEK, L.A.C.J; POORTER, H. The role of ethylene perception in the control of photosynthesis. **Plant Signaling Behavior**, Philadelphia, v. 3, p. 1, 2008.
- VAVILOV, N.I. Linnaeus species as a system. **Bulletin Applied Botanic Genetic**, v.26, n.3, p. 109-134, 1931.
- WIEN, H. C.; ALTSCHULER, S. L.; OZBUN, J. L.; WALLACE, D. H. 14C-assimilate distribution in *Phaseolus vulgaris* L. during the reproductive period. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 101, n. 5, p. 510-513, 1976.
- WOLFE, D.W.; HENDERSON, D.W.; HSIAO, T.C. et al. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize: I. Leaf area duration, nitrogen distribution, and yield. **Agronomy Journal**, Madison, v.80, p.859-864, 1988.
- WRIGHT, S.T.C. The relationship between leaf water potential and the levels of absciscic acid and ethylene in excised wheat leaves. **Planta**, Berlim, v. 134, p. 6, 1977.
- WYN JONES, R.G.; GORHAM, J. Osmoregulation. **In**: LANCE, D.L.; NOBEEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. Encyclopedia of plant physiology: physiological plant

ecology. III-Response to chemical and biological environment. Springer-Verlag, Berlin: p.35-58, 1983.

XU, C.C.; Z. QI. Effect of drought on lipoxygenase activity, ethylene and ethane formation in leaves of soybean plants. **Acta Botanica Sinica**, v.35, p.31-37, 1993.

YANG, S.F; ADAMS, C.; LIZADA, Y. Yu.; BRADFORD, K. J.; CAMERON, A. C.; HOFFMA, N. E. Mechanism and regulation of ethylene biosynthesis. In F Skoog, ed, Proceedings of 10th International Conference on Plant Growth Substances, Springer-Verlag, New York. P.219-229, 1980.

YOKOYAMA, L.P.; STONE, L.F. Aspectos conjunturais da cultura. In: (Ed.). Cultura do feijoeiro no Brasil: características da produção. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão. p.75, 2000.

YU, Y.B.; ADAMS, YANG, S.F. Regulation of auxin-induced ethylene production in mung bean hypocotyls: role of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Plant Physiol*, v.63, p.589-590, 1979.

YU, Y. B.; YANG, S. F. Biosynthesis of wound ethylene. *Plant Physiol*, v.66, p.281-285, 1980.

ZHANG, J.; DAVIS, W.J. Change in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.13, n.3, p.277-285, 1990.

ZHANG, J.; DAVIS, W.J. Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from root to leaves. **Journal of Experimental Botany**, London, v.38, n.197, p.2015-2023, 1987.

ZIMMERMANN, M.J.O.; ARAUJO, R.S.; RAVA, C. A.; STONE, L. F.; Aspectos socioeconômicos da cultura. In: VIEIRA, C.; JÚNIOR, T. J. P.; ARAUJO, A. B.R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; (Ed.). **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: Potafos, p.139-168, 1996.