

UFRRJ
INSTITUTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

DISSERTAÇÃO

Respostas do Feijoeiro comum ao déficit hídrico

David Cabral Macedo

2016



UFRRJ

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA**

RESPOSTAS DO FEIJOEIRO COMUM AO DÉFICIT HÍDRICO

DAVID CABRAL MACEDO

Sob a Orientação do Professor
Carlos Pimentel

e Co-orientação do Professor
Leonardo Oliveira Medici

Dissertação submetida como Requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Área de Concentração em Fisiologia da Produção.

Seropédica, RJ
Março, 2016

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

**Ficha catalográfica elaborada
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)**

M141r Macedo, David, 1988-

Respostas do feijoeiro comum ao déficit hídrico /
David Macedo. - 2016.

37 f.

Orientador: Carlos Pimentel.

Coorientador: Leonardo Medici.

Dissertação (Mestrado). -- Universidade Federal
Rural do Rio de Janeiro, Fitotecnia, 2016.

1. Fluorescência da clorofila a. 2. Seca. 3.
Fotoinibição. 4. Proteína. 5. Amido. I. Pimentel,
Carlos, 1955-, orient. II. Medici, Leonardo, 67-,
coorient. III Universidade Federal Rural do Rio de
Janeiro. Fitotecnia. IV. Título.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

DAVID CABRAL MACEDO

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, área de Concentração em Fisiologia da Produção.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM: 01/ 03/ 2016

Carlos Pimentel (Dr.) UFRRJ
(Orientador)

Camila Ferreira de Pinho (Dra.) UFRRJ

Jean Luiz Simões de Araujo (Dr.) EMBRAPA CNPAB

DEDICATÓRIA

Ao povo brasileiro, dedico.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais que fizeram de todo o possível por minha educação.

Ao orientador Carlos Pimentel pelas valiosas dicas profissionais, ensinamentos e orientação durante todo o período de construção do trabalho.

Ao co-orientador Leonardo Oliveira Medici por todo o suporte durante a produção do trabalho.

A Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro UFRRJ, especialmente ao Departamento de Fitotecnia, pela oportunidade concedida para a realização do Curso de Mestrado.

A CAPES, pela concessão de bolsa de estudo para realização do Mestrado.

Aos companheiros de laboratório Rodrigo Luiz Neves Barros e Gepatrik Rodrigues Lima pela amizade e ajuda na condução dos experimentos.

Ao técnico do laboratório Marcos pela condução das análises laboratoriais.

Aos professores do Curso de Pós-graduação em Fitotecnia, pelos ensinamentos.

Aos funcionários do campo que participaram diretamente na produção de valor desse trabalho.

“Ela virá, a revolução conquistará a todos o direito não somente ao pão, mas, também, à
poesia”

Leon Trotsky

RESUMO

MACEDO, David Cabral. **Respostas do feijoeiro comum ao déficit hídrico**. 2016. 37 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia, Fitotecnia). Instituto de Agronomia, Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica - RJ, 2016.

Este trabalho teve como objetivo avaliar o efeito do déficit hídrico em dois cultivares de feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.). Para isso, foi realizado um experimento em casa de vegetação, com os cultivares Ouro negro e Diplomata, no setor de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Os dois cultivares foram submetidos a oito dias de seca e quatro dias de reidratação em um delineamento inteiramente casualizado. Os resultados demonstram que o cultivar Diplomata tem uma melhor performance sob condições de déficit hídrico, apresentando valores de potencial de água de base da folha (Ψ_a) maiores que o Ouro negro, nos últimos dias de estresse. A análise da fluorescência da clorofila *a* demonstrou variação estatisticamente significativa entre os cultivares, com o cultivar Diplomata apresentando valores mais altos na maioria das variáveis analisadas, como: o rendimento quântico efetivo máximo do FS II (F_v/F_m), o rendimento quântico efetivo do FS II ($\Delta F/F'_m$) e valores mais baixos no quenching não fotoquímico (NPQ). Sobre a fotoinibição, o genótipo Diplomata demonstrou diferença significativa com valores mais baixos no sétimo dia de estresse e no segundo dia de reidratação, indicando uma maior reversão dos danos fotoinibitórios no decorrer do dia. A respeito dos teores de amido, o cultivar Ouro negro apresentou valores significativamente mais altos antes do estresse (AE), mas não houve diferença significativa entre os genótipos, durante o estresse (DE) e na reidratação (R). Já em relação aos teores de proteínas solúveis em folhas, o cultivar Diplomata demonstrou manter valores significativamente maiores (AE) e (R). Em relação às variáveis de potencial de fixação biológica de nitrogênio (PFBN), o cultivar Diplomata também apresentou um maior número de nódulos e maior massa de nódulos (AE) e (DE), assim como nas variáveis morfológicas, apesar do cultivar Ouro negro apresentar uma maior massa seca de raiz (MSR) (DE) e na (R), o cultivar Diplomata apresentou uma maior massa seca foliar (MSF) na (R). Quanto aos componentes de produção, o cultivar Diplomata apresentou uma maior massa de grãos/planta, sob estresse, quando comparado com o cultivar Ouro negro. Esses resultados indicam uma maior adaptação à seca do cultivar Diplomata quando comparado ao Ouro negro.

Palavras-chave: Fluorescência da clorofila *a*, seca, fotoinibição.

ABSTRACT

MACEDO, David Cabral. **Answers the common bean to drought.** 2016. 37 p. Thesis (Master Science in Plant Science). Institute of Agronomy, Department of Plant Science, Federal Rural University of Rio de Janeiro, Seropédica - RJ, 2016.

The aim of this work was evaluate the effect of water deficit on two common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars. For that, an experiment was carried out in greenhouse, with Ouro Negro and Diplomata cultivars, on Plant Science sector of Federal Rural University of Rio de Janeiro. The two cultivars were submitted to eight days of drought and four days of rehydration in a completely randomized design. The results show that the cultivar Diplomata has a better performance under water deficit conditions, presenting leaf base water potential values (Ψ_a) higher than the black gold in the last days of stress. Analysis of the fluorescence of chlorophyll *a* demonstrated statistically significant variation between cultivars, with the cultivar Diplomata presenting higher values for most of the parameters analyzed, such as F_v/F_m , $\Delta F/F'_m$ and lower values of the NPQ variable. About photoinhibition, the diplomat genotype showed a significant difference with lower values on the seventh day of stress and on the second day of rehydration, indicating a higher reversal of damage from photoinhibition throughout the day. Regarding the content of starch, the cultivar Ouro negro showed high values before stress (AE), but there was no significant difference among both cultivars during (DE) and in rehydration (R). In relation to the protein content, the cultivar Diplomata showed significantly higher values (AE) and in (R). Also, for the potential of biological nitrogen fixation (PFBN), the cultivar Diplomata showed a significantly higher number of nodules and nodules mass (AE) and (DE), as for the morphologic parameters, the Ouro negro showed higher root dry weight (MSR) at the (R), but Diplomata had a higher leaf dry weight (MSF) at the (R) too. For the yield components of the cultivar Diplomata had a significantly higher grain mass/plant under stress compared to the cultivar Ouro negro. Therefore, these results indicate a better adaptation to drought cultivar Diplomata.

Key-words: Drought, photoinhibition, *Phaseolus vulgaris* L.

LISTA DE ABREVIACOES E SMBOLOS

DPV	Dficit de presso de vapor
DFFF	Densidade do fluxo de ftons fotossintticos
FBN	Fixao biolgica de nitrognio
PFBN	Potencial de fixao biolgica de nitrognio
DAS	Dias aps a sementeira
A	Assimilao lquida de CO ₂
C _i	Concentrao interna de CO ₂
Ψ _a	Potencial de gua de base na folha
g _s	Condutncia estomtica
FS II	Fotossistema dois
FS I	Fotossistema um
λ	Comprimento de onda
F ₀	Fluorescncia inicial
F _m	Fluorescncia mxima
F _v /F _m	Rendimento quntico mximo do FS II
ΔF/F' _m	Rendimento quntico efetivo do FS II
ETR	Taxa de transporte de eltrons
NPQ	Dissipao no-fotoqumica (quenching no-fotoqumico)
q _p	Dissipao fotoqumica (quenching fotoqumico)
q _n	Dissipao no-fotoqumica (quenching no-fotoqumico)
RuBP	Ribulose 1,5-bifosfato
NADPH	Nicotinamida adeninina dinucleotdio fosfato
ATP	Trifosfato de adenosina
MSR	Massa seca de raiz
MSPA	Massa seca de parte area
MSC	Massa seca de caule
AF	rea foliar

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Teores de amido e de proteínas solúveis em folhas de dois genótipos de feijoeiro comum, submetidos à oito dias de desidratação e três dias de reidratação. 24
- Tabela 2.** Potencial de fixação biológica de nitrogênio (PFBN) de dois genótipos de feijoeiro, antes, durante e após o déficit hídrico. 25
- Tabela 3.** Variáveis morfológicas de dois genótipos de feijoeiro: massa seca de raiz (MSR), massa seca de caule (MSC), massa seca de folha (MSF) e área foliar (AF) antes, durante e após o déficit hídrico. 25
- Tabela 4.** Número de vagens/planta, de grãos/planta, de grãos/vagem e massa de grãos/planta de dois cultivares de feijoeiro comum submetidos ao déficit hídrico e irrigado continuamente. 26

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Curso diário da temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$) e do déficit de pressão vapor (KPa) durante o experimento de estresse severo por seca de plantas de feijão comum (Ouro negro e Diplomata) 10
- Figura 2** - Valores diurnos do potencial de água de base na folha (Ψ_a) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação 12
- Figura 3** - Valores do rendimento quântico máximo (F_v/F_m) às 5 horas (a) e às 19 horas (b) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação 15
- Figura 4** - Valores do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F'm$) às 10 horas (a), às 13 horas (b) e às 16 horas (c) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação 17
- Figura 5** - Valores da taxa de transporte de elétrons (ETR) às 10 horas (a), às 13 horas (b) e às 16 horas (c) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação 19
- Figura 6** - Valores do quenching não-fotoquímico (NPQ) às 10 horas (a), às 13 horas (b) e às 16 horas (c) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação 21
- Figura 7** - Valores de F_v/F_m (noite) – F_v/F_m (manhã) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação 22
- Figura 8** - Valores de F_v/F_m (manhã) – F_v/F_m (noite do dia anterior) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação 23

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	1
1.2 Objetivos	2
1.3 Hipóteses	2
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	3
2.1 A Cultura do Feijoeiro comum	3
2.2 O que é seca?	4
2.3 Resposta do feijão comum ao déficit hídrico	4
2.3.1 Mecanismos fisiológicos de adaptação à seca	6
2.4 Uso da análise da emissão de fluorescência da clorofila <i>a</i> para avaliação das respostas fisiológicas do feijão comum à seca	7
2.5 Teores de amido e proteínas solúveis sob deficiência hídrica	8
3 MATERIAL E MÉTODOS	9
3.1 Caracterização da área experimental e do clima	9
3.2 Material vegetal e condições de crescimento	9
3.3 Avaliação do status hídrico	10
3.4 Análise da fluorescência da clorofila <i>a</i>	10
3.5 Teores de amido e proteínas solúveis da folha	11
3.6 Potencial de fixação biológica de nitrogênio	11
3.7 Componentes de produção	11
3.8 Análise estatística	12
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	13
4.1 Potencial de água	13
4.2 Fluorescência da clorofila <i>a</i>	14
4.2.1 Respostas das variáveis de fluorescência da clorofila <i>a</i> ao déficit hídrico	14
4.2.2 Resposta do feijoeiro comum à deficiência hídrica associada à fotoinibição	22
4.2.3 Deficiência hídrica e capacidade de recuperação da fotoinibição nas plantas	23
4.3 Teores de amido e proteínas solúveis em folhas	24
4.4 Potencial de fixação biológica de nitrogênio, massa seca e área foliar das plantas	24
5 CONCLUSÕES	28
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29

1 INTRODUÇÃO

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa de grão de extrema importância na dieta humana, pois é uma boa fonte de proteínas, carboidratos e minerais (BROUGHTON et al., 2003), rico em aminoácido essencial lisina, porém pobre nos aminoácidos sulfurados metionina e cisteína, sendo estes essenciais ao homem (BORÉM; CARNEIRO, 2006). Todavia, é a principal fonte de proteínas para as populações de baixa renda, como as da América Latina e também do Sul e Oeste do continente africano (CARDOSO; HUNGRIA; ANDRADE, 2012). Devido ao fato de ser uma leguminosa e ter a capacidade de fixar nitrogênio biologicamente, também é muito útil na melhoria da fertilidade do solo (ASFAW, 2011). Nesse contexto, o Brasil é um dos maiores produtores ao lado da Índia e maior consumidor do feijão comum do mundo (EMBRAPA, 2013) e, além da importância na dieta do brasileiro, o feijão comum tem grande valor econômico-social, em razão da mão de obra empregada durante o ciclo da cultura, podendo ser cultivado em pequenas e grandes áreas. Segundo o levantamento feito pela CONAB (2015), no Brasil foi plantado cerca de 2,977 milhões de ha de feijão, na safra 2014/15, com produtividade média de 1.312 kg.ha⁻¹ e previsão de 6.059.000 ha de área plantada, em 2016, incluindo a 1^a, 2^a e 3^a safras, e com provável produtividade de 1.677 kg.ha⁻¹ neste ano.

O feijão comum é responsável pelo consumo de 15% do total de calorias e 36% de proteína diárias totais, em partes da África e Américas (SCHMUTZ et al., 2014). No mundo, existe cerca de dez conjuntos de genes de feijão comum, dentre eles seis pertencem ao centro de domesticação na América Central e quatro aos Centros de domesticação da América do Sul, sendo que a maioria dos genótipos brasileiros é originária da América Central (SINGH, 1989). Dentre as diferentes espécies de feijão, o feijão comum é a mais cultivada nessas áreas, representando 90% de todo o feijão produzido nas Américas (GRAHAM; RANALLI, 1997). Contudo, cerca de 60% de todo o feijão produzido na zona tropical sofre com a falta d'água em alguma etapa do desenvolvimento, podendo ser esse estresse terminal ou intermitente, causando uma redução de produtividade de até 50%, sobretudo quando a seca ocorre no estágio reprodutivo (BEEBE et al., 2008). Assim sendo, o feijão comum é considerado uma espécie sensível à seca, sendo esse estresse causador de várias modificações de ordem bioquímicas e morfológicas e, por isto, a adaptação a seca é considerada um caráter multigênico (PIMENTEL, 2006), envolvendo mecanismos que funcionam isoladamente ou combinados. Por isso a dificuldade de haver uma única modificação genética que possibilite a obtenção de bons resultados para a adaptação à seca, com boa produtividade (RABELLO et al., 2008). Além disso, a alta variabilidade da produtividade da cultura, pode ser um fator limitante para o seu desenvolvimento econômico (ALKAMA; OUNANE; DREVON, 2012).

A utilização de variáveis fisiológicas para a identificação de genótipos mais tolerantes à seca tem grande importância na busca de genótipos, que promovam uma mitigação dos efeitos negativos da seca sobre o rendimento dessa leguminosa de grande importância mundial (ASFAW, 2011). Isto porque os estresses abióticos são os principais responsáveis pela diminuição do rendimento das culturas agrícolas no mundo, podendo levar à uma redução de mais de 50% (BRAY et al., 2000), sendo ainda mais agravada pelo crescimento populacional e conseqüentemente aumento da demanda por alimentos, sobretudo em países em desenvolvimento (FAO, 2012). Desta forma, a seca é uma das grandes preocupações atuais e dos próximos anos, pois provocará grandes perturbações sociais e até fome (PASSIOURA, 2007).

1.2 Objetivos

Buscar variáveis fisiológicas, que possam ser indicadoras de maior tolerância à seca.

Comparar as respostas fisiológicas de dois genótipos de feijoeiro comum, do tipo preto, sob seca: o Ouro negro, que é cultivado aqui no Estado do Rio de Janeiro, e o Diplomata, novo cultivar lançado pelo IAC.

1.3 Hipóteses

O cultivar Diplomata pode ter uma maior tolerância à seca devido à maior tolerância à altas temperaturas, como já visto na literatura.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 A cultura do Feijoeiro comum

Acredita-se que o feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) foi uma das primeiras plantas cultivadas nas Américas, sendo domesticado a cerca de 5000 anos a.C., no México e a cerca de 3000 a.C. no Peru, sendo uma cultura explorada a muito tempo pelo homem, se comparada com a domesticação do milho (GEPTS; DEBOUCK, 1991). Dentro do gênero *Phaseolus* existem aproximadamente 55 espécies e todas são diploides ($2n = 22$), dentre as quais apenas cinco são cultivadas: o feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris*); o feijão de fava (*P. lunatus*); o feijão Ayocote (*P. coccineus*); o feijão tepari (*P. acutifolius*); e o (*P. Polyanthus*) (ZIMMERMANN; TEIXEIRA, 1996).

Segundo Borém e Carneiro (2006), no Brasil, a maioria dos cultivares apresentam teores de 20 a 25% de proteína. Em relação ao hábito de crescimento do feijão comum, existem quatro tipos, sendo três deles indeterminados (possuindo um caule principal com meristema apical, na fase vegetativa, o que permite um crescimento contínuo), com o desenvolvimento das inflorescências nas axilas das folhas, ou seja, a partir do ponto de inserção de uma folha ou ramo na haste principal ou secundária de uma planta (inflorescência axilar), com a floração se iniciando da base para o ápice da planta. O quarto tipo é de crescimento determinado (quando o caule principal termina em uma inflorescência terminal, possuindo um número limitado de nós e com a floração iniciando-se do ápice para a base da planta. A reprodução do feijão comum ocorre por autofecundação, devido ao mecanismo de cleistogamia (quando a polinização e a fecundação ocorrem antes da abertura floral), havendo apenas 5% de fecundação cruzada (CIAT, 1974).

As leguminosas de grão, como o feijão comum, têm uma importância tanto alimentar quanto histórica, já que foram cultivadas no antigo Egito e na Grécia, onde eram consideradas o símbolo da vida gastronômica e utilizadas até como pagamento de apostas. Foram encontradas referências às leguminosas de grão na Idade do Bronze, na Suíça, e entre os hebraicos, cerca de 1.000 a.C. Em relação ao feijão comum, os grandes navegadores ajudaram a difundir o uso e o cultivo de feijão comum para as mais remotas regiões do planeta. Outra explicação para expansão desse cereal no planeta, é em grande parte resultado das guerras mundiais, visto que o feijão comum era parte fundamental da dieta dos soldados (EMBRAPA, 2008).

O feijão comum é produzido por diversos tipos de produtores, em diversas regiões do país, com a utilização de diferentes tecnologias. Dentre estes produtores, a agricultura familiar é considerada a grande responsável pela produção de feijão no país (EMBRAPA, 2013). Entretanto, é importante que se atente ao hábito de consumo, uma vez que consumidor é regionalmente exigente quanto à cor e o tipo de grão, além da qualidade culinária, sendo que no território nacional, o consumo de grãos tipo carioca é cerca de 70% do, 20% de grãos do tipo preto e 10% de outros tipos de grãos, produzidos, principalmente, nos Estados das regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste (DEL; MELO, 2005).

Sendo assim, o feijoeiro comum é plantado em três safras, ao longo do ano, dependendo das condições climáticas da região. Desta forma, pode-se ter o "plantio das águas", que vai de setembro a novembro; o "plantio da seca", indo de fevereiro a maio; e o plantio de outono-inverno ou conhecido como "terceira época", feito de maio a agosto. Tendo, nesta terceira época, a necessidade de um sistema irrigado, e sendo viável apenas em regiões de inverno ameno (PORTES, 1996). Para o crescimento e desenvolvimento do feijoeiro, são requeridos de 200 a 400 mm de chuva ou umidade residual do solo comparável. Entretanto, estima-se que até 73% da produção total da América Latina ocorra sob microclimas que tem de moderados à severos déficits hídricos durante o cultivo (BROUGHTON et al., 2003).

2.2 O que é seca?

O termo “seca” tem diferentes significados, podendo variar de acordo com o ponto de vista. Para os geógrafos e economistas, a seca pode ser definida como um evento natural do clima, que afeta todas as regiões do planeta, sendo considerada um perigo natural, de início lento, que produz um complexo de impactos que refletem em muitos setores da economia (WILHITE; SVOBODA; HAYES, 2007). Do ponto de vista meteorológico e agrônomo a seca ocorre quando o balanço hídrico climático (precipitação menos evapotranspiração potencial) é negativo, sendo que a resposta das espécies vegetais é bastante distinta sob seca (PIMENTEL, 2004). Por isto, para os cientistas estudiosos de plantas, a tolerância à seca dos vegetais pode significar desde a habilidade de sobreviver sob severos déficits hídricos, até a capacidade de utilizar a baixa disponibilidade de água de forma mais eficiente (PASSIOURA, 2012).

2.3 Resposta do feijão comum ao déficit hídrico

Segundo Wilhite; Buchanan (2005), a seca é um evento natural do clima, que afeta todas as regiões do planeta, sendo considerada um perigo natural, de início lento, que produz um complexo de impactos que refletem em muitos setores da economia (WILHITE; SVOBODA; HAYES, 2007).

O feijão comum é considerado uma leguminosa bastante sensível à falta d'água, sendo esse o fator ambiental de maior efeito na produção mundial de feijão (BOYER, 1976; ROSALES-SERNA et al., 2004). Em países onde o feijão comum é uma das principais fontes proteicas, como os da África, América Latina e Ásia, a seca é tida como um dos principais fatores limitantes da sua produção agrícola (SINCLAIR; PURCELL, 2005), onde mais de 60% do feijão comum sofre com o déficit hídrico em alguma fase do desenvolvimento da cultura (SINGH, 1995).

De acordo com a literatura, a seca é responsável por modificações bioquímicas e fisiológicas (GARG; LATA; PRASAD, 2012; Marksup et al., 2014; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003). O feijoeiro apresenta uma grande sensibilidade à seca se comparado a outras leguminosas de grão como a soja, e um estresse hídrico moderado, na ordem de -0,7 a -1,0 MPa, pode provocar uma redução no seu rendimento (LOPES et al., 1986). Dentre as diferentes causas desta redução de produtividade, há uma redução acentuada em A devido ao fechamento estomático ou por efeitos diretos sobre as reações bioquímicas da fotossíntese devido ao estresse por falta de água (CHAVES et al., 2003; LAWLOR; CORNIC, 2002). Quanto à quantidade e atividade da ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), há trabalhos demonstrando uma redução sob seca (BOTA; FLEXAS; MEDRANO, 2004; DIAS; BRUGGEMANN, 2010). Segundo Tezara et al., (1999), a seca inibe a fotossíntese, diminuindo o suprimento de ribulose 1,5-bifosfato (RuBP) devido à baixa síntese de ATP, podendo ainda aumentar a função oxigenase da Rubisco reduzindo a eficiência da carboxilação. Quando a seca ocorre na fase de polinização, é comum ocorrer aborto floral, já que o embrião terá um desenvolvimento comprometido, produzindo menos vagens e resultando assim em uma menor produtividade (PIMENTEL, 2004). Desta forma, caso a seca ocorra neste estágio, ocorrerá uma limitação da exportação de fotoassimilados da folha, que é alta nesse período, conseqüentemente levando a uma redução no fluxo de sacarose até o ovário (SCHUSSLER; WESTGATE, 1995). Por isto, os estádios de pré-floração e início da floração são os que mais sofrem com o déficit, não pelo efeito do estresse na fecundação, mas sim pela redução da atividade fotossintética das folhas neste período, o que causa paralisação no desenvolvimento do embrião na semente devido à falta de fotoassimilados (PIMENTEL; HÉRBERT; VIEIRA DA SILVA, 1999b).

Sobre as causas da diminuição da atividade fotossintética sob desidratação, existem duas linhas de pesquisa. Para Chaves et al., (2002); Lawlor; Cornic (2002), a limitação da fotossíntese é principalmente devido à menor disponibilidade de CO₂ para a Rubisco, causada pelo fechamento estomático, com menor limitação metabólica, que só ocorreria com o estresse severo. Entretanto, Ghannoum et al., (2003) demonstraram que a limitação da fotossíntese é mais um efeito metabólico. Para Lauer; Boyer (1992), o fechamento estomático não é um fator limitante para a fotossíntese sob seca, uma vez que, não houve diminuição da concentração interna de CO₂ (C_i) de três plantas sob desidratação. Além disso, segundo Flexas; Medrano (2002), a redução da síntese de ATP ocorre mesmo em estresse moderado, que por sua vez diminui a capacidade de regeneração da RuBP. Todavia, o déficit hídrico induz a uma gama de respostas fisiológicas além da redução da fotossíntese e da condutância estomática. Dentre essas respostas, estão a modificação da refletância espectral e da fluorescência devido a alterações bioquímicas e no sistema de captação de luz causadas pelo estresse oxidativo (MUNNS et al., 2010). Nesse contexto, em espécies tolerantes a seca, podem ocorrer modificações bioquímicas e morfológicas marcantes em resposta ao déficit hídrico, sendo a tolerância do feijoeiro ao déficit hídrico dependente principalmente, do maior desenvolvimento do sistema radicular e maior controle estomático, sendo bom lembrar que a tolerância à seca é considerada uma característica multigênica (PIMENTEL, 2006).

Características como desenvolvimento do sistema radicular, alta condutividade hidráulica da raiz e o controle da abertura estomática possibilitam uma maior adaptação da planta sob condições de seca, para aumentar a aquisição e diminuir as perdas de água (MIYASHITA et al., 2005; MICKLAS et al., 2006). Além desses mecanismos, a mudança na orientação foliar em relação aos raios solares é bem caracterizada nas respostas do feijoeiro à seca (PASTENES; PIMENTEL; LILLO, 2005). Dessa forma ao amanhecer e ao entardecer a planta tem uma área exposta para a captação de luz maior e em situações onde a densidade do fluxo de fótons fotossintetizantes (DFFF) é maior, como o caso de meio dia a planta evita essa exposição direta, diminuindo a temperatura e a transpiração da folha. Com isso, evita danos a membrana dos tilacóides em razão de um excesso de captação de energia. Sendo assim, a antecipação dos movimentos rotatórios das folhas em relação aos raios solares pode ser um fator responsável por uma maior tolerância a seca Lizana et al., (2006).

Trujillo; Rivas; Castrillo (2013) perceberam que há uma estreita ligação entre a disponibilidade de água no solo e a condutância estomática do feijão comum, pelas respostas da recuperação da condutância estomática como consequência da reidratação onde depois de um dia não havia ocorrido recuperação, porém através do restabelecimento do potencial de água no solo, após 8 dias de reidratação, houve uma recuperação completa. Segundo Giorgio et al., (1999), o controle da condutância estomática tem sido considerado o fator fisiológico que permite uma maior otimização do uso da água durante o estresse hídrico, permitindo a manutenção da assimilação de CO₂ sob desidratação, o que possibilita a manutenção de alguma síntese de carboidratos, permitindo uma retomada de crescimento mais rápida na reidratação (CHAVES, 1991). Desta forma, o período de pré-floração pode ser comprometido, já que a quantidade de carboidratos acumulada na folha é o fator limitante ao desenvolvimento reprodutivo e conseqüentemente, à produtividade (PIMENTEL, 2004). Diante disto, o feijoeiro comum desenvolveu mecanismos de tolerância à seca, como a manutenção do conteúdo de água alto, mantendo uma grande quantidade de água nas folhas, por meio do eficiente controle estomático (PIMENTEL; HÉRBERT; VIEIRA DA SILVA, 1999b), além do maior volume e profundidade do sistema radicular (KURUVADI; AGUILERA, 1990).

Ultimamente, vários trabalhos têm sido feitos no intuito de entender o potencial de limitação da seca sobre a fotossíntese. Para que se obtenham bons indicadores de tolerância do feijoeiro ao déficit hídrico, a avaliação do Ψ_a permite determinar a intensidade do estresse,

juntamente com a análise da área foliar, durante e após o estresse hídrico, que é extremamente sensível aos estresses ambientais, associado à avaliação do rendimento da cultura (PIMENTEL; PEREZ, 2000). Além disto, há um efeito do déficit hídrico na FBN, causando diminuição da atividade da nitrogenase, limitação da concentração de O₂ e alteração da estrutura dos nódulos, reduzindo a disponibilidade de N na planta (RAMOS et al., 2003), sobretudo porque o feijão comum é considerado um nodulador pouco confiável, tendo grande diversidade de bactérias com que pode fazer simbiose (SPRENT; JAMES, 2008).

2.3.1 Mecanismos fisiológicos de adaptação à seca

O déficit hídrico é capaz de induzir uma série de respostas bioquímicas e fisiológicas nas plantas, como: ajustamento osmótico, manutenção da condutância estomática e condutividade hidráulica da raiz, paralização do crescimento, alteração da anatomia foliar dentre outras. Contudo, cada espécie vegetal apresenta suas respostas adaptativas à seca, tornando-as mais ou menos tolerantes à seca (PIMENTEL, 2004).

Algumas estratégias foram desenvolvidas pelos vegetais para garantir a sobrevivência em condições de baixo suprimento de água ou alta demanda evapotranspiratória. Dentro desse contexto, segundo Pimentel (2004), existem três mecanismos responsáveis pela manutenção dos vegetais sob condições de déficit hídrico, sendo eles: o mecanismo de escape, que consiste na habilidade da planta completar o ciclo antes da ocorrência de um déficit hídrico severo, como: o encurtamento ou prolongamento do ciclo, em condições de falta d'água e o desenvolvimento fenológico rápido (durante o breve período de chuvas); Os mecanismos de tolerância sob alto conteúdo de água, que permite alta hidratação do vegetal sob baixa precipitação, como: fechamento estomático, enraizamento rápido e profundo, mudança no ângulo das folhas, aumento do quenching não-fotoquímico (q_n); e os mecanismos de tolerância sob baixo conteúdo de água, que consistem na habilidade da planta se submeter à baixa hidratação em condições de baixa precipitação, como: redução da área foliar, acúmulo de carboidratos em raízes, acúmulo de açúcares solúveis e aminoácidos nas folhas, transporte de água na raiz via aquaporinas e ajustamento de parede e/ou osmótico.

Segundo Lawlor; Tezara (2009), durante o déficit hídrico a redução da fotossíntese tem sido atribuída à redução da atividade da Rubisco podendo ser causada pela menor expressão da Rubisco ativase, a qual é componente essencial da fotossíntese, da regeneração do substrato RuBP e pelos danos gerados sob condições de estresse mais intenso nos cloroplastos, além da formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) gerados sob condições onde há limitação do suprimento de CO₂. Todavia, estudos recentes têm demonstrado que a diminuição da atividade da Rubisco e do substrato RuBP só diminuem sob condições de seca severa (BOTA; FLEXAS; MEDRANO, 2004). Já Chaves; Flexas; Pinheiro, (2009), relataram que além da capacidade da planta de suportar o déficit hídrico, a recuperação da atividade fotossintética após a reidratação depende da expressão da tolerância do vegetal à seca, evitando uma redução do rendimento das culturas. Diante deste contexto, a criação de plantas resistentes é uma boa alternativa (BLUM, 2011). No entanto, segundo Passioura (2007) o desafio é promover uma interação entre a pesquisa e o campo, buscando uma uniformização da linguagem e dos termos científicos utilizados, onde muitas vezes a dinâmica dos ensaios laboratoriais é diferente dos eventos do campo. Além disso, é necessário que haja um maior entendimento dos processos fisiológicos básicos e uma maior conexão entre manipulação genética e aplicação prática (SINCLAIR; PURCELL, 2005).

2.4 Uso da análise da emissão de fluorescência da clorofila *a* para avaliação das respostas fisiológicas do feijão comum à seca

Diversas pesquisas têm demonstrado que a análise de fluorescência da clorofila *a* é uma ótima ferramenta para entender melhor o metabolismo fotossintético, inclusive em situações em que plantas estão submetidas a algum tipo de estresse, como altas temperaturas, déficit hídrico e fatores outros fatores bióticos e abióticos (LONGENBERGER et al., 2009). Sendo assim, a técnica de análise da fluorescência da clorofila *a* tem sido largamente utilizada nos estudos de ecofisiologia de plantas, devido ao fato de ser não invasiva, ser simples e de rápida medição (BRESTIC; ZIVCAK, 2013). Porém tanto o entendimento teórico como a interpretação dos resultados são complexos e, em diversos casos, controversos (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

A fluorescência da clorofila *a* é a emissão de radiação na região do visível (vermelho e vermelho distante), proveniente do retorno do estado excitado das moléculas de clorofila *a* para seu estado basal, após receber energia luminosa ($\lambda = 690$ nm para o FS II e $\lambda = 740$ nm para o FS I) (CAMPOSTRINI, 1998; ROHÁČEK et al., 2008). A energia da luz absorvida pelas moléculas de clorofila pode ter três destinos: ser usada na fotossíntese, ser dissipada como calor ou reemitida como fluorescência, sendo esses processos competitivos entre si (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Desta forma, as variações da fluorescência funcionam como uma valiosa ferramenta possibilitando uma exploração da quantidade de energia absorvida para a excitação do FS II, sendo proporcional à quantidade de energia fotoquímica gerada para a assimilação de CO₂ (ROHÁČEK, 2002). A exposição à temperaturas juntamente com alta incidência luminosa pode afetar a eficiência fotossintética levando à fotoinibição (MEDINA et al., 2002), podendo esses danos serem permanentes se as temperaturas forem acima de 45 °C, mesmo por um período curto de tempo (SINSAWAT et al., 2004; TÓTH et al., 2004). Diversos trabalhos utilizando a técnica de análise da fluorescência da clorofila *a* resultam em uma gama de variáveis geradas pelos aparelhos, que possibilitam um maior entendimento da atividade fotossintética da planta, uma vez que a emissão de fluorescência é diretamente proporcional à energia química gerada para a assimilação de CO₂ da planta. Dentre essas variáveis, destacam-se algumas, como: F_v/F_m , que é obtido adaptando a planta ao escuro para que se mantenha todos os centros de reação abertos (oxidados), sendo o mais frequentemente usado como indicador de fotoinibição ou injúrias causadas ao FS II (ROHÁČEK; SOUKUPOVA; BARTAK, 2008), servindo para quantificar a máxima capacidade dos centros de reação do FS II, com um valor entre 0,75 e 0,85, encontrado para a maioria das espécies vegetais saudáveis (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Porém, vale ressaltar que essa variável é menos sensível às variações das condições ambientais instantâneas, diferentemente da taxa de transporte de elétrons (ETR), que funciona como medição da atividade fotoquímica atual dos fotossistemas e não do rendimento quântico máximo, como é o caso da F_v/F_m (SANTOS et al., 2009). Já o $\Delta F/F'_m$, é uma variável usada para medir a proporção de luz absorvida pela clorofila associada ao FS II que é usada realmente na fotossíntese, sendo que a diminuição destes valores está relacionada com o fechamento dos centros de reação e com os processos de extinção de energia na forma de calor (MAXWELL; JOHNSON, 2000). O NPQ, sendo uma variável que reflete o rendimento quântico para dissipação de energia, por processo ativo e organizado, para evitar a fotoinibição (KRAMER et al., 2004) e está associado com a acidificação do lúmen dos tilacóides como resultado da indução luminosa (KANAZAWA; KRAMER, 2002). O quenching fotoquímico (q_p) está relacionado com a conversão de energia fotoquímica (ROHÁČEK, 2002), servindo como uma indicação da proporção de centros de reação do FS II que estão abertos (oxidados) (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Por outro lado, o quenching não-fotoquímico (q_n) reflete os diversos processos de natureza não-fotoquímica para limitar a

fotoinibição, tais como: geração de calor, aumento do gradiente de prótons, regulação da síntese de ATP ou mudanças conformacionais causadas pelo excesso de radiação luminosa (ROHÁČEK; SOUKUPOVA; BARTAK, 2008).

2.5 Teores de amido e proteínas solúveis sob deficiência hídrica

Uma das formas de avaliar a resposta da fotossíntese ao déficit hídrico é através da avaliação da variação do teor de carboidratos, aminoácidos livres e proteínas na planta, causada pelo estresse por falta de água (KRAMER; BOYER, 1995). Segundo Cuellar-Ortiz et al., (2008), em condições de seca podem ocorrer alterações na partição de carbonos entre os diferentes órgãos, indicando que os processos relacionados a partição de carbono são sensíveis, sendo a seca responsável por modificações na composição das células vegetais, além da paralização do crescimento celular e da síntese proteica mesmo sob déficit hídrico moderado (PIMENTEL, 2004). O acúmulo de carboidratos aumenta a estabilidade da produção e a tolerância à estresses, uma vez que sevem como fonte alternativa quando a capacidade fotossintética é reduzida (SLEWINSKY, 2012).

Segundo Heing (2004), sob estresse severo a atividade proteolítica tende a aumentar, em resposta à seca, corroborando com a ideia de que a diminuição dos níveis de proteína, é resultado da degradação das mesmas, assim como pela paralização da síntese proteica, causada pela paralização do crescimento da planta, mesmo sob estresse moderado (PIMENTEL, 2004). Por outro lado, frequentemente as células vegetais acumulam carboidratos solúveis quando submetidas a condições de estresse (FARRAR; JONES, 2000), devido à paralização do crescimento e, sob estresse severo, ao aumento da hidrólise de amido, sendo que esse acúmulo estabiliza as proteínas e membranas, podendo servir também como uma reserva energética para acelerar e apoiar a recuperação do metabolismo após a reidratação (SLEWINSKY, 2012).

Sobre o teor de aminoácidos, Pimentel; Gomes; Ottoni, (2001) avaliando 3 genótipos de feijão, constataram que o genótipo com o maior acúmulo de aminoácidos livres foi o mais sensível à desidratação. Este aumento é causado primeiramente pela paralisação da síntese proteica, ainda com potencial de água na folha pouco reduzido e em seguida pela hidrólise de proteínas quando o estresse se torna severo, que sob baixo potencial de água na folha é acentuada (PIMENTEL, 2004). Neste mesmo trabalho, foi verificado que o genótipo com menor acúmulo de açúcares solúveis e aminoácidos livres, durante o estresse, e maior acúmulo de amido na reidratação, foi o mais tolerante, enquanto o que apresentou um maior acúmulo de açúcares solúveis e aminoácidos livres foi o mais sensível. Desta forma, pode-se concluir que os teores de amido e proteínas solúveis são bons indicadores de tolerância ao déficit hídrico.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracterização da área experimental e do clima

O estudo foi conduzido em casa de vegetação, no setor de Fitotecnia do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), no município de Seropédica-RJ (22°45' de latitude sul e 43°41' de longitude situada a uma altitude aproximada de 33 metros do nível do mar). O clima da região é do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen, com verão quente e chuvoso e inverno seco.

3.2 Material vegetal e condições de crescimento

Os vasos foram dispostos em um delineamento inteiramente casualizado, com dois genótipos x sete amostragens (durante e após o estresse) x dois tratamentos (déficit hídrico e irrigada) x três repetições) totalizando 84 vasos de 10L (duas plantas por vaso), sendo todos adubados e inoculados com as estirpes *Rhizobium tropici* BR-322 e BR-520 da Embrapa, segundo recomendações de Hungria et al., (2003) e Vieira (1998). Os genótipos Ouro Negro e Diplomata foram semeados em baldes utilizando um Argissolo Vermelho-Amarelo, cuja análise química, na profundidade de 0-20 cm, efetuada de acordo com a descrição da Embrapa (1997), revelou: pH em água 5,0; 1,8 cmol_c dm⁻³ de Ca; 0,8 cmol_c dm⁻³ de Mg; 0,2 cmol_c dm⁻³ de Al; 3,6 cmol_c dm⁻³ de H + Al; 2,3 mg dm⁻³ de P disponível; 72 mg dm⁻³ de K disponível e 45% de saturação por bases (V). Cada vaso foi fertilizado com o correspondente a 20 kg ha⁻¹ de N, 90 kg ha⁻¹ de P e 20 kg ha⁻¹ de K segundo recomendações de Hungria et al., (2003), com uma adubação complementar, com o equivalente a 40 kg ha⁻¹ de N, aplicada após 25 dias de emergência das plântulas (DAE), de acordo com Vieira (1998). O genótipo Ouro Negro, do grupo preto, lançado em 1991 (Araújo et al., 1991), tem-se destacado pela resistência às raças 73, 81 e 89 de *C. lindemuthianum* e a várias raças de *U. appendiculatus* (Faleiro et al., 2001), sendo recomendado para os Estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais; já o genótipo Diplomata é tolerante à altas temperaturas (Pimentel et al., 2013). A condução do experimento foi realizada em casa de vegetação, com uma variação da temperatura do ar e do déficit de pressão de vapor (DPV), do início do estresse até o último dia de reidratação, de 25,5 a 29,5 °C e de 3,4 a 4,1 KPa (figura 1).

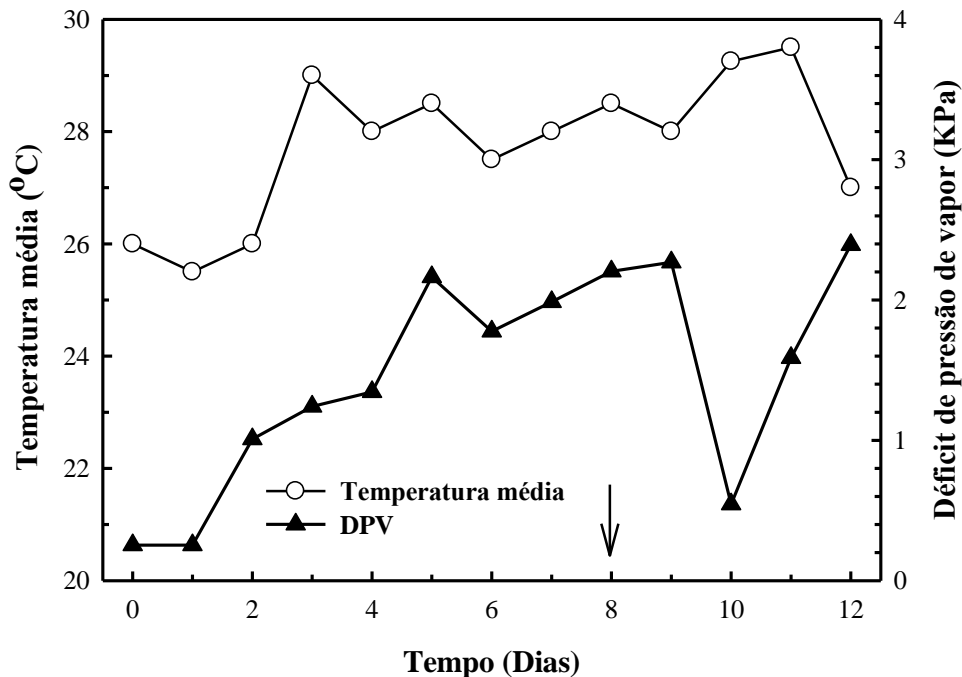


Figura 1. Curso diário da temperatura do ar (°C) e do déficit de pressão vapor (KPa) do início do estresse ao último dia de reidratação de plantas de feijão comum (Ouro negro e Diplomata), com oito dias de déficit hídrico e quatro dias de reidratação. A seta indica o dia da reidratação.

Os vasos utilizados foram perfurados no fundo para possibilitar a drenagem do excesso de água e irrigados todas as manhãs, até o início do estresse, que foi imposto aos 34 dias após a semeadura (DAS), no estágio de pré-florescimento das plantas, considerado o estágio de desenvolvimento no qual as plantas de feijão comum são mais sensíveis à desidratação (PIMENTEL et al., 1999a,b). Após 8 dias de estresse, foi atingido o Ψ_a de -1,5 MPa, considerado o valor limite para que haja recuperação do feijoeiro comum (PIMENTEL, 2004) e, a partir daí as plantas foram irrigadas continuamente, até o final do ciclo.

3.3 Avaliação do status hídrico

As medições do Ψ_a do apoplasto foliar, considerando que este está em equilíbrio com o Ψ_a do xilema, foi feita como uma bomba de Scholander, sendo a pressão lida no manômetro, equivalente à pressão com que a água está retida no xilema do trifólio (SCHOLANDER, 1964). Foram realizadas desde o dia 0 de estresse (último dia de irrigação), até o último dia de reidratação. Esse procedimento foi realizado diariamente, antes do amanhecer, na quarta folha trifoliolada a partir da base da planta, considerada uma folha madura, mas não senescente.

3.4 Análise da fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila *a* foi medida com o fluorímetro modulado Mini-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Germany), obtendo os valores de fluorescência basal (F_0) e máxima (F_m) em folhas adaptadas ao escuro, antes do amanhecer, às cinco horas, e depois do anoitecer, às 19 horas, como proposto por Pimentel et al., (2005); assim como o valor da fluorescência máxima (F'_m), com a folha adaptada a luz, durante todos os dias de estresse e reidratação às 10, 12 e 16 horas, com a medição e aferição dos valores de F_0 e F_m , obtidos

antes do amanhecer a cada dia, para o cálculo dos valores dos coeficientes de dissipação fotoquímica (q_p), calculado pela expressão $(F'_m - F)/(F'_m - F_0)$ e não fotoquímica (q_n) e (NPQ), sendo o q_n calculado por $(F_m - F'_m)/(F_m - F_0)$ e NPQ por $(F_m - F'_m)/F'_m$ no entanto as variáveis q_n e q_p não foram utilizadas nesse trabalho devido ao fato de terem sido extremamente variáveis; já os valores do rendimento quântico máximo (F_v/F_m), foi calculado pela fórmula $(F_m - F_0)/F_m$ (amostra adaptada no escuro) e o rendimento quântico efetivo do FS II ($\Delta F/F'_m$) que é produto de $(F'_m - F)/F'_m$, assim como o valor da taxa de transporte de elétrons (ETR), que é calculado utilizando a fórmula $[ETR = (DFFF \times \Delta F/F'_m \times 0.5 \times 0.84)]$ (BRESTIC; ZIVCAK, 2013), para os cálculos de ETR, 0,5 foi considerado como a fração da energia de excitação distribuída entre o FS II e o FS I e 0,84 foi a fração da DFFF absorvida pelo FS II. A densidade do fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) avaliada a cada medida em folhas adaptadas à luz.

3.5 Teores de amido e proteínas solúveis da folha

Para a avaliação dos teores de amido e de proteínas solúveis na folha, foram feitas três coletas: antes do estresse, durante o estresse (oito dias de seca para aproximar-se do Ψ_a letal para o feijoeiro) e na reidratação (com 4 dias de recuperação). As coletas foram feitas entre 10 e 11 horas, período de maior atividade fotossintética (PIMENTEL; LAFFRAY; LOUGUET, 1999a), no folíolo médio da quinta folha trifoliolada, que foi a folha mais jovem completamente expandida. Essas folhas foram coletadas e imediatamente envolvidas em papel alumínio e imersas em nitrogênio líquido, sendo levadas para o laboratório onde foram trituradas. Coletou-se aproximadamente 100 mg de massa para as dosagens de amido e 50 mg de massa fresca para as dosagens de proteína. Deste modo, foram determinados os teores amido, em mg de glicose/g de massa fresca foliar e de proteína, em mg proteína solúvel/g de massa fresca, por espectrofotometria, utilizando o aparelho Spectronic 20⁺ (Milton Roy), segundo a metodologia para a dosagem de amido, proposta por Farrar (1995) e para a dosagem de proteínas, proposta por Bradford (1976).

3.6 Potencial de fixação biológica de nitrogênio

As variáveis do PFBN podem indicar uma maior fixação do N_2 atmosférico (HUNGRIA; CAMPOS; MENDES, 2003). Foram feitas três coletas, durante o experimento, para a avaliação do PFBN e crescimento das plantas: antes (um dia antes do início da supressão hídrica), no último dia de estresse (no oitavo dia de estresse) e após o estresse (com quatro dias de reidratação). Nessas coletas foram avaliados: MSR, MSC, MSF, além da AF, número e massa de nódulos. Neste material coletado foram separados: parte aérea, raiz e nódulos, sendo estes últimos contados e secos a 65°C durante 48 horas em estufa de ventilação forçada, enquanto a parte aérea e raiz também foram secas em estufa de ventilação forçada, a 65 °C por 72 h, para a determinação das suas massas secas.

3.7 Componentes de produção

Na maturidade fisiológica, que ocorreu em torno de 89 DAS para ambos os genótipos, foram coletadas seis plantas de cada tratamento (plantas estressadas e irrigadas continuamente), para avaliação dos componentes de produção: número de vagens por planta, número de sementes por planta e peso seco de grãos por planta.

3.8 Análise estatística

Os dados foram sujeitos a análise de variância (ANOVA) e os resultados foram comparados e segregados pelo teste de Student Newman Keus à 5% de probabilidade quando detectado diferença significativa. O software utilizado foi o Sisvar 5.1 Build 72 (Ferreira, 2011), que é distribuído gratuitamente pela Universidade Federal de Lavras (UFLA).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Potencial de água

Os valores do Ψ_a durante o período em que as plantas foram irrigadas foram semelhantes. No entanto, houve uma diminuição dos valores durante a supressão da irrigação, havendo diferenças estatisticamente significativas entre os dois cultivares, aos seis e oito dias de supressão da irrigação, quando os valores de Ψ_a chegaram próximo à -1,5 MPa, com o cultivar Diplomata apresentando valores mais altos de Ψ_a comparado com o Ouro negro (figura 2). Este resultado demonstra uma maior capacidade do cultivar Diplomata em manter o seu conteúdo em água na folha superior ao Ouro negro, seja por um maior controle estomático seja por uma maior aquisição de água do solo, considerados principais mecanismos de adaptação à seca no feijoeiro comum, segundo Pimentel; Laffray; Louguet (1999a).

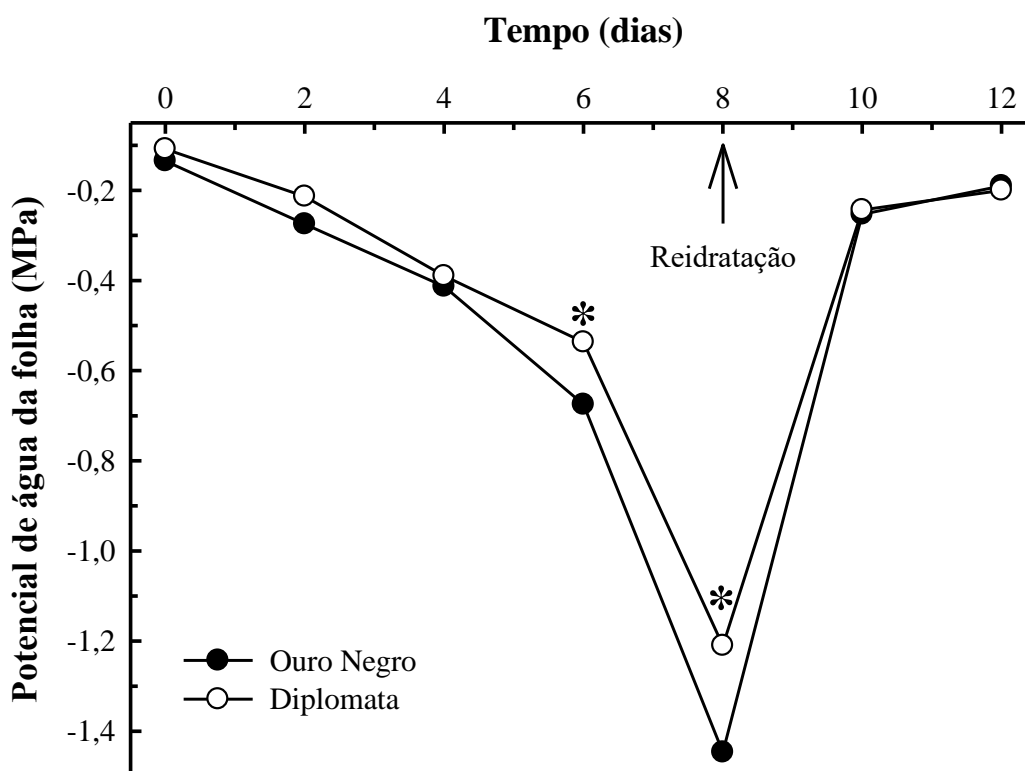


Figura 2. Valores diurnos do Ψ_a de base na folha dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação. A seta representa o momento da reidratação e os valores apresentados representam a média (três repetições). O asterisco representa diferença significativa.

Na recuperação (dois dias após a reidratação) os valores de Ψ_a de todas as plantas submetidas ao déficit hídrico retornaram rapidamente aos valores observados nas plantas bem irrigadas, assim como observaram Santos et al., (2009). De acordo com Pimentel; Perez (2000) os dois genótipos demonstraram rápida recuperação na reidratação, assim como visto com o genótipo Ouro negro, sendo a rápida recuperação, uma característica desejável sob seca (SANTOS et al., 2004). Já segundo Trujillo; Rivas; Castrillo (2013), os genótipos utilizados só tiveram uma recuperação completa após oito dias de reidratação. Nesse experimento, o dessecamento do solo foi rápido, provavelmente devido às altas temperaturas no ambiente e ao alto DPV; o Ψ_a dos cultivares foi próximo aos -1,5 MPa com 8 dias de estresse, o que é considerado como um déficit de água severo para a cultura (PIMENTEL, 2004), não sendo

possível a recuperação das plantas sob valores de Ψ_a mais baixos, uma vez que ocorrem alterações na composição da membrana celular, especialmente no cloroplasto e nas mitocôndrias devido ao aumento da atividade hidrolítica que podem romper a membrana resultando na lise celular (PIMENTEL, 2004) sendo assim os vasos foram irrigados neste mesmo dia à noite. Os resultados encontrados corroboram com as expectativas, já que o cultivar Diplomata, que em experimento anterior demonstrou maior adaptação às altas temperaturas (PIMENTEL et al., 2013), demonstrou também uma resposta adaptativa, neste experimento, sob seca (figura 1). Em outro trabalho, sob condições de déficit hídrico aos 39 DAS, o cultivar Ouro negro manteve A positiva com uma condutância estomática (g_s) positiva, segundo Pimentel; Laffray; Louguet (1999a). Ao avaliar três genótipos de feijão comum, Ribeiro et al., (2004) encontraram valores mais baixos para o Ψ_a do genótipo Ouro negro, juntamente com uma redução na capacidade fotossintética, que foi devido principalmente às altas temperaturas registradas e à maior g_s comparando com os demais genótipos avaliados, (RIBEIRO et al., 2004), uma restrição não estomática para o potencial fotossintético. No entanto, altas temperaturas causam danos fotoquímicos e bioquímicos nas reações da fotossíntese (COSTA et al., 2002; PIMENTEL et al., 2013).

4.2 Fluorescência da clorofila a :

4.2.1 Respostas das variáveis de fluorescência da clorofila a ao déficit hídrico:

As medições de variáveis da fluorescência são indicadoras avaliação da performance fotossintética das plantas, podendo dar uma noção da capacidade de tolerância à estresses ambientais destas (MAXWELL; JOHNSON, 2000). O estresse causado pela seca inibe A em tecidos, devido, em parte, ao desequilíbrio entre a captura de luz e a sua utilização (REDDY; CHAITANYA; VIVEKANANDAN, 2004). Dentre as variáveis de fluorescência da clorofila a , o valor do F_v/F_m permite a confirmação de que a folha está em bom estado fisiológico, sendo os valores entre 0,75 e 0,85 indicadores de ausência de estresses (SCHREIBER; BILGER; NEUBAUER, 1994), fornecendo também uma estimativa do transporte linear de elétrons, dando uma indicação da capacidade fotossintética máxima (TANG et al., 2007; BALOUCHI, 2010). Diante disto, observou-se, no presente trabalho, que no dia zero os dois genótipos analisados apresentaram F_v/F_m de $0,82 \pm 0,02$ para as medidas das 5 horas (figura 3a), diferindo dos resultados encontrados por Santos et al., (2006), que analisou cinco genótipos de feijão comum, dentre eles o Ouro negro, onde os valores para plantas não estressadas foram de $0,78 \pm 0,02$. Neste experimento, houve diferença significativa dos valores de F_v/F_m , durante o sexto e oitavo dia de estresse e no segundo e terceiro dia de recuperação com o cultivar Diplomata demonstrando valores mais altos que o Ouro negro para as medidas das 5 horas (Figura 3a). A diminuição dos valores de F_v/F_m indica a intensificação do processo de fotoinibição, associado ao estresse por falta de água, que foi aumentando com a severidade do estresse, resultando em uma queda contínua da variável F_v/F_m durante todo o período de déficit hídrico. Entretanto na medida da noite, os valores de F_v/F_m foram menores que os da manhã para plantas não estressadas, com variação de $0,80 \pm 0,02$, corroborando com os resultados encontrados por Santos et al., (2006) e por Wentworth et al. (2006). Já para as medidas das 19 horas (figura 3b), houve diferença significativa entre os genótipos no sétimo e oitavo dia de estresse e do primeiro ao terceiro dia de reidratação, com o cultivar Diplomata demonstrando valores mais altos comparado ao Ouro negro, demonstrando a maior eficiência na recuperação com a reidratação. Estes resultados estão de acordo com os encontrados por Colom; Vazzana (2003), ao avaliar dois cultivares de gramínea, onde os valores de F_v/F_m foram reestabelecidos após a reidratação, indicando a restauração da atividade do FS II de ambas as cultivares.

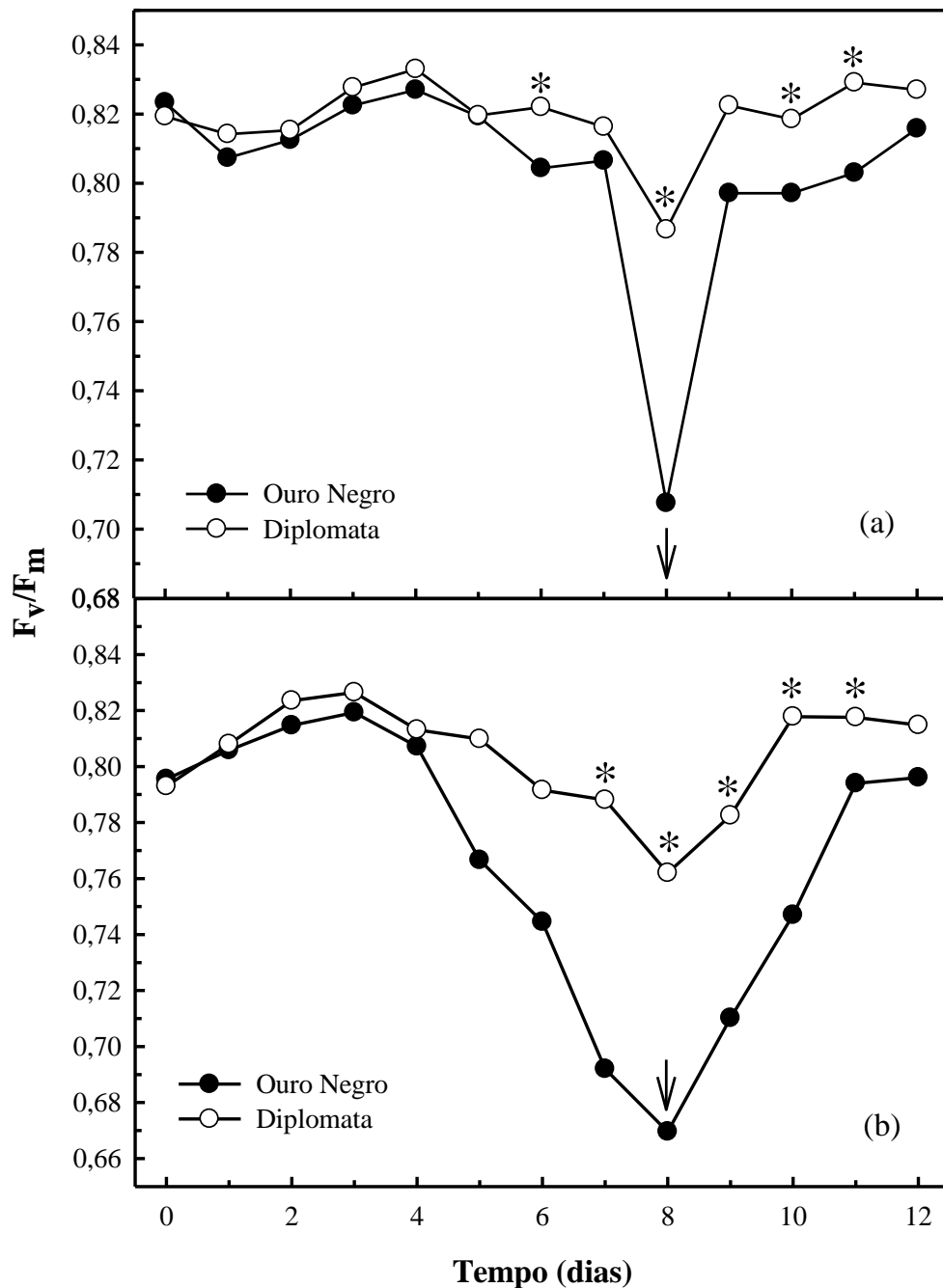


Figura 3. Valores do (F_v/F_m) às 5 horas (a) e às 19 horas (b) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação. A seta representa o momento da reidratação e os valores apresentados representam a média (seis repetições). O asterisco representa diferença significativa.

Para os $\Delta F/F'_m$ medidos as 10 horas (figura 4a), as plantas bem hidratadas apresentaram valores em torno de $0,6 \pm 0,02$, indicando um efeito fotoinibitório já neste

horário. Com a intensificação do estresse, houve uma diminuição desses valores, com o cultivar *Diplomata* apresentando diferença significativa aos quatro dias de seca, quando comparado com o cultivar Ouro negro, onde os valores do cultivar *Diplomata* continuaram em torno de 0,6 e do Cultivar Ouro negro diminuíram para 0,4. Todavia os valores voltaram aos padrões das plantas bem hidratadas após dois dias de recuperação, com os valores chegando a 0,75 após quatro dias de recuperação. Segundo Brestic; Zivcak (2013), a diminuição da taxa fotossintética em plantas submetidas à seca pode ser causada pelo fechamento estomático, mas também por problemas no processo fotoquímico, como a diminuição do suprimento de NADPH e ATP, ou nas reações bioquímicas como a regeneração da RuBP e eficiência da carboxilação. No presente trabalho, com a intensificação do déficit hídrico, o efeito fotoinibitório, demonstrado ocorrer mesmo em plantas bem hidratadas, foi aumentado, visto a redução nos valores de $\Delta F/F'_m$, demonstrando claramente que além dos efeitos da seca na difusão do CO₂, devido ao fechamento estomático (Chaves et al., 2002), ocorre um efeito metabólico, pela associação da seca com a alta DFFF, amplificando a fotoinibição (LAUER; BOYER, 1992; GHANNOUM et al., 2003).

Nas medidas das 13 horas (figura 4b), os valores de $\Delta F/F'_m$ para plantas bem hidratadas foram em torno de $0,6 \pm 0,02$, mantendo os mesmos valores que nas medidas das 10 horas, não havendo, portanto, uma intensificação do efeito fotoinibitório observado às 10 horas da manhã. Porém, para as plantas estressadas, houve diferença significativa entre os cultivares, no terceiro e sexto dia com o cultivar *Diplomata* obtendo valores mais altos e no oitavo dia de estresse o cultivar Ouro negro obteve valores mais altos. Na reidratação houve diferença significativa nos dois primeiros dias, com o cultivar *Diplomata* apresentando valores mais altos. Contudo, ambos os cultivares se recuperaram com três dias de reidratação, chegando ao quarto dia com valores iguais.

Durante a medida das 16 horas (figura 4c), os valores de $\Delta F/F'_m$ para plantas bem hidratadas ficou em torno de 0,75, demonstrando uma certa recuperação do efeito fotoinibitório ocorrido até as 13 horas, no presente experimento. Durante o estresse não houve diferença significativa entre os cultivares, sendo observada diferença significativa somente no terceiro dia de recuperação com o cultivar *Diplomata* demonstrando valores mais altos comparado ao Ouro negro. Segundo Maxwell; Johnson (2000), o $\Delta F/F'_m$ está relacionado com a proporção de energia absorvida pelas moléculas de clorofila associadas ao FS II que é utilizada na etapa fotoquímica, sendo a redução dos valores associada ao fechamento dos centros de reação e aos processos de dissipação de energia na forma de calor.

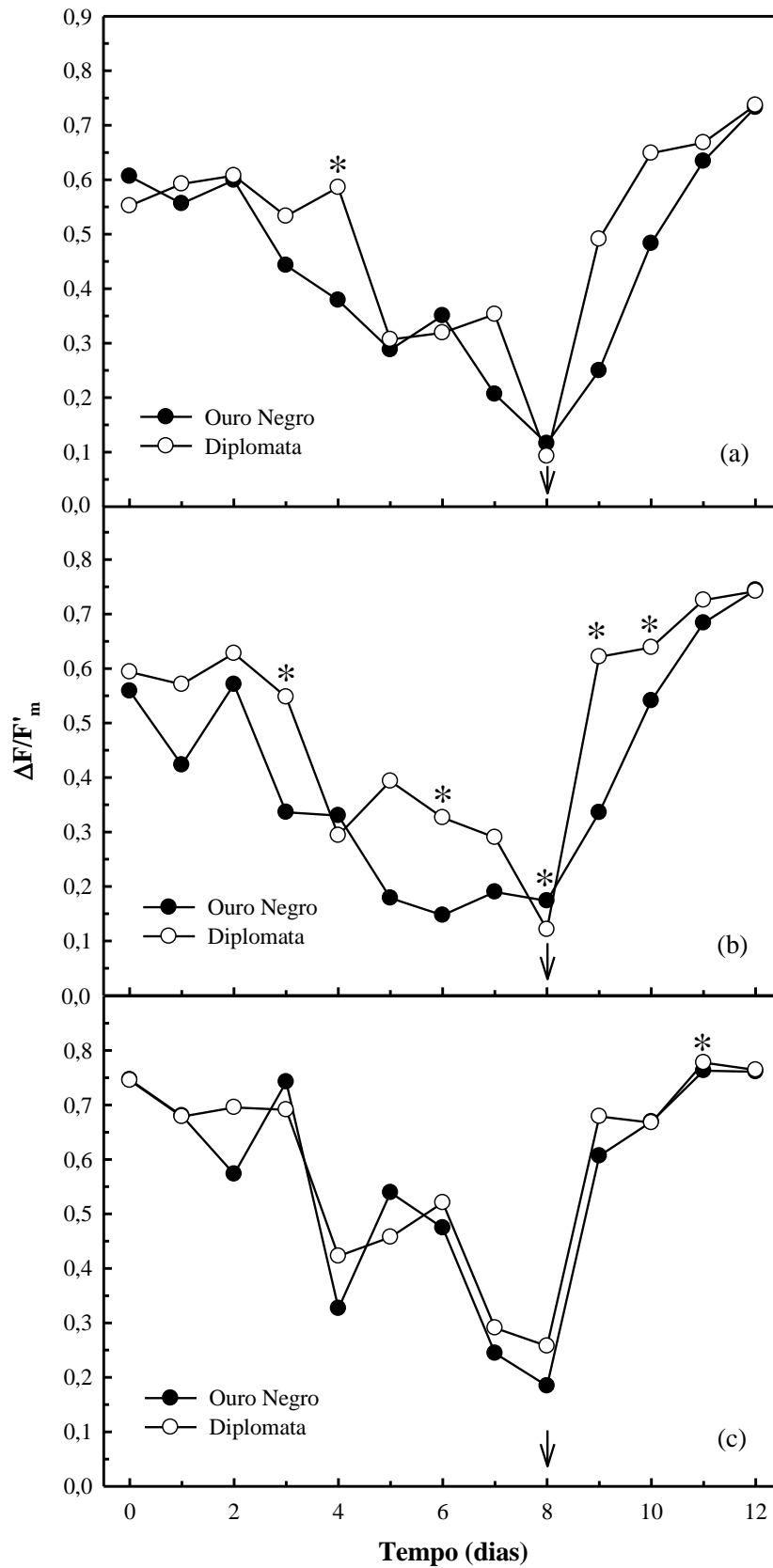


Figura 4. Valores de $\Delta F/F'_m$ às 10 horas (a), às 13 horas (b) e às 16 horas (c) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação. A seta representa o momento da reidratação e os valores apresentados representam a média (seis repetições). O asterisco representa diferença significativa.

Em relação à taxa de transporte de elétrons (ETR) (figura 5), considerando essa sendo uma medição total da atividade fotoquímica, os resultados encontrados demonstram uma tendência à redução dos valores com a imposição do estresse. Segundo Medina et al., (2002), a diminuição dos valores de $\Delta F/F'_m$ pode levar a uma significativa dos valores de ETR. No entanto, não houve diferença significativa para os valores de ETR das 10 horas (figura 5a) entre os dois genótipos, havendo diferença significativa entre ambos os genótipos às 13 horas (figura 5b), com o cultivar Diplomata obtendo valores mais altos no terceiro, quinto e sexto dia de estresse e no primeiro e terceiro dia da reidratação, porém o Ouro negro demonstrou valores ligeiramente mais altos no quarto dia de reidratação, assim como nas medidas das 16 horas (figura 5c). Esses resultados diferem dos encontrados por Santos et al., (2006), onde não houve diferença entre os cultivares Ouro negro e A320 para os valores de ETR, durante o estresse e na reidratação. Esses dados demonstram uma maior tolerância com a imposição do déficit hídrico do Diplomata comparado ao Ouro negro. Segundo a literatura (SANTOS et al., 2009), o ETR é reduzido com a decréscimo do potencial de água em consequência da correlação entre a fluorescência da clorofila *a* e a assimilação de CO₂.

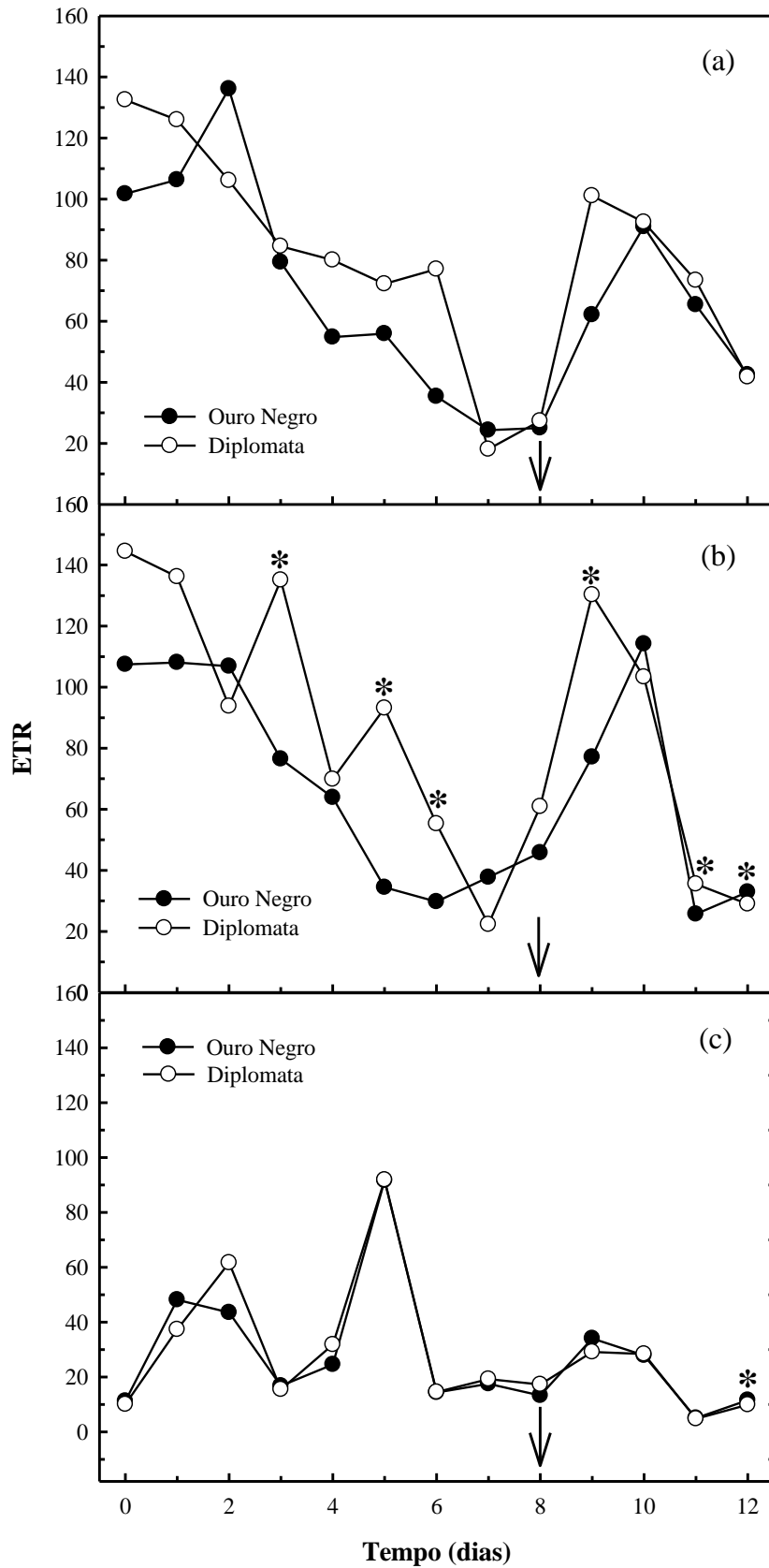


Figura 5. Valores da ETR às 10 horas (a), às 13 horas (b) e às 16 horas (c) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação. A seta representa o momento da reidratação e os valores apresentados representam a média (seis repetições). O asterisco representa diferença significativa.

O NPQ é uma variável frequentemente utilizada como um indicador do excesso de energia radiante dissipada como calor, nos complexos antenas do FS II, para atenuar o efeito fotoinibitório, tendo a atividade do ciclo das xantofilas uma correlação com o valor dessa variável (GILMORE, 2004; HORTON, 1996). Esse processo é regulado pela acidificação do lúmen dos tilacóides causada pela acumulação de prótons (RUBAN; JOHNSON; DUFFY, 2012), tendo a função de fotoproteção, removendo o excesso de energia, com isso evitando os danos causados pela produção de espécies ativas de oxigênio (EAO), a partir da incorporação dos elétrons liberados na fotólise da água na molécula de oxigênio, quando os fotossistemas estão reduzidos (MURCHIE; LAWSON, 2013). Nesse trabalho, os valores de NPQ aumentaram com a intensificação do estresse, concordando com os resultados de Santos et al. (2009), com o feijão comum, assim como de Lima Neto et al., (2014) ao avaliar a tolerância ao estresse salino de mamona e pinhão-manso. Esses resultados confirmam a importância do NPQ como um mecanismo para a fotoproteção e recuperação de plantas, dissipando o excesso de energia na forma de calor, evitando danos ao FS II (TAKAHASHI; BADGER, 2011).

Para as medidas das 10 horas (figura 6a), houve diferença significativa apenas no quarto dia de estresse, com o genótipo Ouro negro apresentando valores maiores que o Diplomata, não havendo diferença significativa entre ambos os cultivares durante a reidratação. Entretanto, para as medidas das 13 horas (figura 6b), os valores de NPQ demonstraram diferença significativa para o terceiro e oitavo dia de estresse e primeiro e segundo dia de reidratação, com o cultivar Ouro negro obtendo valores mais altos comparado ao Diplomata. Esses resultados confirmam os dados registrados por Santos et al., (2009) onde foi observado um aumento significativo dos valores de NPQ sob déficit hídrico, comparado com plantas bem hidratadas. Esse fato sugere que o aumento nos valores de NPQ pode ser um mecanismo de adaptação ao estresse oxidativo causado pelo excesso de luminosidade e intensificado pelo estresse por déficit hídrico (LONGENBERGER et al., 2009), podendo ser utilizado como monitoramento de aclimatação à diferentes condições (ROSENQVIST, 2001). O NPQ também reflete uma diminuição no tamanho do complexo antena (ROHÁČEK; SOUKUPOVA; BARTAK, 2008). Entretanto os valores de NPQ podem diminuir com a fotoinibição, sendo este quenching variável conforme a espécie vegetal (MISRA; LATOWSKY; STRZALKA, 2006). Nas medidas das 16 horas (figura 6c) houve diferença significativa apenas no oitavo dia de estresse, com o genótipo Ouro negro demonstrando maiores valores comparado ao Diplomata, sendo que após o início da reidratação os valores reduziram, se aproximando de zero, assim como nos outros horários medidos.

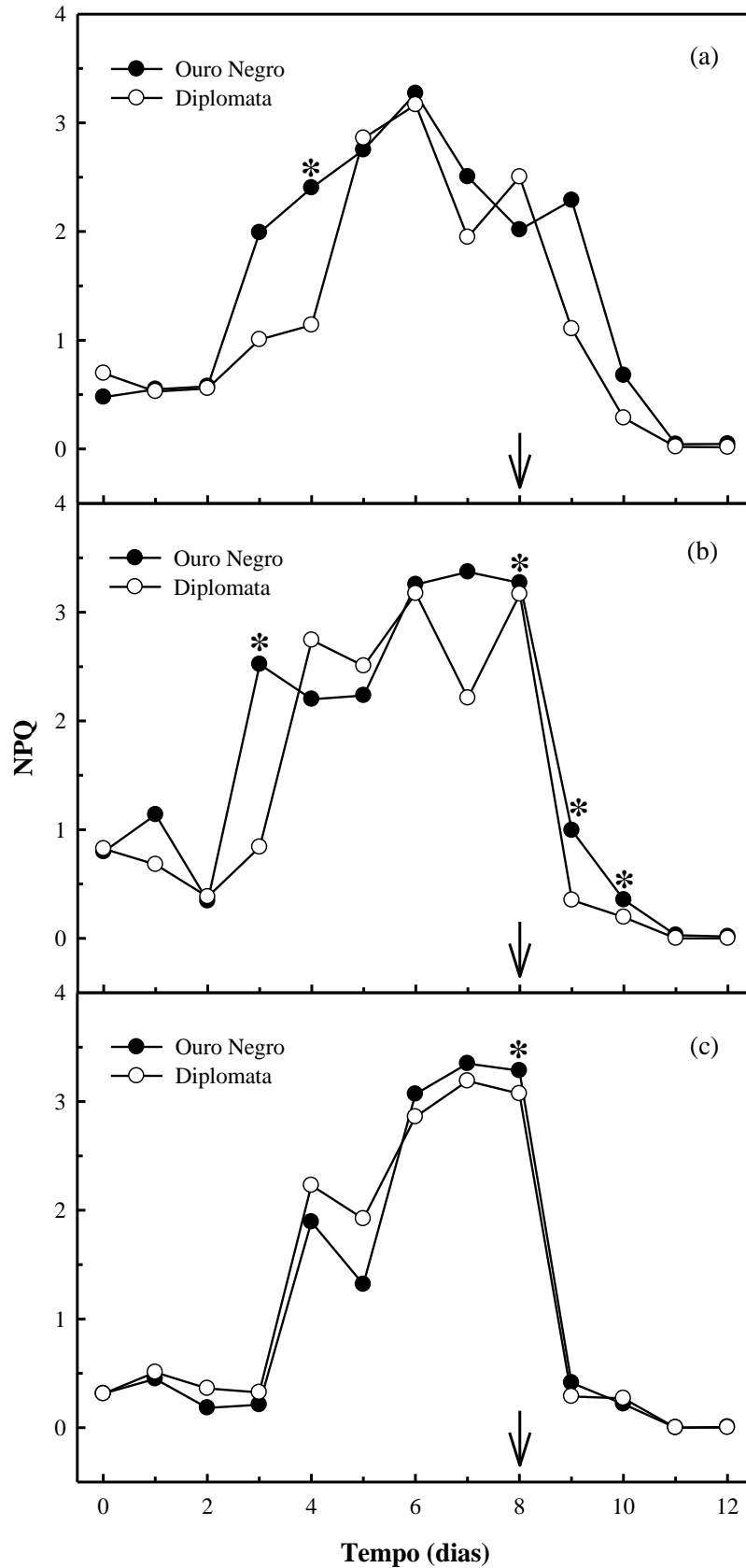


Figura 6. Valores de NPQ às 10 horas (a), às 13 horas (b) e às 16 horas (c) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação. A seta representa o momento da reidratação e os valores apresentados representam a média (seis repetições). O asterisco representa diferença significativa.

4.2.2 Resposta do feijoeiro comum à deficiência hídrica associada à fotoinibição:

A redução lenta e reversível da fotossíntese, decorrente da exposição à luz solar plena, é um processo fisiológico conhecido por fotoinibição (LONG; HUMPHRIES; FALKOWSKI, 1994), sendo que a intensidade da resposta da planta pode ser avaliada pela redução do F_v/F_m , que é utilizada como indicador de estresse (PIMENTEL et al., 2005). A fotoinibição pode ser dinâmica ou crônica dependendo do tempo levado para que haja uma recuperação do estresse. Quando há uma recuperação do estresse radiativo à tarde ou à noite, ela é considerada dinâmica. Todavia, quando há a necessidade de uma recuperação de mais de 12 horas em condições de baixa luminosidade ou escuro, ela é considerada crônica (LONG; HUMPHRIES; FALKOWSKI, 1994; DIAS; MARENCO, 2006). Com o objetivo de avaliar a fotoinibição causada nas plantas estudadas, foi avaliada a diferença entre os valores de F_v/F_m da manhã e os valores de F_v/F_m da noite do mesmo dia. O resultado demonstra a fotoinibição causada nas plantas durante o dia. Houve diferença entre os dois genótipos no sétimo dia de estresse e no segundo dia de reidratação, com o Diplomata demonstrando valores menores que o Ouro negro. Esses resultados indicam uma menor variação entre os valores de F_v/F_m do dia e da noite para o cultivar Diplomata, o que demonstra uma maior capacidade em reverter os danos provocados pela fotoinibição durante o dia. (figura 7).

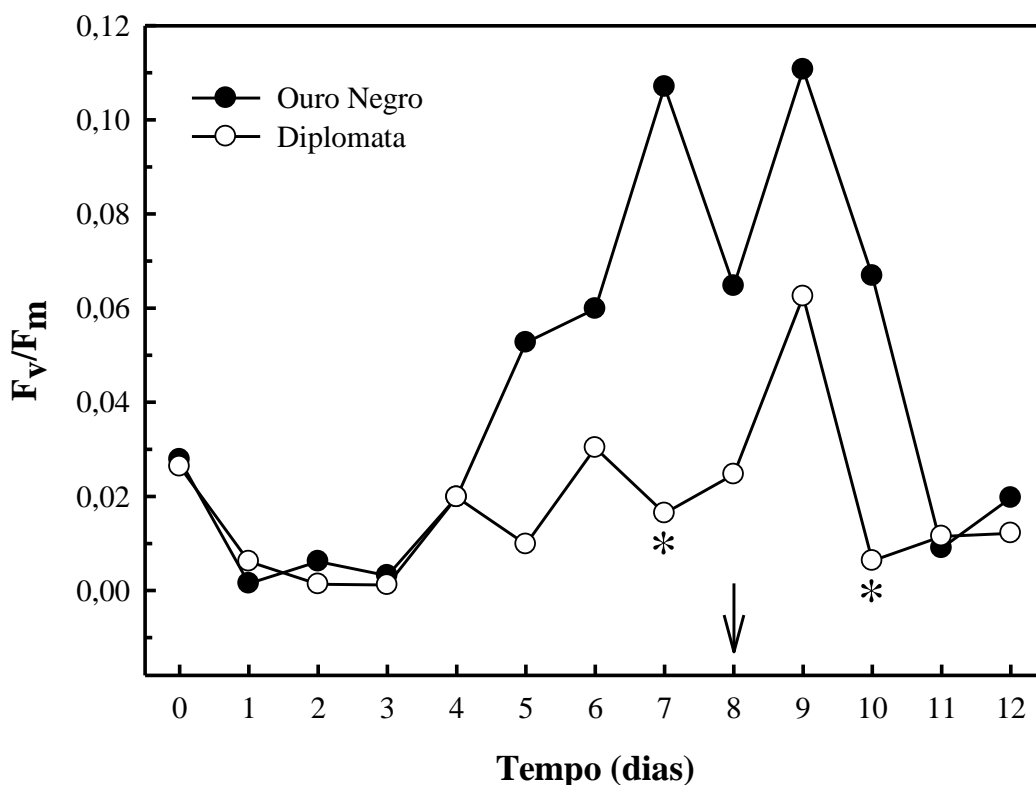


Figura 7. Valores de F_v/F_m (noite) – F_v/F_m (manhã) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação. A seta representa o momento da reidratação e os valores apresentados representam a média (seis repetições).

4.2.3 Deficiência hídrica e capacidade de recuperação da fotoinibição nas plantas:

No intuito de se analisar a capacidade de recuperação das plantas da fotoinibição ocorrida durante o dia, foi avaliada a diferença entre os valores de F_v/F_m da manhã com os valores de F_v/F_m da noite do dia anterior. Esses dados mostram a capacidade de recuperação das plantas após uma noite inteira de recuperação (figura 8). Neste trabalho, não houve diferença significativa entre os genótipos estudados. Entretanto, mesmo não havendo diferença significativa, o cultivar Ouro negro demonstrou uma maior tendência a recuperação comparado ao Diplomata a partir do segundo dia de reidratação. No oitavo dia de déficit hídrico, os dois genótipos obtiveram valores negativos, indicando que a partir daquele dia, as plantas já não estavam revertendo os danos provocados pela fotoinibição, mesmo após uma noite inteira de recuperação, sendo os valores de F_v/F_m da manhã menores que os da noite do dia anterior. A redução acentuada dos valores para o cultivar Ouro negro no oitavo dia pode estar ligada com a severidade do estresse, que chegou a -1,5 Mpa (figura 2), sendo este valor considerado limite para a recuperação das plantas (PIMENTEL, 2004). Segundo BATRA; SHARMA; KUMARI (2014), o estresse por falta d'água pode resultar na inibição da atividade do FS II e afetar os processos de transferência de energia, pela alteração da proteína D1 do Centro de Reação do FS II. Entretanto, apesar da intensidade do estresse por falta de água, as plantas, de ambos os cultivares, tiveram uma boa recuperação após o início da reidratação.

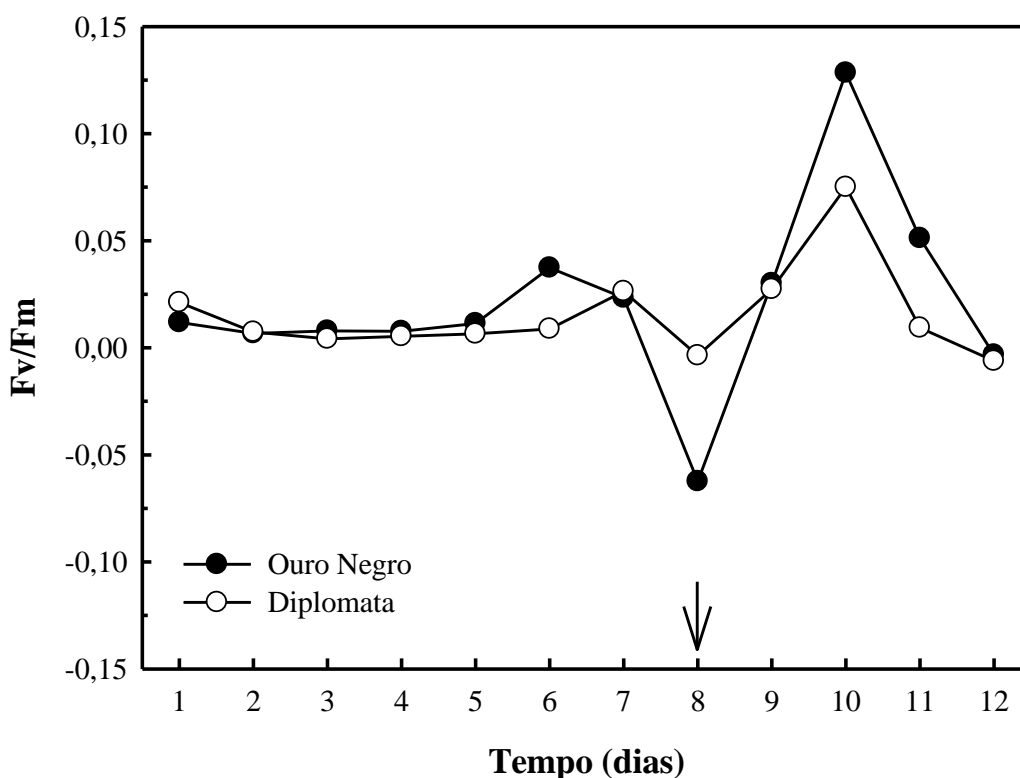


Figura 8. Valores de F_v/F_m (manhã) – F_v/F_m (noite do dia anterior) dos dois cultivares (Ouro negro e Diplomata) com 8 dias de estresse e 4 dias de reidratação. A seta representa o momento da reidratação e os valores apresentados representam a média (seis repetições).

4.3 Teores de amido e proteínas solúveis em folhas

Com relação aos teores de amido foliar dos dois genótipos, houve diferença significativa nos valores para a primeira coleta, que corresponde à coleta antes do estresse (AE), onde o cultivar Ouro negro apresentou valores mais altos que o cultivar Diplomata (tabela 1). Esses resultados demonstram a maior capacidade do genótipo Ouro negro em acumular amido em folhas com alto Ψ_a , comparado ao cultivar Diplomata. Com a diminuição da disponibilidade de água no solo, houve uma redução nos teores de amido na folha de ambos os genótipos de feijoeiro comum, como relatado na literatura (PIMENTEL; GOMES; OTTONI, 2001). Essa diminuição ocorre devido à diminuição de A e ao aumento da hidrólise do amido (KRAMER; BOYER, 1995), uma vez que o déficit hídrico promove a paralisação do crescimento foliar, levando a uma redução na conversão de açúcares em massa seca (PIMENTEL, 2004). Entretanto, não houve diferença significativa entre ambos os genótipos nas coletas (DE) e (R). Esses dados revelam uma maior capacidade do Ouro negro em acumular amido na folha sob condições de alto Ψ_a , comparado ao Diplomata. Isso permite uma maior reserva de carboidratos sob seca, visto que a fotossíntese é reduzida sob estresse (PIMENTEL, 2004).

Houve diferença significativa para o teor de proteínas entre os cultivares, (AE) e (R), com o cultivar Diplomata demonstrando valores mais altos que o cultivar Ouro negro (tabela 1). Esses resultados indicam uma maior capacidade fotossintética do Diplomata sob condições de boa disponibilidade de água, sendo a coleta R um indicativo da boa capacidade de recuperação, visto que o maior teor de proteína foliar comparado ao Ouro Negro, possibilita maior A e uma melhor retomada do crescimento. Sendo assim, a avaliação dos teores de amido e proteínas pode ser muito útil como indicadores de respostas do feijão comum sob condições de déficit hídrico (SANTOS et al., 2009), tendo em vista que a seca inibe a síntese de amido e proteínas, mesmo sendo moderada, sendo que com a intensificação do estresse, há um aumento da hidrólise dessas macromoléculas (PIMENTEL, 2004). Esses resultados estão de acordo com Bota; Flexas; Medrano (2004), que ao avaliar o teor de proteína solúvel foliar em cinco espécies sob déficit hídrico, encontrou diferença significativa para quatro espécies, porém não houve diferença para o feijão comum. Esses dados revelam uma variação tanto interespecífica quanto intraespecífica.

Tabela 1. Teores de amido e proteínas solúveis em folhas de dois genótipos de feijão comum, submetidos a oito dias de desidratação e três dias de reidratação.

Genótipo	Amido (mg.g ⁻¹ MS)			Proteína (mg.g ⁻¹ MS)		
	AE	DE	R	AE	DE	R
Ouro negro	41,81 Aa	25,28 Ba	41,24 Aa	2,95 Aa	3,29 Aa	2,99 Aa
Diplomata	31,75 Ab	26,08 Aa	31,49 Aa	3,64 Ab	2,73 Ba	4,26 Cb

¹ médias (três repetições) seguidas por letras diferentes na mesma coluna e na mesma linha, diferem entre si pelo teste de Student-Newman-Keuls ($p < 0,05$).

4.4- Potencial de fixação biológica de nitrogênio, massa seca e área foliar das plantas.

Em relação ao PFBN, nas coletas do dia zero de estresse, no oitavo dia, que correspondeu ao estresse máximo, e com dois dias de reidratação, avaliou-se a massa seca de nódulos e o número de nódulos (Tabela 2). Houve diferença significativa entre os genótipos,

para a massa seca de nódulos e o número de nódulos nas coletas AE e DE, com o cultivar Diplomata obtendo valores maiores comparado ao Ouro negro, sendo que não houve diferença significativas para essas variáveis na R. Esses resultados indicam uma maior tolerância ao déficit hídrico do cultivar Diplomata, tendo em vista os resultados apresentados sob déficit hídrico. Segundo Talbi et al., (2012) ao avaliarem duas estirpes de bactérias com dois tratamentos de seca, encontraram redução significativa nas variáveis citadas. Os resultados encontrados diferem dos resultados encontrados por Mnasri; Aouani; Mhandi, (2007), onde houve diferença significativa para os tratamentos controle e sob seca, havendo uma diminuição significativa no número de nódulos e também no número de estirpes sob seca, demonstrando os efeitos do déficit hídrico em cultivares de feijão comum.

Tabela 2. Potencial de fixação biológica de nitrogênio (PFBN) de dois genótipos de feijoeiro, antes, durante e após o déficit hídrico¹.

Genótipo	Número de nódulos.planta ⁻¹			Massa de nódulos (mg.planta ⁻¹)		
	AE	DE	R	AE	DE	R
Ouro negro	36a	25a	52a	76a	76a	126a
Diplomata	131b	56b	90a	182b	230b	161a

¹ médias (três repetições) seguidas por letras diferentes, na mesma variável, diferem entre si pelo teste de Student-Newman-Keuls ($p < 0,05$); AE: coleta antes do estresse; DE: coleta durante o estresse; R: coleta depois do estresse (recuperação).

Já em relação às variáveis morfológicas analisadas: área foliar, massa seca de raiz, massa seca de caule e massa seca de folhas (Tabela 3). Dentre as variáveis analisadas, houve diferença significativa na coleta (DE) para a área foliar, massa seca de folhas e massa seca de raiz. Na terceira coleta (R) houve diferença significativa para a massa seca de raiz.

Tabela 3. Variáveis morfológicas de dois genótipos de feijoeiro: massa seca de raiz (MSR), massa seca de caule (MSC), massa seca de folha (MSF) e área foliar (AF) antes, durante e após o déficit hídrico¹.

Variáveis	AE		DE		R	
	Ouro negro	Diplomata	Ouro negro	Diplomata	Ouro negro	Diplomata
MSR (g)	4,7a	4,8a	4,8a	2,9b	3,7a	2,2b
MSC (g)	1,9a	1,9a	2,6a	2,4a	2,4a	3,4a
MSF (g)	2,6a	2,6a	0,6a	1,3b	0,9a	1,6a
AF (m ²)	0,102a	0,108a	0,216a	0,493b	0,362a	0,534a

¹ médias (três repetições) seguidas por letras diferentes, na mesma variável da mesma coleta, diferem entre si pelo teste de Student-Newman-Keuls ($p < 0,05$); AE: coleta antes do estresse; DE: coleta durante o estresse; R: coleta depois do estresse (recuperação).

Entre as variáveis morfológicas mostradas na Tabela 3, pode-se inferir que durante o período de déficit hídrico, a AF, MSR e MSF foram as que mais sofreram com o estresse, demonstrando diferença significativa entre os genótipos, onde o genótipo Ouro negro obteve maiores valores para a MSR e o Diplomata maiores valores para MSF e AF. Os resultados

corroboram com os trabalhos de Pimentel; Perez (2000), onde foram testados 15 genótipos em três experimentos, sendo observado no terceiro experimento a redução da área foliar para o genótipo Ouro negro, assim como a massa seca da parte aérea. Segundo Pimentel (2004), a redução da área foliar tem uma grande correlação com a diminuição da atividade fotossintética, assim como a produtividade de plantas submetidas à seca. O desenvolvimento do sistema radicular foi avaliado através do peso seco das raízes, o que demonstra o efeito do estresse. Dentro deste contexto, houve uma redução contínua na massa seca de raiz para o cultivar Diplomata, diferindo estatisticamente do cultivar Ouro negro nas duas últimas coletas, com o cultivar Ouro negro apresentando valores estatisticamente superiores comparado ao Diplomata. Mesmo não tendo sido feita análise estatística comparativa ao longo das coletas, observou-se uma tendência de redução da massa seca de raiz em ambos os cultivares. Devido ao fato do balde impor um limite físico às plantas e à imposição rápida do estresse o que altera as respostas ao déficit hídrico, sugere-se que se avaliem essas variáveis em campo.

Em relação aos componentes de produção, foram analisados: o número de grãos por planta, o número de vagens por planta e a massa de grãos por planta. Houve redução em todos as variáveis analisadas (Tabela 4).

Tabela 4. Número de vagens.planta⁻¹, de grãos.planta⁻¹e massa seca de grãos.planta⁻¹ de dois cultivares de feijoeiro comum submetidos ao déficit hídrico e irrigado continuamente.

Componentes de produção	Tratamento	Ouro negro	Diplomata
Número de vagens.planta ⁻¹	Controle	12Aa	13Aa
	Estresse	10Aa	10Ba
Número de grãos.planta ⁻¹	Controle	51Aa	67Aa
	Estresse	32Ba	43Ba
Massa seca de grãos.planta ⁻¹ (g)	Controle	8,49Aa	14,85Aa
	Estresse	7,07Ab	10,11Ba

¹ média (seis repetições) seguido da mesma letra maiúscula na linha e letra minúscula na coluna, não diferem pelo teste de Student-Newman-Keuls ($p < 0,05$). Letras maiúsculas representam análise estatística entre tratamentos (controle e estresse) e letras minúsculas representam análise estatística entre genótipos para o mesmo tratamento.

Na maturação fisiológica, não houve diferença significativa para o número de vagens planta⁻¹ (Tabela 4) entre os genótipos, porém houve diferença entre o tratamento controle e estressado para o cultivar Diplomata, apresentando valores mais altos para o tratamento controle. Esses resultados diferem dos encontrados por (PIMENTEL; PEREZ, 2000) nos dois primeiros experimentos, onde houve diferença entre genótipos, com efeito significativo nos genótipos Xodó e CNF 0145. Para o número de grãos planta⁻¹, houve uma redução significativa causada pelo estresse hídrico para ambos os genótipos, mas não entre eles (Tabela 4). No entanto, houve diferença significativa na produtividade e na massa de grãos planta⁻¹ do cultivar Diplomata, que foi significativamente maior que o Ouro Negro sob estresse hídrico (Tabela 4) o que está de acordo com (PIMENTEL; PEREZ, 2000) ao encontrar diferença significativa para os genótipos Carioca, A 285, CNF 0145, BAT 477, c.v. 121 e a linhagem LM 30036, embora os resultados estejam em discordância com os encontrados por Boutraa; Sanders (2001), que ao comparar os genótipos Carioca e Prince, não

encontraram diferença significativa para a produtividade dos genótipos. Esse fato pode ter ocorrido devido à tolerância à altas temperaturas do cultivar Diplomata (PIMENTEL et al., 2013), pois as vias de transdução de sinais e alguns dos mecanismos de adaptação, às altas temperaturas e à seca, são os mesmos, como por exemplo, a produção de proteínas de choque térmico, em inglês HSP, benéfica em ambos estresses (PIMENTEL, 2004). Isto pode ter possibilitado uma maior taxa fotossintética e conseqüentemente um maior acúmulo de carboidratos no grão do Diplomata, corroborando com os resultados de Pimentel et al., (2013) em cultivo protegido, assim como Carbonell et al., (2008) ao observar um maior número de vagens e uma maior produtividade para o cultivar, todavia foi significativamente afetada pelo déficit hídrico quando comparado com as plantas controle enquanto o cultivar Ouro negro não. Diante disso, o cultivar Diplomata mostrou valores significativamente mais elevados do Ψ_a durante a seca (Figura 2), apesar da sua menor MSR (Tabela 3), mantendo maior F_v/F_m , $\Delta F_v/F'_m$ e ETR (Figuras 3, 4, 5 e 6)), com um menor NPQ (Figura 7) e maior teor de proteína solúvel (Tabela 1) e produtividade (Tabela 4). Assim, o genótipo termo-tolerante Diplomata (Pimentel et al., 2013) também foi mais tolerante à seca do que Ouro negro, um genótipo tolerante médio (Pimentel et al., 1999), confirmando Levitt et al., (1980 que os mecanismos de adaptação às altas temperaturas e à seca são os mesmos, uma vez que alguns genes e transdução de sinal sob ambos os estresses são muito semelhantes (Neill et al., 2008).

5 CONCLUSÕES

Entre as variáveis estudadas, Ψ_a , a massa seca da parte aérea, a massa seca da raiz e a área foliar foram os melhores indicadores das respostas de déficit hídrico desses genótipos de feijoeiro. Portanto, a produtividade foi correlacionada com os valores destas variáveis, sendo que houve diferença significativa na massa seca de grãos, onde o cultivar Diplomata obteve maiores valores de produtividade.

Além disso, o estresse por falta de água causou respostas metabólicas em ambos os genótipos a partir do terceiro dia de estresse, conforme observado pela variação de $\Delta F/F_m$, ETR e NPQ.

6- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALKAMA, N.; OUNANE, G.; DREVON, J. Is genotypic variation of H⁺ efflux under P deficiency linked with nodule-root respiration of N₂ - Fixing common-bean (*Phaseolus vulgaris* L.)? **Journal of Plant Physiology**, v.169, p.1084–1089, 2012.
- ARAÚJO, G.A. de A.; VIEIRA, C.; SOUZA FILHO, B.F. de. "**Ouro Negro**" nova variedade de feijão-preto para os estados de Minas Gerais e Rio de Janeiro. Belo Horizonte: Epamig, 1991. 2p. (Boletim técnico, 1).
- ASFAW, A. Breeding for Drought Tolerance by Integrative Design: The Case of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Ethiopia, **PhD Dissertation of Wageningen University, the Netherlands**, 2011.
- BALOUCHI, H.R. Screening wheat parents of mapping population for heat and drought tolerance, detection of wheat genetic variation. – **Int. J. Biol. Life Sci.** v.6, p.56-66, 2010.
- BATRA N.G.; SHARMA V.; KUMARI N. Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments, and thylakoid membrane proteins of *Vigna radiata*. **Journal of Plant Interactions**. No. 1 v.9, p.712–721, 2014.
- BEEBE, S.E.; RAO, I.M.; CAJIAO, C.; GRAJALES, M. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. **Crop Sci.** v.48, p.582-592, 2008.
- BLUM, A. Drought resistance and its improvement. Berlin: **Springer-Verlag**, 2011.
- BORÉM, A.; CARNEIRO, J.E.S. A cultura. In: VIEIRA, C.; PAULA JUNIOR, T. J.; BORÉM, A. (Eds.). **Feijão 2ª edição atualizada e ampliada. Viçosa: UFV.** p.13-18, 2006.
- BOTA, J.; FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? **New Phytologist** 162, p. 671-681, 2004.
- BOUTRAA, T.; SANDERS, F.E. Influence of Water Stress on Grain Yield and Vegetative Growth of Two Cultivars of Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **J. Agronomy & Crop Science**, v. 187, p. 251-257, 2001.
- BOYER, J.S. Water deficits and photosynthesis. In: Kozlowski, T.T. (Ed.). Water deficits and plant growth. **New York: Academic.** v.4, p.153-190, 1976.
- BRADFORD, M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v.72, p.248-254, 1976.
- BROUGHTON, W.J.; HERNÁNDEZ, G.; BLAIR, M.; BEEBE, S.; GEPTS, P.; VANDERLEYDEN, J. Beans (*Phaseolus spp.*) – model food legumes. **Plant and Soil**, v. 252, p. 55-128, 2003.

BRAY, E.A.; BAILEY-SERRES, J.; WERETILNYK, E. Responses to abiotic stresses, in: Buchanan, BB, Gruissem W, Jones RL, (Eds.), *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Rockville: **American Society of Plant Physiologists**, p. 1158–1203, 2000.

BRESTIC M.; ZIVCAK M. PSII Fluorescence Techniques for Measurement of Drought and High Temperature Stress Signal in Crop Plants: Protocols and Applications. **Molecular Stress Physiology of Plants**. p.87-131, 2013.

CAMPOSTRINI, E. Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas. UENF, 34 f, 1998.

CARBONELL, S.A.M.; CHIORATO, A.F.; ITO, M.K.; PERINA, E.F.; GONÇALVES, J.G.R.; DE SOUZA, P.S.; GALLO, P.B.; TICELLI, M.; COLOMBO, C.A.; DE AZEVEDO FILHO, A.J. IAC Alvorada and IAC-Diplomata: new common bean cultivars. **Crop Breeding and Applied Biotechnology** v. 8, p.163-166, 2008.

CARDOSO, J.D.; HUNGRIA, M.; ANDRADE, D.S. Polyphasic approach for the characterization of rhizobial symbionts effective in fixing N₂ with common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Appl Microbial Biotechnol**, v.93, p.2035-2049, 2012.

CHAVES, M.M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, n. 103, p. 551–560, 2009.

CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.S. Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, p. 239-264, 2003.

CHAVES, M.M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M.L.; RICARDO, C.P.P.; OSÓRIO, M.L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, n. 89, p. 907 – 916, 2002.

CHAVES, M.M. Effects of water stress on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 42, p. 1-16, 1991.

CIAT. Bean production Systems. Cali, Colombia, **Centro internacional de agricultura Tropical**, p.112-151, 1974.

COLOM, M.R.; VAZZANA, C. Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. **Environ Exp. Bot.**, v. 49, p. 135-144, 2003.

CONAB 2015. Disponível em: http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/15_07_09_08_59_32_boletim_graos_julho_2015.pdf.

COSTA, E.S.; BRESSAN-SMITH, R.; OLIVEIRA, J.G.; CAMPOSTRINI, E.; PIMENTEL, C. Photochemical efficiency in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. and *Vigna unguiculata* L. Walp) during recovery from high temperature stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.14, p.105-110, 2002.

CUELLAR-ORTIZ, S.M.; MONTIEL, M. DE LA P.A.; ACOSTA-GALLEGOS, J.; COVARRUBIAS, A.A. Relationship between carbohydrate partitioning and drought

resistance in common bean. **Plant Cell and Environment**, v. 31, p. 1399-1409, 2008.

DEL, P.M.J.; MELO, L.C. Potencial de rendimento da cultura do feijoeiro comum. **Embrapa Arroz e Feijão**, Santo Antônio de Goiás, 131p, 2005.

DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Photoinhibition of photosynthesis in *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica**, v.44, p.235-240, 2006.

DIAS, M.C.; BRUGGEMANN, W. Limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes. **Photosynthetica**, v. 48, p. 96-102, 2010.

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). **Embrapa arroz e feijão**. Sistema de cultivo. Cultivares de feijão. Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAF) 2008. Disponível em <<http://www.cnpaf.embrapa.br/feijão/index/Abertura.htm>>. Acesso em 28 de junho de 2014.

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). SILVA, O.F., WANDER, A.L. O feijão-comum no Brasil: Passado, presente e futuro. - Santo Antônio de Goiás: **Embrapa Arroz e Feijão**. 63 p., 2013.

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). **Embrapa Tabuleiros Costeiros**. Informações técnicas para o cultivo do feijoeiro comum no nordeste brasileiro 2013-2014, Documento 181, 199p, 2013.

FAO (2012) World water day 2012: water and food security. FAO water. Disponível em: <<http://www.fao.org/nr/water/news/wwd12.html>> Acesso em: 14 Junho 2014.

FARRAR, J.F.; JONES, D.L. The control of carbon acquisition by roots. **New Phytologist**, v. 147, n. 1, p. 43-53, 2000.

FARRAR, J.F. Carbon partitioning. In: *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*. HALL, D.O., SCURLOCK, J.M.O., BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R., LEEGOOD, R.C. & LONG, S.P. (eds). Cap. 15, p. 222-246, 1995.

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

GARG, B.; LATA, C.; PRASAD, M. A study of the role of gene *tamyb2* and an associated snp in dehydration tolerance in common wheat. **Mol Biol Rep.**, v. 39, p. 10865-10871, 2012.

GEPTS, P.; DEBOUCK, D. (*Phaseolus vulgaris* L.). In: SCHOONHOVEN, A. VAN e VOYSES, O. (Eds.). **Common Beans: Research for crop improvement Cali**. C.A.B. International, CIAT. p.7-53, 1991.

GILMORE, A.M. Chlorophyll a Fluorescence: A signature of Photosynthesis, G.C. Papageorgiou, and Govindjee (Eds.), **Springer, Dordrecht**. p.555, 2004.

GHANNOUM, O.; CONROY, J.P.; DRISCOLL, S.P.; PAUL, M.J.; FOYER, C.H.; LAWLOR, D.W. Nonstomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic

inhibition in four C₄ species. **New Phytol.**, v. 159, p. 599-608, 2003.

GRAHAM, P.H.; RANALLI, P. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L). **Field Crops Res.** v.53, p.131–146, 1997.

HORTON, P. Light as an Energy Source and Information Carrier in Plant Physiology, R.C. Jennings, G. Zucchelli, F. Ghetti, and G. Colombetti (Eds.), NATO ASI Ser. A: **Life sciences**, **Plenum Press**, New York, London, 99, v.287, 1996.

HUNGRIA, M.; CAMPOS, R.J.; MENDES, I.C. Benefits of inoculation of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) crop with efficient and competitive *Rhizobium tropici* strains. **Biol. Fertil. Soils**, v. 39, p. 88-93, 2003.

KANAZAWA, A.; KRAMER, D.M. In vivo modulation of nonphotochemical exciton quenching (NPQ) by regulation of the chloroplast ATP synthase. Communicated by Clarence A. Ryan, Jr., **Washington State University**, Pullman, WA, July 19, 2002.

KRAMER, D.M.; JOHNSON, G.; KIIRATS, O.; EDWARDS, G.E. New fluorescence parameters for the determination of Q(A) redox state and excitation energy fluxes. **Photosynthesis Research** v. 79, p 209 - 218, 2004.

KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. *Water relations of plants and soils*. **Academic Press**. San Diego, 1995.

KURUVADI, S.; AGUILERA, D.M. Patrones del Sistema radical en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L). **Turrialba**, San José, n. 40, p. 491 - 498, 1990.

LAUER, M.J.; BOYER, J.S. Internal CO₂ measured directly in leaves. Abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. **Plant Physiology Bethesda**, n. 98. p. 1310-1316, 1992.

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

LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, n. 2, p. 275-294, 2002.

LEVITT, J.; WIBE, H.H.; BOYER, J.S.; MCWILLIAM, J.R.; RICHIE, J.T.; BLUM, A.; BIDINGER, J. Adaptation of plants to water and high temperature stress: **Summary and synthesis**. In: **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. Turner, N.C.; Kramer, P.J. (Eds.) pp 437- 458, 1980.

LIMA NETO, M.C.; LOBO, A.K.M.; MARTINS, M.O.; FONTENELE, A.V.; SILVEIRA, J.A.G. Dissipation of excess photosynthetic energy contributes to salinity tolerance: A comparative study of salt-tolerant *Ricinus communis* and salt-sensitive *Jatropha curcas*. **Journal of Plant Physiology** 171, p. 23–3, 2014.

LIZANA, C.; WENTWORTH, M.; MARTINEZ, J.P.; VILLEGAS, D.; MENESES, R.; MURCHIE, E.H.; PASTENES, C.; LERCARI, B.; VERNIERI, P.; HORTON, P.; PINTO, M.

Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress, I. Effects of drought on yield and photosynthesis, **J Exp. Bot.** v. 57 n. 3, p. 685-697, 2006.

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

LONGENBERGER, P.S.; SMITH, C.W.; DUKE, S.E.; MCMICHAEL, B.L. Evaluation of chlorophyll fluorescence as a tool for the identification of drought tolerance in upland cotton. **Euphytica** 166, p. 25–33, 2009.

LOPES, N.F.; OLIVA, M.A.; CARDOSO, M.J.; GOMES, M.M.S.; SOUZA, V.F. Crescimento e conversão de energia solar em *Phaseolus vulgaris* L., submetido a três densidades de fluxo radiante e dois regimes hídricos. **Revista Ceres**, v.33, p.142-164, 1986.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll Fluorescence: a practical guide. **J Exp Bot** n.55, p.659–668, 2000.

MEDINA C.L.; SOUZA R.P.; MACHADO E.C.; RIBEIRO R.V.; SILVA J.A.B. Photosynthetic response of citrus grown under reflective aluminized polypropylene shading nets. **Scientia Horticulturae**. n. 96, p.115-125, 2002.

MNASRI B.; AOUANI E.M.; MHAMDI R. Nodulation and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris*) under water deficit. **Soil Biology & Biochemistry**. n.39, p.1744–1750, 2007.

MICKLAS, N.P.; KELLY, J.D.; BEEBE, S.E.; BLAIR, M.W. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: From classical to MAS breeding, **Euphytica**, v. 147, p. 105-131, 2006.

MISRA, A.N.; LATOWSKI, D.; STRZALKA, K. The xanthophyll's cycle activity in kidney bean and cabbage leaves under salinity stress, **Russian J Plant Physiol**. n.53, p. 102-109, 2006.

MIYASHITA, K.; TANAKAMARU, S.; MAITANI, T.; KIMURA, K. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress, **Envir. Exp. Bot.** v. 53, p. 205-214, 2005.

MUNNS, R.; JAMES, R.A.; SIRALT, X.R.R.; FURBANK, R.T.; JONES, H.G. New phenotyping methods for screening wheat and barley for beneficial responses to water deficit. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 13, p. 3499 - 3507, 2010.

MURCHIE, E.H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 13, p. 3983-3998, 2013.

NEILL, S.; BARROS, R.; BRIGHT J.; DESIKAN, R.; HANCOCK, J.; HARRISON, J.; MORRIS, P.; RIBEIRO, D.; WILSON I. Nitric oxide, stomatal closure, and abiotic stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, p. 165-176, 2008.

PASSIOURA, J. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 2, p. 113–117, 2007.

PASTENES, C.; PIMENTEL, P.; LILLO, J. Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. **Journal of Experimental Botany** v. 56, p. 42-43, 2005.

PIMENTEL, C.; RIBEIRO R.V.; MACHADO E.C.; SANTOS M.G.; RICARDO F. DE OLIVEIRA. In vivo temperature limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. **Environmental and Experimental Botany** 91, p. 84–89, 2013.

PIMENTEL, C. Efficiency of nutrient use by crops for low input agro-environments. In: Focus on plant agriculture 1. Nitrogen nutrition in plant productivity (Eds. Singh, R.P., Shankar, N. and Jaiwal, P.W.) **Studium Press**, p. 277-328, 2006.

PIMENTEL, C.; DAVEY, P.A.; JUVIK, J.A.; LONG, S.P. Gene loci in maize influencing susceptibility to chilling dependent photoinhibition of photosynthesis. **Photosynthesis Research**, v.85, p.319 - 326, 2005.

PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. Seropédica, RJ **Edur**, 2004. 191p.

PIMENTEL, C.; GOMES, A.A.; OTTONI, T. Trocas gasosas em folhas de feijoeiro de plantas hidratadas e teores de carboidratos e aminoácidos livres sob deficiência hídrica. **Revista agronomia**, v. 35, n. ½, p. 66-70, 2001.

PIMENTEL C.; PEREZ A.J.C. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. **Pesq. Agropec. Bras.** Brasília, v.35, n.1, p. 31-39, 2000.

PIMENTEL, C.; LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris*. **Physiologia Plantarum** 106, 184–189, 1999a.

PIMENTEL C.; HÉBERT G.; VIEIRA DA SILVA J. Effects of drought on O₂ evolution and stomatal conductance of beans at the pollination stage. **Environ. Exp. Bot.** n. 42, p. 155-162, 1999b.

PORTES, T.A. Ecofisiologia. In: Araujo, R.S. Rava, C.A., Stone, I.F., Zimmermann, M.J.O. (Eds.) Cultura do feijoeiro comum no Brasil. Piracicaba, **Potafos**, p.101-137, 1996.

RABELLO, A.R.; GUIMARÃES, C.M.; RANGEL, P.H.; DA SILVA F.R.; SEIXAS D, DE SOUZA E.; BRASILEIRO A.C.; SPEHAR C.R.; FERREIRA M.E.; MEHTA A. Identification of drought-responsive genes in roots of upland rice (*Oryza sativa* L.). **BMC Genomics** 9, p. 485, 2008.

RAMOS, M.L.G.; PARSONS, R.; SPRENT, J.I.; JAMES, E.K. Effect of water stress on nitrogen fixation and nodule structure of common bean. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 38, n. 3, p. 339-347, 2003.

- REDDY, A.R.; CHAITANYA, K.V.; VIVEKANANDAN, M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, n. 11, p. 1189 – 1202, 2004.
- RIBEIRO, R.V.; SANTOS, M.G.; SOUZA, G.M.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F.; ANGELOCCI, L.R.; PIMENTEL, C. Environmental effects on photosynthetic capacity of bean genotypes. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v.39, n.7, p.615-623, 2004.
- ROHÁČEK, K.; SOUKUPOVA, J.; BARTAK, M. Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. In: Schoefs B (Ed) Plant cell compartments – selected topics. **Research Signpost**, Trivandrum, 2008.
- ROHÁČEK, K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. **Photosynthetica**, v. 40, n. 1, p. 13-29, 2002.
- ROSALLES-SERNA, R.; KOHASHI-SHIBATA, J.; ACOSTA-GALLEGOS, J.A.; TREJO-LÓPEZ, C.; ORTIZ-CERECERES, J.; KELLY, J.D. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. **Field Crops Research**, v. 85, n. 2, p. 203-211, 2004.
- ROSENQVIST, E. Light acclimation maintains the redox state of electron acceptor QA within a narrow range over a broad range of light intensities. **Photosynthesis Research** v. 70, p. 299–310, 2001.
- RUBAN, A.V.; JOHNSON, M.P.; DUFFY, C.D. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. **Biochim Biophys Acta**, n. 1817, p. 167-181, 2012.
- SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; PIMENTEL, C. Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. **Biologia Plantarum**, v. 53, n. 2, p. 229-236, 2009.
- SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; OLIVEIRA, R.F.; MACHADO, E.C.; PIMENTEL, C. The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. **Plant Science** v. 170, p. 659-664, 2006.
- SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; OLIVEIRA, R.F.; PIMENTEL, C. Gas exchange and yield response to foliar phosphorus application in *Phaseolus vulgaris* L. under drought. **Braz. J. Plant Physiol.**, v. 16, n. 3, p. 171 - 179, 2004.
- SCHOLANDER, P.F.H.T.; HAMMEL, H. T.; HERMMINGSSEN, E.; BRADSTREET, E.D. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **Botany**, v. 52 (1), p. 119-125, 1964.
- SCHREIBER, U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: E.D. Schulze and M.M. Cardwell (Eds.). Ecophysiology of photosynthesis. **Spring-Verlag**, Berlin, p. 49-70, 1994.
- SCHUSSLER, J.R.; WESTGATE, M.E. Assimilate flux determines kernel set at low water potential. **Crop Sci.** v.34, p.1569-1576, 1995.

SCHMUTZ, J.; MCCLEAN, P.E.; MAMIDI, S.; et al. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. **Nature Genetics**, v. 46, n. 7, 2014.

SLEWINSKY, T.L. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. **Journal of Experimental Botany**, p.1-24, 2012.

SINCLAIR, T.R.; PURCELL, L.C. Is a physiological perspective relevant in a genocentric age? **J. Exp. Bot.**, v. 56, p. 2777-2782, 2005.

SINGH, S.P. Selection for water-stress tolerance in inter- racial populations of common bean. **Crop Sci.** v.35, p.118– 124, 1995.

SINGH, S.P. Patterns of variation in cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, *Fabaceae*). **Econ. Bot.** v.43, p.39–57, 1989.

SINSAWAT, V.; LEIPNER, J.; STAMP, P.; FRACHEBOUD, Y. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays L.*) grown at control or high temperature. **Environ. Exp. Bot.** v. 52, p. 123-129, 2004.

SPRENT, J.I.; JAMES, E.K. Legume–rhizobial symbiosis: an anorexic model? **New Phytologist**, v. 179, p. 3-5, 2008.

TAKAHASHI, S.; BADGER, MR. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. **Trends Plant Sci.** v.16, p. 53-60, 2011.

TALBI C.; SÁNCHEZ C.; HIDALGO-GARCIA A.; GONZÁLEZ E.M.; ARRESE-IGOR C.; GIRARD L.; BEDMAR E.J.; DELGADO M.J. Enhanced expression of *Rhizobium etli* cbb3 oxidase improves drought tolerance of common bean symbiotic nitrogen fixation. **Journal of Experimental Botany**. p. 1-9, April 17, 2012.

TANG, Y.; WEN, X.; LU, Q.; YANG, Z.; CHENG, Z.; LU, C.: Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants. – **Plant Physiol.** v.143, p. 629-638, 2007.

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

TRUJILLO, I.; RIVAS, M.; CASTRILLO, M. Leaf recovery responses during rehydration after water deficit in two bean (*Phaseolus vulgaris L.*) cultivars. **Journal of Plant Interactions**, v. 8, n. 4, p. 360-369, 2013 .

WENTWORTH M.; MURCHIE E. H.; GRAY J.E.; VILLEGAS D.; PASTENES C.; PINTO M.; HORTON. P. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress: II. Acclimation of photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, v.57, p. 699-709, 2006.

WILHITE, D.A.; SVOBODA, M.D.; HAYES, M.J. Understanding the complex impacts of drought: A key to enhancing drought mitigation and preparedness. **Water Resour Manage**, v.21, p.763-774, 2007.

WILHITE, D.A.; BUCHANAN, M. Drought as hazard: Understanding the natural and social context. In: Drought and Water Crisis: **Science, Technology, and Management Issues**, Wilhite, D.A. (ed.). CRC Press (Taylor and Francis), New York, p. 3-29, 2005.

VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, T. J., BORÉM, A. (Ed.). **Feijão: aspectos gerais e cultura no Estado de Minas**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, p. 596, 1998.

ZIMMERMANN, M.J.O.; TEIXEIRA, M.G. Origem e evolução. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMANN, M.J.O. (Eds.) *Cultura do feijoeiro comum no Brasil*. Piracicaba: **Potafos**, p.57-70, 1996.