

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO

GUILHERME ANDRADE CAVALCANTI

**ASPECTOS FISIOLÓGICOS E PRODUTIVOS DE GRAMÍNEAS
ADAPTADAS AO SEMIÁRIDO SUBMETIDAS À DÉFICIT HÍDRICO**

RECIFE

2019

Guilherme Andrade Cavalcanti

Bacharel em Agronomia

Aspectos fisiológicos e produtivos de gramíneas adaptadas ao Semiárido submetidas a déficit hídrico

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciência do Solo.

Orientadora: Prof^a Maria Betânia Galvão dos Santos Freire

Coorientador: Dr. Josimar Gurgel Fernandes

Recife

2019

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

C376a Cavalcanti, Guilherme Andrade.

Aspectos fisiológicos e produtivos de gramíneas adaptadas ao semiárido
Submetidas a déficit hídrico / Guilherme Andrade Cavalcanti. – Recife, 2019.
82 f.: il.

Orientador(a): Maria Betânia Galvão dos Santos Freire.

Coorientador(a): Josimar Gurgel Fernandes.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa
de Pós-Graduação em Ciência do Solo, Recife, BR-PE, 2019.

Inclui referências.

1. Urochloa mosambicensis 2. Trocas gasosas 3. Níveis de umidade
I. Freire, Maria Betânia Galvão dos Santos, orient. II. Fernandes, Josimar Gurgel,
coorient. II. Título

CDD 631.4

GUILHERME ANDRADE CAVALCANTI

**Aspectos fisiológicos e produtivos de gramíneas adaptadas ao semiárido
submetidas a déficit hídrico**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciência do Solo.

Aprovada em 09 de Maio de 2019

Prof^a Dra. Maria Betânia Galvão dos Santos Freire
Orientadora
Universidade Federal Rural de Pernambuco

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. José Amilton Santos Júnior (DEA/UFRPE)

Profa. Dra. Natália Maria Corte Real de Castro (UNIBRA)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a **Universidade Federal Rural de Pernambuco** pela oportunidade de qualificação e de aprendizado, tanto na graduação quanto na pós-graduação, tendo importante papel no meu crescimento profissional e pessoal.

Agradeço ao **Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo** pela oportunidade concedida, pelos conhecimentos dispensados, pelo suporte à realização do trabalho e pelos muitos amigos que por meio deste pude fazer. Ao Prof. Dr. Edivan Rodrigues, coordenador do programa, e demais docentes, meu muito obrigado.

Agradeço à Prof. **Dra. Maria Betânia Galvão dos Santos Freire**, pelo apoio e confiança durante toda a minha caminhada pelo meio científico, ainda mais determinantes durante a jornada no mestrado; pela compreensão e auxílio nos contratempos e apertos e pela motivação nos momentos de desânimo. À professora: muitíssimo obrigado.

Ao meu coorientador, **Dr. Josimar Gurgel Fernandes**, agradeço pelo exemplo de profissionalismo e pelo auxílio na concepção e execução do projeto, ainda que o resultado final tenha estado ligeiramente diferente da idealização inicial.

Agradeço a toda equipe do grupo de pesquisa em Química e Salinidade do Solo, em especial aos pós-doutores Alcione Guimarães Freire e Hidelblandi Farias de Melo, essenciais na concepção e execução dos projetos desenvolvidos. Também aos colegas Flávio José Rodrigues Cruz e Danúbia Ramos Moreira de Lima, pelas sugestões e suporte durante todo o trabalho.

Agradeço especialmente à Prof. **Dra. Giselle Gomes Monteiro Fracetto** e seu esposo **Dr. Felipe José Cury Fracetto**, pelo carinho e confiança durante difíceis momentos da minha caminhada, também pelo carisma e amizade, que tornam qualquer fardo muito mais fácil de carregar. A ambos sou eternamente grato.

Aos amigos Victor Lucas Prudêncio, Ítalo Fernandes, Patryk Ramon Wandersee, Amanda de Lima, e todos os demais, pelo companheirismo e auxílios prestados, sou grato.

Agradeço profundamente à **Maria do Socorro Santana** por todo carinho e atenção, além de todos os esforços que possibilitaram a minha permanência no curso e conclusão do projeto. A ela todas as felicitações dignas de um enorme coração de mãe.

Agradeço à **minha família**, razão primordial dos meus esforços, por terem me carregado até aqui, me apoiando sempre e confiando em minhas decisões. Dizem que por detrás de cada sucesso de um homem há uma grande mulher. No meu caso são duas.

Agradeço, finalmente, a **Deus**, o Grande Arquiteto responsável por colocar no meu caminho todas essas pessoas e através delas mostrar o Seu cuidado por mim; por causa dEle posso hoje, ao final de mais um ciclo, entender o que quis dizer o poeta na passagem *Pegadas na areia*, quando afirmou: "... os dias em que viste apenas um par de pegadas na areia foram precisamente aqueles em que Eu te carreguei nos braços."

Aspectos fisiológicos e produtivos de gramíneas adaptadas ao semiárido submetidas a déficit hídrico

RESUMO

Em ambientes sob clima semiárido, onde a restrição hídrica é o principal fator limitante à produção agrícola, o cultivo de espécies tolerantes à seca é uma das alternativas mais viáveis à produção de alimentos e de matéria seca. Uma das principais aptidões nessas áreas é a pecuária, no entanto, é preciso dispor de plantas forrageiras capazes de sobreviver e produzir biomassa em condições de seca. Com o intuito de estudar alternativas para a produção de forragem em regiões semiáridas, a presente pesquisa objetivou avaliar o comportamento fisiológico de três espécies de gramíneas tolerantes ao déficit hídrico. O experimento foi realizado em casa de vegetação da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife-PE, onde foram cultivadas plantas de *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis*, *Andropogon gayanus* submetidas a seis níveis de capacidade máxima de retenção de água no solo (100, 85, 70, 55, 40 e 25% do máximo), com avaliações em quatro tempos (5, 15, 25, 35 dias após o estresse - DAE) para as variáveis relacionadas aos pigmentos fotossintéticos, e dois tempos (20 e 40 DAE) para as trocas gasosas. O delineamento experimental foi em blocos ao acaso em arranjo fatorial triplo. A diminuição dos níveis de umidade implicou em redução significativa da maior parte das variáveis relacionadas às trocas gasosas, sugerindo que este seria um dos primeiros processos a serem prejudicados na planta com a redução da disponibilidade de água no solo. Os teores de clorofila *a* e *b* foram reduzidos com o tempo de estresse, enquanto que as variáveis de fluorescência tiveram resultados mais evidentes a partir dos 25 DAE em ambos os cortes. *U. mosambicensis* e *A. guayanus*, mostraram ser as espécies mais promissoras.

Palavras-chave: *Urochloa mosambicensis*. Trocas gasosas. Níveis de umidade.

Physiological and productive aspects of grasses adapted to the semi-arid region submitted to water deficit

ABSTRACT

In environments of semi-arid regions, where water restriction is the main limiting factor for agricultural production, cultivation of drought tolerant species is one of the most viable alternatives to food and dry matter production. One of the main aptitudes in these areas is livestock, however, it is necessary to have fodder plants capable of surviving and producing biomass under drought conditions. In order to study alternatives for forage production in semi-arid environments, the present study aimed to evaluate the levels of photosynthetic pigments in three grass species tolerant to water deficit. The experiment was carried out in a greenhouse at the Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife-PE. Plants of *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis*, *Andropogon gayanus* were grown in six levels of pot capacity (100, 85, 70, 55, 40 e 25% of pot capacity - PC) with four evaluation times (5, 15, 25, 35 days after stress - DAS) for the variables related to the photosynthetic pigments and two times (20 and 40 DAS) for the gas exchanges. The experimental design was done in randomized blocks with a triple factorial arrangement. The decrease in moisture levels implied a significant reduction of most of the variables related to the gas exchange, suggesting that this could be one of the first processes to be impaired in the plant with the reduction of the availability of water in the soil. The chlorophyll a and b contents decreased throughout the evaluations while the fluorescence parameters showed higher overload on the remaining chlorophylls, most evidently from the 25 DAE in both cuts. *Urochloa mosambicensis* and *Andropogon guyanus*, were the most promising species.

Keywords: *Urochloa mosambicensis*. Gas-exchange. Moisture levels.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Taxa de fotossíntese líquida das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo, no primeiro (A) e segundo corte (B)	36
Figura 2 – Taxa de fotossíntese líquida das espécies avaliadas aos 20 e 40 dias após a aplicação do estresse em função da umidade do solo	38
Figura 3 – Condutância estomática das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo no primeiro (A) e segundo corte (B)	40
Figura 4 – Concentração interna de carbono das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo, no primeiro (A) e segundo corte (B)	43
Figura 5 – Transpiração das espécies avaliadas em função da umidade do solo, no primeiro (A) e segundo corte (B)	46
Figura 6 – Produtividade média de matéria fresca das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo, para o primeiro corte (A) e segundo corte (B)	49
Figura 7 – Produtividade média de matéria seca das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo, para o primeiro corte (A) e segundo corte (B)	52
Figura 8 – Produção de biomassa da parte aérea em matéria seca das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo	55
Figura 9 – Produção de biomassa da raiz das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo em matéria fresca (A) e seca (B)	57

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Caracterização química do solo	27
Tabela 2 – Caracterização física do solo	27
Tabela 3 – Valores de taxa de fotossíntese líquida das espécies em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância.....	33
Tabela 4 – Valores de condutância estomática das espécies em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância	39
Tabela 5 – Valores de concentração de carbono interno das espécies em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância	42
Tabela 6 – Valores de transpiração das espécies em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância	45
Tabela 7 – Valores de eficiência instantânea do uso da água das espécies em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância	47
Tabela 8 – Produtividade estimada de matéria fresca das espécies em função da umidade; Quadro de análise de variância	48
Tabela 9 – Produtividade estimada de matéria seca das espécies em função da umidade com base na capacidade máxima de retenção de água do solo; Quadro de análise de variância	51
Tabela 10 – Matéria fresca e seca de parte aérea das espécies em função da umidade com base na capacidade máxima de retenção de água do solo; Quadro de análise de variância	54
Tabela 11 – Matéria fresca e seca de raízes das espécies em função da umidade com base na capacidade máxima de retenção de água no solo; Quadro de análise de variância	56
Tabela 12 – Teores de clorofila a das espécies em função do número de dias após o estresse hídrico (DAE), em mg g^{-1} ; Quadro de análise de variância	58

Tabela 13 – Teores de clorofila b das espécies em função do número de dias após o estresse hídrico (DAE), em mg g ⁻¹ ; Quadro de análise de variância	61
Tabela 14 – Teores de clorofila total das espécies em função do número de dias após o estresse hídrico (DAE), em mg g ⁻¹ ; Quadro de análise de variância	63
Tabela 15 – Teores de carotenoides das espécies em função do número de dias após o estresse hídrico (DAE), em mg g ⁻¹ ; Quadro de análise de variância	64
Tabela 16 – Valores de fluorescência inicial das espécies submetidas à estresse hídrico, em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância	64
Tabela 17 – Valores de fluorescência máxima das em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância	68
Tabela 18 – Valores de rendimento quântico máximo do fotossistema II das espécies em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância	70

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

A – Taxa fotossintética

A/E – Eficiência instantânea do uso da água

C_a – Concentração atmosférica de carbono

C_i – Concentração interna de carbono

DAE – Dias após o estresse

E – Taxa de transpiração

EROs – Espécies reativas de oxigênio

F_0 – Fluorescência inicial

F_m – Fluorescência máxima

F_m/F_v – Rendimento quântico do fotossistema II

g_s – Condutância estomática

TFSA – Terra fina seca ao ar

TRA – Teor relativo de água

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	19
1.1 Hipótese	19
1.2 Objetivo Geral	20
1.3 Objetivos específicos	20
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	21
2.1 O semiárido e a pecuária	21
2.2 Estratégias de manejo.....	23
3 MATERIAL E MÉTODOS	26
3.1 Coleta e preparo do solo	26
3.2 Montagem e condução do experimento	27
3.3 Avaliação das plantas.....	29
3.3.1 Trocas gasosas	29
3.3.2 Fluorescência da clorofila <i>a</i>	30
3.3.3 Teores de pigmentos fotossintéticos	30
3.3.4 Avaliações de biomassa	31
3.3.5 Análise estatística	31
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	33
4.1 Trocas gasosas	33
4.2 Biomassa.....	48
4.3 Pigmentos Fotossintéticos.....	57
4.4 Fluorescência da clorofila <i>a</i>	65
5 CONCLUSÕES	71
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	72

1 INTRODUÇÃO

O panorama atual de mudanças climáticas globais sugere um aumento nas terras áridas e semiáridas em todo o mundo nos anos futuros. Dentro destes ambientes, a alta temperatura, associada a limitações hídricas e altas taxas de irradiância constituem um cenário limitante à maior parte das culturas agrícolas. O entendimento da atuação destes fatores sobre as plantas mostra-se fundamental para a adoção de estratégias de manejo adequadas no futuro e consequente manutenção da sustentabilidade alimentar nestes ambientes.

No Brasil, as áreas sob clima semiárido localizam-se principalmente na região Nordeste e apresentam uma atividade pecuária de relevante importância para a economia local e subsistência das famílias. No entanto, o mau manejo das áreas e uso pouco frequente das tecnologias adequadas, associado às limitações climáticas inerentes ao ambiente, leva a obtenção de baixos índices de produtividade e eficiência.

Para garantir a sustentabilidade da atividade na região é necessária a adoção de estratégias de manejo racional e o desenvolvimento de tecnologias que viabilizem o fornecimento de forragem nos períodos de menor disponibilidade hídrica. Dentre estas estratégias, o uso de espécies adaptadas às condições climáticas e com alto potencial de produção de biomassa, bem como a utilização racional da irrigação, mostra-se determinante na obtenção de índices satisfatórios.

O conhecimento das respostas das plantas sob condições de limitação hídrica se faz necessário, tanto para verificação do grau de adaptabilidade e resistência às condições limitantes, como para subsidiar o manejo da irrigação, considerando a produtividade frente a reduzidas lâminas de irrigação, otimizando o uso da água. Para tanto, algumas variáveis fisiológicas mostram-se adequadas e vêm sendo utilizadas em estudos sobre a relação água-planta.

1.1 Hipótese

A diminuição do conteúdo de água no solo implica em prejuízo aos processos fotossintéticos e ao crescimento, bem como em diminuição da eficiência dos sistemas de captação de energia luminosa e dos teores de pigmentos fotossintéticos.

1.2 Objetivo Geral

Avaliar o desempenho de três gramíneas adaptadas ao clima semiárido mediante imposição de estresse hídrico, de modo a selecionar uma espécie de maior potencial para implantação na região Agreste de Pernambuco

1.3 Objetivos específicos

- Avaliar a produção de biomassa das espécies avaliadas em reduzidos níveis de umidade do solo;
- Avaliar o desempenho fisiológico das espécies de modo a subsidiar as informações obtidas sobre o desempenho produtivo;
- Identificar a espécie de maior tolerância à reduzida disponibilidade hídrica mediante o crescimento e desempenho fisiológico.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 O semiárido e a pecuária

As terras áridas e semiáridas cobrem cerca de 40% da superfície da Terra e comportam aproximadamente 20% da população mundial, fornecendo cerca de 10% do suprimento mundial de carne (ADEJUWON, 2005). Estas regiões apresentam características climáticas específicas, como o predomínio de altas taxas de evaporação e baixas médias de pluviosidade, que implicam em vulnerabilidade à degradação e desertificação, com perspectivas de expansão nos próximos anos (FENG; FU, 2013).

No Brasil, as áreas sob clima semiárido apresentam uma extensão total de 982.563,3 km², estando aproximadamente 89,5% deste território concentrado na região Nordeste (MINISTÉRIO DA INTEGRAÇÃO NACIONAL, 2017). As baixas precipitações associadas às altas taxas de evaporação e temperaturas médias anuais em torno de 23 a 27°C resultam em um balanço hídrico negativo na maior parte do ano, que se torna mais expressivo em função da ocorrência de secas estacionais e periódicas (MOURA et al., 2007). Tais condições climáticas constituem um dos principais fatores limitantes ao desenvolvimento agropecuário nas regiões abrangidas pelo clima semiárido.

Na região Nordeste, o ambiente semiárido tem por atividades características a pecuária extensiva e a agricultura de sequeiro, principalmente com culturas de subsistência (COUTINHO et al., 2013). A região comporta aproximadamente 13,0% do rebanho efetivo nacional de bovinos - 28,468 milhões de cabeças, 93,0% do rebanho de caprinos e 63,0% do rebanho de ovinos - 9,092 milhões e 11,622 milhões de cabeças, respectivamente. Além disso, concentra 11,2% da produção nacional de leite. Apesar da distância dos principais centros consumidores, que estão localizados nas áreas litorâneas, as bacias leiteiras nordestinas apresentam elevada importância na sustentabilidade e inserção de pequenos produtores do semiárido nordestino no mercado (CARVALHO FILHO, 2011).

Apesar do quantitativo expressivo, as atividades de criação animal apresentam baixos índices de produtividade, principalmente, devido às grandes variações na oferta

de forragem nos períodos seco e chuvoso e a limitação de área dos pequenos produtores (LIMA, 2006).

A vegetação da Caatinga apresenta na estação chuvosa o máximo de produção e constitui, em alguns casos, o principal componente da dieta de ruminantes, apesar do baixo valor nutricional das espécies herbáceas predominantes (PEREIRA FILHO; SILVA; CÉZAR, 2013). Durante a estação seca, que varia de 6 a 8 meses, a produção vegetal decresce grandemente, provocando uma redução na capacidade de suporte das pastagens e, conseqüentemente, na disponibilidade de forragem na região. Nestes sistemas, a utilização de taxas de lotação inadequadas também contribui com o aumento do grau de degradação, observado na maioria das pastagens, associado quase sempre à compactação do solo e diminuição da longevidade do pasto (PARENTE; MAIA, 2011).

A degradação da vegetação da caatinga, por meio da queima e corte do estrato arbóreo para a produção de carvão, também constitui um importante fator na limitação do potencial produtivo das áreas, visto que a vegetação natural constitui um importante recurso forrageiro (SANTOS et al., 2010). A maior parte da vegetação é composta de arbóreas lenhosas e invasoras de baixo valor nutricional e apenas uma parte é disponível aos animais. Ainda assim, as forrageiras da caatinga são os componentes principais da dieta de caprinos e ovinos da região (SILVA et al., 2013). Segundo Cândido; Araújo; Cavalcante (2005), mais de 70% das espécies da caatinga participam significativamente da dieta dos ruminantes, sendo gramíneas e dicotiledôneas herbáceas responsáveis por 80% da dieta na estação chuvosa. Em áreas onde há menor pressão antrópica esta vegetação se mostra maior em desenvolvimento e diversidade com implicações positivas na produção (ALVES et al., 2009)

A exploração constante sem os cuidados de manejo necessários para a manutenção da qualidade dos solos ameaça a sustentabilidade dos sistemas de produção. A adoção de sistemas convencionais tem ocasionado desestruturação e compactação dos solos, diminuição da diversidade microbiológica, redução da fertilidade e perda de matéria orgânica (SÁ et al., 2009). Com isso, há extensas áreas onde a vegetação não mais se desenvolve, tornando-se incapazes de fornecer biomassa para a alimentação animal. A dependência externa de fontes de alimento para os rebanhos

onera a produção pecuária, além de promover instabilidade na oferta dos produtos advindos da atividade.

Para garantir a sustentabilidade da atividade agropecuária no semiárido, é de fundamental importância o estabelecimento adequado de pasto no período chuvoso e práticas de manejo racional, visando à produção de fontes de alimentação animal para suprir a necessidade no período seco (POMPEU; SOUZA; GUEDES, 2015).

2.2 Estratégias de manejo

Dentre as estratégias de manejo adotadas em pastagens na região semiárida a escolha de espécies adaptadas às condições edafoclimáticas e o uso racional da irrigação têm efeito destacado (ALVES et al., 2011).

Nestas regiões, o manejo agrícola tem dentre seus objetivos a obtenção da máxima produção por unidade de água aplicada, ajustando a irrigação conforme os períodos críticos de menor disponibilidade hídrica (ATROOSH et al., 2018). Segundo Silva et al. (2012) a avaliação da eficiência do uso da água nestes sistemas constitui elemento indispensável à gestão dos recursos hídricos, sendo necessária a quantificação do volume de água utilizado nas irrigações.

A maioria dos métodos de quantificação se baseia na evapotranspiração. Algumas metodologias utilizam modelos matemáticos para a estimativa da transpiração isolada, enquanto outras se baseiam na variação da umidade do solo, como o método da pesagem (PEREIRA, 1995; ROZA, 2010).

O mau manejo da água apresenta como uma de suas consequências a limitação hídrica, limitação esta que pode provocar nas plantas respostas amplamente diferentes, que vão desde danos severos ao sistema fisiológico a possíveis processos de adaptação dos quais resultam sobrevivência e manutenção de potencial produtivo (CHAVES; OLIVEIRA, 2004). Segundo Chaves et al. (2002), plantas de metabolismos diferentes podem apresentar respostas semelhantes quanto a sobrevivência e crescimento sob limitação hídrica, porém, as diferenças na capacidade de aquisição de água e transporte mostram-se determinantes no sucesso do estabelecimento das plantas em ambientes de restrição (CHAVES et al., 2002).

São conhecidas três estratégias de resistência à seca sendo elas: escape, evitamento e tolerância (TURNER, 1986). O mecanismo de escape está relacionado à finalização do ciclo de vida antes da ocorrência do déficit hídrico, enquanto o evitamento inclui um conjunto de características que visam minimizar a perda de água e evitar a desidratação dos tecidos, atuando diretamente na manutenção do teor relativo de água (TRA) durante o período de estresse. A tolerância, por sua vez, é evidenciada em plantas que toleram a desidratação (redução do TRA nos tecidos) até certo ponto, a partir do qual já não conseguem manter atividades metabólicas a nível normal (LEVITT, 1982). Estes últimos processos estão, geralmente, relacionados a manutenção do turgor e da integridade das células (WILSON et al., 1980).

O capim-andropogon (*Andropogon guayanus* 'Kunth') é uma gramínea forrageira perene que apresenta elevada produção de biomassa e boa resistência à seca. Sendo cultivada em diferentes ecossistemas, apresenta várias características agronômicas desejáveis, como boa adaptabilidade a solos ácidos e de baixa fertilidade, tolerância ao fogo, bom teor de proteína bruta e aceitabilidade pelos animais (THOMAS et al., 1981).

Em muitos trabalhos têm-se verificado manutenção da produtividade e dos processos fotossintéticos de *A. guayanus* frente à redução do teor de água no solo (BULDGEN; FRANÇOIS, 1998; MAGALHÃES et al., 2012). Os processos de regulação osmótica nesta espécie têm papel fundamental no desenvolvimento de maior biomassa radicular, e conseqüente absorção de água, e na manutenção do turgor celular (HENSON; JENSEN; TURNER, 1989).

O capim-buffel (*Cenchrus ciliaris* L.) é uma gramínea forrageira perene amplamente cultivada em pastagens áridas tropicais e subtropicais, com reconhecida resistência a seca e ao pisoteio intenso (MARSHALL; LEWIS; OSTENDORF, 2012). A espécie apresenta raízes profundas e desenvolvidas que, juntamente à presença de rizomas, aumentam a capacidade de absorção de água no solo e ajudam a evitar a desidratação e perda de turgor das células (AYERSA, 1981).

No Brasil, a espécie foi implantada em 1953 no estado de São Paulo, sendo então levada para o Nordeste, onde demonstrou grande potencialidade e adaptação às condições locais (OLIVEIRA, 1993). Moreira et al. (2007), encontraram produção de matéria seca de capim-buffel entre 5908,1 e 3076,5 kg ha⁻¹ nos meses correspondentes

à época seca, com bons índices bromatológicos, destacando limitações quanto ao teor de proteína bruta e digestibilidade. Segundo Oliveira (1996), a produção de matéria seca de capim-buffel no semiárido nordestino situa-se entre 5000 e 5500 kg MS ha⁻¹ ano⁻¹. Alguns trabalhos têm evidenciado o potencial produtivo desta gramínea como complemento à vegetação da caatinga na época seca. Guimarães Filho; Soares (1992) verificaram aumento na capacidade de suporte (0,10 UA ha⁻¹ ano⁻¹ para 0,47 UA ha⁻¹ ano⁻¹), ganho de peso vivo e viabilidade econômica quando avaliaram um sistema pecuário tradicional do semiárido e um sistema caatinga-leucena-buffel.

Santos et al. (2005) verificaram que sob diferimento, manejo que permite maior acúmulo de massa seca devido ao bloqueio do acesso dos animais à forragem, o capim-buffel pode fornecer massa forrageira suficiente para atender um nível alto de consumo pelos animais. No entanto, a associação à leguminosas faz-se necessária devido ao baixo teor nutricional da gramínea (MONÇÃO et al., 2011).

O capim-corrente (*Urochloa mosambicensis* Hack. Dandy) é uma gramínea perene, originária do continente africano, introduzida no Brasil em 1922 (PUPPO, 1979). Esta gramínea é adaptada a climas quentes e apresenta boa tolerância à seca, tendo bom desenvolvimento em regiões com precipitação média anual de 500 a 1000 mm. Apresenta hábito de crescimento variável com presença de rizomas ou estolões, e colmos que podem atingir um metro, além de alta aceitação pelos animais e potencial para a produção de feno (JÚNIOR et al., 2018). Segundo Oliveira et al. (2016), o potencial de produção de matéria seca do capim-corrente atinge os 4.350,4 kg ha⁻¹ em condições irrigadas, e em sequeiro 1.961,4 kg ha⁻¹.

Silva; Faria (1995), avaliando nove forrageiras quanto à variação estacional dos nutrientes e valor nutritivo, encontraram em *U. mosambicensis* os maiores valores de digestibilidade de matéria seca *in vitro* (55,41%) e as maiores concentrações de nutrientes, à exceção do nitrogênio. Além disso, a espécie apresentou produtividade de matéria seca de 6.875 kg ha⁻¹.

3 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em casa de vegetação na Universidade Federal Rural de Pernambuco, em Recife-PE (08°03'14" S de latitude e 34°52'51" O de longitude), durante o período de agosto a dezembro de 2018.

Foram avaliadas as espécies *Cenchrus ciliaris* L., *Urochloa mosambicensis* (Hanck) Dandy e *Andropogon guayanus* Kunth cv. Planaltina, submetidas a seis níveis de umidade baseados na capacidade máxima de retenção de água no solo, sob delineamento em blocos ao acaso com quatro repetições.

3.1 Coleta e preparo do solo

O solo utilizado foi coletado no Agreste de Pernambuco, na área rural do município de Caruaru-PE, localizado à 08°17'00" S de latitude e 35°58'34" W de longitude, na camada 0 – 20 cm. O solo coletado foi seco ao ar, destorroado e passado em peneira de abertura de 4 mm para manutenção da microagregação e separação das frações grosseiras do solo. Após o preparo, o solo foi homogeneizado e preenchidos os vasos, sendo, por ocasião, retiradas subamostras para posterior caracterização.

A caracterização nas subamostras foi feita em solo destorroado e passado em malha de 2 mm para a obtenção da TFSA. Para a caracterização química do solo foram realizadas: a medida do pH do solo na proporção solo:água 1:2,5 (EMBRAPA, 2017), a extração de Ca^{2+} , Mg^{2+} e Al^{3+} por KCl 1 mol L⁻¹ (EMBRAPA, 2017) e extração de Na^+ , K^+ e P por solução duplo-ácida Mehlich-1 (EMBRAPA, 2017). Os teores de Ca^{2+} , Mg^{2+} e Al^{3+} foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica e Na^+ e K^+ por fotometria de emissão de chama. Os teores de fósforo foram determinados por espectrofotometria de luz visível (Tabela 1).

Tabela 1: Caracterização química do solo utilizado no experimento

pH	CE	P	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Al ³⁺	H ⁺ + Al ³⁺	SB	T	V	PST
1:2,5	dS m ⁻¹	mg dm ⁻³	cmol _c dm ⁻³							%		
6,43	0,31	18	3,4	4,2	1,4	1,1	0,0	0,9	8,7	9,6	90,6	14,6

pH: potencial hidrogeniônico; CE: condutividade elétrica do extrato de saturação; P: fósforo disponível extraído por Mehlich-1; SB: soma de bases; T: capacidade de troca de cátions potencial; V: saturação por bases; PST: porcentagem de sódio trocável.

Para a caracterização física do solo foram realizadas: a análise granulométrica, a determinação da densidade do solo e da densidade das partículas, calculando-se a porosidade total. A análise granulométrica foi realizada pelo método da pipeta (Tabela 2), enquanto que a densidade do solo e densidade de partículas foram determinadas pelos métodos do anel volumétrico e balão volumétrico, respectivamente. A porosidade foi determinada por meio de equação de pedotransferência envolvendo as duas variáveis anteriores.

Tabela 2: Caracterização física do solo utilizado no experimento

AG	AF	AT	Silte	Argila	Ds	Dp	Porosidade
g kg ⁻¹				kg m ⁻³			%
488	241	729	196	75	1,44	2,51	46,8

AG: areia grossa; AF: areia fina; AT: areia total; Ds: densidade do solo; Dp: densidade das partículas.

3.2 Montagem e condução do experimento

Para o estabelecimento dos níveis de umidade no experimento, inicialmente foi realizado o ensaio para a determinação da capacidade máxima de retenção de água do solo, aqui denominada de pote. Este procedimento foi feito em três repetições, sendo utilizada a média das umidades obtidas no ensaio para o cálculo das lâminas a serem aplicadas em cada tratamento.

No ensaio de determinação da capacidade de pote do solo, os vasos foram saturados por capilaridade e tiveram a parte superior vedada para impedir perdas por evaporação, sendo deixados em repouso em posição que permitisse a livre drenagem.

Constatada ausência de drenagem nos vasos, foram realizadas amostragens para determinação da umidade gravimétrica na capacidade de pote.

A umidade gravimétrica do solo na capacidade de pote foi determinada pela equação:

$$U_{CP} = m_{su} - m_{ss} / m_{ss}$$

Em que, U_{CP} é a umidade gravimétrica do solo na capacidade de pote ($g\ g^{-1}$); m_{su} é a massa de solo úmido atingida a capacidade de pote (g); e m_{ss} é a massa do solo seco em estufa a $105^{\circ}C$ (g).

O experimento foi montado em vasos de 7 L de capacidade, previamente vedados para evitar a drenagem da lâmina aplicada, sendo preenchidos com 8 kg de solo cada. Os vasos foram submetidos à saturação de modo a uniformizar a umidade em todo o solo, especialmente na parte inferior do vaso, não comprometendo a distribuição das lâminas dos tratamentos.

Os tratamentos consistiram de seis proporções da umidade gravimétrica na capacidade de pote (100%, 85%, 70%, 55%, 40% e 25%). A umidade do solo nos vasos foi monitorada diariamente a fim de repor a quantidade de água perdida por evapotranspiração. O monitoramento foi realizado por meio de pesagens diárias realizadas sempre ao final da tarde para evitar a perda da água repostada por irrigação e garantir o equilíbrio da umidade no solo e nas plantas durante a noite.

A massa de água a ser repostada ao final de cada pesagem foi calculada mediante a fórmula:

$$M_{EV} = P_{UT} - P_{UA}$$

Em que, M_{EV} é a massa de água evapotranspirada (g); P_{UT} é o peso do vaso na umidade correspondente ao tratamento (g); e P_{UA} é o peso do vaso na umidade em que se realizou a pesagem (g).

As espécies estudadas foram previamente escolhidas segundo estudos que indicassem espécies forrageiras adaptadas ao clima semiárido, bem como a condições de restrição hídrica (CAMPOS et al., 2017; MOREIRA et al., 2007; VOLTOLINI et al.,

2010). Tendo sido escolhidas as espécies: *Cenchrus ciliaris* L., *Urochloa mosambicensis* (Hanck) Dandy e *Andropogon guyanus* Kunth cv. Planaltina.

Foram verificadas as recomendações de plantio para cada espécie e calculada a taxa de semeadura com base nas características fisiológicas das sementes obtidas (pureza e grau de germinação). A utilização de mais de uma planta por vaso, mantendo a densidade de plantas encontrada no campo, foi verificada previamente em outros trabalhos e visou a manutenção das condições encontradas pelas plantas no campo. As recomendações de *Cenchrus ciliaris* e *Urochloa mosambicensis* indicaram taxa de semeadura entre 5 e 10 kg ha⁻¹ de sementes para ambas as espécies, e 8 a 12 kg ha⁻¹ para *Andropogon guyanus* (DIAS-FILHO, 2012; OLIVEIRA, 1999; PEREIRA FILHO et al., 2013). Desde modo, convencionou-se utilizar a taxa de semeadura de 10 kg ha⁻¹ para as três espécies, com os valores devidamente ajustados para a área do vaso e condições de germinação e viabilidade.

As plantas emergiram aos cinco dias após o plantio e foram submetidas à irrigação com base em 80% da capacidade de retenção de água do solo por aproximadamente 30 dias para estabelecimento e aclimatação. A partir de então, com base na literatura para o manejo das espécies, realizou-se o corte de uniformização, de 10 cm para *C. ciliaris* e *U. mosambicensis* (OLIVEIRA, 1999) e 20 cm para *A. guyanus* (MAGALHÃES et al., 2012) e iniciou-se a aplicação dos tratamentos de umidade.

3.3 Avaliação das plantas

3.3.1 Trocas gasosas

Para a avaliação das trocas gasosas foi utilizado analisador de gás à infravermelho (Infra Red Gas Analyser – IRGA) modelo 6400XT LICOR, capaz de realizar leituras de: taxa de fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração interna de CO₂ (C_i), relação C_i/C_a e eficiência do uso da água (A/E). As leituras foram realizadas em dois tempos: aos 20 e 40 DAE, sempre entre 8:00 e 12:00 h da manhã. Para isso, foram selecionadas folhas saudáveis e completamente expandidas, localizadas na parte superior das plantas, não situadas sob sombreamento. As medições

foram feitas com os valores de radiação fotossinteticamente ativa mínima de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, fluxo de CO_2 de 500 $\mu\text{mol s}^{-1}$, e com concentração de CO_2 de referência de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 .

3.3.2 Fluorescência da clorofila *a*

Foram realizadas medições de fluorescência da clorofila com fluorômetro portátil (FluorPen FP100 PSI) na primeira folha expandida das plantas, aos 5, 15, 25, 35 DAE durante o período de 8:00 às 11:00 h da manhã. As folhas foram pinçadas e pré-adaptadas ao escuro durante 30 minutos, a partir dos quais foram determinados: fluorescência mínima da folha adaptada ao escuro (F_0), fluorescência máxima da folha adaptada ao escuro (F_m), fluorescência máxima variável (F_v), e máxima eficiência quântica do fotossistema II (F_v/F_m).

3.3.3 Teores de pigmentos fotossintéticos

Após a avaliação da fluorescência da clorofila *a* as folhas utilizadas foram cortadas, envolvidas em papel alumínio e armazenadas em recipiente à baixa temperatura onde foram transportadas ao laboratório. Para a extração dos pigmentos, as folhas foram cortadas em pedaços pequenos, a fim de aumentar a superfície de contato com o extrator orgânico, das quais foram pesados aproximadamente 0,050 g e transferidos para tubo de centrífuga de 15 mL. Os tubos foram revestidos com papel alumínio de modo a evitar a incidência de luz no interior dos tubos, degradando os pigmentos. Foram então adicionados 10 mL de álcool etílico a 95% nos tubos, que foram agitados e postos sobre ambiente refrigerado durante 48 h, depois dos quais procederam-se as leituras.

As leituras foram realizadas em espectrofotômetro sob os comprimentos de onda de 664 nm, 649 nm e 470 nm para determinação da absorvância da clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides, respectivamente. As concentrações dos pigmentos foram calculadas de acordo com as equações de Wintermann; De Motts (1965). Os pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e carotenoides) foram extraídos de acordo com os

procedimentos descritos segundo Arnon (1949) e quantificados de acordo com Lichtenthaler; Buschmann (2001).

3.3.4 Avaliações de biomassa

As variáveis obtidas nas avaliações de biomassa foram: produtividade, biomassa da parte aérea e biomassa da raiz, todas em massa fresca e seca.

Ao final dos 40 dias após o estresse foi realizado o primeiro corte. A biomassa situada acima da altura de corte foi coletada e pesada para a obtenção da massa fresca. Após a pesagem foram acondicionadas em sacos de papel, identificadas e mantidas em estufa de circulação forçada à 65 °C durante 72 h, até peso constante. Com base nos valores de massa seca e fresca (g vaso^{-1}), situados acima da altura de corte, foi estimada a produtividade em quilogramas por hectare (kg ha^{-1}). Após o primeiro corte as plantas foram avaliadas por mais 40 dias, ao fim dos quais foram novamente cortadas e a produtividade novamente avaliada.

Ao fim dos dois ciclos foi coletada também a biomassa vegetal situada abaixo da altura de corte (não contabilizada na produtividade). Esta biomassa foi somada às massas obtidas nas produtividades (em g vaso^{-1}) e constituíram os valores de biomassa da parte aérea, matéria fresca e seca.

Posteriormente, os vasos foram submetidos à lavagem sobre peneira de abertura 4 mm, para separação das raízes. Estas foram secas em papel toalha e pesadas para obtenção da matéria fresca. Após a pesagem foram acondicionadas em sacos de papel e mantidas à 65° C durante 48 h, para obtenção da matéria seca.

3.3.5 Análise estatística

As variáveis relacionadas às trocas gasosas foram avaliadas aos 20 e 40 dias após o estresse (DAE), enquanto que as relacionadas aos teores de pigmentos fotossintéticos e à fluorescência da clorofila *a* foram avaliadas aos 5, 15, 25 e 35 DAE. Deste modo, o período de avaliação foi também contabilizado como fator de variação. O

experimento foi montado em delineamento em blocos casualizados com quatro repetições, constituindo um fatorial do tipo (6 x 3 x 4), totalizando 72 vasos.

Foi realizado o teste de análise de variância para cada uma das variáveis tendo como fatores de variação contidos no quadro análise de variância: os níveis de umidade (umidade), as espécies avaliadas (espécie) e o período de avaliação em dias após a aplicação do estresse (DAE).

Para as variáveis onde foi verificado efeito significativo para o fator umidade foram calculadas equações de regressão com a equação correspondente e o coeficiente de determinação.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Trocas gasosas

- Taxa de fotossíntese líquida (A)

Com relação à fotossíntese líquida (A), houve efeito significativo dos fatores estudados (umidade, espécie, DAE) isoladamente, em ambos os cortes (Tabela 3). No primeiro corte, registrou-se efeito significativo para a interação dupla entre os fatores níveis de umidade e DAE, enquanto que, para o segundo, esta foi verificada entre os fatores espécie e DAE.

Tabela 3. Valores de taxa de fotossíntese líquida das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guyanus* submetidas à estresse hídrico, em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliares</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$				
20	13,7	18,6	15,1	15,79 A
40	5,4	8,7	6,7	6,95 B
Média	9,57 B	13,65 A	10,89 B	
2º Corte				
DAE	<i>C. ciliares</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$				
20	8,27 aB	12,30 aA	7,47 aB	9,35 A
40	3,74 bA	2,78 bA	1,22 bB	2,58 B
Média	6,01 B	7,54 A	4,35 C	
		1º Corte	2º Corte	
		F	F	
Umidade		16,79**	11,47**	
Espécie		14,15**	40,11**	
DAE		191,55**	540,73**	
Umidade x Espécie		0,13 ^{ns}	0,99 ^{ns}	
Umidade x DAE		6,11**	1,40 ^{ns}	
Espécie x DAE		0,78 ^{ns}	25,29**	
Umidade x Espécie x DAE		0,67 ^{ns}	0,91 ^{ns}	
CV (%)		29,22	25,35	

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

A taxa de fotossíntese líquida foi reduzida entre os 20 e 40 DAE. De modo geral, as reduções na fotossíntese líquida foram de aproximadamente 60% entre o primeiro e o segundo corte das plantas (Tabela 3).

Para o segundo corte, aos 40 DAE, foram observadas reduções significativas na fotossíntese líquida de 60,3, 53,5 e 55,3% para as espécies *C. ciliaris*, *U. mosambicensis*, e *A. guyanus*, respectivamente, em relação as avaliações realizadas aos 20 DAE. Sendo *U. mosambicensis* a espécie que apresentou menor redução (\cong 53%) para a avaliação aos 40 DAE. Esta mesma espécie apresentou o maior valor absoluto de fotossíntese líquida para ambos períodos de avaliação entre as espécies avaliadas.

Alguns autores ratificam a influência de períodos prolongados de seca sobre os valores de fotossíntese líquida, bem como, condutância estomática (RIPLEY; FROLE; GILBERT, 2010). Segundo os autores, quanto maior o período de seca, maiores serão as reduções encontradas nas variáveis.

Quando levado em consideração o mecanismo C4 de fixação de carbono, Habermann et al. (2019), estudando as respostas de *Panicum maximum* Jacq. ao estresse hídrico, encontraram reduções na taxa fotossintética de aproximadamente 25, 23 e 27% em avaliações realizadas aos 18, 27 e 31 dias após o estresse, ao nível de 65% da capacidade de campo. Estes valores são aproximadamente metade do percentual das reduções encontradas no primeiro corte da presente pesquisa.

Segundo Habermann et al. (2019), o estresse hídrico não afetou a fotoquímica do fotossistema II, mas prejudicou a fotossíntese (A) parcialmente por meio dos estômatos, devido à redução da g_s – dificultando a difusão de CO₂ no mesófilo, e parcialmente por limitações não-estomáticas, evidenciadas por uma redução significativa na taxa máxima de carboxilação da enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxidase (RuBisCO).

Dentro das limitações não estomáticas, Tezara et al. (1999) ressaltam que o estresse hídrico inibe a fotossíntese por meio de danos à ATP-sintase, proteína responsável pela síntese do ATP. Os danos à essa proteína causam diminuição do conteúdo de ATP e do suprimento de ribulose-1,5-bifosfato (RuBP), substrato necessário para fixação do CO₂ por meio da RuBisCO, afetando diretamente a redução do CO₂ no Ciclo de Calvin.

A supressão da fotossíntese pelo estresse abiótico pode também, levar à produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), devido ao acúmulo de elétrons não dispensados na cadeia transportadora. Estas espécies podem destruir ácidos nucleicos, proteínas, carboidratos e lipídios e seu efeito pode ser cumulativo a depender da resposta da espécie na produção de enzimas antioxidantes (HEIN et al., 2016).

Ripley et al. (2007) encontraram maiores valores de A em espécies C4 que em espécies C3 aos primeiros dias de estresse hídrico. No entanto, com o decorrer do estresse os valores reduziram e se equipararam estatisticamente. Segundo os autores, as reduções nas plantas C4 foram causadas por maiores limitações metabólicas, ao invés de estomáticas.

Dentre as espécies avaliadas, os maiores valores de A foram observados em *U. mosambicensis*, tanto no primeiro como no segundo corte (13,65 e 7,54 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), havendo redução significativa nas demais espécies (Tabela 3).

Os valores de fotossíntese para as espécies *C. ciliaris* e *A. guyanus*, no primeiro corte, não apresentaram diferenças significativas. No entanto, no segundo corte, *A. guyanus* apresentou valores significativamente menores de fotossíntese (4,35 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), em relação a *C. ciliaris* (6,01 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

As plantas apresentaram diferença significativa nos valores de fotossíntese líquida em função do fator umidade no primeiro e segundo corte avaliados (Tabela 3). Para os valores de fotossíntese líquida em relação aos níveis de umidade, foram ajustadas regressões com altos coeficientes de determinação (R^2 de 0,90 e 0,93) para o primeiro e segundo corte, respectivamente (Figura 1A e B).

No primeiro corte, os valores de fotossíntese tiveram maior redução na taxa fotossintética em relação ao tratamento controle (100% da umidade) do que no segundo corte. Foram verificados valores de fotossíntese líquida de 16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ com 100% da capacidade máxima de retenção de água do solo, chegando-se a valores de fotossíntese de aproximadamente 9,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nos tratamentos de menor umidade.

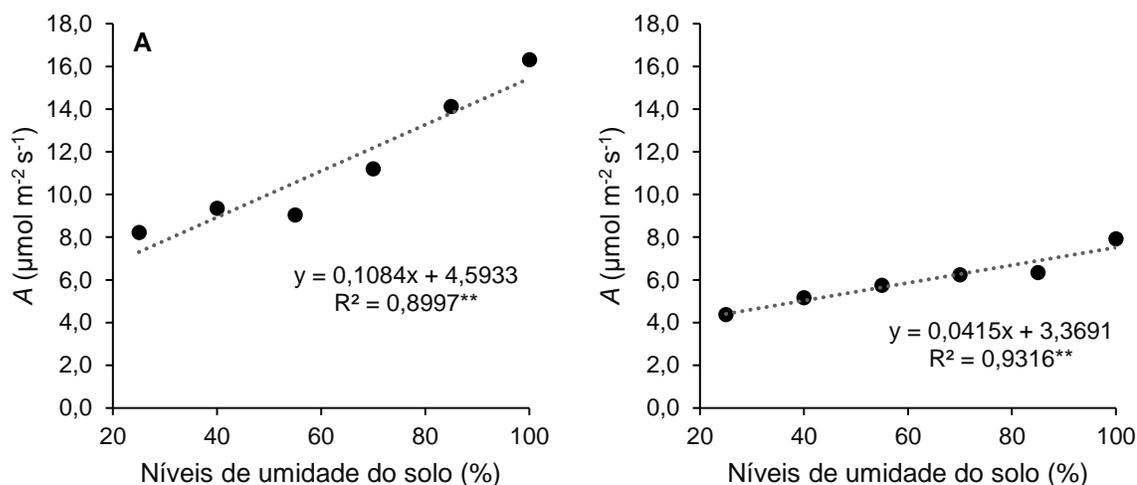


Figura 1: Taxa de fotossíntese líquida das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo (percentagem da capacidade máxima de retenção de água), no primeiro (A) e segundo corte (B)

Connor e Walkes (2018) encontraram reduções de 55% na taxa fotossintética de três gramíneas sob estresse hídrico severo (38% da precipitação média anual – 323 mm), em comparação às mesmas plantas sob a precipitação média anual (850 mm). Os valores de A em *Andropogon gerardii*, sob estresse hídrico severo (323 mm ano⁻¹) foram de 9,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo observado decréscimo nos anos decorrentes, com A abaixo de 5,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Segundo Connor e Walkes (2018), a redução de A observada no tratamento de extrema seca deve-se ao aumento do déficit de pressão de vapor, o que leva à redução da condutância estomática como forma de minimizar a perda de água e prevenir a dessecação celular. Segundo os mesmos autores, este fenômeno de fechamento estomático ocasiona menor eficiência na assimilação de carbono e, portanto, menores taxas fotossintéticas.

As plantas C4, devido à operação do mecanismo de concentração de CO_2 nas células da bainha, apresentam menor prejuízo nas taxas fotossintéticas pela redução inicial na condutância estomática e, portanto, na concentração interna de carbono (KAWAMITSU; YODA; AGATA, 1993).

No presente estudo, no entanto, a redução de A , possivelmente, está associada a limitações metabólicas e não-estomáticas, uma vez que, mesmo havendo redução da

condutância estomática com a diminuição da umidade, os valores de carbono no interior do mesófilo foram maiores que no controle (100% da umidade).

Alguns autores ressaltam que a inibição da fotossíntese em gramíneas C4 submetidas a déficit hídrico severo é dependente, principalmente, de limitações bioquímicas, enquanto que nas C3 o fechamento estomático constitui a via limitante principal (GHANNOUM et al., 2003; RIPLEY; FROLE; GILBERT, 2010).

Hussain et al. (2015) encontraram valores de $6,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *C. ciliaris* em condições de restrição hídrica ($0,03 \text{ g g}^{-1}$ – equivalente ao nível 25% do presente estudo) e $28,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 10 dias após ocorrência de precipitação, sob umidade de $0,08 \text{ g g}^{-1}$ (equivalente ao nível 70% do presente estudo).

As taxas de fotossíntese observadas no primeiro corte foram superiores às observadas no corte posterior, com médias de $11,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para o primeiro corte e $6,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para o segundo.

No segundo corte, além da fotossíntese ter sido inferior que no primeiro corte, a redução não foi tão intensa, pois mesmo com 100% da umidade a fotossíntese chegou próximo de $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Pôde-se observar, no primeiro corte, diferenças entre os valores de A em função do período de avaliação (DAE) dentro de cada umidade. Houve diferença significativa entre os valores aos 20 e 40 DAE em todos os níveis de umidade, havendo diminuição significativa dos 20 DAE aos 40 DAE (Figura 2). A média geral dos valores aos 20 DAE apresentaram uma taxa de $15,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e aos 40 DAE de $6,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Segundo Lloret; Siscart; Dalmases (2004) plantas com recuperação limitada a um determinado evento de estresse hídrico podem se mostrar mais sensíveis a ocorrência de um evento sucessivo. Essa capacidade de recuperação não seria específica da espécie, mas dependente de fatores como idade da planta, período decorrido sob estresse hídrico, intensidade do estresse e quantidade de reservas de carbono (DRESSEN et al., 2014). Estes fatores podem ser considerados na constatação de menores valores de fotossíntese no segundo corte em relação ao primeiro.

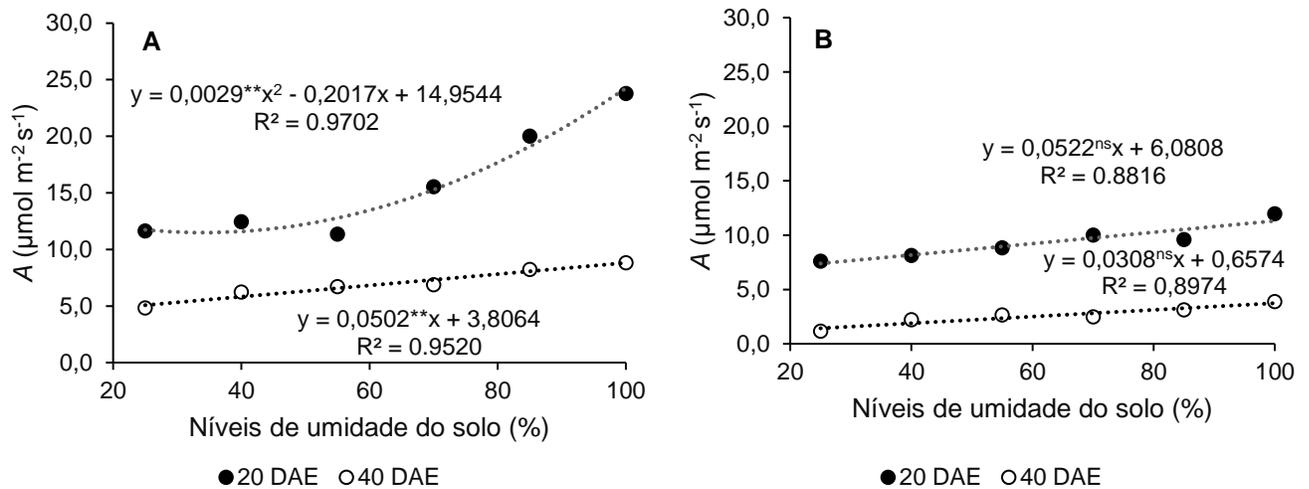


Figura 2: Taxa de fotossíntese líquida das espécies avaliadas aos 20 e 40 dias após a aplicação do estresse em função da umidade do solo (percentagem da capacidade de pote)

- Condutância estomática (g_s)

Foi observada, em ambos os cortes, significância nas interações entre as espécies avaliadas e o período de avaliação, em dias após a aplicação do estresse, bem como para o efeito dos níveis de umidade no solo de maneira isolada (Tabela 4).

Nos dois cortes houve interação entre os períodos de avaliação e as espécies avaliadas, havendo diminuição significativa dos valores de g_s dos 20 DAE para os 40 DAE. No primeiro corte, as reduções foram de 33,9%, 53,5% e 49,7%, para *C. ciliaris*, *U. mosambicensis* e *A. guyanus*, respectivamente. No segundo corte houveram reduções mais expressivas em relação ao primeiro corte, de 60,7%, 74,1% e 82,7%, respectivamente.

No primeiro corte, aos 20 DAE, *U. mosambicensis* apresentou os maiores valores de g_s ($0,18 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), sendo estatisticamente semelhante a *A. guyanus* ($0,14 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Aos 40 DAE não houveram diferenças significativas entre as espécies, havendo, no entanto, evidente redução dos valores e menor disparidade entre estes em relação aos 20 DAE.

Tabela 4. Valores de condutância estomática das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guyanus* submetidas à estresse hídrico, em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE), e análise de variância

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
	mol m ⁻² s ⁻¹			
20	0,11 aB	0,18 Aa	0,14 aA	0,14 A
40	0,07 bA	0,08 bA	0,07 bA	0,08 B
Média	0,09 B	0,13 A	0,11 AB	
2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
	mol m ⁻² s ⁻¹			
20	0,06 aB	0,09 aA	0,06 aB	0,07 A
40	0,02 bA	0,02 bA	0,01 bB	0,02 B
Média	0,04 B	0,06 A	0,04 B	
		1º Corte	2º Corte	
		F	F	
	Umidade	7,63**	7,39**	
	Espécie	7,98**	22,76**	
	DAE	69,32**	380,42**	
	Umidade x Espécie	0,26 ^{ns}	0,48 ^{ns}	
	Umidade x DAE	0,96 ^{ns}	0,87 ^{ns}	
	Espécie x DAE	4,31*	12,54**	
	Umidade x Espécie x DAE	0,33 ^{ns}	0,46 ^{ns}	
	CV(%)	38,43	30,24	

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

No segundo corte, aos 20 DAE, *U. mosambicensis* apresentou ainda os maiores valores, diferindo de *A. guyanus* e *C. ciliaris*. Aos 40 DAE, *C. ciliaris* e *U. mosambicensis* mostraram-se semelhantes, com médias superiores a 0,20 mol m⁻² s⁻¹.

Ripley; Frole; Gilbert (2010) observaram redução significativa na g_s em função do período de estresse hídrico decorrido, em gramíneas C3 e C4, com valores médios de g_s de 0,15 mol m⁻² s⁻¹ aos 20 dias após o estresse e valores menores que 0,10 mol m⁻² s⁻¹ aos 50 dias.

Avaliando-se o efeito do fator umidade, de modo isolado, observou-se que a redução dos níveis de umidade do solo implicou em redução da condutância estomática, em ambos os cortes (Figura 3).

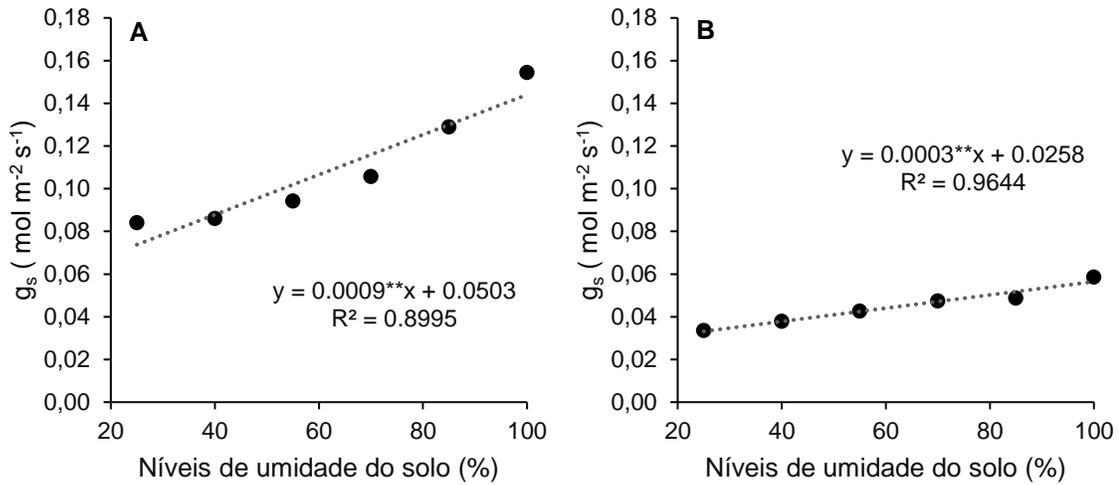


Figura 3: Valores de condutância estomática das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo (percentagem da capacidade de pote) no primeiro (A) e segundo corte (B)

No primeiro corte, os valores de g_s diminuíram de $0,15 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para $0,10 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, do nível de maior umidade (100%) para o nível de 70%, a partir do qual houveram diferenças significativas. O nível 70% apresentou semelhança estatística com o nível de 25%, tendo em relação a este, uma redução de $0,02 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Habermann et al. (2019) também evidenciaram redução na g_s em *P. maximum* sob estresse hídrico. As reduções encontradas foram de 31% da umidade à 49% da c.c. em relação ao controle (82% da c.c.) e 21% sob umidade de 64% da c.c.

Akram; Shahbaz; Ashraf (2007), encontraram diminuição significativa na condutância estomática de *C. ciliaris* e *Cynodon dactylon* sob condições de estresse hídrico, com valores próximos a $0,60 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no controle (100% da c.c.), $0,18$ e $0,16 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a 75% e 50% da c.c., respectivamente.

No segundo corte, os valores de condutância se mostraram menores que os valores observados no primeiro corte, tendo o maior nível de umidade apresentado valor de g_s de $0,06 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Diferenças significativas foram observadas a partir do nível de 55% ($0,04 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Este nível apresentou semelhança estatística com os níveis inferiores a ele, como também com os níveis 85% e 70%.

O fechamento estomático é uma das respostas imediatas das plantas ao serem expostas ao estresse hídrico (BASU et al., 2016). Quando o potencial hídrico de uma

folha cai abaixo de um certo valor limite, ocorre o desencadeamento de efluxo de K^+ e certos ânions das células-guarda, gerando um gradiente de potencial com as células vizinhas. A consequência desse efluxo é a perda de turgidez das células-guarda e imediato fechamento dos estômatos (BRADFORD; HSIAO, 1982).

No entanto, o fechamento dos estômatos não apenas diminui a perda de água pela transpiração, mas reduz também a absorção de CO_2 e nutrientes e, alterando assim, certas vias metabólicas, como a fotossíntese (BASU et al., 2016).

Uma menor g_s , sem redução proporcional no potencial fotossintético, causa uma diminuição coincidente na concentração de CO_2 intercelular (C_i) e, conseqüentemente, na assimilação líquida de CO_2 (A). No entanto, há evidências que à medida que o estresse hídrico progride, fatores não estomáticos se tornam mais determinantes neste processo (GHANNOUM et al., 2003).

- Concentração interna de carbono (C_i)

Para a concentração interna de carbono, foram observados efeitos significativos na interação entre as espécies avaliadas e os períodos de avaliação apenas no segundo corte, sendo avaliados, no primeiro corte, as médias dos efeitos isolados. O fator umidade apresentou significância em ambos os cortes, conforme a Tabela 5.

As variações da C_i dentro das espécies, em função do aumento de dias sob estresse hídrico, não apresentaram significância no primeiro corte. No segundo corte, *U. mosambicensis* e *A. guyanus* apresentaram elevação nos valores de carbono interno dos 20 aos 40 DAE, enquanto *C. ciliaris* não apresentou mudanças significativas.

Este aumento também foi verificado na comparação das médias gerais de C_i das três espécies aos 20 DAE e 40 DAE. Onde, no primeiro corte, houve um aumento de $26,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na concentração intercelular de CO_2 , e no segundo corte, aumento de $23,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

A. guyanus apresentou, aos 20 DAE, os maiores valores de C_i , diferindo das demais espécies. Aos 40 DAE, *U. mosambicensis* e *A. guyanus* apresentaram os maiores valores (185 e $196 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente), diferindo de *C. ciliaris* ($120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Tabela 5. Valores de concentração de carbono interno das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* submetidas à estresse hídrico, em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE), e análise de variância

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			
20	162	183	184	176 B
40	219	189	199	202 A
Média	191 A	186 A	191 A	
2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			
20	130 aB	134 bB	165 bA	143 B
40	120 aB	185 aA	196 aA	167 A
Média	125 C	160 B	180 A	
			1º Corte	2º Corte
			F	F
	Umidade		2,81*	4,41**
	Espécie		0,13 ^{ns}	29,87**
	DAE		8,12**	16,36**
	Umidade x Espécie		0,65 ^{ns}	0,95 ^{ns}
	Umidade x DAE		0,64 ^{ns}	0,46 ^{ns}
	Espécie x DAE		2,84 ^{ns}	9,10**
	Umidade x Espécie x DAE		0,71 ^{ns}	0,94 ^{ns}
	CV(%)		25,24	19,74

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

Os valores de concentração interna de carbono apresentaram diminuição significativa em função do aumento dos níveis de umidade no solo, no primeiro ($P > 0,05$) e segundo corte ($P > 0,01$) (Figura 4).

Foram observados maiores valores de C_i no primeiro corte, variando de 202 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, no nível de 25%, para 165 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, no nível de 100%. No segundo corte, obteve-se ao nível de 25%, C_i de 177 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto no nível de 100% a concentração interna de carbono foi de 132 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

A C_i é determinada principalmente pela condutância de CO_2 no mesófilo. Alguns autores sugerem que esta condutância pode variar rapidamente, assim como a g_s , em

resposta a variáveis ambientais, como o déficit hídrico, e que as aquaporinas e a anidrase carbônica estão envolvidas na sua regulação (FLEXAS et al., 2008).

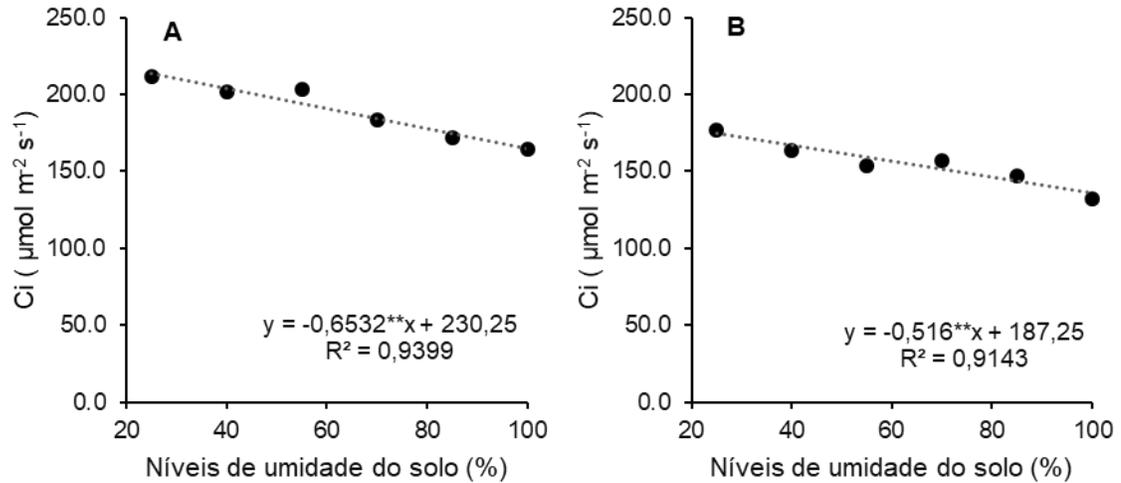


Figura 4: Valores concentração interna de carbono das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo (percentagem da capacidade de pote), no primeiro (A) e segundo corte (B)

Nas plantas C4, a anidrase carbônica catalisa a transformação do CO₂ em bicarbonato (HCO₃⁻), que ocorre antes da fixação do carbono pela fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase). O bicarbonato combina-se então com o fosfoenolpiruvato, por meio da PEPcase, para formar o oxaloacetato, que é rapidamente transformado em ácido málico e transportado para as células da bainha (MARENCO; LOPES, 2009).

Se a condutância de CO₂ no mesofilo é limitada, a concentração de CO₂ dentro dos cloroplastos é reduzida, resultando em menos CO₂ disponível para carboxilação (FLEXAS et al., 2004). Existem trabalhos que reforçam a ideia de que a seca reduz a condutância do CO₂ no mesofilo (SCARTAZZA et al., 1998; FLEXAS et al., 2002).

Segundo Flexas et al. (2004), a redução da condutância do mesofilo em folhas estressadas tem sido considerada irreversível, estando relacionada a alterações na estrutura do mesofilo ou a possíveis rearranjos dos espaços intercelulares.

Centritto; Loreto; Chartzoulakis (2003) verificaram que mudanças na concentração de CO₂ em curtos períodos em plantas de oliveira sob estresse hídrico e salino afetaram a g_s e a condutância do mesófilo de maneira linearmente semelhante. Os autores sugeriram que mudanças na condutância do mesofilo, assim como na condutância

estomática, podem ser rapidamente desenvolvidas com o estabelecimento do estresse, bem como que o somatório das resistências (estomática e mesofílica) limita a taxa fotossintética em plantas estressadas.

Alguns autores verificaram redução da Anidrase Carbônica (AC) em plantas submetidas a estresse hídrico nos últimos períodos de estresse (GULIYEV; BAYRAMOV; BABAYEV, 2008; PEREZ-MARTIN et al., 2014) podendo configurar um fator limitante a fotossíntese. No entanto, segundo Makino et al. (1992), a redução da AC como não seria limitante à fotossíntese, devido à grande quantidade de desta enzima presente nas folhas, embora isso possa ser dependente da espécie.

- Taxa de transpiração (E)

Na avaliação da taxa de transpiração, foi observada significância na interação espécies avaliadas e período de avaliação, para o segundo corte, sendo no primeiro corte, avaliados os efeitos isolados de ambos os fatores. O efeito do fator níveis de umidade também foi observado de modo isolado, sendo avaliadas as médias das três espécies (Tabela 6).

As médias de E apresentaram, no primeiro corte, redução significativa dos 20 DAE aos 40 DAE, apresentando $4,2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ aos 20 DAE e $2,5$ aos 40 DAE. Os maiores valores foram observados em *U. mosambicensis* ($3,9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) seguidos de *A. guyanus* ($3,36 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e *C. ciliaris* ($2,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

No segundo corte, todas as espécies apresentaram redução significativa nas médias dos 20 DAE aos 40 DAE (Tabela 6). A redução de E aos 40 DAE representou 29,3%, 70,5% e 81,4%, para *C. ciliaris*, *U. mosambicensis* e *A. guyanus*, respectivamente. Aos 20 DAE, a maior média foi observada em *U. mosambicensis*, com as demais espécies não apresentando diferenças entre si. Aos 40 DAE, as médias de *C. ciliaris* se equipararam às de *U. mosambicensis*, sendo as maiores neste período de avaliação.

Tabela 6. Valores de transpiração das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* submetidas à estresse hídrico, em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE), e análise de variância

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹			
20	3,33	4,99	4,24	4,19 A
40	2,35	2,71	2,35	2,47 B
Média	2,84 B	3,85 A	3,29 AB	
2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹			
20	1,90 aB	2,76 aA	2,04 aB	2,32 A
40	0,83 bA	0,81 bA	0,38 bB	0,67 B
Média	1,36 B	1,79 A	1,21 B	
		1º Corte	2º Corte	
		F	F	
	Umidade	4,08**	8,08**	
	Espécie	5,19**	20,30**	
	DAE	44,85**	412,13**	
	Umidade x Espécie	0,63 ^{ns}	0,59 ^{ns}	
	Umidade x DAE	0,26 ^{ns}	0,35 ^{ns}	
	Espécie x DAE	2,26 ^{ns}	11,47**	
	Umidade x Espécie x DAE	0,60 ^{ns}	0,59 ^{ns}	
	CV(%)	39,99	27,39	

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

As médias da taxa de transpiração das três espécies avaliadas apresentaram aumento significativo com o aumento dos níveis de umidade, em ambos os cortes (P>0,01) (Figura 5).

A média geral de transpiração das espécies avaliadas apresentou diferenças em relação ao controle (nível de 100%) nos níveis 40% e 25%, havendo redução na transpiração de 35,8% e 39,9%, respectivamente. Os valores de *E*, no primeiro corte, variaram de 4,4 mmol m⁻² s⁻¹ no nível 100% a 2,8 mmol m⁻² s⁻¹ no nível 25%.

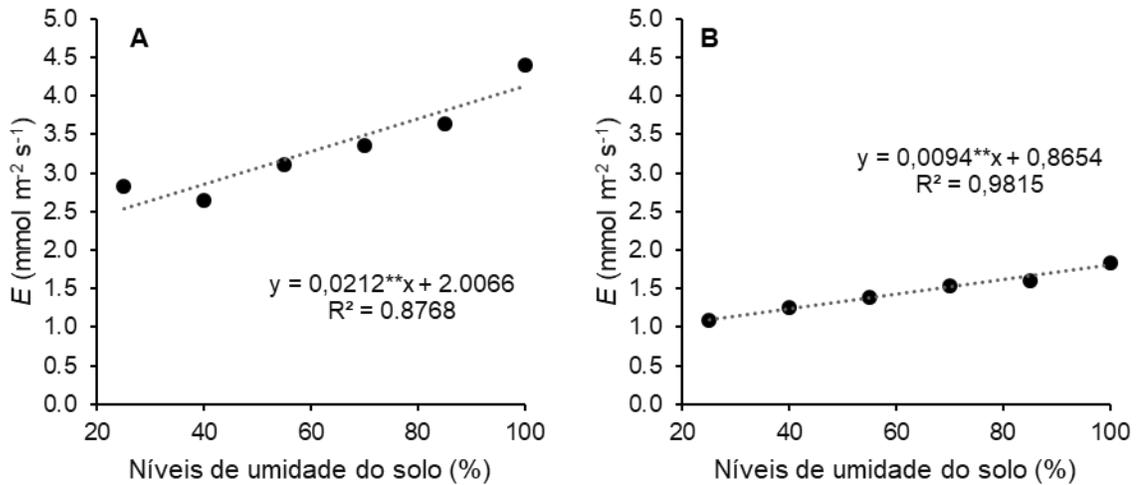


Figura 5: Valores da transpiração das três espécies avaliadas em função da umidade do solo (percentagem da capacidade de pote), no primeiro (A) e segundo corte (B)

No segundo corte, foi observada diminuição nas médias de E , apresentando valores de $1,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no nível 100% a $1,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no nível 25%. As diferenças foram observadas a partir do nível 55%, apresentando redução de 24,2% em relação ao nível 100%. O nível 25% apresentou diferenças em relação ao nível 100%, como também ao 55%, com redução de 41,0% de E em relação ao controle.

Plantas sob situação de ótima disponibilidade hídrica (capacidade de campo), geralmente apresentam altas taxas transpiratórias. À medida que a água do solo se torna escassa, a planta reduz a taxa transpiratória, via fechamento estomático, para reduzir a perda de água (SILVA et al., 2015).

As plantas C4, devido ao mecanismo de concentração de carbono nas células da bainha para reduzir a perda de água, podem apresentar transpiração foliar reduzida em função do fechamento estomático mesmo à pequenas diminuições no teor de água no solo (KAWAMITSU; YODA; AGATA, 1993).

Muitos autores encontraram reduções significativas da taxa de transpiração em função da diminuição da disponibilidade hídrica no solo em diferentes culturas (HAO et al., 2019; MAGALHÃES et al., 2009; SILVA et al., 2015). Santos et al. (2014) observou reduções na E de 86% em milho, 31% em sorgo e 24% em braquiária, sob estresse hídrico comparadas aos respectivos controles.

Akram; Shahbaz; Ashraf (2007) avaliando populações de *Cenchrus ciliaris* e *Cynodon dactylon* encontrou reduções significativas de E em função da redução da umidade no solo. Os valores encontrados foram próximos de $5,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $1,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *C. dactylon*, e $5,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $2,1$ para *C. ciliaris*, à 100% e 50% da c.c., respectivamente.

- Eficiência instantânea do uso da água (A/E)

Os valores de eficiência instantânea do uso da água apresentaram, no primeiro corte, diferenças significativas apenas quanto ao período de avaliação, onde a média geral das espécies apresentou redução dos 20 DAE aos 40 DAE ($P > 0,01$) (Tabela 7).

Tabela 7. Valores de eficiência instantânea do uso da água das espécies *C. ciliaris*, *U. mosambicensis* e *A. guayanus* submetidas à estresse hídrico, em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância.

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
20	4,22	3,86	3,84	3,97 A
40	2,71	3,45	3,37	3,17 B
Média	3,46 A	3,65 A	3,60 A	
2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
20	4,37 aA	4,53 aA	3,63 aB	4,18
40	4,07 aA	3,44 bB	3,41 aB	3,64
Média	4,22	3,99	3,52	
			1º Corte	2º Corte
			F	F
	Umidade		2,14ns	1,34ns
	Espécie		0,18ns	9,93**
	DAE		8,63**	4,07*
	Umidade x Espécie		0,82ns	0,56ns
	Umidade x DAE		1,43ns	0,84ns
	Espécie x DAE		1,72ns	4,80*
	Umidade x Espécie x DAE		0,43ns	2,07*
	CV(%)		39,63	23,05

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ns Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

No segundo corte, aos 20 DAE, *C. ciliaris* e *U. mosambicensis* apresentaram médias estatisticamente semelhantes. No entanto, aos 40 DAE, houve um decréscimo significativo na relação *A/E* de *U. mosambicensis*, tendo *C. ciliaris* a maior média.

4.2 Biomassa

- Produtividade em matéria fresca

As produtividades estimadas em matéria fresca (MF) das espécies forrageiras avaliadas apresentaram diferenças significativas para os fatores níveis de umidade do solo e espécies avaliadas, isoladamente, no primeiro corte (Tabela 8).

Tabela 8. Produtividade estimada de matéria fresca das espécies *C. ciliaris*, *U. mosambicensis* e *A. guayanus* em função da umidade com base na capacidade máxima de retenção de água do solo; Quadro de análise de variância

1º Corte				
Umidade	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	t ha ⁻¹			
100%	12,90	20,41	9,58	14,30 a
85%	11,51	19,47	10,16	13,71 a
70%	11,49	17,84	9,36	12,90 ab
55%	10,83	17,95	8,78	12,52 ab
40%	11,07	16,83	8,57	12,15 ab
25%	10,38	15,81	6,96	11,05 b
Média	11,36 B	18,05 A	8,90 C	
2º Corte				
Umidade	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	t ha ⁻¹			
100%	5,22	10,34	6,88	7,48 a
85%	5,10	9,34	6,97	7,14 ab
70%	4,94	8,25	6,67	6,62 ab
55%	4,58	8,39	6,18	6,38 ab
40%	4,28	7,66	6,05	5,99 ab
25%	4,17	6,93	5,93	5,68 b
Média	4,71 C	8,48 A	6,45 B	
	1º Corte		2º Corte	
	F		F	
Umidade	3,42**		2,71*	
Espécie	115,65**		41,77**	
Umidade x Espécie	0,36 ^{ns}		0,46 ^{ns}	
CV(%)	16,90		21,85	

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

A maior produtividade em matéria fresca foi observada na espécie forrageira *U. mosambicensis*, com produtividade média de 18,05 t ha⁻¹, sendo seguida de *C. ciliaris* (11,36 t ha⁻¹) e *A. guyanus* (8,90 t ha⁻¹).

As médias gerais do fator umidade apresentaram decréscimo conforme a diminuição dos níveis percentuais de umidade (Figura 6). O nível de umidade 100% apresentou redução significativa apenas em relação ao nível de umidade de 25% (Tabela 8), onde houve redução de 22,7%. Ainda, o nível de umidade 100% não diferiu estatisticamente de nenhum dos outros níveis, tendo produtividade semelhante ao nível de 40%, o que significou uma redução de 59 m³ de água por hectare para obtenção da mesma produtividade em MF.

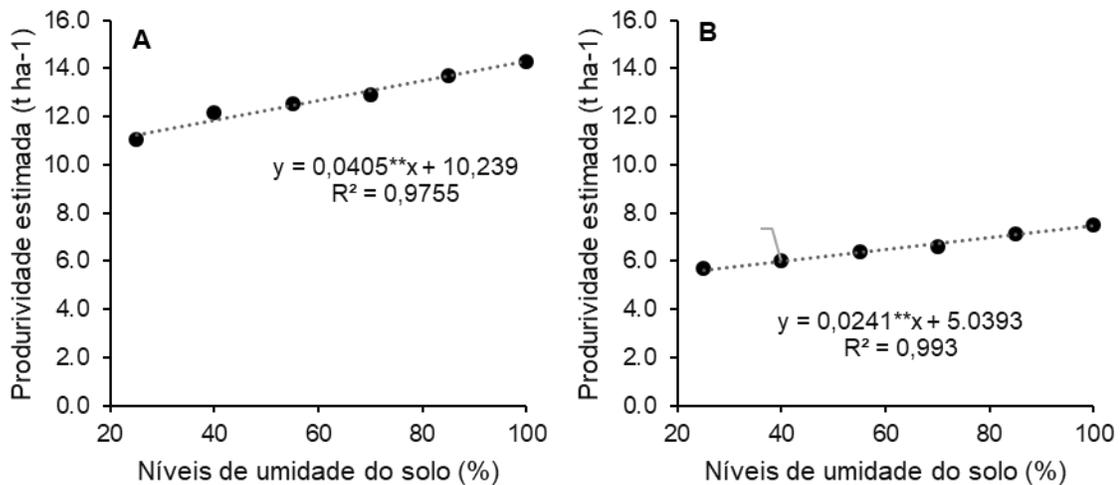


Figura 6: Estimativa da produtividade média de matéria fresca (t ha⁻¹) das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo (percentagem da capacidade de pote), para o primeiro corte (A) e segundo corte (B)

No segundo corte, foi observada diminuição na produtividade em MF, com comportamento semelhante ao primeiro corte, obtendo-se significância apenas nos efeitos isolados dos níveis de umidade e espécies avaliadas.

As médias de produtividade apresentaram diferença significativa apenas no nível de umidade de 25%, que apresentou redução de 24,1% em relação ao nível de umidade 100%, sendo semelhantes do nível 100% ao 40%. No segundo corte, semelhante produção ao nível de 100% poderia ser obtida, com economia de 25 m³ por hectare, mantendo as plantas à 40% da capacidade de campo.

A redução das médias gerais conforme a diminuição dos níveis de umidade apresenta relação com a diminuição da taxa fotossintética das folhas. A redução deste processo, constatado nos menores níveis de umidade, diminui a assimilação do CO₂ que vem a ser o principal componente estrutural dos tecidos, além da produção de glicose, componente energético fundamental no crescimento das plantas (MONSON; EDWARDS; KU, 1984).

Segundo Schuppler et al. (1998), a taxa de alongamento celular e a atividade mitótica das células, principalmente no mesofilo, também apresentam redução mediante estresse hídrico devido à atuação sobre as quinases dependentes de ciclina, proteínas altamente envolvidas na regulação dos processos celulares.

Alguns autores têm documentado prejuízo na absorção e translocação de macronutrientes diretamente relacionados a crescimento estrutural em plantas submetidas a déficit hídrico (FAROOQ et al., 2009; SURİYAGODA; COSTA; LAMBERS, 2014), o que implica em redução da produtividade. Akram; Shahbaz; Ashraf (2008) verificou redução na absorção de N, P e Ca em gramíneas submetidas a estresse hídrico (75% e 55% da c.c.), além de diminuições na biomassa fresca e seca da parte aérea. Hussein et al. (2019) verificou redução nos teores de N na folha e P e K na parte aérea em plantas de milho submetidas a estresse hídrico (50% da c.c.), como também no rendimento de grãos das plantas afetadas.

Nabinger (1996) afirma que o déficit hídrico causa nas gramíneas alterações na alocação dos assimilados, diminuindo a taxa de emissão de folhas e a área da superfície foliar, como forma de adaptação ao estresse a fim de reduzir a perda de água por transpiração, tendo implicações diretas sobre os índices de produtividade.

A obtenção de reduções significativas apenas à 25% da capacidade de retenção pode ser um indicativo do grau de adaptação das espécies avaliadas ao estresse hídrico, demonstrando potencial para contornar os efeitos supracitados.

- Produtividade em matéria seca

A produtividade estimada de matéria seca apresentou, no primeiro corte, diferenças significativas apenas para o fator espécie isolado (Tabela 9). A espécie *A. guyanus* apresentou maior média (5,80 t ha⁻¹), seguida de *U. mosambicensis* (5,31 t ha⁻¹).

1), não diferindo estatisticamente desta. A espécie *C. ciliaris* apresentou menor produtividade (3,34 t ha⁻¹), diferindo das demais espécies.

Tabela 9. Produtividade estimada de matéria seca das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* em função da umidade com base na capacidade máxima de retenção de água do solo; Quadro de análise de variância

1º Corte				
Umidade	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	t ha ⁻¹			
100%	3,40	5,96	6,22	5,19 a
85%	3,48	5,36	6,04	4,96 a
70%	3,56	5,21	6,05	4,94 a
55%	3,34	5,37	6,00	4,90 a
40%	3,13	4,96	5,89	4,66 a
25%	3,14	5,00	4,61	4,25 a
Média	3,34 B	5,31 A	5,80 A	
2º Corte				
Umidade	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	t ha ⁻¹			
100%	1,64	2,77	2,49	2,30 a
85%	1,55	2,45	2,68	2,22 ab
70%	1,70	2,19	2,34	2,08 ab
55%	1,37	2,24	2,42	2,01 ab
40%	1,38	2,00	2,33	1,91 ab
25%	1,24	1,79	2,16	1,73 b
Média	1,48 B	2,24 A	2,40 A	

	1º Corte	2º Corte
	F	F
Umidade	2,03 ^{ns}	2,48*
Espécie	50,60**	27,69**
Umidade x Espécie	1,41 ^{ns}	0,46 ^{ns}
CV(%)	16,50	22,50

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

Santos et al. (2005) encontraram valores de produtividade em matéria seca para *C. ciliaris* sob diferimento (ausência de pastejo contínuo) entre 4,97 e 3,17 t ha⁻¹, em condições semiáridas. Bezerra et al. (2017) encontraram valores de produtividade de *U. mosambicensis* de 5,50 e 5,01 t ha⁻¹ para condições de boa fertilidade em ambiente semiárido, ambas semelhantes às do presente estudo.

No segundo corte, houveram diferenças significativas para os fatores níveis de umidade e espécies avaliadas, isoladamente (Tabela 9). A produtividade apresentou redução conforme a diminuição dos níveis de umidade (Figura 7), porém, sem diferenças significativas do controle ao nível de 40% da capacidade de pote. O nível de umidade de 25% apresentou redução de 24,8% em relação ao controle, sendo o único tratamento a diferir deste.

Ainda no segundo corte, houve diferença estatística entre as espécies, onde *C. ciliaris* diferiu significativamente de, apresentando produtividade inferior ($1,48 \text{ t ha}^{-1}$) às demais espécies ($2,24 \text{ t ha}^{-1}$ e $2,40 \text{ t ha}^{-1}$, respectivamente). Veras et al. 2010 encontraram valores de produtividade em matéria seca de *A. guyanus* de $2,14 \text{ t ha}^{-1}$, aos 35 dias após a rebrota, valores próximos dos encontrados no presente trabalho.

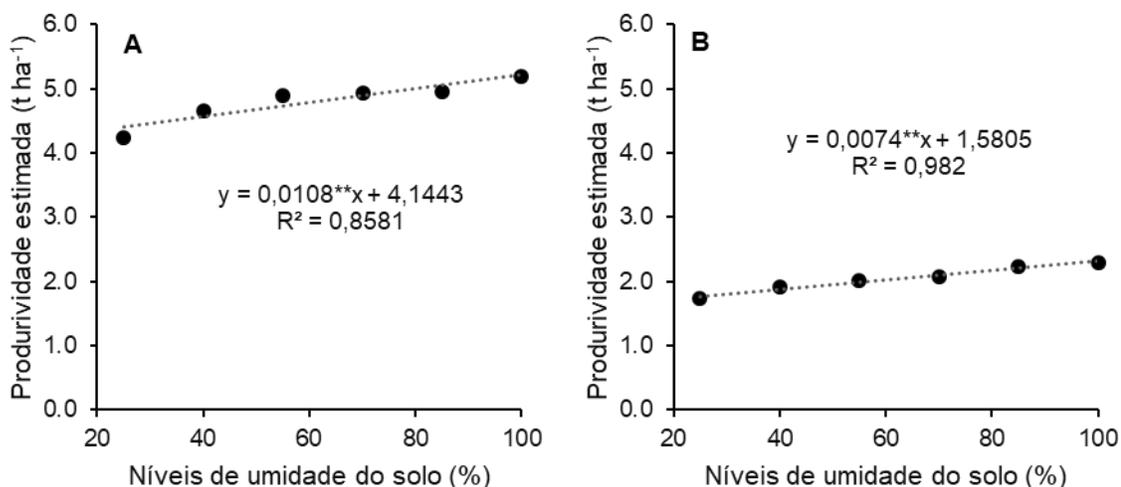


Figura 7: Produtividade média de matéria seca das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo, para o primeiro corte (A) e segundo corte (B)

A ausência de efeitos significativos para a umidade no primeiro ciclo não era esperada. Segundo Aguiar et al. (2005) o aumento na disponibilidade de água apresenta efeito positivo sobre a produtividade de MS, pois os mesmos observaram aumentos de 28 a 41% na produtividade de capim Tifton 85 (*Cynodon* spp.) com o aumento da lâmina de irrigação.

- Biomassa da Parte Aérea

Na avaliação da produção de biomassa da parte aérea, tanto em matéria fresca (MFPA) como em matéria seca (MSPA) foi constatada significância para o fator espécie, de modo isolado. O fator umidade mostrou-se significativo apenas na avaliação da MSPA (Tabela 10).

Em relação às espécies avaliadas, o comportamento foi semelhante tanto em matéria fresca quanto seca. A maior biomassa foi constatada em *A. guyanus* (91,2 e 42,0 g vaso⁻¹), seguido de *U. mosambicensis* (64,4 e 23,3 g vaso⁻¹) e *C. ciliaris* (45,4 e 19,6 g vaso⁻¹), em matéria fresca e seca, respectivamente. Diferindo as espécies significativamente entre si ($P > 0,01$).

Houve redução da matéria seca com a diminuição dos níveis de umidade, com apenas o nível de umidade de 25% diferindo do nível de umidade 100% ($P > 0,05$) (Figura 8).

Segundo Farooq et al. (2009) um dos efeitos adversos do estresse hídrico sobre as culturas é a diminuição da produção de biomassa fresca e seca. A redução do crescimento e expansão das células é produto da diminuição da pressão de turgor celular, que ocorre concomitante à redução do potencial hídrico da planta em condições de estresse hídrico (JALEEL et al., 2009), processo diretamente relacionado a esta diminuição da biomassa.

Tommasino et al. (2018) encontraram reduções de 18% e 44% na massa seca da parte aérea de dois genótipos de *Cenchrus ciliaris*, quando houveram reduções de 80% para 30% da c.c. Tuffa; Hoag; Treydte (2017) também verificaram redução significativa na massa seca da parte aérea e massa seca de raiz em *C. ciliaris* sob baixos regimes hídricos.

Tabela 10. Matéria fresca e seca de parte aérea das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guyanus* em função da umidade com base na capacidade máxima de retenção de água do solo; Quadro de análise de variância

Matéria Fresca de Parte Aérea (MFPA)				
	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
	g vaso ⁻¹			
100%	48,1	73,2	97,9	73,1 a
85%	46,5	67,7	93,8	69,3 a
70%	45,6	63,3	94,6	67,9 a
55%	44,7	62,6	91,2	66,2 a
40%	44,3	61,4	87,4	64,4 a
25%	43,2	57,9	82,1	61,1 a
Média	45,4 C	64,4 B	91,2 A	
Matéria Seca de Parte Aérea (MSPA)				
	<i>C.ciliaris</i>	<i>U.mosambicensis</i>	<i>A.mosambicensis</i>	Média
	g vaso ⁻¹			
100%	20,7	27,1	44,4	30,7 a
85%	20,1	25,5	44,1	29,9 ab
70%	19,7	23,8	42,6	28,7 ab
55%	19,2	22,4	42,8	28,1 ab
40%	19,0	20,9	41,5	27,1 ab
25%	18,7	19,8	37,0	25,2 b
Média	19,6 C	23,3 B	42,1 A	
	MFPA		MSPA	
	F		F	
Umidade	1,53 ^{ns}		2,72*	
Espécie	94,22**		199,01**	
Umidade x Espécie	0,18 ^{ns}		0,41 ^{ns}	
CV (%)	17,32		14,80	

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade

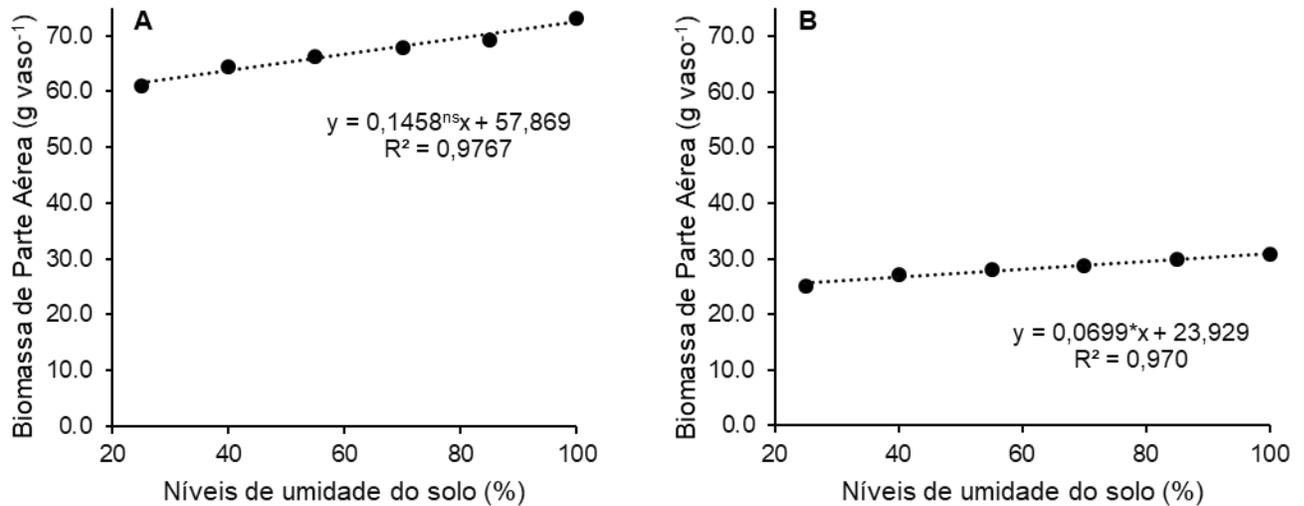


Figura 8: Produção de biomassa da parte aérea em matéria seca (g vaso^{-1}) das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo (percentagem da capacidade de pote)

- Biomassa da Raiz

Na avaliação da produção de biomassa da raiz houve interação significativa entre os fatores níveis de umidade e espécies avaliadas, tanto para a matéria fresca da raiz (MFR) como para a matéria seca (MSR), conforme a tabela 11.

A espécie *A. guyanus* apresentou diferenças significativas a partir do nível 55% c.c., quando avaliada a matéria fresca, onde houve redução de 28,7% da biomassa radicular em relação ao 100% c.c. Quando avaliada a matéria seca, as diferenças se deram a partir do nível 70% c.c., com redução de 34,7% em relação ao controle. *C. ciliaris* e *U mosambicensis* não apresentaram variações significativas na biomassa radicular, mostrando que a redução de umidade não alterou a produção radicular de ambas as espécies.

Tanto em matéria fresca como seca, *U. mosambicensis* e *C. ciliaris* se mostraram estatisticamente semelhantes, indicando que não há diferenças no comportamento radicular destas espécies, em função da diminuição do teor de água no solo. *A. guyanus*, no entanto, apresentou as maiores médias, consoantes à biomassa da parte aérea, onde também apresentou os maiores valores.

Tabela 11. Matéria fresca e seca de raízes das espécies de *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guyanus* em função da umidade com base na capacidade máxima de retenção de água no solo; Quadro de análise de variância

Matéria fresca de raiz (MFR)				
	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
	g vaso ⁻¹			
100%	120,3 aB	117,9 aB	367,5 aA	201,9 a
85%	118,4 aB	113,5 aB	312,6 abA	181,5 ab
70%	114,1 aB	89,1 aB	255,4 bA	152,8 abc
55%	111,5 aB	74,8 aB	245,4 bA	143,9 bc
40%	96,6 aB	69,3 aB	239,5 bA	135,1 bc
25%	90,8 aA	67,2 aA	131,1 cA	96,4 c
Média	108,6 B	88,6 B	258,6 A	
Matéria seca de raiz (MSR)				
	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
	g vaso ⁻¹			
100%	51,4 aB	41,0 aB	153,4 aA	82,0 a
85%	49,2 aB	40,1 aB	142,6 abA	77,3 a
70%	44,8 aB	37,2 aB	100,1 bcA	60,7 ab
55%	44,0 aB	30,7 aB	98,3 bcA	57,6 ab
40%	39,8 aB	25,1 aB	69,8 cA	44,9 b
25%	33,7 aB	25,2 aAB	65,4 cA	41,4 b
Média	43,8 B a	33,2 B	104,9 A	
	MFR		MSR	
	F		F	
Umidade	7,44**		6,06**	
Espécie	94,27**		66,88**	
Umidade x Espécie	2,62*		2,25*	
CV (%)	30,85		38,24	

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

Muitos autores têm evidenciado o aumento na alocação de carbono na zona radicular mediante estresse hídrico, bem como, aprofundamento da biomassa radicular como forma de aumentar o acesso à água no solo e sua absorção (BIANCHI; GERMINO; ALMEIDA SILVA, 2016; LAWLOR; UPRETY, 1993).

Algumas espécies, no entanto, parecem não apresentar aumento na biomassa radicular sob condições de déficit hídrico ou se comportam de maneira variável em relação à esta resposta (SANTOS et al., 2012; SOUSA et al., 2015; PEZZOPANE et al.,

2015). Santos et al. (2012) afirmam que tal resposta depende da intensidade e duração do estresse hídrico, tal como o estágio em que ocorre. Assim como Holanda et al. (2014), que afirmam ser necessário um longo período de estresse para que ocorram alterações à nível morfológico nas plantas. Tendo o presente estudo um período de dois ciclos de 40 dias sob estresse, ainda assim, não foi possível observar modificações significativas na morfologia radicular de algumas espécies. Enquanto que, observou-se decréscimo na biomassa radicular com a redução do teor de água disponível no solo.

Foram ajustadas regressões com altos coeficientes de determinação (R^2 de 0,96) para matéria fresca e seca da raiz, respectivamente (Figura 9A e B).

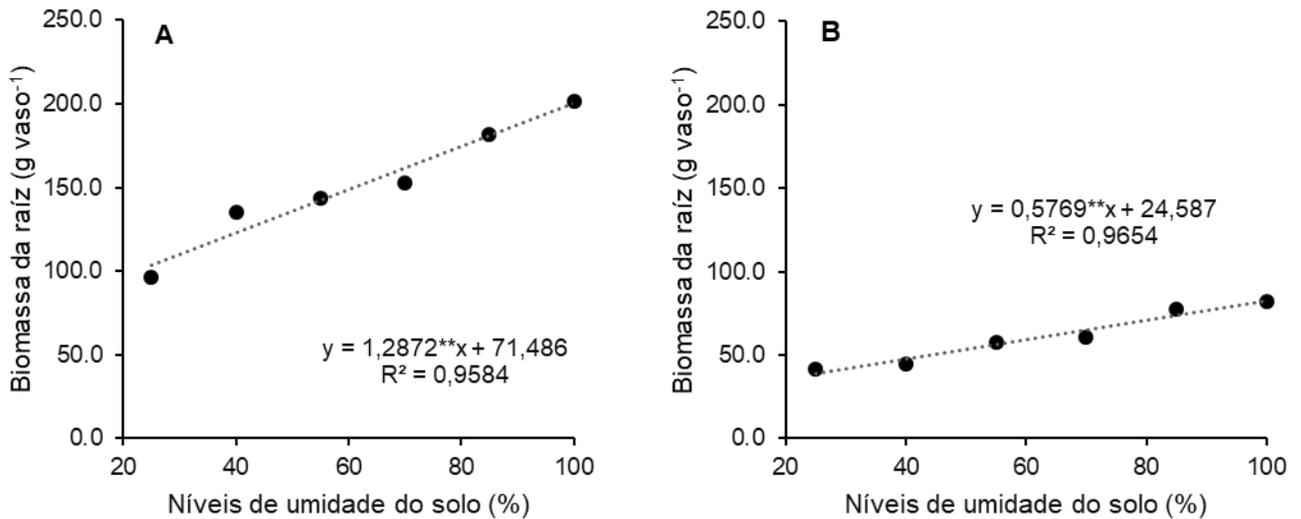


Figura 9: Produção de biomassa da raiz das gramíneas avaliadas em função da umidade do solo (percentagem da capacidade de pote) em matéria fresca (A) e seca (B)

4.3 Pigmentos Fotossintéticos

- Clorofila *a*

Na avaliação dos teores de clorofila *a* foram encontrados efeitos significativos para os fatores espécie e período de avaliação (DAE), isoladamente, em ambos os cortes, com interação significativa entre esses fatores no segundo corte (Tabela 12).

Tabela 12. Teores de clorofila *a* das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* em função do número de dias após o estresse hídrico (DAE), em mg g⁻¹; Quadro de análise de variância

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	mg g ⁻¹			
5	1.322	1.701	2.375	1.799 A
15	1.545	1.508	2.470	1.840 A
25	1.100	1.005	1.738	1.281 B
35	0.854	0.907	1.807	1.189 B
Média	1.206 B	1.280 B	2.097 A	
2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	mg g ⁻¹			
5	0.934 aB	0.899 aB	1.789 aA	1.207 A
15	0.781 aB	0.810 aB	1.796 aA	1.129 A
25	0.882 aB	0.616 abB	1.309 bA	0.936 B
35	0.830 aB	0.532 bC	1.224 bA	0.862 B
Média	0.857 B	0.714 C	1.529 A	
			1º Corte	2º Corte
			F	F
	Umidade		1.40ns	0.61ns
	DAE		33.46**	11.39**
	Espécie		94.31**	110.22**
	Umidade x DAE		0.70ns	0.33ns
	Umidade x Espécie		0.65ns	0.41ns
	DAE x Espécie		1.52ns	3.50**
	Umidade x DAE x Espécie		0.41ns	0.39ns
	CV (%)		28.28	34.09

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

Os teores de clorofila *a* das espécies avaliadas apresentaram, no primeiro corte, redução significativa dos dois primeiros períodos de avaliação para os dois últimos, apresentando médias de 1,799 mg g⁻¹ e 1,840 mg g⁻¹ para os 5 DAE e 15 DAE, e 1,281 mg g⁻¹ e 1,189 mg g⁻¹ aos 25 DAE e 35 DAE (Tabela 12).

No segundo corte, os teores de clorofila *a* mostraram-se ligeiramente menores que os valores obtidos no primeiro corte. Observou-se redução significativa dos teores de clorofila *a* no decorrer dos períodos de avaliação nas espécies *U. mosambicensis* e *A. guayanus* (Tabela 12).

Muitos autores indicam que a degradação das clorofilas é um indicador comum do estresse hídrico, sendo os efeitos deletérios do fenômeno mais expressivos conforme o aumento da intensidade e duração do estresse (GUERFEL et al., 2009; LARCHER et al., 2006; YANG et al., 2007).

Siddiqui et al. (2016) observaram decréscimos significativos dos valores de clorofila *a* em *C. ciliaris* sob estresse hídrico, onde encontraram valores de 1,55 mg g⁻¹ para *C. ciliaris* a 80% da c.p. havendo decréscimo significativo após 6 dias à 15% c.p. (0,90 mg g⁻¹). Segundo os autores, a diminuição nos teores de clorofila sob estresse hídrico se deve principalmente a lesões nos cloroplastos causadas pela geração de espécies reativas de oxigênio (ROS) nos tilacoides, que geralmente são elevadas como consequência da restrição de água.

Segundo Kumar; Perry; Schacht (2011) a redução dos teores de clorofila *a* mediante o estresse hídrico, sobrecarrega os aparatos de captação da energia luminosa ativos na planta, o que implica na geração de mais espécies reativas de oxigênio. A degradação dos pigmentos absorventes seria uma forma de evitar este processo.

A redução na produção de clorofila tem efeito negativamente direto sobre as atividades fotossintéticas uma vez que diminui a capacidade de captação de energia luminosa, diminuindo conseqüentemente o potencial produtivo das culturas (GUERFEL et al., 2009; SIDDIQUI et al., 2014).

As respostas, no entanto, não são uniformes para todas as plantas. Moura et al. (2016) avaliando os teores de clorofila *a* em *Jatropha curcas* L. não observaram diferenças nos teores de clorofila decorridos 60 dias de estresse hídrico. Aos 120 dias, no entanto, observou-se aumento significativo em plantas submetidas a umidades de 60% e 40% da c.p.

Em *U. mosambicensis* houve redução significativa aos 35 DAE, onde o teor de clorofila *a* atingiu 0,532 mg g⁻¹, enquanto em *A. guyanus* foi observada redução significativa a partir dos 25 DAE (1,309 mg g⁻¹). *C. ciliaris* não apresentou redução significativas nos teores de clorofila *a* dentro dos períodos avaliados.

Os maiores teores de clorofila *a* foram observados em *A. guyanus* em ambos os cortes (2,097 mg g⁻¹ e 1,529 mg g⁻¹, no primeiro e segundo corte, respectivamente).

- Clorofila b

Para o primeiro corte, não foram observados efeitos significativos para as interações entre os três fatores estudados (Tabela 13). No entanto, os efeitos isolados dos fatores espécies avaliadas e período de avaliação foram significativos.

Aos 15 DAE foram observados maiores teores de clorofila *b*, seguidos de decréscimo significativo dos 15 aos 25 DAE, e dos 25 aos 35 DAE. Aos 25 DAE, foi observado decréscimo de 30,4% do teor observado aos 15 DAE, enquanto aos 35 DAE o decréscimo foi de 33,9%.

No segundo corte, *U. mosambicensis* e *A. guyanus* sofreram reduções significativas aos 25 DAE. Em *C. ciliaris* os teores não apresentaram variação significativa.

Em ambos os cortes *A. guyanus* apresentou os maiores teores de clorofila *b* (0,668 mg g⁻¹, no primeiro corte e 0,593 mg g⁻¹, no segundo corte).

Tabela 13. Teores de clorofila b das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guyanus* em função do número de dias após o estresse hídrico (DAE), em mg g⁻¹; Quadro de análise de variância

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
	mg/g			
5	0.406	0.582	0.698	0.562 AB
15	0.506	0.562	0.774	0.614 A
25	0.445	0.510	0.643	0.532 B
35	0.325	0.350	0.559	0.411 C
Média	0.420 C	0.501 B	0.668 A	

2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guyanus</i>	Média
	mg/g			
5	0.410 aB	0.494 aB	0.664 aA	0.513 A
15	0.358 aC	0.481 aB	0.737 aA	0.526 A
25	0.361 aB	0.293 bB	0.504 bA	0.386 B
35	0.379 aA	0.255 bB	0.468 bA	0.367 B
Média	0.377 B	0.381 B	0.593 A	

	1º Corte	2º Corte
	F	F
Umidade	1.59 ^{ns}	1.21 ^{ns}
DAE	16.20 ^{**}	21.07 ^{**}
Espécie	46.79 ^{**}	58.73 ^{**}
Umidade x DAE	0.81 ^{ns}	0.73 ^{ns}
Umidade x Espécie	0.57 ^{ns}	1.36 ^{ns}
DAE x Espécie	1.05 ^{ns}	5.05 ^{**}
Umidade x DAE x Espécie	0.61 ^{ns}	0.82 ^{ns}
CV (%)	29.62	30.45

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

- Clorofila total

Os teores de clorofila total apresentaram diferenças significativas para os fatores espécies avaliadas e períodos de avaliação, isoladamente, no primeiro corte (tabela 14).

Foi observada redução dos teores de clorofila total aos 25 DAE, onde houve redução de 28,8%. Os teores aos 5 e 15 DAE apresentaram entre si, semelhança estatística, bem como os teores aos 25 e 35 DAE.

Ainda no primeiro corte, *A. guyanus* apresentou os maiores valores de clorofila total (2,765 mg g⁻¹), diferindo de *U. mosambicensis* (1,781 mg g⁻¹) e *C. ciliaris* (1,626 mg g⁻¹).

No segundo corte, foi observada interação entre as espécies avaliadas e os períodos de avaliação, em dias após o estresse.

Em *U. mosambicensis* e *A. guyanus* houve redução dos teores de clorofila total com o aumento do número de dias decorridos após a aplicação do estresse hídrico. Em *U. mosambicensis*, os teores aos 25 e 35 DAE apresentaram diferença estatística em relação ao valor aos 5 DAE, bem como entre si (Tabela 14). Em *A. guyanus* os valores aos 25 e 35 DAE foram significativamente menores aos das avaliações anteriores, porém, não diferiram entre si.

Também no segundo corte, *A. guyanus* apresentou maiores teores de clorofila total comparado às demais espécies, chegando a 2,452 e 2,533 mg g⁻¹ nas primeiras avaliações.

Tabela 14. Teores de clorofila total das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* em função do número de dias após o estresse hídrico (DAE), em mg g⁻¹; Quadro de análise de variância.

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	mg/g			
5	1.728	2.283	3.072	2.361 A
15	2.052	2.070	3.242	2.455 A
25	1.545	1.515	2.381	1.814 B
35	1.179	1.256	2.367	1.601 B
Média	1.626 B	1.781 B	2.765 A	

2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	mg/g			
5	1.261 aB	1.393 Ab	2.452 aA	1.702 A
15	1.139 aB	1.291 abB	2.533 aA	1.655 A
25	1.243 aB	0.909 bcB	1.813 bA	1.322 B
35	1.208 aB	0.787 cC	1.692 bA	1.229 B
Média	1.213 B	1.095 B	2.123 A	

	1º Corte	2º Corte
	F	F
Umidade	1.48 ^{ns}	0.78 ^{ns}
DAE	27.92 ^{**}	14.61 ^{**}
Espécie	82.34 ^{**}	100.43 ^{**}
Umidade x DAE	0.73 ^{ns}	0.34 ^{ns}
Umidade x Espécie	0.64 ^{ns}	0.63 ^{ns}
DAE x Espécie	1.38 ^{ns}	3.96 ^{**}
Umidade x DAE x Espécie	0.44 ^{ns}	0.45 ^{ns}
CV (%)	28.09	31.82

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

Alguns autores (CAUDLE et al., 2014; AWADA; PERRY; SCHACHT, 2003) têm evidenciado altos teores de clorofila total em espécies do gênero *Andropogon* sugerindo que estas espécies apresentam naturalmente maior produção de pigmentos, o que pode ter levado aos resultados obtidos no presente trabalho.

- Carotenoides

Na avaliação dos teores de carotenoides observou-se significância para a interação entre as espécies avaliadas e o período de avaliação (DAE) no primeiro corte (Tabela 15).

Neste período, *C. ciliaris* apresentou maior concentração de carotenoides aos 15 DAE, havendo redução aos 25 DAE e aos 35 DAE. *U. mosambicensis* apresentou também redução dos teores aos 25 DAE, com teores superiores a 300 mg g⁻¹ aos 5 e 15 DAE e próximos de 200 mg g⁻¹ nas avaliações subsequentes. *A. guayanus* obteve maiores teores de carotenoides nas primeiras avaliações (0,496 e 0,518 mg g⁻¹, para 5 e 15 DAE, respectivamente), apresentando redução a partir dos 25 DAE (Tabela 15).

Tabela 15. Teores de carotenoides das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* em função do número de dias após o estresse hídrico (DAE), em mg g⁻¹; Quadro de análise de variância

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	mg g ⁻¹			
5	0.352 abB	0.366 aB	0.496 aA	0.405 A
15	0.402 aB	0.316 aC	0.518 aA	0.412 A
25	0.301 bcB	0.226 bC	0.371 bA	0.299 B
35	0.240 cB	0.232 bB	0.417 bA	0.297 B
Média	0.324 B	0.285 C	0.450 A	
2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
	mg g ⁻¹			
15	0.159	0.096	0.240	0.165 B
25	0.235	0.142	0.273	0.217 A
35	0.250	0.143	0.286	0.227 A
Média	0.215 B	0.127 C	0.266 A	
			F	F
	Umidade		2.74*	0.26 ^{ns}
	DAE		33.29**	18.06**
	Espécie		81.38**	81.54**
	Umidade x DAE		0.64 ^{ns}	0.49 ^{ns}
	Umidade x Espécie		1.11 ^{ns}	0.65 ^{ns}
	DAE x Espécie		2.55*	1.15 ^{ns}
	Umidade x DAE x Espécie		0.70 ^{ns}	0.65 ^{ns}
	CV (%)		23.06	28.21

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade

Segundo Mibei et al. (2017) a ação de antioxidantes não enzimáticos (grupo ao qual pertencem os carotenoides) aliviam o dano oxidativo gerado pela seca. No entanto, sob estresse hídrico severo o β -caroteno pode ser rapidamente degradado, não estando mais disponível para proteger contra danos oxidativos. Segundo os autores, isso explica a redução significativa nas concentrações das culturas estressadas do estudo.

Alguns estudos relatam a diminuição significativa dos teores de carotenoides em função do estresse hídrico, enquanto que as concentrações de antioxidantes enzimáticos apresentam aumento significativo sob condições de estresse hídrico, sugerindo que a produção de espécies reativas de oxigênio seja de fato superior conforme a intensificação do estresse (AKRAM; SHAHBAZ; ASHRAF, 2007; KUMAR; KARAJOL; NAIK, 2011; MILLER et al., 2010).

No segundo corte, não foi observado efeito significativo para as interações, porém, os efeitos das espécies e do período de avaliação mostraram significância isoladamente. Não foi possível representar os valores aos 5 DAE no segundo corte, sendo avaliadas as espécies a partir dos 15 DAE.

As medias no segundo corte não apresentaram comportamento semelhante ao primeiro, havendo aumento dos teores aos 25 e 35 DAE. Ainda assim, a espécie com maior teor foi *A. guyanus* (0,266 mg g⁻¹), seguida de *C. ciliaris* (0,215 mg g⁻¹) e *U. mosambicensis* (0,127 mg g⁻¹).

4.4 Fluorescência da clorofila a

- Fluorescência inicial (F₀)

Nos dois cortes avaliados foi observada significância para a interação entre as espécies avaliadas e os períodos de avaliação ($P > 0,05$). O efeito dos níveis de umidade não foi significativo em ambos os cortes (Tabela 16).

A espécie *C. ciliaris* não apresentou variação nos valores de F₀ dos 5 aos 25 DAE, com valores situados entre 6800 e 7000, aproximadamente, demonstrando aumento aos 35 DAE, com F₀ superior a 8300. No segundo corte, houve aumento aos 15 e 25 DAE com decréscimo aos 35 DAE.

A espécie *U. mosambicensis* apresentou flutuações nos valores dos 5 aos 25 DAE, porém, o maior valor foi observado aos 35 DAE. No segundo corte, houve aumento aos

15 DAE sem alteração significativa aos 25 e 35 DAE. Os valores situaram-se próximos a 8500-9000 nestes períodos.

No primeiro corte, *A. guayanus* não apresentou diferenças significativas com o decorrer das avaliações. No entanto, no segundo corte houve aumento significativo nos 15 DAE, mantendo-se semelhante até os 35 DAE.

Tabela 16. Valores de fluorescência inicial das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* submetidas à estresse hídrico, em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
5	7055 bA	7347 bcA	7353 aA	7251 B
15	6179 bA	6766 cA	6375 aA	6440 C
25	6811 bB	8290 bA	7161 aB	7420 B
35	8328 aB	9692 aA	7256 aB	8425 A
Média	7093 B	8023 A	7036 B	

2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
5	6073 bB	7017 bA	6550 bAB	6546 C
15	7802 aAB	8440 aA	7284 abB	7842 A
25	7603 aB	9193 aA	7606 aB	8134 A
35	6351 bB	8482 aA	6908 abB	7247 B
Média	6957 B	8283 A	7087 B	

	1º Corte	2º Corte
	F	F
Umidade	1.33 ns	0,70ns
DAE	28.99**	26,51**
Espécie	40.30**	38,29**
Umidade x DAE	1.55 ns	1,35ns
Umidade x Espécie	1.75 ns	1,17ns
DAE x Espécie	2.64*	2,89*
Umidade x DAE x Espécie	1.11 ns	1,05ns
CV (%)	12.71	13,46

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

A F_0 representa a emissão de luz pelas clorofilas excitadas do complexo de captação antes dessa energia ser dissipada para o centro de reação do fotossistema II (MATHIS; PAILLOTIN, 1981). O aumento nos valores de F_0 está, geralmente, associado a prejuízos na transferência de energia do complexo antena para os centros de reação, ou a danos nos centros de reação do PSII que os impede de captar a energia transferida (BOLHÀR-NORDENKAMPF et al., 1989).

Segundo Campostrini (2001), aumentos drásticos nos valores de F_0 podem também ser provocados pela ocorrência de temperaturas acima do ótimo para as plantas. No entanto, à medida que a disponibilidade de água para a planta diminui, outros estresses abióticos são potencializados, tornando difícil a separação de efeitos como alta temperatura e déficit hídrico (GATES, 1968).

Melo et al. (2017) encontraram aumento nos valores de F_0 com a imposição de estresses salinos mais severos (superiores a 20 dS m^{-1}) sob umidade do solo correspondente a 70% da capacidade de campo.

Tatagiba e Pezzopane (2007) encontraram maiores valores de F_0 em clones de eucalipto avaliados na época seca, em relação às plantas avaliadas na época chuvosa, onde constatou-se maior disponibilidade hídrica.

Santos et al., 2014 não observaram efeito significativo do estresse hídrico isolado sobre as variáveis relacionadas ao desempenho do fotossistema II avaliando *Zea mays*, *Sorghum bicolor* e *Brachiaria decumbens*.

- Fluorescência máxima (F_m)

Na avaliação da fluorescência máxima foi obtida significância para os fatores espécie ($P > 0,01$) e período de avaliação ($P > 0,05$) isoladamente para ambos os cortes (Tabela 17).

Tanto no primeiro como no segundo corte os valores de F_m apresentaram aumento a partir dos 25 DAE, variando de aproximadamente 24.500 a 26.000 no primeiro corte, e de 20.800 a 24.100 no segundo corte. Paralelo a este aumento ocorreu a redução nos teores de clorofila em ambos os cortes.

Segundo Campostrini (2001) alguns segundos após a incidência de luz nos tecidos fotossintetizantes (previamente submetidos à ausência de luz), todos os centros de

reação se encontram fechados, devido à redução das quinonas a (Q_a). Como a taxa de inicial de redução da Q_a é superior à taxa de reoxidação destas pela plastoquinona e pela atividade do fotossistema I, os centros de reação ficam momentaneamente impossibilitados de transferir elétrons para a cadeia transportadora, atingindo assim o ponto de fluorescência máxima.

Tabela 17. Valores de fluorescência máxima das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* submetidas à estresse hídrico, em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância.

1º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
5	21524	26131	26190	24615 B
15	22025	27261	24267	24517 B
25	23249	29774	26124	26382 A
35	23236	29721	24488	25815 AB
Média	22508 C	28222 A	25267 B	
2º Corte				
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média
5	19937	27858	25403	24399 A
15	14811	24392	23276	20826 B
25	18267	29533	24473	24091 A
35	17581	27788	24798	23389 A
Média	17649 C	27393 A	24488 B	

	1º Corte	2º Corte
	F	F
Umidade	2.25 ns	0,74ns
DAE	3.79*	13,15**
Espécie	49.19**	166,56**
Umidade x DAE	0.76 ns	0,98ns
Umidade x Espécie	1.71 ns	1,29ns
DAE x Espécie	1.98 ns	1,76ns
Umidade x DAE x Espécie	1.33 ns	0,80ns
CV (%)	13.65	14,19

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

Segundo o mesmo autor, esta limitação na transferência dos centros de reação para a cadeia transportadora pode ocorrer também devido a limitações na fase bioquímica, uma vez que as reações do ciclo de Calvin ainda não estão ativas e o NADP reduzido não pode ser utilizado e o estoque de NADP disponível para a redução encontra-se exaurido.

Sabe-se ainda, que o estresse hídrico pode causar prejuízos ao funcionamento da ATP-sintase (TEZARA et al., 1999), o que pode contribuir com os processos limitantes acima citados.

Tatagiba e Pezzopane (2007) encontraram aumento nos valores de Fm durante a época seca em relação a época chuvosa em dois clones de eucalipto, com valores próximos a 2700 na época seca e inferiores a 2250 na época chuvosa.

Willardino et al. (2011), constataram aumento na fluorescência da clorofila em função do aumento dos níveis de salinidade, com paralela diminuição nos teores de clorofila em duas variedades de cana-de-açúcar.

- Eficiência fotoquímica do fotossistema II (Fv/Fm)

Foi observado efeito significativo para a interação período de avaliação e espécies avaliadas no segundo corte, bem como para os efeitos isolados de espécie e período de avaliação no primeiro corte (Tabela 18).

No primeiro corte, a espécie *C. ciliaris* apresentou aumento nos valores de eficiência fotoquímica aos 15 e 25 DAE, com redução aos 35 DAE. De modo semelhante, *U. mosambicensis* apresentou redução apenas aos 35 DAE, enquanto *A. guayanus* não apresentou variação durante os períodos avaliados.

No segundo corte, a média geral das espécies não apresentou um comportamento uniforme, obtendo-se valores entre 0,726 e 0,602.

Ambos os cortes *C. ciliaris* apresentou os menores valores de eficiência fotoquímica (0,680 e 0,593), tendo as demais espécies semelhança estatística entre si.

Os valores de Fv/Fm representam a probabilidade de um fóton absorvido pelo complexo antena ser capturado pelo fotossistema II, podendo assim, reduzir as quinonas e gerar NADPH (REIS; CAMPOSTRINI, 2011). Segundo Silva et al. (2015), plantas com valores inferiores a 0,750 indicam situação de estresse e de redução do potencial

fotossintético, enquanto que em situações onde o aparelho fotossintético se encontra intacto os valores variam entre 0,850 e 0,750.

Alguns períodos onde ocorrem baixos valores de Fv/Fm (aos 35 DAE, por exemplo) coincidem com os períodos onde houve redução significativa nos teores de clorofila *a* e *b*. Resultados semelhantes foram obtidos por Melo; Souza; Cunha (2017), que encontraram redução da eficiência do fotossistema II concomitante à redução dos teores de clorofila.

Tabela 18. Valores de rendimento quântico máximo do fotossistema II das espécies *Cenchrus ciliaris*, *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guayanus* em função do número de dias após a aplicação do estresse hídrico (DAE); Quadro de análise de variância

1º Corte					
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média	
5	0,662 bcB	0,717 aA	0,717 aA	0,698 B	
15	0,718 aA	0,750 aA	0,735 aA	0,734 A	
25	0,704 abA	0,720 aA	0,708 aA	0,711 AB	
35	0,636 cB	0,645 bB	0,697 aA	0,659 C	
Média	0,680 B	0,708 A	0,714 A		
2º Corte					
DAE	<i>C. ciliaris</i>	<i>U. mosambicensis</i>	<i>A. guayanus</i>	Média	
5	0,691	0,745	0,741	0,726 A	
15	0,480	0,644	0,683	0,602 D	
25	0,566	0,688	0,685	0,646 C	
35	0,633	0,692	0,719	0,682 B	
Média	0,593 B	0,692 A	0,707 A		
		1º Corte	2º Corte		
		F	F		
Umidade		2,21 ns	1,65ns		
DAE		20,17**	33,00**		
Espécie		8,86**	62,15**		
Umidade x DAE		0,79 ns	2,38**		
Umidade x Espécie		0,65 ns	1,49ns		
DAE x Espécie		2,45*	5,02*		
Umidade x DAE x Espécie		0,89 ns	1,53ns		
CV (%)		7,33	10,10		

*, ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste Tukey; ^{ns}Não significativo. Médias seguidas de mesma letra minúscula dentro de cada espécie e maiúscula entre as espécies não diferem estatisticamente pelo teste Tukey a 1% de probabilidade.

5 CONCLUSÕES

A diminuição dos níveis de umidade implicou em redução significativa da maior parte das variáveis relacionadas às trocas gasosas, sugerindo que este seria um dos primeiros processos a serem prejudicados na planta com a redução da disponibilidade de água no solo. No entanto, observou-se que a concentração interna de carbono apresentou comportamento inverso, mostrando aumento com a redução da umidade. Este comportamento evidencia a premissa de alguns autores de que as limitações fotossintéticas nas plantas C4 não se devem principalmente à limitação de difusão de CO₂ para o interior das câmaras subestomáticas, mas também à limitações bioquímicas em reações do ciclo de Calvin e síntese de ATP, bem como, no transporte eficiente do CO₂ para os locais de carboxilação.

Os parâmetros relacionados aos teores dos pigmentos fotossintéticos e a fluorescência da clorofila *a* não se mostraram tão sensíveis a redução hídrica, porém, apresentaram respostas significativas em função da duração do estresse hídrico. Os teores de clorofila *a* e *b* reduziram ao longo das avaliações enquanto que os parâmetros de fluorescência mostraram maior sobrecarga sobre as clorofilas restantes, de modo mais evidente a partir dos 25 DAE em ambos os cortes.

As espécies que apresentaram melhor desempenho foram *Urochloa mosambicensis* e *Andropogon guyanus*, com destaque para *Urochloa mosambicensis* que apresentou as maiores taxas de fotossíntese e maior produtividade, tendo se mostrado menos sensível nas outras variáveis que as demais espécies.

Observou-se que as variáveis relacionadas a produtividade estimada e as variáveis relacionadas as trocas gasosas apresentaram menores valores no segundo o corte em relação ao primeiro, sugerindo que o desempenho das gramíneas pode decair com o decorrer da idade e manejo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADEJUWON, J. O. Food crop production in Nigeria. I. Present effects of climate variability. **Climate Research**, Oldendorf Luhe, v. 30, n. 1, p. 53-60, 2005.

AGUIAR, A. P. A.; DRUMOND, L. C. D.; FERNANDES, A. L. T.; FELIPINI, T. M.; MONTEIRO, E. S.; PONTES, P. O.; SILVA, A. M. Efeito da irrigação sobre a massa de forragem e a densidade da forragem em pastagens intensivas de capim Tifton 85. **FAZU em Revista**, Uberaba, v. 2, n. 1, p. 14-20, 2005.

AKRAM, N. A.; SHAHBAZ, M.; ASHRAF, M. Relationship of photosynthetic capacity and proline accumulation with the growth of differently adapted populations of two potential grasses (*Cynodon dactylon* (L.) Pers. and *Cenchrus ciliaris* L.) to drought stress. **Pakistan Journal of Botany**, Karachi, v. 39, n. 3, p. 777-786, 2007.

AKRAM, N. A.; SHAHBAZ, M.; ASHRAF, M. Nutrient acquisition in differentially adapted populations of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. and *Cenchrus ciliaris* L. under drought stress. **Pakistan Journal of Botany**, Karachi, v. 40, n. 4, p. 1433-1440, 2008.

ALVES, F. G. S.; FELIX, B. A.; PEIXOTO, M. S. M.; SANTOS, P. M.; COSTA, R. B.; SALES, R. O. Considerações sobre manejo de pastagens na região semiárida do Brasil: Uma Revisão. **Revista Brasileira de Higiene e Sanidade Animal**, Fortaleza, v.8, n.4, p.259-283, 2014

ALVES, J. J. A.; DE ARAÚJO, M. A.; DO NASCIMENTO, S. S. Degradação da Caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 22, n. 3, p. 126-135, 2009.

ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Rockville, v.24, p.1-15, 1949.

ATROOSH, K.; AHMED, G.; LARDI, O.; EISSA, Z.; BELGACEM, A. Yield and irrigation water productivity of three varieties of Buffel grass (*Cenchrus ciliaris* L.) in the Southern coastal plains of Yemen. **Journal of Agricultural Science**, New York, v. 10, n. 1, p. 114-121, 2018.

AWADA, T.; PERRY, M. E. L.; SCHACHT, W. H. Photosynthetic and growth responses of the C3 *Bromus inermis* and the C4 *Andropogon gerardii* to tree canopy cover. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 83, n. 3, p. 533-540, 2003.

AYERSA, R. **El buffel grass: utilidad y manejo de una promisorio gramínea**. Buenos Aires, 1981.139p.

BASU, S.; RAMEGOWDA, V.; KUMAR, A.; PEREIRA, A. Plant adaptation to drought stress. **F1000Research**, London, v. 5, 2016.

BEZERRA, F. J. S. M.; LEITE, M. L. M. V.; LUCENA, L. R. R.; PEREIRA, J. S.; SILVA, M. J. A. Características agronômicas de *Urochloa mosambicensis* em função do nitrogênio e fósforo. **Agrarian Academy**, Goiânia, v. 4; n. 7; p. 92-102, 2017.

BIANCHI, L.; GERMINO, G. H.; ALMEIDA SILVA, M. Adaptação das Plantas ao Déficit Hídrico. **Acta Iguazu**, Cascavel, v. 5, n. 4, p. 15-32, 2016.

BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; OQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, E. G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. **Functional Ecology**, Hoboken, p. 497-514, 1989.

BRADFORD, K. J.; HSIAO, T. C. Physiological responses to moderate water stress. In: **Physiological plant ecology II**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1982. p. 263-324.

BRASIL. Ministério da Integração Nacional. **Relatório Final: Grupo de trabalho para delimitação do semiárido**. Brasília, 2017

BULDGEN, A.; FRANÇOIS, J. Physiological reactions to imposed water deficit by *Andropogon gayanus* cv. *Bisquamulatus* and *Cenchrus ciliaris* cv. *Biloela* in a mixed fodder crop. **Journal of Agricultural Science**, New York, v. 131, n. 1, p. 31-38, 1998.

CAMPOS, F. S.; GOIS, G. C.; VICENTE, S. L. A.; MACEDO, A.; MATIAS, A. G. S. Alternativa de forragem para caprinos e ovinos criados no semiárido. **Nutri Time**, Viçosa, v. 14, n. 2, p. 5004-5013, 2017.

CAMPOSTRINI, E. Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas. **UFNF, Rio de Janeiro**, 2001.

CÂNDIDO, M.J.D., ARAÚJO, G.G.L., CAVALCANTE, M.A.B., Pastagens no ecossistema Semi-árido Brasileiro: atualizaç, ão e perspectivas futuras. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 42, p. 85–94. 2005.

CARVALHO FILHO, O. M. Sistema de produção agroecológica de leite no semiárido. **Pesquisa, desenvolvimento e inovação para sustentabilidade da bovinocultura leiteira**, p. 107, 2011.

CAUDLE, K. L.; JOHNSON, L. C.; BAER, S. G.; MARICLE, B. R. A comparison of seasonal foliar chlorophyll change among ecotypes and cultivars of *Andropogon gerardii* (Poaceae) by using nondestructive and destructive methods. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 52, n. 4, p. 511-518, 2014.

CENTRITTO, M.; LORETO, F.; CHARTZOULAKIS, K. The use of low [CO₂] to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. **Plant, Cell & Environment**, Hoboken, v. 26, n. 4, p. 585-594, 2003.

CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S.; MAROCO, M. L.; RICARDO, C. P. P.; OSORIO, M. L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How Plants Cope with Water Stress in the Field. Photosynthesis and Growth. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, p.907-916, 2002.

CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, p. 2365-2384, 2004.

CONNOR, E. W.; HAWKES, C. V. Effects of extreme changes in precipitation on the physiology of C4 grasses. **Oecologia**, New York, v. 188, n. 2, p. 355-365, 2018.

COUTINHO, M. J. F.; CARNEIRO, M. S. de S.; EDVAN, R. L.; PINTO, A. P. A pecuária como atividade estabilizadora no semiárido brasileiro. **Veterinária e Zootecnia**, Botucatu, v. 20, n. 3, p. 434-441, 2013.

CRAINE, J. M.; NIPPERT, J. B.; ELMORE, A. J.; SKIBBE, A. M.; HUTCHINSON, S. L.; BRUNSELL, N. A. Timing of climate variability and grassland productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 109, n. 9, p. 3401-3405, 2012.

DIAS-FILHO, M. B. **Formação e manejo de pastagens**. Embrapa Amazônia Oriental. Comunicado técnico 235, 9 p., 2012.

DREESEN, F. E.; DE BOECK, H. J.; JANSSENS, I. A.; NIJS, I. Do successive climate extremes weaken the resistance of plant communities? An experimental study using plant assemblages. **Biogeosciences**, Gottingen, v. 11, n. 1, p. 109-121, 2014.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Manual de métodos de análise de solos**. 3. ed. Brasília, DF. 2017, 575p.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: **Sustainable agriculture**. Springer, .Dordrecht, 2009. p. 153-188.

FENG, S.; FU, Q. Expansion of global drylands under a warming climate. **Atmospheric Chemistry and Physics**, Gottingen, v. 13, n. 10, p. 14637-14665, 2013.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; DIAS-ESPEJO, A.; GALMÉS, J.; MEDRANO, H. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. **Plant, cell & environment**, Hoboken, v. 31, n. 5, p. 602-621, 2008.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; LORETO, F.; CORNIC, G.; SHARKEY, T. D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. **Plant biology**, Hoboken, v. 6, n. 03, p. 269-279, 2004.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; ESCALONA, J. M.; SAMPOL, B.; MEDRANO, H. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. **Functional Plant Biology**, Monash, v. 29, n. 4, p. 461-471, 2002.

GATES, D. M. Transpiration and leaf temperature. **Annual Review Plant Physiology**, Palo Alto, v. 19, p. 211-238, 1968.

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 grasses. **New Phytologist**, Hoboken, v. 159, n. 3, p. 599-608, 2003.

GULIYEV, N.; BAYRAMOV, S.; BABAYEV, H. Effect of water deficit on RUBISCO and carbonic anhydrase activities in different wheat genotypes. In: **Photosynthesis. Energy from the Sun**. Springer, Dordrecht, 2008. p. 1465-1468.

GUERFEL, M.; BACCOURI, O.; BOUJNAH, D.; CHAIBI, W.; ZARROUK, M. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 119, n. 3, p. 257-263, 2009.

GUIMARAES FILHO, C.; SOARES, J.G.G. Sistema CBL para recria e engorda de bovinos no Sertão pernambucano. In: **Simpósio Nordestino de Alimentação de Ruminantes**, 4, 1992. Anais... Recife: UFRPE, p.173-192. 1992.

HABERMANN, E.; OLIVEIRA, E. A. D.; CONTIN, D. R.; DELVECCHIO, G.; VICIEDO, D. O.; MORAES, M. A.; PRADO, R. M.; COSTA, K. A. P.; BRAGA, M. R.; MARTINEZ, C. A. Warming and water deficit impact leaf photosynthesis and decrease forage quality and digestibility of a C4 tropical grass. **Physiologia plantarum**, Hoboken, v. 165, n. 2., p. 383-402, 2019.

HAO, S.; CAO, H.; WANG, H.; PAN, X. The physiological responses of tomato to water stress and re-water in different growth periods. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 249, p. 143-154, 2019.

HEIN, J. A.; SHERRARD, M. E.; MANFREDI, K. P.; ABEBE, T. The fifth leaf and spike organs of barley (*Hordeum vulgare* L.) display different physiological and metabolic responses to drought stress. **BMC plant biology**, London, v. 16, n. 1, p. 248, 2016.

HENSON, I. E.; JENSEN, C. R.; TURNER, N. C. Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. I. Shoot responses to soil water deficits. **Functional Plant Biology**, Melbourne, v. 16, n. 5, p. 401-413, 1989.

HOLANDA, L. A.; SANTOS, C. M.; SAMPAIO NETO, G. D.; SOUSA, A. P.; E SILVA, M. A. Variáveis morfológicas da cana-de-açúcar em função do regime hídrico durante o desenvolvimento inicial. **Irriga**, Botucatu, v. 19, p. 573- 584, 2014.

- HUSSAIN, H. A.; MEN, S.; HUSSAIN, S.; CHEN, Y.; ALI, S.; ZHANG, S.; ZHANG, K.; LI, Y.; XU, Q.; LIAO, C.; WANG, L. Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. **Scientific reports**, London, v. 9, n. 1, p. 3890, 2019.
- HUSSAIN, M. Z.; SARASWATHI, G.; LALRAMMAWIA, C.; OTIENO, D.; PALIWAL, K.; TENHUNEN, J. Leaf and ecosystem gas exchange responses of buffel grass-dominated grassland to summer precipitation. **Pedosphere**, Beijing, v. 25, n. 1, p. 112-123, 2015.
- JALEEL, C. A.; MANIVANNAN, P.; WASHID, A.; PANNEERSELVAM, R. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. **International Journal of Agriculture Biology**, Faisalabad, v. 11, n. 1, p. 100-105, 2009.
- JÚNIOR, E. H. S.; CRUZ, M. G.; LEITE, M. L. M. V.; LUCENA, L. R. R. Características agronômicas de capim-corrente (*Urochloa mosambicensis*) adubado com esterco suíno e submetido a duas alturas de corte. **Revista Ciência Agrícola**, Rio Largo, v. 16, n. 1, p. 1-9, 2018.
- KAWAMITSU, Y.; YODA, S.; AGATA, W. Humidity pretreatment affects the responses of stomata and CO₂ assimilation to vapor pressure difference in C3 and C4 plants. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 34, n. 1, p. 113-119, 1993.
- KUMAR, R. R.; KARAJOL, K.; NAIK, G. R. Effect of polyethylene glycol induced water stress on physiological and biochemical responses in pigeonpea (*Cajanus cajan* L. Millsp.). **Recent Research in Science and Technology**, Botswana, v. 3, n. 1, 2011.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos. Ed. Rima, 2006. 531 p.
- LAWLOR, D. W.; UPRETY, D. C. Effects of water stress on photosynthesis of crops and the biochemical mechanism. In: **Photosynthesis: photoreactions to plant productivity**. Springer, Dordrecht, 1993. p. 419-449.
- LEVITT, J. **Responses of plants to environmental stress**. New York, Academic Press. 1972, 698p.
- LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. W. Chlorophylls and carotenoids – Measurement and characterization by UV-VIS. In: WROLSTAD, R. E.; ACREE, T. E.; AN, H.; DECKER, E. A.; PENNER, M. H.; REID, D. S.; SCHWARTZ, S. J.; SHOEMAKER, C. F.; SPORNS, P. (ed.). **Current protocols in food analytical chemistry**. Madison: John Wiley & Sons, 2001.
- LIMA, G. F. C. Produção e conservação de forragens para caprinos e ovinos. In: **Criação Familiar de caprinos e ovinos no Rio Grande do Norte**. Natal: EMPARN, p.145-191, 2006.

LLORET, F.; SISCART, D.; DALMASES, C. Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). **Global Change Biology**, Oxon, v. 10, n. 12, p. 2092-2099, 2004.

MAGALHÃES, J. A.; CARNEIRO, M. S. de S.; ANDRADE, A. C.; PEREIRA, E. S.; SOUTO, J. S.; PINTO, M. S. de C.; RODRIGUES, B. H. N.; COSTA, N. de L.; MOCHEL FILHO, W. de J. E. Eficiência do nitrogênio, produtividade e composição do capim-andropogon sob irrigação e adubação. **Archivos de zootecnia**, Córdoba, v. 61, n. 236, p. 577-588, 2012.

MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C.; ALBUQUERQUE, P. E. P.; KARAM, D.; MAGALHÃES, M. M.; CANTÃO, F. R. O. Caracterização ecofisiológica de linhagens de milho submetidas a baixa disponibilidade hídrica durante o florescimento. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 8, n. 03, 2009.

MAKINO, A.; SAKASHITA, H.; HIDEWA, J.; MAE, T.; OJIMA, K.; OSMOND, B. Distinctive responses of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase and carbonic anhydrase in wheat leaves to nitrogen nutrition and their possible relationships to CO₂-transfer resistance. **Plant Physiology**, Rockville, v. 100, n. 4, p. 1737-1743, 1992.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. (2009) Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral. 3ª ed. Editora UFV, Viçosa. 486p.

MARSHALL, V. M.; LEWIS, M. M.; OSTENDORF, B. Buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) as an invader and threat to biodiversity in arid environments: a review. **Journal of Arid Environments**, England, v. 78, p. 1-12, 2012.

MATHIS, P.; PAILLOTIN, G. Primary processes of photosynthesis. In: **Photosynthesis**. Academic Press, 1981. p. 97-161.

MELO, H. F.; SOUZA, E. R.; CUNHA, J. C. Fluorescence of chlorophyll a and photosynthetic pigments in *Atriplex nummularia* under abiotic stresses. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 21, n. 4, p. 232-237, 2017.

MIBEI, E. K.; AMBUKO, J.; GIOVANNONI, J. J.; ONYANGO, A. N.; OWINO, W. O. Carotenoid profiling of the leaves of selected African eggplant accessions subjected to drought stress. **Food science & nutrition**, Hoboken, v. 5, n. 1, p. 113-122, 2017.

MILLER, G. A. D.; SUZUKI, N.; CIFTCI-YILMAZ, S.; MITTLER, R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. **Plant, cell & environment**, Hoboken, v. 33, n. 4, p. 453-467, 2010.

MONÇÃO, F. P.; OLIVEIRA, E. R.; TONISSI, R. H.; GOES, B. O capim-buffel. **Agrarian**, Dourados, v. 4, n. 13, p. 258-264, 2011.

MONSON, R. K.; EDWARDS, G. E.; KU, M. S. B. Fotossíntese intermediária C3-C4 em plantas. **Bioscience**, England, v. 34, n. 9, p. 563-574, 1984.

MOREIRA, J. N.; LIRA, M. A.; SANTOS, M. V. F.; ARAÚJO, G. G. L.; SILVA, G. C. Potencial de produção de capim Buffel na época seca no semi-árido Pernambucano. **Revista Caatinga**, soro, v. 20, n. 3, p. 20-27, 2007.

MOURA, A. R.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, J. A. A.; LIMA, T. V. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 26, n. 2, p. 345-354, 2016.

MOURA, M. S. B.; GALVINCIO, J. D.; BRITO, L. T. L.; SOUZA, L. S. B.; SÁ, I. S. S.; SILVA, T. G. F.; Clima e água de chuva no semiárido. In: **Água de Chuva no Semiárido brasileiro**. BRITO, LTL; MOURA, MSB. Petrolina, PE: Embrapa Semi-Árido, cap. 2, p. 37-59, 2007.

NABINGER, C. Princípios da exploração intensiva de pastagens. In: PEIXOTO, A. M.; MOURA, J. C.; FARIA, V. P. (Eds.). In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 13., 1996, Piracicaba. Anais... Piracicaba: Fealq, 1996. p. 15-95

OLIVEIRA, E.R.. Alternativas de alimentação para a pecuária no semi-árido nordestino. In: **Simpósio Nordestino de Alimentação de Ruminantes**, 6, 1992. Anais... Natal: UFRN, 1996

OLIVEIRA, M. C. **Capim buffel: suplemento proteico para a pecuária do semiárido no período seco**. EMBRAPA-CPATSA. Circular técnica, nº 51, 1993. 18 p.

OLIVEIRA, M. C. **Capim urocloa: produção e manejo no semiárido do Nordeste do Brasil**. EMBRAPA-CPATSA. Circular técnica, nº 43, 1999. 21 p.

OLIVEIRA, V. S.; SANTANA, J. C. S.; MORAIS, J. A. S.; SANTOS, C. B.; LIMA, I. G. S. Capacidade de suporte, produção e composição do dossel forrageiro de três gramíneas irrigadas ou não no período seco. **Veterinária e Zootecnia**, Botucatu, v. 23, n. 1, p. 88-92, 2016.

PARENTE, H. N.; MAIA, M. O. Impacto do pastejo sobre a compactação dos solos com ênfase no Semiárido. **Revista Trópica: Ciências Agrárias e Biológicas**, Chapadinha, v. 5, n. 3, 2011.

PEREIRA, M. N. B., 1995. **Comportamento de duas cultivares de algodoeiro herbáceo (*Gossypium hirsutum*, L. r. *Latifolium* Hutch L.) em baixos níveis de água disponível do solo**. 109p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da Paraíba, Campina Grande.

PEREIRA FILHO, J. M.; SILVA, A. M. A.; CÉZAR, M. F. Manejo da Caatinga para produção de caprinos e ovinos. **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, Salvador, v. 14, n. 1, 2013.

PEREZ-MARTIN, A.; MICHELAZZO, C.; TORRES-RUIZ, J. M.; FLEXAS, J.; FERNÁNDEZ, J. E.; SEBASTIANI, L.; DIAZ-ESPEJO, A. Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 65, n. 12, p. 3143-3156, 2014.

PEZZOPANE, C. G.; SANTOS, P. M.; CRUZ, P. G.; ALTOÉ, J.; RIBEIRO, F. A.; VALLE, C. B. Estresse por deficiência hídrica em genótipos de *Brachiaria brizantha*. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 45, n. 5, 2015.

POMPEU, R. C. F. F.; SOUZA, H. A.; GUEDES, F. L. **Opções e estabelecimento de plantas forrageiras cultivadas para o semiárido brasileiro**. Sobral: EMBRAPA Caprinos e ovinos, 2015. 18p.

PUPPO, N. I. H. **Manual de pastagens e forrageiras: formação, conservação, utilização**. Instituto Campineiro de Ensino Agrícola. Campinas, p. 343. 1979.

RAMOS, G. M.; PIMENTEL, J. C. M. Capim-andropogon: informações sobre seu comportamento nos cerrados piauienses. **EMBRAPA-UEPAE de Teresina. Circular Técnica**, 6., 1984.

REIS, F. O.; CAMPOSTRINI, E. Microaspersão de água sobre a copa: um estudo relacionado às trocas gasosas e à eficiência fotoquímica em plantas de mamoeiro. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 17, n. 3, p. 284-295, 2011.

RIPLEY, B.; FROLE, K.; GILBERT, M. Differences in drought sensitivities and photosynthetic limitations between co-occurring C3 and C4 (NADP-ME) Panicoid grasses. **Annals of Botany**, Oxford, v. 105, n. 3, p. 493-503, 2010.

RIPLEY, B. S.; GILBERT, M. E.; IBRAHIM, D. G.; OSBORNE, C. P. Drought constraints on C4 photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, n. 6, p. 1351-1363, 2007.

ROZA, F. A., 2010. **Alterações morfofisiológicas e eficiência do uso da água em plantas de *Jatropha curcas* L. submetidas à deficiência hídrica**. 78p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus.

SÁ, I. B.; TAURA, T. A.; CUNHA, T. J. F.; SÁ, I. I. S. Mapeamento e caracterização da cobertura vegetal da Bacia Hidrográfica do São Francisco. In: **Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**, 14. (SBSR), 2009, Natal. Anais... São José dos Campos: INPE, 2009. p. 6305-6312.

SANTOS, G. R. A.; GUIM, A.; SANTOS, M. V. F.; FERREIRA, M. A.; LIRA, M. A.; JÚNIOR, J. C. B. D.; SILVA, M. J. Caracterização do pasto de capim-buffel diferido e da dieta de bovinos, durante o período seco no sertão de Pernambuco. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 34, n. 2, p. 454-463, 2005.

SANTOS, M. V. F. dos; LIRA, M. A.; DUBEUX JUNIOR, J. C. B.; GUIM, A.; MELLO, A. C. L.; CUNHA, M. V. Potential of Caatinga forage plants in ruminant feeding. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 39, p. 204-215, 2010.

SANTOS, O. O.; FALCÃO, H.; ANTONINO, A. C. D.; LIMA, J. R. S.; LUSTOSA, B. M.; SANTOS, M. G. Desempenho ecofisiológico de milho, sorgo e braquiária sob déficit hídrico e reidratação. **Bragantia**, Campinas, v. 73, n. 2, 2014.

SANTOS, G. R. A.; GUIM, A.; SANTOS, M. V. F.; FERREIRA, M. A.; LIRA, M. A.; DUBEUX JÚNIOR, J. B. C.; SILVA, M. J. Caracterização do pasto de capim-buffel diferido e da dieta de bovinos, durante o período seco no sertão de Pernambuco. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 34, n.2, p. 454-463, 2005.

SCARTAZZA, A.; LAUTERI, M.; GUIDO, M. C.; BRUGNOLI, E. Carbon isotope discrimination in leaf and stem sugars, water-use efficiency and mesophyll conductance during different developmental stages in rice subjected to drought. **Functional Plant Biology**, Melbourne, v. 25, n. 4, p. 489-498, 1998.

SCHUPPLER, U.; HE, P. H.; JOHN, P. C. L.; MUNNS, R. Effect of water stress on cell division and Cdc2-like cell cycle kinase activity in wheat leaves. **Plant physiology**, Rockville, v. 117, n. 2, p. 667-678, 1998.

SIDDIQUI, Z. S.; SHAHID, H.; CHO, J. I.; PARK, S. H.; RYU, T. H.; PARK, S. C. Physiological responses of two halophytic grass species under drought stress environment. **Acta Botanica Croatica**, Zagreb, v. 75, n. 1, p. 31-38, 2016.

SIDDIQUI, Z. S.; CHO, J. I.; KWON, T. R.; AHN, B. O.; LEE, K. S.; JEONG, M. J.; RYU, T. H.; LEE, S. K.; PARK, S. C.; PARK, S. H. Physiological mechanism of drought tolerance in transgenic rice plants expressing *Capsicum annuum* methionine sulfoxide reductase B2 (CaMsrb2) gene. **Acta Physiologiae Plantarum**, Heidelberg, v. 36, n. 5, p. 1143-1153, 2014.

SILVA, A. M. A.; CÉZAR, M. F.; FILHO, J. M. P. Manejo da Caatinga para produção de caprinos e ovinos. **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, Salvador, v. 14, n. 1, p. 77-90, 2013.

SILVA, C. M. M. S.; DE FARIA, C. M. B. Variação estacional de nutrientes e valor nutritivo em plantas forrageiras tropicais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 30, n. 3, p. 413-420, 1995.

SILVA, F. G.; DUTRA, W. F.; DUTRA, A. F.; OLIVEIRA, I. M.; FILGUEIRAS, L. M. B.; MELO, A. S. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 19, n. 10, 2015.

- SOUSA, C. C. M.; PEDROSA, E. M. R.; ROLIM, M. M.; FILHO, R. A. O.; SOUZA, M. A. L. M.; FILHO, J. V. P. Crescimento e respostas enzimáticas do feijoeiro caupi sob estresse hídrico e nematoide de galhas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 19, n. 2, 2015.
- SURIYAGODA, L.; COSTA, W. A. J. M.; LAMBERS, H. Growth and phosphorus nutrition of rice when inorganic fertilizer application is partly replaced by straw under varying moisture availability in sandy and clay soils. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 384, n. 1-2, p. 53-68, 2014.
- TATAGIBA, S. D.; PEZZOPANE, J. E. M. Cinética de emissão de fluorescência das clorofilas em dois clones de eucalyptus. **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**, Garça, v. 10, n. 12, p. 1-14, 2007.
- TEZARA, W.; MITCHELL, V. J.; DRISCOLL, S. D.; LAWLOW, D. W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, Londres, v. 401, n. 6756, p. 914, 1999.
- THOMAS, D.; ANDRADE, R. P.; COUTO, W.; ROCHA, C. M. C.; MOORE, P. *Andropogon guayanus* var. *bisquamulatus* cv. Planaltina: principais características forrageiras. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 16, n. 3, p. 347-355, 1981.
- TOMMASINO, E.; LOPEZ COLOMBA, E.; CARRIZO, M.; GRUNBERG, K.; QUIROGA, M.; CARLONI, E.; GRIFFA, S.; RIBOTTA, A.; LUNA, C. Individual and combined effects of drought and heat on antioxidant parameters and growth performance in Buffel grass (*Cenchrus ciliaris* L.) genotypes. **South African Journal of Botany**, Amsterdam, v. 119, p. 104-111, 2018.
- TUFFA, S.; HOAG, D.; TREYDTE, A. C. Clipping and irrigation enhance grass biomass and nutrients: Implications for rangeland management. **Acta Oecologica**, Amsterdam, v. 81, p. 32-39, 2017.
- TURNER, N. C. Crop water deficits: a decade of progress. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 39, p. 1-51, 1986.
- VERAS, V. S.; OLIVEIRA, M. E.; LACERDA, M. S. B.; CARVALHO, T. B.; ALVES, A. A. Produção de biomassa e estrutura do pasto de capim-andropogon em sistema silvipastoril e monocultura. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, Belo Horizonte, v. 62, n. 1, p. 200-207, 2010.
- VOLTOLINI, T. V.; NEVES, A. L. A.; GUIMARÃES FILHO, AS, C. O.; NOGUEIRA, D. M.; CAMPECHE, D. F. B.; ARAUJO, G. G. L.; AS, J. L.; MOREIRA, J. N.; VESCHI, J. L. A.; SANTOS, R. D.; MORAES, S. A. Alternativas alimentares e sistemas de produção animal para o semiárido brasileiro. In: SA, I. B.; SILVA, P. C. G. da. (Ed.). **Semiárido brasileiro: pesquisa, desenvolvimento e inovação**. Petrolina: Embrapa Semiárido, cap. 6, p. 199-242, 2010.

WILLADINO, L.; FILHO, R. A. O.; JUNIOR, E. A. S.; NETO, A. G.; CAMARA, T. R.. Estresse salino em duas variedades de cana-de-açúcar: enzimas do sistema antioxidativo e fluorescência da clorofila. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 42, n. 2, p. 417-422, 2011.

WILSON, J. R.; LUDLOW, M. M.; FISCHER, M. J.; SCHULZE, E. D.; Adaptation to water stress of the leaf water relation of four tropical forage species. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 7, p. 207-220, 1980.

WINTERMANS, J. F. G. M.; DE MOTS, A. S. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their phenophytins in ethanol. **Biochimica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v. 109, n. 2, p. 448-453, 1965.

YANG, S. Q.; REN, G.; YANG, G. H.; FENG, Y. Z.; ZHANG, Q. Effects of water stress on osmoregulation substances and chlorophyll fluorescent parameter for forage grass. **Acta Botanica Boreali-Occidentali Sinica**, Amsterdam, v. 27, p. 1826-1832, 2007.