

Alterações morfofisiológicas e metabólitos secundários produzidos por feijoeiros submetidos ao estresse hídrico: uma revisão integrativa

Morphophysiological changes and secondary metabolites produced by bean plants subjected to water stress: an integrative review

Cambios morfofisiológicos y metabolitos secundarios producidos por plantas de frijol sometidas a estrés hídrico: una revisión integradora

Recebido: 14/10/2022 | Revisado: 25/10/2022 | Aceitado: 27/10/2022 | Publicado: 02/11/2022

Silvio Gentil Jacinto Junior

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4183-9932>

Universidade Estadual do Ceará, Brasil

E-mail: silvio.gentil@aluno.uece.br

Eliseu Marlônio Pereira de Lucena

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8190-1702>

Universidade Estadual do Ceará, Brasil

E-mail: eliseu.lucena@uece.br

Resumo

Os feijões dos gêneros *Phaseolus*, *Vigna* e as culturas de metabolismo C₃, de forma geral, são sensíveis à seca e apresentarão uma série de respostas para escapar ou resistir deste estresse. Estas respostas induzem alterações morfológicas, as quais estão associadas a mudanças na fisiologia vegetal, que influenciam diretamente nos parâmetros de fotossíntese, condutância estomática, transpiração e eficiência no uso da água. Portanto, o objetivo desta revisão de literatura, é demonstrar informações acerca das alterações morfofisiológicas de feijoeiros dos gêneros *Phaseolus* e *Vigna* submetidos ao estresse hídrico, bem como, correlacionar o estresse abiótico com a produção de metabólitos secundários capazes de protegerem essas plantas quando submetidas a condições ambientais adversas. Foi realizada uma revisão bibliográfica integrativa de artigos publicados nas duas últimas décadas no 'Portal de Periódicos da CAPES' e nas bases de dados: 'Scielo', 'Science Direct' e 'Web of Science' para atualização do estado da arte sobre este assunto, evidenciando as principais respostas diferenciais que os feijoeiros demonstram em condições de seca, bem como, dos principais metabólitos secundários produzidos por estas culturas em condições do estresse abiótico por deficiência hídrica. Os estudos avaliados nesta pesquisa demonstraram que os parâmetros de produtividade são os mais afetados pela escassez hídrica, sobretudo quando o déficit hídrico é imposto nas fases reprodutivas de floração e frutificação. Os feijoeiros produzem metabólitos secundários das classes dos taninos, flavonoides e antocianinas a fim de driblar a escassez hídrica aliada a produção de solutos osmoprotetores como a prolina e de enzimas antioxidantes.

Palavras-chave: *Phaseolus*; *Vigna*; Plantas C₃; Seca.

Abstract

Beans of the genera *Phaseolus*, *Vigna*, and metabolism cultures C₃, in general, are sensitive to drought and will present a series of responses to escape or resist this stress. These responses induce morphological changes, which are associated with changes in plant physiology, which directly influence the parameters of photosynthesis, stomatal conductance; transpiration; and efficiency in water use. Therefore, this literature review aims to demonstrate information about the morphophysiological changes of common beans of the genera *Phaseolus* and *Vigna* submitted to water stress, as well as correlate abiotic stress with the production of secondary metabolites capable of protecting these plants when subjected to adverse environmental conditions. An integrative literature review of articles published in the last two decades in the 'Portal de Periódicos da CAPES' and the databases: 'Scielo,' 'Science Direct' and 'Web of Science' to update state of the art on this subject mainly differential responses that bean plants demonstrate in drought conditions, as well as the primary, secondary metabolites produced by these crops under conditions of abiotic stress by water deficiency. The studies evaluated in this research demonstrated that productivity parameters are the most affected by water scarcity, especially when a water deficit is imposed in the reproductive phases of flowering and fruiting. Beans produce secondary metabolites of tannins, flavonoids, and anthocyanins to avoid water scarcity and produce osmoprotective solutes such as proline and antioxidant enzymes.

Keywords: *Phaseolus*; *Vigna*; C₃ Plants; Drought.

Resumen

Los frijoles de los géneros *Phaseolus*, *Vigna* y las culturas de metabolismo C₃, de forma general, son sensibles a la sequía y presentarán una serie de respuestas para escapar o resistir este estrés. Estas respuestas inducen alteraciones morfológicas, las cuales están asociadas a cambios en la fisiología vegetal, que influyen directamente en los parámetros de fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y eficiencia en el uso del agua. Por lo tanto, el objetivo de esta revisión de literatura es demostrar informaciones acerca de las alteraciones morfofisiológicas de los frijoles de los géneros *Phaseolus* y *Vigna* sometidos al estrés hídrico, así como, correlacionar el estrés abiótico con la producción de metabolitos secundarios capaces de proteger estas plantas cuando se someten a condiciones ambientales adversas. Se realizó una revisión bibliográfica integrativa de artículos publicados en las dos últimas décadas en el 'Portal de Revistas de la CAPES' y en las bases de datos: 'Scielo', 'Science Direct' y 'Web of Science' para actualización del estado del arte sobre este asunto, Evidenciando las principales respuestas diferenciales que los frijoles demuestran en condiciones de sequía, así como, de los principales metabolitos secundarios producidos por estos cultivos en condiciones de estrés abiótico por deficiencia hídrica. Los estudios evaluados en esta investigación demostraron que los parámetros de productividad son los más afectados por la escasez hídrica, sobre todo cuando el déficit hídrico es impuesto en las fases reproductivas de floración y fructificación. Los frijoles producen metabolitos secundarios de las clases de taninos, flavonoides y antocianinas a fin de evitar la escasez hídrica combinada con la producción de solutos osmoprotectores como la prolina y de enzimas antioxidantes.

Palabras clave: *Phaseolus*; *Vigna*; Plantas C₃; Sequía.

1. Introdução

A água é um dos fatores que mais contribui para a diversidade e conservação dos ecossistemas, influenciando na riqueza e diversidade da vegetação, assim como na sua composição e distribuição. Nas plantas, ela é imprescindível para a sua diferenciação morfológica e fisiológica, pois uma vez que esteja ausente, poderá repercutir em seu crescimento e sobrevivência (Luna-Flores et al., 2015). O estresse abiótico causado pelas condições anormais de componentes químicos e físicos do meio ambiente afeta não somente as plantas, mas toda a sociedade, limitando a mão de obra empregada, aumentando o preço de insumos alimentícios e criando instabilidades no mercado (Bianchi et al., 2016).

O estresse hídrico causado pela seca se inicia quando uma planta perde água sobre seus níveis normais de tolerância e a absorção dela através de suas raízes não pode compensar a que foi perdida. Sob essas condições, as células vegetais diminuem a sua turgescência, a planta murcha e em última instância pode chegar à morte (Luna-Flores et al., 2015). O fechamento parcial dos estômatos acontece para evitar a perda excessiva de água e esse processo é regulado pela produção de ácido abscísico. Este é sintetizado em diferentes partes da planta (seja nas células que compõem os estômatos, nas folhas maduras, tecidos sob estresse, sementes e no ápice da raiz) e se distribui através dela pelo floema podendo ser encontrado também no xilema (Ayan et al., 2014).

Embora seja necessário o fechamento estomático para evitar a perda de água, isso influencia na assimilação de carbono, tendo em vista que há uma redução na entrada de dióxido de carbono (CO₂) repercutindo diretamente no processo fotossintético e, portanto, na formação eficiente de fontes carbonadas necessárias à nutrição vegetal (Luna-Flores et al., 2015)

A indução destes processos está perfeitamente coordenada com a diminuição na sua velocidade de crescimento, o qual permite que a planta enfrente essa nova condição ambiental. O ajuste osmótico é realizado a partir do controle dos estômatos permitindo que a expansão foliar, a transpiração e a fotossíntese se mantenham funcionando por mais tempo, armazenando substâncias que não são normalmente produzidas pela célula vegetal (Bianchi et al., 2016).

As plantas acumulam solutos osmoticamente ativos como cátions e ânions inorgânicos (principalmente o potássio e o cloro), ácidos orgânicos, aminas quaternárias (glicina betaína, β-alanina betaína e dimetil-sulfônico-propionato); prolina e açúcares (sacarose e manitol) que permitam manter seu potencial de turgescência alto (Ayan et al., 2014).

Conforme Hinojosa et al. (2018), as plantas, de um modo geral, desenvolvem diferentes mecanismos com o objetivo de evitar a perda de água. Estes podem ser divididos em três grupos: (1) as respostas morfológicas, como por exemplo: redução da área foliar, crescimento das raízes, alteração na relação parte radicular/parte aérea que estão relacionados a processos

ontogenéticos que podem contribuir para que a planta escape ou evite o estresse que está sendo imposto; (2) as estratégias fisiológicas, como a produção de substâncias antioxidantes, a estabilização da turgescência e membrana celular, a regulação do crescimento das plantas, o controle do fechamento estomático e o ajuste osmótico que estão relacionadas a mecanismos de tolerância à seca e as estratégias moleculares e (3), a como ativação de proteínas que atuam de forma protetiva ao estresse (osmoprotetores) e aquaporinas.

A importância de estudos sobre as respostas morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares demonstradas pelas plantas quando submetidas à escassez hídrica é relevante, pois este tipo de estresse reduz o crescimento e a produtividade vegetal mais que todos os outros tipos de estresse combinados (Gondim et al., 2010). Deste modo, o objetivo desta revisão de literatura, é demonstrar informações acerca das alterações morfofisiológicas de feijoeiros dos gêneros *Phaseolus* e *Vigna* submetidos ao estresse hídrico, bem como, correlacionar o estresse abiótico com a produção de metabólitos secundários capazes de protegerem essas plantas quando submetidas a condições ambientais adversas.

2. Metodologia

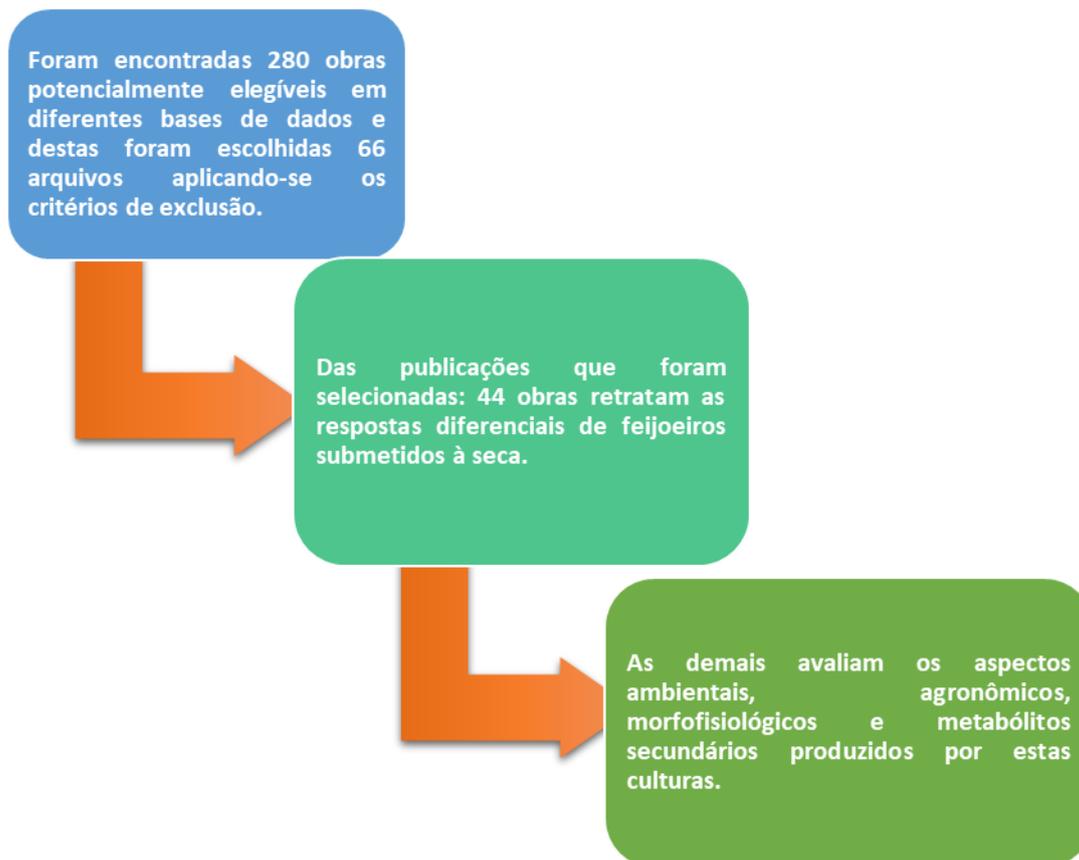
Para o desenvolvimento deste artigo, utilizou-se como recurso metodológico uma revisão integrativa da literatura. Conforme Sobrinho et al. (2020), a Revisão Bibliográfica Sistemática Integrativa apresenta as seguintes etapas: estabelecimento de um problema; determinação da amostra a partir de critérios de inclusão, exclusão e marco temporal; caracterização destes estudos a partir da problemática; análise, discussão e apresentação dos resultados encontrados.

A problemática norteadora deste artigo pode ser resumida a partir do seguinte questionamento: quais as respostas morfofisiológicas e metabólitos secundários produzidos por feijoeiros e plantas de metabolismo C_3 quando submetidas às condições de seca? A partir da definição do problema, foi realizada uma triagem de materiais bibliográficos das duas últimas décadas utilizando como base de dados o 'Portal de Periódicos da Capes'; 'SciELO'; 'Science Direct' e 'Web of Science'. Os critérios de inclusão adotados desta pesquisa foram: referências que abordassem a temática de diferentes tipos de estresse abiótico com a ênfase em feijoeiros dos gêneros *Phaseolus*. Alguns trabalhos relacionados aos feijoeiros do gênero *Vigna* foram adicionados a esta revisão integrativa como complementação das informações sobre as respostas diferenciais dos feijoeiros em condições de déficit hídrico de forma geral, justificando a inclusão deste critério de exceção por se tratar de plantas da mesma família (Fabaceae) e de mesmo metabolismo fotossintético (C_3).

Os critérios de inclusão utilizados para a escolha foram: artigos, livros, trabalhos publicados em anais de eventos, trabalhos de conclusão de curso (TCCs), dissertações e teses que apresentassem palavras-chaves como: 'estresse hídrico', 'estresse abiótico', 'mudanças climáticas', 'aquecimento global', 'respostas fisiológicas de plantas', 'estresse *Phaseolus*', 'water stress *Phaseolus*', 'abiotic stress *Phaseolus*', 'estresse hídrico em feijão', 'metabólitos secundários em feijoeiros', '*Phaseolus* "secondary metabolites"' não importando em que idioma tenha sido escrito. A exclusão foi feita por ano da publicação, onde aqueles que não faziam parte do período analisado (2000–2020) foram descartados, fazendo-se posteriormente a leitura dos arquivos selecionados, análise crítica do conteúdo e síntese dos resultados obtidos nestes estudos (Pereira et al., 2021). Dos 280 arquivos potencialmente relevantes foram escolhidos 65, utilizando os critérios mencionados na Figura 1.

Cabe ressaltar que este trabalho se concentra principalmente nas respostas dos feijoeiros submetidos a condições de seca, mesmo que tenham sido utilizados materiais bibliográficos de outros tipos de estresse nas discussões, uma vez que na natureza, diferentes tipos de estresse abiótico estão correlacionados.

Figura 1 - Fluxograma da metodologia empregada para elaboração da Revisão Sistemática Integrativa da Literatura.



Fonte: Autores.

3. Resultados e Discussão

3.1 Alterações nos parâmetros morfofisiológicos, de crescimento e de produtividade ocasionados pela seca em feijoeiros

Conforme Luna-Flores et al. (2015), a baixa disponibilidade de água no solo limita o pleno funcionamento da planta, ocasionado o estresse hídrico. Em ambientes naturais, esse tipo de estresse pode ser resultado de baixas precipitações, da diminuição da capacidade de retenção de água do solo, excessiva salinidade, temperaturas extremas frias ou quentes, baixa pressão de vapor atmosférica, ou uma combinação destes ou de outros fatores como, por exemplo: uma maior concentração de solos salinos e dos baixos índices pluviométricos da região semiárida nordestina (Bianchi et al., 2016; Martinez et al., 2015).

Com o advento das mudanças climáticas, prevê-se um aumento de temperatura nas regiões tropicais e maiores períodos de seca, ocasionado uma maior frequência dos estresses causados por altas temperaturas, déficit hídrico, pestes e patógenos (Martinez et al., 2015). Para Pellegrino et al. (2007), essas alterações oriundas das mudanças climáticas serão extremamente danosas para o cultivo de feijão, estimando uma perda de área plantada em torno de 11% no Brasil, se considerarmos o cenário onde há aumento de 3°C na temperatura do planeta. Hatfield et al. (2011) corroboram com este estudo afirmando que os feijões terão seu rendimento diminuído em 7,2% para cada grau de aumento da temperatura terrestre.

Cabe destacar que a instabilidade climática afeta as culturas agrícolas em quase todas as regiões produtoras do Brasil, com períodos de excessos de pluviosidade e seca. O emprego da irrigação para o plantio do feijão comum, que se caracteriza por ser sensível ao déficit hídrico, é essencial em regiões onde ocorrem distribuição irregular das precipitações pluviais, propiciando grande oscilação na produção nacional de feijão (Mendes et al., 2007). Conforme o Coêlho (2021), o Brasil tornou-se o 3º maior produtor de feijão no mundo, perdendo apenas para a Índia e o Myanmar. A região Nordeste do Brasil é

responsável por 21% da produção nacional de feijão, atendendo prioritariamente ao consumo interno, pois não há grandes excedentes exportáveis.

Para se adequar a essas novas condições ambientais, as plantas desenvolvem mecanismos de aclimação podendo, inclusive, antecipar seu ciclo fenológico e completá-lo ainda no período chuvoso (escape à seca) (Bianchi et al., 2016). Este comportamento pode ser observado no trabalho de Oliveira et al. (2014), pois ao estudarem o efeito do déficit hídrico sobre diferentes etapas do ciclo fenológico, os autores puderam concluir que os genótipos de fava (*Phaseolus lunatus* L.) que foram expostos ao déficit hídrico ainda na fase vegetativa tiveram antecipação da floração (fase reprodutiva) em cinco dias em relação ao tratamento controle.

O déficit hídrico se estabelece quando a procura por água excede a sua oferta. A fim de garantir um fornecimento de água por mais tempo aos seus tecidos, as plantas reduzem a sua área de transpiração, diminuindo a sua expansão celular e consequentemente sua área foliar, consistindo nesse mecanismo, uma primeira resposta de defesa das plantas ao estresse (Anjum et al., 2011). Conceição et al. (2018) ao analisarem os efeitos de diferentes lâminas de irrigação sobre os componentes de crescimento do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) concluíram que o aumento na quantidade de água de irrigação eleva as variáveis altura da planta e índice de área foliar, estabelecendo uma íntima relação entre essas variáveis.

A nível morfofisiológico, os principais sintomas da escassez hídrica são: redução da altura da planta e do diâmetro do caule; da produção de biomassa e da expansão foliar e aumento do crescimento das raízes. Estas mudanças acontecem em resposta as alterações fisiológicas ocorridas pela planta em função da seca. Uma vez que as raízes percebem a falta de água no solo, há produção de ácido abscísico (ABA) em várias partes da planta. Este é transportado através do floema e do xilema, e induz o processo de abscisão foliar, portanto, há diminuição da área foliar e do tamanho da planta (inibição do crescimento das gemas laterais) com o intuito de haver menor perda de água (Ayan et al., 2014).

Dessa forma, as raízes terão um crescimento mais acentuado em busca de reservas de água no solo e a liberação do ácido abscísico promoverá a produção de substâncias que possam auxiliar no controle osmótico. Também haverá liberação do hormônio etileno que causará a queda das folhas. Havendo a persistência do estresse, o vegetal entra em processo de senescência (Taiz et al., 2017).

Diante disto, muitos estudos têm buscado avaliar a sensibilidade ou tolerância de genótipos de feijões do gênero *Phaseolus* submetidos a escassez hídrica, por meio de parâmetros morfofisiológicos, como por exemplo: área foliar (Pimentel & Perez, 2000); índice de área foliar (Tatagiba et al., 2013); número de folhas (Guimarães et al., 2011), flores (Moraes et al., 2010) e nós do caule (Molina et al., 2001).

A área foliar é um parâmetro importante para avaliação da tolerância de plantas ao déficit hídrico, pois se constitui numa estratégia de sobrevivência, uma vez que sua redução indica que com uma área foliar menor a planta perderá menor quantidade de água através da transpiração (Correia & Nogueira, 2004). Os autores utilizam metodologias diferentes para determinação deste parâmetro, conforme se observa no Quadro 1.

O índice de área foliar é uma variável sensível ao déficit hídrico, pois ela permite estabelecer uma relação entre o solo amostrado e a cobertura vegetal; estabelecendo informações entre a capacidade fotossintética da planta e os níveis de produtividade do solo, estando estes em condições irrigadas ou não (Moraes et al., 2013). Ele pode ser calculado através da divisão entre a área foliar (AF) e a área do solo amostrado (ΔS) (Oliveira et al., 2014); ou por meio da equação (1), onde 'CM' é a média do comprimento máximo das folhas (cm); 'LM' é a média da largura máxima das folhas (cm); 'NF' é o número de folhas da planta e 'NPL' é o número de plantas por metro quadrado de solo (Conceição et al., 2018); ou ainda as folhas podem ser digitalizadas através de um scanner e o cálculo do índice é realizado por meio do tratamento das imagens em um software chamado ImageJ do National Institute of Health, USA (Sousa et al., 2015).

$$IAF = \frac{0,75 \times CM \times LM \times NF \times NPL}{10.000} \quad (1)$$

Quadro 1 - Diferentes métodos de determinação da área foliar (cm²) em genótipos de feijão encontrados na literatura.

Artigo	Metodologia	Equação	Referência
Oliveira et al. (2014)	É realizada a multiplicação das medidas de largura máxima e comprimento dos folíolos (em centímetros) e o resultado multiplicado por um fator de correção.	AF= K (C*L), onde K é fator de correção. K= 0,703	Oliveira (1977)
Melo et al. (2018)	Determinação da largura de cada folíolo utilizando uma régua graduada em centímetros e aplicando os valores na equação.	AF=0,1026 x Lf ^{1,6871}	Queiroga et al. (2003)
Silva et al. (2019)	A medição da área foliar ocorre através da utilização de um equipamento de integração de área foliar (sensor de barra articulada), sendo feito um escaneamento da folha e determinando a área foliar em cm ² .	-	Equipamento (LI-3100, Li-COR, Inc., Lincoln, NE, USA)

Fonte: Autores.

A progressiva diminuição do teor de água no solo limita o processo de absorção de nutrientes pela planta e compromete o seu estado nutricional pelo desequilíbrio da relação solo-planta-atmosfera mediado pelas raízes (Pereira Filho et al., 2017a). Uma das principais alterações anatômicas das plantas em condições de seca é a redução do seu número de folhas como sinalizador da deficiência hídrica mediada pela síntese do ácido abscísico e produção de etileno, contribuindo para o seu processo de envelhecimento (Santos & Carlesso, 1998).

A diminuição do número de nós do caule também é assinalada como umas das consequências negativas do déficit hídrico em vegetais (Moraes et al., 2010). Entretanto, para uma análise mais assertiva desta variável, é necessário considerar o hábito de crescimento da cultura que está sendo estudada, pois uma vez que a planta tenha o hábito de crescimento determinando, ela terá uma limitação natural no número de nós devido os ramos laterais terminarem em inflorescência; esse comportamento difere das de hábito de crescimento indeterminado, pois estas apresentam crescimento contínuo em sucessão de nós e entrenós, produzindo os botões florais nas axilas das folhas (Silva & Costa, 2003).

Parâmetros de crescimento, como: altura da planta; comprimento das raízes; diâmetro do caule, taxa de crescimento da cultura e massa seca da parte aérea e radicular foram explorados nos trabalhos de: Aguiar et al. (2008); Galvão et al. (2019); Gomes et al. (2000); Machado Neto et al. (2006) e Vale et al. (2012). No que diz respeito a variável altura da planta: Aguiar et al. (2008) estudaram os efeitos do déficit hídrico em oito genótipos de feijão do gênero *Phaseolus* (quatro pertencentes à classe dos feijões pretos e quatro pertencentes à classe dos feijões cariocas). Os autores observaram que todos os feijões pretos tiveram percentual de redução neste parâmetro variando entre 4,6 e 17,3% e os feijões cariocas tiveram crescimento variando entre 2,3 e 33,7%. Resultados semelhantes foram encontrados nos trabalhos de Molina et al. (2001), onde as linhagens ‘FT Nobre’, ‘LP 98-11’ e ‘LP 97-13’, demonstraram crescimento em condições de déficit hídrico e nos estudos de Moraes et al. (2010) onde o genótipo ‘Levanta Hipoteca’ apresentou crescimento de 100% em relação à média esperada para os genótipos estressados. Os autores justificam esse aumento no crescimento devido ao processo de estiolamento ocorrido pelos vegetais em condições de estresse e no caso do genótipo ‘Levanta Hipoteca’ a influência do hábito de crescimento indeterminado.

Galvão et al. (2019) concluíram que o déficit hídrico moderado promoveu uma redução do crescimento, do acúmulo de matéria seca e da produtividade nas culturas analisadas em seus experimentos. Resultados semelhantes foram encontrados no trabalho de Gomes et al. (2000), onde o acúmulo de biomassa das folhas, ramos e vagens, bem como, o índice de área foliar e a taxa de crescimento da cultura sofreram reduções em função da seca. Machado Neto et al. (2006) analisaram a influência de diferentes agentes osmóticos (indutores de déficit hídrico) na germinação e no vigor de plântulas de feijão, e concluíram que

houve uma diminuição da germinação das sementes atribuída à redução de suas atividades enzimáticas.

Machado Neto & Durães (2006) observaram que a aplicação por pulverização e irrigação de diferentes concentrações de ácido salicílico não se mostrou eficaz para minimizar os efeitos do déficit hídrico. Entretanto, os genótipos selvagens analisados apresentaram respostas bioquímicas favoráveis a este tratamento e nos grupos de genótipos cultivados houve uma redução do acúmulo de matéria seca.

Para Vale et al. (2012), as variáveis de crescimento: altura da planta e comprimento das raízes são relevantes para determinação de genótipos tolerantes e sensíveis à seca. Em relação ao comprimento radicular, observa-se que, sob condições de irrigação plena, a planta mantém o desenvolvimento de suas raízes. Entretanto, com a chegada da seca, os fotoassimilados produzidos pela parte aérea da planta se direcionam para a região radicular com o objetivo de promover o crescimento das raízes em busca de perfis mais úmidos e profundos de solo (Azevedo et al., 2011).

O trabalho de Sousa e Lima (2010) demonstra esse comportamento ao avaliar a densidade do crescimento radicular do feijão carioca comum (*Phaseolus vulgaris* L.) em diferentes fases de desenvolvimento fenológico sob supressão hídrica. Os autores afirmam que o crescimento foi maior nas camadas de solo entre (10 a 20 cm) e nos estádios fenológicos correspondentes à fase vegetativa, prefloração e floração.

No estudo de Vale et al. (2012) quase todos os genótipos mantiveram o seu comprimento radicular semelhante ao do genótipo irrigado sob condições de déficit hídrico. É importante salientar que no experimento em questão o cultivo da planta foi realizado em vaso e que, uma vez que o estresse hídrico foi imposto a planta, esta deve apresentar bloqueio de suas raízes ao atingirem o fundo do recipiente, alterando a resposta em relação a essa variável (Pimentel & Perez, 2000).

Pereira Filho et al. (2017b) afirmam que o modelo matemático de regressão linear é o que melhor descreve como se comporta a variável diâmetro do caule em função da supressão da irrigação. Conforme Sousa et al. (2015) só haverá reduções expressivas nas variáveis de crescimento se o teor de água disponível no solo estiver abaixo de 50%. É a partir daí que o feijoeiro irá demandar mecanismos de escape e tolerância à seca, ou seja, à medida que a redução no conteúdo de água do solo for mais severa. De acordo com as pesquisas de Gomes et al. (2000) a taxa de crescimento da cultura é aumentada na fase reprodutiva que corresponde à formação das vagens e decresce mais rapidamente nos genótipos irrigados uma vez que boa parte dos fotoassimilados produzidos pela cultura se direcionam para a produção de grãos.

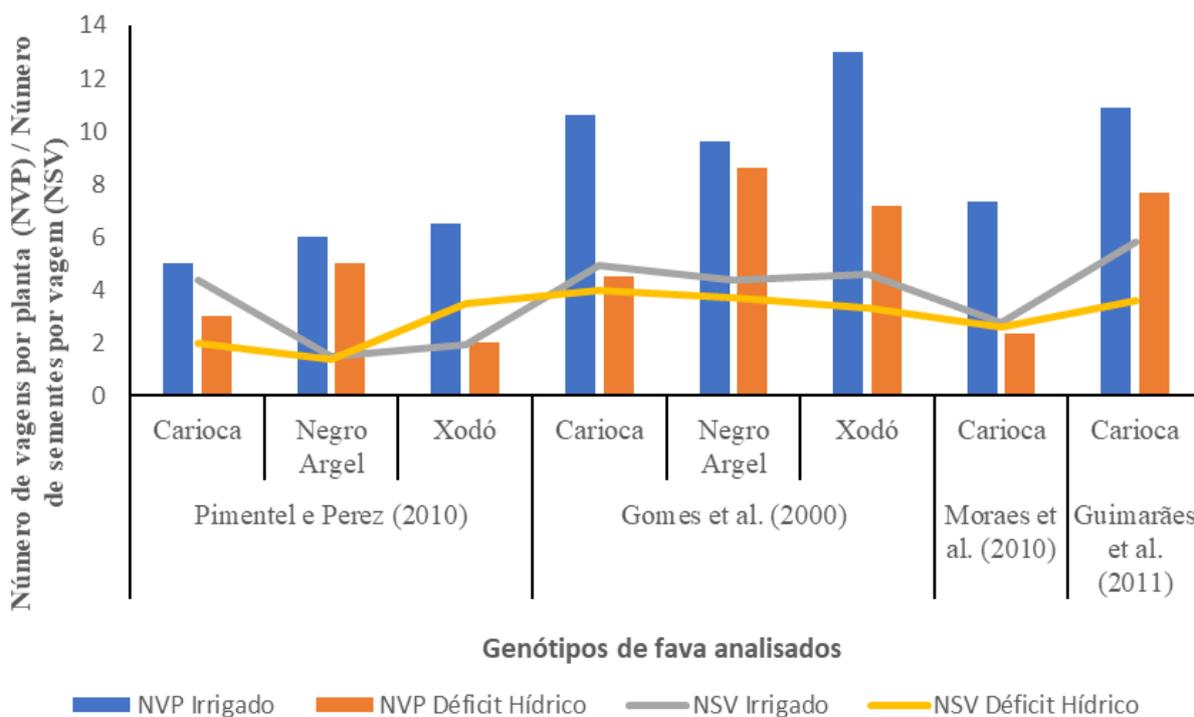
Com a imposição da seca, os estômatos presentes na célula vegetal se fecham, e por conseguinte, reduzem a condutância estomática com o objetivo de aumentar o teor de água dentro da célula e manter a sua turgescência (Oliveira et al., 2005; Sousa et al., 2015). Essa resposta fisiológica limita a fotossíntese uma vez que com os estômatos fechados não há entrada de gás carbônico (Jacinto Júnior et al., 2019). Além disso, o gás carbônico interno é responsável por manter a planta nutrida e será utilizado para a produção de fotoassimilados que serão dirigidos para a parte radicular e auxiliar no desenvolvimento das raízes (Morais et al., 2016). Diante desses fatores, a matéria seca da parte aérea tenderá a se reduzir (pelo processo de abscisão e redução da área foliar) e a matéria seca da parte radicular tende a aumentar com a promoção do desenvolvimento das raízes. Este comportamento foi observado nos estudos de Maia et al. (2013).

Os parâmetros de produtividade estão relacionados ao rendimento da cultura. São eles: número de vagens (Saucedo et al., 2006); número de sementes por vagem (Manjeru et al., 2007); peso de sementes por planta; peso de cem sementes e produção total de grãos (Sánchez-Reinoso et al., 2020; Sousa et al., 2009).

Conforme Guimarães et al. (2011) as variáveis número de vagens por planta (NVP) e número de sementes por vagem (NSV) correspondem aos parâmetros de rendimento que apresentam maior resposta sobre o déficit hídrico nas plantas. Para Conceição et al. (2017), a redução nestes dois parâmetros está relacionada ao fato da seca induzir de forma precoce a abscisão das flores e das vagens, comprometendo o rendimento final da cultura. Através dos estudos de Gomes et al. (2000); Guimarães

et al. (2011); Moraes et al. (2010) e Pimentel e Perez (2000) com os genótipos de feijão comum ‘Carioca’, ‘Negro Argel’ e ‘Xodó’, é possível estabelecer uma relação direta entre as duas variáveis supracitadas, conforme se observa na Figura 2.

Figura 2 - Relação entre as variáveis número de sementes por vagem (NSV) e número de vagens por planta (NVP) em genótipos de feijão do gênero *Phaseolus*.



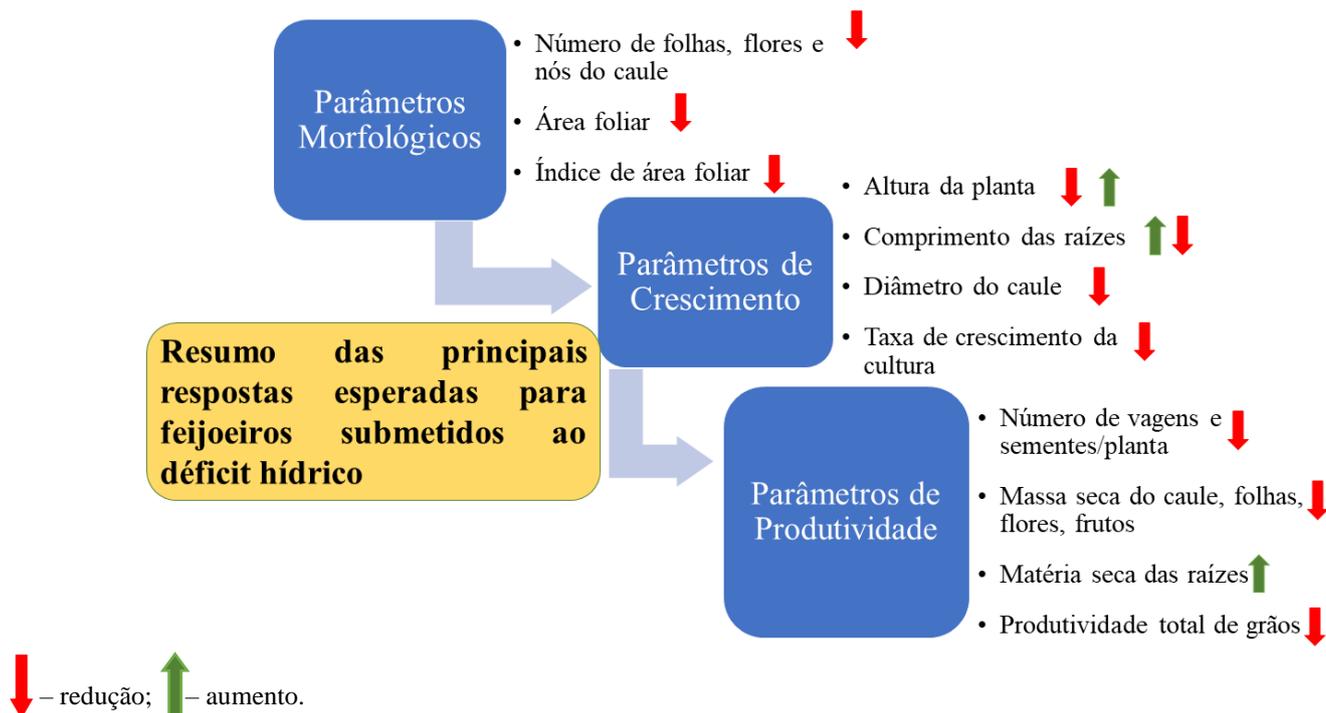
Fonte: Autores.

Também se observa a partir da Figura 1 que é possível encontrar resultados divergentes para os mesmos genótipos nestas duas variáveis. Este resultado possivelmente está atrelado às condições edafoclimáticas das regiões onde estas foram plantadas. Endres et al. (2010) contribuem para esta discussão afirmando que a escassez hídrica é danosa para a planta em qualquer etapa fenológica. Contudo, se esta tiver ocorrido na fase reprodutiva, os efeitos se tornam mais danosos e influenciarão diretamente na produção de grãos, ou seja, nos parâmetros relacionados a produtividade e rendimento da cultura.

Por esta razão, a maioria dos autores estudam os estádios fenológicos ligados a etapa reprodutiva: prefloração (R_5), floração (R_6), formação das vagens (R_7) e enchimento dos grãos (R_8), pois estes são os que demandam maior quantidade de água da cultura (Gomes et al., 2016). Ademais, os efeitos da supressão hídrica na fase de florescimento ocasionam redução da maioria das variáveis analisadas, evidenciando a suscetibilidade dos feijões quando expostos ao estresse hídrico neste estágio de desenvolvimento fenológico, como se observa no trabalho de Mendes et al. (2007).

As respostas dos feijoeiros aos principais parâmetros morfológicos de crescimento e de produção estão presentes na Figura 3.

Figura 3 - Parâmetros morfológicos de crescimento, produtividade e respostas esperadas pelos feijoeiros submetidos à seca.



Fonte: Autores.

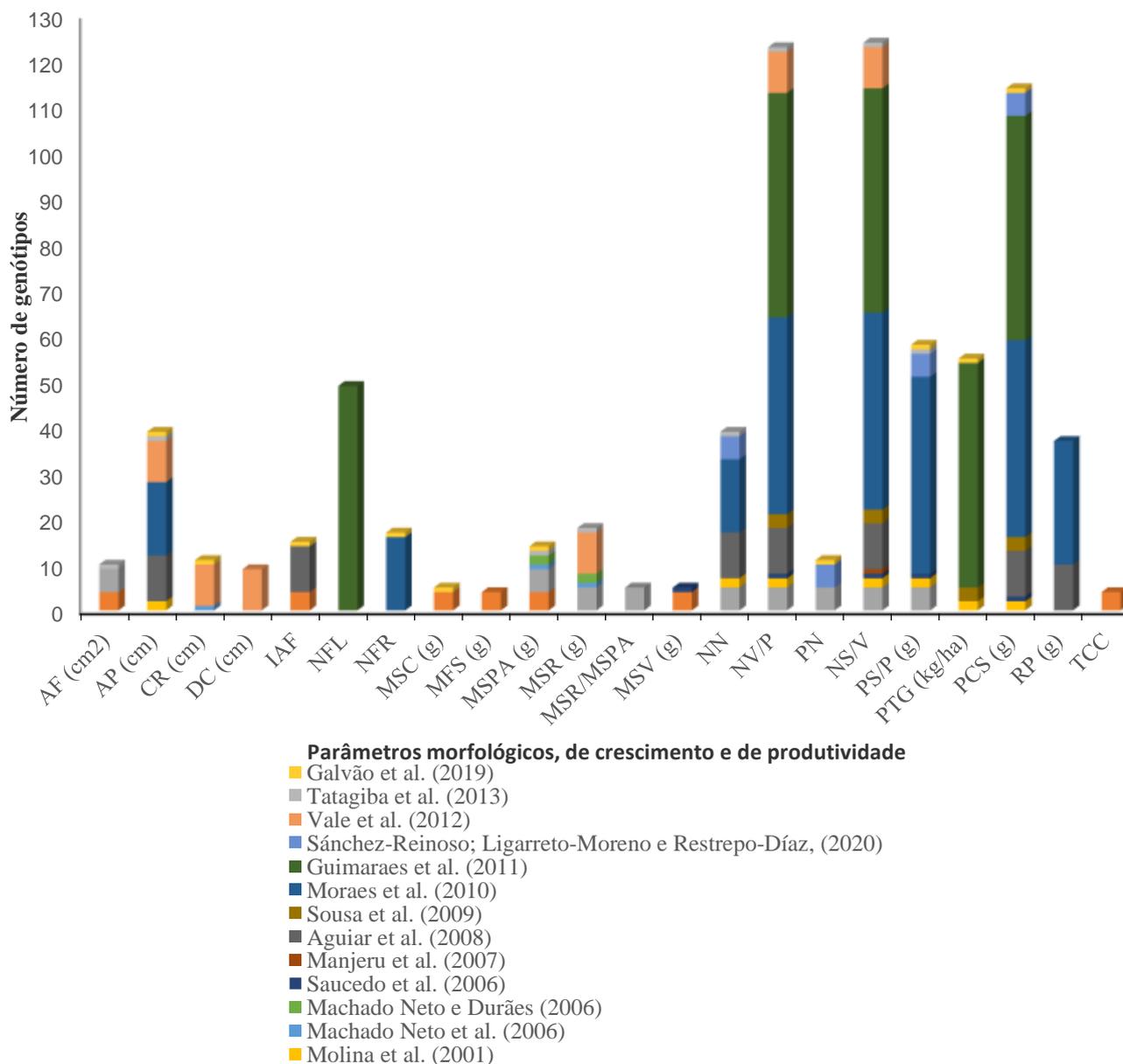
Como relatado anteriormente na discussão da literatura, os parâmetros altura da planta apresentam resultados divergentes entre os autores devido ao hábito de crescimento dos genótipos cultivados, haja vista que plantas de hábito de crescimento determinado apresentam seu crescimento limitado em relação as de hábito indeterminado. Já o comprimento das raízes pode ser limitado em função das condições experimentais, uma vez que o cultivo pode ser realizado no campo (sem comprometimento da expansão e do crescimento radicular) em relação ao cultivo estabelecido em vasos de plástico que é limitado pelo volume do recipiente.

Cerca de 120 genótipos do gênero *Phaseolus* já foram estudados sob condições de irrigação plena e/ou déficit hídrico por meio destas variáveis conforme se observa na Figura 4.

Diante dessas considerações, muitos pesquisadores tem buscado avaliar quais destes critérios são relevantes para a avaliação da tolerância ou sensibilidade de genótipos de feijão à seca. Para Vale et al. (2012), a superioridade apresentada por alguns genótipos nas variáveis: altura da planta (AP), número de vagens por planta (NVP), número de sementes por vagem (NSV) e comprimento das raízes (CR) é de extrema importância no processo de melhoramento vegetal e na escolha de genótipos tolerantes, visto que estes, apresentam maior potencial de tolerância à seca.

Pimentel e Perez (2000) não recomendam avaliações do sistema radicular, em casa de vegetação como indicador de tolerância ao estresse hídrico, pela limitação das condições experimentais, uma vez que o crescimento das raízes estará limitado às medidas de capacidade do vaso, o que não ocorre em situações de campo. Aguiar et al. (2008) ratificam as informações obtidas por Vale et al. (2012), afirmando que em seus estudos todos os parâmetros de rendimento, com exceção do peso médio de cem sementes, demonstram-se promissores na investigação de genótipos sensíveis ao déficit hídrico. Resultados semelhantes foram obtidos por Molina et al. (2001).

Figura 4 - Principais parâmetros morfológicos de crescimento e de produtividade, analisados em genótipos de feijoeiros submetidos a irrigação plena e/ou déficit hídrico.



AF - área foliar; AP - altura da planta; CR - comprimento das raízes; DC - diâmetro do caule; IAF - índice de área foliar; NFL - número de folhas; NFR - número de flores; MSC - matéria seca do caule; MFS - massa das folhas secas; MSPA - matéria seca da parte aérea; MSR - matéria seca das raízes; MSR/MSPA - relação entre a massa seca das raízes e a matéria seca da parte aérea; MSV - matéria seca das vagens; NN - número de nós; NV/P - número de vagens por planta; PN - peso dos nódulos; NS/V - número de sementes por vagem; PS/P - peso das sementes por planta; PTG - Produção total de grãos; PCS - peso de cem sementes; RP - Rendimento por planta; TCC - taxa de crescimento da cultura. Fonte: Autores.

Para Silva et al. (2007), a temperatura do ar pode ser um fator limitante do rendimento de feijão cultivado em temperaturas superiores a 30°C. Guimarães et al. (2011) afirmam que a temperatura foliar também é um parâmetro relevante no rendimento de cultivo do feijão, podendo reduzir a produtividade total de grãos em 20 kg·ha⁻¹ para cada grau de aumento na temperatura do dossel vegetativo. Para Sousa e Lima (2010), a manutenção da área foliar em genótipos submetidos a condições de sequeiro na fase reprodutiva é vantajosa, sobretudo quando ela acontece no período de enchimento dos grãos, uma vez que, se iniciado o processo de senescência nesta fase reprodutiva, a planta irá abortar as vagens de maneira mais precoce e

consequentemente prejudicar o rendimento da produção. Diante disto, essa é uma variável importante para determinação de genótipos tolerantes à seca.

Pelo exposto, torna-se relevante o plantio de genótipos adaptados em períodos de déficit hídrico, bem como, o desenvolvimento de pesquisas e tecnologias que auxiliem as plantas a tolerar períodos prolongados de estiagem, pois estes serão essenciais na manutenção da produção agrícola brasileira e mundial, em níveis que possam alimentar uma população em constante crescimento (Nascimento et al., 2011). No Quadro 2, estão catalogados os genótipos de feijão do gênero *Phaseolus* tolerantes e sensíveis ao déficit hídrico, bem como, estão mencionados os principais parâmetros morfológicos de crescimento e de produção analisados pelos autores na investigação e determinação de genótipos de feijão tolerantes e sensíveis à seca.

Quadro 2 - Genótipos de feijão do gênero *Phaseolus* tolerantes e sensíveis ao déficit hídrico e principais parâmetros analisados.

Artigo	Genótipos		Parâmetros analisados
	Tolerante	Sensível	
Aguiar et al. (2008)	IAPAR 81, LP 99-79, LP 99-85	LP 99-80, LP 99-96, LP 99-81, IPR Uirapuru, LP 99-63, LP 99-55, IAC Tybatã	AP, NN, NVP, NSV, PCS, RP, PTG
Molina et al. (2001)	IPR 88 Uirapuru, LP 97-4, LP 97-13	FT Nobre, LP 98-1, LP 98-11, LP 98-13, Carioca, LP 97-23, LP 97-28	AP, NN, NVP, NSV, PP, PTG, PCS
Guimarães et al. (2011)	BRA 130583, CIAT G 6490, FT 84-292	BRA 283983, CIAT G 6492, BRA 129721, CIAT G 6896, G 983	PTG, PCS, NVP, NSV, NP, NFR
Gomes et al. (2000)	Negro Argel	Carioca, Xodó, A 320	PTG, NVP, NSV, PCS, IAF, TCC, AF, MSC, MFS, MSV, MSPA
Moraes et al. (2010)	IN2, IN9, IN12, IN14, IN16, IN17, IN18, EL - 22, IAPAR 81	IN1, IN3, IN4, IN5, IN6, IN7, IN8, IN10, IN11, IN13, IN15, BAT 477, Cap. Precoce, Carioca, Bambuí, Pérola, Serrano, Xamego, Uirapuru, Vermelho, Brinco de Ouro	NVP, NSV, PCS, RP
Vale et al. (2012)	Pérola	IAPAR 81, IPR Juriti	AP, DC, NVP, NSV, CR, MSR

AF - área foliar; AP - altura da planta; CR - comprimento das raízes; DC - diâmetro do caule; IAF - índice de área foliar; NFR - número de flores; MSC - matéria seca do caule; MFS - massa das folhas secas; MSPA - matéria seca da parte aérea; MSR - matéria seca das raízes; MSV - matéria seca das vagens; NN - número de nós; NP - número de plantas por metro quadrado; NVP - número de vagens por planta; NS/V - número de sementes por vagem; PTG - produção total de grãos; PCS - peso de cem sementes; RP - rendimento por planta; TCC - taxa de crescimento da cultura. Fonte: Autores.

Observa-se a partir do Quadro 2 que há divergências em relação a determinação de tolerância ou sensibilidade para os genótipos IAPAR 81, pois ele é tolerante em Moraes et al. (2010) e sensível em Vale et al. (2012), enquanto o genótipo Pérola é tolerante em Vale et al. (2012) e sensível em Moraes et al. (2010). Isso demonstra a importância de haver mais pesquisas para determinação de genótipos tolerantes, não se pautando apenas nos parâmetros morfológicos de crescimento e de produção, mas também correlacionando-os com outros fatores ligados as respostas diferenciais de plantas à seca como as alterações mediadas por questões fisiológicas, bioquímicas e/ou moleculares ou das condições edafoclimáticas da área de cultivo.

3.2 Produção de metabólitos secundários em feijoeiros do gênero *Phaseolus* submetidos à seca

As plantas, quando submetidas a estresses ambientais, aumentam a produção de substâncias que não estão diretamente associadas aos seus processos vitais, como os metabólitos secundários. Esses compostos são capazes de estabelecer uma interface química entre o vegetal e os fatores ambientais as quais está inserido. Diante disto, em condições de seca, os vegetais aumentam a produção de todos os metabólitos (Sousa & Sousa, 2017).

Cabe salientar que a produção destes compostos depende do grau de estresse imposto e do período em que este ocorre, uma vez que, prologando-se o estresse, a planta cada vez mais entra em estado de senescência diminuindo a produção de tais substâncias. Os metabólitos secundários estão associados a defesa do organismo, seja pela exposição a um estresse biótico

(vírus, bactérias, fungos, insetos e até mesmo ao ataque de outras plantas) e/ou pela ação de um fator abiótico como: excesso ou escassez de água, iluminação, salinidade, radiação e atmosfera gasosa (Bianchi et al., 2016; Sousa & Sousa, 2017).

Para tentar driblar o estresse, a planta mobiliza todo o seu maquinário bioquímico e molecular na produção de substâncias antioxidantes (como as enzimas catalase, superóxido dismutase e arcobato peroxidase) e de solutos osmoprotetores como a prolina e a glutatona (capazes de agirem contra as espécies reativas de oxigênio (EROs) e removerem parte dos radicais livres, responsáveis pela morte celular). Todos esses mecanismos de detecção, percepção, transdução de sinais e controle transcricional são modulados a partir da atividade gênica (Munné-Bosch et al., 2013; Lisar et al., 2012).

De acordo com Sousa e Sousa (2017), os principais grupos de metabólitos secundários se diferenciam quimicamente em três grupos a saber: os compostos fenólicos, os triterpenos e os compostos nitrogenados. Para Quiroz-Sodi et al. (2018), os feijões da espécie *Phaseolus vulgaris* L. e *Phaseolus coccineus* L. apresentam como metabólitos secundários pigmentos fenólicos (flavonoides, antocianinas e taninos), lectinas, inibidores de tripsina, amilase e ácidos fenólicos que são encontrados mais frequentemente nos órgãos reprodutivos.

Para Ramabulana et al. (2015), os feijões da espécie *Phaseolus vulgaris* L. apresentam altos níveis de quercetina e flavonoides que atuam principalmente como substâncias antioxidantes promovendo a redução dos efeitos deletérios dos radicais livres. No estudo em questão, genótipos de feijão comum foram expostos a diferentes níveis de radiação gama e apresentaram a produção de diferentes metabólitos secundários como os biomarcadores, a saber: flavonoides, ácidos hidroxicinâmicos, triterpenoides e uma nova molécula de chalcona (phloretin-3',5'-di-C- β -glycopyranosyl), que pertencem ao grupo dos compostos polifenólicos.

De acordo com Ganesan e Xu (2017), vários estudos realizados com animais têm relatado que os polifenóis extraídos dos feijões do gênero *Phaseolus* apresentam propriedades antioxidantes e diversas atividades biológicas, tais como, antidiabética, antiobesidade, anti-inflamatória, antimicrobiana, anticâncer, hepatoprotetora, cardioprotetora, nefroprotetora e osteoprotetora.

Conforme Ramakrishna e Ravishankar (2011), o déficit hídrico influencia na produção de flavonoides e ácidos fenólicos, bem como, nas quantidades relativas aos teores de clorofila a, b e carotenoides. Os teores de saponinas tendem a decrescer à medida que o estresse se prolonga no vegetal. Há um aumento na concentração de antocianinas nos tecidos vegetais de plantas estressadas e este aumento está relacionado a tolerância que a planta apresenta à seca. Wink (2013), ao estudar a evolução dos metabólitos secundários em leguminosas da família Fabaceae, na qual os feijoeiros do gênero *Phaseolus* estão inclusos, estabelece uma relação entre os metabólitos encontrados neste gênero e suas respectivas atividades farmacológicas e toxicológicas.

Do ponto de vista bioquímico, a adaptação mais conhecida que as plantas têm utilizado para diminuir os efeitos do estresse hídrico é a manutenção da turgidez celular através do ajuste osmótico, realizado pelo acúmulo de solutos inorgânicos ou orgânicos (Silva et al., 2019). Em algumas cultivares sob estresse hídrico, são observadas mudanças rápidas e significativas nos níveis de prolina, favorecendo o ajuste osmótico (Costa et al., 2011). Em outras, a prolina não se acumula ou apenas aumenta após vários dias da imposição do déficit hídrico (Shui et al., 2013; Singh & Raja Reddy, 2011). Essa resposta tardia pode estar ligada à proteção do aparato fotossintético (Goufo et al., 2017), uma vez que a prolina atua como precursor na redução do NADPH do glutamato, evitando a geração de oxigênio singlete (Cecchini et al., 2011).

Como consequência do processo metabólico e em resposta a diferentes tipos de estresse, as plantas apresentam como característica comum a produção de EROs em suas células e tecidos. Essas substâncias são formas de oxigênio altamente reativas que possuem pelo menos um elétron não pareado em seus orbitais. Elas possuem a capacidade de reduzir a fotossíntese e a transpiração; acelerar o processo de senescência, provocar o extravasamento dos eletrólitos e induzir mutações

genéticas nos vegetais (Ayan et al., 2014; Taiz et al., 2017). Embora as EROs tenham vários aspectos negativos, o que pode ser destacado de maneira positiva é que estes induzem também os processos de aclimação pela ativação das rotas de transdução de sinal. Essas, por sua vez, têm a capacidade de reduzir a produção de EROs, neutralizando os efeitos negativos do estresse (Taiz et al., 2017).

Conforme Lima et al., (2019), em se tratando da expressão gênica, os genótipos tolerantes e sensíveis à escassez hídrica apresentam divergências qualitativas e quantitativas. Isso demonstra que uma grande diversidade de genes e rotas bioquímicas estão associadas a tolerância à seca e os níveis de expressão gênica, em resposta ao déficit hídrico, se alteram continuamente. Estes codificam a produção de uma série de proteínas que atuam na síntese de compostos osmoprotetores, como as aquaporinas; protetoras de estruturas celulares, como a parede celular e da estabilidade de membranas e de macromoléculas; proteínas do tipo LEA (late-embryogenesis abundant) e reguladoras da biossíntese do ácido abscísico; além das cinases, dos fatores transcricionais e das fosfolipases C.

Ayan et al. (2014) afirmam que do ponto de vista molecular, muitos genes induzem a formação de substâncias que participam da proteção das estruturas celulares do efeito da perda de água. Dentro deste conjunto, estão os genes LEA, sendo identificados primeiramente como proteínas que se expressam na fase de maturação das sementes. Sua presença em tecidos vegetativos se restringe a situações de estresse osmótico, visto que estas apresentam caráter hidrofílico e podem variar a sua estrutura quando submetidas a altas temperaturas.

Essas propriedades estruturais são consistentes com seu papel de retenção de água, em conjunto com sua alta concentração intracelular e padrões de expressão, de maneira que podemos perceber a sua função protetora de estruturas celulares específicas, com redução dos efeitos do estresse, ajudando na manutenção dos requerimentos mínimos de água dentro da célula. O estudo destes mecanismos, juntamente com a genética molecular, tem sido utilizado para identificar genes relevantes na determinação das características de resistência e tolerância à seca. As pesquisas que envolvem tais genes têm se tornado cada vez mais importantes, tendo em vista o progressivo advento das mudanças climáticas e pelo fato da escassez hídrica ser um fenômeno cada vez mais presente em todo o mundo (Lima et al., 2019).

4. Conclusão

Muitas variáveis são analisadas para determinação da tolerância ou sensibilidade de um genótipo à supressão hídrica, e as mais recorrentes pelos autores têm sido aquelas ligadas aos parâmetros morfológicos e de produtividade, a saber: altura da planta, número de folhas, número de nós, número de vagens por planta, número de sementes por vagem, peso de sementes por planta, produção total dos grãos, peso de cem sementes e rendimento por planta; sobretudo, quando o déficit é aplicado nos estádios de crescimento fenológico de floração e de frutificação, uma vez que nestes estágios a demanda hídrica é mais necessária. Os feijoeiros aumentam a produção de metabólitos secundários como: a quercetina; os compostos fenólicos (flavonoides, ácidos fenólicos e taninos); antocianinas e clorofila a, b e carotenoides. Fabricam compostos osmoprotetores como a prolina e a glutatona, e enzimas antioxidantes (catalase, superóxido dismutase e ascorbato peroxidase).

Pesquisas que avaliem as respostas diferenciais de plantas à seca são relevantes para a sociedade, pois permitem que se possa selecionar para o cultivo, em períodos de seca, apenas dos genótipos que forem tolerantes. Dessa forma, trabalhos futuros em condições experimentais de campo ou em casa de vegetação devem correlacionar os parâmetros morfofisiológicos e bioquímicos com a produção de metabólitos secundários de feijoeiros, com a finalidade de elucidar os mecanismos de adaptação dessas plantas à seca, bem como, identificar as possíveis rotas metabólicas associadas a estes processos e contribuir de forma efetiva para o melhoramento genético dessas culturas.

Referências

- Aguiar, R. S. de; Moda-Cirino, V., Faria, R. T., & Vidal, L. H. I. (2008). Avaliação de linhagens promissoras de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) tolerantes ao déficit hídrico. *Semina: Ciências Agrárias*, 29(1), 1–14. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2008v29n1p1>.
- Anjum, S. A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological, and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026–2032. <https://doi.org/10.5897/AJAR10.027>.
- Ayan, L. R., González, L. M., Guerrero, Y. R., Rodríguez, J. D., & Vázquez, M. N. (2014). Aspectos fisiológicos, bioquímicos y expresión de genes en condiciones de déficit hídrico. Influencia en el proceso de germinación. *Cultivos Tropicales*, 35(3), 24–35. <http://ediciones.inca.edu.cu>.
- Azevedo, B. M. de; Fernandes, C. N. V., Pinheiro, J. A., Braga, E. S., Campêlo, A. R., Viana, T. V. de A., Camboim Neto, L. de F., & Marinho, A. B. (2011). Efeitos das lâminas de irrigação na cultura do feijão *Vigna* de cor preta. *Agropecuária Técnica*, 32(1), 152–159.
- Bianchi, L., Germino, G. H., & Silva, M. de A. (2016). Adaptação das plantas ao déficit hídrico. *Acta Iguazu*, 5(4), 15–32.
- Cecchini, N. M.; Monteoliva, M. I., & Alvarez, M. E. (2011). Proline dehydrogenase is a positive regulator of cell death in different kingdoms. *Plant Signaling & Behavior*, 6(8), 1195–1197. <https://doi.org/10.1104/pp.110.16716>.
- Coelho, J. D. (2021). Feijão: produção e mercados. *Caderno Setorial ETENE*, 6(197), 1–9.
- Conceição, C. G. da; Parizi, A. R. C., Gomes, A. C. dos S., Bitencourt, G. B. de, & Conceição, J. A. da. (2017). Influência de lâminas de irrigação sobre a produção do feijão comum conduzido na 2ª safra. *Revista Brasileira de Agricultura Irrigada*, 11(6), 1876–1883. <https://doi.org/10.7127/rbai.v11n600645>.
- Conceição, C. G. da; Robaina, A. D., Peiter, M. X., Parizi, A. R. C., & Conceição, J. A. da. (2018). Desenvolvimento vegetativo do feijoeiro irrigado com diferentes lâminas. *Revista Brasileira de Agricultura Irrigada*, 12(2), 2406–2417. <https://doi.org/10.7127/rbai.v12n200676>.
- Correia, K. G. & Nogueira, R. J. M. C. (2004). Avaliação do crescimento do amendoim (*Arachis hypogaea* L.) submetido a déficit hídrico. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, 4(2), 1–7.
- Costa, R. C. L. da; Lobato, A. K. da S., da Silveira, J. A. G., & Laughinghouse IV, H. D. (2011). ABA-mediated proline synthesis in cowpea leaves exposed to water deficiency and rehydration. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 35(3), 309–317. <https://doi.org/10.3906/tar-0911-409>.
- Endres, L., Souza, J. L. de; Teodoro, I., Marroquim, P. M. G.; Santos, C. M. dos; & Brito, J. E. D. de. (2010). Gas exchange alteration caused by water deficit during the bean reproductive stage. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 14(1), 11–16.
- Galvão, Í. M., Santos, O. F. dos; Souza, M. L. C. de; Guimarães, J. de J., Kühn, I. E., & Broetto, F. (2019). Biostimulants action in common bean crop submitted to water deficit. *Agricultural Water Management*, 225(May), 105762. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.105762>.
- Ganesan, K., & Xu, B. (2017). Polyphenol-rich dry common beans (*Phaseolus vulgaris* L) and their health benefits. *International Journal of Molecular Sciences*, 18(2331), 1–26. <https://doi.org/10.3390/ijms18112331>.
- Gomes, A. A., Araújo, A. P., Rossiello, R. O. P., & Pimentel, C. (2000). Acumulação de biomassa, características fisiológicas e rendimento de grãos em cultivares de feijoeiro irrigado e sob sequeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35(10), 1927–1937. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x200001000003>
- Gomes, G. R., Moritz, A., Freiria, G. H., Furlan, F. F., & Takahashi, L. S. A. (2016). Yield performance of bushing snap bean genotypes in two environments. *Scientia Agropecuaria*, 07(02), 85–92. <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2016.02.01>
- Gondim, T. M. de S., Cavalcante, L. F., & Beltrão, N. E. de M. (2010). Aquecimento Global: salinidade e consequências no comportamento vegetal. *Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas - RBOF*, 14(1), 37–54.
- Goufo, P., Moutinho-Pereira, J. M., Jorge, T. F., Correia, C. M., Oliveira, M. R., Rosa, E. A. S., António, C., & Trindade, H. (2017). Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) metabolomics: Osmoprotection as a physiological strategy for drought stress resistance and improved yield. *Frontiers in Plant Science*, 8(April). <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00586>
- Guimarães, C. M.; Stone, L. F.; Peloso, M. J. del; & Oliveira, J. P. de; (2011). Genótipos de feijoeiro comum sob deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 15(7), 649–656. <https://doi.org/10.1590/s1415-43662011000700001>
- Hatfield, J. L., Boote, K. J., Kimball, B. A., Ziska, L. H., Izaurralde, R. C., Thomson, A. M., & Wolfe, D. (2011). Impacts on Agriculture: Implications for Crop Production. *Agronomy Journal*, 103(2), 351–370.
- Hinojosa, L., González, J. A., Barrios-Masias, F. H., Fuentes, F., & Murphy, K. M. (2018). Quinoa abiotic stress responses: A review. *Plants*, 7(4), 1–32. <https://doi.org/10.3390/plants7040106>
- Jacinto Júnior, S. G.; Moraes, J. G. L., da Silva, F. D. B., Silva, B. D. N., de Sousa, G. G., de Oliveira, L. L. B., & Mesquita, R. O. (2019). Physiological responses of fava genotypes (*Phaseolus lunatus* L.) submitted to water stress cultivated in the state of Ceará. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 34(3), 413–422. <https://doi.org/10.1590/0102-7786343047>.
- Lima, E. N., dos Silva, M. L. S., de Abreu, C. E. B., Mesquita, R. O., Lobo, M. D. P., Monteiro-Moreira, A. C. O., Gomes-Filho, E., & de Bertini, C. H. C. M. (2019). Differential proteomics in contrasting cowpea genotypes submitted to different water regimes. *Genetics and Molecular Research*, 18(4), 1–17. <https://doi.org/10.4238/gmr18396>.
- Lisar, S. Y. S., Motafakkerzad, R. M. M. & Rahm, I. M. M. (2012). Water stress in plants: causes, effects and responses. *Water Stress, June 2014*. <https://doi.org/10.5772/39363>

- Luna-Flores, W., Estrada-Medina, H., Morales-Maldonado, E. & Álvarez-Rivera, O. (2015). Estrés por déficit hídrico en plantas: una revisión. *Chilean Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 30(3), 61–69.
- Machado Neto, N. B., Custódio, C. C., Costa, P. R., & Doná, F. L. (2006). Deficiência hídrica induzida por diferentes agentes osmóticos na germinação e vigor de sementes de feijão. *Revista Brasileira de Sementes*, 28(1), 142–148. <https://doi.org/10.1590/S0101-31222006000100020>
- Machado Neto, N. B., & Durães, M. A. B. (2006). Physiological and biochemical response of common bean varieties treated with salicylic acid under water stress. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 6(4), 269–277. <https://doi.org/10.12702/1984-7033.v06n04a03>
- Maia, A. J., Pereira, P. S., Rocha, D. G. da F., Távora, F. J. F., & Barros, L. M. (2013). Efeito do estresse hídrico no crescimento de plantas de feijão de corda. *Enciclopédia Biosfera, Centro Científico Conhecer*, 9(17), 876–886.
- Manjeru, P., Madanzi, T., Makeredza, B., Nciizah, A., & Sithole, M. (2007). Effects of water stress at different growth stages on components and grain yield of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *African Crop Science Conference Proceedings*, 8(October), 299–303. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2500.5924>
- Martinez, C. A., Oliveira, E. A. D. de; Mello, T. R. P., & Alzate-Marin, A. L. (2015). Respostas das plantas ao incremento atmosférico de dióxido de carbono e da temperatura. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 8 (Número especial VI SMUD), 635–650. <https://doi.org/10.5935/1984-2295.20150020>
- Melo, A. S. de; Silva, A. R. F. da; Dutra, A. F., Dutra, W. F., Sá, F. V. da S., & Rocha, M. de M. (2018). Crescimento e pigmentos cloroplastídicos de genótipos de feijão *Vigna* sob déficit hídrico. *Revista Brasileira de Agricultura Irrigada*, 12(3), 2579–2591. <https://doi.org/10.7127/rbai.v12n300698>
- Mendes, R. M. de S., Távora, F. J. A. F., Pitombeira, J. B., & Nogueira, R. J. C. (2007). Relações fonte-dreno em feijão-de-corda submetido à deficiência hídrica. *Revista Ciência Agronômica*, 38(1), 95–103.
- Molina, J. C., Moda-Cirino, V., Fonseca Júnior, N. da S., Faria, R. T. de; & Destro, D. (2001). Response of common bean cultivars and lines to water stress. *Cropp Breeding and Applied Biotechnology*, 1(4), 363–372. <https://doi.org/10.13082/1984-7033.v01n04a05>
- Moraes, L. de; Santos, R. K., Zeiger, W. T., & Krupek, R. A. (2013). Avaliação da área foliar a partir de medidas lineares simples de cinco espécies vegetais sob diferentes condições de luminosidade. *Revista Brasileira de Biociências*, 11(4), 381–387.
- Moraes, W. B., Martins Filho, S., Garcia, G. de O., Caetano, S. de P., & Moraes, W. B. (2010). Seleção de genótipos de feijoeiro à seca. *Idesia*, 28(2), 53–59.
- Morais, W. A., Soares, F. A. L., Cunha, F. N., Silva, N. F. da; Vidal, V. M., & Teixeira, M. B. (2016). Sistema radicular, teores de água e distribuição de fotoassimilados no feijoeiro submetidos a variações de adubação e irrigação. *Revista Brasileira de Agricultura Irrigada*, 10(2), 533–543. <https://doi.org/10.7127/rbai.v10n200391>
- Munné-Bosch, S., Queval, G., & Foyer, C. H. (2013). The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance. *Plant Physiology*, 161(1), 5–19. <https://doi.org/10.1104/pp.112.205690>
- Nascimento, S. P. do; Bastos, E. A.; Araújo, E. C. E.; Freire Filho, F. R. & Silva, E. M. da. (2011). Tolerância ao déficit hídrico em genótipos de feijão-caupi. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 15(8), 853–860.
- Oliveira, A. D. de; Fernandes, E. J. & Rodrigues, T. de J. D. (2005). Condutância estomática como indicador de estresse hídrico em feijão. *Engenharia Agrícola*, 25(1), 86–95.
- Oliveira, A. E. de S., Simeão, M., Mousinho, F. E. P., & Gomes, R. L. F. (2014). Desenvolvimento do feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) sob déficit hídrico cultivado em ambiente protegido. *Holos*, 1, 143. <https://doi.org/10.15628/holos.2014.1867>
- Oliveira, J. P. de; (1977). Método não destrutivo para determinação da área foliar do feijoeiro caupí, *Vigna sinensis* (L) savi, cultivado em casa de vegetação. *Revista Ciência Agronômica*, 7(1–2), 53–57.
- Pellegrino, G. Q., Assad, E. D., & Marin, F. R. (2007). Mudanças climáticas globais e a agricultura no Brasil. *Revista Multiciência*, 8, 139–162.
- Pereira Filho, J. V., Bezerra, F. M. L., Silva, T. C. da; & Pereira, C. C. M. de S. (2017a). Crescimento vegetativo do feijão-caupi cultivado sob salinidade e déficit hídrico. *Revista Brasileira de Agricultura Irrigada*, 11(8), 2217–2228. <https://doi.org/10.7127/rbai.v11n800718>
- Pereira Filho, J. V., Bezerra, F. M. L., Silva, T. C. da; Pereira, C. C. M. de S., & Chagas, K. L. (2017b). Alteração química do solo cultivado com feijão caupi sob salinidade e dois regimes hídricos. *Revista Brasileira de Agricultura Irrigada*, 11(8), 2206–2216. <https://doi.org/10.7127/rbai.v11n800717>.
- Pereira, K., Lima, M. A. de, & Souza, G. O. de. (2021). Plantas nativas da região amazônica: uma revisão integrativa acerca da sua aplicação na fitoterapia. *Research, Society and Development*, 10(14), e313101422333. <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i14.22333>
- Pimentel, C., & Perez, J. de la C. (2000). Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35(1), 31–39. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2000000100005>
- Queiroga, J. L., Romano, E. D. U.; Souza, J. R. P. & Miglioranza, É. (2003). Estimativa da área foliar do feijão-vagem (*Phaseolus vulgaris* L.) por meio da largura máxima do folíolo central. *Horticultura Brasileira*, 21(1), 64–68.
- Quiroz-Sodi, M., Mendoza-Díaz, S., Hernández-Sandoval, L., & Carrillo-Angeles, I. (2018). Characterization of the secondary metabolites in the seeds of nine native bean varieties (*Phaseolus vulgaris* and *P. coccineus*) from Querétaro, Mexico. *Botanical Sciences*, 96(4), 650–661. <https://doi.org/10.17129/botsci.1930>
- Ramabulana, T., Mavunda, R. D., Steenkamp, P. A., Piater, L. A., Dubery, I. A., & Madala, N. E. (2015). Secondary metabolite perturbations in *Phaseolus vulgaris* leaves due to gamma radiation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 97, 287–295. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.10.018>
- Ramakrishna, A., & Ravishankar, G. A. (2011). Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 6(11), 1720–1731. <https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17613>

- Sánchez-Reinoso, A. D., Ligarreto-Moreno, G. A., & Restrepo-Díaz, H. (2020). Evaluation of drought indices to identify tolerant genotypes in common bean bush (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Integrative Agriculture*, 19(1), 99–107. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(19\)62620-1](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62620-1)
- Santos, R. F., & Carlesso, R. (1998). Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 2(3), 287–294.
- Saucedo, M. C. C., Téllez, L. C., Hernández, V. A. G., Alvarado, A. D., Varela, A. S., & Santos, G. G. de los. (2006). Respuestas fisiológicas, rendimiento y calidad de semilla en frijol sometido a estrés hídrico. *Interciencia*, 31(6), 461–466.
- Shui, X. R., Chen, Z. W., & Li, J. X. (2013). MicroRNA prediction and its function in regulating drought-related genes in cowpea. *Plant Science*, 210, 25–35. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.05.002>
- Silva, B. do N., Paula, S. de O., Oliveira, J. V. de; Silva, J. de S., Magalhães, C. H. C. de; Gomes-Filho, E., & Mesquita, R. O. (2019). Traditional varieties of caupi submitted to water deficit: physiological and biochemical aspects. *Journal of Agricultural Science*, 11(6), 424–436. <https://doi.org/10.5539/jas.v11n6p424>
- Silva, H. T. da; & Costa, A. O. (2003). *Caracterização botânica de espécies silvestres do gênero Phaseolus lunatus* (Leguminosae) 21ª ed. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária: Santo Antônio de Goiás - GO. Disponível em: https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/CNPAP/21629/1/doc_156.pdf. Acesso em 23 set. 2022.
- Silva, J. C. da; Heldwein, A. B., Martins, F. B., Streck, N. A., & Guse, F. I. (2007). Risco de estresse térmico para o feijoeiro em Santa Maria, RS. *Ciência Rural*, 37(3), 643–648. <https://doi.org/10.1590/s0103-84782007000300007>
- Singh, S. K., & Raja Reddy, K. (2011). Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.) under drought. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 105(1), 40–50. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2011.07.001>
- Sobrinho, O. P. L., Silva, G. S. da, Santos, L. N. S. dos, Castro Júnior, W. L., Pereira, Á. I. S., Teixeira, M. B., Gomes, L. F., Reis, M. N. O., & Soares, J. A. B. (2020). Técnicas de dendrometria no manejo da irrigação: uma revisão integrativa. *Research, Society and Development*, 9(8), e343984837. <https://doi.org/10.33448/rsd-v9i8.4837>
- Sousa, C. C. M. de; Pedrosa, E. M. R.; Rolim, M. M.; Oliveira Filho, R. A. de, Souza, M. A. L. M. de; & Pereira Filho, J. V. (2015). Crescimento e respostas enzimáticas do feijoeiro caupi sob estresse hídrico e nematoide de galhas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 19(2), 113–118. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v19n2p113-118>
- Sousa, M. A. de; Lima, M. D. B., Silva, M. V. V. da, & Andrade, J. W. de S. (2009). Estresse hídrico e profundidade de incorporação do adubo afetando os componentes de rendimento do feijoeiro. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 39(2), 175–182.
- Sousa, M. A. de; & Lima, M. D. B. (2010). Influência da supressão da irrigação em estádios de desenvolvimento do feijoeiro cv. Carioca comum. *Bioscience Journal*, 26(4), 550–557.
- Sousa, R., & Sousa, J. (2017). Metabólicos secundários associados a estresse hídrico e suas funções nos tecidos vegetais. *Revista Brasileira de Gestão Ambiental*, 11(1), 1–8.
- Taiz, L., Zeigler, E., Mollé, I. & Murphy, A. (2017). *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. (6ed.). Artmed: Porto Alegre - RS.
- Tatagiba, S. D., Nascimento, K. J. T., Moraes, G. A. B. K., & Peloso, A. de F. (2013). Crescimento e rendimento produtivo do feijoeiro submetido à restrição hídrica. *Engenharia da Agricultura*, 21(5), 465–475. <https://doi.org/10.15421/021229>
- Vale, N. M. do.; Barili, L. D., Rozzeto, D. S., Coimbra, J. L. M., Guidolin, A. F., & Köop, M. M. (2012). Avaliação para tolerância ao estresse hídrico em feijão. *Biotemas*, 25(3), 135–144. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2012v25n3p135>
- Wink, M. (2013). Evolution of secondary metabolites in legumes (Fabaceae). *South African Journal of Botany*, 89, 164–175. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.06.006>