

Metabólicos secundários associados a estresse hídrico e suas funções nos tecidos vegetais

Secondary metabolics associated with water stress and its functions on vegetable tissues

Rodrigo Ferreira de Sousa e Joama Alves de Sousa

RESUMO - As plantas tem papel essencial nas nossas vidas, sendo úteis de varias maneiras desde fonte de alimento e combustível ate o oxigênio que respiramos. Graças a engenharia genética e outros tipos de tecnologia moderna, as plantas hoje podem ser transformadas, por exemplo, resistentes ás doenças, tolerante a solos ricos em sais, resistentes á seca. O estudo da sua fisiologia possibilita o entendimento de reações a atividades metabólicas que proporcionam o manejo e o cultivo de populações de plantas selvagens ou nativas de forma mais adequada. O presente trabalho tem como objetivo realizar um levantamento bibliográfico atual sobre a associação entre metabólitos secundários e estresse hídrico e suas interferências nos tecidos vegetais. O metabolismo das plantas varia de acordo com sua fisiologia, e pode ser dividido em metabolismo primário e secundário. Os metabólitos primários são frequentemente citados como compostos diretamente ligados à sobrevivência da planta Os metabólitos secundários representam uma interface química entre as plantas e o ambiente em que a mesma está inserida. De modo geral o estresse hídrico aumenta os níveis de todos os metabólitos, especialmente dos flavonoides. Em vários casos o déficit hídrico tem contribuído ativamente para o acúmulo de compostos ativos em plantas medicinais e aromáticas. O efeito da seca na concentração de metabólitos secundários nos tecidos vegetais é muitas vezes, dependente do grau de estresse e do período em que ocorre, sendo que efeitos em curto prazo parecem levar a um aumento da produção desses metabólitos, enquanto em longo prazo é observado um efeito oposto.

Palavras-chave: deficiência hídrica, metabolismo das plantas, acúmulo de compostos ativos,

ABSTRACT - Plants have an essential role in our lives, being useful in various ways from food source and fuel to the oxygen we breathe. Thanks to genetic engineering and other types of modern technology, plants today can be transformed, for example, disease resistant, tolerant to salt-rich, dry-resistant soils. The study of their physiology allows the understanding of reactions to metabolic activities that provide the management and cultivation of wild or native plant populations in a more adequate way. The present work aims to carry out a current bibliographic survey on the association between secondary metabolites and water stress and their interference in plant tissues. The metabolism of plants varies according to their physiology, and can be divided into primary and secondary metabolism. Primary metabolites are often cited as compounds directly linked to plant survival. Secondary metabolites represent a chemical interface between the plants and the environment in which they are inserted. In general, water stress increases the levels of all metabolites, especially flavonoids. In several cases the water deficit has actively contributed to the accumulation of active compounds in medicinal and aromatic plants. The effect of drought on the concentration of secondary metabolites in plant tissues is often dependent on the degree of stress and the period in which it occurs, and short-term effects seem to lead to an increase in the production of these metabolites, while in the long term it is observed An opposite effect.

*Autor para correspondência

Recebido para publicação em 22/06/2017; aprovado em 28/07/2017.

¹ Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais) da Universidade Federal da Paraíba, rodrigofsousa72@yahoo.com.br

² Graduanda em agronomia pela Universidade Federal de Campina Grande, Pombal; joama_asousa@hotmail.com.

Keywords: Deficiency, plant metabolism, accumulation of active compounds

INTRODUÇÃO

As plantas têm papel essencial nas nossas vidas, pois são úteis de muitas maneiras, como fonte de alimento, fibras, madeira para construção civil, naval, rural, combustível (lenha e carvão), celulose, temperos, remédios, além do oxigênio que respiramos. Os vegetais também estão relacionados com o bem estar, adornando jardins, parques e áreas silvestres (ALLEN, 2012; ROCHA et al., 2015). Do ponto de vista ecológico é indiscutível a importância dos vegetais na base da cadeia alimentar do nosso planeta. Os mesmos são conhecidos como “produtores”, servindo de alimento para os consumidores primários e também se destacando como a principal fonte de alimento para a humanidade (BEGON, et al., 2007).

O estudo das plantas já é realizado há milhares de anos, mas somente se tornou diversificado e especializado durante o século 20. Hoje em dia a biologia vegetal é uma disciplina científica essencial no meio acadêmico e com muitas subdivisões, entre elas a fisiologia vegetal, que estuda a resposta das plantas em relação ao ambiente (MARENCO, et al., 2006).

Graças à engenharia genética e outros tipos de tecnologia moderna, estamos atualmente no período mais estimulante da história da botânica. Hoje em dia as plantas podem ser transformadas, por exemplo, de modo que se tornem resistentes às doenças, destruam pragas, produzam vacinas, fabriquem plástico biodegradável, tolerem solos ricos em sais, resistentes à seca, ao congelamento e contenham teores mais elevados de vitaminas e sais minerais nos alimentos (RAVEN, 2014).

A fisiologia vegetal é o ramo da botânica que trata dos fenômenos vitais que ocorrem nas plantas, ou seja, como funcionam os vegetais. Mais especificamente, ela estuda os processos e funções do vegetal, bem como as respostas das plantas às variações do meio ambiente (solo, seca, alagamento, luminosidade, entre outros). O estudo da fisiologia possibilita o entendimento de reações a atividades metabólicas que proporcionam o manejo e o cultivo populações de plantas selvagens ou nativas de forma mais adequada (SCALON et al., 2011).

Diante do exposto, o presente trabalho tem como objetivo realizar um levantamento bibliográfico atual sobre a associação entre metabólitos secundários e estresse hídrico e suas interferências nos tecidos vegetais.

2. Estresse Hídrico

A água desempenha papel fundamental no processo de manutenção da vida no planeta Terra, pois a mesma é o solvente mais abundante e eficiente para que ocorram os processos bioquímicos (KERBAUY, 2004).

Quando os níveis desse recurso estão abaixo ou a cima da faixa tolerável pelo organismo, diz-se que o mesmo encontra-se em estado de estresse hídrico. Segundo Lacher (2000) o estresse é um desvio significativo das condições ótimas para a vida e induz respostas e mudanças no organismo. Lichtenthaler (2006) reforça o conceito já citado e acrescenta que a resposta das plantas ao estresse hídrico ocorre em quatro fases diferentes, onde na fase inicial a planta tem um declínio de algumas funções normais, como o desempenho fotossintético. O segundo momento é marcado pelo estresse que se mantém e a planta entra na fase de resistência, procurando uma tentativa de adaptar-se ao estresse. A terceira fase ocorre o prolongamento do estresse, levando o vegetal à fase de exaustão, no qual há uma alta intensidade do fenômeno, levando a planta a um estado crônico ou até mesmo a morte. Por fim, caso o estresse seja interrompido antes de causar a morte do indivíduo, a planta entra na quarta fase, com uma recuperação parcial ou total de suas funções fisiológicas.

As plantas expostas a deficiência hídrica alteram seu metabolismo, por meio da ativação de diferentes mecanismos de resistência, a fim de se adaptarem a esse tipo de estresse. Uma das estratégias de sobrevivência das plantas, em ambientes secos, é o ajustamento osmótico, via acúmulo ou compartimentalização de solutos (ASHRAF; FOOLAD, 2007; BRITO et al., 2008).

Durante a evolução dos vegetais várias estruturas foram criadas para absorver, transportar e controlar a entrada e saída de água do vegetal como as raízes, sistema vascular avançado, epiderme, estômatos, etc. Quando os limites toleráveis pela planta são excedidos para mais ou para menos se diz que ela está em situação de estresse, ou seja, tanto o excesso de água como a falta dela pode causar danos aos vegetais (LUVAHA, et al., 2008).

Segundo Ferrari et al. (2015) o estresse hídrico gera alterações como a redução do potencial hídrico, fechamento dos estômatos, diminuição da taxa fotossintética, redução da parte

aérea, aceleração da senescência, abscisão das folhas, entre outras.

A falta de água para a planta na fase vegetativa reduz o crescimento, diminui a área foliar e o rendimento dos grãos, podendo em muitos casos causar a morte do organismo. Os tecidos vegetais apresentam aspecto de murcha e os folíolos tendem a se fechar para diminuir a exposição da área foliar, afetando também a taxa fotossintética (SOUZA et al., 2013; FERRARI et al., 2015).

Para sobreviver à seca, os vegetais desenvolveram várias técnicas para sobreviver, entre elas pode ser citado o mecanismo de fechamento dos estômatos, que tem por finalidade reduzir a perda de água da planta para ambiente externo. Outra situação que ocorre é o maior crescimento das raízes em relação à parte aérea, na intenção de encontrar zonas úmidas no solo que supram a necessidade hídrica até atingir o equilíbrio novamente (TAIZ; ZEIGER, 2009).

O déficit hídrico influencia negativamente o crescimento e metabolismo primário de muitas plantas. As respostas ao estresse dependem da espécie, da duração do estresse, do genótipo da planta, da fase de desenvolvimento e dos fatores ambientais. Além disso, em plantas de áreas silvestres a resposta ao estresse hídrico pode ser relacionada ao estágio sucessional ao qual a espécie pertence, sendo que as espécies do estágio inicial de sucessão possuem maior plasticidade fisiológica para mudanças ambientais (FERNANDES, 2012; ESPOSTI, 2013).

Para Brito et al. (2008) situações de estresse hídrico podem estimular síntese de diversas proteínas de proteção ao estresse, tais como as do grupo LEA (Late Abundant Embriogenesis) e as “chaperonas”, relativas à manutenção da estrutura de outras proteínas. Todos esses compostos podem também desempenhar a função de proteção dos tecidos vegetais contra danos celulares, como os causados pelo estresse oxidativo.

Em síntese, a adaptabilidade das plantas em condições de estresse é influenciada pela duração e intensidade do estresse, além da variabilidade genética que influencia diretamente na sobrevivência ou morte dos menos resistentes as condições adversas do meio (SOUZA et al., 2013).

3. Metabólitos Secundários

O metabolismo das plantas varia de acordo com sua fisiologia, e pode ser dividido em metabolismo primário e secundário. Os metabólitos primários são frequentemente citados como compostos diretamente ligados à sobrevivência da planta, tais como: proteínas, lipídeos, RNA, DNA, aminoácidos e açúcares e sempre foram considerados essenciais a todas as espécies

(KERBAUY, 2004). Porém as plantas produzem substâncias que, aparentemente, não possuem função direta no crescimento e desenvolvimento do vegetal, sendo denominados de metabólitos secundários, produtos secundários ou produtos naturais (TAIZ, ZEIGER, 2009).

Os metabólitos secundários representam uma interface química entre as plantas e o ambiente em que a mesma está inserida, logo, sua síntese é frequentemente afetada pelas condições ambientais (CRUZ, et al., 2012). Por não fazerem parte diretamente dos processos primários da planta, como fotossíntese, absorção de nutrientes, síntese de proteínas, etc., os metabólitos secundários estão associados com a defesa do organismo (VIZZOTTO et al., 2010). Os vegetais possuem defesas que as protegem de predadores como insetos, fungos, vírus, bactérias e até mesmo do ataque de outras plantas, além de agirem também como atrativos para animais polinizadores e dispersores de sementes e muitas vezes, as substâncias sintetizadas em um ou vários órgãos da planta podem expressar potencialidades terapêuticas, ou seja, agirem como fitoterápicos (TAIZ, ZEIGER, 2009; MACIEL, et al., 2010; BORGES, 2013).

Existe uma grande quantidade de metabólitos secundários já identificados, e esses se dividem em três grandes grupos que se diferenciam quimicamente entre si, sendo eles: terpenos, compostos fenólicos e compostos nitrogenados.

Aproximadamente 55.000 terpenóides já foram isolados, podendo estes apresentar funções tanto no metabolismo primário como secundário. Alguns terpenos possuem função definida no crescimento ou desenvolvimento da planta, podendo ser citado o grupo das giberelinas que são diterpenos e podem ser considerados compostos primários (TAIZ, ZEIGER, 2009). A maior contribuição dos terpenos como metabólitos secundários está no fato desse grupo atuar como toxinas e inibidores do forrageio, defendendo a planta contra muitos insetos e outros animais (SILVA, 2013).

Os terpenos ou isoprenóides são bastante distribuídos no reino vegetal e apresentam grande diversidade estrutural, geralmente insolúveis em água, formados pela fusão de unidades isoprênicas de 5 carbonos (C₅), sendo subdividido e classificado de acordo com a quantidade de unidades C₅ (TAIZ, ZEIGER, 2009; BORGES, 2013), sendo eles monoterpênicos (2 unidades C₅), sesquiterpênicos (3 unidades C₅), diterpênicos (4 unidades C₅), Triterpênicos (6 unidades C₅), Tetraterpênicos (8 unidades C₅) e politerpenóides (mais de 8 unidades C₅).

Segundo Maciel et al. (2010) os monoterpênicos limoneno, terpinoleno, citronelol, citronelal e cânfora são os constituintes mais comuns de alguns óleos essenciais que têm sido

relatados com propriedades repelentes sobre vários insetos.

A biossíntese de metabólitos secundários é um processo complexo e está sujeito à influência de fatores ambientais (luz, temperatura, solo, água, etc.), época e forma de colheita, secagem, armazenamento e material genético, que podem interferir na qualidade e a quantidade de produtos secundários (MARTINS et al., 2006; GOBBO-NETO; LOPES, 2007). Sendo assim, os terpenos podem ser sintetizados pela rota do ácido mevalônico ou pela rota do metiliteritrol fosfato (MEP) (TAIZ, ZEIGER, 2009).

Os compostos fenólicos são assim chamados por possuírem um grupo hidroxila funcional em anel aromático. Esse grupo de metabólitos secundários constitui um grupo quimicamente heterogêneo, com aproximadamente 10.000 compostos. Esses compostos podem ser sintetizados por duas rotas metabólicas, sendo elas a via do ácido chiquímico e a via do ácido mevalônico (TAIZ, ZEIGER, 2009).

Os principais compostos fenólicos podem ser classificados em várias classes de acordo com o tipo e número de anéis fenólicos, e em subclasses de acordo com as substituições específicas na estrutura básica, associações com carboidratos e formas polimerizadas. Existem dois grupos desses compostos: os flavonoides e os não flavonoides, sendo que ambos são metabólitos secundários presentes em frutas e vegetais (FARAH; DONANGELO, 2006; SILVA, 2013).

Graças a grande diversidade química, os compostos fenólicos apresentam uma grande quantidade de funções nos vegetais. São importantes agentes de defesa contra insetos e microrganismos fitopatogênicos, como vírus, bactérias e fungos, atuando como defensores naturais das plantas na forma de resposta química à invasão de patógenos, além de proteger os vegetais contra incidências de raios ultravioletas e atrair animais com finalidade de polinização (TAIZ, ZEIGER, 2009; SIMÕES et al., 2010).

Os metabólitos secundários que possuem nitrogênio em sua estrutura são conhecidos como compostos nitrogenados. Nessa categoria estão substâncias relacionadas com a defesa da planta contra herbívoros e também a propriedades tóxicas ou alucinógenas. Os compostos nitrogenados podem ser subdividido, principalmente, em alcaloides, glicosídeos cianogênicos e glucosinolatos (TAIZ, ZEIGER, 2009).

4. Metabólicos secundários associados a estresse hídrico e suas funções nos tecidos vegetais

O estresse hídrico reduz a disponibilidade de água para processos associados ao transporte e conduz a mudanças na concentração de muitos metabólitos, seguidas por distúrbios nos hidratos

de carbono e no metabolismo de aminoácidos (SANTOS et al., 2010). Com o fechamento dos estômatos há uma diminuição da difusão de CO₂ para o mesófilo foliar, ocasionando assim a redução da taxa fotossintética, afetando o acúmulo de fotoassimilados, o que pode reduzir a produtividade das culturas e ativação do metabolismo secundário como forma de proteção ao estresse (Santos et al., 2004).

Para Velloso et al. (2009) o estresse hídrico e variações de temperatura causaram alterações na produção de metabólitos secundários em *Hevea brasiliense* L. De modo geral o estresse hídrico aumenta os níveis de todos os metabólitos, especialmente dos flavonoides.

Em vários casos o déficit hídrico tem contribuído ativamente para o acúmulo de compostos ativos em plantas medicinais e aromáticas. Sob condições de estresse as espécies herbáceas e arbustivas tendem a aumentar a produção de terpenos (Marchese et al., 2010).

Um estudo realizado por Alvarenga et al. (2011) com *Lippia sidoides* Cham (alecrim-pimenta) avaliou a influência de diferentes períodos de estresse hídrico em relação a produção de óleos essenciais e flavonoides. Foram testados cinco intervalos de tempo de irrigação, onde foi estimado que o óleo essencial e o teor de flavonoides diminuiriam significativamente, acompanhando a intensidade do estresse hídrico, com decréscimo de, aproximadamente, 50% no teor de óleo e de 60% no teor de flavonoides totais.

Selmar e Kleinwächter (2013) afirmam que as concentrações de metabólitos secundários aumentam significativamente em planta em condições de seca. Trabalhos que avaliaram a resposta de plantas medicinais submetidas ao estresse hídrico demonstraram significativa influência na produção de compostos secundários (BORTOLO et al., 2009; ALVARENGA et al., 2011). Os resultados sobre produtos dos metabólitos secundários modificam-se com o tipo, a intensidade e a duração do estresse, podendo aumentar ou diminuir o teor de óleos essenciais, sendo também dependente da espécie de planta submetida ao estresse (COSCOLIN, 2012; LELIS, 2014).

Santos et al. (2004) trabalhando com espécies vegetais medicinais, observaram que a restrição hídrica pode comprometer além do desenvolvimento da planta, o teor de óleo essencial e os compostos resultantes do metabolismo secundário. Já Marchese et al. (2010) testaram diferentes intensidades e duração do estresse hídrico sobre duas espécies do gênero *Cymbopogon*, sendo elas *Cymbopogon pendulus* (Nees ex Steud) Wats e *Cymbopogon nardus* (L.) Rendle e perceberam a influência desses fatores na composição de monoterpenos. Em plantas regadas a cada três dias (estresse moderado) o teor de óleo

não aumentou significativamente aos 45 dias em *C. nardus* enquanto que em *C. pendulus* houve aumento significativo. Aos noventa dias de estresse suave (plantas irrigadas a cada dois dias), resultaram em um aumento significativo no teor de óleo em ambas as espécies. Porém, após 90 dias de estresse moderado o teor de óleo diminuiu em *C. nardus*, mas em *C. pendulus* persistiu no mesmo nível elevado como sob estresse suave. Um fato interessante foi que nas duas espécies existiram reduções no crescimento, afetando diretamente o desenvolvimento das plantas, podendo essa ser uma resposta contra a escassez de água e também ao grande acúmulo de metabólitos secundários nos tecidos vegetais.

Selmar (2008) afirma que a união entre o estresse hídrico e o aumento e acúmulo de metabólitos secundários provocam uma redução acentuada no crescimento de em um grande número de espécies vegetais. O equilíbrio da turgescência é um elemento fundamental no crescimento celular e inevitavelmente o estresse hídrico associado à alta concentração de metabólitos secundários compromete diretamente o desenvolvimento celular da planta (WARREN et al., 2012; BORGES, 2013).

Liu et al. (2011) avaliaram a concentração de seis metabólitos secundários presentes na espécie *Salvia miltiorrhiza* Bunge, e relataram que em níveis elevados de estresse hídrico houve um aumento na concentração do elemento estudados nos tecidos vegetais, com exceção do ácido rosmarínico. Segundo Jaleel (2009) trabalhando com *Catharanthus roseus* L. observou que a quantidade da substância ajmalicina aumentou quando as plantas foram submetidas à privação de água, provocando atrasos no crescimento da planta, além de reforçar a ideia de que esses dois efeitos combinados (estresse hídrico e acúmulo de metabólitos secundários) podem provocar danos irreversíveis nas células afetadas (GREAY, HAMMER, 2015; SOLÓRZANO-SANTOS, MIRANDA-NOVALES, 2011).

Lelis (2014) testou plantas de *Cymbopogon citratus* com e sem restrição hídrica e seis períodos de supressão da irrigação antes da colheita. Os resultados mostraram que em plantas com restrição hídrica o teor de óleo foi influenciado positivamente em relação às plantas sem restrição hídrica. As plantas sem restrição apresentaram valor estimado de teor de óleo em torno de 1,48% durante a imposição dos tratamentos, já em plantas com restrição, houve um aumento linear dessa variável em função do aumento do período de suspensão da irrigação, apresentando um acréscimo significativo de 1,39 para 1,65% do valor estimado de teor de óleo essencial à medida que o tempo de estresse aumentou.

Pinto et al. (2014) ao avaliarem o efeito de lâminas de irrigação sobre o rendimento e a composição do óleo essencial de *C. citratus*, observaram que maiores valores de lâmina de irrigação proporcionaram menores valores de rendimento de óleo, indicando que o déficit hídrico pode favorecer a produção de óleo.

Dados fisiológicos e de óleo essencial demonstraram que as espécies de *Cymbopogon* são relativamente resistentes ao estresse hídrico, porém, reduzem o seu crescimento e acumulam quantidades elevadas de óleo essencial em suas folhas. A principal explicação para o aumento de óleo em algumas plantas sob estresse hídrico pode estar relacionado a uma elevada densidade de glândulas produtoras de óleo, em consequência da redução da área da folha, o que resulta no elevado rendimento de óleo

Acumulado nos tecidos vegetais (LELIS, 2014).

O estresse hídrico tem como resposta metabólica, o fechamento dos estômatos e consequentemente a absorção de CO₂ diminui de forma significativa. Como consequência, o consumo de equivalentes redutores (NADPH) para a fixação de CO₂, através do ciclo de Calvin diminui consideravelmente, gerando um grande excesso de equivalentes redutores. Como efeito, processos metabólicos são direcionados para a síntese de compostos altamente reduzidos, como, por exemplo, isoprenoides, fenóis ou alcaloides (SELMAR, KLEINWÄCHTER, 2013).

5. Considerações Finais e Perspectivas

Vários trabalhos têm sido realizados para esclarecer o papel dos mais variados tipos de metabólitos secundários, porém ainda há muito que ser respondido, principalmente quando envolve o comportamento e taxas de produção desses compostos associados a fatores ambientais externos a planta, como estresse hídrico, por exemplo.

O efeito da seca na concentração de metabólitos secundários nos tecidos vegetais é muitas vezes, dependente do grau de estresse e do período em que ocorre, sendo que efeitos em curto prazo parecem levar a um aumento da produção desses metabólitos, enquanto em longo prazo é observado um efeito oposto.

De forma geral o estresse hídrico leva, em muitos casos, ao acúmulo de metabólitos secundários nos tecidos vegetais e consequentemente, ao atraso no desenvolvimento da planta.

Diante dos vários trabalhos citados acima, pôde-se perceber a importância dos metabólitos secundários nas relações entre a planta e o meio que a cerca, sendo esse um importante mecanismo evolutivo que permitiu e continua permitindo que várias espécies se mantenham vivas e se perpetuem no tempo, protegendo-se das mais variadas

adversidades impostas pela natureza, como ataque de insetos, herbívoros, microrganismos e alterações climáticas como secas, excesso de radiação, etc.

Contudo, ainda é notória a necessidade de estudos quem visem responder questões relacionadas a influencia do ambiente sobre a fisiologia da planta, como esses fatores vão interferir na produção e acúmulo de compostos secundários nos tecidos vegetais e como as plantas se comportam e se desenvolvem diante dos desequilíbrios dos fluidos internos.

É importante o desenvolvimento de novos estudos referentes à associação de metabólitos secundários com o estresse hídrico, podendo esses agregar valor aos dados já existentes.

Algumas opções de trabalho seria analisar maior número de espécies, em especial as do semiárido brasileiro por serem frequentemente submetidas à condição de seca, muitas vezes por longos períodos. Complementando a sugestão anterior, seria interessante realizar a caracterização físico-química dos metabólitos encontrados em cada espécie.

Após a caracterização sugerida acima o passo seguinte é identificar as potencialidades de cada substância nos mais variados ramos da indústria, como na produção de medicamentos, cosméticos, perfumes, defensivos agrícolas, entre outros.

6. Referências Bibliográficas

- ALLEN, G.M.; MICHAEL, B. D.; MAIN, M. B. 50 Common native important plants in Florida's ethnobotanical history. **University of Florida**. Circular 1439, p. 1-21, 2012.
- ALVARENGA, I. C. A.; VALADARES, R. V.; MARTINS, E. R.; OLIVEIRA, F. G.; FIGUEIREDO, L. S. D.; KOBAYASHI, M. K. Water stress before harvest of pepper rosmarin. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, n. 46, v.7, p. 706-711, 2011.
- ASHRAF, M.; FOOLAD, M.R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, p. 206-216, 2007.
- BEGON, M.; TOWNSED, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre: Artmed, 2007. 752p.
- BORGES, J. S. Análise comparativa do proteoma e metaboloma de raízes de dois clones de *E. grandis* x *E. camaldulensis*, sendo um tolerante e um susceptível a condições de estresse hídrico. **Dissertação de Mestrado** apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", USP, 199p. 2013.
- BORTOLO, D.; MARQUES, P.; PACHECO, A. Teor e rendimento de flavonóides em calêndula (*Calendula officinalis* L.) cultivada com diferentes lâminas de irrigação. **Revista Brasileira de Plantas Medicinai**s, n. 11, v. 4, p. 435-441, 2009.
- BRITO, L. K. L. F.; SILVEIRA, J. A. G.; LIMA, L. L. F.; TIMÓTEO, A. R. S.; CHAGAS, R. M.; MACEDO, C. E. C. Alterações no perfil de frações nitrogenadas em calos de cana-de-açúcar induzidas por déficit hídrico. **Revista Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 6, p.683-690, 2008.
- CRUZ, W. P.; SALGADO, F. H. M.; FERREIRA JÚNIOR, D. F.; FIDELIS, R. R. Nutrition and genetics in the occurrence of pests, natural enemies and attack leaf miner in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Journal of Biotechnology and Biodiversity**, n. 1, v. 3, p. 74-81, 2012.
- COSCOLIN, R. B. D. S. Efeitos fisiológicos e bioquímicos induzidos por deficiência hídrica em plantas de *Ocimum basilicum* L. **Dissertação de Mestrado** apresentada a Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Faculdade de Ciências Agrônômicas Campus de Botucatu, 96p. 2012.
- ESPOSTI, M. S. O. G. Estresse hídrico em duas espécies arbóreas de Diferentes estágios sucessionais. **Dissertação de Mestrado** apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes – RJ, 46p. 2013.
- FARAH, A.; MONTEIRO, M. C.; CALADO, V.; FRANCA, A.; TRUGO, L. C. Correlation between cup quality and chemical attributes of Brazilian coffee. **Food Chemical**, v. 98, p. 373-380, 2006.
- FERRARI, E.; PAZ, A.; SILVA, A. C. Déficit hídrico no metabolismo da soja em sementeiras antecipadas no mato grosso. **Pesquisas Agrárias e Ambientais**, v. 3, n. 01, p. 67-77, 2015.
- FERNANDES, E. T. Fotossíntese e crescimento inicial de clones de eucalipto sob diferentes regimes hídricos. **Dissertação de Mestrado** apresentada a Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, VITÓRIA DA CONQUISTA, BA, 114p. 2012.
- GREAY, S. J.; HAMMER, K. A. Recent developments in the bioactivity of mono- and diterpenes: anticancer and antimicrobial activity. **Phytochemistry Reviews**, n. 1, v. 14, p. 1-6, 2015.

- GOBBO-NETO, L.; LOPES, N. P. Plantas medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. **Química Nova**, n. 30, v.2, p. 374-386, 2007.
- KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S.A., 2004. 470p.
- JALEEL, C. A.; RIADH, K.; GOPI, R.; MANIVANNAN, P. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. **Acta Physiology Plant**, v. 31, n. 3, p. 427-436, 2009.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RIMA, 2006. 531p.
- LUVAHA, E.; NETONDO, G. W.; OUMA, G. Effect of Water Deficit on the Physiological and Morphological Characteristics of Mango (*Mangifera indica*) Rootstock Seedlings. **American Journal of Plant Physiology**, n. 3, p. 1-15, 2008.
- LELIS, R. T. Efeito de diferentes períodos de estresse hídrico sobre a capacidade fotossintética, o crescimento e o teor de óleo essencial em *Cymbopogon citratus* (Poaceae). **Dissertação de Mestrado** apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense, CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ, 50p. 2014.
- LICHTENTHALER, H. K. The stress concept in plants: an introduction. **Annals New York Academy of Science**, p. 187-198, 2006.
- LIU, H.; WANG, X; WAND, D.; ZOU, Z.; LIANG, Z. Effect of drought stress on growth and accumulation of active constituents in *Salvia miltiorrhiza* Bunge. **Industrial Crops and Products**, v. 33, n. 1, p. 84-88, 2011.
- MACIEL, M. V.; MORAIS, S. M.; BEVILAQUA, C. M. L.; AMÓRA, S. S. A. Extratos vegetais usados no controle de dípteros vetores de zoonoses. **Revista Brasileira de Plantas Medicinais**, v. 12, n. 1, p. 105-112, 2010.
- MARCHESE, J. A.; FERREIRA, J. F.; REHDER, V. L.; RODRIGUES, O. Water deficit effect on the accumulation of biomass and artemisinin in annual wormwood (*Artemisia annua* L., Asteraceae). **Brazilian Journal of Plant Physiology**, n. 22, v. 1, p. 1-9, 2010.
- MARENCO, R. A.; SIEBKE, K.; FARQUHAR, G. D., BALL, M. C. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. **Functional Plant Biology**, n. 33, v. 12, p. 1103-1113, 2006.
- MARTINS, F. T.; SANTOS, M. H. D.; POLO, M.; BARBOSA, L. C. D. A. Variação química do óleo essencial de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit., sob condições de cultivo. **Química Nova**, n. 29, v. 6, p. 1203-1209, 2006.
- PINTO, D. A.; MANTOVANI, E. C.; MELO, E. D. C.; SEDIYAMA, G. C.; VIEIRA, G. H. S. Produtividade e qualidade do óleo essencial de capim-limão, *Cymbopogon citratus*, DC., submetido a diferentes lâminas de irrigação. **Revista brasileira de plantas medicinais**, n. 16, v. 1, p. 54-61, 2014.
- RAVEN, P. H., EVERT, R. F., EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014, 1637p.
- ROCHA, F. A. G.; ARAÚJO, M. F. F.; COSTA, N. D. L.; SILVA, R. P. O USO TERAPÊUTICO DA FLORA NA HISTÓRIA MUNDIAL. **HOLOS**, n. 31, v. 1, p. 49-61, 2015.
- SANTOS, T. T.; SANTOS, M.; MENDONÇA, M.; SILVA JUNIOR, C.; SILVA-MANN, R.; ARRIGONI-BLANK, M. D. F.; BLANK, A. F. Efeito do estresse hídrico na produção de massa foliar e teor de óleo essencial em sambacaitá (*Hyptis pectinata* L.). **Anais do Congresso Brasileiro de Olericultura**, Campo Grande: SOB, v. 22, p. 1- 4, 2004.
- SANTOS, C. F.; LIMA, G. P. P.; MORGADO, L. B. Tolerância e caracterização bioquímica em feijão-caupi submetido a estresse hídrico na pré-floração. **Naturalia**, v. 33, p. 34-44, 2010.
- SELMAR, D. Potential of salt and drought stress to increase pharmaceutical significant secondary compounds in plants. **Agriculture And Forestry**, n. 58, v. 1, p. 139-144, 2008.
- SELMAR, D.; KLEINWÄCHTER, M. Influencing the product quality by deliberately applying drought stress during the cultivation of medicinal plants. **Industrial Crops and Products**, n. 42, v.4, p. 558-566, 2013.
- SCALON, S. P. Q. MUSSURY, R. M.; EUZÉBIO, V. L. M.; KODAMA, F. M.; KISSMANN, C. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de Mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v.21, n.4, p.655-662, 2011.

- SILVA, M. D. A.; SANTOS, C. M.; SANTOS, V. H.; RHEIN, A. F. A. Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD como descritores de intensidade do estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar. **Bioscience Journal**, n. 30, v. 1, p. 173-181, 2013.
- SIMÕES, C. M. O.; SCHENKEL, E. P.; GOSMANN, G.; MELLO, J. C. P.; MENTZ, L. A.; PETROVICK, P. R. **Farmacognosia: Da planta ao medicamento**. 6. ed. Porto Alegre/Florianópolis: Universidade/ Universidade Federal do Rio Grande do Sul/ Universidade Federal de Santa Catarina, 2010, 1102 p.
- SOLÓRZANO-SANTOS, F.; MIRANDA-NOVALES, M. G. Essential oils from aromatic herbs as antimicrobial agents. **Current Opinion in Biotechnology**, n. 23, v. 2, p.1-6, 2011.
- SOUZA, A. P. MOTA, L. L.; ZAMADEI, T.; MARTIN, C. C. Classificação Climática e Balanço Hídrico Climatológico no Estado de Mato Grosso. **Nativa**, v.1, n.1, p. 34-43, 2013.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 848p.
- VELLOSO, M. A. L.; ABREU, I. N.; MAZZAFERA, P. Indução de metabólitos secundários em plântulas de *Hypericum brasiliense* Choisy crescendo in vitro. **Acta Amazonica**, v. 32, n. 2, p. 267-272, 2009.
- VIZZOTTO, M.; KROLOW, A. C.; WEBER, G. E. B. Metabólitos Secundários encontrados em plantas e sua importância. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2010. 16p. Documento 316.
- WARREN, C. R.; ARANDA, I.; CANO, F. J. Metabolomics demonstrates divergent responses of two Eucalyptus species to water stress. **Metabolomics**, v.8, p. 186-200, 2012.